

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET TECHNOLOGIES

Unité de recherche « Ecosystèmes Forestiers » - CEMAGREF

THÈSE présentée par : **Noémie GAUDIO**

soutenue le : **19 novembre 2010**

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

Discipline : **Biologie Forestière**

Interactions pour la lumière au sein d'un écosystème forestier entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois.

- application à la régénération du pin sylvestre en peuplement mélangé chêne sessile – pin sylvestre -

THÈSE dirigée par :

Philippe BALANDIER

CR / HDR, Cemagref Nogent - INRA Clermont-Ferrand

RAPPORTEURS :

Bernard PREVOSTO

Ingénieur / HDR, Cemagref Aix-en-Provence

Jean-Claude GEGOUT

Professeur / HDR, AgroParisTech Nancy

JURY :

Franck BRIGNOLAS

Professeur / HDR, Université d'Orléans INRA, président du jury

Bernard PREVOSTO

Ingénieur / HDR, Cemagref Aix-en-Provence

Jean-Claude GEGOUT

Professeur / HDR, AgroParisTech Nancy

Philippe LEJEUNE

Professeur, Université de Gembloux

Hendrik DAVI

CR, INRA Avignon

Philippe BALANDIER

CR / HDR, Cemagref Nogent – INRA Clermont-Ferrand

REMERCIEMENTS

Durant ces trois années de thèse, financées par la région Centre et le Cemagref, j'ai non seulement découvert l'écologie forestière, une discipline scientifique absolument passionnante, mais en plus, j'ai eu la chance de faire cette découverte dans de bonnes conditions, que ce soit d'un point de vue professionnel ou humain. Je tiens donc à remercier ici toutes les personnes qui ont participé à cette aventure tellement enrichissante.

Tout d'abord, je remercie profondément **Philippe Balandier**, mon directeur de thèse, qui a cru en moi et qui m'a encadrée et aidée tout au long de ce travail, et ce en faisant preuve d'une extrême disponibilité et de très grandes qualités humaines. Merci d'avoir toujours su me « booster » quand il le fallait ou me rassurer quand je flanchais, de m'avoir laissé une grande autonomie de travail. J'ai aimé cette capacité à expliquer des notions complexes de manière simple, rendant toujours accessible ce que tu voulais faire passer, qualité d'ailleurs reconnue par l'ensemble des personnes qui travaillent avec toi. Merci aussi pour toutes les possibilités que tu m'as données de rencontrer des gens dans le grand réseau international de notre domaine. Ça a vraiment été un immense plaisir de travailler avec toi !

Merci aussi à l'équipe Forêts Hétérogènes du Cemagref de Nogent, à **Thomas Pérot** et à **Patrick Vallet**, pour leur bonne humeur au quotidien, pour leur disponibilité pour m'expliquer notamment les bases de la modélisation qui étaient pour moi assez obscures (ainsi que tous les secrets de Word...ça a du bon le service militaire !) ; à **Yann Dumas** et **Sandrine Perret**, un couple absolument formidable et passionné de la forêt, qui m'ont aidée du début à la fin pour toutes les manip's de terrain, qui m'ont formée sur la sylviculture et tellement d'autres choses ; à **Vincent Seigner**, technicien et ami, qui a pris les choses en main dès qu'il est arrivé, me soulageant ainsi d'une lourde organisation, et puis merci aussi à ses deux femmes, Jade et Josée, pour ces apéros sympas et ces magnifiques sculptures en pâte toute colorée parce que dans la vie, il n'y a pas que le boulot ! ; à **Michel Bonin**, toujours là, qu'il pleuve qu'il vente ou qu'il neige pour faire des tâches pour lesquelles seul lui avait la patience nécessaire ; à **Gwenaël Philippe** (mon compagnon des pauses clopes !), pour ces discussions enrichissantes et ce regard critique ; à **Christian Ginisty** enfin, le chef de cette petite équipe, qui m'a toujours permis de faire ce que je voulais même si c'était parfois un peu « rock'n'roll ». Merci aussi à tout le petit monde du bâtiment des Pommiers, **Stéfouille** (héhé), **Sonia**, **Catherine**, **Pascal**, **Vincent**, **Patrick** (le savant fou), **Eric**, **Isabelle**, **Nathalie**...vous avez permis des pauses café (je n'oublierai jamais le cri de Thomas par la petite fenêtre du haut) bien sympas et pleines de bonne humeur ! Je remercie particulièrement le personnel du garage, **Daniel Moreau** et **Franck Stocchero** – des MacGyver des temps modernes ! – ainsi que **Gilles Bergevin** et **Philippe Guillemard**, les informaticiens qui sont venus si souvent me donner un coup de main, et **Josette Baptiste** et **Sylvie Bourgeois**, toujours sympas et de bonne humeur même si je donnais mes ordres de mission en retard une fois sur deux !

Merci à tous les stagiaires et vacataires qui m'ont aidée dans mes lourdes manip's de terrain, toujours dans la bonne humeur quels que soient le temps et les horaires de travail. Je tiens ici à particulièrement remercier **Aurélien Brochet**, un stagiaire, puis vacataire, hors du commun ! Nous avons travaillé ensemble pendant une saison entière, la plus dure que j'ai faite durant ces trois années à cause des nombreuses mesures réalisées à des heures incongrues. On a d'ailleurs fini sur les rotules ! Mais tout ça s'est fait en rigolant. J'ai alors rencontré un gars extrêmement compétent sur le terrain, méticuleux, curieux, drôle, et par là même, une belle amitié. Je pense aussi à **Florian Vast** et à nos longues journées de prospection qui n'en finissaient pas et au bout desquelles on rentrait parfois bredouilles (ah l'angoisse !), ainsi qu'aux multiples fois où nous nous sommes embourbés (sans compter celle où nous étions sur un GR...hum hum !). Merci d'avoir toujours cru à ce que je faisais et tu as su me remonter le moral à un moment où beaucoup de gens pensaient que je me lançais dans quelque chose d'impossible : « T'inquiète, on va y arriver... » Et tu avais raison !

Merci aussi à **Emmanuelle Lancelle**, volontaire et sympathique, à **Antoine Metelli** et à **Vincent Lefort**, collègues de travail le jour, et potes dès la nuit tombée !

Merci enfin à tout le personnel du Cemagref car il est rare je pense d'arriver dans un lieu et de s'y sentir intégrée sans aucun problème. Le centre de Nogent est un îlot de bonne humeur !

Merci également à tous ceux qui ont fait que la vie passait vite et était bien remplie ! à tous les gens avec qui j'ai fait des fiesta sur place (ah là là...ils étaient beaux les jeudis soirs !), à **Yoan, Caro** (et ses « pisse mémé »), **Aurore, Vincent le doc', Aurélie, Hélène, Olivier**...on a passé des sacrées soirées ! à **Hilaire**, pour ces midis piscine (ça fait du bien !).

J'ai également passé les six derniers mois de ma thèse à l'INRA de Clermont (UMR PIAF), pour pouvoir rédiger en étant proche de Philippe, mon directeur de thèse. J'ai alors retrouvé une équipe que je connaissais déjà et que j'ai découverte lors de mon DEA. Et là aussi, ce sont de joyeux lurons ! Je remercie particulièrement **Thierry Ameglio** et **Jean-Louis Julien** qui ont accepté de m'héberger pendant ces six mois, et **Alexandre Leca**, qui m'a fait une place dans son bureau (et ce n'est pas rien vu comme je suis ordonnée !). Je tiens ici à particulièrement remercier l'équipe AMI, constituée de personnes qui sont drôles et qui s'entendent bien, ce qui participe à une vraiment bonne ambiance de travail ; merci en particulier à **Nicolas Donès** qui m'a offert son aide pour l'implémentation du modèle RReShar (ouf ! je vois pas trop comment j'aurais fait sinon) ; à **Marc Saudreau** pour sa disponibilité et ses conseils sur les données température ; à **André Marquier** qui m'a dépannée à plusieurs reprises pour des manip's de terrain, notamment pour tout ce qui a trait aux mesures de LMA (merci aussi à **Christophe Serre** et **Stéphane Ploquin** !) et à la cartographie des peuplements ; à **Boris Adam**, qui crée par magie des petits logiciels qui facilitent tellement la vie ! Pendant ces six mois qui ont été intenses et stressants au niveau boulot, j'ai redécouvert **Dominique Tiziani**, la secrétaire et protectrice du PIAF, et alors là, c'était vital au niveau moral. Donc Dom', je te dis merci pour tout, pour ces discussions, pour ces bonnes tranches de rigolade, pour la découverte des cigarillos et pour tout le reste. Merci aussi aux stagiaires et thésards qui ont participé à rendre cette période agréable ; à **Boutheina Adili**, courageuse et forte, **Rémi Wortemann**, amateur de BD et de bonnes bières, **Alex** encore une fois, **Guillaume Charrier** et **Jennifer Esbelin**.

Je remercie également toutes les personnes qui ont amélioré mon travail par des discussions riches et intéressantes. Je pense notamment aux membres de mon jury de thèse, **Franck Brignolas, Hendrik Davi, Philippe Lejeune** et plus particulièrement aux deux rapporteurs **Jean-Claude Gégout** et **Bernard Prévosto**. Egalement aux membres de mon comité de thèse, **Lluís Coll, Alain Valadon, Georges Kunstler, Catherine Collet** et **Richard Michalet**. Merci également à **Christian Ammer** et **Sven Wagner**, collègues allemands qui m'ont consacré du temps tant pour discuter de nos sujets de recherche que pour me faire découvrir leur culture et leur pays.

Enfin je remercie ceux qui ont toujours été là, les amis, mes parents et leurs compagnons respectifs (merci Marie pour avoir remplacé ma main tremblante pour les préparatifs avant la soutenance !), Ciçou qui m'a répété tant de fois dans les moments de doute que j'avais fait les bons choix et que j'étais la meilleure.

Et puis je remercie Nico, mon homme, d'avoir toujours assuré malgré que je sois le plus souvent par monts et par vaux, de m'avoir soutenue, protégée et aimée. Tout ça donne une force hors du commun !

Table des matières

CHAPITRE I : INTRODUCTION ET CONTEXTE DE L'ETUDE	7
CHAPITRE II : ETAT DE L'ART	10
1. Dynamique interne cyclique d'un écosystème forestier	11
2. Autécologie des espèces végétales.....	13
3. Les interactions négatives dans le domaine végétal.....	25
4. Les interactions positives dans le domaine végétal : cas de la facilitation	37
5. La modélisation dans les écosystèmes forestiers.....	39
6. Conclusion et objectifs de la thèse	41
CHAPITRE III : MATERIEL ET METHODES.....	43
1. Introduction.....	43
2. Mesure des paramètres abiotiques : lumière, eau, température	43
3. Les conditions climatiques.	57
4. Les sites expérimentaux.....	57
CHAPITRE IV : RESULTATS	72
PARTIE 1 : RReSHAR, UN MODELE DE DYNAMIQUE FORESTIERE – CONCEPT.....	73
1. Introduction.....	75
2. Choix et organisation du modèle.....	75
PARTIE 2 : CROISSANCE DES GAULES DE PIN SYLVESTRE EN REPONSE A L'ECLAIREMENT (ARTICLE 1)	87
ARTICLE 1 - Growth of understorey Scots pine (<i>Pinus sylvestris</i> L.) saplings in response to light in mixed temperate forest.	87
PARTIE 3 : QUANTIFIER LES INTERACTIONS POUR LA LUMIERE ENTRE LA VEGETATION INTERFERENTE ET LES SEMIS DE PIN SYLVESTRE	106
1. ARTICLE 2 : Light-mediated influence of three understorey species (<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Molinia caerulea</i>) on the growth of <i>Pinus sylvestris</i> seedlings	107
2. ARTICLE 3 : Growth and morphology of three forest understorey species (<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Molinia caerulea</i> , <i>Pteridium aquilinum</i>) according to light availability	122
PARTIE 4 : IMPACT NEGATIF DE LA VEGETATION INTERFERENTE SUR LES SEMIS DE PIN SYLVESTRE - DES FACTEURS AUTRES QUE L'ECLAIREMENT SONT-ILS IMPLIQUES ?	135
1. Introduction.....	136
2. Variables étudiées et contexte expérimental	137
3. Résultats	141
4. Discussion	146
PARTIE 5 : PARAMETRAGE DU MODELE RReSHAR SOUS CAPSIS	149
1. Organisation du modèle	151
2. Les facteurs du milieu.....	151
3. Initialisation de la scène.....	156
4. Croissance des trois composantes végétales	157
5. Sorties du modèle	161
CHAPITRE V : DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES	163
1. Problématique de recherche et originalité du travail présenté.....	163
2. Réponse à la disponibilité en lumière du pin sylvestre aux stades semis et gaule.....	164
3. Capacité compétitrice de trois espèces végétales de sous-bois (<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Molinia caerulea</i> et <i>Pteridium aquilinum</i>) et impact sur les semis de pin sylvestre.....	169
4. Bilan sur le modèle RReShar et perspectives de recherche.....	177
BIBLIOGRAPHIE.....	181

LEXIQUE

Peuplement forestier

Régulier, équié	even-aged	composé d'arbres de même âge
Pur	pure	composé d'une seule espèce d'arbre
Irrégulier	uneven-aged	composé d'arbres d'âge (et donc de taille) différent
Mélangé	mixed	composé de plusieurs essences ligneuses
Hétérogène	heterogeneous	regroupe à la fois les caractères mélangé et irrégulier
Trouée	gap	trou dans la canopée arborée adulte formé par la chute/coupe d'un ou plusieurs arbres
Canopée arborée adulte	forest canopy	arbres constituant le peuplement adulte
Semis	seedling	très jeune arbre caractérisé par une hauteur inférieure à 30 cm
Gaule	sapling	jeune arbre d'une hauteur comprise entre 30 et 600 cm
Régénération naturelle	natural regeneration	renouvellement des arbres à partir des graines issues du peuplement adulte
Régénération avancée	advanced regeneration	arbres établis dans le sous-étage d'une forêt mature et capables de devenir des arbres de l'étage principal après la suppression d'arbres adultes

Abréviations utilisées pour les mesures

DBH	Diameter at Breast Height	diamètre à 1,30m
PAR	Photosynthetically Active Radiation	rayonnement utile pour la photosynthèse (400-700nm), exprimé en relatif (%) par rapport au 100% d'éclairement (terrain découvert)
SWC	Soil Water Content	teneur en eau du sol
TDR	Time Domain Reflectometry	réflectométrie dans le domaine temporel

Termes d'écologie

Ressource	resource	substance nécessaire à la survie, à la croissance et/ou à la reproduction des plantes. Les trois principales sont la lumière, les nutriments et l'eau
Espèce opportuniste	opportunistic species	espèce occupant une gamme variée d'habitats et qui profite d'un bouleversement de son environnement pour le dominer
Espèce monopoliste	monopolistic species	espèce qui envahit l'espace au détriment des autres espèces
Fitness	fitness	succès reproducteur, valeur adaptative d'une espèce

CHAPITRE I : Introduction et contexte de l'étude

Depuis une vingtaine d'années, la conception de la gestion forestière évolue rapidement en Europe (Mayer 2000). La politique internationale s'oriente en effet vers une gestion plus durable de l'écosystème forestier, principalement du fait d'un changement des mentalités, d'une augmentation des connaissances techniques et scientifiques et d'une certaine pression sociale. Ainsi, depuis quelques années, de nouveaux termes apparaissent, de nouvelles idées et intérêts sont véhiculés, que ce soit dans des articles scientifiques ou techniques. Sylviculture en accord avec la dynamique et les perturbations naturelles (Gamborg et Larsen 2003, Schütz 1999), transformation des peuplements réguliers en peuplements irréguliers mélangés ou non (Ammer 2003, Heinrichs et Schmidt 2009, Löf et al. 2010, Malcolm et al. 2001, Schütz 2001), alternatives aux herbicides (Balandier et al. 2009a, Schütz 2004, Willoughby 1999, Willoughby et al. 2009)... Autant de points qui soulignent la réorientation des pratiques sylvicoles. Ainsi, une part des peuplements purs et équiens est convertie en peuplements hétérogènes dont la gestion repose en partie sur la régénération naturelle. La régénération naturelle va de paire avec l'irrégularité du peuplement étant donné qu'elle suppose que de jeunes arbres vont se développer en sous-étage d'un peuplement adulte. Cependant, beaucoup de peuplements réguliers sont régénérés naturellement mais l'irrégularité est alors temporaire puisque l'ensemble des semenciers sont rapidement coupés. A contrario, le traitement irrégulier se base sur une régénération naturelle continue dans le temps et dans l'espace, par le biais du maintien permanent d'une source de graines sur pied (maintien d'un couvert arboré adulte). **Dans sa nouvelle conception, le peuplement forestier est donc mélangé, irrégulier et régénéré naturellement.**

Les peuplements mélangés représentent 49% des forêts françaises (Morneau et al. 2008) et sont principalement représentés par les mélanges de feuillus et les mélanges feuillus – résineux. Dans cette dernière catégorie, les mélanges chênes – pins (toutes espèces confondues) dominent. C'est dans ce contexte forestier que se situe mon travail de thèse, dans des **peuplements mélangés chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl) – pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.)**, essences ligneuses largement dominantes en forêt domaniale d'Orléans (47°51 N – 2°25 E, Loiret).

L'hétérogénéité du peuplement et l'optique de gestion qui lui est assignée, avec intervention mécanique et/ou chimique à minima, suscitent deux problèmes majeurs.

La première problématique est liée au « caractère mélangé » et concerne la difficulté de maintenir le mélange dans le temps, notamment si les espèces d'arbre d'intérêt ont des besoins en ressources et des rythmes de croissance différents. De ce point de vue, le pin sylvestre est une espèce pionnière à croissance rapide. Il est héliophile mais frugal et tolérant à la sécheresse. Son âge d'exploitabilité est d'environ 80 ans, voire moins selon l'usage auquel il est destiné. A contrario, le chêne sessile est une espèce post-pionnière de demi-ombre, à croissance plus lente, et il tolère, cependant moins que le pin,

les sols secs et pauvres. Il est généralement exploitable au bout de 100-150 ans. La gestion de ces deux espèces en mélange suppose donc des coupes de récolte décalées dans le temps, en conservant pour autant les deux espèces.

La seconde problématique, liée cette fois au « caractère irrégulier », concerne la capacité à assurer le succès de la régénération dans un sous-bois plus ou moins sombre et potentiellement envahi par une végétation herbacée et arbustive pouvant compromettre la survie et la croissance des jeunes arbres nouvellement installés (Adams et al. 2003, Balandier et al. 2006a, Davis et al. 1999, Frochet et al. 2002). Ce type de gestion suppose donc d'opérer une ouverture raisonnée de la canopée arborée adulte afin que l'éclairement arrivant en sous-bois soit suffisant pour assurer l'établissement et la croissance des jeunes arbres, sans pour autant entraîner une colonisation par une végétation de sous-bois compétitrice pour les ressources du milieu (Lieffers et al. 1999). Cette question est particulièrement importante pour les espèces d'arbre héliophiles. C'est sur cette seconde problématique que s'est majoritairement focalisée la thèse présentée dans ce manuscrit. **Pour assurer le succès de la régénération naturelle en peuplement irrégulier, il apparaît primordial de comprendre et de quantifier les interactions – via les ressources du milieu (lumière, eau et nutriments) et la modification des conditions microclimatiques – existant entre les différentes composantes de l'écosystème forestier, c'est-à-dire les arbres adultes, la régénération (jeunes arbres) et la végétation du sous-bois.** Etant donné que le pin sylvestre est considéré comme une espèce strictement héliophile, nous avons concentré nos travaux sur sa régénération. De plus, l'Office National des Forêts (ONF) connaît mieux les méthodes permettant d'assurer la régénération du chêne que celle du pin. Cette espèce supportant relativement bien les sols pauvres et secs (Richardson 2000), nous avons mis l'accent sur les **interactions pour la lumière**, bien que la ressource hydrique ait également été appréhendée. Enfin, je préciserai que la végétation du sous-bois était majoritairement représentée dans notre contexte par la callune (*Calluna vulgaris*), la molinie (*Molinia caerulea*) et la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*).

L'intérêt que porte l'ONF à ces questions s'est concrétisé en 2004 par l'élaboration d'un projet géré par le Cemagref de Nogent-sur-Vernisson (45) concernant les peuplements forestiers mélangés chêne sessile – pin sylvestre de la forêt d'Orléans. Ce projet est porté par l'équipe « Forêts Hétérogènes », dirigée par Christian Ginisty, et a donné naissance à deux thèses précédant celle-ci : la thèse de Ngo Bieng (2007) a consisté à élaborer un modèle de structure spatiale permettant de générer des peuplements mélangés virtuels réalistes alors que Pérot (2009) a travaillé sur l'échelle de modélisation pertinente pour simuler la croissance des peuplements mélangés adultes. Mon travail de thèse s'inscrit dans ce projet et vise à intégrer la dynamique du sous-bois (régénération et végétation) dans le processus de la dynamique des écosystèmes forestiers mélangés.

Ainsi, l'objectif principal de cette thèse est de comprendre et de quantifier les interactions, principalement pour la lumière, entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois. Nous nous sommes également fixés comme objectif secondaire de conceptualiser un modèle de dynamique du sous-bois intégrant ces interactions qui, en se conjuguant aux modèles précédemment énumérés, aboutira à la construction d'un modèle de dynamique forestière relativement complet.

CHAPITRE II : Etat de l'art

Ce travail de thèse se concentre principalement sur la compréhension des interactions pour la lumière, et dans une moindre mesure pour l'eau, entre les arbres adultes, la régénération (définie ici comme les jeunes arbres poussant en sous-étage) et la végétation du sous-bois. Dans cette optique, la synthèse bibliographique présentée dans ce chapitre vise à éclaircir plusieurs points :

La 1^{ère} partie s'applique à décrire **la succession interne cyclique naturelle (par trouées)**, que les gestionnaires se proposent de mimer pour mener une sylviculture relativement « naturelle » et non destructive des peuplements forestiers irréguliers, **ainsi que les protagonistes végétaux impliqués dans cette dynamique.**

La 2^{nde} partie se focalise sur **l'autécologie des espèces végétales**, c'est-à-dire leur exigence par rapport aux facteurs du milieu, et sur la notion de **facteur limitant**. Elle souligne ainsi que chaque espèce peut être caractérisée selon sa tolérance aux divers facteurs environnementaux, la tolérance à un facteur pouvant être modifiée selon les autres facteurs et selon la taille des individus. Dans cette partie, une attention particulière sera donnée aux espèces végétales sur lesquelles j'ai travaillé au cours de ma thèse, à savoir le chêne sessile et le pin sylvestre pour les arbres, et la callune, la molinie et la fougère aigle pour la végétation du sous-bois.

Les 3^{ème} et 4^{ème} parties sont consacrées **aux interactions entre espèces**. La 3^{ème} partie s'attache à définir le **concept de compétition** entre espèces. Les aspects théoriques de cette notion seront abordés ainsi que les caractéristiques morphologiques et physiologiques auxquelles est liée la capacité compétitrice d'une espèce. Une analyse des conditions dans lesquelles la compétition est susceptible d'avoir lieu et des conséquences de la compétition au niveau individuel (croissance, patrons d'allocation de biomasse, acclimations fonctionnelles des végétaux) sera menée. La 4^{ème} partie est consacrée à une description du processus de **facilitation indirecte** qui, à la différence de la compétition, est une interaction positive entre individus.

La 5^{ème} partie donnera un aperçu de l'utilisation de la **modélisation** en sylviculture et en écologie forestière.

Enfin, les **objectifs et hypothèses de la thèse** seront énoncés au vu de la littérature existante.

Cet état de l'art est complété par les articles présentés dans le chapitre IV (Résultats) qui offrent une approche bibliographique plus spécifique au contexte de l'étude.

1. Dynamique interne cyclique d'un écosystème forestier

1.1. La dynamique forestière naturelle : un modèle dont s'inspire la sylviculture

Au sein d'un écosystème forestier se produisent régulièrement des perturbations (tempête, mort d'un arbre) aboutissant à la chute d'un ou plusieurs arbres, ce qui provoque la formation de trouées dans la canopée arborée adulte. Ces trouées sont ensuite envahies par une communauté herbacée et ligneuse qui évolue en terme de composition spécifique pour finalement tendre vers la reformation de l'écosystème forestier. C'est ce que l'on appelle la **dynamique forestière cyclique interne** (Rameau 1999). Ce processus est à opposer au processus de succession secondaire linéaire. Dans ce cas, l'écosystème forestier est converti en écosystème prairial ou pastoral via les activités anthropiques le plus souvent et c'est ce nouvel écosystème qui, une fois abandonné par l'homme, est de nouveau colonisé par des espèces ligneuses pionnières pour finalement évoluer vers un écosystème forestier (Bazzaz 1990, Coll 2003, Debain 2003).

L'une des méthodes envisagée pour gérer les peuplements irréguliers et obtenir une régénération naturelle est de mimer le processus de dynamique cyclique interne naturelle. Ce type de gestion s'appuie donc sur la **création de trouées** au sein de la canopée arborée adulte dans un objectif de production de bois, de favorisation de certains arbres cibles ou de renouvellement du peuplement.

Cependant, la création d'une trouée a pour conséquence de modifier le **microclimat dans le sous-bois**, appelé aussi « ambiance forestière ». L'ambiance forestière dépend de la taille de la trouée créée mais aussi des caractéristiques de la canopée adulte – identité et âge des arbres, structure spatiale, etc. – (Aussenac 2000, Balandier et Pauwels 2002, Barbier et al. 2008). La diminution de la couverture de la canopée arborée adulte entraîne par exemple une augmentation de l'éclairement en sous-bois et des modifications de sa composition spectrale (Balandier et al. 2006b, Seiwa et al. 2009, Sonohat et al. 2004) ou encore une modification des températures et de la répartition des précipitations (Barbier et al. 2009). Sonohat et al. (2004) ont par exemple montré qu'à surface terrière égale, le pin sylvestre transmet plus de lumière en sous-bois que l'épicéa ou le mélèze, et Messier et Puttonen (1995) ont mis en évidence que l'éclairement disponible sous un peuplement de pin sylvestre diminue entre 7 et 20 ans puis augmente avec l'âge du peuplement.

Les espèces végétales ayant des exigences différentes par rapport aux facteurs du milieu (cf. section 2), la formation d'une trouée et la modification du microclimat qu'elle génère entraînent une réorientation de la composition spécifique de la communauté végétale du sous-bois et de l'abondance relative des différentes espèces végétales (Galhidy et al. 2006, Holeksa 2003, Thomsen et al. 2005, Weisberg et al. 2003). Balandier et Pauwels (2002) soulignent ainsi que sous peuplement de mélèze (*Larix* sp.), la richesse spécifique augmente avec l'éclairement disponible en sous-bois jusqu'à un seuil de 20% d'éclairement, seuil au-delà duquel elle décroît du fait d'un envahissement du sous-bois par des espèces herbacées et arbustives caractérisées par une forte réponse à l'éclairement. Ces

espèces colonisent alors l'espace au détriment des espèces moins agressives. Il apparaît donc de prime importance de pouvoir **prédire la réaction des espèces du sous-bois aux changements microclimatiques engendrés par une ouverture locale de la canopée arborée adulte.**

1.2. Les protagonistes végétaux au sein d'une trouée

L'influence des arbres adultes sur le microclimat a des répercussions sur les jeunes arbres qui émergent en sous-bois (semis ligneux) ou qui se sont développés en sous-étage (gaules et perches). Ces deux stades de développement peuvent être regroupés sous le terme de **régénération** et correspondent aux arbres susceptibles d'assurer le renouvellement du peuplement forestier. La végétation herbacée et arbustive du sous-bois répond également aux variations microclimatiques, certaines ambiances forestières étant propices au développement d'espèces végétales plutôt sciaphiles ou héliophiles, tolérant ou non un stress hydrique ou des températures extrêmes. Cette végétation regroupe ainsi des espèces variées dont certaines sont caractérisées par un comportement opportuniste et monopoliste. Ces espèces sont généralement nuisibles à la régénération des peuplements forestiers étant donné qu'elles se développent très rapidement (Lautenschlager 1999) en excluant les autres espèces (Balandier et Pauwels 2002, Thomas et al. 1999). La végétation monopoliste interfère alors avec le développement de la régénération, et plus particulièrement avec celui des semis d'arbre, via l'utilisation des ressources du milieu mais aussi par le biais de processus chimiques (allélopathie) (Ballester et al. 1982, Gallet et Pellissier 2002, Mallik 2003, Timbal et al. 1990) ou physiques (Ghorbani et al. 2006, Janecek et Leps 2005), si bien que le terme de « **végétation interférente** » sera utilisé pour la nommer.

Ceci souligne la nécessité de poser deux questions majeures :

- **quels sont les besoins en ressources, et particulièrement en lumière, des espèces végétales susceptibles de s'installer dans la trouée nouvellement formée ? (section 2)**
- **quelles interactions se produisent entre les espèces végétales au sein d'une trouée ? (sections 3 et 4)**

2. Autécologie des espèces végétales

2.1. La classification des espèces

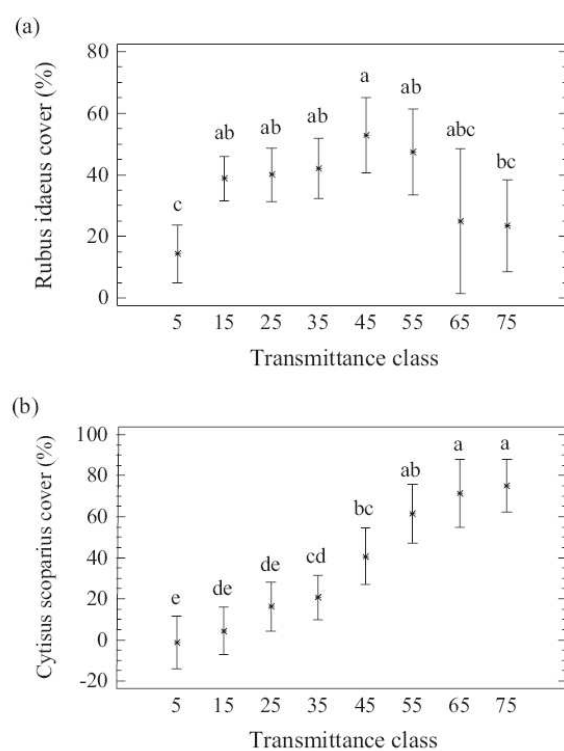
Les naturalistes et scientifiques ont toujours essayé de regrouper les êtres vivants en groupes « homogènes » caractérisés par des traits morphologiques, physiologiques ou adaptatifs communs et des réactions communes à l'environnement qui les entoure. Au sein du règne végétal, une première approche a été de classer les espèces en grandes familles végétales (ptéridophytes, poacées, éricacées, pinacées, etc.) regroupées dans des flores diverses (De Kirwan 1867, Rameau et al. 1989) sur la base d'une morphologie proche des espèces et d'une affiliation génétique commune (travaux de Linné et de Darwin entre autres). Actuellement, si ces classifications binomiales sont une manière de nommer les espèces, un effort est fait pour regrouper les espèces appartenant à des familles différentes selon des caractéristiques qui reflètent des comportements communs de ces espèces vis-à-vis de leur environnement. Pour illustrer ceci, nous pourrions dire que l'épicéa (*Picea abies*) et le pin sylvestre, deux résineux de la famille des pinacées, sont des espèces dont le développement nécessite pour la première un certain ombrage et pour la seconde un fort éclaircissement. De ce fait, ces deux espèces appartenant à la même famille sont adaptées à des environnements différents et apparaissent à des stades contrastés de la dynamique cyclique interne. **L'autécologie d'une espèce, soit son exigence vis-à-vis des facteurs du milieu, est primordiale pour comprendre au moins une partie de son écologie**, définie comme l'ensemble des interactions entre une espèce et son environnement (Begon et al. 1996).

2.2. Autécologie des espèces et notion de facteur limitant

2.2.1. Tolérance d'une espèce à un facteur abiotique

Dans cette partie, les exemples d'autécologie seront principalement pris dans l'autécologie des jeunes arbres et celle des espèces de la végétation du sous-bois. Ainsi, la performance des jeunes arbres est influencée par de nombreux facteurs (Kozłowski 2002, Paluch 2005, Perrin 1963) tels que la disponibilité en ressources ou les conditions climatiques et édaphiques (Dehlin et al. 2004, Pardos et al. 2007). Les exigences vis-à-vis de ces facteurs diffèrent entre les espèces et pour une même espèce, la croissance et la survie sont associées à une combinaison de plusieurs facteurs. Pour une espèce et un facteur, il est ainsi possible de définir un optimum de croissance autour duquel l'espèce considérée tolère une certaine variabilité du facteur (Lyr 1996, Lyr et Garbe 1995, Perrin 1963). Une espèce peut ainsi être définie par sa **tolérance** à un facteur donné, soit son aptitude à subsister dans une gamme plus ou moins large pour ce facteur.

Figure 1. Evolution du taux de recouvrement (%) du framboisier (a) et du genêt (b) en fonction de l'éclairement disponible en sous-bois (divisé en classes de 10%, la valeur médiane de l'intervalle étant indiquée sur l'axe des abscisses) (Gaudio et al. 2008).



2.2.2. Tolérance à l'ombre

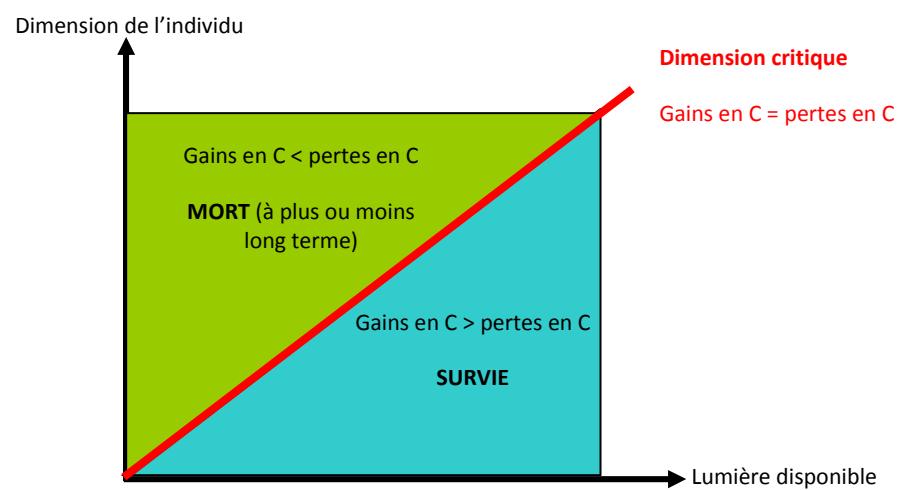
Les réponses des espèces à un facteur donné peuvent être comparées et nous nous concentrerons ici particulièrement sur le **facteur lumière**, primordial au fonctionnement de toute espèce végétale. Certaines espèces, telles que le pin sylvestre, sont considérées comme **intolérantes à l'ombre** : elles seraient incapables de maintenir, pour de faibles éclaircissements, un bilan positif entre les gains de carbone par photosynthèse et les pertes par respiration. D'autres espèces, telles que le hêtre (*Fagus sylvatica*), considérées comme **tolérantes à l'ombre**, seraient par contre capables de subsister à l'ombre par le biais d'acclimations morphologiques et physiologiques permettant une limitation des pertes en carbone ou une absorption efficace de la lumière (Kaelke et al. 2001). Le chêne sessile serait intermédiaire entre le pin sylvestre et le hêtre.

Cependant, le terme de tolérance à l'ombre est largement employé et s'est banalisé, entraînant ainsi une confusion quant à sa signification, comme souligné par plusieurs auteurs (Dreyer et al. 2005, Kunstler 2005). Nous utiliserons la définition donnée par Dreyer et al. (2005) qui définissent la tolérance à l'ombre comme « *la capacité des plants à survivre à faible niveau de lumière pendant de longues durées et de reprendre rapidement une croissance active après remise en lumière* ». La tolérance à l'ombre des espèces est d'une importance primordiale étant donné qu'elle gouverne crucialement les successions végétales (Portsmouth et Niinemets 2007, Sack et Grubb 2001). Alors que les essences intolérantes à l'ombre dominent dans les premiers stades de la succession du fait de leur forte capacité à utiliser la lumière et de leur croissance rapide, les essences tolérantes se retrouvent dans les stades plus tardifs (Tilman 1988, Valladares et al. 2002).

Tout comme les arbres, les espèces herbacées et arbustives ont également des exigences différentes quant à la disponibilité en ressources (Ellenberg et al. 1992, Nabuurs 1996). Ainsi, Gaudio et al. (2008) montrent que le framboisier (*Rubus idaeus*), espèce semi-ligneuse de sous-bois très colonisatrice, atteint un optimum de croissance, quantifiée par le taux de recouvrement (pourcentage de sol occupé par la projection verticale du feuillage), pour des éclaircissements relatifs de 40-50%, seuil au-delà duquel la croissance du framboisier diminue. A la différence du framboisier, le taux de recouvrement du genêt (*Cytisus scoparius*) augmente de manière constante jusqu'à un niveau d'éclaircissement de 80% (éclairage maximal mesuré dans cette étude) (figure 1).

Cependant, comme souligné par plusieurs auteurs (Royo et Carson 2006, Wagner et al. 2010), **il existe peu d'études quantifiant le développement de la végétation de sous-bois en fonction de l'éclaircissement.**

Figure 2. Relation schématique entre la dimension et les besoins en lumière d'un individu (C = carbone).
Adapté de Messier et al. (1999) et de Dreyer et al. (2005).



2.2.3. Éléments influençant la tolérance d'une espèce à un facteur

La tolérance d'un individu à un facteur donné peut être modifiée par les autres facteurs environnementaux (Davis et al. 1999, Walters et Reich 1997). Dans une étude de Sanchez-Gomez et al. (2006), les auteurs montrent par exemple qu'un stress hydrique modifie fortement la relation entre la survie et l'éclairement pour le chêne pédonculé (*Quercus robur*) alors que celle du pin sylvestre n'est pas affectée. En effet, alors que la survie du chêne pédonculé n'est pas influencée par le niveau lumineux sur un sol bien alimenté en eau, elle diminue fortement en condition de faible éclairement quand le sol est sec. La tolérance à un facteur évolue également avec la taille et le stade de développement des individus (Kneeshaw et al. 2006, Niinemets 2006). Il a ainsi été montré que les besoins en lumière des arbres augmentent avec leur dimension (Messier et al. 1999) du fait d'une augmentation avec leur taille de la proportion de tissus non-photosynthétiques par rapport aux tissus photosynthétiques (Balandier et al. 2007, Claveau et al. 2005). En conditions de faible éclairement, une espèce à croissance rapide atteint rapidement une dimension telle que le rapport entre l'efficacité d'interception de la lumière, liée à la quantité de feuillage et à l'efficacité avec laquelle ce feuillage convertit l'énergie lumineuse en carbohydrates, et la biomasse totale de l'individu entraîne un bilan carboné négatif. A contrario, une espèce à croissance lente peut maintenir un bilan carboné positif plus longtemps en maintenant sa taille sous ce seuil critique. On peut ainsi définir une **dimension critique** de l'individu pour laquelle les gains et pertes de carbone sont équivalents. Passée cette dimension, le bilan carboné devient négatif, ce qui peut entraîner à plus ou moins long terme la mort de l'individu (figure 2). En d'autres termes, la dimension critique correspond à la taille maximale que peut atteindre un individu pour un éclairement donné.

2.2.4. Réponses des espèces à un facteur limitant

On parle de facteur limitant lorsque la carence de ce facteur entrave ou empêche un phénomène biologique. L'abondance d'une ressource dans un environnement détermine en partie, comme nous l'avons vu précédemment, l'identité des espèces qui pourront se développer. Dans une revue de synthèse, Coomes et Grubb (2000) soulignent que la lumière est généralement le facteur limitant essentiel dans les forêts tempérées et tropicales dont le sol, relativement riche et humide, autorise le développement d'une population végétale dense interceptant une grande quantité de lumière (Tilman 1988), alors que les ressources souterraines (eau et nutriments) sont les facteurs limitants principaux dans les forêts boréales et arides ou semi-arides, caractérisées respectivement par des sols pauvres et des sols secs.

La faible disponibilité d'une ressource a des conséquences sur la « fitness » des espèces. Ainsi, une carence en ressource peut aboutir à une diminution de croissance, voire même de survie de l'espèce considérée, ou encore à des changements dans les patrons d'allocation de biomasse. Pour illustrer ceci, nous donnerons deux exemples.

Löf et al. (2005) enregistrent par exemple dans une expérimentation sur des semis de hêtre de l'année en conditions contrôlées impliquant deux niveaux d'irrigation et trois niveaux d'éclairement, une nette augmentation de la biomasse entre 2 et 43% d'éclairement. Cependant, la biomasse foliaire est six fois supérieure à 43% d'éclairement comparativement à 2% d'éclairement en milieu irrigué alors qu'en conditions de stress hydrique, la biomasse foliaire n'est multipliée que par quatre. De la même manière, la biomasse du tronc est multipliée par cinq sur sol irrigué et par quatre en conditions de stress hydrique. Il est intéressant de remarquer dans cette étude que la biomasse des racines augmente également entre le faible et le fort éclairement (x 8). Cependant, la biomasse racinaire est équivalente entre les milieux secs et irrigués. Ainsi, en conditions de stress hydrique et de fort éclairement, c'est-à-dire quand le facteur limitant est la teneur en eau du sol, la biomasse allouée aux racines reste identique alors que la biomasse allouée aux parties aériennes diminue. A ce sujet, il a été rapporté à plusieurs reprises que les jeunes arbres allouent préférentiellement la biomasse aux parties aériennes si la lumière est le principal facteur limitant et aux racines si les ressources souterraines sont le principal facteur limitant (Gardiner et Hodges 1998, Tilman 1988, Van Hees 1997, Van Hees et Clerkx 2003). Certaines études soulignent que ce processus n'est pourtant pas systématique et qu'il dépendrait notamment de la tolérance des espèces au facteur limitant. Coll et al. (2004) montrent ainsi sur des semis de hêtre de deux ans que la présence d'un dense tapis de graminées compétitrices pour les ressources souterraines entraîne une forte diminution de la biomasse des semis, et ce de manière plus prononcée pour les racines que pour les parties aériennes. Pourtant, dans ce cas, les facteurs limitants sont les ressources souterraines. Cependant, le hêtre est une espèce très intolérante à la sécheresse.

Dans un sous-bois de peuplement d'épicéas, De Chantal et al. (2003) ont mis en évidence que la biomasse des semis de deux résineux, le pin sylvestre et l'épicéa, augmente suite à une ouverture de la canopée arborée adulte et donc à une augmentation de lumière, et que le pin sylvestre, à la différence de l'épicéa, est capable d'allouer, en réponse à cette augmentation d'éclairement, une plus forte proportion de biomasse aux parties aériennes et plus particulièrement aux aiguilles. Le pin sylvestre, espèce de lumière, est donc caractérisé dans cette étude par une réponse morphologique plus forte à une augmentation d'éclairement qu'une espèce tolérante à l'ombre comme l'épicéa.

En réaction à la carence d'une ressource, les espèces végétales sont également capables de s'acclimater via des ajustements fonctionnels. Ainsi, une diminution d'éclairement peut provoquer des réactions au niveau foliaire entraînant une augmentation de l'efficacité d'interception de cette ressource. En milieu sombre, un investissement préférentiel à la surface foliaire (donc à la surface d'interception de la lumière) plutôt qu'à la masse foliaire (donc à la quantité de tissus et bagages cellulaires et moléculaires investis dans la photosynthèse) a été plusieurs fois démontré. De ce fait, la masse foliaire par unité de surface diminue quand l'éclairement diminue (Aranda et al. 2004, King 2003).

2.3. Cas particuliers : autécologie du pin sylvestre, du chêne sessile, de la callune, de la molinie et de la fougère aigle

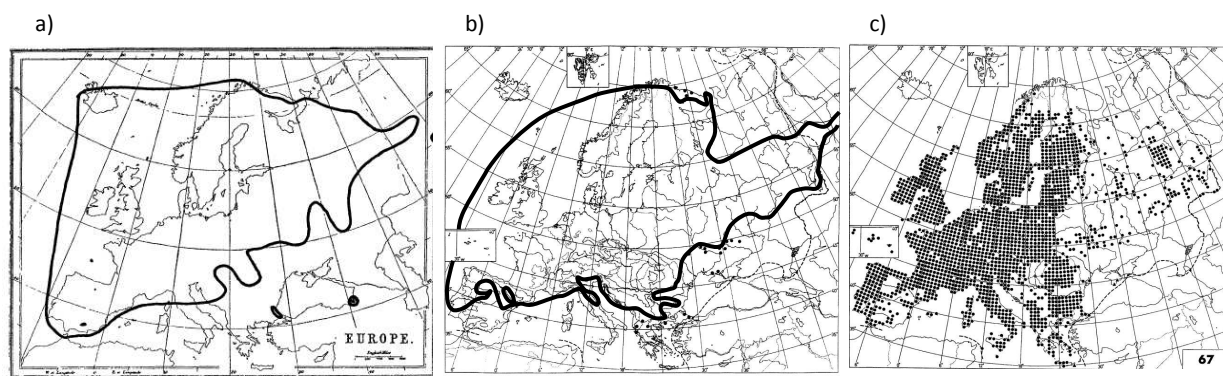
2.3.1. Les espèces d'arbre

Le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) est une espèce pionnière qui a la plus large aire de répartition parmi le genre *Pinus* (Medail 2001, Richardson 2000). Ce résineux est considéré comme héliophile (De Kirwan 1867, Lanier et al. 1986), tolérant aux sols pauvres (Oyen et al. 2006) et résistant à des sécheresses modérées (Picon-Cochard et al. 2006). Ceci ne signifie pas pour autant que la croissance du pin est meilleure sur sol pauvre et sec que sur sol riche et humide. En ce qui concerne l'impact de la fertilisation, Iivonen et al. (2001) montrent par exemple, dans une étude réalisée en chambre climatique et comparant deux niveaux de fertilité (N : 0.25 et 2.5 mM), que la production de biomasse foliaire de semis de pin sylvestre est multipliée par trois en conditions fertilisées. Notons également que certaines espèces intolérantes à l'ombre sont capables, en milieu ombragé, de mettre en place une réaction de « shade-avoidance », ou évitement de l'ombre, en augmentant leur croissance en hauteur pour acquérir potentiellement plus de lumière. Cette réaction est déclenchée par la diminution de la qualité lumineuse sous un couvert végétal (Aphalo et al. 1999, Dehlin et al. 2004). En effet, un couvert végétal absorbe préférentiellement les longueurs d'ondes dans le rouge clair (RC, 660 nm) alors que le rouge sombre (RS, 730 nm) est transmis. La diminution du rapport RC/RS est perçue au niveau de photorécepteurs particuliers de la plante, les phytochromes. Il a été montré sur des semis de pin sylvestre que la réaction d'évitement de l'ombre avait lieu en milieu enrichi en nutriments alors que sur sol forestier plus pauvre, les semis en étaient incapables (De la Rosa et al. 1998, 1999).

En ce qui concerne le niveau hydrique du sol, Barbeito et al. (2009) mettent en évidence que la présence d'une régénération de pin sylvestre sous peuplements réguliers ou irréguliers de chêne tauzin (*Q. pyrenaica*) et pin sylvestre (forêt méditerranéenne, Espagne) est positivement associée à la présence d'un couvert arboré adulte partiel et à une teneur en eau du sol relativement élevée en été. Cependant, il est possible que dans des zones plus tempérées et donc plus humides, la présence d'un couvert ne favorise pas forcément l'installation des jeunes pins sylvestres. Ceci dépend encore une fois du facteur le plus limitant (lumière ou teneur en eau du sol).

L'effet positif de la lumière sur le pin sylvestre a été largement démontré, notamment en ce qui concerne le stade semis (Mason et al. 2004), sans pour autant qu'il existe de courbes de réponse du pin à la lumière. De Chantal et al. (2003) montrent qu'en réponse à une augmentation d'éclairement dans des trouées situées au sein de peuplements d'épicéas en Finlande, la biomasse aérienne d'un semis de pin peut passer de 0.01 à 0.7 g et la surface foliaire projetée de 0.1 à 40 cm² pour des éclaircissements respectifs de 100 et 1200 MJ/m².

Figure 3. Aire de répartition en Europe de la callune (a, Gimingham 1960), de la molinie (b, Taylor et al. 2001) et de la fougère (c, Marrs and Watt 2006). Pour la callune et la molinie, les lignes noires délimitent l'aire de répartition alors que la présence de la fougère est visualisée grâce aux points noirs.



Calluna vulgaris
illustration d'Otto Wilhelm Thomé
(1840-1925)



Molinia caerulea
illustration d'Otto Wilhelm Thomé
(1840-1925)



Pteridium aquilinum
illustration de Carl Axel Magnus Lindman
(1856-1928)

Le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl) est une espèce très représentée en France (Timbal et Aussenac 1996). C'est un feuillu de demi-ombre relativement rustique, tolérant les sols pauvres et secs aussi bien que les sols engorgés (Becker et Lévy 1990, Dickson et Tomlinson 1996). Rameau (1990) le définit ainsi comme une espèce mésophile à xérophile, bien qu'il soit plus sensible à des sécheresses sévères que les chênes méditerranéens (*Q. pubescens*, *Q. ilex*, *Q. coccifera*, *Q. pyrenaica*, *Q. cerris*). Sa croissance est positivement liée à l'éclairement. Von Lüpke (1998) a mené une expérimentation sur des chênes sessiles plantés dans des peuplements de hêtre ou de pin en Allemagne et a analysé les résultats après huit années de croissance. Sur un gradient d'éclairement allant de 5% à 100%, il enregistre une réduction de la croissance en hauteur des chênes sessiles pour des éclaircissements inférieurs à 40% ainsi qu'une forte mortalité apparaissant pour des éclaircissements inférieurs à 10%. En effet, la hauteur moyenne des chênes est d'environ 50 cm et 300 cm sous des éclaircissements respectifs de 11% et 44%.

Comme dit précédemment, je me suis focalisée dans mon travail de thèse sur la régénération du pin et non sur celle du chêne. Ce choix a été orienté par deux raisons principales.

La première est basée sur la tolérance des deux espèces à l'ombrage. En effet, le pin est considéré comme une espèce plus demandeuse en lumière que le chêne si bien que sa régénération est supposée être plus problématique dans un sous-bois plus ou moins sombre de peuplement irrégulier. Les résultats issus d'un état des lieux réalisé en forêt domaniale d'Orléans (Allain et al. 2004) mettent ainsi en évidence que le pin partage souvent la strate dominante du peuplement mais qu'il est rarement rencontré en sous-étage, contrairement au chêne qui occupe toutes les strates de l'écosystème forestier. La seconde raison de notre choix est que les gestionnaires forestiers semblent connaître les facteurs influençant la régénération du chêne, étant donné que c'est une espèce « noble » étudiée depuis fort longtemps. Le succès de la régénération de cette espèce est donc certes soumis à de nombreux aléas car fortement influencé notamment par la pression d'herbivorie liée au gibier ou encore par la prédation des graines, mais les gestionnaires forestiers connaissent ces aléas. Par contre, les facteurs influençant la régénération du pin sylvestre en peuplement irrégulier ont été moins étudiés et sont donc moins connus, ce qui a poussé les gestionnaires à nous inviter à considérer cette espèce plutôt que le chêne. Il est cependant évident qu'une meilleure compréhension du fonctionnement des peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre, notamment en ce qui concerne l'évolution du mélange dans le temps, nécessiterait de travailler également sur la régénération du chêne.

2.3.2. La végétation du sous-bois

La callune (*Calluna vulgaris* L.), la molinie bleue (*Molinia caerulea* L. Moench) et la fougère aigle (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn in Kersten) sont respectivement une éricacée, une poacée et une ptéridophyte de la famille des dennstaedtiacées. Ces trois espèces sont caractérisées par une vaste aire de répartition (Gimingham 1960, Marrs et Watt 2006, Taylor et al. 2001, figure 3).

Ce sont des espèces considérées comme héliophiles ou semi-héliophiles, avec des indices d'Ellenberg (1992) pour la lumière de 8, 7, 6 sur une échelle de 9 (pleine lumière) pour la callune, la molinie et la fougère respectivement. De ce fait, ces trois espèces sont susceptibles d'être abondantes en trouée, comparativement aux peuplements forestiers fermés. Dans une étude réalisée dans les Alpes du nord dans des peuplements où coexistent le chêne sessile, le châtaignier (*Castanea sativa*) et le hêtre, Pagès et Michalet (2003) montrent ainsi que la biomasse de la molinie est 18 fois supérieure en trouée (100% d'éclairement) que sous un peuplement fermé (3% d'éclairement). Pour la fougère, Den Ouden (2000) met en évidence dans une expérimentation réalisée en pépinière (Hollande) qu'après trois années de croissance, la biomasse des frondes est multipliée par environ 4,5 entre des plants de fougère se développant à 7% d'éclairement et des plants se développant à 100% d'éclairement. En ce qui concerne la callune, nous n'avons pas trouvé de données quantifiant son développement en fonction de l'éclairement. Grime et al. (2007) soulignent que ces trois espèces ont une nette préférence commune pour les sols acides caractérisés par des pH inférieurs à 5 et que la molinie est l'espèce la plus inféodée aux milieux humides. De plus, les trois espèces sont associées à des diversités floristiques faibles.

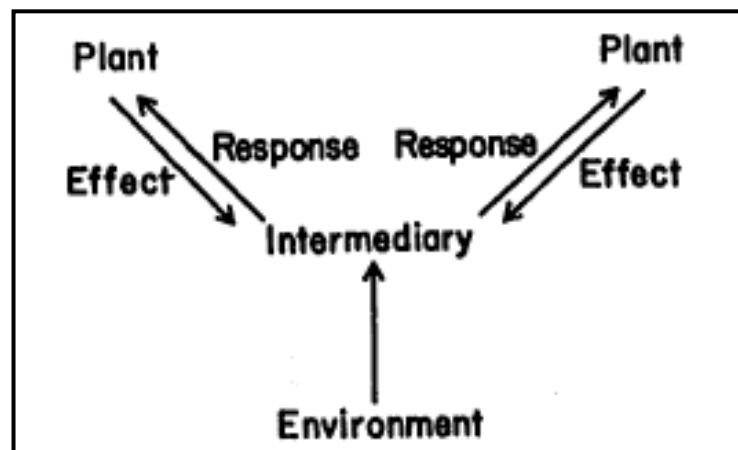
Du fait de leur grande amplitude écologique, ces trois espèces sont souvent retrouvées dans les mêmes milieux (Aerts 1989, Chapman et al. 2009) bien que la callune soit alors négativement affectée par la présence de l'une ou l'autre espèce. Dans cette optique, certaines études concernent la réhabilitation des landes à callune envahies notamment par la fougère. Le Duc et al. (2007) montrent ainsi, dans une étude réalisée au Royaume-Uni sur des landes à callune, qu'un traitement de la fougère, mécanique par coupes ou chimique par herbicides, favorise non seulement l'établissement à long terme de la callune mais aussi l'installation de plants de chêne sessile.

Il est cependant important de souligner ici que dans la littérature existante, l'exigence de ces trois espèces vis-à-vis des facteurs du milieu est décrite de façon empirique mais n'est pas ou peu quantifiée, bien que la fougère aigle ait reçu une attention plus notable grâce à la thèse de Den Ouden (2000).

2.4. Conclusion

La tolérance d'une espèce aux facteurs du milieu, et notamment à la disponibilité en ressources, est affectée par les différents éléments modifiant ces facteurs. Parmi eux, la modification des niveaux de ressources induite par les autres espèces végétales est d'une importance capitale. Ainsi, dans un écosystème forestier, arbres adultes, végétation interférente et jeunes arbres utilisent les mêmes ressources du milieu (lumière, eau et nutriments). En peuplement très dense, le sous-bois est sombre et les arbres adultes interceptent ou absorbent aussi bien la lumière que l'eau et les nutriments. Seules les espèces de sous-bois tolérantes à l'ombre peuvent alors subsister. Dans un contexte où la canopée arborée adulte est plus clairsemée ou au sein de laquelle existent des trouées, la quantité de lumière arrivant en sous-bois est plus importante, ce qui autorise le développement notable et diversifié d'espèces végétales moins tolérantes à l'ombre, qu'elles appartiennent à la régénération ligneuse ou à la végétation interférente. Il est alors important de comprendre les interactions entre les jeunes arbres et la végétation interférente, qui dépendent elles-mêmes des caractéristiques de la canopée arborée adulte. Ces interactions sont traitées dans les deux sections suivantes. En premier lieu, nous nous focaliserons sur les interactions négatives entre individus, avec une attention particulière pour la compétition, interaction négative impliquant les ressources du milieu. En second lieu, la notion de facilitation entre individus, interaction positive, sera abordée.

Figure 4. Schématisation des interactions indirectes entre plantes via un intermédiaire qui peut être une ressource, un pathogène ou un composé toxique (Goldberg 1990). Si l'intermédiaire est une ressource, on parle de compétition.



3. Les interactions négatives dans le domaine végétal

3.1. Introduction

Au sein des interactions négatives entre espèces (interspécifiques) ou individus d'une même espèce (intraspécifiques) sont généralement opposées les interactions symétriques, c'est-à-dire réciproquement négatives, et asymétriques quand seul un individu sur les deux subit un impact négatif, ou encore les interactions directes et indirectes, c'est-à-dire quand une plante agit sur une autre plante via un intermédiaire. Nous parlerons principalement dans cette section d'interactions négatives asymétriques et indirectes. Ce processus est bien illustré dans le schéma de Goldberg (1990) auquel je ferai fréquemment référence (figure 4). Dans ce schéma, deux individus se développant au même endroit peuvent agir sur et/ou réagir à l'intermédiaire. Si l'intermédiaire est une ressource (lumière, eau, nutriments), l'interaction porte le nom de **compétition**. Si l'intermédiaire est un composé chimique, on parlera d'**allélopathie**. L'allélopathie peut être indirecte mais aussi directe. Dans les paragraphes suivants, une attention particulière sera portée au processus de compétition. Le processus d'allélopathie ainsi que les phénomènes de blocage mécaniques seront abordés de manière plus succincte.

3.2. Définition de la compétition

La compétition a été définie de multiples manières. Actuellement, la compétition est le plus souvent définie, d'un point de vue mécaniste, comme une **interaction négative pour les ressources du milieu** au niveau de l'individu : elle a lieu quand deux individus utilisent un même pool de ressources en quantité limitée et a pour conséquence une diminution de la survie et de la croissance d'un ou des deux individus en compétition (Begon et al. 1996).

Dans le schéma de Goldberg (1990), l'intermédiaire est alors une ressource et la compétition entre deux individus dépendra de deux paramètres :

- l'**effet de chacun des individus sur le niveau de ressource**, lié au taux de prélèvement de la ressource et à la taille de la plante, et entraînant une diminution de la disponibilité en ressource,
- la **réponse au niveau de ressource**, liée à des adaptations à la disponibilité en ressource telles que l'augmentation de l'acquisition de la ressource, l'augmentation de son efficacité de conversion ou encore la diminution des pertes.

La **capacité compétitrice** d'un individu dépend de ces deux composantes.

La définition que nous utiliserons se réfère donc aux ressources, aux mécanismes permettant leur acquisition, à la tolérance à de faibles niveaux de ressources, ainsi qu'aux mécanismes par lesquels une plante influe sur ses voisins en modifiant l'environnement. Une autre approche consiste à décrire la compétition uniquement par les conséquences qu'elle est supposée entraîner, par exemple par

l'influence de l'abondance d'une espèce A sur la croissance d'une espèce B, sans pour autant décrire les mécanismes impliqués dans cette interaction. Cependant, Grime (2001) souligne à raison le risque résidant dans l'attribution de toutes les différences observées au niveau de la croissance végétative, de la reproduction ou de la mortalité au processus de compétition : il existe en effet des disparités dans les performances des plantes pouvant provenir de réponses non liées aux ressources. Ainsi, une plante A peut favoriser le développement d'un prédateur d'une plante B et entraîner par là-même une diminution de la croissance ou une mortalité prononcée de la plante B, sans pour autant qu'il y ait eu compétition pour les ressources. On parle alors de compétition « apparente », par opposition à la compétition « réelle » pour les ressources (Connell 1990).

3.3. Stratégies compétitives des végétaux et capacité compétitrice

3.3.1. Traits caractérisant les espèces compétitrices

Deux grandes stratégies permettent à un individu d'être plus compétitif qu'un autre (Balandier et al. 2006a) : **réduire rapidement la ressource à un faible niveau** pour empêcher les individus voisins de l'exploiter ou **survivre sur de faibles niveaux de ressource**. Quand la ressource est abondante, les espèces présentant de forts taux de croissance (maximisation de l'utilisation des ressources) sont favorisées et peuvent rapidement coloniser le milieu et exploiter les ressources disponibles au détriment d'espèces à croissance plus lente. A l'inverse, quand une ressource devient limitante, les espèces capables de réduire leurs pertes en ressource sont avantagées. Ainsi, sur sol fertile, les compétiteurs efficaces seront ceux capables de maximiser l'acquisition des nutriments grâce à un jeu de traits morphologiques au niveau du système racinaire (forte proportion de racines fines par exemple) ou de traits physiologiques comme une augmentation de la cinétique enzymatique (Casper et Jackson 1997). Par contre, sur un milieu pauvre en nutriments, les espèces efficaces réduiront leur perte en nutriments par un turn-over lent des tissus ou une faible teneur en nutriments dans les tissus sénescents.

Les espèces adoptant la première stratégie sont généralement pionnières et héliophiles, caractérisées par de forts taux de croissance (Hangs et al. 2002, Lautenschlager 1999) aboutissant à la formation rapide d'un système aérien très développé et/ou d'un système racinaire dense en réponse à une augmentation de ressource (forte composante « réponse au niveau de ressource » dans le modèle de Goldberg, 1990), ce qui va souvent de paire avec une bonne efficacité de capture des ressources (forte composante « effet sur la disponibilité en ressource »).

Les exemples illustrant cette stratégie compétitive sont particulièrement nombreux au sein de la végétation herbacée et arbustive. Il a été montré que certaines graminées pérennes sont capables de réagir rapidement à un nouvel apport en ressource en formant un système racinaire dense et plutôt superficiel essentiellement constitué de racines fines (Coll et al. 2004) efficaces dans le prélèvement

des ressources souterraines (Nambiar et Sands 1993). Ainsi, Aerts et al. (1991) ont montré dans une expérimentation en conditions contrôlées qu'une fertilisation du sol entraîne une augmentation de la biomasse racinaire de la molinie bien plus rapide et importante que pour la callune. La molinie est même capable de pénétrer l'espace souterrain déjà envahi par la callune. Dans le même ordre d'idées, Coll et al. (2003) ont mis en évidence, dans une expérience réalisée sous peuplements de pin sylvestre dans la chaîne des Puys (France), que les racines de graminées sont prépondérantes dans les premiers horizons de sol, c'est-à-dire la zone dans laquelle se développe le système racinaire des jeunes arbres, comparativement aux racines de dicotylédones diverses qui se développent plus en profondeur. De plus, les racines des graminées entament leur croissance un mois avant les dicotylédones et de manière plus brutale, ce qui a pour conséquence d'entraîner rapidement une diminution des ressources et de la teneur en eau du sol. Les graminées sont donc susceptibles d'induire une compétition souterraine forte vis-à-vis des jeunes arbres.

D'autres espèces telles que certaines fougères ou dicotylédones semi-ligneuses (comme le framboisier, le genêt, la ronce et la fougère aigle) sont capables de réagir rapidement à une augmentation de lumière par le développement d'un feuillage dense et couvrant. La biomasse foliaire du framboisier peut ainsi varier d'environ 1 à 10g/m² entre des éclaircissements de 9% et 40% dans un contexte de forêt québécoise dominée par l'érable, le hêtre et le bouleau (Ricard et Messier 1996). La forte densité des feuillages ainsi formés est susceptible d'intercepter une forte quantité de lumière (George et Bazzaz 1999). Humphrey et Swaine (1997) ont par exemple montré, dans une étude réalisée dans de grandes trouées localisées au sein de chênaies en Ecosse, que la présence d'un tapis de fougère aigle en sous-bois peut réduire l'éclairement disponible à 6% de l'éclairement incident.

Les espèces adoptant la seconde stratégie compétitive sont caractérisées par des traits impliqués dans la conservation des ressources. L'espèce très largement étudiée adoptant cette stratégie est le hêtre. Cette espèce tolérante à l'ombre est caractérisée par un taux de croissance lent si bien qu'à l'ouverture d'une trouée, elle sera rapidement dominée par des espèces pionnières telles que le pin sylvestre ou le bouleau (*Betula pendula*). Sa tolérance à l'ombre lui permet cependant de persister et de croître, même lentement, dans un sous-bois sombre alors que les espèces pionnières et héliophiles constitutives du peuplement sont incapables de se régénérer sous elles-mêmes. Les ouvertures du peuplement seront alors profitables à l'espèce tolérante à l'ombre, représentée en sous-bois par une régénération avancée conséquente. Ces espèces dominent dans les stades tardifs de la succession végétale.

Figure 5. Le modèle « Resource ratio » (Tilman 1988) illustre la répartition et l'abondance relatives de cinq espèces végétales (A, B, C, D, E) le long d'un double gradient de productivité du sol (teneur en nutriments) et de lumière disponible. L'espèce E est un compétiteur supérieur dans les habitats caractérisés par une forte teneur en nutriments et par une faible luminosité.

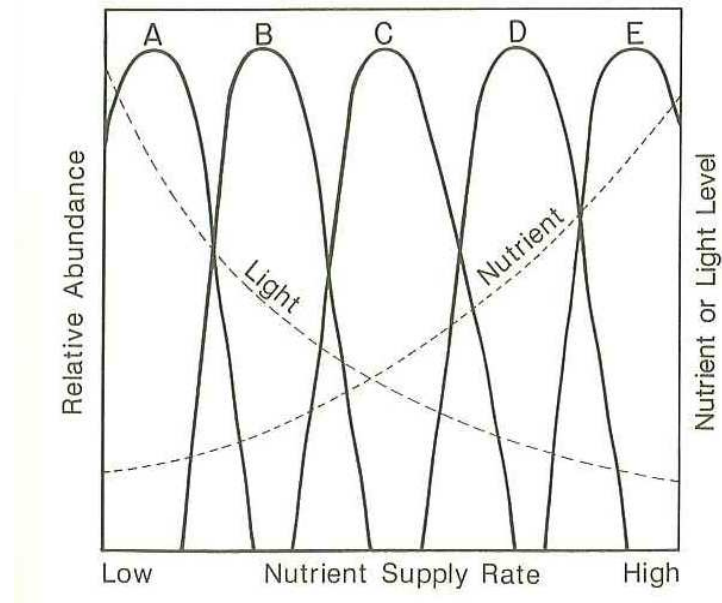
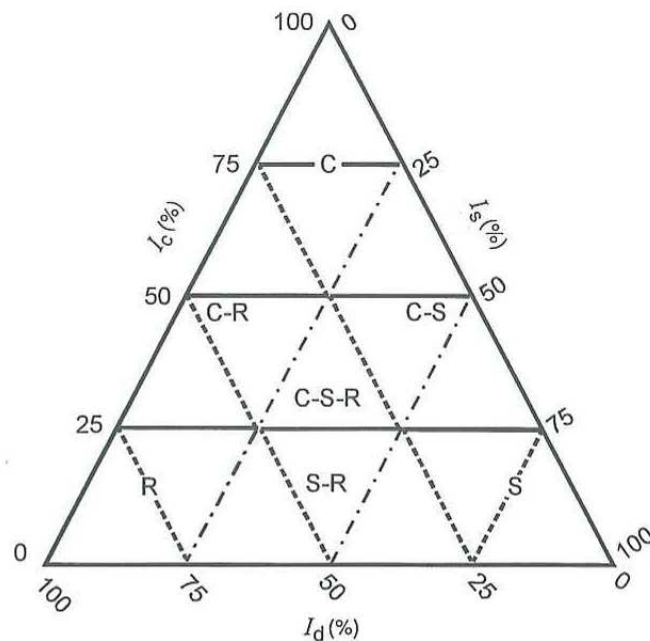


Figure 6. Modèle de classification des espèces compétitrices C, tolérantes au stress S et rudérales R le long de trois gradients I_c (relatif à l'importance de la compétition —), I_s (relatif à l'importance du stress - -) et I_d (relatif à l'importance de la perturbation - . . .) (Grime 2001).



On voit ainsi que les espèces, selon qu'elles présentent l'une ou l'autre des stratégies, ne sont pas de bons compétiteurs dans les mêmes milieux. Ceci est illustré par Tilman (1988, figure 5) : cet auteur souligne qu'en milieu faiblement perturbé, plus la productivité d'un milieu est forte, plus la lumière disponible dans le milieu diminue du fait de son envahissement par une communauté végétale dense. Le long de ce double gradient se succèdent des espèces caractérisées par des traits de vie différents, qui sont des compétiteurs supérieurs pour un certain jeu de disponibilité relative des ressources souterraines et aérienne.

Dans le **modèle 'Resource-ratio' de Tilman**, les espèces végétales annuelles et pérennes de début de succession sont considérées comme des compétiteurs supérieurs dans des habitats caractérisés par un ratio lumière / nutriments élevé. Elles sont caractérisées par des taux de croissance rapides et une forte capacité à envahir l'espace. Les espèces de fin de succession sont au contraire considérées comme des compétiteurs supérieurs dans les milieux caractérisés par une diminution du ratio lumière / nutriments par le biais d'une diminution de la lumière : ces espèces sont caractérisées par une forte tolérance au manque de ressources associée à des traits tels qu'une limitation des pertes en ressources. Il est cependant important de noter ici que certains auteurs ne sont pas d'accord avec la théorie de Tilman. Le débat oppose ainsi deux théories : celle de Tilman (1988) et celle de Grime (2001, mais 1^{ère} édition en 1979).

3.3.2. Controverses autour du concept de compétition

Les deux théories sont en accord sur la prédiction des traits permettant à une espèce de dominer dans un milieu donné. Si une ressource est limitante dans un milieu, les espèces capables de tolérer ce faible niveau de ressource domineront alors que si la ressource est abondante, les espèces capables de maximiser l'acquisition de cette ressource domineront. Cependant, si ces deux jeux de traits sont attribuables à des espèces compétitrices pour Tilman, seul le deuxième l'est pour Grime. Grime définit ainsi trois catégories de stratégies végétales illustrées dans son célèbre **modèle « CSR »** (figure 6) : les espèces compétitrices C sont adaptées aux milieux riches et peu perturbés et sont caractérisées par de forts taux de croissance aérien et souterrain ; les espèces tolérantes au stress S tolèrent de faibles niveaux de ressource et sont caractérisées par de faibles taux de croissance ; enfin, les espèces rudérales R sont adaptées aux milieux perturbés et sont caractérisées par une courte durée de vie et un fort taux de reproduction. Ainsi, les espèces compétitrices le sont pour toutes les ressources du milieu et la compétition n'a lieu que dans des environnements riches en ressource. A l'inverse, Tilman prédit qu'une espèce est rarement un bon compétiteur pour toutes les ressources du milieu et qu'il existe un compromis tel que dans un milieu où les ressources limitantes sont souterraines, les espèces capables d'allouer plus de biomasse à leur système racinaire seront privilégiées alors qu'à l'inverse, dans un milieu où la lumière est la ressource limitante, les espèces capables d'allouer plus de biomasse à leur système aérien seront privilégiées. Ainsi, dans la définition

du succès compétitif selon Tilman, les traits végétaux et les conditions environnementales menant à la dominance d'une espèce dans un milieu donné sont considérés à travers le mécanisme de la compétition et il n'existe pas de jeu de conditions environnementales dans lesquelles les espèces peuvent survivre sans entrer en compétition. La compétition n'est pas forcément plus forte en milieu productif qu'en milieu improductif pauvre en ressources. Cette vision a été supportée par diverses études. Davis et al. (1998) ont ainsi mené une expérimentation dans laquelle des semis de chêne (*Q. macrospora* et *Q. ellipsoidalis*) sont soumis à un double gradient de teneur en eau du sol et d'éclairement, en présence ou non de végétation herbacée. Les résultats soulignent que l'intensité de la compétition, calculée sur la base de la survie des semis, est maximale quand la biomasse de la végétation herbacée et la teneur en eau du sol sont les plus faibles, à l'inverse du modèle CSR de Grime qui prédit que l'intensité de la compétition, est positivement corrélée à l'abondance de la ressource, à la productivité de l'habitat et à la biomasse de la végétation environnante.

Quoi qu'il en soit, Tilman considère que les traits permettant une tolérance aux faibles niveaux de ressource sont également des traits compétitifs. Le fait que Grime ne considère pas ce jeu de traits comme conférant un pouvoir compétitif est, de l'avis de plusieurs auteurs et du mien, réducteur. En effet, Grime ne considère pas que les espèces de fin de succession, tolérantes au stress, capables de remplacer d'autres espèces et de leur survivre pendant de longues périodes de temps lors du processus de la succession, soient de bons compétiteurs (Grace 1990). La dominance des espèces de fin de succession n'est donc pas due à leur pouvoir compétitif. Or, dans ce processus, les espèces de fin de succession interagissent pour les ressources avec les espèces pionnières pour finalement devenir dominantes, ce que nous considérerons comme étant un avantage compétitif.

3.3.3. Quelques exemples de l'impact de la compétition sur les semis d'arbre

Dans la section 2.2.4, nous avons vu qu'un individu répond à un facteur limitant par des diminutions de croissance et de survie, des modifications de patron d'allocation de biomasse et des acclimations fonctionnelles ou morphologiques. En présence d'une végétation susceptible de diminuer drastiquement la disponibilité d'une ressource, ces mêmes réactions sont observées sur les semis d'arbre. L'effet négatif de la végétation sur la régénération est d'autant plus gênant que son impact peut se ressentir pendant de nombreuses années (Wagner et al. 2006). Löf (2000) a noté dans une étude réalisée sur milieu prairial (Suède) qu'une interférence entre un couvert herbacé et des semis de hêtre et de chêne réduisait encore la croissance en diamètre trois ans après la plantation des semis.

Si les semis ligneux s'établissent au sein d'un couvert végétal déjà installé, la compétition est alors asymétrique (Keddy 1990) et la réponse des semis est déterminée par le niveau de ressource imposé par la végétation environnante. Si cette végétation en place est particulièrement compétitrice pour les ressources du milieu, le succès de l'installation des semis et leur croissance peuvent être très inhibés

par la compétition induite par la végétation. Le tapis végétal formé par une végétation de sous-bois particulièrement compétitrice pour les ressources du milieu peut même stopper le processus de succession végétale pendant plusieurs années (Connell et Slatyer 1977), empêchant ainsi le développement de quasiment toute autre espèce (Den Ouden 2000, Prévosto et al. 2004, Royo et Carson 2006). Ceci explique en partie le rôle néfaste de certaines espèces de la végétation du sous-bois sur le renouvellement du peuplement forestier. Ce phénomène est largement atténué si la végétation et les jeunes arbres s'installent en même temps, bien que Thomas et al. (1999) aient montré que 10 ans après des éclaircies réalisées dans des peuplements de Douglas (USA), les espèces ligneuses sont caractérisées par une plus faible réponse à l'éclaircie que les espèces herbacées, les fougères et graminées étant particulièrement réactives à l'augmentation de lumière engendrée par les éclaircies. Les jeunes arbres réagissent donc généralement moins rapidement à une augmentation d'éclairement que les espèces herbacées du sous-bois, et ce même quand ils ne sont pas gênés par un dense couvert herbacé.

Dans la littérature, de nombreux exemples mettent en évidence l'impact négatif de certaines espèces herbacées / arbustives compétitrices vis-à-vis des jeunes arbres. Nous illustrerons donc les conséquences de la compétition à partir d'exemples pris dans des écosystèmes forestiers et prairiaux. Notons que beaucoup d'études menées sur ce sujet reposent sur la comparaison de la performance des semis d'arbre entre des traitements avec et sans végétation (Albaugh et al. 2003), en s'appuyant ou non sur les facteurs impliqués.

Ainsi, il a été montré des réductions drastiques de diamètre et de hauteur sur des semis d'arbre se développant en présence de végétation comparativement à des semis poussant sur sol nu. Adams et al. (2003) ont montré une réduction de 40% en diamètre et de 52% en hauteur en deux ans sur des eucalyptus (*Eucalyptus globulus*) poussant sur un tapis de houlque laineuse (*Holcus lanatus*, graminée) en Australie du fait a priori d'une compétition pour l'azote du sol. Les études traitant de la compétition pour la lumière montrent souvent un effet négatif de la compétition plus prononcé sur la croissance en diamètre que sur la croissance en hauteur des jeunes plants ligneux, notamment pour la régénération résineuse sempervirente au sein d'espèces herbacées dont le feuillage ne persiste pas durant l'hiver (Jobidon 2000, Picon-Cochard et al. 2006). Ceci semble provenir en partie du décalage phénologique entre la croissance des semis de conifères et le moment où la végétation acquiert un feuillage mature. Ainsi, Jach et Ceulemans (1999) soulignent que les croissances en hauteur et en diamètre de semis de pin sylvestre débutent mi-avril mais se terminent respectivement fin mai et mi-août. Or, peu d'espèces herbacées dont le feuillage est caduc en hiver et se reforme au printemps sont pleinement matures mi-avril. Ainsi, les feuillages de la molinie et de la fougère sont complètement matures (interception maximale de la lumière) en juin – juillet (Marrs et Watt 2006, Taylor et al. 2001). La croissance en hauteur des semis se déroule donc majoritairement en absence du couvert herbacé alors que la croissance en diamètre se déroule en partie lorsque la végétation est présente.

De plus, que ce soit pour les semis feuillus ou résineux, la croissance en hauteur est largement prédéterminée dans le bourgeon et a lieu à une période pendant laquelle la photosynthèse est peu active, si bien qu'elle est tributaire des réserves carbonées présentes dans le semis au moment de l'allongement (Kozłowski 1971).

La réduction de croissance des semis engendrée par une diminution de la disponibilité des ressources a pour conséquence une réduction de biomasse des jeunes plants ligneux. Norberg et al. (2001) ont travaillé sur des semis de pin sylvestre d'un an en interaction avec la callune et ont mis en évidence une augmentation de la biomasse des semis de pin ($\times 5$) après cinq années de croissance concomitante avec la suppression de la callune comparativement à des semis se développant sur un sol envahi de callune. Dans le même ordre d'idées, Picon-Cochard et al. (2006) ont mis en évidence sur des pins sylvestres de trois ans plantés sur sol nu ou sur prairie envahie par une végétation majoritairement graminéoïde une diminution de 85% de la biomasse totale après un an et demi de croissance dans la végétation.

La végétation interférente est souvent citée comme un compétiteur particulièrement néfaste vis-à-vis de la régénération mais la canopée arborée adulte peut également jouer un rôle important (Balandier et al. 2007). Certaines études mettent même en évidence un impact plus négatif des arbres adultes que de la végétation interférente sur les jeunes arbres (Curt et al. 2005) et sur les autres espèces herbacées présentes dans le sous-bois. Pagès et Michalet (2006) montrent par exemple que la croissance de la canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*, une graminée) est affectée plus négativement par l'ombrage dû à une canopée arborée adulte composée du chêne sessile, du châtaignier et du hêtre, que par la compétition induite par un couvert dense de molinie en trouée. Dans le même ordre d'idées, Coll et al. (2003) ont comparé le diamètre de semis de hêtre de deux ans plantés sous des peuplements de pin sylvestre denses (éclaircissement en sous-bois de 10%) dans lesquels il n'y a pas de végétation en sous-bois, ou des peuplements de pin sylvestre éclaircis (éclaircissement en sous-bois de 39%) dans lesquels une végétation de dicotylédones variées se développe. Les auteurs montrent que le diamètre des semis de hêtre dans les peuplements éclaircis est deux fois supérieur à celui des semis poussant sous les peuplements fermés. L'ombrage des arbres adultes est alors plus néfaste aux semis que la compétition induite par la végétation constituée de dicotylédones. Les interactions impliquant le trio arbres adultes, jeunes arbres et végétation du sous-bois seront plus amplement décrites dans la section 4.

La compétition entre deux individus varie selon la disponibilité en ressources et les conditions climatiques. Ceci est clairement illustré dans l'article de Pardos et al. (2007) qui s'est focalisé sur la régénération naturelle du pin sylvestre en Espagne dans des peuplements caractérisés par des sous-bois plus ou moins éclairés et donc plus ou moins envahis par une végétation de graminées. Les auteurs mettent en évidence que pour des intensités lumineuses faibles à modérées, la végétation herbacée n'a que peu d'impact sur la germination et l'émergence des semis de pin. La croissance de la végétation et

des semis est alors corrélée positivement à l'augmentation d'éclairement. Pour de plus fortes intensités lumineuses, le développement de la végétation interférente est toujours positivement lié à l'éclairement mais elle devient alors trop dense et inhibe le développement des semis de pin. L'effet négatif de la compétition sur les semis de pin ne se ressent donc que pour de fortes intensités lumineuses.

Fotelli et al. (2005) ont également souligné, dans une expérimentation en conditions contrôlées, l'influence des facteurs environnementaux sur l'interaction entre des semis de hêtre, espèce considérée comme tolérante à l'ombre et intolérante à la sécheresse, et la ronce (*Rubus fruticosus*). Dans des conditions d'éclairement fort et de température faible, la ronce n'a pas d'effet significatif sur les semis de hêtre alors que pour les mêmes conditions de luminosité mais avec des températures élevées (augmentation de l'évapotranspiration), la ronce nuit aux semis de hêtre dont les balances hydrique et azotée sont affectées négativement du fait d'un fort développement du système racinaire de la ronce.

Nous avons vu jusqu'à maintenant l'importance de la compétition dans la structuration des communautés et c'est sur ce processus que s'est grandement focalisé mon travail de thèse. Bien que primordiale, ce n'est cependant pas la seule interaction négative susceptible d'exister entre deux individus.

3.4. Les interactions négatives autres que la compétition (allélopathie et blocage mécanique)

Un individu peut agir négativement sur un autre individu de multiples manières : nous parlerons ici plus précisément des interactions allélopathiques et mécaniques.

L'allélopathie correspond à une interaction directe ou indirecte entre deux individus dont l'un libère dans le milieu des composés biochimiques (Gallet et Pellissier 2002). Cette interaction peut être positive ou négative, et nous nous concentrerons ici sur les effets allélopathiques négatifs. Si l'allélopathie est souvent citée comme une hypothèse explicative d'un effet négatif d'une espèce sur une autre, elle est cependant rarement mise clairement en évidence dans le milieu forestier (Royo et Carson 2006). En effet, la plupart des expérimentations ayant pour but de la mettre en évidence et de la quantifier repose sur l'isolement de la molécule chimique potentiellement toxique d'une plante et sur l'évaluation de son effet sur des plantes cibles par le biais de solutions bien plus concentrées que celles observées *in situ*, ou encore ne parviennent pas à séparer les effets dus à la compétition et à l'allélopathie.

Photo 1. Illustration d'un sous-bois de peuplement chêne sessile – pin sylvestre en forêt d'Orléans envahi par un tapis de frondes de fougère aigle (mars 2010).



Il a cependant été démontré que les éricacées, et notamment la callune, rejettent des composés phytotoxiques phénoliques dans le milieu (Jalal et al. 1982), de même que la fougère aigle. Nous citerons donc quelques exemples de la littérature sur ces espèces.

Il a ainsi été montré dans une étude (Robinson 1972) que le système racinaire de la callune sécrète dans le sol un facteur capable d'inhiber la croissance de certains champignons mycorhiziens. Cependant, comme dit précédemment, les champignons se sont développés en présence de la solution issue de racines centrifugées, donc plus concentrée que dans le sol. De plus, comme souligné par Gallet et Pellissier (2002), il est délicat de considérer le champignon seul, hors de son association étroite avec le plant ligneux, et de déduire d'un effet négatif sur les champignons *in vitro* un effet négatif sur le plant ligneux *in vivo*.

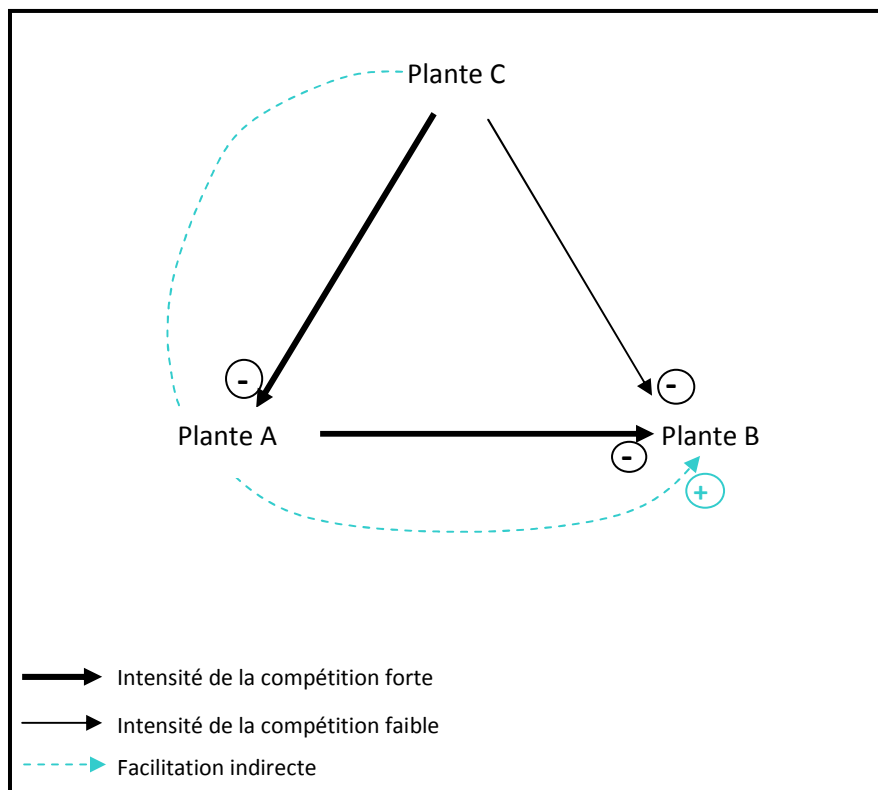
Une autre étude réalisée en laboratoire (Dolling et al. 1994) montre que des pinnules intactes de fougère aigle ont une action négative sur la germination de graines de pin sylvestre. A l'inverse, Den Ouden (2000) ne met en évidence aucune action de fragments de frondes ou d'une solution de composés phénoliques extraits des frondes sur la germination ou sur l'élongation de la radicule de graines de pin sylvestre en conditions contrôlées.

Le fait que les espèces végétales puissent sécréter dans le milieu des composés phytotoxiques n'est absolument pas remis en cause ici. Par contre, je pense que les études quantifiant réellement ce processus et son potentiel impact négatif sur les espèces voisines sont trop peu nombreuses et nécessiteraient un protocole plus en adéquation avec des situations réelles. Comme souligné par Harper (1977) et repris par Den Ouden (2000), *“Almost all species can, by appropriate digestion extraction and concentration, be persuaded to yield a product that is toxic to one species or another”*.

Une autre interaction négative entre individus peut avoir lieu par le biais de **processus mécaniques**. Nous citerons pour exemple l'impact que peut avoir un tapis de fougère aigle dont les frondes dépérissent en hiver (photo 1). La fougère peut donc avoir une action directe sur les semis par « écrasement » (Frochot et al. 2002), cette action étant encore plus marquée si les frondes sont recouvertes d'un lourd tapis de neige. Ghorbani et al. (2006) montrent par exemple, avec une expérimentation menée dans un objectif de restauration de landes à callune au Royaume-Uni, qu'une litière épaisse de fougère aigle peut piéger les graines de nombreuses espèces végétales qui n'atteindront alors jamais le sol minéral. Den Ouden et Vogels (1997) montrent également, dans une expérience en conditions contrôlées, que la litière de fougère en cours de décomposition (c'est-à-dire formée par les frondes des années précédentes) constitue une barrière mécanique au développement du système racinaire des semis de pin sylvestre. De plus, bien que je n'aie pas trouvé de références sur le sujet, la lumière disponible sous une litière de frondes de l'année est sans doute très diminuée, ce qui peut inhiber la reprise de croissance des semis ligneux en début de saison.

Les processus allélopathiques et mécaniques n'ont pas été quantifiés dans ce travail de thèse.

Figure 7. Schématisation de la facilitation indirecte : dans un système où trois plantes sont en compétition, la plante C peut faciliter indirectement le développement de la plante B en inhibant celui de la plante A. Dans ce cas, l'effet positif de la plante C sur la plante B, via une diminution de la compétition entre les plantes A et B, est supérieur à l'effet négatif dû à une compétition directe de la plante C sur la plante B.



4. Les interactions positives dans le domaine végétal : cas de la facilitation

Nous avons parlé jusqu'à présent d'interactions négatives. La littérature existante met également en évidence l'existence d'interactions positives. Si les deux individus impliqués dans l'interaction tirent profit de l'association, on parle de mutualisme. Les mycorhizes (association entre un champignon et le système racinaire d'un végétal) en sont un bon exemple. Si seul l'un des deux individus bénéficie de l'association sans pour autant nuire à l'autre, on parle de facilitation (Callaway 1995), notion à laquelle cette section est consacrée. La facilitation peut être directe ou indirecte.

La facilitation directe implique deux individus. Pagès et Michalet (2006) en donnent un bon exemple dans une étude réalisée dans une forêt des Alpes dominée par le chêne sessile, le châtaignier et le hêtre, avec un sous-bois envahi principalement par la molinie. Les auteurs ont apprécié le développement et la survie d'une petite herbacée, le gaillet odorant (*Galium odoratum*), selon quatre traitements : sous couvert arboré avec et sans végétation voisine, la végétation étant alors représentée par des espèces variées tolérantes à l'ombre (éclaircissements de 2 et 3% respectivement), et en trouée avec ou sans molinie (éclaircissements de 16 et 100% respectivement). Les auteurs montrent que les arbres adultes ont une influence positive sur l'établissement du gaillet. En effet, qu'il y ait présence ou non de molinie, la création d'une trouée dans le peuplement adulte entraîne une mortalité drastique de cette espèce. Dans ce cas, les arbres facilitent directement l'installation du gaillet. Les raisons de la facilitation n'ont pas été mises en évidence dans cette étude mais plusieurs hypothèses sont envisageables, comme une augmentation d'humidité sous couvert ou encore une diminution de l'amplitude thermique ou de la photoinhibition.

Plus récemment, la notion de **facilitation indirecte** est apparue en foresterie (Callaway et Walker 1997). Levine (1999) souligne ainsi que si l'ajout d'espèces dans un écosystème a longtemps été considéré comme synonyme d'une augmentation de la compétition, l'inverse pourrait également se produire. Comparativement aux interactions impliquant deux espèces vues précédemment, la facilitation indirecte fait intervenir une troisième espèce qui vient modifier l'interaction entre les deux autres espèces. Considérons une interaction compétitrice entre une plante A et une plante B dans laquelle la plante A a un impact négatif sur la plante B (figure 7). L'ajout dans ce système d'une troisième plante C peut avoir plusieurs conséquences. Il se peut notamment que l'impact négatif de la plante C sur la plante B soit inférieur à son impact positif indirect sur la plante B via une atténuation de l'interaction compétitrice entre les espèces A et B. Dans ce cas, l'espèce C facilite indirectement le développement de l'espèce B en inhibant celui de l'espèce A.

Pour illustrer ce phénomène de facilitation indirecte, nous prendrons un exemple en prairie (Kunstler et al. 2006). Dans cette étude, l'émergence et la survie de semis de hêtre et de chêne pubescent ont été analysées sous l'effet combiné d'une ombrière simulant l'ombre engendrée dans le milieu naturel par deux espèces arbustives (le buis et le genévrier) et d'une compétition herbacée

induite par des graminées (fétuque et brome érigé). Dans ce contexte, l'ombrage diminue l'abondance de la végétation herbacée. Alors que l'ombre facilite indirectement la survie des semis de hêtre en limitant la compétition herbacée, aucune facilitation indirecte n'est enregistrée sur la survie des semis de chêne. La différence observée entre ces deux espèces de semis ligneux provient sans doute de leur tolérance respective à l'ombre. En effet, le hêtre est une espèce connue pour sa tolérance à l'ombre et son intolérance à la sécheresse. Or, les graminées sont de forts compétiteurs pour les ressources souterraines. Ainsi, l'ombrage, en diminuant la compétition souterraine, facilite la survie du hêtre. Ce n'est pas observé pour le chêne pubescent, sans doute du fait de sa plus grande tolérance à de faibles teneurs en eau du sol ou de son incapacité à pousser à faible éclaircissement.

Cette situation correspond exactement à la problématique de cette thèse. En effet, la gestion des peuplements forestiers irréguliers est envisageable par le biais de la création de trouées au sein du peuplement arboré adulte. Il apparaît cependant, à la lumière de la synthèse bibliographique présentée, que la dimension des trouées créées doit être réfléchie en fonction des espèces ligneuses dont la régénération naturelle est souhaitée mais aussi en fonction des espèces de la végétation interférente dont la colonisation n'est pas souhaitée. **Pour qu'il y ait facilitation indirecte dans une trouée, la compétition pour la lumière induite par la canopée arborée adulte sur les jeunes arbres doit être inférieure à son effet positif via une diminution de la densité et donc de la capacité compétitrice de la végétation interférente. A l'inverse, si l'effet de l'ombrage induit par une canopée trop fermée est supérieur à l'effet négatif induit par la végétation interférente, l'interaction entre arbres adultes et jeunes arbres est alors de type compétition.**

5. La modélisation dans les écosystèmes forestiers

5.1. La modélisation de la croissance des peuplements irréguliers

La modélisation est un outil essentiel pour simuler ou tenter de prédire les effets des pratiques et des interventions sylvicoles sur la croissance et le développement des arbres (Porté et Bartelink 2002). Les modèles forestiers ont des degrés de complexité variés, les plus « simples » étant les modèles empiriques simulant la croissance en volume des peuplements purs et équiens, construits principalement dans un objectif de prédiction de production de bois. Ces modèles sont à l'échelle du peuplement (**modèles peuplement**, tables de production). Cependant, les peuplements mélangés et irréguliers sont caractérisés par une structure plus complexe si bien qu'une simulation réaliste de leur croissance et de leur dynamique nécessite des modèles plus compliqués. Beaucoup des modèles utilisés pour prédire la croissance des peuplements irréguliers sont donc à l'échelle de l'arbre (**modèles arbre**) et prédisent le développement de chaque individu. Ils peuvent être indépendants des distances ou bien être spatialisés (c'est-à-dire que les coordonnées de chaque individu sont renseignées) afin notamment d'inclure la compétition subie par chaque individu en fonction de ses voisins. La croissance des arbres suit alors généralement des lois statistiques permettant de simuler les accroissements en hauteur, en diamètre ou en volume des arbres (Courbaud 1995). Un intermédiaire entre les modèles arbre et les modèles peuplement sont les **modèles de distribution** dans lesquels les arbres sont regroupés en classes de diamètre (Buongiorno et al. 1995). Pérot (2009) a travaillé sur les échelles de modélisation adéquates à la simulation des peuplements mélangés. Il souligne que ces modèles de distribution semblent un bon compromis entre les modèles peuplement et les modèles arbre car ils nécessitent une quantité moindre de données pour leur paramétrage comparativement aux modèles arbre tout en offrant une précision satisfaisante.

Une catégorie particulière de modèles arbre est le modèle à l'échelle de la trouée (**gap model**) dont l'objectif est de prédire la dynamique cyclique interne. Ces modèles reposent généralement sur le partage de la lumière. Bartelink (2000) a par exemple construit un modèle (COMMIX, COMpetition in MIXtures) dans lequel la croissance des arbres adultes dépend de la lumière qu'ils reçoivent. L'interception du rayonnement est calculée à l'échelle des houppiers des arbres individualisés. Les « gap models » ont souvent une **approche mécaniste**, c'est-à-dire prenant explicitement en compte les facteurs contrôlant la croissance et les besoins en ressources des espèces, à la différence des **modèles empiriques** basés sur des relations empiriques (lois de croissance statistiques). Dans certains de ces modèles, la qualité de la prédiction de la lumière arrivant en sous-bois est primordiale (Silbernagel et Moeur 2001). Notons que l'un des inconvénients majeurs de l'approche mécaniste est la grande quantité de données nécessaire à l'implémentation du modèle si bien que beaucoup de modèles mécanistes utilisent au moins en partie des relations empiriques (Porté et Bartelink 2002), ce qui sera

le cas pour le modèle que nous nous proposons de construire. Pour les mêmes raisons, leur utilisation par les gestionnaires forestiers est souvent difficile.

5.2. Modélisation de la dynamique de la régénération et de la végétation du sous-bois

Si le renouvellement des peuplements forestiers était majoritairement réalisé par plantation jusqu'au milieu du 20^{ème} siècle, le renouvellement des peuplements par régénération naturelle est aujourd'hui prédominant (Von Teuffel et al. 2006). Cela a grandement incité la communauté scientifique à identifier et à quantifier les processus expliquant le succès ou l'échec de la régénération (Hasenauer et Kindermann 2002, Hyppönen et al. 2005). De nombreux auteurs soulignent cependant que la modélisation de la régénération est l'une des tâches les plus difficiles de la modélisation forestière et ce pour deux raisons principales liées d'une part à un manque de données disponibles (Hasenauer 2006) et d'autre part au manque de connaissances encore trop important pour pleinement comprendre et intégrer l'ensemble des processus, ou au moins les plus importants, de la régénération forestière (Miina et al. 2006). Ainsi, les modules consacrés à la régénération dans les modèles de dynamique forestière ne sont généralement pas satisfaisants et les différences entre les valeurs prédites par le modèle et les valeurs mesurées sont souvent considérables (Porté et Bartelink 2002).

Les modèles simulant la régénération peuvent être empiriques (statistiques) ou mécanistes. Je parlerai principalement ici des modèles mécanistes, qui prennent en compte au moins une partie des processus écophysiologiques se déroulant au sein de l'écosystème forestier pour expliquer la dynamique de la régénération. Les facteurs pris en compte varient en fonction des modèles et n'incluent pas forcément l'éclairement. C'est le cas des modèles simulant l'établissement des semis d'arbres et leur dynamique de croissance après coupe des semenciers. Ainsi, Hyppönen et al. (2005) simulent la régénération naturelle du pin sylvestre en Finlande à partir du type forestier (défini par le cortège floristique), de la topographie ainsi que de la texture et de l'humidité du sol.

En peuplement irrégulier, l'une des composantes majeures à prendre en compte pour prédire la régénération est évidemment la lumière disponible en sous-bois. L'un des modèles les plus utilisés est le **modèle SORTIE**, mécaniste et spatialement explicite, dans lequel la croissance, la reproduction et la mortalité sont des fonctions directes ou indirectes de la lumière (Pacala et al. 1993). Ce modèle est décrit précisément dans l'article de Pacala et al. (1996). Ainsi, des fonctions spécifiques à chaque espèce considérée prédisent pour chaque individu les processus de dispersion, d'établissement, de croissance, de mortalité et de fécondité. La performance individuelle est alors liée à la disponibilité en lumière (les ressources souterraines ne sont pas prises en compte) dont la quantité est modulée selon les arbres voisins présents. Dans ce modèle, les modules de recrutement consistent en des équations prédisant le nombre et l'emplacement des semis selon la localisation et la taille de l'arbre parent.

Cependant, les processus influant sur la survie et la germination des graines ne sont pas inclus. La croissance des jeunes arbres est alors fonction de leur diamètre et de la lumière disponible. Ce modèle, comme la majorité des autres modèles de régénération, ne prend pas en compte la végétation du sous-bois (Royo et Carson 2006), ce qui, d'après la synthèse bibliographique réalisée au fil des pages précédentes, peut dramatiquement fausser les résultats des modèles.

6. Conclusion et objectifs de la thèse

Lors du processus de dynamique cyclique interne par trouées, les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois sont en interaction pour les ressources du milieu, la lumière étant le principal facteur gouvernant le processus de succession des espèces végétales suite à la création d'une trouée en forêt tempérée. **L'objectif de la thèse est de comprendre et de quantifier ces interactions pour la lumière.**

Dans cette synthèse bibliographique, nous avons d'abord vu que l'autécologie des espèces est primordiale pour la compréhension de la réponse des espèces à un environnement donné. Suite à la création d'une trouée au sein du peuplement irrégulier, l'éclairement disponible en sous-bois augmente. Il est alors capital de savoir comment les espèces de la végétation du sous-bois et les jeunes arbres réagissent à cette augmentation d'éclairement. **Le premier objectif de la thèse sera donc de quantifier la réponse à la lumière de la callune, de la molinie, de la fougère ainsi que des semis de pin sylvestres.** Pour appuyer notre hypothèse selon laquelle la lumière est le facteur essentiel gouvernant la croissance des semis de pin sylvestre, nous testerons également l'impact potentiel de la teneur en eau du sol.

Cependant, l'autécologie des arbres par rapport à la lumière évolue dans le temps avec la dimension des individus étant donné que les besoins en lumière des espèces augmentent avec leur dimension. Pour un arbre poussant dans le sous-bois relativement sombre d'un peuplement irrégulier, cette question est fondamentale étant donné que si l'environnement lumineux dans lequel se trouve l'arbre n'évolue pas alors que l'arbre continue à pousser, il peut atteindre une dimension critique entraînant à plus ou moins long terme la mort de l'individu. **Le second objectif de cette thèse sera donc de quantifier les besoins en lumière de gaules de pin sylvestre poussant en sous-étage et d'estimer, pour un éclairement donné, la dimension maximale que peut atteindre un pin sylvestre.** Notre hypothèse est que le pin sylvestre, espèce de lumière, atteint cette dimension rapidement et qu'en deçà d'un seuil de lumière relativement élevé (à préciser), les gaules de pin sylvestre ne peuvent survivre.

La compétition pour les ressources entre certaines espèces appartenant à la végétation du sous-bois, opportunistes et monopolistes, et les semis d'arbre dépend de l'autécologie des espèces en présence et de leur capacité à utiliser les ressources ou à tolérer les faibles niveaux de ressources imposés par l'espèce la plus colonisatrice.

Nous nous concentrerons ici sur le stade semis d'arbre, c'est-à-dire sur les très jeunes arbres (hauteur < 30cm) qui poussent au sein de la végétation étant donné que les arbres au-dessus de la végétation ne subissent pas son ombrage (stade gaule). **Le dernier objectif de la thèse sera de mettre en évidence l'effet que nous supposons négatif de la callune, de la molinie et de la fougère aigle, trois espèces du sous-bois fortement représentées en forêt tempérée acide à hydromorphie temporaire, sur la croissance des semis de pin sylvestre.** Sur ce point, nous posons l'hypothèse que la compétition induite par les trois espèces a majoritairement lieu par le biais de la lumière et que la fougère, espèce caractérisée par un développement aérien potentiellement fort, est l'espèce la plus néfaste à la croissance des semis de pin.

Un enjeu de la thèse est le développement, au moins conceptuel, d'un **modèle de dynamique forestière** intégrant la croissance des arbres adultes, des jeunes arbres et de la végétation du sous-bois. Notons que l'intégration de la végétation est extrêmement rare dans les modèles de dynamique forestière. Étant donné la complexité des peuplements irréguliers, qu'ils soient ou non mélangés, nous avons choisi de travailler à la création d'un modèle arbre indépendant des distances, c'est-à-dire à l'échelle de l'individu, chaque arbre adulte étant spatialement localisé. Le type de données acquises nous a poussés à choisir de simuler une scène à l'échelle de la parcelle forestière. Dans ce modèle, la végétation du sous-bois et les jeunes arbres ne seront par contre pas spatialisés, du fait de la densité potentiellement très forte des jeunes arbres en régénération et des plants de végétation. Cependant, la scène initiale parcellaire sera subdivisée en cellules plus petites dans lesquelles la végétation et les jeunes arbres seront précisément décrits. L'objectif de ma thèse étant de quantifier les interactions pour la lumière, et dans une moindre mesure pour l'eau, la croissance de ces deux protagonistes sera simulée de façon mécaniste, en se basant sur la lumière disponible et sur la teneur en eau du sol.

CHAPITRE III : Matériel et méthodes

1. Introduction

Du fait de l'objectif de quantification des processus que nous nous sommes fixés dans ce travail, la thèse présentée ici comporte une part expérimentale importante. Ainsi, les expérimentations mises en place peuvent être divisées en deux grandes catégories : deux se sont déroulées en forêt domaniale d'Orléans (*in situ*) et deux autres à la pépinière (conditions semi-contrôlées) du Cemagref de Nogent-sur-Vernisson. La forêt d'Orléans et la pépinière du Cemagref se trouvent à quelques kilomètres de distance si bien qu'elles sont sous la même influence climatique. Sur les différents dispositifs installés, la croissance du pin sylvestre et de la végétation a été reliée à la lumière et, dans une moindre mesure, à la teneur en eau du sol. L'impact de la végétation sur la lumière et la teneur en eau du sol a également été quantifié. Dans une phase plus prospective, nous avons également mesuré la température du sol et de l'air ; ces données n'ont pour le moment été exploitées que partiellement et feront l'objet de développements ultérieurs. Dans cette partie, je commencerai donc par décrire les méthodes de mesure des paramètres abiotiques. Les conditions climatiques de la zone d'étude seront ensuite précisées. Pour finir, je présenterai chacune des expérimentations menées en détaillant plus précisément celles qui n'ont pas abouti à la rédaction d'un article.

2. Mesure des paramètres abiotiques : lumière, eau, température

2.1. La lumière

2.1.1. Généralités sur la lumière et méthodes de mesure

En fonction du processus considéré, les végétaux n'utilisent pas les mêmes longueurs d'onde du spectre lumineux. Nous nous sommes focalisés sur le rayonnement utile à la photosynthèse (PAR, Photosynthetically Active Radiation, 400-700nm). On distingue le rayonnement direct (provenant du soleil) du rayonnement diffus (réfléchi par l'ensemble de la voûte céleste et des objets et êtres vivants). Une revue de synthèse technique consacrée à la lumière en forêt est particulièrement intéressante à ce sujet (ONF 1997). Dans nos expérimentations, la lumière a été mesurée de deux manières différentes, directement par capteur et indirectement par photographie hémisphérique.

2.1.2. Les mesures de lumière par capteurs

Les capteurs sont des cellules photosensibles qui renvoient une tension proportionnelle à la quantité de photons reçus. Cette tension est mesurée et stockée par une centrale d'acquisition à laquelle sont reliés les capteurs.

Figure 8. Méthode de calcul de l'éclairement relatif en sous-bois.

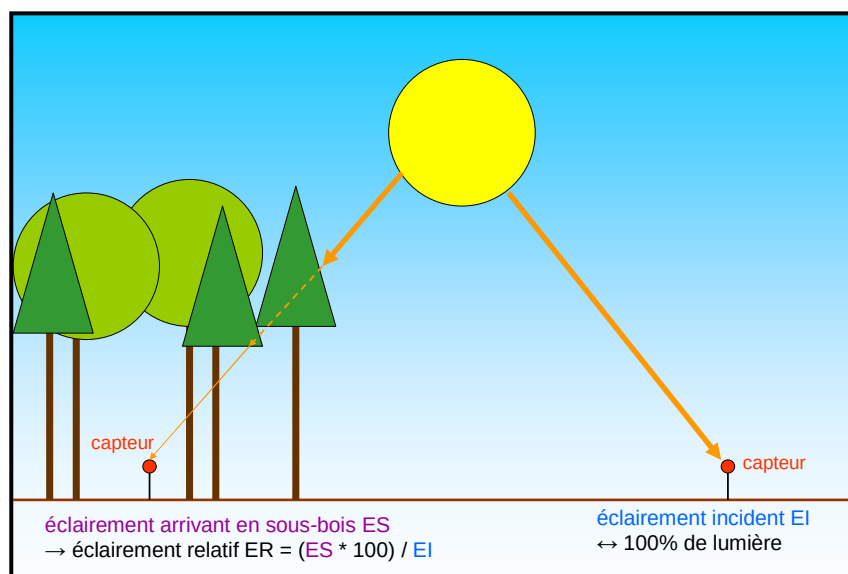


Photo 2. Etalonnage des capteurs : au début de la saison de terrain, tous les capteurs qui seront utilisés pendant la campagne de mesure sont installés en terrain découvert pour corriger d'éventuelles différences entre capteurs. L'un des capteurs sert ainsi de référence et un coefficient de correction est appliqué à chacun des autres capteurs.



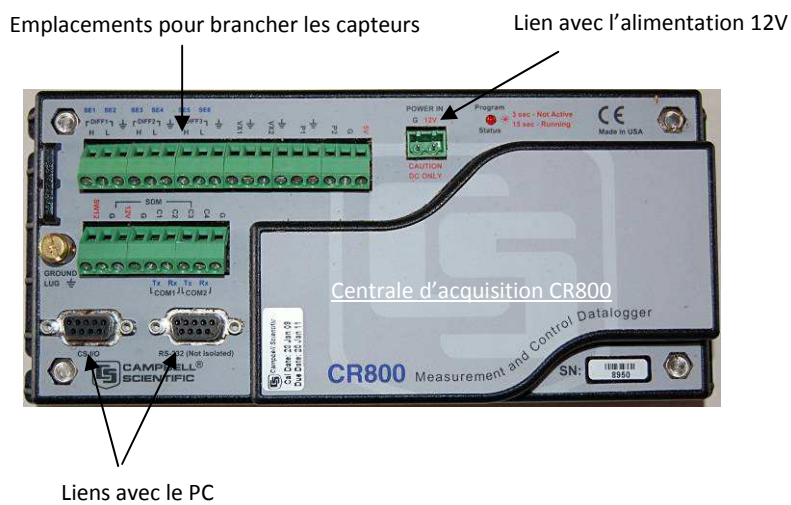
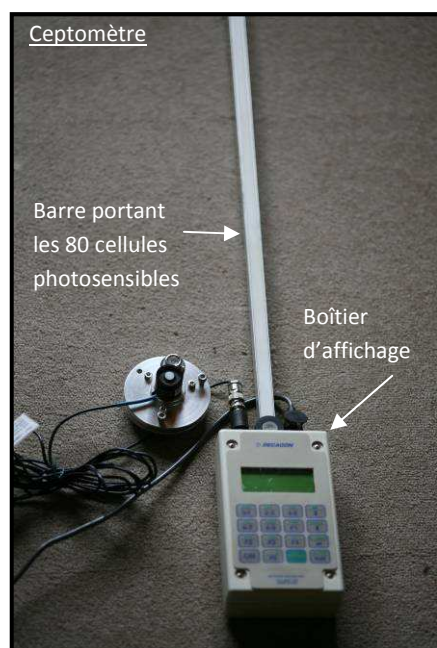
Méthodes de mesure : pour quantifier la quantité de lumière arrivant en sous-bois, il est nécessaire de placer un capteur en sous-bois et un capteur sur un terrain découvert proche (mesure de la lumière incidente) afin de travailler en relatif (figure 8). Cette méthode permet de se dédouaner des conditions climatiques (Lieffers et al. 1999, Sonohat et al. 2003). En effet, si la lumière doit être mesurée sur un nombre de points important, il est peu probable que l'ensemble des mesures puisse être réalisé le même jour, donc dans des conditions climatiques identiques. En travaillant en relatif, il est ainsi possible de comparer l'éclairement reçu sur l'ensemble des points de mesure même si le temps varie d'un jour à l'autre. Les valeurs sont alors exprimées en pourcentage de l'incident (transmittance).

Sur chaque point de mesure, l'éclairement est mesuré toutes les 10 secondes et moyenné toutes les minutes pendant 24 h. Ceci permet de tenir compte de l'ensemble de la course du soleil et d'atténuer les biais liés aux microvariations météorologiques. En effet, le terrain découvert où l'éclairement incident (100% de lumière) est mesuré n'est jamais exactement au même emplacement que l'endroit où est mesuré l'éclairement en sous-bois. De ce fait, il est possible par exemple qu'un nuage passe au-dessus du capteur en terrain découvert alors qu'aucun nuage ne surplombera le capteur localisé en sous-bois. Quelques minutes plus tard, l'inverse peut se produire. Une mesure moyennée sur 24 h permet de gommer les biais provenant de ce genre de situations.

Il a également été prouvé par certains auteurs (Messier et Puttonen 1995) qu'une mesure réalisée en été, à midi et sous des conditions d'éclairement uniquement diffus pendant 10 minutes donne une bonne estimation de la proportion de lumière que pourrait recevoir le point de mesure sur la saison de végétation. Bien que les auteurs ayant trouvé cette relation aient travaillé sous des conditions climatiques et géographiques différentes de notre contexte d'étude (au Québec), nous nous sommes inspirés du principe de cette méthode dans l'une des expérimentations, et ce pour des raisons techniques. Cependant, n'ayant pratiquement jamais un rayonnement complètement diffus à midi, nous avons réalisé les mesures de lumière au lever ou coucher du soleil (rayonnement diffus uniquement) pendant un laps de temps de 10 minutes.

Quels que soient la méthode et le matériel utilisés, un étalonnage de l'ensemble des capteurs est nécessaire en début de saison (photo 2) afin de repérer d'éventuelles différences entre capteurs. De plus, lors de l'installation des capteurs, leur horizontalité doit être vérifiée grâce à un niveau à bulle.

Photo 3. Matériel utilisé pour mesurer directement la lumière dans les différentes expérimentations.



Matériel utilisé : selon les objectifs des expérimentations, les difficultés liées au terrain et le matériel disponible, nous avons utilisé quatre types de capteur dont l'ensemble des caractéristiques sont regroupées dans le tableau 1 (photo 3).

Tableau 1. Matériel (capteurs et centrales d'acquisition) utilisé pour les mesures de lumière directes.

Type de capteur	Marque	Alimentation et stockage des données	Caractéristiques : rayonnement enregistré et nombre de cellules photosensibles
Capteur PAR SKP 215	Skye Instruments	Centrale d'acquisition DataHog2 (Skye Instruments) avec batterie interne	Mesure : PAR 1 cellule photosensible
Capteur PAR LI-COR 190	LI-COR Biosciences	Centrale d'acquisition CR800 (Campbell Sci.) avec batterie externe 12V	Mesure : PAR 1 cellule photosensible
Capteur PAR ceptomètre	Decagon Devices	Centrale d'acquisition et batterie internes	Mesure : PAR 80 cellules photosensibles
Capteur PAR BF3	Delta-T Devices	Centrale d'acquisition CR800 (Campbell Sci.) avec batterie externe 12V	Mesure : PAR, rayonnements directs et diffus mesurés séparément 7 cellules photosensibles

Mesures indirectes de lumière (photographies hémisphériques)

Photo 4. Exemple d'une photographie hémisphérique (a). Le seuillage d'une photographie hémisphérique (b) se fait grâce au logiciel PiafPhotem et permet d'obtenir une image noir et blanc de la scène dans laquelle le noir correspond au feuillage et aux troncs et le blanc au ciel.

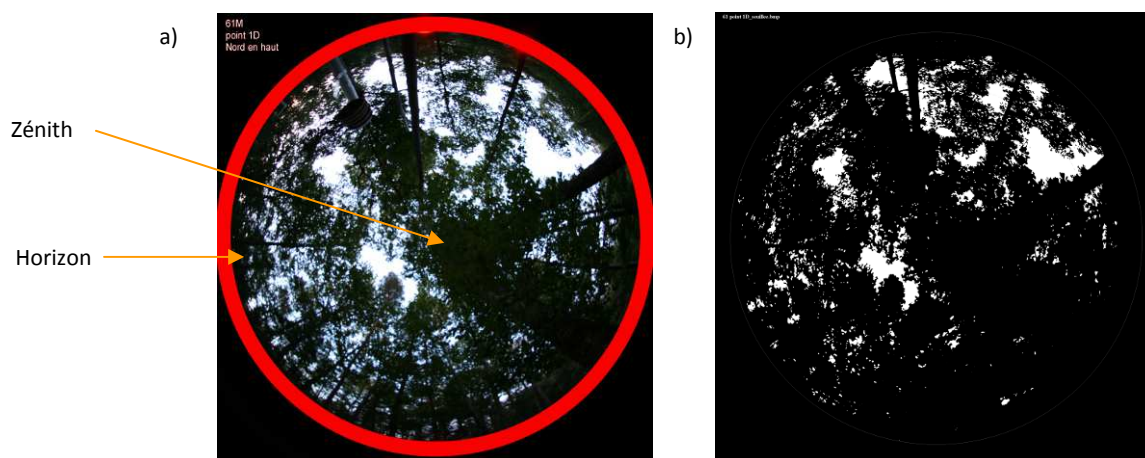


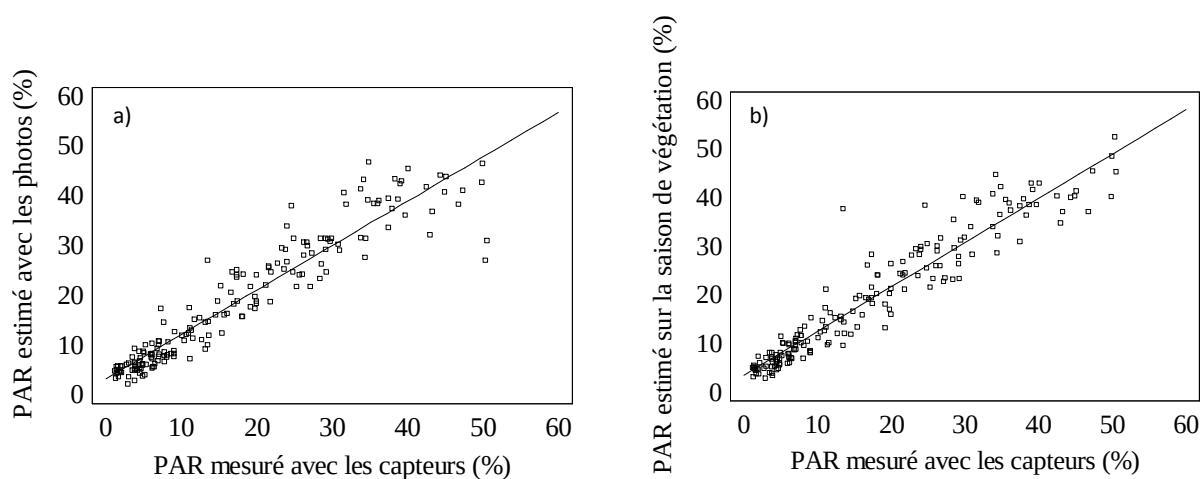
Photo 5. Lors de la prise de vue, il est important de bien identifier l'orientation de la photographie hémisphérique. Ceci peut se faire notamment grâce à des diodes (ici, le couple de diodes symbolise le nord et la diode seule le sud).



Figure 9. Comparaison, sur 180 points de mesure, entre les mesures de lumière par capteur et les estimations de lumière par photographie hémisphérique le même jour de mesure (a) et les estimations de lumière par photographie hémisphérique sur la saison de végétation, de mai à septembre (b).

a) $\text{PAR}_{\text{photographie}} = 3.25 + 0.89 * (\text{PAR}_{\text{capteur}})$ $P < 0.0001$, $R^2 = 89\%$

b) $\text{PAR}_{\text{photographie}} = 3.51 + 0.91 * (\text{PAR}_{\text{capteur}})$ $P < 0.0001$, $R^2 = 91\%$



2.1.3. Les mesures par photographie hémisphérique

La photographie hémisphérique est une photographie réalisée avec un objectif « fish-eye » ayant un angle d'ouverture de 180°, ce qui permet d'avoir l'ensemble de la voûte céleste sur la photographie (photo 4a). Le matériel utilisé dans notre étude était un appareil photo Canon EOS-5D doté d'un objectif fish-eye SIGMA 1/1.

Méthodes de mesure et de traitement d'images : la photographie est réalisée au-dessus du point de mesure au lever ou coucher du soleil, ou encore par temps gris uniforme (ce qui est extrêmement rare en été), pour éviter que le soleil ne soit sur l'image. Elle est ensuite transformée en noir et blanc grâce à un logiciel de seuillage - ici PiafPhothem (UMR PIAF, INRA, France). Cette étape de seuillage (photo 4b) correspond à une attribution des pixels à la végétation (noir) ou au ciel (blanc). Enfin, le pourcentage de lumière arrivant au point de mesure est calculé par un logiciel (ici Gap Light Analyser, <http://ecostudies.org/gla/>) qui prend en compte le jour ou la période sur lesquels le pourcentage de lumière doit être estimé et pour lesquels il est possible de préciser le rapport entre les rayonnements diffus et global (D/G, donné par le capteur BF3 placé en terrain découvert sur l'ensemble de la saison de végétation), ainsi que les coordonnées géographiques du point de prise de vue.

Dans mon travail de thèse, nous avons d'abord comparé les résultats issus des photographies hémisphériques et des capteurs pour un même jour de mesure (figure 9a). Les résultats étant très convenables ($P < 0.0001$, $R^2 = 89\%$), nous avons ensuite calculé à partir des photographies hémisphériques le pourcentage de lumière disponible par mois et sur l'ensemble de la saison de végétation. Comparativement aux capteurs de lumière, la photographie hémisphérique a donc l'avantage de permettre d'estimer l'éclairement sur des périodes de temps et non plus de manière ponctuelle. Nous avons comparé les mesures de lumière par capteurs réalisées en juillet et les estimations de lumière disponible par photographie hémisphérique sur l'ensemble de la saison de végétation (de mai à septembre) et il apparaît que la corrélation est également très bonne ($P < 0.0001$, $R^2 = 91\%$, figure 9b). Ainsi, les mesures par capteurs réalisées au mois de juillet semblent représentatives de la lumière disponible sur la saison de végétation, tout au moins en forêt d'Orléans.

Deux précautions sont à prendre au moment de la prise de vue : la première est de vérifier, comme pour les capteurs, l'horizontalité de l'appareil. Pour cela, l'appareil photo est fixé sur un trépied sur lequel sont vissés orthogonalement deux niveaux à bulle. La seconde précaution consiste à identifier le nord afin de pouvoir ensuite orienter la photographie. Pour ça, le plus judicieux est d'équiper les abords directs de l'objectif avec un système de diodes (photo 5).

Mesures de teneur en eau du sol

Photo 6. La sonde IPH (photo issue du site internet www.imko.de) possède à son extrémité une partie noire constituée de deux paires d'électrodes diamétralement opposées et localisées sur un manche cylindrique en PVC. Chaque électrode est une plaque en métal de 10 cm de long et envoie un faisceau d'ondes sur toute sa longueur, les lignes de champ suivant des plans perpendiculaires à l'axe de la sonde.

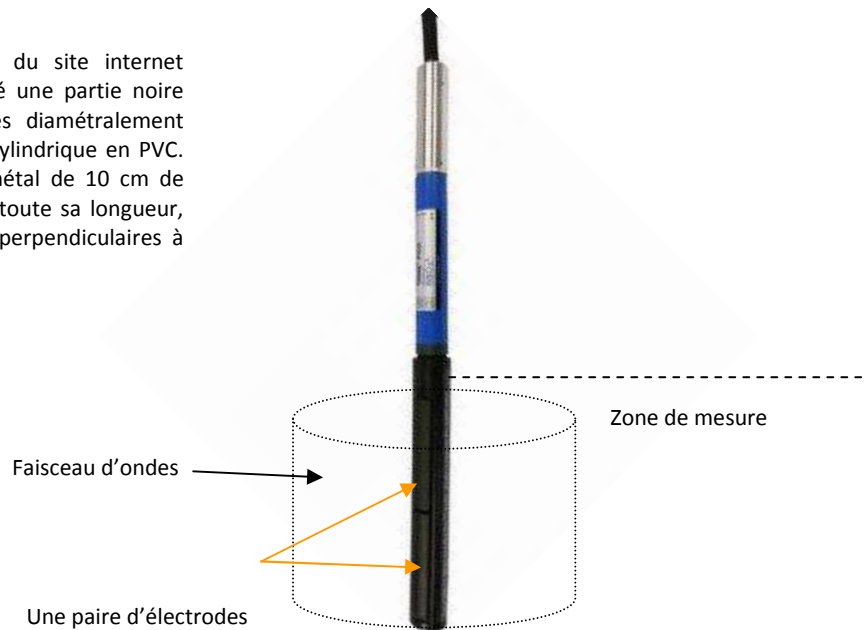


Photo 7. Formation d'un trou à la tarière dont la verticalité est assurée grâce à un trépied (a). Dans ce trou sera placé un tube en TECANAT de 70 cm de long dont 60 seront enfoncés dans le sol. Suite à cette opération, le tube est isolé à son extrémité dans le sol grâce à un joint étanche et à son extrémité aérienne par un bouchon en plastique (b). Lors de la campagne de mesure de teneur en eau du sol (c), la sonde TDR est enfoncée dans le tube et des jalons (ici les marques au scotch blanc) permettent de savoir à quelle profondeur de sol elle se trouve. La valeur de SWC peut ensuite être lue directement sur le boîtier de lecture (ici 4,6%).

a)



b)



c)



Difficultés liées aux photographies hémisphériques : la photographie hémisphérique est contraignante d'un point de vue méthodologique. En effet, l'étape du seuillage de la photographie est délicate et nécessite une photographie de très bonne qualité, c'est-à-dire sans soleil (horaires de prise de vue contraignantes particulièrement en été), sans pluie et sous un ciel le plus parfaitement homogène. De plus, il apparaît très compliqué de réaliser des photographies de bonne qualité dans des conditions où plusieurs strates végétales sont superposées du fait de la difficulté de mise au point. C'est par exemple le cas lorsque l'on veut mesurer la lumière disponible sous la végétation interférente, qui pousse elle-même sous une canopée arborée adulte. Dans ce cas, seules les mesures par capteurs sont réalisables.

2.2. Les mesures hydriques

2.2.1. Les mesures de teneur en eau du sol

Méthode de mesure : la teneur en eau volumique du sol (SWC, Soil Water Content, en cm^3 d'eau par 100 cm^3) a été mesurée grâce à la technique de la TDR (Time Domain Reflectometry, Réflectométrie dans le domaine temporel) dont le principe repose sur le temps de retour d'une onde électromagnétique émise dans le sol par une sonde équipée d'électrodes ; l'onde est d'autant plus freinée que la quantité d'eau dans le sol est importante (Dumas 2002a) (photo 6). Etant donné la possible hétérogénéité du sol autour du point de mesure, il est conseillé de réaliser deux mesures orthogonales à chaque point où la SWC doit être quantifiée.

Matériel utilisé : la sonde TDR (TRIME HD/IPH, IMKO GmbH) que nous avons utilisée est une sonde tubulaire IPH reliée à un boîtier d'affichage HD. Pour la mesure de la SWC, un tube en plastique TECANAT est au préalable enfoncé dans le sol (photo 7). C'est dans ce tube que sera placée la sonde TDR, ce qui permet de faire des mesures de SWC à diverses profondeurs de sol, sachant que la sonde mesure la SWC sur une hauteur de 20 cm. La sonde TDR utilisée offre l'avantage d'être précise (0,1%) et facile d'utilisation.

Comme pour les capteurs, l'utilisation de la sonde TDR sur le terrain est précédée d'une étape d'étalonnage. Pour ce faire, la sonde est placée alternativement dans un seau de billes calibrées de silice pure et dans un seau de billes de silice saturées en eau. Les coefficients résultant de ces mesures sont transmis à la sonde grâce au logiciel WinCal (téléchargeable sur le site internet IMKO). Il est également possible d'étalonner la sonde à partir du sol sur lequel vont se dérouler les mesures sur la saison, ce qui fournit évidemment un étalonnage plus adapté. Dans ce cas, un échantillon de sol doit être prélevé et séché. Une fois cette opération réalisée, des volumes d'eau connus sont ajoutés à l'échantillon de sol et la SWC est mesurée après une période de stabilisation. Nous n'avons cependant pas utilisé cette technique faute de temps.

Difficultés rencontrées : la première difficulté est liée à l'installation des tubes TECANAT dans le sol. En effet, selon le type de sol et notamment la quantité d'éléments grossiers, la réalisation du trou à la tarière, destiné à recevoir le tube TECANAT, peut s'avérer difficile voire impossible. De plus, si le trou est creusé dans un substrat riche en graviers, les mesures de SWC sont biaisées car les graviers peuvent stopper le train d'ondes.

La seconde difficulté est liée à la bonne adhésion entre le tube et le sol qui l'entoure. Après l'installation des tubes, il faut plusieurs pluies pour qu'il y ait adhésion et que le sol se colmate autour du tube. Comme l'a montré Dumas (2002a), une couche d'air d'1 mm autour du tube suffit à engendrer une erreur de mesure entre 1 et 10% selon la teneur en eau du sol, cette erreur augmentant quand la SWC augmente. Ceci souligne l'importance de réaliser l'installation des tubes longtemps avant la date prévue des mesures de TDR, ce temps étant variable selon les conditions météorologiques de la zone d'étude.

Lors de l'installation du tube, il est également préférable que le sol ne soit pas trop engorgé. En effet, ceci entraîne une remontée de l'eau dans le trou si bien que le tube ne peut pas être enfoncé jusqu'à la profondeur voulue.

Enfin, une fois que le dispositif est installé correctement, il est toujours possible, lors des campagnes de mesure de SWC, qu'un élément grossier du sol ou une nappe d'eau temporaire soient présents sur le trajet de l'onde électromagnétique, ce qui peut engendrer des valeurs aberrantes qui sont cependant généralement facilement décelables. Cette « erreur » de mesure peut être contrée en orientant la sonde de manière à réaliser des mesures de SWC dans d'autres directions.

2.2.2. Les mesures de potentiel hydrique

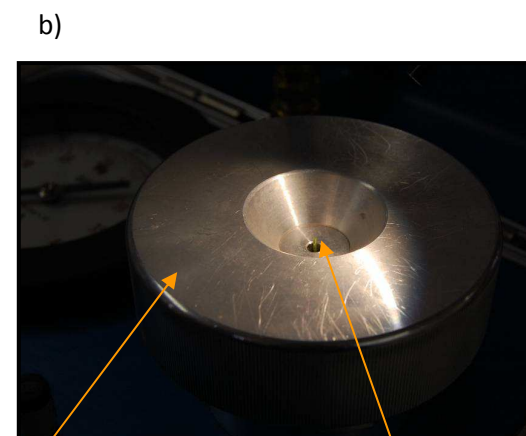
Méthode de mesure : l'état hydrique d'un végétal peut être évalué par une mesure du potentiel hydrique de ses organes. Nous avons choisi de mesurer le potentiel hydrique foliaire de base qui permet d'estimer l'état hydrique d'une plante hors rayonnement et transpiration, c'est-à-dire en fin de nuit. A ce moment, l'évapotranspiration est considérée comme négligeable et un équilibre se forme entre le potentiel hydrique du sol (correspondant à la pression nécessaire pour extraire l'eau du sol) et la tension de sève au sein du végétal. Au moment de cet équilibre, le potentiel hydrique foliaire est appelé potentiel de base et renseigne sur la disponibilité en eau du sol et donc sur les conditions hydriques dans lesquelles se trouve le végétal. Notons qu'après chaque campagne de mesure de potentiel hydrique, il est intéressant de mesurer également la SWC pour relier potentiel hydrique foliaire de base et SWC.

Ce potentiel hydrique se mesure grâce à une chambre à pression, ou chambre de Scholander (Sols Mesures, photo 8a). Le principe de la mesure est d'appliquer sur l'organe considéré (rameau, tige, feuille ou aiguille) une pression (à partir d'un gaz inerte tel que l'azote gazeux) jusqu'à expulser l'eau de l'organe. La pression exercée (lue sur le manomètre de la chambre de Scholander) correspond à la tension de l'eau dans l'organe (photo 8b et figure 10). Ainsi, plus la plante est stressée d'un point de vue hydrique, plus il faudra de pression pour faire sortir la première goutte d'eau.

Photo 8. Bombe de Scholander servant à mesurer le potentiel hydrique (a). Cette chambre est reliée à une bouteille d'azote gazeux. La partie non coupée de la feuille est placée à l'intérieur de la chambre à pression alors que la partie coupée est située à l'extérieur, permettant ainsi à l'aide d'une loupe (et d'un bon éclairage !) de voir la 1^{ère} goutte d'eau sortir suite à une augmentation de pression (b).



Manomètre indiquant la montée en pression (bar)



Partie de la feuille que l'on observe pour voir la 1^{ère} goutte d'eau

Chambre dans laquelle la feuille du végétal est placée

Photo 9. Les feuilles sont prélevées à la fin de la nuit (vers 3-4h l'été). Elles sont ensuite conservées sous plastique au frais et dans le noir le temps de terminer l'ensemble des prélèvements. Arrivé au laboratoire, les échantillons sont stockés en chambre froide pour éviter tout phénomène d'évapotranspiration et sortis au fur et à mesure de leur analyse.



Figure 10. Étapes de la mesure du potentiel hydrique foliaire au laboratoire : quand la feuille est sortie de la chambre froide pour être mesurée, une 1^{ère} étape consiste à sectionner la feuille à l'une de ses extrémités (généralement au niveau du pétiole). La partie intacte est placée à l'intérieur de la chambre à pression alors que la partie coupée est placée à l'extérieur. Pour que l'air insufflé dans la chambre à pression ne sorte pas, il est nécessaire de s'assurer de l'étanchéité de l'ensemble du dispositif. Pour ça, la feuille est placée au sein d'un petit bouchon en plastique dont la face interne est colmatée avec de la pâte à fixe par exemple.

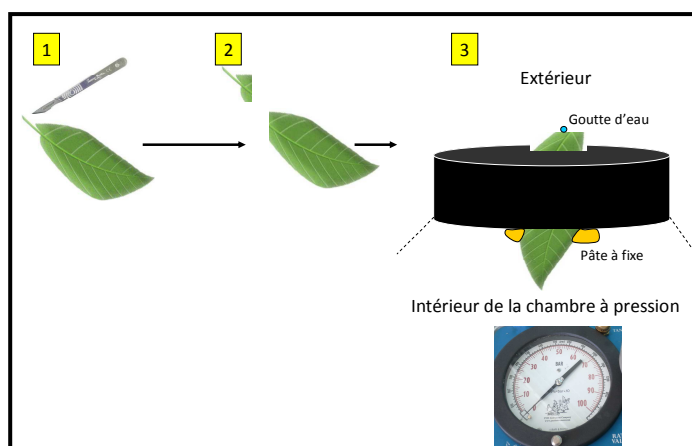
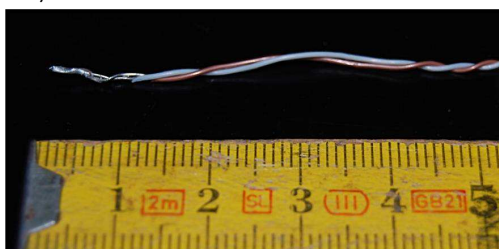


Photo 10. Extrémité soudée d'un thermocouple de type T (a). Le fil marron correspond à un fil de cuivre alors que le fil blanc correspond à un fil de constantan (alliage de cuivre et de nickel). La partie soudée est installée à l'emplacement où la température doit être mesurée alors que l'extrémité où les deux fils ne sont pas soudés est reliée aux bornes +/- d'une source de courant. Ici, l'ensemble des données mesurées par un thermocouple est stocké dans une centrale d'acquisition (CR800 ou CR10X, Campbell Sci.) reliée à une batterie 12 V. Généralement, un multiplexeur a été branché sur chaque centrale d'acquisition (AM16/32, Campbell Sci.) pour permettre de multiplier le nombre de voies disponibles pouvant accueillir des thermocouples. Sur le terrain, centrales, multiplexeurs et batteries doivent être protégés de la pluie (et des animaux potentiels) dans une boîte relativement étanche (nous avons ici choisi de mettre l'ensemble du matériel dans des boîtes aux lettres). Les thermocouples sont placés dans un abri constitué de cinq coupelles blanches superposées (b).

a)



b)



Difficultés rencontrées : outre les heures matinales de prélèvement des échantillons (photo 9), la plus grande difficulté est liée à la dimension de chaque échantillon. Nous avons en effet réalisé ces mesures sur des aiguilles de semis de pin sylvestre. Lors de la préparation de l'aiguille au laboratoire, l'une de ses extrémités est coupée au scalpel pour voir la goutte d'eau sortir suite à une montée en pression. Or, les sections des aiguilles étaient très fines ce qui rend difficile l'observation, notamment parce que la résine a tendance à sortir avant l'eau. La distinction entre eau et résine peut se faire selon la localisation des canaux résinifères et des vaisseaux du xylème pour le végétal donné. Ceci souligne la nécessité de prélever sur le terrain un relativement grand nombre d'échantillons car certains sont forcément gâchés quand la sortie de la première goutte échappe à l'opérateur.

2.3. La température

Principe de la mesure : la température peut être finement mesurée et à moindre coup grâce à des thermocouples. Un thermocouple est constitué par un assemblage de deux fils métalliques de nature différente. A une des extrémités, les deux fils sont soudés alors qu'à l'autre extrémité, ils sont reliés l'un à une borne + d'une alimentation et l'autre à une borne – . Suite à une augmentation de température, la différence de potentiel entre les deux métaux augmente proportionnellement.

Matériel utilisé : nous avons utilisé des thermocouples de type T (CETIB) constitués d'un fil de cuivre et d'un fil de constantan (alliage cuivre – nickel) qui permettent une mesure fine de la température (précision de mesure à 0,01°C ; gamme de validité : -200 à 350°C ; photo 10a). Afin de mesurer la température de l'air, chaque thermocouple a été placé au sein d'un abri constitué de cinq coupelles blanches superposées et percées en leur centre de manière à ce que l'air circule (photo 10b). Ainsi, c'est bien la température de l'air qui est mesurée et non la température du thermocouple en lui-même, cette température pouvant atteindre des valeurs bien plus fortes que la température de l'air si le thermocouple est sous un rayonnement direct. Pour que les données de température soient enregistrées, les thermocouples doivent être reliés à une centrale d'acquisition (CR800, Campbell Sci.), elle-même alimentée par une batterie 12 V.

Tableau 2. Précipitations et températures enregistrées annuellement et sur la saison de végétation (avril – octobre) sur une période de 30 années (1971-2000) et sur les trois années durant lesquelles se sont déroulées les expérimentations de la thèse (2007-2008-2009).

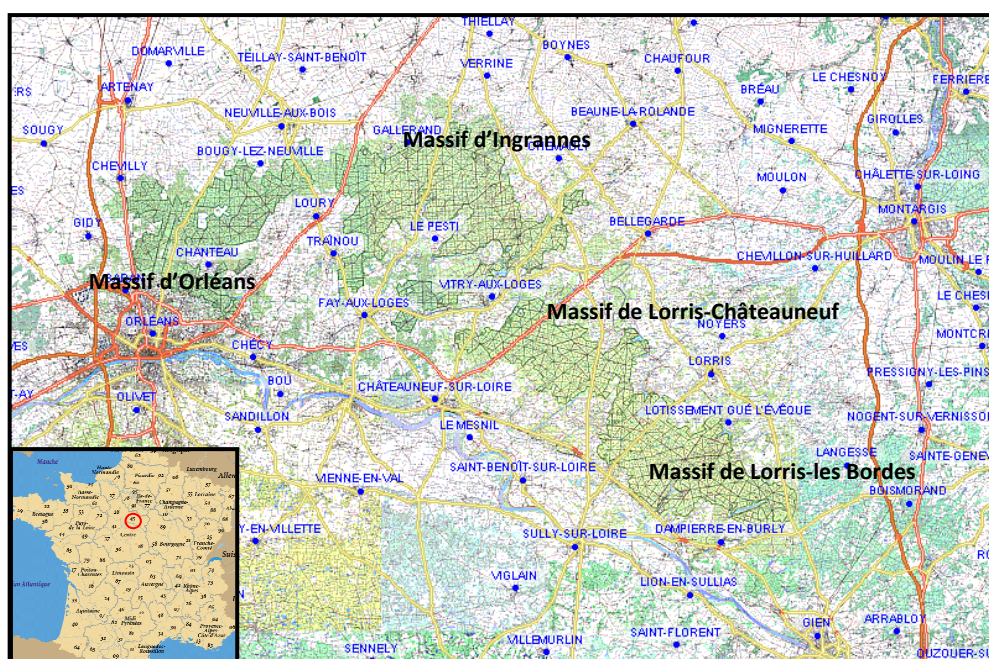
Années	Précipitations cumulées		Température moyenne		Événement climatique notable
	annuelles	avril / octobre	annuelle	avril / octobre	
1971-2000	720	366	10.8	15.8	-
2007	779	423	11.8	15.9	RAS
2008	787	363	11.3	16.0	RAS
2009	640	242	11.6	16.8	Sécheresse d'août à octobre

Tableau 3. Rapport entre les rayonnements direct et global (D/G, ou « beam fraction » en anglais) calculé à l'échelle mensuelle pour les saisons de végétation 2008 et 2009. Les données sont issues du capteur BF3 : une mesure de lumière a été réalisée toutes les minutes et l'ensemble des mesures a ensuite été moyenné sur le mois, en enlevant les nuits.

mois	beam fraction
juil-08	0,64
août-08	0,33
sept-08	0,42
oct-08	0,26
mai-09	0,35
juin-09	0,41
juil-09	0,36
août-09	0,47
sept-09	0,39
oct-09	0,25



Figure 11. Localisation de la forêt domaniale d'Orléans à l'échelle nationale.



3. Les conditions climatiques.

L'ensemble des expérimentations a eu lieu dans le Loiret en région Centre (France), caractérisée par un climat semi-océanique. Une station météorologique, localisée sur le domaine des Barres (Cemagref de Nogent-sur-Vernisson, 45°50'N – 02°45'E) et installée depuis 1971, a permis un enregistrement quotidien de la pluviométrie et de la température. Ainsi, sur la période 1971-2000, la température moyenne annuelle fut de 10,8°C et la pluviométrie sur l'année de 720 mm. Les diverses expérimentations ayant été menées pendant les saisons de végétation (définies entre les mois d'avril et octobre) 2007, 2008 et 2009, une attention particulière a été apportée à ces trois années (tableau 2). Le seul évènement climatique notable fut une sécheresse prononcée en 2009 entre les mois d'août et octobre. Aucune température négative n'a été enregistrée sur les trois saisons de végétation.

En 2008 (de juillet à octobre) et en 2009 (de mai à octobre), un capteur de lumière de type BF3 a été installé en terrain découvert en forêt d'Orléans (parcelle 265) afin de mesurer en continu sur les deux saisons de végétation les rayonnements directs et diffus. Ainsi, le rapport D/G (direct / global) a pu être calculé (tableau 3). Les données montrent que le D/G est presque systématiquement inférieur à 0,5, ce qui signifie que la part de rayonnement direct est inférieure à la part de rayonnement diffus.

4. Les sites expérimentaux

4.1. In situ

4.1.1. La forêt domaniale d'Orléans

La forêt domaniale d'Orléans se situe dans le Loiret (45) en région Centre. C'est la plus grande forêt domaniale française (35000 ha). Elle s'étend sur une longueur de 60 km de Gien à Orléans et fait entre 2 et 15 km de largeur (figure 11). Elle est composée de trois grands massifs forestiers qui sont, d'ouest en est, le massif d'Orléans, celui d'Ingrannes et celui de Lorris, lui-même divisé en deux sous-massifs dont celui de Lorris-Les Bordes (8631 ha) où se sont déroulées les expérimentations présentées dans ce manuscrit. Cette forêt est caractérisée par un relief plan (pente moyenne de 0,5%) et une faible altitude (140 m en moyenne). Son sol, pauvre et acide (Brêthes 1993), est limono-sableux et repose sur un plancher argileux imperméable pouvant entraîner des phénomènes d'hydromorphie (engorgement des sols). Des analyses et description de sol plus précises seront données dans la section 4.1.2. consacrée à la description des dispositifs expérimentaux installés en forêt d'Orléans.

Les trois principales essences ligneuses de cette forêt sont les chênes sessile et pédonculé (*Quercus petraea* et *Q. robur*) ainsi que le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), largement utilisé pour le reboisement suite à la surexploitation de la forêt d'Orléans aux 18^{ème} et 19^{ème} siècles. En effet, la forêt d'Orléans fut dans un premier temps une vaste chênaie, régie par aucune règle sylvicole, qui a connu des coupes de bois abusives et un pâturage excessif aboutissant à la formation de vastes landes.

Photo 11. Sous-bois de peuplements envahis par la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*, a), la molinie (*Molinia caerulea*, b) et la callune (*Calluna vulgaris*, c) en forêt domaniale d'Orléans.

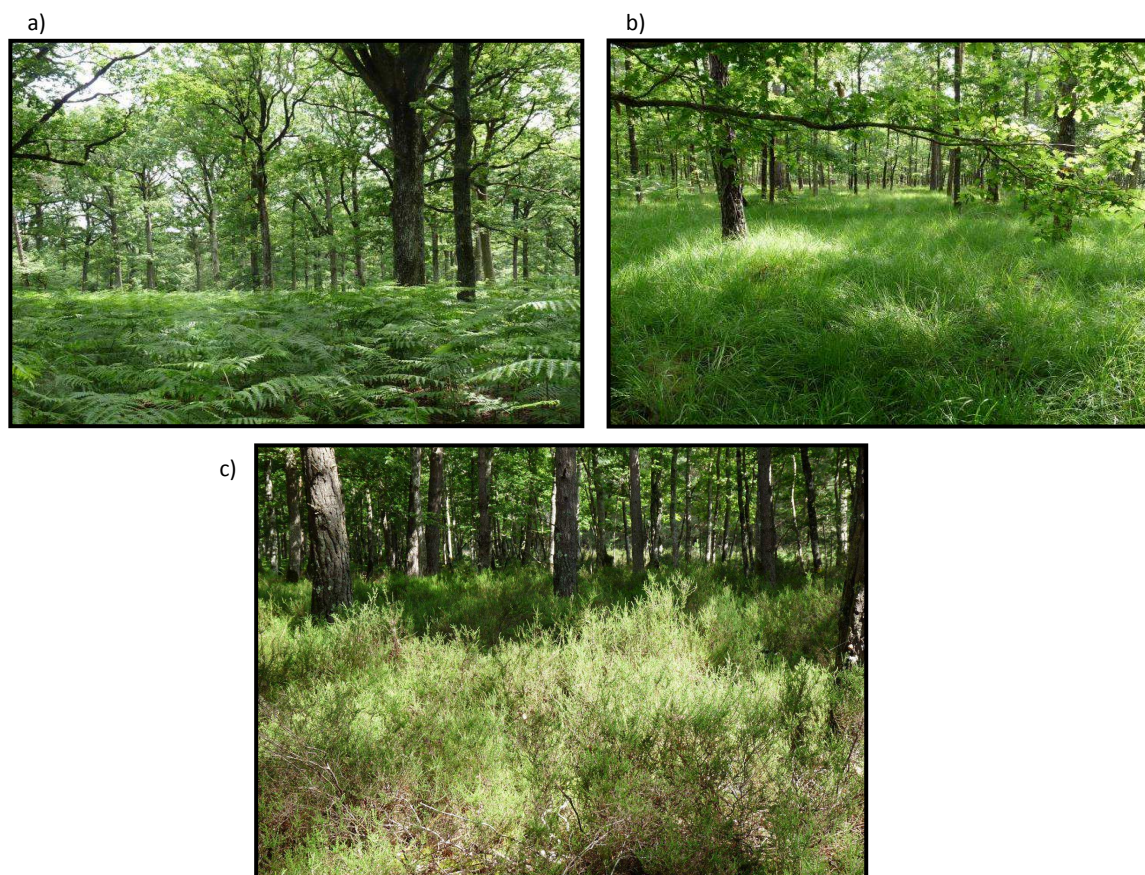
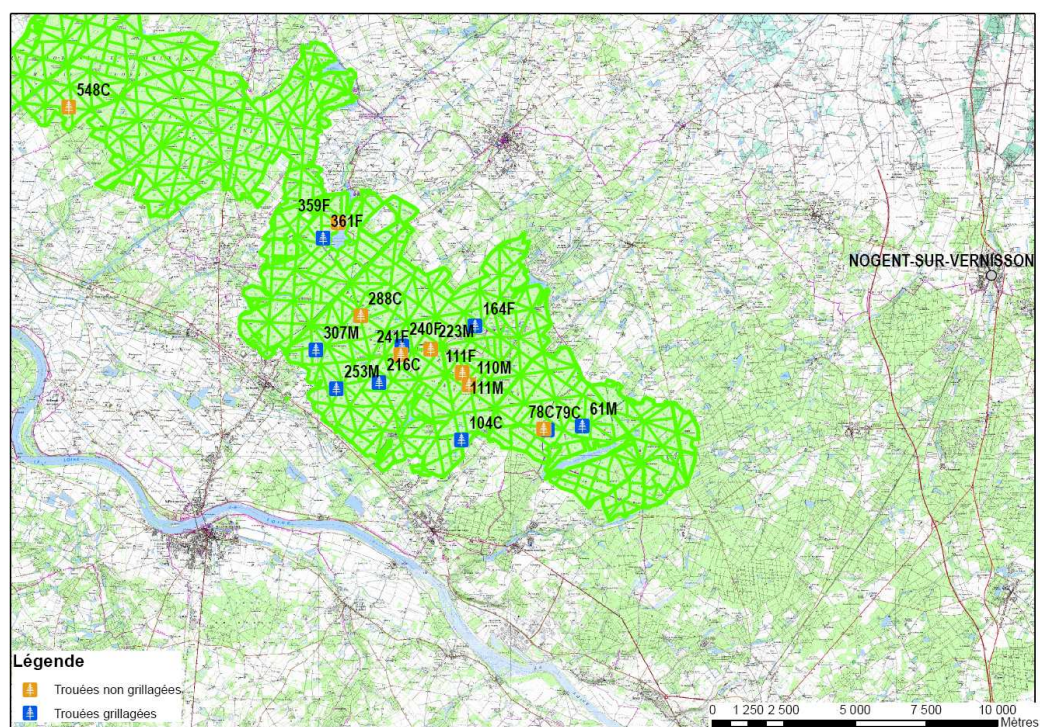


Figure 12. Localisation de l'ensemble des dix-huit dispositifs expérimentaux installés en forêt d'Orléans (carte réalisée par V. Seigner, Cemagref). Dix-sept dispositifs sont dans le massif de Lorris-Les Bordes et un dispositif est dans le massif de Lorris-Châteauneuf.



En 1789, la forêt ne s'étend plus que sur 24000 ha contre 39000 ha au 16^{ème} siècle et en 1867, les landes représentent environ 30% de la forêt. Jusqu'en 1890, ces espaces « vides » sont progressivement reboisés en pin sylvestre, espèce résineuse frugale adaptée aux conditions stationnelles pauvres de la forêt d'Orléans. Ce n'est qu'à partir de 1990 qu'un réel effort est fait pour entreprendre une gestion sylvicole adaptée de ces peuplements résineux (coupes, élagages, etc.).

Actuellement, les chênes et les pins (principalement sylvestre et dans une moindre mesure Laricio et maritime) sont gérés soit en peuplements monospécifiques soit, plus récemment, dans l'optique de conserver un mélange feuillus – résineux. Ainsi, les peuplements mélangés chêne – pin représentent 12% de la surface de la forêt et 25% du massif de Lorris (ONF 2004).

Au niveau du sous-bois et du sous-étage, les relevés floristiques que nous avons réalisés montrent que trois espèces semblent plus problématiques que les autres en considération de la régénération : la callune (*Calluna vulgaris*), la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) et la molinie (*Molinia caerulea*), respectivement une éricacée, une ptéridophyte et une graminée. Ces trois espèces peuvent former des couverts très denses et monopolistes en sous-étage (photo 11). En dehors de ces trois espèces, les espèces majoritaires sur nos sites d'étude étaient le lierre (*Hedera helix*), la laîche à pilules (*Carex pilulifera*), la canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*), la ronce (*Rubus fruticosus*), le chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*), l'alisier torminal (*Sorbus torminalis*) et le charme (*Carpinus betulus*).

4.1.2. Travail sur les semis de pin sylvestre, sur la végétation interférente et sur le microclimat en sous-bois

a) Installation des dispositifs expérimentaux

Au printemps 2008, un réseau de dix-huit dispositifs expérimentaux a été installé dans des trouées situées dans des peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre du massif de Lorris (figure 12).

Chaque dispositif a été mis en place dans une trouée caractérisée par la présence de l'une des trois espèces interférentes (six trouées par espèce) dans laquelle des semis de pin sylvestre de l'année ont été plantés le long d'un transect reliant un point sombre au sein du peuplement à un point éclairé au centre de la trouée (gradient d'éclairement). Les semis de pin sylvestre sont issus de graines (PSY 100, Vilmorin, France) qui ont été prétraitées en mars 2008 (réhydratées et stockées 21 jours à 4°C) avant d'être semées en avril dans des petits blocs de tourbe (Jiffy France Sarl). Durant tout le mois d'avril, les semis se sont développés en serre puis ont été plantés en forêt fin mai au stade cotylédons libres.

Figure 13. Schéma d'un dispositif expérimental installé dans une trouée en forêt domaniale d'Orléans.

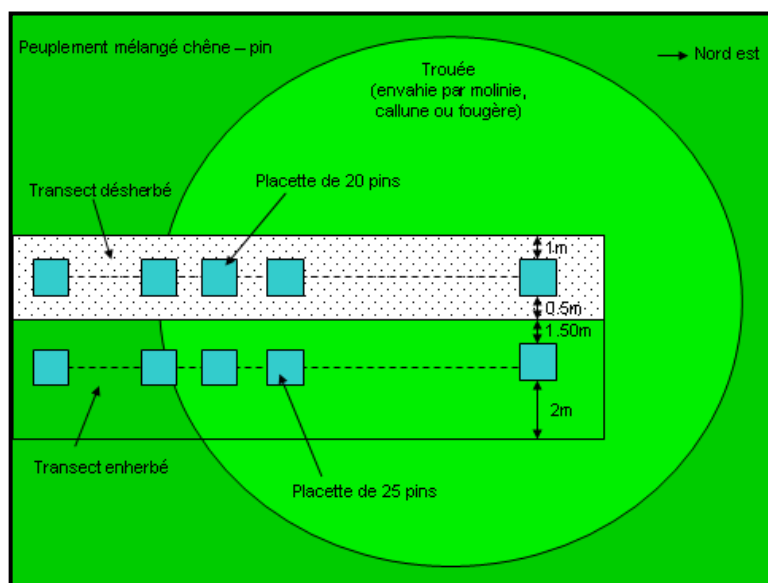


Photo 12. Vue générale d'un dispositif « fougère » (transects enherbé et désherbé) en forêt domaniale d'Orléans.



Photo 13. Vue d'une placette de pin sylvestre sur un transect désherbé.



Chaque dispositif est constitué de deux transects parallèles dont l'un est envahi par la végétation naturelle alors que l'autre a été défriché et maintenu manuellement vierge de végétation du printemps 2008 à fin 2009, années durant lesquelles l'expérimentation a été suivie. Un transect est constitué de cinq placettes sur lesquelles ont été plantés 20 (partie dés herbée) ou 25 (partie en herbée) semis de pin sylvestre régulièrement espacés de 20 cm (figure 13, photos 12 et 13).

La moitié de ces dispositifs (soit trois dispositifs / espèce interférente) a été clôturée afin de protéger du gibier un appareillage lourd et coûteux de mesure microclimatique.

La figure 14 permet d'illustrer et de clarifier le déroulement de l'installation de ces dispositifs dans le temps.

Figure 14. Représentation temporelle de l'installation des dispositifs en Forêt d'Orléans au printemps 2008.

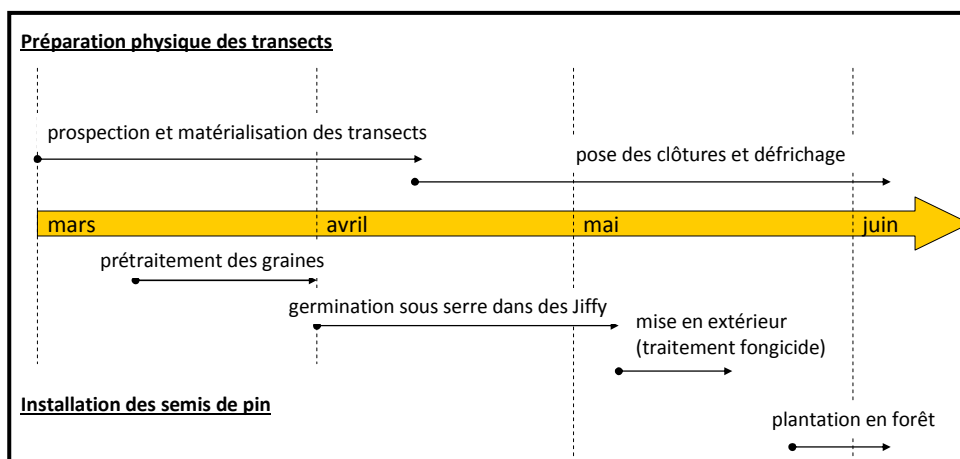


Tableau 4. Caractéristiques dendrométriques des neuf dispositifs clôturés. La surface terrière, la hauteur et le nombre d'arbres ont été déterminés sur une zone de 20 m autour de chaque dispositif.

Abréviations : surface terrière G, nombre d'arbres N, chêne sessile (*Quercus petraea*) = QP, pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) = PS, bouleau (*Betula pendula*) = BP, charme (*Carpinus betulus*) = CB, alisier torminal (*Sorbus torminalis*) = ST.

parcelle	végétation		G totale	G totale étage principal	G totale sous-étage	étage principal			sous-étage		
						%G QP	%G PS	%G autres	%G QP	%G PS	%G autres
61	molinie	Surface terrière G (m ² /ha)	16,41	15,52	0,89	78,45	14,58	6,97	69,21	2,06	28,73
79	callune		21,16	20,31	0,86	90,31	8,84	0,86	94,52	5,48	0,00
104	callune		26,55	23,86	2,69	69,06	27,97	2,97	78,43	0,00	21,57
164	fougère		19,61	18,89	0,72	96,59	2,64	0,76	89,13	0,00	10,87
216	callune		22,08	21,46	0,62	60,03	38,80	1,16	89,76	6,59	3,66
240	fougère		24,91	24,75	0,16	74,28	13,23	12,49	10,66	13,32	76,02
253	molinie		19,78	18,92	0,86	74,68	18,33	6,99	95,71	0,00	4,29
307	molinie		18,49	16,90	1,60	66,35	27,51	6,14	79,97	1,43	18,60
361	fougère		24,03	23,18	0,85	42,70	36,81	20,48	75,28	3,08	21,64
parcelle	végétation		N total	N total étage principal	N total sous-étage	étage principal			sous-étage		
						%G QP	%G PS	%G autres	%G QP	%G PS	%G autres
61	molinie	Nombre d'arbres N (nb/ha)	309,61	212,31	97,31	78,98	15,29	5,73	69,21	2,06	28,73
79	callune		294,40	205,35	89,05	90,13	8,98	0,89	94,52	5,48	0,00
104	callune		851,19	428,31	422,88	68,00	31,12	0,87	78,43	0,00	21,57
164	fougère		227,37	174,62	52,75	96,88	2,75	0,38	89,13	0,00	10,87
216	callune		716,73	599,82	116,91	59,17	39,74	1,09	89,76	6,59	3,66
240	fougère		241,07	220,36	20,72	74,70	13,23	12,08	10,66	13,32	76,02
253	molinie		579,14	517,23	61,91	73,73	19,16	7,11	95,71	0,00	4,29
307	molinie		505,45	310,43	195,02	65,06	29,98	4,96	79,97	1,43	18,60
361	fougère		496,47	422,24	74,22	41,51	38,06	20,44	75,28	3,08	21,64
parcelle	végétation		étage principal				sous-étage				
			QP	PS	autres		QP	PS	autres		
					BP	ST			BP	CB	ST
61	molinie	Hauteur moyenne (m)	23,82	22,22	17,47	x	11,37	13,25	14,03	9,09	7,5
79	callune		20,09	22,12	x	x	7,64	9,17	x	x	x
104	callune		22,17	23,5	x	x	8,86	x	11,5	8,42	8,13
164	fougère		19,34	20,55	17,15	x	7,75	x	x	8,5	7,79
216	callune		15,42	17,14	14,14	x	7,07	7,7	9,59	x	6,22
240	fougère		25,97	24,46	20,22	x	9,51	9,5	8,5	7,01	x
253	molinie		17,16	22,78	16,26	21,04	7,53	x	10,35	4	4,35
307	molinie		16,7	19,29	18,05	x	9,69	9,31	11,86	8,81	x
361	fougère		16,09	20,71	17,77	x	7,48	9,71	11,63	x	7,48

En avril 2009, les neuf dispositifs clôturés ont été équipés avec des thermocouples. Sur chaque placette de semis de pin (soit 9 trouées x 2 transects x 5 placettes = 90 placettes en tout), trois thermocouples ont été installés à trois hauteurs différentes : i) dans le sol à 5 cm de profondeur, ii) au niveau des semis de pin à une dizaine de centimètres au-dessus du sol, et iii) à 2 m de haut, au-dessus de la végétation interférente (cf. photos 12 et 13). La température a ainsi été enregistrée toutes les minutes et moyennée toutes les heures de mai 2009 à mai 2010.

Dans ces neuf dispositifs, chaque placette a également été équipée d'un système TDR début avril 2009 pour mesurer la teneur en eau du sol (Soil Water Content, SWC). Au centre de chaque placette, un tube TECANAT a été enfoncé dans le sol sur 60 cm (cf. photo 13), ce qui permet au final de mesurer la SWC sur les 50 premiers centimètres de sol. Je soulignerai ici que les données température n'ont pas été en totalité traitées au cours de ce travail de thèse. Cependant, ces mesures constituent une base de données importante, disponible notamment pour étudier l'impact des arbres adultes et de la végétation interférente sur la température ainsi qu'un potentiel effet de la température sur la phénologie et la croissance des semis de pin sylvestre et de la végétation.

b) Caractérisations dendrométrique et stationnelle des peuplements

En mars 2010, les arbres des neuf dispositifs clôturés ont été cartographiés grâce à un tachéomètre dans une zone de 20 m autour de chaque dispositif, considérée comme suffisante pour représenter le peuplement environnant, avec notation systématique de l'essence de chaque arbre, de sa circonférence et de son statut (dominant, codominant, dominé ou sous-étage). Nous n'avons cependant pas pris en compte les arbres d'une hauteur inférieure à 2 m, excepté quand ils étaient présents dans un rayon de 6 m autour des placettes de semis de pin sylvestre, et ce pour ne pas alourdir une opération déjà coûteuse en temps. Un échantillon d'arbres a également été mesuré en hauteur au vertex de manière à pouvoir caractériser l'étage principal ainsi que le sous-étage, et ce pour les essences ligneuses majoritairement représentées. Les caractéristiques dendrométriques des neuf dispositifs clôturés sont synthétisées dans le tableau 4.

Figure 15. Exemple d'un dispositif cartographié (V. Seigner). Les placettes de 1m² sur lesquelles ont été plantés les semis de pin sont représentées en noir, les placettes E correspondant au transect enherbé et les placettes D au transect désherbé. Au sein d'un transect, le point n°1 correspond au point sombre et le point n°5 au point le plus éclairé. Des relations allométriques ont permis d'estimer la circonférence du houppier en fonction de la circonférence du tronc à 1.30 m (Ngo Bieng 2007) si bien que le diamètre des cercles rouges (pin sylvestre), verts (chêne sessile) et orange (bouleau) est une estimation de la circonférence des houppiers des arbres présents sur la zone cartographiée.

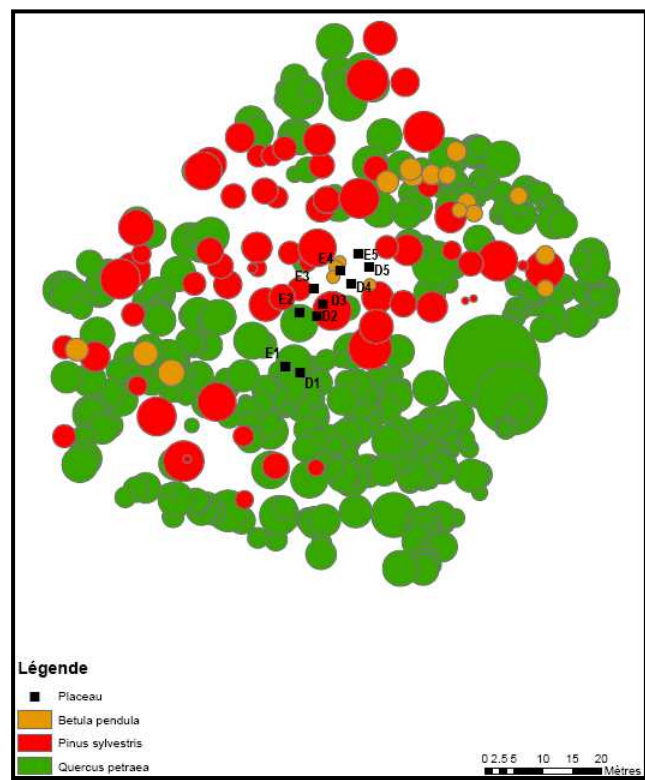


Tableau 5. Caractéristiques stationnelles des neufs dispositifs clôturés (analyses de sol réalisées par l’INRA d’Arras).

parcelle	végétation	granulométrie (g/kg)					C organique (g/kg)	N total (g/kg)	pH	CEC (cmol/kg)	Mg (g/100g)	K (g/100g)	P (g/100g)
		argile	limons fins	limons grossiers	sables fins	sables grossiers							
61	molinie	125	152	91	104	528	43,4	1,26	3,88	12,5	0,0607	2,61	0,04
79	callune	49	82	38	71	760	12	0,51	4,69	2,5	0,0215	2,88	0,0314
104	callune	97	117	68	112	606	21,1	0,87	4,09	5,84	0,0402	2,6	0,0383
164	fougère	64	89	65	136	646	14	0,69	4,44	3,09	0,0282	2,33	0,0378
216	callune	69	101	62	94	674	24,8	0,93	4,31	5,07	0,0415	2,74	0,0425
240	fougère	63	100	74	173	584	16,1	0,85	4,41	3,66	0,0379	2,63	0,0436
253	molinie	110	139	72	128	551	19,1	0,79	4,49	5,18	0,0576	2,5	0,0388
307	molinie	149	135	87	155	474	26,1	1,03	4,37	8,66	0,0702	2,2	0,0365
361	fougère	86	105	56	123	630	17,9	0,73	3,96	5,58	0,0338	2,8	0,0322

Un exemple de dispositif cartographié est donné dans la figure 15.

En mai 2010, un sondage à la tarière a été réalisé, sur ces mêmes neuf dispositifs clôturés, pour analyser la texture et la richesse du sol. Les prélèvements ont été réalisés sur les vingt premiers centimètres de sol au niveau du point sombre des transects pour caractériser le sol au sein du peuplement (tableau 5). Les dispositifs molinie sont caractérisés par une texture limono-sableuse alors que les dispositifs fougère et callune sont sableux. Le rapport C/N est particulièrement élevé pour toutes les placettes (de 21 pour les dispositifs fougère, 25 pour les dispositifs callune, à 28 pour les dispositifs molinie, avec un maximum à 34) indiquant un sol asphyxiant à très faible décomposition et minéralisation. Le pH_{eau} est, comme attendu, particulièrement faible avec une moyenne de 4,3 mais des dispositifs ont des valeurs inférieures à 4 (parcelles 61 et 361). La capacité d'échange cationique (CEC) est dans tous les cas très faible et à peine plus élevée pour la molinie (8,8) que pour la callune (4,5) et la fougère (4,1).

Durant l'hiver 2009, cinq sondages pédologiques ont été réalisés pour décrire le sol sur chacun des dix-huit dispositifs. La variabilité stationnelle entre dispositifs est essentiellement liée à la profondeur du plancher argileux qui varie de 37 cm en moyenne dans les dispositifs molinie et de 58 cm en moyenne dans les dispositifs fougère. Les phénomènes d'hydromorphie sont donc plus susceptibles de se produire dans les dispositifs molinie. L'humus est globalement de type moder dans les dispositifs molinie et fougère et de type dysmoder dans les dispositifs callune. La couche humique est relativement épaisse dans les dispositifs callune (près de 4 cm en moyenne). Enfin, les dispositifs callune ont un taux de graviers plus important que les autres dispositifs.

Tableau 6. Gradients de lumière (points les plus sombres et les plus éclairés rencontrés dans chacun des dispositifs) mesurés par capteurs en juillet 2009 sur les transects désherbés et enherbés des 18 dispositifs installés en forêt domaniale d'Orléans, au niveau du sol (c'est-à-dire sous la végétation interférente dans les transects enherbés) et au niveau du sous-bois, c'est-à-dire au-dessus de la végétation quand elle est présente. Les mesures au niveau du sous-bois ont été réalisées à une hauteur variant entre 1 m et 2 m, la hauteur minimale étant déterminée par la taille du trépied portant l'appareil photo et la hauteur maximale par la hauteur de la végétation sur le transect enherbé.

parcelle	végétation	transects désherbés		transects enherbés	
		PAR sous-bois (%)	PAR sol (%)	PAR sous-bois (%)	PAR sol (%)
61	molinie	8-39	8-38	9-38	2-8
78	callune	4-36	9-36	7-50	6-42
79	callune	10-34	10-34	14-50	13-24
104	callune	4-24	5-18	5-27	5-8
110	molinie	4-22	4-27	4-34	4-16
111	fougère	2-25	2-23	1-29	2-8
111	molinie	2-29	2-28	2-43	1-21
164	fougère	3-32	4-31	5-39	2-8
216	callune	4-22	5-18	4-43	5-14
223	molinie	1-29	2-33	1-27	2-17
240	fougère	1-40	2-29	2-47	1-2
241	fougère	3-40	4-22	4-45	1-6
253	molinie	5-26	5-27	4-31	4-18
288	callune	6-39	6-41	5-45	5-18
307	molinie	6-42	6-33	5-47	8-20
359	fougère	2-22	2-27	3-29	3-8
361	fougère	4-50	5-48	5-51	4-11
548	callune	4-44	3-30	4-38	3-38

Tableau 7. Récapitulatif des opérations menées en forêt. En plus de ceci, un désherbage manuel régulier a été réalisé sur les transects désherbés quand cela était nécessaire. Les chiffres correspondent aux dates de mesure.

Remarque : 09-13 ↔ du 9 au 13

09, 13 ↔ le 9 et le 13

		2008	2009										2010
		Oct	Mars	Avr	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct	Nov	Déc.	Janv
Lumière	Capteurs												
	Photos												
SWC					13	5, 17, 30	29			02			
Description du sol													
Croissance semis	Hauteur	13-23	09-13	21-22	27	22-24	06-10	13-15					
	Diamètre	13-23				22-24		13-15			23-24		
Croissance végétation				21-22	05, 27		06-10						
Stress hydrique						16-19			30	1-2			

c) Caractérisation de l'environnement lumineux et hydrique

Le tableau 7 donne un récapitulatif des mesures réalisées.

En 2009, l'environnement lumineux a été caractérisé sur l'ensemble des dispositifs au niveau des semis de pin (donc sous la végétation quand elle était présente) et au-dessus de la végétation par capteur (tableau 6). De plus, des photographies hémisphériques ont été réalisées entre 1 m et 2 m du sol en été. La teneur en eau du sol (SWC) a régulièrement été suivie en 2009 durant la saison de végétation.

En 2008, des mesures de lumière ont également été réalisées mais plusieurs aléas ont fait que nous n'avons pas pris ces mesures en compte et que nous les avons de nouveau réalisées en 2009. En effet, en 2008, le matériel était défaillant et de nombreuses pannes sont survenues en cours de saison. De plus, une tempête a eu lieu le 8 août, causant la chute de nombreux arbres (destruction de clôtures, changement de l'environnement lumineux d'une partie des dispositifs, etc.).

d) Mesures biotiques

Le tableau 7 donne un récapitulatif des mesures réalisées sur les semis de pin et sur la végétation.

Afin de caractériser la dynamique de croissance des semis de pin sylvestre, la hauteur et le diamètre de l'ensemble des semis ont été mesurés, grâce à un mètre et un pied à coulisse respectivement, à la fin de la 1^{ère} saison de croissance (du 13 au 23 octobre 2008) puis régulièrement pendant toute la 2^{nde} saison de croissance (2009). La mortalité a été suivie de la même manière. Ces caractéristiques ont été reliées aux mesures de lumière et de teneur en eau du sol réalisées durant l'été 2009. Le stress hydrique des semis de pin a également été estimé par deux campagnes de mesure de potentiel hydrique foliaire de base réalisées lors d'une période humide mi-juin 2009 et lors d'une période sèche fin septembre 2009.

Le développement de la végétation sur les transects enherbés a été suivi d'avril à juillet 2009 par une estimation visuelle du taux de recouvrement (pourcentage de sol occupé par la projection verticale du feuillage) et une mesure de la hauteur. Ces mesures ont, comme pour les semis de pin, été reliées à la lumière et à l'eau du sol disponibles. Je soulignerai ici que la mesure du taux de recouvrement étant relativement dépendante de l'opérateur, son estimation a systématiquement été réalisée par un minimum de deux opérateurs dont l'un était présent sur l'ensemble des mesures.

Aucune mesure n'a été réalisée sur la végétation en 2008 car durant cette année, correspondant à l'installation de l'essai, la végétation a été abîmée (frondes cassées, molinie couchée).

Photo 14. Mesure de la lumière à l'apex des plants de pin sylvestre poussant en sous-étage de peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre en forêt d'Orléans.

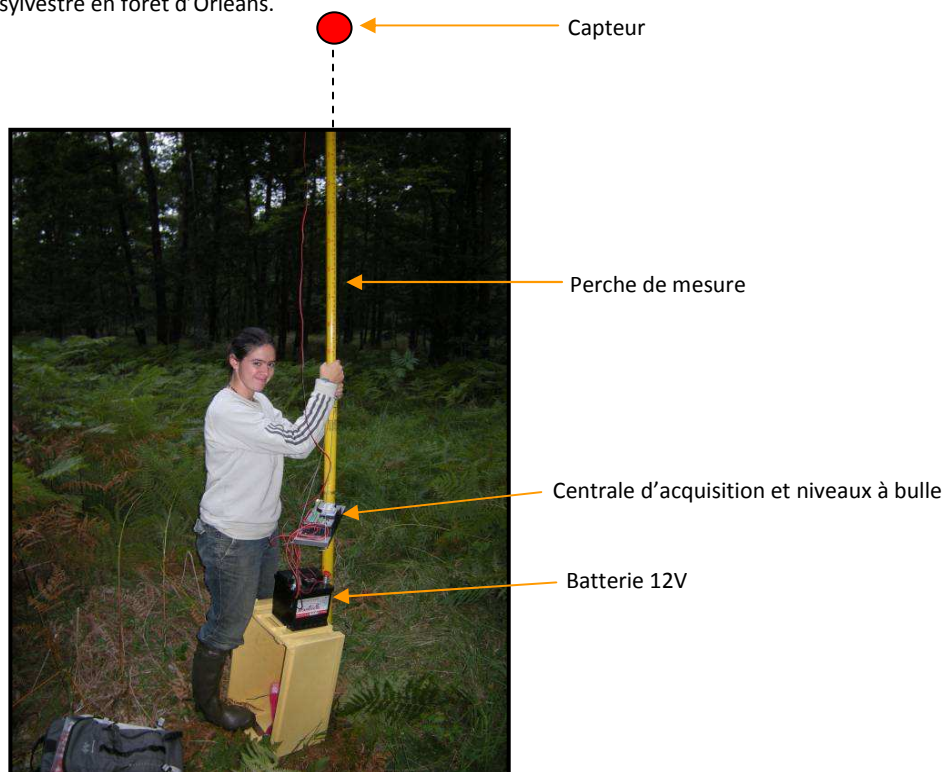


Photo 15. Réponse des semis de pin sylvestre à des densités croissantes de végétation : quelques placettes de l'essai (été 2008). Les trois espèces callune (a), fougère (b) et molinie (c) sont représentées ainsi qu'une modalité témoin sans végétation (d).



4.1.3. Travail sur les gaules de pin sylvestre – ARTICLE 1

Cette étude s'applique à quantifier la croissance de gaules de pin sylvestre poussant en sous-étage, une fois qu'elles sont sorties de la végétation. Les détails méthodologiques de cette étude sont décrits précisément dans l'article 1.

Cinquante-sept plants de pin sylvestre d'un âge et d'une hauteur compris respectivement entre 2 et 23 ans et 0,4 et 6 m, poussant en sous-étage de peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre, ont été caractérisés en termes de hauteur, diamètre et âge. Ces variables ont ensuite été reliées à l'éclairement reçu à l'apex du plant. Dans cette expérimentation, la lumière a été mesurée pendant 10 minutes au coucher ou lever du soleil grâce à un capteur. En effet, la hauteur parfois importante des gaules de pin sylvestre ne permettait pas de réaliser les mesures plus conventionnelles et précises sur 24 h. Le capteur a donc été fixé à l'extrémité d'une perche de mesure pour pouvoir être monté à des hauteurs variables. L'horizontalité du capteur était cependant relativement bien respectée grâce à la fixation de niveaux à bulle sur la partie du support du capteur orientée vers l'opérateur ainsi que sur un autre support localisé au niveau de l'opérateur (photo 14). Les mesures par grands vents ont été proscrites pour éviter autant que possible les situations dans lesquelles la perche de mesure bougeait de manière trop prononcée.

4.2. En pépinière

Aux printemps 2007 et 2008, deux expérimentations ont été mises en place à la pépinière du Cemagref de Nogent-sur-Vernisson. Les objectifs respectifs de ces deux dispositifs expérimentaux étaient :

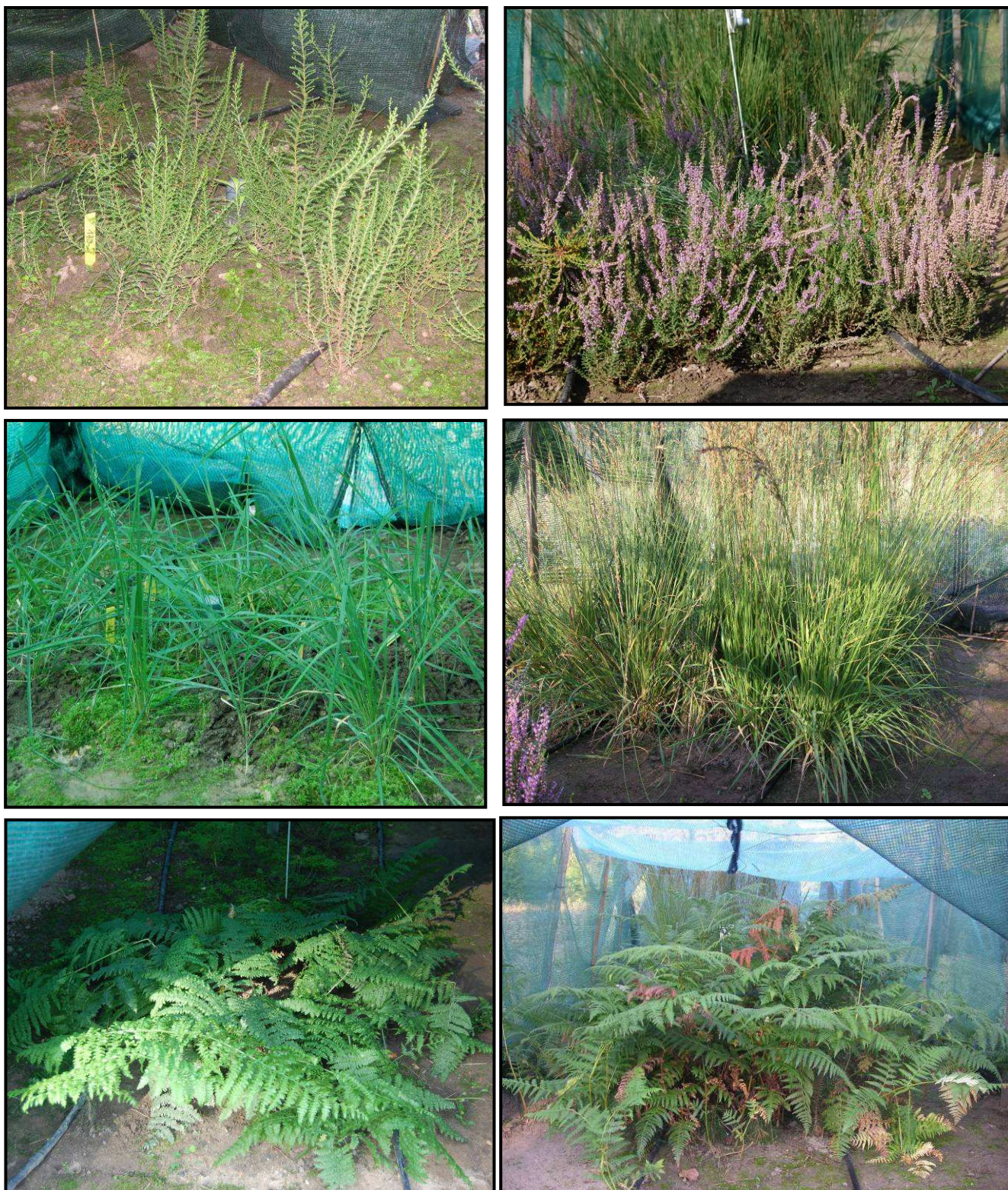
- de quantifier l'impact de densités croissantes des trois espèces interférentes (callune, molinie et fougère) sur la croissance de semis de pin sylvestre via le facteur lumière,
- de quantifier l'impact de la lumière sur le développement et certains traits morphologiques et fonctionnels des trois espèces interférentes.

4.2.1. Réponse des semis de pin sylvestre à des densités croissantes de végétation – ARTICLE 2

Les méthodes et mesures utilisées au cours de cette expérimentation sont détaillées dans l'article 2 consacré à cette étude.

Dans cet essai, l'impact de cinq densités de végétation (0, 10, 16, 33 et 57 plants / m²) a été testé pour les trois espèces interférentes sur la croissance des semis de pin sylvestre, plantés à densité fixe (50 plants / m², photo 15). La principale ressource mesurée dans cet essai a été l'éclairement. Chaque modalité a été répétée trois fois. Le dispositif a été installé au printemps 2007, avant que ne débute ma thèse, par Yann Dumas, Gwenaël Philippe et Tiphaine Saunier (Cemagref). Avant l'installation, des analyses de sol ont été réalisées dans chacune des bâches (bacs en pierre) ayant servi lors de l'expérimentation (INRA d'Arras).

Photo 17. Réponse de la végétation interférente à l'éclairement : exemple des modalités 6% (à gauche) et 48% (à droite) d'éclairement. Les trois espèces sont représentées avec, de haut en bas, la callune, la molinie et la fougère. Les photos ont été prises le 8 septembre 2009, en fin de 2^{nde} année de croissance.



Leur sol est pauvre (N : 0,705 g/kg, P : 0,346 g/kg, K : 0,043 g/kg, Mg : 0,057 g/kg), sableux (82% sable, 10% limon, 8% argile) et caractérisé par un pH de 6,7.

Durant les deux saisons de végétation, le développement de la végétation et des semis de pin a été mesuré ainsi que l'interception de la lumière par la végétation. Durant l'hiver 2008, une dizaine de semis de pin ont été prélevés dans chaque placette pour effectuer des mesures de biomasses souterraine et aérienne.

4.2.2. Réponse des trois espèces interférentes à l'éclairement – **ARTICLE 3**

Le dispositif expérimental et les mesures réalisées sont décrits précisément dans l'article 3.

Ce dispositif a été installé au printemps 2008 (photo 16) sur un sol nu (préalablement labouré) et sableux (79% sable, 13% limon, 8% argile), relativement pauvre (N : 0,922 g/kg, P : 0,09 g/kg, Mg : 0,088 g/kg) et caractérisé par un pH de 6,6. Des analyses de sol ont en effet été réalisées sur quatre échantillons prélevés à des endroits contrastés du terrain en décembre 2008. Les trois espèces interférentes ont été exposées à six niveaux d'éclairement (6, 11, 22, 36, 48 et 100%), chaque modalité ayant été répétée trois fois (photo 17). Les trois répétitions ont été disposées de manière à ce que l'ensemble des modalités soit dans des conditions similaires, en évitant notamment des situations d'ombrage par les modalités voisines. En dehors de la modalité 100% d'éclairement (photo 18), les autres modalités ont été obtenues grâce à la combinaison de trois types d'ombrière différent de par leur épaisseur et la finesse de leur maillage.

La réponse des trois espèces à l'éclairement a été appréhendée par des mesures de croissance (hauteur, taux de recouvrement), de morphologie et d'adaptation foliaire.

Photo 16. Phase d'installation des ombrières.



Photo 18. Réponse de la végétation interférente à l'éclairement : vue d'ensemble d'une modalité 100% d'éclairement.



CHAPITRE IV : Résultats

Les résultats auxquels ce travail de thèse a abouti ont une finalité écologique et une finalité plus appliquée de gestion. Ils seront présentés en commençant par une **description conceptuelle du modèle de dynamique forestière** que nous nous proposons de construire. Les résultats nous ayant permis de paramétrer le modèle seront ensuite présentés.

Ainsi, le chapitre « Résultats » comporte cinq grandes parties :

La 1^{ère} partie décrit et explique les choix que nous avons faits pour conceptualiser le modèle de dynamique forestière.

La 2^{nde} partie, rédigée sous la forme d'un article, quantifie et analyse les besoins en lumière de plants de pin sylvestre d'une hauteur variant de 0,4 m à 6 m poussant en sous-étage de peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre. Ce travail aboutit à des courbes de croissance en fonction de la lumière et fournit des pistes de gestion.

La 3^{ème} partie s'attache, par le biais de deux articles, à quantifier les interactions pour la lumière entre la végétation interférente et les semis de pin sylvestre. Les résultats ont pour finalité de mettre en évidence une possible gestion de la végétation interférente dans le but de favoriser la régénération ligneuse.

La 4^{ème} partie montre que le facteur lumière, bien qu'essentiel pour la croissance et la survie des semis de pin sylvestre, n'est pas le seul facteur impliqué dans les interactions entre végétation interférente et semis de pin.

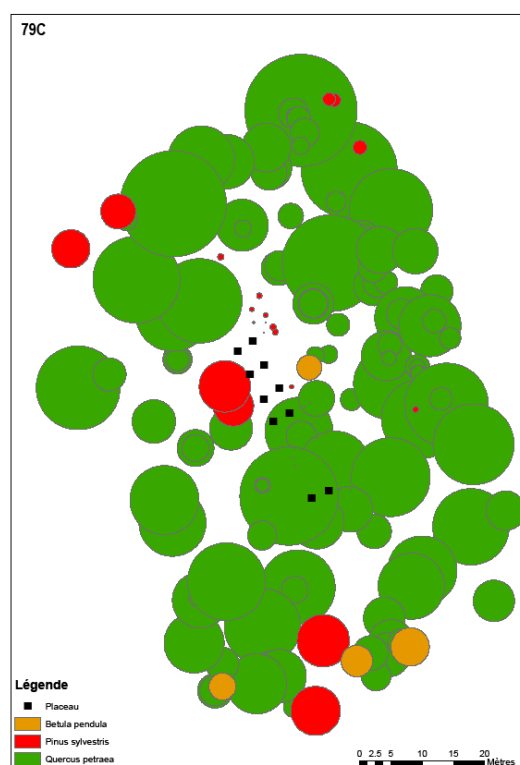
La cinquième et dernière partie fait le bilan des résultats que nous pouvons utiliser pour paramétrer le modèle et des lacunes inhérentes au modèle.

**PARTIE 1 : RReShar, un modèle de dynamique forestière –
CONCEPT.**



Photo 19. Pin sylvestre en régénération (Forêt d'Orléans).

Figure 16. Exemple d'une placette cartographiée (parcelle 79, callune). Les chênes sont en vert, les pins en rouge et les bouleaux en orange. Les cercles représentent les houppiers dont le diamètre a été estimé grâce à des fonctions allométriques (Ngo Bieng 2007). Les carrés noirs correspondent aux placettes où les semis de pin ont été plantés et la lumière mesurée.



1. Introduction

L'un des objectifs de cette thèse est de créer un modèle de dynamique forestière aussi générique que possible. La modélisation constitue en effet un outil de simulation pour appréhender les difficultés de gestion liées aux peuplements forestiers hétérogènes mais aussi pour organiser l'ensemble des données acquises sur le terrain et les résultats qui en découlent. Le modèle **RReShar** (Regeneration and Resource Sharing) s'appuie sur des résultats fournis par mon travail de thèse ainsi que sur des modèles et/ou données déjà existants. Ce modèle, en cours d'implémentation sous la **plate-forme de simulation Capsis** (<http://www.inra.fr/capsis/>) par N. Donès (INRA PIAF, Clermont-Ferrand), est donc construit pour le moment sur la base de données correspondant à des **peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre en forêt d'Orléans** mais il est important de souligner qu'il est organisé de manière à ce qu'il soit générique, paramétrable pour tous types de peuplements irréguliers, de sous-bois, de climats et de conditions pédologiques. Je tiens à préciser ici que ce modèle est en cours d'implémentation mais que cette tâche n'est pas encore terminée.

Bien que tous les résultats issus de ce travail de thèse ne soient pas systématiquement inclus dans le modèle RReShar, je pense qu'aborder les résultats avec une description du modèle donnera une bonne visibilité du type de données que nous avons acquises et des liens entre les différents résultats mis en évidence.

2. Choix et organisation du modèle

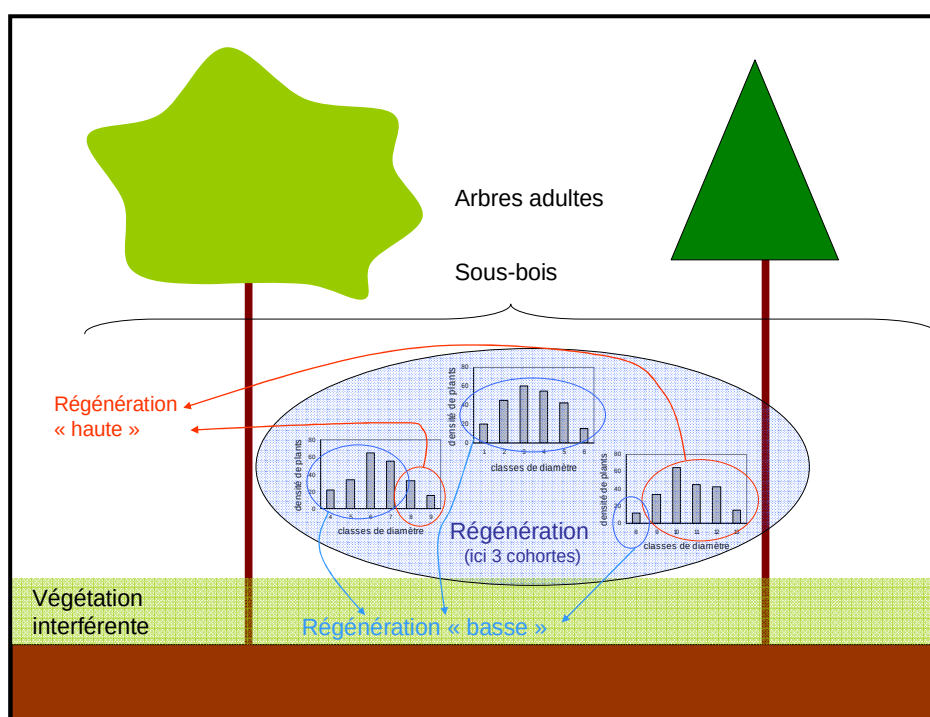
2.1. Les composantes végétales du modèle

Le modèle RReShar intègre les arbres adultes, la régénération et la végétation interférente à l'échelle de la petite parcelle. Ainsi, la scène initiale est une grille de 1 ha divisée en cellules de 3 à 5 m de côté.

2.1.1. Les arbres adultes

La scène initiale est constituée par un peuplement adulte dont chaque individu est spatialisé sur la scène. Le peuplement adulte peut être initialisé soit grâce à un fichier d'entrée fournissant les coordonnées (x, y) de chaque arbre soit grâce à des peuplements virtuels réalistes (Ngo Bieng 2007). En ce qui concerne les peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre, nous utiliserons les placettes cartographiées lors de ma thèse, qui permettent d'effectuer des simulations à partir de placettes réelles (figure 16). La croissance des arbres adultes est simulée grâce au modèle Oak-pine de Pérot (2009) implémenté sous la plateforme Capsis également. Dans ce modèle, la croissance des arbres suit des lois statistiques et dépend d'indices de compétition liés à la présence de voisins dans un rayon défini (Pérot et al. 2008).

Figure 17. Schématisation des composantes végétales du modèle RReShar à l'échelle d'une cellule.



Il est cependant envisageable de prévoir de simuler la croissance des arbres adultes non plus de manière empirique mais selon la lumière et l'eau disponibles, étant donné que ces variables seront accessibles pour chacune des cellules de la scène.

Dans le modèle utilisé, un arbre est considéré comme appartenant à l'étage adulte si son diamètre à 1,30 m (dbh) est supérieur à 7,5 cm (Pérot 2009). De ce fait, nous définirons la régénération comme l'ensemble des arbres n'ayant pas atteint ce diamètre.

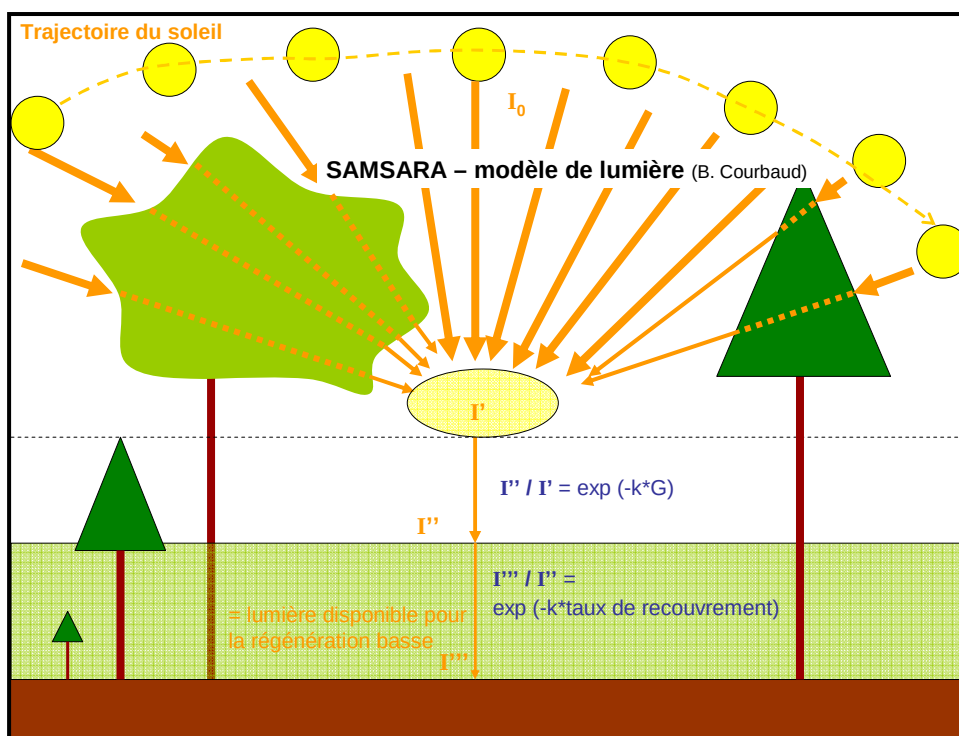
2.1.2. La régénération (figure 17)

Sur une cellule, la régénération peut être constituée d'un nombre considérable de semis et être représentée par autant d'espèces qu'il y en a dans le peuplement adulte. Pour donner un exemple, Aspe (2009) a travaillé sur des peuplements très proches de ceux que nous avons étudiés, certains étant localisés en forêt d'Orléans, et ses résultats montrent que généralement, la densité de semis de pin sylvestre varie entre 0 et 25 semis / m². Les cellules de notre scène mesurant 25 m², on pourrait donc s'attendre à trouver jusqu'à 625 semis / cellule. Cependant, ces chiffres concernent les semis et non les gaules de pin sylvestre. En effet, plusieurs études montrent que si le nombre de semis est important, le nombre de gaules qui en découle est plus faible du fait d'une certaine mortalité au sein de la cohorte (Coquillard 1993, Debain et al. 2007). Ainsi, Barbeito et al. (2009) montrent que le nombre de semis de pin (hauteur comprise entre 0,1 et 1,3 m) dans des peuplements irréguliers de pin sylvestre en Espagne est de 3476 à l'hectare alors qu'il n'y a que 166 gaules / ha, les gaules étant définies comme les plants de pin de hauteur supérieure à 1,30 m et de dbh inférieur à 7,5 cm.

Quoi qu'il en soit, le nombre de jeunes arbres en régénération est trop important pour imaginer les individualiser et les spatialiser. Pour cette raison, nous avons décidé de définir la régénération à l'échelle de la cellule par une ou plusieurs cohortes, une cohorte étant un ensemble d'individus produits la même année, c'est-à-dire issus d'une même année de germination et ayant donc le même âge. Chaque cohorte, dont la croissance est fonction de la lumière et de l'eau disponibles, est décrite par un histogramme de distribution des individus selon des classes de diamètre ainsi que par l'espèce en régénération. Nous avons choisi de travailler selon des classes de diamètre plutôt que de hauteur car d'après nos résultats ainsi que ceux d'autres études (Norberg et al. 2001, Picon-Cochard et al. 2006), la relation entre l'éclairement disponible et le diamètre des jeunes arbres est meilleure que celle avec la hauteur. La hauteur des plants en régénération peut ensuite être obtenue via la loi reliant le ratio hauteur / diamètre à l'éclairement.

Au sein de chaque cohorte ont été distinguées deux catégories : les individus appartenant à des classes de diamètre correspondant à des hauteurs inférieures à celle de la végétation interférente (les jeunes arbres poussent alors dans la végétation) et les individus appartenant à des classes de diamètre dont la hauteur est supérieure à celle de la végétation interférente (les jeunes arbres ont alors dépassé la végétation). Cette distinction est importante pour quantifier la quantité de lumière arrivant au semis.

Figure 18. Schématisation du partage de la lumière entre les différentes composantes végétales.



I = rayonnement, k = coefficient d'extinction de la lumière, G = surface terrière

2.1.3. La végétation interférente

Comme pour la régénération, il n'est pas envisageable de spatialiser la végétation interférente étant donné la densité potentiellement importante de tiges. Den Ouden (2000) montre par exemple qu'il peut y avoir entre 15 et 20 frondes de fougère / m². La végétation, dont la croissance est fonction de la lumière disponible et de la teneur en eau du sol, est donc définie à l'échelle de la cellule par la présence d'une couche plus ou moins poreuse caractérisée par une espèce dominante, une hauteur et un taux de recouvrement (pourcentage de sol occupé par la projection verticale du feuillage).

2.2. Le partage de la lumière (figure 18)

Alors que la croissance des arbres adultes se fait pour le moment grâce à des fonctions statistiques, celle du sous-bois est fonction de la disponibilité en lumière et de la teneur en eau du sol. Pour simuler la croissance du sous-bois, il est donc d'abord nécessaire de simuler l'interception de la lumière et de l'eau par les différentes composantes végétales.

2.2.1. Simulation de l'interception de la lumière : la loi de Beer-Lambert

Une manière simple de modéliser l'interception de la lumière par une couche végétale est l'utilisation d'analogies à la loi de Beer-Lambert qui traduit, via une fonction exponentielle négative, l'atténuation d'un rayon lumineux dans un milieu turbide. La canopée, supposée composée d'un grand nombre de petites feuilles, est assimilée à ce milieu turbide.

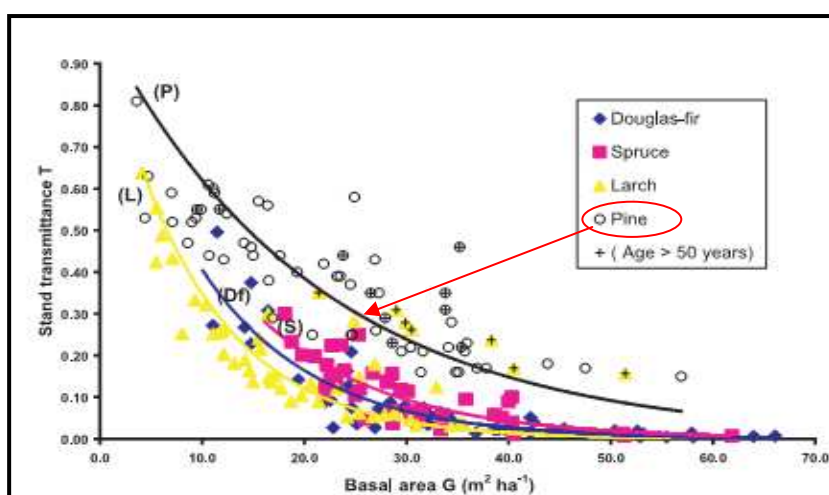
$$I/I_0 = \exp (-k \cdot V)$$

Où	I	rayonnement sortant
	I ₀	rayonnement incident
	I / I ₀	transmittance (lumière transmise par la végétation traversée)
	k	coefficient d'extinction de la lumière, lié à l'espèce végétale traversée
	V	variable liée à la porosité du milieu et/ou à la longueur du trajet dans le milieu

2.2.2. Interception de la lumière par les arbres adultes

L'interception de la lumière par les arbres adultes est modélisée grâce au modèle de lumière du module SAMSARA (Courbaud et al. 2003) également implémenté sous la plateforme de simulation Capsis. Ce modèle est basé sur le principe du lancé de rayons (lancé d'un nombre défini de rayons sur la scène) et tient compte des rayonnements diffus et direct et de la période de l'année. L'interception de la lumière par les arbres adultes est alors fonction de la porosité et de la longueur des houppiers traversés. Une première approximation est faite ici. En effet, le modèle de lumière de SAMSARA ne prend en compte que deux formes de houppier – paraboloïde et ellipsoïde. Or, de nombreuses études ont montré l'importance de prendre en compte la forme précise des houppiers pour une bonne prédiction de la lumière arrivant en sous-bois (Da Silva 2008). Cette partie devra donc être améliorée par la suite pour avoir un modèle plus en adéquation avec la réalité.

Figure 19. Relation entre la transmittance T du peuplement et sa surface terrière G pour des peuplements adultes de Douglas, épicéa, mélèze et pin sylvestre (Sonohat et al. 2004).



Dans ce modèle, la lumière disponible en sous-bois (résultant de l'interception par les arbres adultes) est calculée sur les cinq mois considérés comme reflétant la saison de végétation, de mai à septembre. Il apparaît ici un nouveau problème qui est celui de l'éclairement disponible en sous-bois au début du printemps. En effet, les espèces végétales poussant dans le sous-bois d'un peuplement forestier composé en partie de feuillus reçoivent au début du printemps un éclairement non négligeable qui peut avoir un rôle important sur la croissance de la régénération.

Pour contrer ce biais, il est possible d'appliquer une modulation sur le LAI (Leaf Area Index, surface de feuilles par unité de surface au sol) des essences ligneuses représentées dans le peuplement adulte en fonction du mois considéré et d'intégrer en plus des cinq mois pris en compte dans le modèle de lumière de SAMSARA les mois de mars et avril.

Le modèle de lumière de SAMSARA ne tient pas compte de la végétation du sous-bois et il permet de modéliser la quantité de lumière arrivant au sol au centre d'une cellule grâce à des algorithmes de lancé de rayons. Un premier travail, en cours de réalisation par N. Donès (UMR PIAF, INRA Clermont-Ferrand), consiste donc à modifier ce modèle pour que le point d'arrivée de la lumière résultante de l'interception par la canopée adulte ne soit plus au niveau du sol mais au niveau du point le plus haut du sous-bois, c'est-à-dire la régénération haute quand elle est présente ou la végétation interférente.

2.2.3. Interception de la lumière par la régénération haute

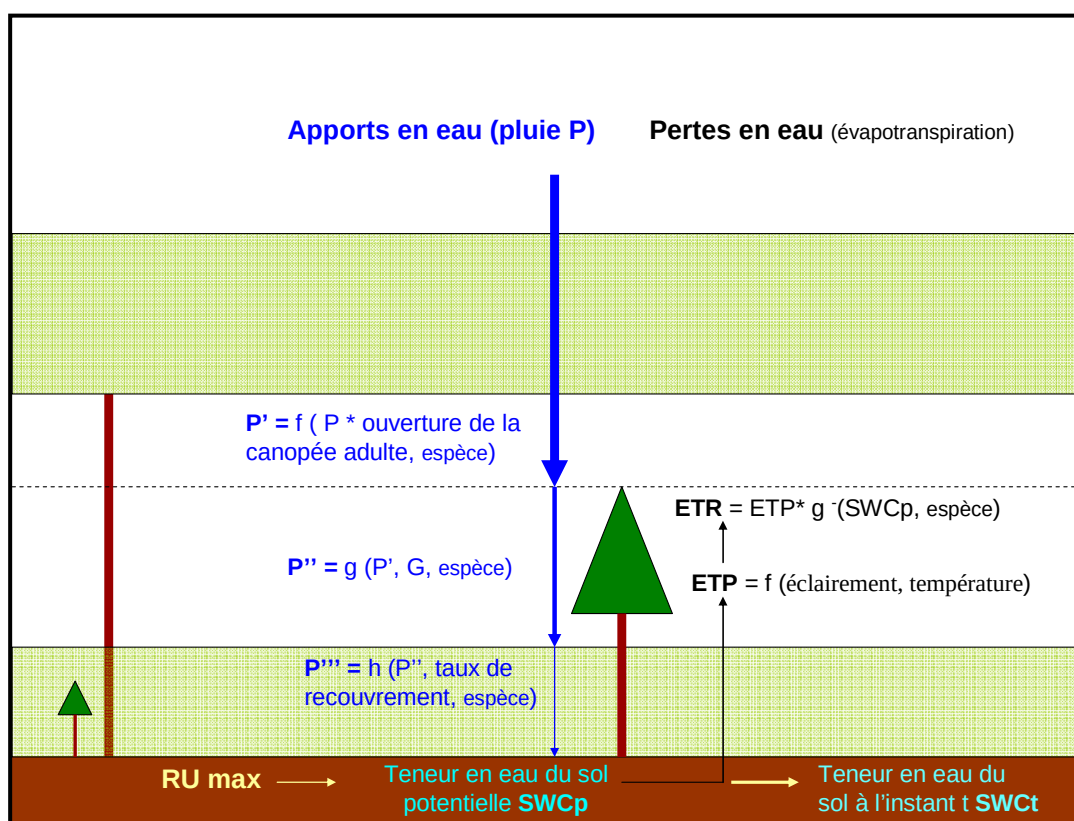
L'interception de la lumière par la régénération haute suit également la loi de Beer-Lambert où V est la surface terrière G de la régénération haute. Nous avons choisi d'utiliser la surface terrière car c'est une variable qui reflète en partie la taille du houppier et qu'un certain nombre de données sont disponibles dans la littérature pour plusieurs types de peuplements adultes (Sonohat et al. 2004) (figure 19).

Le coefficient d'extinction k calculé pour des peuplements purs de pin sylvestre est dans cette étude de 0,0477. Ce coefficient a été validé pour des peuplements âgés de 25 à 100 ans et nécessiterait donc de faire des mesures de lumière sous des arbres en régénération pour le valider sur des peuplements plus jeunes.

2.2.4. Interception de la lumière par la végétation

L'interception de la lumière par la végétation du sous-bois suit également la loi de Beer-Lambert où V est le taux de recouvrement de l'espèce présente sur la cellule, variable facilement estimable sur le terrain et généralement bien reliée à l'éclairement disponible.

Figure 20. Schématisation du partage de l'eau entre les différentes composantes végétales.



G = surface terrière, RU = réserve utile, SWC = teneur en eau du sol (Soil Water Content), ETP = évapotranspiration potentielle, ETR = évapotranspiration réelle

2.3. Le partage de l'eau (figure 20)

Le bilan hydrique sur une cellule est fonction des apports par pluviométrie et des pertes par évapotranspiration, ainsi que du type de sol sur lequel se déroule la scène, caractérisé par une réserve utile maximale (RU_{max}) qui correspond au volume d'eau accessible aux plantes (elle correspond à la différence entre le contenu en eau à la capacité au champ et le contenu en eau au point de flétrissement). Nous avons choisi de simuler le partage de l'eau à l'échelle journalière. En effet, un bilan à l'échelle mensuelle peut gommer certains événements climatiques extrêmes susceptibles d'avoir une importance considérable pour la végétation et la régénération. Ainsi, si une sécheresse de deux semaines est suivie par une période pluvieuse, la période mensuelle paraîtra correcte d'un point de vue hydrique et apports en eau alors que les espèces présentes en sous-bois auront connu une période de deux semaines de sécheresse pouvant ralentir ou stopper leur croissance (Bréda et al. 2006, Granier et al. 1999).

2.3.1. Interception de la pluie par les différentes composantes végétales

Nous considérerons que la pluie est interceptée par les différentes composantes végétales d'une manière relativement similaire à l'éclairement. L'interception de la pluie par les arbres adultes est fonction du pourcentage de trous dans la canopée arborée adulte, ou « gap fraction ». Cette information n'est cependant pas accessible d'après le modèle de lumière de SAMSARA qui fournit une transmittance de la canopée adulte. Il existe cependant une formule reliant la transmittance et la proportion de trous dans la canopée arborée :

$$T_{\lambda} = P_0^{\alpha_{\lambda}}$$

où

T_{λ}	transmittance pour une certaine longueur d'onde λ
α_{λ}	coefficient d'absorption pour la longueur d'onde donnée
P_0	gap fraction

Dans les longueurs d'onde qui nous intéressent (PAR, 400-700 nm), le coefficient d'absorption d'une feuille verte est d'environ 0,8 alors que celui d'une aiguille est de 1. La transmittance a donc une valeur proche ou égale à la proportion de trous dans la canopée arborée. La proportion de trous dans la canopée adulte pourra ainsi être calculée sur chaque cellule d'après la transmittance fournie grâce au modèle de lumière de SAMSARA pour la cellule considérée.

De la même manière que pour la lumière, l'interception de la pluie par la régénération haute est fonction de la surface terrière et celle de la végétation de son taux de recouvrement. La quantité d'eau qui arrive finalement au sol détermine la teneur en eau du sol (Soil Water Content SWC) potentielle.

Il sera également possible de rajouter des indices selon les espèces de la canopée arborée adulte ou du sous-bois. Il a en effet été montré dans une revue de synthèse (Barbier et al. 2009) que l'interception par le feuillage, les écoulements le long des troncs et les égouttements diffèrent grandement entre feuillus et conifères ainsi qu'entre espèces au sein même de ces deux grandes catégories. Ainsi, la

quantité de pluie interceptée par les conifères serait plus importante que la quantité de pluie interceptée par les feuillus et au sein des conifères, le douglas intercepterait par exemple plus d'eau que le pin. Ceci souligne la complexité d'intégrer de telles données dans un modèle. Nous avons donc choisi pour le moment de ne pas intégrer une interception spécifique de la pluie mais par la suite, un coefficient d'interception de l'eau pourrait être défini pour chacune des espèces. Il en est de même pour la végétation du sous-bois, bien qu'à notre connaissance il n'existe pas de données disponibles dans la littérature.

2.3.2. Les pertes en eau par évapotranspiration

L'évapotranspiration potentielle **ETP** correspond aux pertes par transpiration des plantes et par évaporation au niveau du sol sur un sol bien alimenté en eau en plein découvert. On la dit « potentielle » car elle ne tient compte ni de la teneur en eau du sol à un instant t ni des espèces végétales en présence. Or, moins il y a d'eau dans le sol, plus son extraction par la plante sera difficile, si bien que l'évapotranspiration réelle **ETR** sera inférieure à l'ETP. De plus, certaines plantes sont capables, en période de sécheresse, de fermer leurs stomates, si bien que la transpiration n'a plus lieu. Une fois encore, l'ETR sera inférieure à l'ETP. Il existe de nombreuses formules permettant de calculer l'ETP, caractérisées par des degrés de complexité variés selon le nombre et le type des variables qu'elles font intervenir. En effet, l'ETP dépend de l'éclairement, de la température, de la vitesse du vent, de l'humidité relative, des espèces en présence, etc. Cependant, ces variables sont rarement disponibles.

Nous prévoyons de calculer l'ETP à partir de l'éclairement et de la température sous couvert, données acquises au cours de ma thèse. L'ETR sera ensuite calculée comme une fonction de la SWC, pour tenir compte de la difficulté croissante d'extraction de l'eau par les plantes quand la SWC diminue. Cependant, les données concernant la température n'ont pas été entièrement analysées pour le moment.

2.4. Paramétrage du modèle et conclusion

Ma thèse s'est déroulée en région Centre dans laquelle les espèces végétales dominantes sont le pin sylvestre et le chêne sessile en ce qui concerne les arbres, et la callune, la molinie et la fougère aigle en ce qui concerne la végétation interférente. Nous avons donc décidé naturellement de travailler sur ces espèces pour paramétrer le modèle.

Les différentes expérimentations et études mises en place visaient donc en partie à « nourrir » ce modèle aussi complètement que possible.

L'organisation des résultats est présentée dans la figure 21. A chaque composante végétale du modèle (arbres adultes, végétation interférente, régénérations haute et basse, et liens entre ces différents compartiments) sont attribuées une ou plusieurs parties du chapitre « Résultats ».

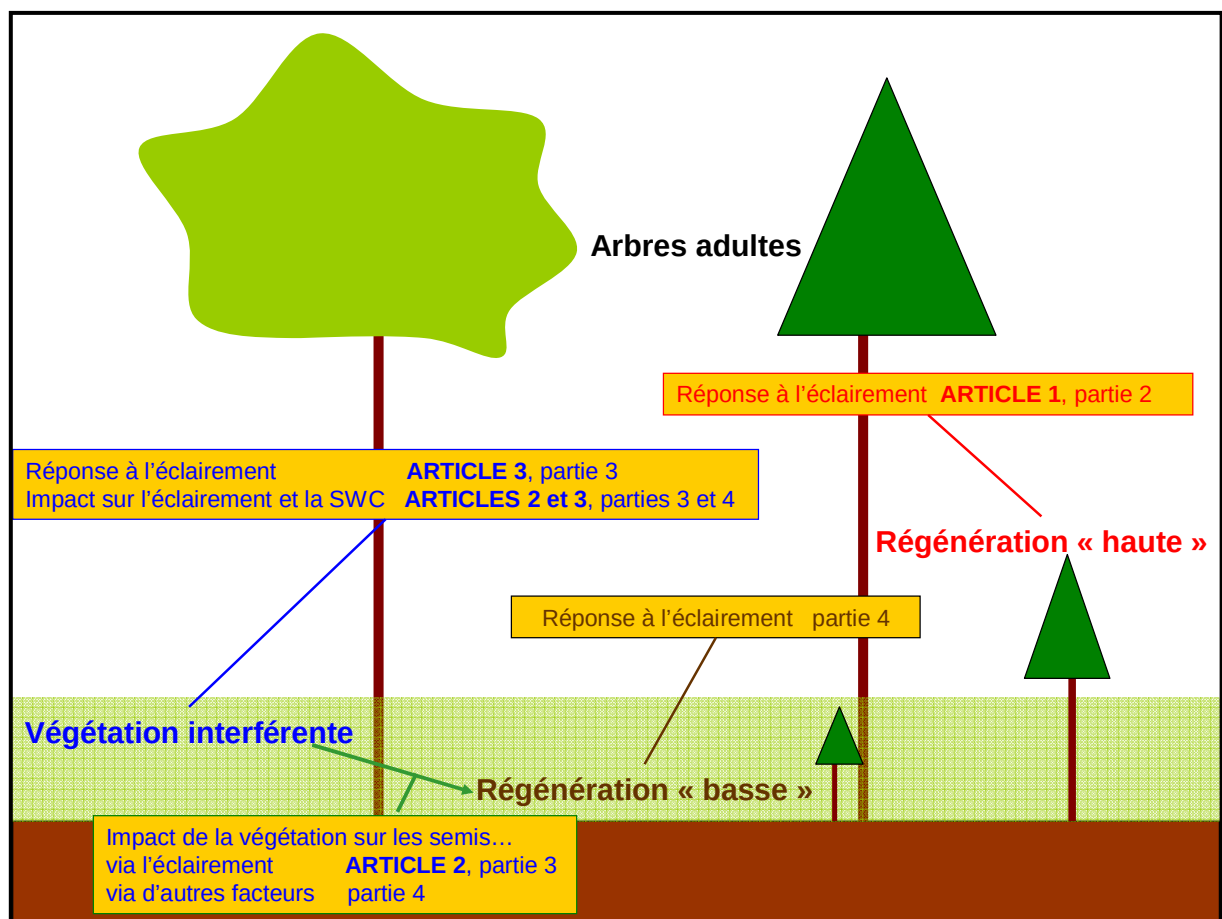
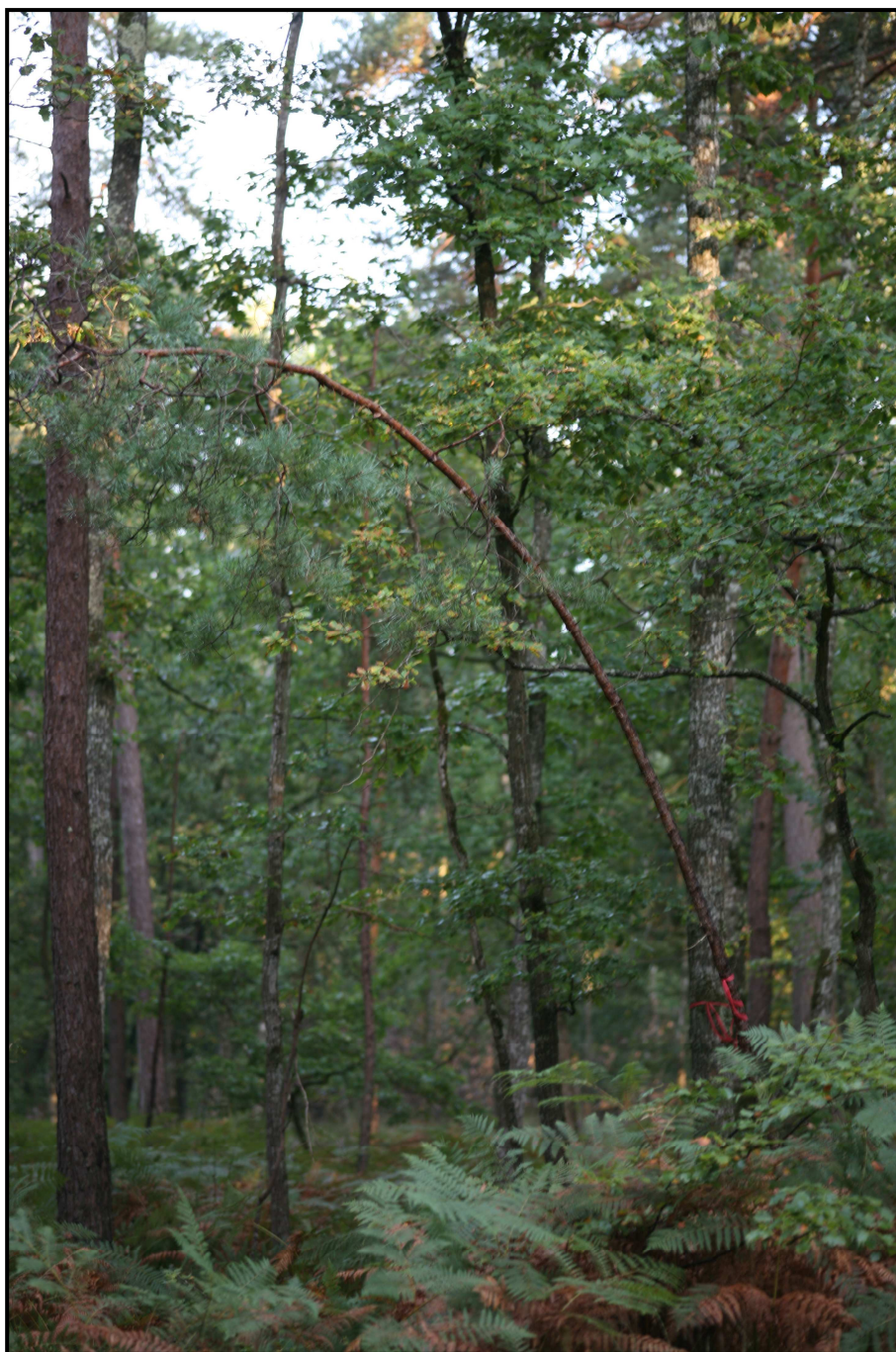


Figure 21. Représentation schématique de l'organisation des résultats.

Photo 20. Gaule de pin sylvestre poussant en sous-étage d'un peuplement chêne – pin en forêt d'Orléans.



PARTIE 2 : croissance des gaules de pin sylvestre en réponse à l'éclairement (Article 1)

ARTICLE 1 - Growth of understorey Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) saplings in response to light in mixed temperate forest.

Accepté avec révisions majeures dans la revue *Forestry*, resoumis le 27 novembre 2010.

Présenté au colloque national du GEA (Groupe d'étude de l'Arbre) : « Croissance et morphologie de pins sylvestres en réponse à la lumière sous couvert forestier », N. Gaudio, E. Lancelle, S. Perret, P. Balandier, Y. Dumas, F. Vast, M. Bonin, C. Ginisty. 2-3/10/2008, Montpellier, France.

Résumé

La prédiction de la croissance et de la mortalité des arbres poussant en sous-étage nécessite certes une quantification de leur besoin en lumière mais pourrait fournir une aide précieuse pour la gestion des forêts irrégulières, en particulier quand il s'agit d'espèces héliophiles comme le pin sylvestre.

Cinquante-sept plants de pin sylvestre d'une hauteur variant de 0.4 à 6 m et âgés de 2 à 23 ans ont été échantillonnés dans des conditions lumineuses différentes dans le sous-bois de peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre en forêt tempérée (région Centre). Chaque plant a été décrit par sa hauteur, son diamètre et son âge ainsi que par la quantité de lumière reçue à son apex.

La hauteur et le diamètre sont positivement corrélés à l'éclairement et à l'âge des plants. Les résultats montrent que le pin sylvestre, espèce généralement décrite comme intolérante à l'ombre, est capable de survivre et de pousser, même si c'est lentement, dans des conditions sombres inférieures à 10% d'éclairement. Plus l'environnement dans lequel se trouve les pins est sombre, plus la hauteur maximale qu'ils sont capables d'atteindre est faible et ce quel que soit l'âge des individus. Ces résultats mettent en évidence, en adéquation avec la littérature existante, l'existence d'une dimension critique pour un éclairement donné, dimension au-delà de laquelle le plant de pin est susceptible de mourir. Les résultats suggèrent également que cette dimension critique augmente avec la disponibilité en lumière.

Growth of understorey Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) saplings in response to light in mixed temperate forest.

Noémie Gaudio^{1,*}, Philippe Balandier^{1,2}, Sandrine Perret¹, Christian Ginisty¹

¹Cemagref Research Unit on Forest Ecosystems, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

²INRA, UMR547 PIAF, F-63100 Clermont-Ferrand, France

*Corresponding author: noemie.gaudio@cemagref.fr, Tel. + 33 2 38 95 03 49, Fax. + 33 2 38 95 03 59

Summary

Predicting growth and mortality of trees growing in the understorey requires quantified data on their light requirements but would provide valuable help for the management of irregular forest stands, especially for light-demanding species like Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Fifty-seven pine saplings from 0.4 to 6 m high and aged from 2 to 23 years old were sampled in different light conditions in the understorey of mixed sessile oak (*Quercus petraea*) – Scots pine stands in a temperate forest in central France. Each pine sapling was described by its height, diameter and age and by the light measured at its apex. Pine sapling height and diameter were positively correlated with light and age. The results highlighted that Scots pine, a tree species usually described as shade-intolerant, is able to survive and grow, although slowly, in shaded conditions (less than 10% of full sunlight). However, the results also showed that a more shaded growing environment leads to lower maximal pine sapling height whatever its age. Together with results on other species, these results provide further evidence of a critical sapling size at a given light level beyond which the pine sapling is likely to die, and suggest that this critical size increases with light availability.

Introduction

In many countries, forest management policy has evolved within the space of just a few years in response to social, environmental and political concerns (Bengtsson *et al.*, 2000; Gamborg and Larsen, 2003; Mayer, 2000). One reorientation is related to the conversion of a proportion of pure and even-aged forest stands, mostly coniferous stands, to uneven-aged pure or mixed stands (Ammer, 2003; Dekker *et al.*, 2007; Gartner and Reif, 2004; Löf *et al.*, 2010; Schütz, 2001). The management of uneven-aged stands is in part based on natural forest dynamics, balancing the need to keep a constant seed source via continuity of the adult canopy against removing some trees to provide woody products, reduce competition and improve the growth of target trees or favour the growth of seedlings and saplings for stand renewal. In the forest gaps thus created, light increases on a local level in the understorey depending on overstorey structure and composition (Aussenac, 2000; Malcolm *et al.*, 2001). The amount of light in the understorey is a particularly important factor for predicting tree succession during gap-phase regeneration (Dekker *et al.*, 2007), as the size of the gap is dependent on the light requirements of the considered target tree species.

A series of processes have to combine to ensure tree regeneration, seed production and germination, and seedling and sapling growth (Davis *et al.*, 1999; Kozłowski, 2002). In many of these processes, light is a key environmental resource determining woody species development, at least in temperate and boreal forest (Kobe *et al.*, 1995; Messier *et al.*, 1999; Pacala *et al.*, 1994; Ricard *et al.*, 2003). Numerous studies have highlighted the physiological and morphological responses of young trees to light availability (see e.g. Ammer, 2003; Balandier *et al.*, 2007; Curt *et al.*, 2005; Valladares and Niinemets, 2008; Walters and Reich, 1999).

Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) is reputed to be a pioneer and light-demanding species (Lanier *et al.*, 1986). It is relatively tolerant to poor soils (Oyen *et al.*, 2006) and drought (Picon-Cochard *et al.*, 2006; Sanchez-Gomez *et al.*, 2006). Among the pine species, *Pinus sylvestris* has the greatest distribution area, adapting to many kinds of habitats (Medail, 2001; Richardson, 2000; Schutt *et al.*, 1984). Although many studies have dealt with the management of adult Scots pine growing in pure stands (Dieguez-Aranda *et al.*, 2006; Pérot *et al.*, 2007; Prévosto *et al.*, 2000; Sonohat *et al.*, 2004), there has been little research on young Scots pine growing in the understorey and characterized by a suppressed status in irregular stands. In the earliest stages, Scots pine seedling growth depends on light quantity (De Chantal *et al.*, 2003; Dehlin *et al.*, 2004), light quality (De la Rosa *et al.*, 1998; Fernbach and Mohr, 1990), and soil resources (Picon-Cochard *et al.*, 2006). Taken together, these studies showed that canopy openness leads to a growth increase and a strong biomass partitioning response. The Red:Far Red ratio leads to a typical shade-avoidance reaction (i.e. stem elongation in shaded conditions) commonly observed in shade-intolerant species. Moreover, although its growth is affected by nutrient or water availability, Scots pine does show some tolerance to belowground resource

depletion. Studies on saplings are mostly indirect, linking statistically pine sapling density or growth to selected stand variables such as canopy cover (Dekker *et al.*, 2007; Vickers and Palmer, 2000) rather than directly linked to resource availability such as light.

Tree species are commonly characterized by two opposite behaviours depending on their position along a gradient from pioneer to late-successional species. Pioneer species promote rapid growth in high light conditions at the expense of positive carbon balance in low light conditions whereas late-successional species, defined as shade-tolerant, grow slowly whatever the light conditions (Kaelke *et al.*, 2001; Niinemets, 2006). Recent studies have shown that the light requirements of tree seedlings and saplings increase with size. As its size increases, a sapling has more non-photosynthetic tissues involved in maintenance (respiratory loss) and construction costs with proportionally less photosynthetic tissues (Claveau *et al.*, 2005). Therefore, in situations where light environment does not evolve as tree size increases, a sapling growing in a shaded environment would theoretically reach a critical size corresponding to a negative carbon balance that could potentially lead to sapling death (Dreyer *et al.*, 2005; Kneeshaw *et al.*, 2006; Messier *et al.*, 1999). Some studies have underlined the influence of tree size on response to light in different broadleaf species (Balandier *et al.*, 2007; Delagrangé *et al.*, 2004) or sub-boreal conifers (Claveau *et al.*, 2005; Claveau *et al.*, 2002; Williams *et al.*, 1999) but none have referred to *Pinus sylvestris*. Light-demanding species like Scots pine are supposed to be characterized by a high height growth rate and are therefore assumed to reach the critical dimension faster than shade-tolerant species (Dreyer *et al.*, 2005). Therefore, information is needed on the link between Scots pine sapling growth rate, size, and light environment in order to better predict and manage the development of Scots pine saplings growing in the understorey.

The study objectives were 1) to quantify Scots pine sapling growth relative to light availability and 2) to determine the maximum critical size of Scots pine saplings relative to light availability, if such a threshold exists for Scots pine.

Material and methods

Study site

The study was conducted over summer 2008 in the forest Massif of Lorris-Les Bordes (8 631 ha) situated in the relatively flat (mean altitude 140 m) Orleans Forest in France (47° 51' - 47° 77' N, 2° 25' - 2° 36' E). Climate is semi-oceanic, with mean annual precipitation of 720 mm well distributed over the year (data from 1971 to 2000) and annual mean temperature of 10.8°C. Its medium-acidic (pH around 5) leached soils are poor, sandy and loamy with a pseudogley at around 70 cm depth.

The main tree species at forest scale are sessile oak (*Quercus petraea* Lieblein) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). The study was restricted to mixed stands growing in similar mesotrophic site conditions (to avoid extreme waterlogging or acidity), with the main flora belonging to the *Calluna vulgaris* (L.), *Molinia caerulea* (L.) Moench and *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn in Kersten group.

Experimental design

The sampling scheme was designed to obtain the same number of Scots pine saplings growing in three light environments estimated visually as low, medium and high light availability. In each light environment, we worked to find at least 3 pine saplings with a height from 0 to < 1 m, 1 to < 2 m, and up to 6 m (six height classes in total), i.e. at least 18 pine saplings per light environment. However, this criterion could not be complied with for the low-light class where tall saplings were absent. Thus, no pine sapling higher than 2.6 m was encountered in low light environment. Finally, 65 pine saplings were sampled, distributed in forty-one 20 m-radius circular plots that were set up in summer 2008, i.e. more than one pine sapling could be found in each plot. Each plot had to contain at least one pine sapling but could contain a whole sapling cohort (i.e. a group of similar-age saplings), and was centred on the tallest pine sapling, considered as the dominant one within the cohort. In each plot, the dominant pine sapling within the cohort and one or two additional codominant pine saplings were described. Codominant pine saplings were selected in order to best complete the initial sample design, i.e. 18 pine saplings per light environment covering a height range from few centimetres to 6 m. Cases of extreme intraspecific competition, i.e. very dense cohorts, were avoided unless the sampled pine was the tallest of the cohort.

For each plot, the basal area, the dominant height and the proportion of pine were calculated from a survey of trees with a diameter at breast height higher than 17.5 cm in all plots. Basal area varied from 5 to 41 m² ha⁻¹ with a dominant height from 16 to 30 m. The proportion of Scots pine varied from 0 to 82%.

Pine sapling measurements

From June to July 2008, the 65 understorey pine saplings were sampled and were characterised by heights varying from 0.4 to 6 m. Target pine saplings were described by their height reached in 2007, as we considered that pine sapling height growth of the current growing season was unfinished at the time of height measurements. Pine sapling height was also measured at the branch whorls of years 2005 and 2006 to estimate a height increment over the last two years (2005-2007), with the assumption that light availability had not significantly varied since 2005. To verify this assumption, presence of fresh or recent stumps was checked to avoid recently-thinned forest stands. Pine sapling diameter was measured at 1.30 m (diameter at breast-height, DBH) for pine saplings higher than

1.30 m and at 0.30 m for smaller ones. A second measurement campaign was realized in September 2009 on 40 pine saplings to establish a relation between DBH and diameter at 0.30 m. Since DBH and diameter at 0.30 m were strongly linearly correlated ($R^2 = 97\%$, $P < 0.0001$), diameter at 0.30 m was estimated from DBH for all pine saplings higher than 1.30 m.

$$\text{Diameter at 0.30 m} = 1.16 + 1.09 \cdot \text{DBH} \quad (\text{eq. 1})$$

Based on pine sapling height and diameter at 0.30 m, the stem height/diameter (H/D) ratio was calculated.

Pine sapling age was also estimated by counting whorls or bud scars up to 30 cm from the ground considering that bud scars determination was difficult and source of error from sapling collar to 30 cm. Therefore, in this article, sapling age corresponded to the age that not takes into account the time that each individual spent to reach 30 cm high.

Light measurements

Throughout July 2008, the quantum of photosynthetically active radiation (PAR, 400-700 nm, in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was measured at all the 65 pine sapling apex with a LI-COR 190 light sensor (LI-COR Biosciences) connected to a datalogger (Campbell Sci., CR800). To reach the apex of pine saplings higher than 1.50 m, the light sensor was attached to the top of a telescopic measuring stick extending up to various heights. Horizontality of the sensor was checked with two spirit levels fixed orthogonally underneath the sensor support in a position visible to the field operator. At the same time, above-canopy PAR was measured with a BF3 sensor (Delta-T Devices) in an open field near the different sampled plots. Transmitted PAR (PAR_t) was then calculated as the ratio ($\times 100$) of values measured in the forest understorey to values measured in the open field. All light measurements were made during 10 minutes at the sunset or sunrise, with only diffuse light, to avoid direct light that strongly depends on both the position of gaps in the canopy and the sun trajectory, i.e. depends on the time of measurement, which is not the case of diffuse light. Usually, authors extol doing light measurements during 24 h (Lieffers *et al.*, 1999) but it was not possible in our case for technical reasons as it would have implied that the field operator staid in the understorey holding the telescoping measuring stick. Moreover, some studies advocate the method we used (Lieffers *et al.*, 1999; Messier and Puttonen, 1995), arguing that measuring light for 10 minutes at midday under diffuse light gives a good representation of mean light during the growing season in temperate to boreal conditions. However, even if latitude and climate differ between France and countries where these studies were conducted, the method still makes it possible to compare all pine saplings together, probably with a slight underestimation for high light environments when direct light carries more importance than in a closed stand. In this study, PAR_t varied from 3 to 93% of full sunlight.

Data analysis

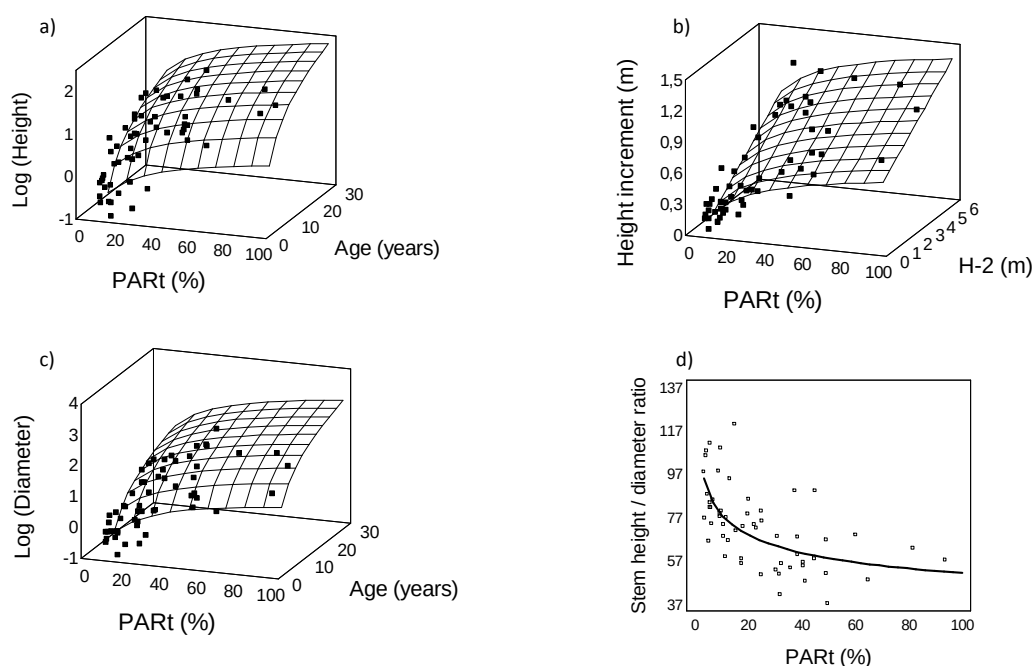
Data were analysed using Statgraphics® software. Relationships between pine sapling stem height, diameter at 0.30 m and H/D ratio on one hand and PAR_t and pine sapling age on the other were explored using simple and multiple regressions. For all multiple regressions, variables were transformed when necessary to reach a linear relation between variables. Multiple regression was also used to link height increment over the last two years (2005-2007) to PAR_t , age and pine sapling height in 2005 (H_2). As we only found 8 pine saplings in the range 24-58 year old, we chose to exclude them from the analysis to avoid introducing a bias linked to under-sampling and because age determination for older saplings like these carries a risk of error. Thus, a total of 57 pine saplings aged from 2 to 23 year old and with a height ranging from 0.4 to 6 m were used to compute statistical analysis.

To explore the relationship between maximal potential size reached by pine saplings relative to light availability, PAR_t was divided into 5%-increment classes (i.e. 0-5%, 5-10%, etc.) from 0 to 20% and 15%-increment classes from 20 to 50%. Different PAR_t class variation ranges were used in order to obtain at least 6 pine saplings in each PAR_t class. The different PAR_t classes contained between 6 and 12 pine saplings and did not go over 50% as there were insufficient numbers of pine saplings in higher light conditions. For each PAR_t class, the 90% quantile (i.e. the value below which 90% of the observations were found, or in other words the probability that the considered variable will be less than the calculated value is at most 0.9) was determined for pine sapling height, diameter, and stem volume as proxy for stem biomass estimated by the formula ($Height * Diameter^2$). The 95% and 99% quantiles gave the same results as the 90% quantile. The use of quantiles rather than means is useful here, because quantiles are less susceptible to long-tailed distributions and outliers. The 90% quantiles were linked to PAR_t classes by simple regressions.

Table 1: Relationships between Scots pine sapling growth and pine sapling age, height in 2005 (H₂) and light availability in the understorey (PART).

Height (m)			
variables	F	P	Model equation (R ²)
Constant		<0.0001	Ln(Height) = -2.35+0.78*Ln(Age)+0.44*Ln(PARt) (78%)
Age	67.73	<0.0001	
PARt	61.61	<0.0001	
Height increment over two years (m)			
variables	F	P	Model equation (R ²)
Constant		0.02	Height increment = -0.26+0.11*(H ₂) +0.21*Ln(PARt) (60%)
H ₂	11.35	0.001	
PARt	61.02	0.0001	
Diameter (cm)			
variables	F	P	Model equation (R ²)
Constant		<0.0001	Ln(Diameter) = -2.55+0.83*(Age) +0.59*Ln(PARt) (75%)
Age	56.78	<0.0001	
PARt	56.92	<0.0001	
Stem height / diameter ratio (H/D)			
variables	F	P	Model equation (R ²)
Constant		<0.0001	H/D = 113.39*PARt ^{-0.16} (31%)
PARt	26.73	<0.0001	

Figure 1: Relationships between Scots pine sapling growth (a = height, b = height increment, c = diameter, d = stem height/diameter ratio) and pine sapling age, height in 2005 (H₂) and/or light availability in understorey (PART).



Results

Scots pine sapling height increased with PAR_t and age, and the two variables together explained 78% of height variation (Table 1, Figure 1a). Pine sapling height increment for the 2 previous years (2005-2007) was positively and significantly correlated to PAR_t and H_{-2} , i.e. pine sapling height in 2005 (Table 1, Figure 1b), whereas pine sapling age did not modify this relation. Even though PAR_t and H_{-2} were strongly correlated, a step-by-step multiple regression kept the two variables, both of which were highly significant. PAR_t alone explained 46% (logarithmic model) and 56% (multiplicative model) of the height and height increment variability, respectively ($P < 0.0001$). Age alone explained 54% of the height variability following a multiplicative model ($P < 0.0001$). H_{-2} alone explained 47% of height increment following a linear model ($P < 0.0001$).

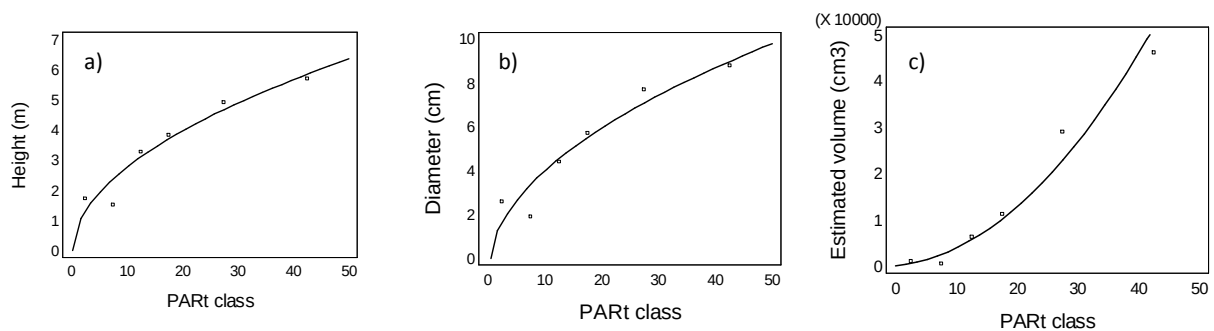
Pine sapling diameter evolved with PAR_t and age following the same pattern as for pine sapling height, and the two variables together explained 75% of diameter variation (Table 1, Figure 1c). PAR_t and age alone explained 50% and 46% of the diameter variation, respectively ($P < 0.0001$), with a multiplicative model.

Pine sapling H/D ratio was also affected by PAR_t and age but age was not retained for step-by-step multiple regression (Table 1, Figure 1d), as the relation between pine sapling H/D ratio and age alone was weak ($P = 0.02$ and $R^2 = 9\%$).

Table 2: 90% quantiles reached for pine sapling height, diameter and estimated volume for the different classes of light availability in the understorey (PART) and relationships between PART class and 90% quantiles for the three Scots pine sapling growth variables.

	Height (m)	Diameter(cm)	Height * Diameter ² (cm ³)
PART class			
0-5%	1.73	2.6	1135
5-10%	1.52	1.9	562
10-15%	3.27	4.4	6407
15-20%	3.84	5.7	11222
20-35%	4.92	7.1	29111
35-50%	5.70	8.8	46097
Regression with PART class	$= -0.13 + 0.92\sqrt{\text{PART}}$	$= -0.7 + 1.5\sqrt{\text{PART}}$	$= (12.2 + 5.0 * \text{PART})^2$
(R ² , P)	(91%, 0.002)	(88%, 0.003)	(94%, 0.0009)

Figure 2: Relationships between 90% quantiles for Scots pine height (a), diameter (b) and estimated volume (height*diameter², c) in relation to the light availability in the understorey (PART class)



The 90% quantiles of pine sapling height, diameter and estimated volume ($\text{Height} * \text{Diameter}^2$) increased with PAR_t (Table 2, Figure 2). Thus, in each figure, the curve gives an estimation of the maximum diameter, height or estimated volume that a pine sapling could reach for a given PAR_t class. Hence, 90% of the pine saplings sampled in the most shaded conditions, i.e. in the PAR_t class from 0 to < 5%, were below 1.7 m high, whereas in the most well-lit conditions (from 35 to < 50%), maximal size according to PAR_t was more than three times higher.

Discussion

Scots pine sapling height and diameter increased with light availability and age, and the two variables together explained a large part of pine sapling growth (78% and 75% of height and diameter variability, respectively). Hyppönen *et al.* (2005) also found a good relationship between pine sapling height and age ($\ln(\text{age})$) in sparse forest stands, but without measuring light conditions. Here, light (PAR_t) alone explained 46% of the variation in height, and the relation between height and PAR_t was also logarithmic. This confirms that Scots pine reacts very positively and logarithmically to light availability. Nevertheless, height growth rate is also dependent on site fertility and climatic conditions. For example, Hyppönen *et al.* (2005) reported that the height reached by pine saplings in their scarce forest stands in Finland was 2.5 m at 15 years old, whereas in our study, the height reached by pine saplings at the same age was 1.5 m in the most shaded conditions ($\text{PAR}_t < 10\%$) but about 4 m when PAR_t was over 15%. This underlines the need for caution in generalizing results. However, Prévosto *et al.* (2000), in a study modelling the growth of regular naturally-regenerated Scots pine stands, reported that Scots pine saplings can reach about 10 m at 15 years of age in full-light temperate conditions on rich soil. Thus, the height of the pine saplings in our study appears particularly low as even in the well-lit conditions they were always growing under an adult canopy and on a poor forest soil.

Pine sapling stem height / diameter ratio decreased with increasing light availability. Therefore, even if pine sapling height and diameter were both negatively influenced by shade, pine sapling diameter decreased more strongly than pine sapling height. Thus, at equal height, a pine sapling growing in a darker environment will be more slender than a pine sapling growing in a high-light environment. Nevertheless, other studies have conversely reported that Scots pine seedling height increased when light availability decreased, leading to a typical shade-avoidance reaction (Aphalo *et al.*, 1999; Ballaré, 1999) known to be pronounced in shade-intolerant species and corresponding to stem elongation at the expense of diameter growth (De la Rosa *et al.*, 1998; Dehlin *et al.*, 2004). In the case presented here, pine sapling height growth decreased when light decreased. It has been shown that the shade-avoidance reaction is dependent on soil richness (De la Rosa *et al.*, 1999). Therefore, it is possible that the low fertility of the forest stands studied here has prevented the shade-avoidance reaction. Moreover, pine saplings were sampled in the understorey of mixed oak-pine stands, and coniferous species are known to modify Red:Far Red (660-730 nm) ratio less than broadleaves (Seiwa

et al., 2009) due to the physiological properties of conifer needles. It is therefore possible that there was little change in Red:Far Red ratio, resulting in only a moderate shade-avoidance reaction.

Focusing on height increment over the last two years, pine sapling age did not statistically interfere with light availability. Tree age is a parameter that integrates the whole lifespan history of the tree. Therefore, if tree growth is quite homogeneous throughout its entire life, as it is the case in even-aged stands, age is a good indicator of tree growth. For this reason, tree age is a key criterion used in the management of pure and even-aged stands (Chabaud and Nicolas, 2009) in which trees of a given forest stand grow together, all living approximately the same competition for light with the surrounding trees. In these types of stands, age, which is strongly correlated to the dominant height, is often used to decide the silvicultural operations such as the date of first and second thinnings. In irregular uneven-aged stands, the tree saplings grow in an understorey with varying degrees of shade as highlighted in our results. For this reason, a stand may contain old small trees or young tall trees depending on the local light environment. In this context, age does not reflect the tree's whole growth history. However, as age reflects the time a sapling spent in the understorey, it nevertheless has an impact on growth.

In our irregular uneven-aged stands, height increment was more dependent on light availability and pine sapling current size (H_2). The effect of current size on growth increment has already been demonstrated in other studies (Balandier *et al.*, 2007; Kneeshaw *et al.*, 2006) and it partly reflects the tree sapling's current vigour. Therefore, the current height dimension of a pine sapling partly controls potential growth increment, even though its effect is weaker than the effect of light availability (Table 1). Pine sapling age had no influence on height increment. Nevertheless, it could be assumed that age would take importance when predicting height growth over several years instead of predicting current height growth.

We were able to find pine saplings reaching 2 m high and continuing to grow, although slowly, under light conditions as low as 5% of full light. Since it is impossible to rebuild the whole light regime undergone by the pine saplings throughout their lifespan, some of them could have been well-lit in the past but currently under low light, explaining why they are still present today. Moreover, since the sampled pine saplings were growing in the understorey of mixed oak-pine forest stands, all of them, particularly those growing in very shaded conditions, would have received greater light during winter and at the beginning of the growing season when the oaks had not yet their leaves (Hansen *et al.*, 1996). This short period of time could enable pine saplings to assure their photosynthesis and store some carbon reserves, at least if temperatures are not too cold as this is the main factor influencing conifer photosynthesis from late autumn to spring (Ensminger *et al.*, 2008; Tanja *et al.*, 2003). Whatever the case, our findings run counter to empirical idea that defines Scots pine as a strictly light-demanding species. The ambiguity of this species was also highlighted by Dekker *et al.* (2007) in a

study that aimed in part at classifying a group of tree species along a gradient from pioneer to shade-tolerant species according to the growth characteristics usually attributed to both these growth trends. Scots pine, a pioneer tree species, displayed an unexpected behaviour that was closer to shade-tolerant species than pioneer species. A more descriptive and empirical approach also described Scots pine as a species whose seedlings could tolerate and even benefit from a shelterwood, at least in the youngest stages (De Kirwan, 1867).

The results of this study also add support to the theory outlined by Messier *et al.* (1999). It was proved that tree sapling light requirements increased with sapling dimension due to the increase of non-photosynthetic tissues involved in maintenance and building relative to photosynthetic tissues (Balandier *et al.*, 2007; Delagrangé *et al.*, 2004). This theory asserts that there is a critical tree dimension, or as Messier *et al.* (1999) named it, a “maximum sustainable height”, that is defined as the maximal size a tree sapling can reach depending on light availability, whatever its age (Dreyer *et al.*, 2005; Messier *et al.*, 1999). In this study, we indirectly showed that for a given light level, the height and diameter of most pine saplings encountered fell below a certain value. For example, for the 0-5% PAR_t class, less than 10% of pine sapling individuals sampled were higher than 1.7 m, whereas for the 15-20% PAR_t class, the size threshold was 3.8 m. However, adult stand transmittance depends on the species constituting the canopy. For example, it has been shown by Sonohat *et al.* (2004) that a transmittance around 5% never occurs in pure Scots pine stands whereas it can be reached in a *Quercus* sp. (*petraea* and *robur*) stand above 40 m² ha⁻¹ (Balandier *et al.*, 2006). Therefore, depending on the species composition of the stand and on its basal area, forest management recommendations will not be the same.

A pine sapling going over this critical light-dependent dimension could be expected to die within a short space of time, as it is growing without enough light to ensure the production of the carbohydrates necessary for building new tissues. However, this assumption could only be confirmed if the pine saplings sampled were followed until their death. This underlines one advantage of the diachronic approach, i.e. field studies following a biological process over time, *versus* synchronic approach, i.e. field studies considering a biological process at a precise moment, which is less costly in time but unable to follow a given event over extended time periods.

The size thresholds highlighted in this study were calculated for pine saplings growing in mixed oak-pine forest stands, but it could be assumed that these thresholds would be lower in a coniferous forest stand as the pine saplings would grow in an understorey that would be dark all year around. Conversely, as light is assumed to be the most limiting factor influencing pine sapling growth in temperate forests, the critical size for a given light level should not be significantly site fertility-dependent.

Conclusion

Scots pine saplings growing in a forest understorey responded positively to light availability. As light conditions within an irregular forest stand are highly heterogeneous, all tree saplings are liable to grow under different and varying light conditions during their lifetime. For this reason, tree sapling age is not a good variable for predicting tree sapling growth increment in irregular forest stands. However, when combined with light, sapling size could provide foresters with a useful predictor of height growth although this supposes to be able to visually estimate the range of light levels in the understorey. For example, our results predict a height increment of 44 cm in two years for a 2 m-high pine sapling growing at 10% of light. However, these predictions are valuable for mixed temperate forests.

Moreover, a critical height dimension above which pine saplings are likely to die was estimated for different light levels. These results are of great interest for forest management in irregular stands, as the size reached by a sapling could indicate the degree of thinning to apply in order to sufficiently increase light in the understorey to avoid the pine growth stagnation that could lead to sapling death. In other words, if a pine sapling reaches a height of 5 m in a light environment between 20 and 35%, it seems that the forest manager should increase the light availability by cutting some trees to ensure that this tree will continue growing. As reviewed by Kuuluvainen (1994), the growth recovery of a suppressed tree following an increase in light availability caused by gap creation can take a long time, the time lag increasing with the size of the suppressed tree. Thus, it seems that silvicultural operations should occur before the critical size is reached in order to ensure the continuity of tree growth.

Nevertheless, it would be interesting to link light availability in the understorey to forest measurements such as basal area. However some studies have underlined that those relationships are quite easy to determine in regular forest stands (Balandier *et al.*, 2006; Sonohat *et al.*, 2004) whereas it is not the case at the moment in irregular stands (Balandier *et al.*, 2010).

Acknowledgments

The authors thank Emmanuelle Lancelle, Yann Dumas, Florian Vast and Michel Bonin for their field assistance and Thomas Pérot for his practical and scientific advice.

References

- Ammer, C. 2003 Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Ann. For. Sci.* **60**, 163-171.
- Aphalo, P.J., Ballare, C.L. and Scopel, A.L. 1999 Plant-plant signalling, the shade-avoidance response and competition. *J. Exp. Bot.* **50**, 1629-1634.
- Aussenac, G. 2000 Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* **57**, 287-301.
- Balandier, P., Sonohat, G., Sinoquet, H., Varlet-Grancher, C. and Dumas, Y. 2006 Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understorey of even-aged oak (*Quercus petraea*, *Q. robur*) stands. *Trees* **20**, 363-370.
- Balandier, P., Sinoquet, H., Frak, E., Giuliani, R., Vandame, M., Descamps, S., Coll, L., Adam, B., Prévosto, B. and Curt, T. 2007 Six-year time course of light-use efficiency, carbon gain and growth of beech saplings (*Fagus sylvatica*) planted under a Scots pine (*Pinus sylvestris*) shelterwood. *Tree Physiol.* **27**, 1073-1082.
- Balandier, P., Marquier, A., Perret, S., Collet, C. and Courbaud, B. 2010. Comment estimer la lumière dans le sous-bois forestier à partir des caractéristiques dendrométriques des peuplements ? Rendez-vous Techniques ONF **27-28**, 52-58.
- Ballaré, C.L. 1999 Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Sci.* **4**, 97-102.
- Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A. and Menozzi, P. 2000 Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *For. Ecol. Manage.* **132**, 39-50.
- Chabaud, L. and Nicolas, L. 2009 *Guide des sylvicultures. Pineraies des plaines du Centre et du Nord-Ouest*, ONF edn, France.
- Claveau, Y., Messier, C. and Comeau, P.G. 2005 Interacting influence of light and size on aboveground biomass distribution in sub-boreal conifer saplings with contrasting shade tolerance. *Tree Physiol.* **25**, 373-384.
- Claveau, Y., Messier, C., Comeau, P.G. and Coates, K.D. 2002 Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Can. J. For. Res.* **32**, 458-468.
- Curt, T., Coll, L., Prevosto, B., Balandier, P. and Kunstler, G. 2005 Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Ann. For. Sci.* **62**, 51-60.
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T. and Muermann, C. 1999 Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecol.* **145**, 341-350.
- De Chantal, M., Leinonen, K., Kuuluvainen, T. and Cescatti, A. 2003 Early response of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to an experimental canopy gap in a boreal spruce forest. *For. Ecol. Manage.* **176**, 321-336.
- De Kirwan, C. 1867 *Les conifères indigènes et exotiques*, Rotshild, J. Paris.
- De la Rosa, T.M., Aphalo, P.J. and Lehto, T. 1998 Effects of far-red light on the growth, mycorrhizas and mineral nutrition of Scots pine seedlings. *Plant and Soil* **201**, 17-25.

- De la Rosa, T.M., Lehto, T. and Aphalo, P.J. 1999. Does far-red light affect growth and mycorrhizas of Scots pine seedlings grown in forest soil? *Plant and Soil* **211**, 259-268.
- Dehlin, H., Nilsson, M.C., Wardle, D.A. and Shevtsova, A. 2004 Effects of shading and humus fertility on growth, competition, and ectomycorrhizal colonization of boreal forest tree seedlings. *Can. J. For. Res.* **34**, 2573-2586.
- Dekker, M., van Breugel, M. and Sterck, F.J. 2007 Effective height development of four co-occurring species in the gap-phase regeneration of Douglas fir monocultures under nature-oriented conversion. *For. Ecol. Manage.* **238**, 189-198.
- Delagrange, S., Messier, C., Lechowicz, M.J. and Dizengremel, P. 2004 Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiol.* **24**, 775-784.
- Diegues-Aranda, U., Dorado, F.C., Gonzadlez, J.G.A. and Alboreca, A.R. 2006 Dynamic growth model for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) plantations in Galicia (north-western Spain). *Ecol. Model.* **191**, 225-242.
- Dreyer, E., Collet, C., Montpied, P. and Sinoquet, H. 2005 Caractérisation de la tolérance à l'ombrage des jeunes semis de hêtre et comparaison avec les essences associées. *Rev. For. Fr.* **57**, 175-188.
- Ensminger, I., Schmidt, L. and Lloyd J. 2008 Soil temperature and intermittent frost modulate the rate of recovery of photosynthesis in Scots pine under simulated spring conditions. *New. Phytol.* **177**, 428-442.
- Fernbach, E. and Mohr, H. 1990 Coaction of the blue/ultraviolet-A light and light absorbed by phytochrome in controlling growth of pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Planta* **180**, 212-216.
- Gamborg, C. and Larsen, J.B. 2003 'Back to nature' - a sustainable future for forestry? *For. Ecol. Manage.* **179**, 559-571.
- Gartner, S. and Reif, A. 2004 The impact of forest transformation on stand structure and ground vegetation in the southern Black Forest, Germany. *Plant and Soil* **264**, 35-51.
- Hansen, J., Vogg, G. and Beck E. 1996 Assimilation, allocation and utilization of carbon by 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees during winter and early spring. *Trees* **11**, 83-90.
- Hyppönen, M., Alenius, V. and Valkonen, S. 2005 Models for the establishment and height development of naturally regenerated *Pinus sylvestris* in Finnish Lapland. *Scand. J. For. Res.* **20**, 347-357.
- Kaelke, C.M., Kruger, E.L. and Reich, P.B. 2001 Trade-offs in seedling survival, growth, and physiology among hardwood species of contrasting successional status along a light-availability gradient. *Can. J. For. Res.* **31**, 1602-1616.
- Kneeshaw, D.D., Kobe, R.K., Coates, K.D. and Messier, C. 2006 Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species. *J. Ecol.* **94**, 471-480.
- Kobe, R.K., Pacala, S.W., Silander, J.A. and Canham, C.D. 1995 Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecol. Appl.* **5**, 517-532.
- Kozlowski, T.T. 2002 Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *For. Ecol. Manage.* **158**, 195-221.
- Kuuluvainen, T. 1994 Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Ann. Zool. Fennici* **31**, 35-51.

Lanier, L., Badré, M., Delabraze, P., Dubourdieu, J. and Flammarion, J.P. 1986 *Précis de sylviculture*, ENGREF (edn), Nancy.

Lieffers, V.J., Messier, C., Stadt, K.J., Gendron, F. and Comeau, P.G. 1999 Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Can. J. For. Res.* **29**, 796-811.

Löf, M., Bergquist, J., Brunet, J., Karlsson, M. and Welander, T. 2010 Conversion of Norway spruce to broadleaves - regeneration systems, fencing and performance of planted seedlings. *Ecol. Bull.* **53**, in press.

Malcolm, D.C., Mason, W.L. and Clarke, G.C. 2001 The transformation of conifer forests in Britain - regeneration, gap size and silvicultural systems. *For. Ecol. Manage.* **151**, 7-23.

Mayer, P. 2000 Hot spot: Forest policy in Europe: achievements of the MCPFE and challenges ahead. *For. Policy Econ.* **1**, 177-185.

Medail, F. 2001 Biogéographie, écologie et valeur patrimoniale des forêts de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) en région méditerranéenne. In "Journées d'études et d'information sur le pin sylvestre, Comps-sur-Artuby, 12-14 octobre 2000", Vol. t. XXII, n°1, pp. 5-22.

Messier, C., Doucet, R., Ruel, J. C., Claveau, Y., Kelly, C. and Lechowicz, M.J. 1999 Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Can. J. For. Res.* **29**, 812-823.

Messier, C. and Puttonen, P. 1995 Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scot pine stands - the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Can. J. For. Res.* **25**, 343-354.

Niinemets, Ü. 2006 The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. *J. Ecol.* **94**, 464-470.

Oyen, B.H., Blom, H.H., Gjerde, I., Myking, T., Saetersdal, M. and Thunes, K.H. 2006 Ecology, history and silviculture of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Norway - a literature review. *Forestry* **79**, 319-329.

Pacala, S.W., Canham, C.D., Silander, J.A. and Kobe, R.K. 1994 Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Can. J. For. Res.* **24**, 2172-2183.

Pérot, T., Perret, S., Meredieu, C. and Ginisty, C. 2007 Prévoir la croissance et la production du Pin sylvestre : le module Sylvestris sous Capsis 4. *Rev. For. Fr.* **59**, 57-84.

Picon-Cochard, C., Coll, L. and Balandier, P. 2006 The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecol.* **148**, 373-383.

Prévosto, B., Curt, T., Gueugnot, J. and Coquillard, P. 2000 Modeling mid-elevation Scots pine growth on a volcanic substrate. *For. Ecol. Manage.* **131**, 223-237.

Ricard, J.P., Messier, C., Delagrangé, S. and Beaudet, M. 2003 Do understory sapling respond to both light and below-ground competition? a field experiment in a north-eastern American hardwood forest and a literature review. *Ann. For. Sci.* **60**, 749-756.

Richardson, D.M. 2000 *Ecology and biogeography of Pinus*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Sanchez-Gomez, D., Zavala, M.A. and Valladares, F. 2006 Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate Mediterranean ecotone. *Acta Oecol.* **30**, 322-332.

Schutt, P., Koch, W., Blaschke, H., Lang, K.J., Schuck, H.J., Summerer, H. and Robert, J.F. 1984 *Avant que forêt ne meure : le dépérissement de la forêt - principaux dégâts observés et évolution*, Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, CHE.

Schütz, J.P. 2001 Opportunities and strategies of transforming regular forests to irregular forests. *For. Ecol. Manage.* **151**, 87-94.

Seiwa, K., Ando, M., Imaji, A., Tomita, M. and Kanou, K. 2009 Spatio-temporal variation of environmental signals inducing seed germination in temperate conifer plantations and natural hardwood forests in northern Japan. *For. Ecol. Manage.* **257**, 361-369.

Sonohat, G., Balandier, P. and Ruchaud, F. 2004 Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Ann. For. Sci.* **61**, 629-641.

Tanja, S., Berninger, F., Vesala, T., Markkanen, T., Hari, P., Mäkelä, A., Ilvesniemi, H., Hänninen, H., Nikinmaa, E., Huttula, T., Laurila, T., Aurela, M., Grelle, A., Lindroth, A., Arneth, A., Shibistova, O. and Lloyd J. 2003 Air temperature triggers the recovery of evergreen boreal forest photosynthesis in spring. *Global Change Biol.* **9**, 1410-1426.

Valladares, F. and Niinemets, U. 2008 Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **39**, 237-257.

Vickers, A.D. and Palmer, S.C.F. 2000 The influence of canopy cover and other factors upon the regeneration of Scots pine and its associated ground flora within Glen Tanar National Nature Reserve. *Forestry* **73**, 37-49.

Walters, M.B. and Reich, P.B. 1999 Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytol.* **143**, 143-154.

Williams, H., Messier, C. and Kneeshaw, D.D. 1999 Effects of light availability and sapling size on the growth and crown morphology of understory Douglas-fir and lodgepole pine. *Can. J. For. Res.* **29**, 222-231.

Conclusion

Les plants de pin sylvestre poussant en sous-étage répondent positivement à la disponibilité en lumière. Étant donné que les conditions d'éclairement sont hétérogènes en peuplement irrégulier, les plants sont susceptibles de pousser dans des conditions lumineuses différentes qui peuvent varier au cours de leur existence. De ce fait, l'âge des plants en sous-étage n'est pas une variable suffisante pour prédire la croissance des arbres en peuplement forestier irrégulier. Quoi qu'il en soit, la taille des plants, combinée à la connaissance de l'éclairement, pourraient fournir aux gestionnaires forestiers un outil utile pour prédire la croissance en hauteur, bien que cela suppose d'être capable d'estimer visuellement la gamme d'éclairement rencontrée dans le sous-bois. Nos résultats prédisent par exemple une croissance en hauteur de 44 cm sur 2 ans pour des plants de pin de 2 m poussant dans des conditions d'éclairement de 10% de lumière. Notons cependant que ces prédictions ne sont valables que dans les forêts mélangées tempérées dans lesquelles l'éclairement est le principal facteur limitant. De plus, une hauteur critique au-delà de laquelle les plants de pin sont susceptibles de mourir a été estimée pour différents niveaux d'éclairement. Ces résultats ont un grand intérêt pour la gestion des peuplements irréguliers étant donné que la hauteur atteinte par un plant de pin pourrait indiquer le degré d'éclaircie à appliquer pour engendrer une augmentation de lumière suffisante en sous-bois afin d'éviter la stagnation de la croissance, voire la mort, du plant de pin.

En ce qui concerne cette étude, je dirais tout de même que la méthodologie comporte un biais potentiel qu'il faudra vérifier et quantifier. En effet, nous avons supposé pour des raisons techniques qu'une mesure de lumière réalisée pendant 10 minutes au lever ou coucher du soleil rendait compte de l'éclairement reçu par les gaules de pin sylvestre. La relation entre ces mesures d'éclairement et des valeurs données par capteurs sur 24 h ou par photographies hémisphériques devra donc être réalisée par la suite.



Cette étude s'est focalisée sur des plants de pin sylvestre poussant en sous-étage, stade d'une grande importance étant donné que ce sont ces plants qui sont susceptibles d'assurer la pérennité du peuplement. Cependant, ces plants sont sortis de la végétation interférente, subissant donc un ombrage plus ou moins important du seul fait de la canopée arborée adulte. A contrario, les semis nouvellement installés sont susceptibles de se développer dans une végétation de sous-bois qui peut être néfaste à leur croissance et à leur survie. Cette végétation constitue un second filtre des ressources du milieu (lumière, eau et nutriments).

PARTIE 3 : Quantifier les interactions pour la lumière entre la végétation interférente et les semis de pin sylvestre (Articles 2 et 3)

ARTICLE 2 (paru online)

“Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings”, (2011) N. Gaudio, P. Balandier, G. Philippe, Y. Dumas, F. Jean, C. Ginisty. *European Journal of Forest Research*, 130 : 77-89, DOI 10.1007/s10342-010-0403-2.

Présentation orale au colloque « Forest Vegetation Management – Towards Environmental Sustainability » Cost E47 : « Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on growth and morphology of *Pinus sylvestris* seedlings”, N. Gaudio, P. Balandier, G. Philippe, Y. Dumas, F. Jean, C. Ginisty. 5-7/05/2009, Vejle, Danemark.

ARTICLE 3 (paru online)

“Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea*, *Pteridium aquilinum*) relative to light availability”, N. Gaudio, P. Balandier, Y. Dumas, C. Ginisty. *Forest Ecology and Management*, DOI 10.1016/j.foreco.2010.10.034.

1. ARTICLE 2 : Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings

European Journal of Forest Research, paru online.

Résumé

Selon ses caractéristiques développementales et morphologiques, la végétation herbacée et arbustive interagit différemment avec les semis ligneux lors du processus de régénération. Dans les forêts tempérées acides, trois espèces herbacées / arbustives de sous-bois – *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea* – sont connues pour rapidement coloniser les trouées. Elles se développent ainsi souvent au détriment des semis de pin sylvestre, espèce héliophile.

Une expérimentation a été installée en pépinière (région Centre, France) pour mimer la compétition ayant lieu dans une trouée nouvellement créée entre les semis de pin sylvestre et ces trois espèces communes de sous-bois (jeunes individus récoltés en forêt et plantés à cinq densités variant de 0 à 57 plants / m²). La survie, la croissance (hauteur, diamètre, biomasse racinaire et aérienne) ainsi qu'un trait fonctionnel (masse foliaire par unité de surface, LMA) ont été mesurés sur les semis de pin sylvestre. Ces variables ont été analysées en fonction de la densité de la végétation, de son taux de recouvrement et de la disponibilité en lumière.

Quand la densité de végétation augmente, la croissance en diamètre et la biomasse des semis de pin sont négativement affectées par les trois espèces ; la croissance en hauteur est uniquement ralentie sous la fougère. Ces effets négatifs sont étroitement liés à la compétition pour la lumière sous la fougère et la molinie. L'application de la loi de Beer-Lambert donne en effet un coefficient d'extinction k qui est fort pour la fougère, intermédiaire pour la molinie et plus faible pour la callune. La LMA a été confirmée comme étant un trait foliaire valide pour refléter le degré de stress ressenti par les semis de pin.



Photo 21. Semis de pin sylvestre dans la callune

Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings

Noémie Gaudio · Philippe Balandier ·
Gwenaél Philippe · Yann Dumas · Frédéric Jean ·
Christian Ginisty

Received: 19 July 2009 / Revised: 21 April 2010 / Accepted: 17 May 2010 / Published online: 11 June 2010
© Springer-Verlag 2010

Abstract Depending on its developmental and morphological characteristics, shrubby or herbaceous understorey vegetation interacts differently with tree seedlings during the regeneration process. In acidic temperate forests, three common understorey plant species—*Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn in Kersten, *Molinia caerulea* (L.) Moench—are known to rapidly colonize forest gaps. Therefore, they often develop at the expense of light-demanding Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. An experiment was set up in a nursery in central France to mimic early competition occurring in a newly created gap between Scots pine seedlings and these three common understorey species (young forest-harvested individuals planted at 5 densities from 0 to 57 plants m⁻²). Pine seedling survival and growth (height, diameter, shoot and root biomass) and a functional trait (leaf mass on an area basis, LMA) were measured for 2 years, and cross-analysed against plant density, plant cover and available light. When understorey plant density increased, pine seedling diameter growth and biomass were negatively affected by all three plant species; height growth only slowed beneath *Pteridium*. These negative effects were closely linked to competition for light beneath *Pteridium* and *Molinia*. The application of the Beer–Lambert law gave an extinction

coefficient k that was high for *Pteridium*, intermediate for *Molinia* and much lower for *Calluna*. LMA was confirmed as an effective foliar trait to reflect the degree of stress undergone by pine seedlings.

Keywords Regeneration · Competition · Light · Scots pine · Understorey vegetation

Introduction

Tree regeneration is a key process in ensuring forest sustainability. Though its success depends on events occurring during the whole tree lifespan, some stages such as seedling establishment, survival and early growth are critical (Kozłowski 2002). Thus, numerous studies have focused on early tree development and underlined factors that are detrimental to tree seedlings. Competition from understorey vegetation is one of them.

Some herbaceous or shrubby species are strong competitors for environmental resources, i.e. light, water, and nutrients, and may have a significant negative effect on tree seedling development (Adams et al. 2003; Coll et al. 2004; Davis et al. 1999; Hytonen and Jylha 2005; Löf 2000). As competitive effects on resource availability differ among species (Goldberg 1990), competitive species can be classified into functional groups according to their behaviour and the resource they are mainly competing for (Balandier et al. 2006a; Frochot et al. 2002). Some like *Pteridium aquilinum* are known to be particularly competitive for light because they produce large aerial organs rapidly (Den Ouden 2000; Dumas 2002; Marrs and Watt 2006). On the other hand, other species that develop a dense root system at the same depth as tree seedlings (Picon-Cochard et al. 2006) are assumed to be effective competitors for

This article originates from the final conference of the Cost action E47 “European Network for Forest Vegetation Management: Towards Environmental Sustainability” in Vejle, Denmark, 4–7 May 2009.

Communicated by C. Ammer.

N. Gaudio (✉) · P. Balandier · G. Philippe · Y. Dumas ·
F. Jean · C. Ginisty
Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, France
e-mail: noemie.gaudio@cemagref.fr

below-ground resources (Coll et al. 2003). This second group includes perennial grasses (Coll et al. 2004; Picon-Cochard et al. 2006; Provendier and Balandier 2008) such as *Molinia caerulea* (Aerts et al. 1991; Casper and Jackson 1997; Taylor et al. 2001). The effect of competition on tree seedlings can be assessed through tree seedling survival and growth in response to vegetation-induced resource level changes. Moreover, some plant functional traits and morphological adaptations have been proven to reflect resource stress. In particular, leaf mass on an area basis (LMA, g cm^{-2}) provides information on both light (King 2003; Provendier and Balandier 2008; Reich et al. 1998) and soil resources (Nambiar and Sands 1993; Provendier and Balandier 2008) availability, as well as biomass partitioning pattern and the change in shoot/root ratio. It is assumed that tree seedlings preferentially allocate biomass to shoots if light is the main limiting resource and to roots if water and/or nutrients are the main limiting resources (Van Hees 1997).

Regeneration and forest productivity can be improved by effective vegetation management (Wagner et al. 2006). Although vegetation is still often controlled through herbicides or mechanical treatments in many countries (McCarthy et al. 2010, this issue), increasing social pressure and forest regulation are compelling forest managers to use more environmentally friendly techniques (Bengtsson et al. 2000; Mayer 2000; Schutz 2004). Therefore, recent research has focused on alternative management methods (Balandier et al. 2009; Schutz 2004; Willoughby 1999; Willoughby et al. 2009). One such alternative consists in controlling competitive vegetation through silviculture (Wagner et al. 2009). As competitive vegetation is generally composed of light-demanding or at least shade-intolerant species, its development mainly depends on the light available in the understorey, which is itself determined by overstorey canopy structure and density (Aussenac 2000; Balandier et al. 2006b; Catovsky and Bazzaz 2002; Lieffers et al. 1999; Pritchard and Comeau 2004; Rodriguez-Calcerrada et al. 2008). The principle of the silvicultural practices envisaged would be to create gaps of such a size that light quantity is sufficient to allow tree seedlings to survive and grow but low enough to prevent extensive colonization by competitive vegetation (Pardos et al. 2007). At such moderate light levels, tree seedlings would probably not be able to reach their maximum growth rate but regeneration could be ensured and managed with no or very little input in terms of labour or mechanical operations. However, the potential “moderate” light level necessary for acceptable regeneration differs among tree species and would not be reached in a same way depending on the understorey plant species already present.

Pinus sylvestris, a widespread species in Northern and Western Europe (Richardson 2000), is able to grow on very

different types of soil, even nutrient-poor soils (Oyen et al. 2006). Its resistance to severe cold and frost as well as to moderate summer drought (Sanchez-Gomez et al. 2006) enables it to grow in very unfavourable conditions. Low fertility is not a limiting factor for seedling growth, at least to some extent, since *Pinus sylvestris* can tolerate below-ground resource depletion (Picon-Cochard et al. 2006). However, Scots pine is a light-demanding species (De Kirwan 1867). Therefore, Scots pine seedlings could suffer from the decrease in light caused by the surrounding understorey vegetation (Lanier et al. 1986; Richardson 2000). For example, in medium-acidic luvisolic soils where Scots pine is frequently found in temperate forests, three common understorey species, *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* are likely to prevent pine seedling establishment. These three species are generally characterized as mid-shade tolerant or light-demanding species (Ellenberg et al. 1992; Rameau et al. 1989), and their negative impact on tree seedling establishment and/or growth has often been demonstrated, particularly in studies comparing understorey vegetation treatments (see e.g. Dolling 1996; Janeczek and Leps 2005; Norberg et al. 2001).

Considering that Scots pine is relatively tolerant to nutrient and water stress, we hypothesized that the main factor controlling its development is light, at least in temperate forests where droughts are limited as in the case for the study reported here (Central France). Consequently, our experiment aimed at quantifying the impact of increasing densities of *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* on survival, growth (height and diameter), above- and below-ground biomass partitioning and a functional trait, i.e. leaf mass on an area basis (LMA), of Scots pine seedlings as related to light availability.

Materials and methods

Experimental site

In spring 2007, an experiment was set up at a nursery (Cemagref research centre, Nogent-sur-Vernisson, France, 47°50 N–2°44 E). The soil was sandy (82% sand, 10% loam and 8% clay) with a pH_{water} of 6.7 and was characterized by a low organic matter content and slow organic matter mineralization (organic matter: 23.9 g kg^{-1} , C/N: 19.6). On the whole, the soil was chemically poor (N: 0.705 g kg^{-1} , P: 0.346 g kg^{-1} , K: 0.043 g kg^{-1} , Mg: 0.057 g kg^{-1}) and presented a low cation exchange capacity (CEC: 5.76 cmol kg^{-1}). Nevertheless, at the beginning of the experiment, no serious deficiencies in the main elements were detectable.

The region where the experiment was set up is characterized by a semi-oceanic climate with a mean annual

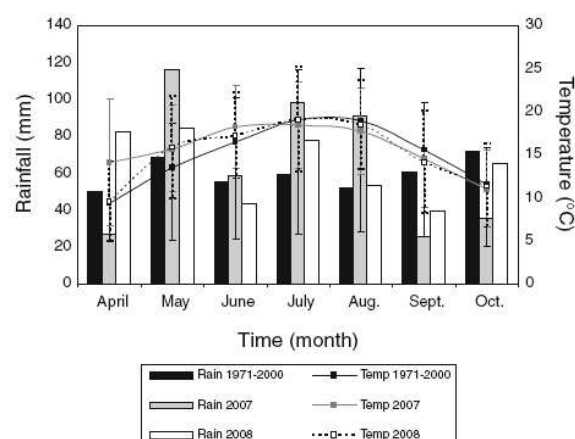


Fig. 1 Mean monthly rainfall and temperature recorded in 2007, 2008 and over a 30-year period (1971–2000) in central France (Loiret)

precipitation of 720 mm well distributed throughout the year and a mean annual temperature of 10.8°C (data recorded during the period 1971–2000 at the Cemagref weather station located near the nursery, Fig. 1). Daily temperature (minimum/maximum/averaged) and precipitation were recorded for 2007 and 2008. During the growing season, defined from April to October, precipitation was 450 mm in 2007 and 445 mm in 2008 (Fig. 1). No significant drought was recorded. Temperature rarely rose above 30°C (4 days in 2007 and 6 in 2008) and never fell below zero during either growing season.

Experimental design and plant material

The experiment was made up of plots established in nursery beds containing regularly spaced Scots pine seedlings and understorey plants. Two factors were studied: the understorey plant species (*Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn in Kersten, *Molinia caerulea* (L.) Moench) and the planting density of the understorey species (0, 10, 16, 33 and 57 plants m⁻²). The resulting 15 treatments were replicated in three complete blocks. On the whole, the experiment included 45 plots (1 m × 2 m each) separated by 1 m × 1 m buffer zones. Each plot contained 50 pine seedlings and 0 to 114 plant individuals depending on the treatment.

Scots pine seeds (PSY 100, Vilmorin, France) were pre-treated (i.e. rehydrated and stored for 21 days at 4°C) before being sown in small peat containers (JIFFY France SARL, Jiffy-7, 2.5 cm in diameter and 3.5 cm in height). The pine seedlings were grown in a greenhouse for 2 weeks before being planted at the free cotyledon stage (height from 3 to 5 cm) on 15 May 2007 in the nursery beds. In each plot, 50 Scots pine seedlings were regularly

planted at 20-cm intervals between individuals resulting in 5 rows of 10 seedlings.

Understorey plant individuals were dug out of a local forest located 30 km from the nursery in March 2007. *Calluna* and *Molinia* were collected at the seedling stage; individuals were estimated to be one to 2 years old. For *Pteridium*, 10-cm-long pieces of rhizome with a frond bud were harvested at the same time. The plant individuals were then transplanted to the plots in the second week of April 2007. Average plant biomass was similar for all plots in a same treatment regime. Plant individuals were regularly planted at 4 densities and one treatment without understorey plant corresponded to the control. For a given density, the spatial pattern of plantation was designed in such a way that all pine seedlings were subjected to the same degree of competition, i.e. each pine seedling was surrounded by the same number of plant individuals and stood at the same distance from the nearest plants. In early May 2007, dead plant individuals (19, 35 and 7% for *Calluna*, *Pteridium* and *Molinia*, respectively) were replaced by new ones freshly collected from the forest.

Throughout the experiment, the plots were submitted to natural meteorological conditions, i.e. no artificial watering or shading was provided. Herbaceous species other than *Calluna*, *Pteridium* and *Molinia* were regularly eliminated by hand pulling.

Measurements

Light measurements

Photosynthetically active radiation (PAR, 400–700 nm) was measured at pine seedling apex in 2007 and 2008 and at ground level in 2008 using a 0.8-m-long ceptometer (Decagon Devices, Pullman, WA, USA) composed of 80 photoelectrical cells distributed every cm. The high number of photoelectrical cells along the ceptometer made it possible to integrate the spatial heterogeneity of light availability in each plot (Aubin et al. 2000). The 80 PAR values were pooled for each ceptometer measurement. In each plot, three ceptometer measurements were carried out perpendicularly to the 5 rows of pine seedlings in August and September 2007 (i.e. one ceptometer measurement every 50 cm). Four more occurred in September 2008 (i.e. one ceptometer measurement every 40 cm). The three or four ceptometer measurements were then averaged to obtain a mean plot value. Measurements were taken in the middle of a sunny day; the time to measure one plot was approximately 5 min so the 45 plots were measured in 3 to 4 h the same day. At the same time, incident PAR above vegetation was measured by a Licor light sensor (Licor Inc., Lincoln, Nebraska, USA) placed in full light conditions. To allow

comparisons between different dates and weather conditions, the vegetation transmittance ($PAR_t = (PAR_{\text{ceptometer}} / PAR_{\text{full light}}) \times 100$) was calculated.

Plant species and pine seedling growth

At the end of both growing seasons, growth measurements were made on the three plant species and the Scots pine seedlings. In November 2007 and August 2008, plant height was measured in 8 sub-plots (50×50 cm) per plot using a net placed upon the vegetation; plant height was provided by the intersection between the net and the vegetation in the centre of the sub-plot. The 8 measurements were averaged to obtain mean plant height at the plot level. For *Molinia*, the height included floral stalks. Plant cover (i.e. percentage of the ground area occupied by the vertical projection of the foliage) was visually estimated in each plot at the same time.

Pine seedling height and stem basal diameter were measured in October 2007 and September 2008. Only the 24 central pine seedlings in each plot were taken into account to avoid edge effects. Height and diameter variables were used to calculate the stem height/diameter (H/D) ratio. Height and diameter increments were also calculated as the difference between values reached for these growth variables in 2008 and values reached in 2007. Pine seedling mortality was noted at the end of both growing seasons.

Pine seedling biomass partitioning

During autumn 2008, 10 pine seedlings per plot were harvested. Root and shoot (i.e. stem and needles) compartments were separated; the roots were carefully washed, and both compartments were dried at 70°C for 24 h and then weighed. Thus, total, shoot and root dry matter were determined as well as the root/shoot dry matter ratio. Relative shoot biomass (Shoot biomass/total biomass) and relative root biomass (Root biomass/total biomass) were also calculated.

Pine seedling leaf trait

Thirty needles per seedling were collected from 5 pine seedlings per plot in November 2008 to determine the leaf mass on an area basis (LMA, g dry matter cm^{-2}). Fresh needles were scanned using an area meter (LiCor Inc., Li-3100C Area Meter) to compute leaf area, dried at 65°C for 66 h and then weighed. LMA was calculated as the ratio between leaf mass and leaf area for each pine seedling. For each plot, the 5 pine seedling LMA values were pooled to obtain a mean LMA at the plot level.

Data analysis

Data were analysed using Statgraphics Plus software (Statpoint Inc., Virginia). ANOVAs were run to determine the effect of planting density and/or the identity of plant species on PAR_t , pine seedling characteristics (height, diameter, height/diameter ratio, biomass, needle area and weight, LMA), vegetation development (height, cover) and the difference in height between vegetation and pine seedlings. Vegetation characteristics were analysed at the plot level. For pine seedling characteristics, variograms showed that the data were spatially independent and so the ANOVAs were performed on individual data. We considered planting density and plant species to be fixed factors and block as a random factor. When relevant ($P < 0.05$), means were compared using the Tukey test. Regressions were used to explore the relationships between pine seedling growth, biomass, LMA and PAR_t . Moreover, regressions between both components of LMA (i.e. needle mass and area) and PAR_t were computed. Regarding the relation between PAR_t and plant cover, the Beer–Lambert law of light attenuation in a turbid medium was applied to derive an extinction coefficient k for each species (Balandier et al. 2009):

$$T = e^{-k \cdot C} \quad (1)$$

with $T = PAR_t/100$ (transmittance), and C the cover of each plant species in %. This calculation was done using the data collected in 2007 only, i.e. when pine seedlings were considered too small to interfere with the plant species by light interception.

Results

Plant species development

Whatever the species and the year, plant cover increased with planting density but the range of variation between low and high planting densities was broader for *Calluna* and *Molinia* than for *Pteridium*. This explains the significant interaction between plant species and density in our results (Table 1). In 2007, and to a lesser extent 2008, *Pteridium* differed from *Calluna* and *Molinia* in that it produced a denser cover at low planting density. However, at the highest density, the cover for all three species did not differ statistically, reaching 66, 70 and 63% in 2007 and 84, 93 and 93% in 2008 for *Calluna*, *Pteridium* and *Molinia*, respectively (Table 1).

In 2007, plant height increased slightly with density for *Calluna* ($P = 0.03$) and *Molinia* ($P = 0.002$) but remained stable for *Pteridium*. The three plant species never exceeded a height of 30 cm. In 2008, plant height did not

Table 1 Cover and height of *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* planted at different densities in April 2007 in a nursery experiment, central France

		Cover (%)		Height (cm)	
		2007	2008	2007	2008
Average $\pm$ SD					
<i>Calluna</i>	10 plants m ⁻²	24 $\pm$ 2 (c) ^B	37 $\pm$ 4 (c) ^B	18 $\pm$ 4 (b) ^A	35 $\pm$ 5 (a) ^B
	16	27 $\pm$ 2 (bc) ^B	46 $\pm$ 2 (c) ^B	19 $\pm$ 1 (b) ^A	30 $\pm$ 4 (a) ^B
	33	47 $\pm$ 14 (ab) ^A	71 $\pm$ 2 (b) ^B	21 $\pm$ 1 (ab) ^A	33 $\pm$ 6 (a) ^B
	57	66 $\pm$ 8 (a) ^A	84 $\pm$ 5 (a) ^A	26 $\pm$ 2 (a) ^A	38 $\pm$ 2 (a) ^B
<i>Pteridium</i>	10 plants m ⁻²	51 $\pm$ 5 (b) ^A	73 $\pm$ 5 (b) ^A	19 $\pm$ 5 (a) ^A	77 $\pm$ 10 (a) ^A
	16	54 $\pm$ 3 (b) ^A	76 $\pm$ 9 (ab) ^A	19 $\pm$ 2 (a) ^A	75 $\pm$ 11 (a) ^A
	33	63 $\pm$ 6 (ab) ^A	88 $\pm$ 4 (ab) ^A	19 $\pm$ 4 (a) ^A	99 $\pm$ 14 (a) ^A
	57	70 $\pm$ 8 (a) ^A	93 $\pm$ 1 (a) ^A	23 $\pm$ 7 (a) ^A	88 $\pm$ 16 (a) ^A
<i>Molinia</i>	10 plants m ⁻²	14 $\pm$ 1 (d) ^B	39 $\pm$ 6 (c) ^B	12 $\pm$ 1 (b) ^A	87 $\pm$ 2 (b) ^A
	16	28 $\pm$ 1 (c) ^B	68 $\pm$ 11 (b) ^A	15 $\pm$ 2 (a) ^A	102 $\pm$ 10 (a) ^A
	33	51 $\pm$ 2 (b) ^A	86 $\pm$ 9 (ab) ^A	17 $\pm$ 1 (a) ^A	95 $\pm$ 9 (ab) ^A
	57	63 $\pm$ 3 (a) ^A	93 $\pm$ 2 (a) ^A	19 $\pm$ 1 (a) ^A	100 $\pm$ 4 (ab) ^A
ANOVA <i>P</i> -value					
Density		0.0003	<0.0001	0.05	0.02
Species		0.04	0.007	NS	0.0001
Block		NS	NS	NS	NS
Density $\times$ species		0.0001	0.0012	NS	NS

Note: Lower cases indicate a statistical difference ($P < 0.05$) between densities for a given species, whereas uppercase highlights a statistical difference between species for a given density

significantly vary with density (Table 1), and *Pteridium* and *Molinia* (85 cm and 96 cm, respectively) were significantly higher than *Calluna* (34 cm) ($P < 0.005$).

Light interception by the three plant species

PAR_t at pine seedling apex and ground level

Light availability at pine seedling apex varied according to plant species, density and year. In 2007, the three plant species intercepted a significant proportion of light (Table 2). Even in the control plots, *PAR_t* did not reach 100% because of the lateral interception of light by the vegetation of the surrounding plots. At the highest density, *Calluna*, *Molinia* and *Pteridium* reduced *PAR_t* by 46, 62 and 81%, respectively. In 2008, *PAR_t* did not vary significantly with density in *Calluna*, whereas it was reduced by 74% under *Pteridium* and 67% under *Molinia* compared to the control plots (Table 2). The three plant species intercepted light differently according to density, which was supported by the significant interaction between plant species and density (Table 2). In 2007, *PAR_t* in *Calluna* decreased slowly and gradually with density, whereas *Pteridium* intercepted a large part of incident light as soon as it was present. The effect of *Molinia* was intermediate. In 2008, *Pteridium* intercepted significantly more light than

Calluna and *Molinia* at the lowest density ($P < 0.05$). At higher densities, *Molinia* and *Pteridium* intercepted the same amount of light ($P < 0.05$). *PAR_t* was also well explained by plant cover, i.e. R^2 of 36, 82 and 92% in *Calluna*, *Molinia* and *Pteridium*.

In the second growing season, *PAR_t* reaching the ground decreased with density in *Calluna* (from 41% in the control to 7% in the highest density) and *Molinia* (from 32 to 6%). On the contrary, in *Pteridium* the decrease in *PAR_t* was less (from 25 to 14%) and not significant (Table 2).

Specific extinction coefficient

The application of the Beer–Lambert law gave an extinction coefficient k that was high for *Pteridium* ($k = 0.022$; $R^2 = 93\%$), intermediate for *Molinia* (0.018 ; $R^2 = 75\%$) and much lower for *Calluna* (0.012 ; $R^2 = 25\%$).

Pine seedling survival and growth relative to plant species density

Pine seedling mortality was low and independent of the plant species and density. At the plot level, mortality varied from 0 to 9% in 2007 (4% on average) and from 0 to 17% in 2008 (5% on average).

Table 2 Transmitted light (PAR_t) under *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* planted at different densities in April 2007 in a nursery experiment, central France

		PAR 2007 at seedling apex (%)	PAR 2008 at seedling apex (%)	PAR 2008 at ground level (%)
Average $\pm$ SD				
<i>Calluna</i>	0 plants m^{-2}	83 $\pm$ 12 (a) ^A	71 $\pm$ 3 (a) ^A	41 $\pm$ 23 (a) ^A
	10	67 $\pm$ 8 (ab) ^A	50 $\pm$ 5 (a) ^A	14 $\pm$ 3 (ab) ^A
	16	68 $\pm$ 7 (ab) ^A	54 $\pm$ 10 (a) ^A	16 $\pm$ 7 (ab) ^A
	33	63 $\pm$ 13 (ab) ^A	46 $\pm$ 16 (a) ^A	12 $\pm$ 6 (ab) ^A
	57	45 $\pm$ 15 (b) ^A	53 $\pm$ 15 (a) ^A	7 $\pm$ 3 (b) ^B
<i>Pteridium</i>	0 plants m^{-2}	95 $\pm$ 4 (a) ^A	74 $\pm$ 8 (a) ^A	25 $\pm$ 8 (a) ^A
	10	33 $\pm$ 8 (b) ^B	29 $\pm$ 6 (b) ^B	21 $\pm$ 9 (a) ^A
	16	37 $\pm$ 10 (b) ^C	25 $\pm$ 6 (b) ^B	18 $\pm$ 7 (a) ^A
	33	23 $\pm$ 9 (b) ^C	18 $\pm$ 5 (b) ^B	21 $\pm$ 9 (a) ^A
	57	18 $\pm$ 4 (b) ^C	19 $\pm$ 3 (b) ^B	14 $\pm$ 3 (a) ^A
<i>Molinia</i>	0 plants m^{-2}	93 $\pm$ 17 (a) ^A	72 $\pm$ 14 (a) ^A	32 $\pm$ 3 (a) ^A
	10	74 $\pm$ 22 (ab) ^A	43 $\pm$ 7 (b) ^A	19 $\pm$ 15 (ab) ^A
	16	54 $\pm$ 10 (bc) ^B	36 $\pm$ 7 (b) ^B	12 $\pm$ 2 (b) ^A
	33	42 $\pm$ 2 (bc) ^B	26 $\pm$ 5 (b) ^B	9 $\pm$ 6 (b) ^A
	57	35 $\pm$ 3 (c) ^B	24 $\pm$ 7 (b) ^B	6 $\pm$ 3 (b) ^B
ANOVA				
Density		<0.0001	<0.0001	<0.0001
Species		<0.0001	<0.0001	NS
Block		NS	NS	NS
Density $\times$ species		0.0058	0.0312	NS

Note: Lower cases indicate a statistical difference ($P < 0.05$) between densities for a given species, whereas uppercases highlight a statistical difference between species for a given density

Pine seedling height was affected neither by plant species nor by density (Table 3). However, two results (that explain the significant density $\times$ plant species interaction) indicated a negative impact of increasing *Pteridium* density on pine seedling height growth. In 2008, a nearly significant reduction in pine seedling height was observed beneath *Pteridium* when density increased ($P = 0.07$). In addition, increasing density of *Pteridium* led to a significant 50% decrease in height increment between 2007 and 2008 from 18 to 9 cm ($P = 0.02$, Table 3).

Whatever the plant species and the year, increasing planting density resulted in a highly significant decrease in pine seedling diameter (Table 3). Diameter measured at the end of the second growing season was strongly correlated to planting density. Coefficients of determination were 81, 85 and 74% for *Calluna*, *Pteridium* and *Molinia*, respectively. After two growing seasons, the pine seedlings subjected to the highest density showed a 46 to 57% reduction in diameter compared to the control plots (Table 3). Diameter increment between 2007 and 2008 also decreased with increasing planting density independently of the plant species (Table 3). Thus, diameter increment was reduced by 58 to 62% at the highest density compared to the control plots. Interactions between density and plant species were highly significant (Table 3). From this point of view, pine seedling diameter and diameter increment decreased more abruptly from the first density in *Pteridium*

than in *Calluna* and *Molinia*, even if differences among plant species for a given density were not significant.

As a result, pine seedling stem H/D ratio increased significantly with planting density (Table 3). Although they had the highest H/D ratio at the maximum density in the first year, pine seedlings growing in *Pteridium* were characterized by the lowest H/D ratio in 2008 ($P < 0.05$).

Alternatively to density, pine seedling diameter and H/D ratio were also strongly correlated with vegetation cover. For example, cover of *Calluna*, *Pteridium* and *Molinia* explained, respectively 79, 84 and 66% of the variance in pine seedling diameter in 2008 ($P \leq 0.0001$).

Block was significant for all the variables. However, the trends observed were similar in the three blocks. This suggests slight differences between blocks in soil richness, water content or microclimate linked to the block location in the nursery.

Growth response of pine seedlings to PAR_t

Pine seedling diameter increased with PAR_t available at pine seedling apex ($P < 0.0001$, $R^2 = 52\%$ in 2007, $R^2 = 54\%$ in 2008) (Fig. 2a). On the contrary, pine seedling height did not vary with PAR_t except in *Pteridium* plots where a negative relationship was observed in the second year ($P = 0.001$, $R^2 = 52\%$). Therefore, stem H/D ratio decreased when light availability increased for both

Table 3 *Pinus sylvestris* seedling growth according to 3 understorey species (*Calluna vulgaris*, *Peridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) planted at different densities in April 2007 in a nursery experiment, central France

		Height (cm)		Height increment (cm)	Diameter (mm)		Diameter increment (mm)	Height/diameter ratio			
		2007	2008		2007	2008		2007	2008		
Average $\pm$ SD											
<i>Calluna</i>	0 plants m ⁻²	6.6 $\pm$ 1.8 (a) ^A	20.8 $\pm$ 8.6 (a) ^A	14.2 $\pm$ 7.3 (a) ^A	2.5 $\pm$ 0.7 (ab) ^A	8.0 $\pm$ 2.5 (a) ^A	5.5 $\pm$ 1.8 (a) ^A	27.1 $\pm$ 4.6 (b) ^A	25.4 $\pm$ 5.8 (c) ^A		
	10	7.1 $\pm$ 1.6 (a) ^A	25.3 $\pm$ 7.8 (a) ^A	18.1 $\pm$ 7.2 (a) ^A	2.8 $\pm$ 0.6 (a) ^A	7.2 $\pm$ 1.8 (ab) ^A	4.4 $\pm$ 1.4 (ab) ^A	26.3 $\pm$ 5.8 (b) ^B	35.2 $\pm$ 7.1 (b) ^A		
	16	6.8 $\pm$ 1.4 (a) ^A	21.2 $\pm$ 7.2 (a) ^A	14.3 $\pm$ 6.2 (a) ^A	2.5 $\pm$ 0.6 (ab) ^A	5.9 $\pm$ 1.5 (bc) ^A	3.4 $\pm$ 1.3 (bc) ^A	28.3 $\pm$ 6.2 (b) ^A	36.2 $\pm$ 8.9 (b) ^A		
	33	6.1 $\pm$ 1.7 (a) ^A	18.1 $\pm$ 7.1 (a) ^A	12.1 $\pm$ 6.0 (a) ^A	2.1 $\pm$ 0.7 (b) ^A	4.5 $\pm$ 1.5 (cd) ^A	2.5 $\pm$ 1.0 (c) ^A	30.3 $\pm$ 6.5 (ab) ^B	39.8 $\pm$ 8.9 (b) ^A		
	57	6.9 $\pm$ 1.9 (a) ^A	20.4 $\pm$ 7.7 (a) ^A	13.5 $\pm$ 6.3 (a) ^A	2.0 $\pm$ 0.6 (b) ^A	4.3 $\pm$ 1.4 (d) ^A	2.3 $\pm$ 1.0 (c) ^A	35.4 $\pm$ 8.4 (a) ^B	47.9 $\pm$ 10.9 (a) ^B		
<i>Peridium</i>	0 plants m ⁻²	7.1 $\pm$ 1.70 (a) ^A	25.4 $\pm$ 7.0 (a) ^A	18.3 $\pm$ 5.8 (a) ^A	3.0 $\pm$ 0.7 (a) ^A	9.3 $\pm$ 2.0 (a) ^A	6.3 $\pm$ 1.6 (a) ^A	23.8 $\pm$ 4.7 (c) ^A	27.2 $\pm$ 5.3 (c) ^A		
	10	7.3 $\pm$ 1.50 (a) ^A	22.0 $\pm$ 7.7 (a) ^A	14.7 $\pm$ 6.9 (ab) ^A	2.3 $\pm$ 0.7 (ab) ^A	5.8 $\pm$ 1.6 (b) ^A	3.5 $\pm$ 1.1 (b) ^A	35.0 $\pm$ 10.9 (bc) ^A	37.7 $\pm$ 8.4 (b) ^A		
	16	6.7 $\pm$ 1.55 (a) ^A	20.9 $\pm$ 7.8 (a) ^A	14.1 $\pm$ 6.9 (ab) ^A	2.1 $\pm$ 0.7 (ab) ^A	5.4 $\pm$ 1.5 (b) ^A	3.4 $\pm$ 1.1 (b) ^A	35.4 $\pm$ 11.8 (bc) ^A	38.0 $\pm$ 8.0 (b) ^A		
	33	6.8 $\pm$ 2.45 (a) ^A	16.5 $\pm$ 7.9 (a) ^A	9.7 $\pm$ 6.2 (b) ^A	1.7 $\pm$ 0.7 (b) ^A	4.3 $\pm$ 1.7 (b) ^A	2.5 $\pm$ 1.1 (b) ^A	42.9 $\pm$ 13.7 (ab) ^A	38.4 $\pm$ 9.7 (b) ^A		
	57	8.4 $\pm$ 2.18 (a) ^A	17.6 $\pm$ 6.1 (a) ^A	9.0 $\pm$ 4.6 (b) ^A	1.6 $\pm$ 0.4 (b) ^A	4.0 $\pm$ 1.1 (b) ^A	2.4 $\pm$ 0.8 (b) ^A	55.4 $\pm$ 13.4 (a) ^A	43.9 $\pm$ 9.7 (a) ^C		
<i>Molinia</i>	0 plants m ⁻²	7.4 $\pm$ 1.7 (a) ^A	23.4 $\pm$ 7.5 (a) ^A	15.9 $\pm$ 6.5 (a) ^A	3.0 $\pm$ 0.7 (a) ^A	8.5 $\pm$ 2.4 (a) ^A	5.5 $\pm$ 2.0 (a) ^A	25.5 $\pm$ 5.6 (b) ^A	27.5 $\pm$ 5.1 (c) ^A		
	10	6.6 $\pm$ 1.6 (a) ^A	21.7 $\pm$ 7.2 (a) ^A	15.1 $\pm$ 6.2 (a) ^A	2.5 $\pm$ 0.5 (ab) ^A	6.1 $\pm$ 1.7 (ab) ^A	3.6 $\pm$ 1.3 (ab) ^A	26.5 $\pm$ 4.9 (b) ^B	35.6 $\pm$ 8.8 (bc) ^A		
	16	6.5 $\pm$ 1.8 (a) ^A	23.3 $\pm$ 8.7 (a) ^A	16.7 $\pm$ 7.2 (a) ^A	2.4 $\pm$ 0.7 (ab) ^A	5.7 $\pm$ 1.8 (ab) ^A	3.3 $\pm$ 1.3 (ab) ^A	27.9 $\pm$ 6.1 (b) ^A	40.3 $\pm$ 7.6 (b) ^A		
	33	6.3 $\pm$ 2.3 (a) ^A	18.3 $\pm$ 8.0 (a) ^A	12.2 $\pm$ 6.3 (a) ^A	1.9 $\pm$ 0.7 (b) ^A	4.4 $\pm$ 1.7 (b) ^A	2.5 $\pm$ 1.2 (b) ^A	33.3 $\pm$ 7.7 (b) ^B	41.8 $\pm$ 11.0 (b) ^A		
	57	7.4 $\pm$ 2.2 (a) ^A	20.7 $\pm$ 7.2 (a) ^A	13.1 $\pm$ 6.0 (a) ^A	1.7 $\pm$ 0.6 (b) ^A	3.9 $\pm$ 1.3 (b) ^A	2.2 $\pm$ 0.9 (b) ^A	47.0 $\pm$ 13.7 (a) ^{AB}	53.4 $\pm$ 10.4 (a) ^A		
ANOVA											
Density		NS	NS	0.03	0.001	0.0001	0.0002	<0.0001	<0.0001		
Species		NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.0009	0.03		
Block		<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.0003	<0.0001		
Density $\times$ species		0.0005	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001		

Note: Lower cases indicate a statistical difference ($P < 0.05$) between densities for a given species, whereas uppercase highlight a statistical difference between species for a given density

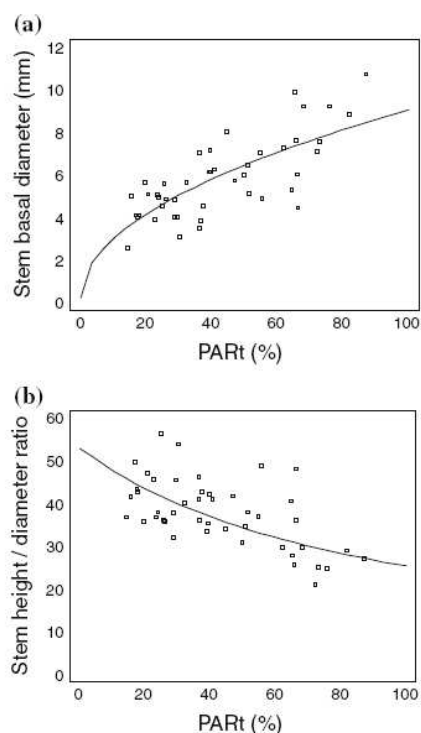


Fig. 2 Stem basal diameter (a) and stem height/diameter (b) in the second year (2008) of *Pinus sylvestris* seedlings planted in April 2007 relative to light availability measured at pine seedling apex (PAR_t) under different densities of *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* (data pooled for the three species) in a nursery experiment, central France

growing seasons ($P < 0.0001$, $R^2 = 76\%$ in 2007, $R^2 = 42\%$ in 2008, Fig. 2b).

Pine seedling biomass partitioning

Whatever the plant species, total, shoot and root biomass of pine seedlings decreased significantly when planting density increased (Table 4). At the highest density, total biomass was at least 4 times as low as for the control plots. Moreover, pine seedling root/shoot ratio also decreased when density increased due to a relative increase in the percentage of total biomass allocated to the shoot compartment at the expense of the root compartment (Table 4). The biomass of all compartments was positively influenced by PAR_t ($P < 0.0001$), and the part of the total biomass allocated to shoots was negatively correlated to PAR_t ($R^2 = 54\%$, Fig. 3).

Leaf mass on an area basis (LMA)

Both components of LMA, i.e. needle mass and needle area, increased with PAR_t but needle mass increased more

significantly ($P < 0.0001$, $R^2 = 44\%$ and slope = 5.9) than needle area ($P = 0.0007$, $R^2 = 22\%$ and slope = 3.7). As a result, LMA increased significantly with PAR_t available at pine seedling apex in 2008 ($P < 0.0001$ and $R^2 = 67\%$, Fig. 4). LMA was higher in *Calluna* than in *Pteridium* and *Molinia* ($P = 0.0002$). Focusing on both components of LMA, the needles from pine seedlings growing in *Molinia* were significantly smaller ($P = 0.0008$) and lighter ($P = 0.007$) at the highest density than the needles from pine seedlings growing in the other two species.

Discussion

Plant species development and effect on light availability

Cover percentages of *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* reached similar values at the highest density (around 65% in 2007 and 90% in 2008) but they differed in cover dynamics relative to both density and morphology. For *Pteridium*, a density as low as 10 pieces of rhizome per m^2 was enough to produce an almost maximal cover. This behaviour is due to the fast development of the aerial part of this species characterized by few massive, horizontal and well-spread leaves (Den Ouden 2000; Marrs and Watt 2006). This morphological leaf trait allows *Pteridium* to intercept light well and efficiently compete for this resource (Balandier et al. 2006a; Grime 2001). Compared to *Pteridium*, *Calluna* cover increased more gradually with density. *Calluna* foliage consists of numerous small leaves less than 3 mm long (Grime et al. 2007; Gimingham 1960). *Molinia* showed an intermediate behaviour coherent with its morphology typical of many grasses, i.e. long erected leaves (Taylor et al. 2001; Jefferies 1915). For both growing seasons, plant height was not affected by density. However, in 2008, *Pteridium* and *Molinia* (considered with its floral stalks) were significantly higher than *Calluna*.

As Aubin et al. (2000) already pointed out, contrasting cover development, height and foliar morphology result in species-dependent light interception features. Among the three plant species in our study, *Calluna* was the one that intercepted the smallest amount of light. In fact, *Calluna* did not even significantly reduce the amount of PAR_t recorded at the pine seedling apex in 2008 in any density. This phenomenon can be explained by the fact that pine seedlings and *Calluna* reached about the same height in the second growing season. Conversely, *Pteridium* intercepted a significantly higher proportion of incident light than either of the other species, except in 2008 when *Molinia* caught up with *Pteridium* at intermediate and high densities. For all three species, cover explained a large part of

Table 4 *Pinus sylvestris* seedling biomass partitioning (DM = dry matter) in 2008 according to 3 understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) planted at different densities in April 2007 in a nursery experiment, central France

		Total DM (g)	Root/shoot ratio	Shoot DM/Total DM (%)
Average $\pm$ SD				
<i>Calluna</i>	0 plants m ⁻²	22.1 $\pm$ 12.7 (a)	0.44 $\pm$ 0.09 (a)	70 $\pm$ 4 (b)
	10	15.4 $\pm$ 8.7 (ab)	0.32 $\pm$ 0.07 (b)	76 $\pm$ 4 (a)
	16	9.9 $\pm$ 6.2 (bc)	0.32 $\pm$ 0.07 (b)	76 $\pm$ 4 (ab)
	33	7.0 $\pm$ 5.5 (c)	0.37 $\pm$ 0.09 (ab)	73 $\pm$ 4 (a)
	57	5.5 $\pm$ 3.8 (c)	0.26 $\pm$ 0.05 (b)	79 $\pm$ 3 (a)
	0 plants m ⁻²	32.5 $\pm$ 12.8 (a)	0.41 $\pm$ 0.09 (a)	71 $\pm$ 5 (b)
<i>Pteridium</i>	10	11.2 $\pm$ 5.8 (b)	0.33 $\pm$ 0.08 (ab)	76 $\pm$ 5 (ab)
	16	9.2 $\pm$ 4.8 (b)	0.30 $\pm$ 0.06 (b)	77 $\pm$ 4 (a)
	33	4.1 $\pm$ 3.1 (c)	0.26 $\pm$ 0.09 (b)	80 $\pm$ 6 (a)
	57	4.0 $\pm$ 2.8 (c)	0.25 $\pm$ 0.08 (b)	80 $\pm$ 5 (a)
	0 plants m ⁻²	25.4 $\pm$ 13.2 (a)	0.43 $\pm$ 0.08 (a)	70 $\pm$ 4 (c)
	10	10.8 $\pm$ 5.4 (ab)	0.30 $\pm$ 0.10 (ab)	77 $\pm$ 6 (b)
<i>Molinia</i>	16	9.8 $\pm$ 5.8 (b)	0.22 $\pm$ 0.05 (b)	82 $\pm$ 3 (ab)
	33	5.6 $\pm$ 4.0 (b)	0.23 $\pm$ 0.07 (b)	81 $\pm$ 4 (a)
	57	3.9 $\pm$ 2.8 (b)	0.20 $\pm$ 0.07 (b)	83 $\pm$ 5 (a)
ANOVA				
Density		0.0001	0.0004	0.007
Species		NS	NS (0.06)	NS (0.06)
Block		<0.0001	0.004	0.0003
Density $\times$ species		<0.0001	<0.0001	<0.0001

Note: Lower cases indicate a statistical difference ($P < 0.05$) between densities for a given species

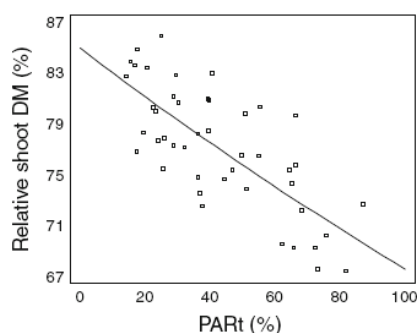


Fig. 3 Relative shoot dry matter (shoot biomass/total biomass) in the second year (2008) of *Pinus sylvestris* seedlings planted in April 2007 relative to light availability measured at pine seedling apex (PAR_t) under different densities of *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* (data pooled for the three species) in a nursery experiment, central France

the PAR_t variation, as was shown by other authors for different understorey species (see e.g. Shropshire et al. 2001). Moreover, the light extinction coefficient (k) computed from cover can be used to predict light interception, which is not easy to measure directly. Stadt and Lieffers (2005) also showed that cover is a simple integrative variable to use in Beer–Lambert's law models. From this standpoint, *Pteridium* had the highest light extinction coefficient and *Calluna* the lowest, with *Molinia* midway

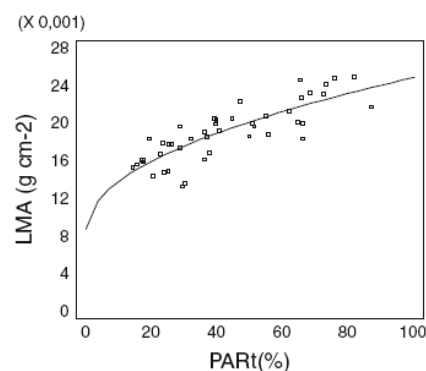


Fig. 4 Leaf mass on an area basis (LMA) in the second year (2008) of *Pinus sylvestris* seedlings planted in April 2007 relative to transmitted light (PAR_t) measured at the seedling apex under different densities of *Calluna vulgaris* (C), *Pteridium aquilinum* (P) and *Molinia caerulea* (M) (pooled data for the three species) in a nursery experiment, central France

between the two, in accordance with their morphological profiles. Some studies have highlighted that the use of a single average k is suitable to model light attenuation in an understorey characterized by species with relatively close morphology (Stadt and Lieffers 2005). However, as *Calluna*, *Pteridium* and *Molinia* are morphologically very different, modelling light attenuation caused by these three species requires species-specific coefficients.

PAR_t measured at ground level dropped to 7 and 6% in *Calluna* and *Molinia*, respectively, for the highest densities. This means that a tree seed germinating in established *Calluna* or *Molinia* cover will be subjected to dense shade that could strongly affect its growth and survival. The minimum PAR_t obtained beneath *Pteridium* was not so low—14% for a cover of 93%—and was higher than expected according to the literature. For example, Gliessman and Muller (1978) reported the same level of light interception in a forest gap characterized by a *Pteridium* cover of only 52%. As *Pteridium* is characterized by high stipes bearing the lamina (Marrs and Watt 2006), light can penetrate *Pteridium* canopy laterally. This lateral lighting is marginal in-forest, however, because *Pteridium* spreads over large areas. In our experiment with its small plots (2 m²) separated by bare buffer zones, PAR_t could have been artificially increased by lateral light. Accordingly, the light extinction coefficient value for *Pteridium* could have been slightly underestimated.

Pine seedling growth and biomass partitioning in response to plant species density and light

Pine seedling survival was not affected by plant species or density, suggesting that pine seedlings are able to survive at low light levels. However, in this experiment, pine seedlings were planted in small peat containers (Jiffy) that probably favoured seedling survival compared to natural conditions or direct seeding. In addition, pine seedlings and vegetation developed concomitantly. In this context, competition was probably too low to compromise tree seedling survival, at least at the beginning of the experiment.

The three plant species had little or no effect on Scots pine seedling height growth. The non-significant effect of a dense vegetation on Scots pine seedling height growth has already been reported (Norberg et al. 2001). Picon-Cochard et al. (2006) showed that dense grass cover reduced Scots pine seedling height growth by 6% in the second growing season only. Moreover, the few studies that deal with Scots pine phenology have shown that height and diameter growth of Scots pine do not happen at the same period (Dougherty et al. 1994). According Jach and Ceulemans (1999), who studied 3-year-old Scots pine seedling growth in a temperate zone (Belgium), height growth begins in mid-April and finishes at the end of May, whereas diameter growth begins at the same time but ends in early September. The three plant species used on our study are characterized by a different phenology compared to Scots pine seedlings, and this could explain their lack of effect on pine seedling height. *Pteridium* fronds emerge from the ground between April and early June and are completely mature by July (Marrs and Watt 2006). *Molinia* growth starts in April

or May and foliage is completely developed by July. Its flowering occurs at the end of July, the period corresponding to its maximum height (Jefferies 1915; Taylor et al. 2001) and maximum light interception. Consequently, these two species reach their maximum development when pine seedling height growth has already ceased. Unlike *Pteridium* and *Molinia*, *Calluna* is an evergreen species which begins its growth in April or May and flowers in August (Gimingham 1960). At the end of the first growing season, its cover was not so developed, transmitting more than 45% of the available light to pine seedlings even at high densities. This probably explains the absence of an effect on pine seedling height.

The three plant species all had a significant negative impact on pine seedling diameter growth. For *Molinia* and *Pteridium*, this negative effect can be partly explained by the shade produced by their foliage since, contrary to pine seedling height growth, pine seedling diameter growth occurred partly during the period when *Pteridium* and *Molinia* were leaved. *Calluna* also reduced pine seedling diameter growth even though light extinction coefficient and plant height were low. PAR_t reaching the pine seedling apex was not significantly affected by *Calluna* but PAR_t at soil level was reduced to the same extent as for the other two species. Therefore, even if the pine seedling apex received a significant amount of light, photosynthesis in the needles located along the stem was likely to be severely attenuated. This factor might be responsible for the reduced diameter growth of pine seedlings growing in *Calluna*. In addition, allelopathy has often been cited for this species, because *Calluna*, like many Ericaceous species, releases phenolic compounds (Jalal et al. 1982; Ballester et al. 1982) and toxic factors for some fungi involved in mycorrhizal associations (Robinson 1972). However, Scots pine has not yet been proven to be directly affected by these substances. Alternatively, it has been demonstrated that phenolic compounds released by Ericaceous species can impair soil quality, e.g. there may be a decrease in microbial activity and N availability in the soil (Nilsson and Wardle 2005). This could explain in part the impact of *Calluna* on pine seedling diameter growth. Actually, even if Scots pine is often described as being tolerant to poor soil, some experiments have shown that Scots pine seedling response to light can be modified by nutrient availability (De la Rosa et al. 1998, 1999).

As a decrease in light availability reduced seedling diameter with little or no effect on height, pine seedling H/D ratio increased in shaded conditions, with a typical filiform posture. As H/D ratio was highly linked to PAR_t , measuring this ratio could be an interesting indirect method to estimate light availability in the forest understorey.

A global decrease in pine seedling biomass was recorded in response to an increase in planting density.

Therefore, a decrease in light availability led to an expected decrease in total pine seedling biomass; however, relative shoot biomass increased, whereas relative root biomass decreased. These results on pine seedling biomass partitioning are consistent with our hypothesis that light was the key factor controlling pine seedling development in our experiment where no prolonged significant drought occurred. Many studies have underlined such a shift in biomass allocation in response to a resource stress (Tilman 1988). Allocating the biomass primarily to the aerial part is a typical response to competition for light, whereas the reverse trend is generally associated with competition for below-ground resources (i.e. water and nutrients) (Gardiner and Hodges 1998; Van Hees 1997; Van Hees and Clerkx 2003). Many studies have highlighted that water stress can be a significant factor influencing tree seedling growth (see e.g. Coll et al. 2003; Picon-Cochard et al. 2006). Thus, as reviewed by Coomes and Grubb (2000), it can be expected that the balance between the impact of light and water depletion depends in part on the tree species under consideration and its tolerance to water or light stress (Ricard et al. 2003). For example, numerous studies have underlined the predominant role of water over light on beech (*Fagus sylvatica*), which is intolerant to drought but tolerant to shade (Löf and Welander 2004; Robson et al. 2009). In view of our results and without claiming that there was no competition for water and/or nutrients in this experiment, we can nevertheless assure that light was the most limiting factor.

Variation in Scots pine LMA according to light and plant species

LMA increased with light availability. This is in agreement with other studies that consider this leaf attribute to be a functional trait of acclimation to light (Aranda et al. 2004; King 2003). For example, in a study on *Pinus banksiana* and *Pinus strobus* seedlings, two species which are close to *Pinus sylvestris* in terms of light requirements (Richardson 2000), LMA dropped by 35 and 20% for the two species, respectively when light was reduced from 25 to 5% of full light (Reich et al. 1998). In our experiment, the decrease in LMA in shaded conditions mainly resulted from a reduced needle biomass while needle area remained practically unchanged. Therefore, when growing in shade, the pine seedlings gave priority to light interception whose effectiveness is related to needle area, at the expense of the light use related to needle biomass. Leaf biomass reflects the amount of cellular material (enzymes, chloroplasts, etc.) invested in the conversion of light energy to chemical energy. In particular, the decrease in needle biomass relative to shade is linked to a decrease in the proportion of

palisade parenchyma containing chloroplasts (Aranda et al. 2004; Niinemets 2001).

Considering the positive correlation between LMA and PAR_t and the fact that *Calluna* did not significantly modify PAR_t at the pine seedling apex, it is not surprising that pine seedlings growing in *Calluna* had higher LMA than those growing in *Molinia* or *Pteridium*. At the highest density, the needles of pine seedlings growing in *Molinia* were both smaller and lighter than in *Calluna* and *Pteridium*. These results suggest the effect of another factor in addition to light. In this respect, other studies have reported a strong correlation between soil resource availability and LMA, as a nitrogen deficit considerably reduces leaf area (Nambiar 1990). Since *Molinia* is a strong competitor for below-ground resources, our results may reflect a slight competition for soil resources leading to the formation of smaller cells and, thus, smaller needles. This result is in accordance with other studies: Provendier and Balandier (2008) found the same results when comparing the LMA of beech seedlings growing in grasses (*Holcus mollis*, *Holcus lanatus* and *Agrostis capillaris*) or broom (*Cytisus scoparius*), which is competitive for light. In any case, our results still support the fact that LMA is a good functional trait to estimate the growth conditions and competition encountered by trees.

Conclusion

The three understorey plant species in our study did not interfere with pine seedling survival which remained high regardless of the plant density. We assume this is because of the low development of the three plant species at the beginning of the experiment. It follows that the simultaneous development of understorey plant species plantlets and Scots pine could considerably limit pine seedling mortality. This could occur in newly created forest gaps where the vegetation is not yet fully developed.

The three understorey plant species had a significant negative impact on Scots pine seedling growth. Therefore, to ensure suitable pine seedling growth, measures should be taken to avoid a high development of understorey plant species. For *Calluna* and *Molinia*, a density of 16 plant m^{-2} (corresponding to a cover of 46 and 68%, respectively) should be acceptable since this level did not significantly reduce either pine seedling diameter or height. However, *Pteridium* reached a maximum cover for a density of only 10 pieces of rhizome m^{-2} and induced a 38% loss in diameter. Therefore, forest managers should try to maintain the density of *Pteridium* rhizomes below this value. However, as *Pteridium* seems to be able to grow in a relatively shaded understorey (Den Ouden 2000), it is unlikely that this species could be managed via adult canopy management.

The detrimental effect of the three plant species we studied is closely linked to their development (cover, height and density), which in natural conditions depends on the light they receive. Indeed, the three species do not require the same amounts of light to reach the detrimental levels of cover and density. *Pteridium* was described as the less light-demanding species, followed by *Molinia* and then by *Calluna* (Ellenberg et al. 1992). The development of the three species relative to light should now be more precisely quantified in order to shape recommendations for forest managers.

Acknowledgments The authors thank André Marquier, Michel Bonin and Catherine Menuet for field assistance. This study was partly supported by a grant from the “Office National des Forêts”, France.

References

- Adams PR, Beadle CL, Mendham NJ, Smethurst PJ (2003) The impact of timing and duration of grass control on growth of a young *Eucalyptus globulus* Labill. plantation. New For 26:147–165
- Aerts R, Boot RGA, Vandraart PJM (1991) The relation between aboveground and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. Oecol 87:551–559
- Aranda I, Pardo F, Gil L, Pardos JA (2004) Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. Acta Oecol 25:187–195
- Aubin I, Beaudet M, Messier C (2000) Light extinction coefficients specific to the understorey vegetation of the southern boreal forest, Quebec. Can J For Res 30:168–177
- Aussenac G (2000) Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. Ann For Sci 57:287–301
- Balandier P, Collet C, Miller JH, Reynolds PE, Zedaker SM (2006a) Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. Forestry 79:3–27
- Balandier P, Sonohat G, Sinoquet H, Varlet-Grancher C, Dumas Y (2006b) Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understorey of even-aged oak (*Quercus petraea*, *Q. robur*) stands. Trees 20:363–370
- Balandier P, Marquier A, Gaudio N, Wehrle L, Casella E, Coll L, Kiewitt A, Harmer R (2009) Methods for describing light capture by understorey weeds in temperate forests: consequences for tree regeneration. In: Forest Vegetation Management—towards environmental sustainability. Bentsen NS (ed), Proceedings from the final COST E47 Conference, Vejle, Denmark, 2009/05/5–7, Forest and Landscape Working Papers 35–2009:73–75
- Ballester A, Vieitez AM, Vieitez E (1982) Allelopathic potential of *Erica vagans*, *Calluna vulgaris*, and *Daboecia cantabrica*. J Chem Ecol 8:851–857
- Bengtsson J, Nilsson SG, Franc A, Menozzi P (2000) Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. For Ecol Manage 132:39–50
- Casper BB, Jackson RB (1997) Plant competition underground. Annu Rev Ecol Syst 28:545–570
- Catovsky S, Bazzaz FA (2002) Feedbacks between canopy composition and seedling regeneration in mixed conifer broad-leaved forests. Oikos 98:403–420
- Coll L, Balandier P, Picon-Cochard C, Prevosto B, Curt T (2003) Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. Ann For Sci 60:593–600
- Coll L, Balandier B, Picon-Cochard C (2004) Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings to grass-induced belowground competition. Tree Physiol 24:45–54
- Coomes DA, Grubb PJ (2000) Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. Ecol Monogr 70:171–207
- Davis M, Wrage J, Reich PB, Tjoelker MG, Schaeffer T, Muermann C (1999) Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. Plant Ecol 145:341–350
- De Kirwan C (1867) Les conifères indigènes et exotiques. Rothschild J, Paris
- De la Rosa TM, Aphalo PJ, Lehto T (1998) Effects of far-red light on the growth, mycorrhizas and mineral nutrition of Scots pine seedlings. Plant Soil 201:17–25
- De la Rosa TM, Lehto T, Aphalo PJ (1999) Does far-red light affect growth and mycorrhizas of Scots pine seedlings grown in forest soil? Plant Soil 211:259–268
- Den Ouden J (2000) The role of bracken (*Pteridium aquilinum*) in forest dynamics. Dissertation, University of Wageningen, The Netherlands
- Dolling AHU (1996) Interference of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) seedling establishment. For Ecol Manage 88:227–235
- Dougherty PM, Whitehead D, Vose JM (1994) Environmental influences on the phenology of pine. Ecol Bull 43:64–75
- Dumas Y (2002) Biologie et écologie: que savons-nous de la Fougère aigle ? Rev For Fr 54:357–374
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulißen D (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica, Göttingen
- Frochot H, Armand G, Gama A, Nouveau M, Wehrle L (2002) La gestion de la végétation accompagnatrice: état et perspective. Rev For Fr 6:505–520
- Gardiner ES, Hodges JD (1998) Growth and biomass distribution of cherrybark oak (*Quercus pagoda* Raf.) seedlings as influenced by light availability. For Ecol Manage 108:127–134
- Gimingham CH (1960) Biological flora of the British Isles. *Calluna vulgaris* (L.) Hull. J Ecol 48:455–483
- Gliessman S, Muller C (1978) The allelopathic mechanisms of dominance in Bracken (*Pteridium aquilinum*) in Southern California. J Chem Ecol 4:337–362
- Goldberg DE (1990) Components of resource competition in plant communities. In: Grace JB, Tilman D (eds) Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego, pp 27–49
- Grime JP (2001) Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties, 2nd edn. Wiley, New York
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R (2007) Comparative plant ecology, a functional approach to common British species. Castlepoint Press, Chippenham
- Hytönen J, Jylhä P (2005) Effects of competing vegetation and post-planting weed control on the mortality, growth and vole damages to *Betula pendula* planted on former agricultural land. Silva Fennica 39:365–380
- Jach ME, Ceulemans R (1999) Effects of elevated atmospheric CO₂ on phenology, growth and crown structure of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings after two years of exposure in the field. Tree Physiol 19:289–300

- Jalal MAF, Read DJ, Haslam E (1982) Phenolic composition and its seasonal variation in *Calluna vulgaris*. *Phytochem* 21:1397–1401
- Janecek S, Leps J (2005) Effect of litter, leaf cover and cover of basal internodes of the dominant species *Molinia caerulea* on seedling recruitment and established vegetation. *Acta Oecol* 28:141–147
- Jefferies TA (1915) Ecology of the purple heath grass (*Molinia caerulea*). *J Ecol* 3:93–109
- King DA (2003) Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings. *Funct Ecol* 17:482–488
- Kozłowski TT (2002) Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *For Ecol Manage* 158:195–221
- Lanier L, Badré M, Delabrazé P, Dubourdiou J, Flammarion JP (1986) Précis de sylviculture, 2nd edn. ENGREF, Nancy
- Lieffers VJ, Messier C, Stadt KJ, Gendron F, Comeau PG (1999) Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Can J For Res* 29:796–811
- Löf M (2000) Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: influence of interference from herbaceous vegetation. *Can J For Res* 30:855–864
- Löf M, Welander NT (2004) Influence of herbaceous competitors on early growth in direct seeded *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. *Ann For Sci* 61:781–788
- Marrs RH, Watt AS (2006) Biological flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *J Ecol* 94:1272–1321
- Mayer P (2000) Hot spot: forest policy in Europe: achievements of the MCPFE and challenges ahead. *For Policy Econ* 1:177–185
- McCarthy N, Bentsen NS, Willoughby I, Balandier P (2010) The state of forest vegetation management in Europe in the 21st century. *Eur J For Res*, this issue
- Nambiar EKS (1990) Interplay between nutrients, water, root growth and productivity in young plantations. *For Ecol Manage* 30:213–232
- Nambiar EKS, Sands R (1993) Competition for water and nutrients in forests. *Can J For Res* 23:1955–1968
- Niinemets U (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecol* 82:453–469
- Nilsson MC, Wardle DA (2005) Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Front Ecol Environ* 3:421–428
- Norberg G, Dolling A, Jaderlund A, Nilsson MC, Zackrisson O (2001) Control of heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) by steam treatment: effects on establishment and early growth of Scots pine. *New For* 21:187–198
- Oyen BH, Blom HH, Gjerde I, Myking T, Saetersdal M, Thunes KH (2006) Ecology, history and silviculture of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Norway—a literature review. *Forestry* 79:319–329
- Pardos M, Montes F, Aranda I, Canellas I (2007) Influence of environmental conditions on germinant survival and diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. *Eur J For Res* 126:37–47
- Picon-Cochard C, Coll L, Balandier B (2006) The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecol* 148:373–383
- Pritchard JM, Comeau PG (2004) Effects of opening size and stand characteristics on light transmittance and temperature under young trembling aspen stands. *For Ecol Manage* 200:119–128
- Provendier D, Balandier P (2008) Compared effects of competition by grasses (*Graminoids*) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). *Ann For Sci* 65:510
- Rameau JC, Mansion D, Dumé G, Timbal J, Lecoine A, Dupont P, Keller R (1989) Flore forestière française. Tome 1: plaines et collines. Institut pour le Développement Forestier, Paris
- Reich PB, Tjoelker MG, Walters MB, Vanderklein DW, Buschena C (1998) Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Funct Ecol* 12:327–338
- Ricard JP, Messier C, Delagrange S, Beaudet M (2003) Do understory sapling respond to both light and below-ground competition? A field experiment in a north-eastern American hardwood forest and a literature review. *Ann For Sci* 60:749–756
- Richardson DM (2000) Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge university press, Cambridge
- Robinson RK (1972) The production by roots of *Calluna vulgaris* of a factor inhibitory to growth of some mycorrhizal fungi. *J Ecol* 60:219–224
- Robson TM, Rodriguez-Calcerrada J, Sanchez-Gomez D, Aranda I (2009) Summer drought impedes beech seedling performance more in a sub-Mediterranean forest understory than in small gaps. *Tree Physiol* 29:249–259
- Rodriguez-Calcerrada J, Mutke S, Alonso J, Gil L, Pardos JA, Aranda I (2008) Influence of overstory density on understory light, soil moisture, and survival of two underplanted oak species in a Mediterranean montane Scots pine forest. *Invest Agrar Sist Recur For* 17:31–38
- Sanchez-Gomez D, Zavala MA, Valladares F (2006) Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Oecol* 30:322–332
- Schutz JP (2004) Opportunistic methods of controlling vegetation, inspired by natural plant succession dynamics with special reference to natural outmixing tendencies in a gap regeneration. *Ann For Sci* 61:149–156
- Shropshire C, Wagner RG, Bell FW, Swanton CJ (2001) Light attenuation by early successional plants of the boreal forest. *Can J For Res* 31:812–823
- Stadt KJ, Lieffers VJ (2005) Comparing PAR transmission models for forest understorey vegetation. *Appl Veg Sci* 8:65–76
- Taylor K, Rowland AP, Jones HE (2001) *Molinia caerulea* (L.) Moench. *J Ecol* 89:126–144
- Tilman D (1988) Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton university press, Princeton
- Van Hees AFM (1997) Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in relation to shading and drought. *Ann For Sci* 54:9–18
- Van Hees AFM, Clerkx A (2003) Shading and root-shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. *For Ecol Manage* 176:439–448
- Wagner RG, Little KM, Richardson B, McNabb K (2006) The role of vegetation management for enhancing productivity of the world's forests. *Forestry* 79:57–79
- Wagner S, Fisher H, Huth F (2009) Canopy effects on vegetation. In: Forest vegetation management - towards environmental sustainability. Bentsen NS (ed), Proceedings from the final COST E47 Conference, Vejle, Denmark, 2009/05/5–7, pp 52–57
- Willoughby I (1999) Future alternatives to the use of herbicides in British forestry. *Can J For Res* 29:866–874
- Willoughby I, Balandier P, Bentsen NS, McCarthy N, Claridge J (2009) Forest vegetation in Europe: current practice and future requirements. Cost Office, Brussels

Conclusion

Dans notre étude, les trois espèces de sous-bois n'interfèrent pas avec la survie des semis de pin qui reste forte quelle que soit la densité de végétation. Ce résultat pourrait venir du fait du faible développement de la végétation au début de l'expérimentation. Il s'ensuit qu'un développement simultané des semis de végétation et de pin sylvestre pourrait considérablement limiter la mortalité des semis. Ce phénomène peut avoir lieu dans les trouées nouvellement créées en forêt dans lesquelles la végétation n'est pas entièrement développée.

Les trois espèces interférentes ont un impact négatif significatif sur la croissance des semis de pin. Pour assurer une croissance acceptable des semis de pin, des mesures doivent donc être prises pour éviter un fort développement de la végétation interférente. Pour la callune et la molinie, une densité de 16 individus / m² (correspondant à des taux de recouvrement respectifs de 46 et 68%) pourrait être acceptable étant donné que ce niveau de densité ne réduit pas significativement ni le diamètre ni la hauteur des semis de pin. Par contre, la fougère atteint un taux de recouvrement maximal pour une densité aussi faible que 10 rhizomes / m² : elle entraîne alors une réduction du diamètre des semis de 38%. De ce fait, les gestionnaires forestiers devraient maintenir la densité de rhizomes de fougère en-dessous de cette valeur. Cependant, cette espèce semble capable de se développer dans des environnements lumineux relativement faibles (Den Ouden 2000), si bien que sa gestion via une gestion du couvert arboré adulte semble compromise.

L'effet négatif des trois espèces interférentes étudiées est fortement lié à leur développement (taux de recouvrement, hauteur et densité). Or, en conditions naturelles, ce développement dépend grandement de la lumière reçue par la végétation. En effet, ces trois espèces n'ont pas besoin des mêmes quantités de lumière pour atteindre les niveaux de taux de recouvrement ou de densité nuisibles au développement des semis de pin. La fougère est décrite comme étant l'espèce la moins exigeante en lumière, suivie par la molinie et enfin par la callune (Ellenberg et al. 1992). Pour émettre des recommandations au gestionnaire forestier, le développement des trois espèces interférentes en fonction de la lumière doit donc être précisément quantifié.



Dans cette optique, l'article suivant s'attache à quantifier le développement des trois espèces interférentes – callune, fougère et molinie – en fonction de la lumière disponible, et ce en termes de croissance, de morphologie et d'acclimatation fonctionnelle.

2. ARTICLE 3 : Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea*, *Pteridium aquilinum*) according to light availability

Forest Ecology and Management, paru online.

Résumé

La callune (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), la molinie (*Molinia caerulea* (L.) Moench) et la fougère aigle (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn in Kersten) sont trois espèces rencontrées dans le sous-bois forestier qui peuvent entrer en compétition pour les ressources du milieu avec les semis ligneux. De ce fait, les gestionnaires forestiers essaient de contrôler leur développement qui dépend en partie de la lumière disponible en sous-bois.

Une expérimentation a été installée en pépinière. Elle consistait à planter les trois espèces de sous-bois que sont la callune, la molinie et la fougère à six niveaux d'éclairement (6, 11, 22, 36, 48 et 100% d'éclairement relatif), chaque modalité d'éclairement étant répétée trois fois. Les niveaux d'éclairement autres que le 100% ont été obtenus grâce à des ombrières. La réponse à la lumière des trois espèces a été estimée après deux saisons de croissance par leur taux de recouvrement et leur hauteur, par leur morphologie (évaluée grâce au rapport hauteur / largeur de la touffe foliaire pour la callune et la molinie et grâce au rapport hauteur / longueur des frondes pour la fougère) et par un trait fonctionnel d'acclimatation (la masse foliaire par unité de surface, LMA).

Le taux de recouvrement évolue avec la disponibilité en lumière selon une courbe en cloche. La hauteur de la végétation reste par contre relativement stable, quel que soit le niveau d'éclairement, excepté pour la fougère dont la hauteur est supérieure aux deux autres espèces pour les niveaux d'éclairement moyen et fort. Les plants de végétation sont plus filiformes en milieu sombre qu'en milieu éclairé. Dès le plus faible niveau d'éclairement, le taux de recouvrement de la fougère est élevé (75%) si bien que cette espèce intercepte une part importante de l'éclairement comparativement à la callune et à la molinie. La fougère semble donc être l'espèce la plus compétitrice pour la lumière. Les trois espèces font preuve d'une forte acclimatation à la disponibilité en lumière via leur LMA. La LMA de la callune diminue en milieu sombre du fait d'une augmentation de la surface foliaire alors que la diminution de la LMA de la fougère est due à une diminution de la masse foliaire. La LMA de la molinie reste stable quel que soit l'éclairement du fait d'une augmentation simultanée de la masse et de la surface foliaire en milieu sombre.

En forêt, le développement de la callune et de la molinie peut être contrôlé via la gestion de la canopée arborée adulte (lumière) grâce à de petites ouvertures étant donné que les deux espèces n'atteignent un fort taux de recouvrement qu'à partir d'un éclairement supérieur à 20%. Par contre, le contrôle de la fougère de cette manière semble irréaliste étant donné qu'elle est bien développée pour de très faibles éclaircissements.



Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

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



Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability

Noémie Gaudio^{a,*}, Philippe Balandier^{a,b}, Yann Dumas^a, Christian Ginisty^a

^a Cemagref Research Unit on Forest Ecosystems, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

^b INRA, UMR547 PIAF, F-63100 Clermont-Ferrand, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 18 August 2010

Received in revised form 15 October 2010

Accepted 29 October 2010

Keywords:

Understorey vegetation

Light

Growth

ABSTRACT

Calluna vulgaris, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum* are three forest understorey species that compete with tree seedlings for environmental resources. Forest managers therefore seek to control their growth, which is driven in part by the light available in the forest understorey.

An experiment was set up in a nursery in which the three understorey species *C. vulgaris*, *M. caerulea* and *P. aquilinum* were planted at six light levels (6, 11, 22, 36, 48 and 100% of full sunlight) replicated in three blocks. The different light levels other than 100% were obtained using neutral shading nets. The response of the three species to light availability was estimated after two growing seasons by their cover and height, their morphology, assessed by the foliar tuft height-to-width ratio for *C. vulgaris* and *M. caerulea* and by the frond height-to-length ratio for *P. aquilinum*, and their functional acclimation, assessed by a leaf trait (leaf mass on an area basis, LMA).

Vegetation cover changed with light availability following a bell-shaped curve. By contrast, vegetation height remained approximately the same, irrespective of the light treatment, except for *P. aquilinum*, which grew higher than the other two species at medium and high light levels. As a consequence, vegetation individuals were more spindly in a dark environment. From the lowest light treatment, *P. aquilinum* cover was high (75%) and intercepted a larger proportion of the light than the other two species. This species thus proved the most competitive for light.

All three species showed a notable acclimation to light availability by their LMA, though in different ways. The LMA of *C. vulgaris* decreased in shaded conditions by an increase in leaf area, whereas decrease in LMA for *P. aquilinum* was due to a decrease in leaf mass. For *M. caerulea*, the LMA remained stable whatever the light conditions by a simultaneous increase in both leaf mass and leaf area in shaded conditions.

Consequently, the in-forest development of *C. vulgaris* and *M. caerulea* could be managed through small adult canopy thinning, as both species grew well from light levels above 20%. Conversely, it seems unrealistic to manage *P. aquilinum* in this way as its development was almost maximal even at very low light levels.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

In the forest understorey, tree seedlings and herbaceous or shrubby vegetation grow together and interact in different ways, e.g. for environmental resources, namely light, water and nutrients (Davis et al., 1999). Understorey vegetation can have a positive effect (process of facilitation) on tree seedlings by providing protection against browsing (Farris and Filigheddu, 2008) or adverse microclimates such as frosts or extreme temperatures (Callaway, 1995; Balandier et al., 2009). Conversely, understorey vegetation can strongly compete for resources causing at least decreased

growth and at worst the death of tree seedlings (Malcolm et al., 2001; Frochet et al., 2002; Harmer and Morgan, 2007). The effect of vegetation depends greatly on its morphology, physiological features and growth rate compared with tree seedlings, and its capacity to deplete resources at their expense (Goldberg, 1990; Balandier et al., 2006a).

In many forests, management is currently oriented towards a silviculture that comes closer to natural forest processes and dynamics (Schütz, 1999; Gamborg and Larsen, 2003). For instance, tree natural regeneration and growth of trees in the understorey can be favoured by the creation of small gaps within an adult forest stand, the latter providing a seed source. The creation of gaps results in increased resources, particularly light (Aussenac, 2000; Clinton, 2003; Heithecker and Halpern, 2006), which promotes tree seedling growth, but also enables the colonisation by light-

* Corresponding author. Tel.: +33 2 38 95 03 49; fax: +33 2 38 95 03 59.
E-mail address: noemie.gaudio@cemagref.fr (N. Gaudio).

demanding or at least shade-intolerant species with fast growth rates (Lautenschlager, 1999). Some herbaceous or shrubby understorey species display growth and physiological traits that confer an ability to rapidly colonise newly opened areas such as newly created forest gaps (Aikens et al., 2007). In response to canopy openness, these species can invade the gap, forming a dense, nearly single-species cover able to exclude other species, whether they are trees in regeneration or herbaceous species that are not strong competitors (Thomas et al., 1999). Various understorey species can be cited, such as *Rubus idaeus*, *R. fruticosus*, *Cytisus scoparius* and *Pteridium aquilinum* (see e.g. Fotelli et al., 2001; Gaudio et al., 2008; Heinrichs and Schmidt, 2009). Depending on their lifespan and vigour, they can even delay the plant succession dynamics for many years when they are fully developed (Den Ouden, 2000; Prévosto et al., 2004; Royo and Carson, 2006).

As reviewed by Balandier et al. (2006a), the traits conferring a high colonisation rate are multiple, e.g. high growth rate and morphology of root system and/or aerial parts, high leaf area index (LAI), capacity to take up resources, etc. Thus it has been shown that some perennial grasses possess a dense root system that can efficiently and rapidly colonise superficial soil zones (Aerts et al., 1991; Coll et al., 2003). Some other species, such as certain ferns, have large, very fast-growing aerial organs (Den Ouden, 2000; Parker et al., 2009; Gaudio et al., 2010). These traits are often linked to a strong effect on resource availability, as defined by Goldberg (1990), and consequently a high competitive ability, at least in forest understoreys where low light does not drastically inhibit growth.

However, as pointed out by Tilman (1990), competitive ability also depends on capacity to tolerate low resource levels, which is linked to various acclimation features such as slowed growth rate or shifts in functional traits that go from traits adapted for resource capture maximisation to traits adapted for resource storage efficiency. For instance, some functional leaf traits reflect ability to acclimate to low light levels. Thus the leaf mass on an area basis (LMA, g cm^{-2}) has been shown to reflect the resource-induced stress encountered by plants (King, 2003; Aranda et al., 2004; Provendier and Balandier, 2008; Gaudio et al., 2010).

As understorey herbaceous and shrubby competitive species are mostly light-requiring, their growth can be limited by light availability in the understorey, which in turn depends on adult tree canopy cover density. Thus to prevent the entire gap being colonised by such monopolistic understorey vegetation species, it is necessary to know and predict their behaviour in response to canopy opening and increased light availability. The development of these species can be partly assessed by height and cover (percentage of the ground occupied by the vertical projection of the foliage) (Aubin et al., 2000; Stadt and Lieffers, 2005; Gaudio et al., 2008). Wagner et al. (2010) in a review of growth patterns according to light pointed out that some species respond to light availability according to either a linear or a bell-shaped curve. For instance, Gaudio et al. (2008) showed that *C. scoparius* cover increased regularly from 0 to 80% of full sunlight, whereas *R. idaeus* cover followed a bell-shaped curve, reaching a maximum at about 45% of full sunlight in the same light range. This shows that the development of species commonly considered as light-requiring can be favoured by some shelter compared with full light conditions. These types of study also highlight a minimal light level below which the species considered is unable to develop. For example, Ricard and Messier (1996) showed that *R. idaeus* was not found below light levels of 10% of full sunlight.

Despite the crucial role of competitive understorey vegetation in tree regeneration, studies characterising and quantifying its development in response to abiotic factors are scant. Most of the research on understorey vegetation has focused on its impact on tree seedlings (see e.g. Lautenschlager, 1999; Harmer and Robertson, 2003; Provendier and Balandier, 2008) or is based on a descriptive

approach to their life cycle, abiotic preferences and area distribution (Rameau et al., 1989; Grime et al., 2007). In this approach, some studies (Weisberg et al., 2003; Royo and Carson, 2006) underline our poor knowledge of “aggressive” understorey vegetation and advocate including it in forest dynamics models, which is currently not done. However, the inclusion of a vegetation layer in the understorey in modelling requires an ability to predict its development in response to light availability, at least in temperate and tropical forests where light is assumed to be the most limiting factor, below-ground resources being taken as most limiting in boreal and arid or warm-temperate forests (Coomes and Grubb, 2000).

The ericaceous shrub *Calluna vulgaris* (L.), the grass *Molinia caerulea* (L.) Moench and the fern *P. aquilinum* (L.) Kuhn in Kersten, are three common understorey species in acidic temperate forests and to a lesser extent in boreal forests. Their behaviour has been well researched in open areas such as grass- or moorlands with regard to vegetation succession dynamics (see e.g. Aerts, 1989; Mitchell et al., 2008; Chapman et al., 2009). Studies of forest ecosystems have already shown the negative impact of these three species on tree seedling establishment and growth (see e.g. Dolling, 1996; Norberg et al., 2001; Gaudio et al., 2010) and their life cycle, reproduction and resource requirements have been empirically described (for reviews, see Gimingham, 1960; Taylor et al., 2001; Marrs and Watt, 2006). They are considered light-demanding species, with Ellenberg light-requirement indices of 6, 7 and 8 (on a scale of 9) for *P. aquilinum*, *M. caerulea* and *C. vulgaris* respectively (Ellenberg et al., 1992), and tolerant to acid to highly acid poor soils, and to some extent to waterlogging, which explains their broad distribution area in temperate and boreal forests. However, these data are relatively empirical and need to be quantified to predict the behaviour of these three understorey species and their dynamics in forest and especially in forest gaps.

A literature search on a scientific database (Web of Science, <http://www.isiknowledge.com/>) with the three species and light/growth added as keywords in the title yielded no results, illustrating the paucity of knowledge of the considered species.

This study set out to quantify (i) the response curves of three understorey species (*C. vulgaris*, *M. caerulea* and *P. aquilinum*) to light availability in terms of growth (assessed by cover and height), morphology (assessed by the plant height-to-width ratio or for *P. aquilinum*, by the frond height-to-length ratio) and functional acclimation (LMA) and (ii) the impact of the three species mainly on light availability and to a lesser degree on the soil water content. The study presented here follows directly on from the work of Gaudio et al. (2010), which underlined the negative impact of increasing densities of the three understorey species on Scots pine seedling growth. Those authors considered out that the development of these three species according to light availability should be quantified. This has been done in the study reported here.

2. Materials and methods

2.1. Experimental site

In spring 2008 an experiment was set up in a nursery (Cemagref research centre, Nogent-sur-Vernisson, France, 47°50N–2°44E). The soil was sandy (79% sand, 13% loam and 8% clay) with a low organic matter content (24.8 g kg^{-1}) and a pH_{water} of 6.6. It was chemically poor (N: 0.922 g kg^{-1} , P: 0.09 g kg^{-1} , K: 0.156 g kg^{-1} , Mg: 0.088 g kg^{-1}) and presented a low cation exchange capacity (CEC: $7.095 \text{ cmol kg}^{-1}$). The region where the experiment was carried out is characterized by a semi-oceanic climate with annual precipitation of 720 mm and mean annual temperature of 10.8°C (data recorded from 1971 to 2000). In 2009, a notable drought occurred from August to October: precipitation during this period

was 86 mm in 2009, against a mean value of 184 mm for the same three months in the years 1971–2000.

2.2. Experimental design

The experiment was designed to quantify the response to light of three understorey species: *C. vulgaris* (L.) Hull, *M. caerulea* (L.) Moench and *P. aquilinum* (L.) Kuhn in Kersten. Six light treatments repeated in three randomised blocks were tested: 6, 11, 22, 36, 48 and 100% of full sunlight. Except for the 100% light treatment, the different light levels were obtained using shading nets, the spectral neutrality of which was checked using a spectrometer (USB2000, Ocean Optics, Inc.). This resulted in 18 plots, 5 m long, 2 m wide and 1.2 m high when covered by a shading net, each containing three subplots of area 1 m² bordered by a 50 cm buffer zone and corresponding to the three understorey species. In each subplot, 5 × 5 vegetation individuals were planted at regular 20 cm intervals.

In March 2008, plant individuals were harvested in a forest located close to the nursery (Orleans Forest) and immediately transferred to the nursery. They were at the seedling stage for *C. vulgaris* and *M. caerulea*. For *P. aquilinum*, 10 cm segments of rhizome with a frond bud were collected at the same time. Plant individuals were cautiously washed and then weighed. The plantation in the nursery was set up so as to have the same mean biomass in each subplot for a given species.

Throughout the experiment all the plots were manually rid of all vegetation other than the three test species.

2.3. Measurements

Most measurements were made in 2009, i.e. in the second year of vegetation growth, to ensure that the observed response of the vegetation was due to current light conditions and not to the preceding forest environment.

2.3.1. Soil water content (SWC) and temperature

SWC was measured in each subplot, which was equipped with a cylindrical TDR PVC tube that allowed SWC measurement in the first 20 cm of depth with a TDR probe (Trime-HD/IPH, IMKO GmbH, Germany). SWC measurements were made on August 8 and September 11, 2009, i.e. before and during the drought period. Temperature was measured and stored with one thermohygrometer (HOBO Pro Series, MicroDAQ.com Ltd, USA) per plot installed 90 cm from the ground. Measurements were made every 10 min throughout August and September 2009. Daily minimal and maximal temperatures were determined.

2.3.2. Light

Light was measured at three levels: (i) outside the plots (full sunlight conditions), (ii) just below the shading nets but above the vegetation and (iii) beneath the vegetation.

The photosynthetically active radiation (PAR 400–700 nm) available in each plot above vegetation was measured in September 2009 using a 0.8 m-long ceptometer (Decagon Devices, Pullman, WA, USA) composed of 80 photoelectric cells spaced every centimetre. Thirteen measurements were made in every plot in order to assess the light variability in each plot. At the same time, incident PAR was measured using another light sensor (Licor Inc., Lincoln, Nebraska, USA) located in full light. Relative PAR above vegetation was calculated as the ratio between the PAR measured above vegetation and the PAR measured in full light (100%). The thirteen PAR values were pooled at the plot level. Finally, PAR above vegetation had six light levels: 6, 11, 22, 36, 48 and 100% of incident PAR.

In August 2009, the PAR was measured beneath the vegetation at 15 cm above the soil surface, due to the size of the support, using a

light sensor (PAR quantum SKP 215, Skye Instruments Ltd, UK) connected to a datalogger (DataHog2, Skye Instruments Ltd, UK). Point light measurements were made in all subplots every minute for 24 h. At the same time, incident PAR (outside the shading nets) was measured with the same type of light sensor. The percentage of PAR beneath the vegetation was calculated as the ratio between the PAR measured beneath the vegetation and the incident PAR (100%). The PAR transmitted by the vegetation (transmittance) was calculated as the ratio between the PAR measured beneath the vegetation and the PAR available above the vegetation in each plot (6, 11, 22, 36, 48 and 100% of incident PAR).

2.3.3. Vegetation characteristics

On September 7 2009, the cover (percentage of the ground occupied by the vertical projection of the foliage) was visually estimated on each subplot. To minimise bias linked to the visual estimation of cover, measurements were always made by the same two operators. The mean vegetation height (in cm) was measured as the total height of most of the foliage or fronds, sparse higher or smaller shoots, leaves or fronds being ignored. For *M. caerulea*, vegetation height did not include floral stalks. The height and width of all *C. vulgaris* and *M. caerulea* individuals were also measured to calculate the foliar tuft height-to-width ratio. For *P. aquilinum*, the height and length of each frond were also measured and used to calculate the frond height-to-length ratio.

In October 2009, the leaf mass on an area basis (LMA, mg cm⁻²) was calculated on the nine central individuals of all the subplots. On each individual we collected two leaves for *M. caerulea*, two terminal shoot cuttings about 3 cm long (due to the small size of the leaves) for *C. vulgaris* and two frond cuttings with second order ramifications for *P. aquilinum*. The leaves harvested were scanned using an area meter (LiCor Inc., Li-3100C Area Meter) to compute the leaf area, dried at 65°C for 4 days and weighed. The LMA at the subplot level was computed from the LMA of the nine individuals pooled.

2.4. Data analysis

Data were analysed using Statgraphics Plus software (Statpoint Inc., Virginia). To highlight a potential effect of PAR treatment on vegetation growth (height and cover), morphological characteristics pooled at the subplot level (foliar tuft height-to-width and frond height-to-length ratios) and leaf functional trait (LMA, leaf mass and leaf area), ANOVAs were compiled with block considered as a random factor and PAR treatment and species as fixed factors. ANOVAs were also compiled to analyse the PAR treatment effect on each species separately and the differences among the three species within each PAR treatment. When relevant ($P < 0.05$), means were separated with a Tukey test. Regressions were used to link the characteristics of all three species to light availability. Models including SWC in addition to light were tested for all vegetation characteristics, but this variable was never retained in the best model fitted.

The relationship between transmittance and cover of the three species was explored using the Beer–Lambert law of light attenuation in a turbid medium to obtain a light extinction coefficient k for each species:

$$\text{transmittance} = e^{-(k \cdot \text{cover})}$$

ANOVAs were also compiled to explore the variation of the transmittance and the SWC according to PAR treatments and the species considered.

For all ANOVAs, the homogeneity of variances was tested. If this condition was not met, a logarithmic transformation of the variable was carried out. Normality of residuals was checked visually.

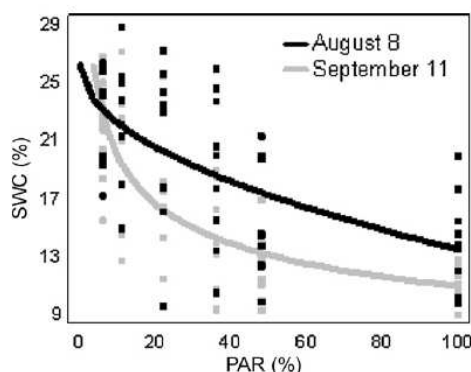


Fig. 1. Relationships between soil water content (SWC) and light availability (PAR) on August 8 and September 11, 2009 under shading nets. Regression equations, SWC = August 8: $26.1736 - 1.2668 \times \sqrt{\text{PAR}}$ ($R^2 = 34\%$, $P < 0.0001$); September 11: $35.8645 \times \text{PAR}^{-0.25707}$ ($R^2 = 59\%$, $P < 0.0001$).

3. Results

3.1. Effect of PAR treatment on soil water content (SWC) and temperature

The PAR treatment had a significant negative impact on SWC ($P < 0.0001$, Fig. 1). This decrease was more pronounced at the peak of the drought period (September 11) than at the beginning (August 8) ($P = 0.003$).

The daily maximal temperatures recorded during August and September 2009 increased with light availability ($P < 0.0001$), whereas the opposite effect was observed for daily minimal temperatures ($P < 0.0001$). Thus the broadest temperature amplitude was recorded in PAR treatments of 100%. For August 8 and September 11, the SWC and the maximal temperature were negatively correlated ($P < 0.05$).

3.2. Vegetation development in response to light availability

The positive influence of PAR on vegetation cover differed among the three species (Table 1). Cover was linked to PAR availability following a bell-shaped curve (Fig. 2) for *C. vulgaris* ($P < 0.0001$, $R^2 = 90\%$), *M. caerulea* ($P < 0.0001$, $R^2 = 86\%$) and *P. aquilinum*

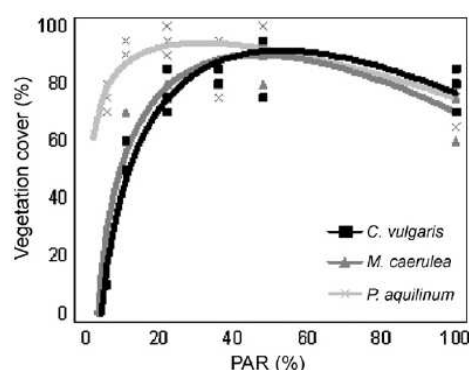


Fig. 2. Cover (%) of *Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum* (c) in September 2009 according to light (PAR) in a nursery experiment. Regression equations, Cover = *C. vulgaris*: $-80.7458 - 1.10349 \times \text{PAR} + 29.0551 \times \text{LOG}(\text{PAR}^2)$ ($R^2 = 90\%$); *M. caerulea*: $-54.3864 - 1.10152 \times \text{PAR} + 25.4721 \times \text{LOG}(\text{PAR}^2)$ ($R^2 = 86\%$); *P. aquilinum*: $49.4357 - 0.588658 \times \text{PAR} + 9.16872 \times \text{LOG}(\text{PAR}^2)$ ($R^2 = 38\%$).

Table 1

Cover, height and leaf mass on an area basis (LMA) in September 2009 of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea*, *Pteridium aquilinum*) planted under six PAR treatments in a nursery in spring 2008.

	Cover (%)	Height (cm)	LMA (mg cm ⁻²)
<i>C. vulgaris</i>			
PAR (%) = 6	10 ± 0 (c) ^C	20 ± 6 (a) ^B	8.7 ± 1.5 (c) ^A
PAR (%) = 11	57 ± 6 (b) ^B	24 ± 5 (a) ^A	10.4 ± 0.6 (bc) ^A
PAR (%) = 22	77 ± 8 (a) ^B	32 ± 11 (a) ^C	13.7 ± 3.3 (bc) ^A
PAR (%) = 36	83 ± 3 (a) ^A	30 ± 8 (a) ^B	18.4 ± 1.8 (ab) ^A
PAR (%) = 48	93 ± 3 (a) ^A	29 ± 6 (a) ^C	17.7 ± 1.1 (ab) ^A
PAR (%) = 100	78 ± 8 (a) ^A	27 ± 10 (a) ^B	21.8 ± 2.5 (a) ^A
<i>M. caerulea</i>			
PAR (%) = 6	23 ± 3 (c) ^B	31 ± 3 (a) ^A	5.9 ± 0.4 (a) ^A
PAR (%) = 11	67 ± 6 (b) ^B	36 ± 6 (a) ^A	6.4 ± 1.0 (a) ^B
PAR (%) = 22	80 ± 5 (ab) ^{AB}	44 ± 14 (a) ^B	6.8 ± 1.4 (a) ^B
PAR (%) = 36	83 ± 3 (ab) ^A	43 ± 10 (a) ^B	7.0 ± 1.3 (a) ^B
PAR (%) = 48	88 ± 8 (a) ^A	42 ± 6 (a) ^B	6.7 ± 0.2 (a) ^B
PAR (%) = 100	71 ± 10 (ab) ^B	30 ± 3 (a) ^B	8.5 ± 0.6 (a) ^B
<i>P. aquilinum</i>			
PAR (%) = 6	75 ± 5 (b) ^A	27 ± 5 (c) ^A	2.1 ± 0.1 (d) ^C
PAR (%) = 11	93 ± 3 (ab) ^A	37 ± 16 (bc) ^A	2.8 ± 0.6 (cd) ^C
PAR (%) = 22	95 ± 5 (ab) ^A	58 ± 11 (abc) ^A	4.0 ± 0.5 (c) ^B
PAR (%) = 36	88 ± 10 (ab) ^A	60 ± 18 (ab) ^A	6.2 ± 0.2 (b) ^B
PAR (%) = 48	98 ± 3 (a) ^A	69 ± 2 (a) ^A	6.9 ± 0.7 (b) ^B
PAR (%) = 100	75 ± 10 (b) ^{AB}	51 ± 3 (abc) ^A	10.0 ± 1.1 (a) ^B
ANOVA (P)			
Block	NS	0.0001	NS
Species	0.0006	0.0003	<0.0001
PAR	<0.0001	0.009	<0.0001
Species × PAR	<0.0001	0.003	<0.0001

Lower case in parenthesis indicates a statistical difference ($P < 0.05$) between PAR treatments within the same plant species. Upper case indicates a statistical difference among the three plant species for a given PAR treatment. NS = non-significant.

inum ($P < 0.002$, $R^2 = 38\%$). The cover of *P. aquilinum* already reached a high value of 75% at the PAR treatment of 6%. *C. vulgaris* and *M. caerulea* cover reached a maximum value around 50% and 45% of full sunlight respectively, whereas this value was considerably lower for *P. aquilinum*, maximum cover being reached for a light level of 20%.

At the two lowest PAR treatments (6% and 11%), *P. aquilinum* cover was significantly higher than that of *C. vulgaris* and *M. caerulea* ($P \leq 0.001$). At the PAR treatment of 6%, *M. caerulea* cover was slightly higher than *C. vulgaris*, but the cover of the two species was equivalent at 11%. For PAR treatments of 36 and 48%, the cover of all three species was statistically the same, reaching values higher than 80%. At the PAR treatment of 100%, *C. vulgaris* cover was higher than *M. caerulea* cover, with *P. aquilinum* intermediate between the two other species ($P = 0.04$).

The vegetation height did not vary with PAR treatment except for *P. aquilinum* (Table 1). For this species, the variation of height according to light availability followed the same pattern as cover, i.e. a bell-shaped curve increasing from 6 to 35% and decreasing for higher light levels ($P < 0.0001$, $R^2 = 64\%$). From the PAR treatment of 22%, *P. aquilinum* was higher than the other two species ($P < 0.05$) and *C. vulgaris* was as high as or slightly smaller than *M. caerulea*. At the PAR treatment of 11%, there was no statistical difference among the three species, whereas at the lowest PAR treatment, *C. vulgaris* was the smallest species ($P = 0.008$).

3.3. Vegetation morphology in response to light availability

The foliar tuft height-to-width ratio decreased significantly with increasing light availability for *C. vulgaris* ($P = 0.0005$, $R^2 = 51\%$, Fig. 3a) and *M. caerulea* ($P < 0.0001$, $R^2 = 82\%$, Fig. 3b). For *C. vulgaris*, the ratio decrease was due to a strong increase in foliar tuft width with increasing light availability ($P < 0.0001$, $R^2 = 71\%$), whereas tuft height barely changed ($P = 0.05$, $R^2 = 16\%$). For *M.*

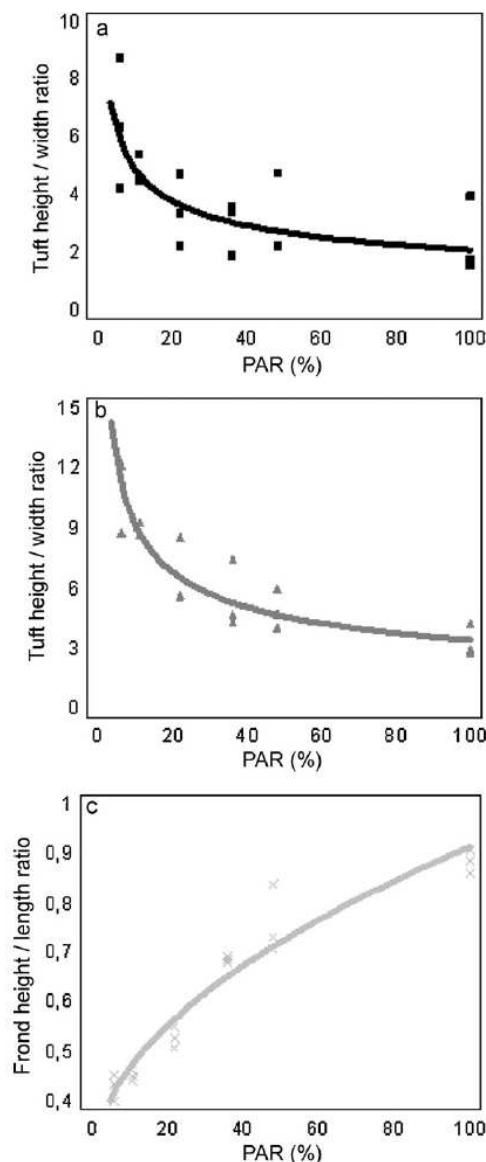


Fig. 3. Foliar tuft height/width ratios of *C. vulgaris* (a) and *M. caerulea* (b) and frond height/length ratio of *P. aquilinum* (c) in September 2009 according to light in a nursery experiment. Regression equations, foliar tuft height/width or frond height/length ratios = *C. vulgaris*: $11.2784 \times \text{PAR}^{-0.36508}$ ($R^2 = 51\%$, $P = 0.0005$); *M. caerulea*: $24.0746 \times \text{PAR}^{-0.42424}$ ($R^2 = 82\%$, $P < 0.0001$); *P. aquilinum*: $0.256794 + 0.0657518 \times \sqrt{\text{PAR}}$ ($R^2 = 93\%$, $P < 0.0001$).

caerulea, this effect was less marked, but tuft width increased significantly and logarithmically with light availability ($P < 0.0001$, $R^2 = 80\%$), whereas the increase in tuft height followed a bell-shaped curve ($P = 0.0001$, $R^2 = 59\%$). The frond height-to-length ratio of *P. aquilinum* increased with light availability ($P < 0.0001$, $R^2 = 93\%$, Fig. 3c). This ratio was statistically the same in the three lowest PAR treatments but it was not reached in the same way. The fronds growing in the PAR treatment of 22% were systematically higher ($P = 0.003$) and longer ($P = 0.01$) than those growing in the two lowest PAR treatments. Thus frond height followed a bell-shaped curve with increasing light availability ($P < 0.0001$,

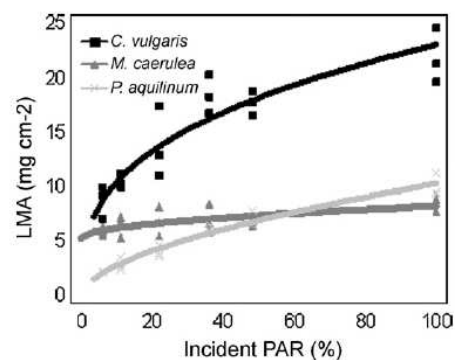


Fig. 4. Relationships between the leaf mass on an area basis (LMA) of three understorey species (*C. vulgaris*, *M. caerulea*, *P. aquilinum*) planted under shading nets in a nursery experiment in spring 2008 and the light availability (PAR) in September 2009. Regression equations, LMA = *C. vulgaris*: $4.70695 \times \text{PAR}^{0.344563}$ ($R^2 = 86\%$, $P < 0.0001$); *M. caerulea*: $5.25173 + 0.29451 \times \sqrt{\text{PAR}}$ ($R^2 = 41\%$, $P = 0.002$); *P. aquilinum*: $0.732736 \times \text{PAR}^{0.572848}$ ($R^2 = 96\%$, $P < 0.0001$).

$R^2 = 72\%$), whereas frond length decreased exponentially ($P = 0.03$, $R^2 = 23\%$).

3.4. Leaf functional trait: the LMA

The LMA was influenced by the PAR treatment in a different way for each of the three species (Table 1 and Fig. 4). LMA increased strongly with PAR availability for *C. vulgaris* ($P < 0.0001$, $R^2 = 86\%$) and *P. aquilinum* ($P < 0.0001$, $R^2 = 96\%$). For *M. caerulea*, a slight increase in LMA was also recorded ($P = 0.002$, $R^2 = 41\%$), but the differences between PAR treatments were not significant (Table 1). The decrease in light availability had an impact on leaf mass, leaf area or both leaf mass and area depending on the plant species considered. For *C. vulgaris*, the decrease in LMA in shaded conditions was due to an increase in leaf area ($P = 0.04$, $R^2 = 20\%$), whereas for *P. aquilinum*, it was due to a decrease in leaf mass ($P < 0.0001$, $R^2 = 61\%$). For *M. caerulea*, both leaf area ($P = 0.002$, $R^2 = 42\%$) and leaf mass ($P = 0.02$, $R^2 = 26\%$) increased when light availability decreased, so that LMA stayed relatively unchanged whatever the PAR treatment.

3.5. Impact of vegetation on light and SWC

3.5.1. Vegetation transmittance

The transmittance of *C. vulgaris* and *P. aquilinum* did not differ according to PAR treatment, whereas for *M. caerulea* it decreased when light availability increased except at the PAR treatment of 100%, where there was a slight increase in transmittance (Table 2). However, transmittance differed among the three species for a given PAR treatment (Table 2). At the lowest PAR treatment, *P. aquilinum* already intercepted a high proportion of light, resulting in a transmittance of only 10%, significantly lower than the transmittance of the other two species. At the PAR treatment of 11%, the light transmitted by *M. caerulea* decreased slightly, placing this species between *C. vulgaris* and *P. aquilinum*. From the PAR treatments of 22–100%, *M. caerulea* and *P. aquilinum* transmitted an equivalent proportion of light, significantly lower than *C. vulgaris*, except for the PAR treatment of 100% for which transmittance of *M. caerulea* was intermediate between the other two species.

Consistent with these results, the application of the Beer–Lambert law gave an extinction coefficient k that was high for *P. aquilinum* ($k = 0.029$; $R^2 = 11\%$), intermediate for *M. caerulea* ($k = 0.017$; $R^2 = 68\%$) and much lower for *C. vulgaris* ($k = 0.0004$; $R^2 = 3\%$) (Fig. 5).

Table 2
Transmittance and soil water content (SWC) in September 2009 within three understorey species (*C. vulgaris*, *M. caerulea* and *P. aquilinum*) planted under six PAR treatments in a nursery in spring 2008.

	Transmittance (%)	SWC (%)
<i>C. vulgaris</i>		
PAR (%) = 6	86 ± 5 (a) ^A	23 ± 3 (a) ^A
PAR (%) = 11	90 ± 13 (a) ^A	23 ± 1 (a) ^A
PAR (%) = 22	57 ± 13 (a) ^A	20 ± 5 (ab) ^A
PAR (%) = 36	82 ± 9 (a) ^A	19 ± 1 (ab) ^A
PAR (%) = 48	74 ± 18 (a) ^A	14 ± 2 (bc) ^A
PAR (%) = 100	72 ± 16 (a) ^A	11 ± 1 (c) ^A
<i>M. caerulea</i>		
PAR (%) = 6	74 ± 4 (a) ^A	23 ± 3 (a) ^A
PAR (%) = 11	49 ± 13 (ab) ^B	24 ± 3 (a) ^A
PAR (%) = 22	17 ± 11 (c) ^B	14 ± 3 (b) ^A
PAR (%) = 36	14 ± 3 (c) ^B	11 ± 2 (b) ^B
PAR (%) = 48	18 ± 3 (c) ^B	11 ± 1 (b) ^A
PAR (%) = 100	33 ± 7 (bc) ^{AB}	11 ± 2 (b) ^A
<i>P. aquilinum</i>		
PAR (%) = 6	10 ± 6 (a) ^B	19 ± 3 (a) ^A
PAR (%) = 11	8 ± 5 (a) ^C	19 ± 9 (a) ^A
PAR (%) = 22	7 ± 3 (a) ^B	18 ± 0 (a) ^A
PAR (%) = 36	6 ± 1 (a) ^B	14 ± 2 (a) ^{AB}
PAR (%) = 48	5 ± 1 (a) ^B	12 ± 2 (a) ^A
PAR (%) = 100	16 ± 13 (a) ^B	12 ± 2 (a) ^A
ANOVA (P)		
Block	NS	NS
Species	<0.0001	0.006
PAR	0.003	<0.0001
Species × PAR	0.002	NS

Lower case in parenthesis indicates a statistical difference ($P < 0.05$) between PAR treatments within the same plant species. Upper case indicates a statistical difference among the three plant species for a given PAR treatment. NS = non-significant.

3.5.2. Soil water content (SWC)

The SWC was negatively affected by PAR treatment and differed among the three species (Table 2), the SWC in the *M. caerulea* and *P. aquilinum* subplots being overall lower than the SWC in the *C. vulgaris* subplots. As the interaction between the PAR treatment and the species effect was not significant, the SWC was in part species-dependent. However, the differences in SWC among the three species for a given PAR treatment were not significant except at the PAR treatment of 36%, where the SWC was slightly smaller in *M. caerulea* plots than in *C. vulgaris* plots, with *P. aquilinum* intermediate ($P = 0.02$).

For *C. vulgaris* and *M. caerulea*, the SWC of the two lowest PAR treatments were equivalent and higher than all the other PAR treatments ($P = 0.002$ and $P < 0.0001$ respectively). SWC in *P. aquilinum*

plots was statistically the same in all the PAR treatments, but the trend of the SWC decrease was nearly significant ($P = 0.09$).

4. Discussion

4.1. Vegetation growth in response to light availability

The cover of *C. vulgaris* and *M. caerulea* and to a lesser extent that of *P. aquilinum* increased with light availability following a bell-shaped curve. Such a bell-shaped curve had already been recorded for the cover of *R. idaeus* according to light (Gaudio et al., 2008) and for the growth of tree species according to other abiotic factors (see e.g. Lyr, 1996). Another study of two ericaceous species (Hawkins and Henry, 2004) also showed that plant aerial biomass was higher for a PAR level of 70% than in full light conditions. Thus there was an optimum light level below and above which the cover of the three species declined. In another study, Nabuurs (1996) described a model linking the cover of the same three understorey species to light availability following logistic curves, at variance with our results. However, the authors clearly specified that these curves were empirically built and need to be validated by field measurements.

Nevertheless, PAR treatments of 100% were characterised by a low SWC linked to more extreme temperatures induced by the absence of the shelter provided by the shading nets. However, SWC had no significant impact on vegetation cover and was always higher than the SWC at the withering point calculated as 3–5% for a sandy soil like the one in the experiment (Baize, 1988). We never found SWC values below 9% at any time in the study, suggesting there was no pronounced water stress. Thus the decrease in vegetation cover at the PAR treatment of 100% seems to be linked more to the environmental conditions in full light, i.e. a high light level that could decrease photosynthetic activity, extreme temperatures and potential low relative air humidity, than to any water deficit. The light threshold above which cover decreased was highest for *C. vulgaris* and lowest for *P. aquilinum*, with *M. caerulea* intermediate, consistent with the classification of Ellenberg et al. (1992), i.e. light-requirement indices of 6, 7 and 8 for *P. aquilinum*, *M. caerulea* and *C. vulgaris* respectively. However, our results clearly show that the three species and especially *P. aquilinum* are not strictly light-requiring species and that the differences between the three species in terms of light requirement are more pronounced than the Ellenberg indices suggest. This is a reminder, as highlighted in other studies (Dzwonko, 2001), that the Ellenberg indices should be used with caution.

At the two lowest PAR treatments, the cover of *P. aquilinum* was significantly higher than that of the other two species and almost at its maximum value, showing that even at very low light levels, this species was well developed with a cover of 75% at only 6% of full sunlight. This explains the weak influence of light on *P. aquilinum* cover, at least with a minimal light value of 6%. Thus *P. aquilinum* is able to grow in shaded forest understoreys. However, foliage development was characterised only by cover in this study, i.e. vertical projection of the foliage on the soil. The same cover can be produced in different ways, with one or many leaf or frond layers, i.e. the same cover percentage can correspond to different leaf area indices (LAI). Thus although cover is certainly a most useful variable to illustrate the competitive effect of a species on light availability, it does not necessarily reflect a real tolerance to shade. We see here that *P. aquilinum* is able to develop in the year following its establishment but we do not know whether it could maintain itself in the longer term at low light levels. The carbohydrates stored in *P. aquilinum* rhizomes might become exhausted after a few years of growth in very shaded conditions, leading to an inability to produce new fronds.

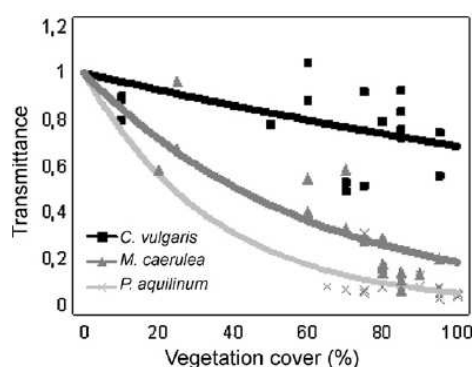


Fig. 5. Relationships between vegetation cover of three understorey species (*C. vulgaris*, *M. caerulea*, *P. aquilinum*) and the light they transmitted (transmittance) in a nursery experiment. Regression equations, transmittance = *C. vulgaris*: $\exp - (0.00377792 \times \text{Cover})$ ($R^2 = 3\%$); *M. caerulea*: $\exp - (0.0167476 \times \text{Cover})$ ($R^2 = 68\%$); *P. aquilinum*: $\exp - (0.0288637 \times \text{Cover})$ ($R^2 = 10\%$).

C. vulgaris and *M. caerulea* are more light-requiring and reached a high cover from 36% of full sunlight. *M. caerulea* seems to be less light-requiring than *C. vulgaris* as its cover was higher at the PAR treatment of 6%. The cover of all three species was equivalent and high (>83%) at the PAR treatments of 36% and 48%, but *C. vulgaris* slightly overtopped the other two species at the PAR treatment of 100%, suggesting that it tolerates full sunlight better.

Unlike vegetation cover, vegetation height was not affected by light availability except for *P. aquilinum*, where a height increase occurred with increasing PAR. From the PAR treatment of 22%, *P. aquilinum* grew higher than the other two species. Vegetation cover therefore seems to be a better variable than vegetation height to quantify the response of vegetation to light availability. Nevertheless, in a forest context when considering tree seedlings, vegetation height can give information on the time that an established tree seedling will spend in the shade provided by the understorey vegetation. From this point of view, a tree seedling growing in *P. aquilinum* in a medium or strongly lit understorey would be more impeded than one growing in *C. vulgaris* or *M. caerulea*, as the time to overtake *P. aquilinum* would be longer. As described by Goldberg (1990), asymmetric competition occurs when two plants differ in height. In this case, the smallest individual response to competition is related to the resource level induced by the tallest individual, whereas if the competition is symmetric (plants of the same height), both individuals can make a noticeable impact on resource levels.

4.2. Vegetation morphology in response to light availability

The foliar tuft height-to-width ratio of *C. vulgaris* and *M. caerulea* decreased when light availability increased by an increase in the foliar tuft width, whereas foliar tuft height varied little or not at all. Thus individuals of the two species were stockier in strongly lit conditions. This effect is not illustrated in the literature for herbaceous or shrubby species, but it can be placed in parallel with results observed on tree response to light availability. Numerous studies have shown that the stem height/diameter ratio of trees decreases with light availability, suggesting that shade affects stem diameter growth more negatively than it does height growth (Petritan et al., 2009). For shade-intolerant species, a height increment can even occur in response to shade, in a "shade-avoidance reaction", corresponding to a height increment added to potentially seek more light (Dehlin et al., 2004).

The frond height-to-length ratio of *P. aquilinum* increased with light availability. Thus the fronds growing in full light conditions were approximately as high as they were long, lending the frond an erect posture, whereas fronds in the PAR treatment of 6% were nearly twice as long as they were high, with a spreading posture and fronds trailing on the ground. As noticed by Koop and Hilgen (1987) and observed in dark forest understoreys (personal observation), this flexible posture in shaded conditions allows *P. aquilinum* to climb along tree trunks and branches to seek more strongly lit environments.

4.3. Leaf functional trait, LMA

The LMA has been shown to reflect adaptation of tree species to light (see e.g. King, 2003; Gaudio et al., 2010; Rodríguez-Calcerrada et al., 2010). This leaf trait varied differently with light availability according to the understorey species considered; the LMA of *C. vulgaris* and *P. aquilinum* increased with light availability, but it remained nearly unchanged for *M. caerulea*. However, the variation of LMA with light was not induced by the same processes for the two components of LMA, i.e. the leaf mass and the leaf area. For *C. vulgaris*, the decrease in light availability led to an increase in leaf area, while the leaf mass remained stable, i.e. it can be assumed that

priority was given to the light interception expressed by the leaf area at the expense of the light use efficiency linked to the amount of cellular material involved in photosynthesis. However, although this species is able to maintain the same leaf mass while increasing its leaf area in shaded conditions compared with strongly lit ones, the lower cover in shaded conditions compared with strongly lit ones suggests the production of fewer leaves. Other studies on ericaceous species have also highlighted a strong response of LMA (or SLA, specific leaf area, the reverse) to light availability, showing that leaf area always increases in shaded conditions while the thickness of each leaf decreases (Messier, 1992; Moola and Mallik, 1998), which may or may not be linked to a decrease in leaf mass.

For *P. aquilinum*, the decrease in light availability led to a decrease in leaf mass, whereas leaf area remained stable, as also shown for two *Dryopteris* sp. ferns (Rünk and Zobel, 2007). In the results of Den Ouden (2000), the decrease in the frond mass is assumed to be linked to a decrease in the investment in the support tissues of the fronds, i.e. stem and rachis. This was illustrated by the high flexible posture of the fronds at the low light levels.

For *M. caerulea*, both leaf mass and area increased in the same proportions when light decreased, so that LMA did not vary with light availability. In shaded conditions, *M. caerulea* therefore produced fewer leaves (as shown by the low vegetation cover at the PAR treatment of 6%) that were particularly efficient for both light interception and light use efficiency.

Thus although the three understorey species implemented different strategies to resist shade, they all showed a notable acclimation to low light levels.

4.4. Impact of vegetation on light and SWC

In the study presented here, vegetation transmittance calculated from the Beer–Lambert law used vegetation cover rather than LAI, which is traditionally used. Two reasons justify this choice: (i) cover can be easily measured in the field by forest managers and (ii) our results and some other studies found a reliable relationship between cover and transmittance. For example, Stadt and Loeffers (2005), who compared LAI and cover to predict transmittance, concluded that even if cover is slightly less accurate than LAI, the difference is minor, arguing for the use of cover rather than LAI.

The cover of *M. caerulea* was sparse at the lowest PAR treatment of 6% and became denser when PAR level increased. For this reason, this species transmitted more light in the two shaded treatments than in more strongly lit conditions. The transmittance increased slightly in the PAR treatment of 100%, probably because of the decrease in *M. caerulea* cover in the PAR treatment of 100% compared with the PAR treatment of 48%. The light extinction coefficient of *M. caerulea* was 0.017, i.e. very close to the value of 0.018 found in another study (Gaudio et al., 2010). By contrast, *C. vulgaris* transmitted the same light proportion whatever the PAR treatment, although its cover increased with light availability. However, light beneath vegetation was not measured at ground level but at 15 cm above the ground because of the size of the light sensor. The foliar tuft morphology of *C. vulgaris* and the fact that light beneath vegetation was measured at 15 cm above the ground might explain these results. *C. vulgaris* foliar tuft is very compact near the ground, while in its upper part only a few branches spread out. The light sensor was therefore probably too high compared with *C. vulgaris* individual heights to give the true light amount reaching the soil level beneath this species. For this reason, the light extinction coefficient calculated for *C. vulgaris* was very low (0.0004) compared with the results of another study where $k=0.012$ (Gaudio et al., 2010). Unlike the two other species, *P. aquilinum* was highly developed from the lowest PAR treatment and so transmitted less than 10% of the light it received for all PAR treatments except at the PAR treatment of 100%, where the transmittance increased slightly, as

was observed for *M. caerulea*. For this reason, *P. aquilinum* exhibited the highest light extinction coefficient ($k = 0.029$) and can be considered as highly competitive for light even in conditions as shaded as 6%. The light extinction coefficient k of *P. aquilinum* (0.029) was slightly higher than that (0.022) found for this species in the study of Gaudio et al. (2010). However, the experimental designs of the two studies were different. Here, *P. aquilinum* grew under shading nets (except for the PAR treatment of 100%) that did not permit lateral input of direct light. Our light conditions could thus be assumed to come closer to those of a forest environment, so the k value is probably closer to the real k of *P. aquilinum*.

Differences between the three species concerning light interception are probably due to their foliar morphological characteristics. *P. aquilinum* forms dense covering foliage even for low light levels of 6% whereas the other two species have sparser foliage. Sonohat et al. (2002) compared light interception by the grass *Festuca arundinacea* and by the legume species *Trifolium repens*. The results showed that for the same LAI the light interception capacity of the grass was lower than that of the legume species due to its erect posture compared with the planophile posture of the other species.

Compared with the species effect on transmittance, the effect on SWC was low, no clearly marked difference being found among the three species, except that SWC was lower overall in *P. aquilinum* and *M. caerulea* subplots than in *C. vulgaris* subplots with all plots pooled. However, no difference was recorded among the three species within the same treatment. Thus the three species may have the same behaviour concerning water absorption, although the proximity of the three subplots within a plot may have erased potential differences among the three species.

5. Conclusion

5.1. Practical implications

Our results showed *C. vulgaris* to be the most light-requiring species, followed by *M. caerulea* and then by *P. aquilinum*. This last species is particularly tolerant to shade and showed a strong growth and consequently a high light interception for light levels as low as 6% of full sunlight. Hence seeking to promote tree regeneration through controlling *P. aquilinum* in a forest understorey by acting on the adult tree canopy and the resulting light reaching the understorey seems unrealistic. The control of this species will inevitably require mechanical or chemical intervention. As reviewed by Marrs and Watt (2006), *P. aquilinum* is very difficult to eradicate. The two main mechanical techniques often used to manage this species are ploughing to cut the rhizomes or frond cutting before frond maturity. However, both techniques need to be repeated every year for at least five years to really ensure *P. aquilinum* eradication. The herbicide mostly used to control *P. aquilinum* is asulam, but once again, herbicide application must be repeated in time. Also, as herbicide use is being banned in more and more countries, the mechanical treatment would certainly be the only appropriate treatment to control *P. aquilinum* in-forest.

Conversely, *C. vulgaris* and *M. caerulea* reached high covers only for light levels above 20%. This means that foresters could control the development of both species by decreasing light in the understorey below 20%, which is dependent on adult tree density and identity. However, the possible control of the two species depends mainly on the light requirement of the tree species that the foresters want to regenerate. In acidic temperate forests, these two species are often encountered in the understorey of *Pinus sylvestris*, *P. pinaster* or *Quercus petraea* and *Q. robur* stands. The two pines are classified as light-demanding species and the two oaks as medium light-demanding species (Von Lüpke, 1998; Richardson,

2000). As pointed out by Sonohat et al. (2004), transmittance below 20% in *P. sylvestris* adult stands is linked to a basal area above 35 m² ha⁻¹. As this basal area range is often found in *P. sylvestris* stands (see e.g. Pérot et al., 2007; Chabaud and Nicolas, 2009), it seems that the two understorey species could be controlled through adult canopy management in these stand types in such a way as to ensure *P. sylvestris* regeneration, considering a light availability of 20% to be sufficient for Scots pine regeneration, at least in temperate acidic forests. Conversely, Berbigier and Bonnefond (1995) underlined that the maximum LAI measured in *P. pinaster* stands in the temperate zone was around 4 m² m⁻², corresponding to a light transmittance of 30%. In this case, the amount of light arriving in the understorey is always too high to allow *C. vulgaris* and *M. caerulea* control by overstorey management. Concerning oaks, Balandier et al. (2006b) showed that a transmittance below 20% in the understorey was associated with a basal area above approximately 18 m² ha⁻¹, which is relatively low standing value compared with the current basal areas characteristic of oak stands, which are around 25 m² ha⁻¹ (Jarret, 2004, for the Orleans forest). As the light requirement to ensure oak regeneration is around 15–20% of full sunlight (Von Lüpke, 1998), the two understorey species could probably not be controlled in oak stands to ensure oak regeneration.

5.2. Ecological implications

The monopolistic behaviour of the three species in-forest, especially *P. aquilinum*, seems to result mainly from their capacity to develop a dense cover at low light levels. Thus a light availability of 10% allowed a cover around 90% for *P. aquilinum* and 50% for *C. vulgaris* and *M. caerulea* leading to the dominance of the three species in the understorey. Indeed, the possibilities of development of the three species in deep shade seem to have been underestimated in many cases, at least for *P. aquilinum*. Besides other strategies of establishment such as the production of a large and persistent seed bank or resprouting for *C. vulgaris*, the formation of a very dense and deep root system and lateral vegetative spread for *M. caerulea* and again a persistent seed bank, the development of a highly ramified and often clonal underground rhizome for *P. aquilinum*, the feature of rapid aerial development forming a dense canopy in shade could explain the strong exclusion of other species in stands where these species are present. According to Grime et al. (2007), *P. aquilinum* is classified as a competitor (C) and the two other species as stress-tolerant competitors (SC). However, Grime (2001) defined the competitors, displaying high growth rates, as being adapted to environmental conditions with high resource availability, whereas stress-tolerators, with low growth rates, are adapted to resource-limited environments. Our results partly conflict with the Grime classification of these three species, as we found they displayed high aerial growth rates in shaded environments.

Acknowledgements

This work was supported by a grant from the “Office National des Forêts” (National Forestry Commission) and from the “Région Centre” (Centre Region, France). The authors also thank Aurélien Brochet, Vincent Seigneur, Florian Vast, Michel Bonin and André Marquier for their valuable field assistance.

References

- Aerts, R., 1989. Aboveground biomass and nutrient dynamics of *Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea* in a dry heathland. *Oikos* 56, 31–38.
- Aerts, R., Boot, R.G.A., Vandraart, P.J.M., 1991. The relation between aboveground and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87, 551–559.

- Aikens, M.L., Ellum, D., McKenna, J.J., Kelty, M.J., Ashton, M.S., 2007. The effects of disturbance intensity on temporal and spatial patterns of herb colonization in a southern New England mixed-oak forest. *Forest Ecology and Management* 252, 144–158.
- Aranda, I., Pardo, F., Gil, L., Pardos, J.A., 2004. Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. *Acta Oecologica* 25, 187–195.
- Aubin, I., Beaudet, M., Messier, C., 2000. Light extinction coefficients specific to the understory vegetation of the southern boreal forest, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 168–177.
- Aussenac, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57, 287–301.
- Baize, D., 1988. Guide des analyses courantes en pédologie. INRA, Orléans, France.
- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006a. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79, 3–27.
- Balandier, P., Sonohat, G., Sinoquet, H., Varlet-Grancher, C., Dumas, Y., 2006b. Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understory of even-aged oak (*Quercus petraea*, *Q. robur*) stands. *Trees* 20, 363–370.
- Balandier, P., Frochot, H., Sourisseau, A., 2009. Improvement of direct tree seedling with cover crops in afforestation: microclimate and resource availability induced by vegetation composition. *Forest Ecology and Management* 257, 1716–1724.
- Berbigier, P., Bonnefond, J.M., 1995. Measurement and modelling of radiation transmission within a stand of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Annals of Forest Science* 52, 23–42.
- Callaway, R.M., 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61, 306–349.
- Chabaud, L., Nicolas, L., 2009. Guide des sylvicultures. Pîneraies des plaines du Centre et du Nord-Ouest. Office National des Forêts, Paris, France.
- Chapman, D.S., Termansen, M., Quinn, C.H., Jin, N.L., Bonn, A., Cornell, S.J., Fraser, E.D.G., Hubacek, K., Kunin, W.E., Reed, M.S., 2009. Modelling the coupled dynamics of moorland management and upland vegetation. *Journal of Applied Ecology* 46, 278–288.
- Clinton, B.D., 2003. Light, temperature, and soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 186, 243–255.
- Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., Prevosto, B., Curt, T., 2003. Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science* 60, 593–600.
- Coomes, D.A., Grubb, P.J., 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 70, 171–207.
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T., Muermann, C., 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology* 145, 341–350.
- Dehlin, H., Nilsson, M.C., Wardle, D.A., Shevtsova, A., 2004. Effects of shading and humus fertility on growth, competition, and ectomycorrhizal colonization of boreal forest tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 2573–2586.
- Den Ouden, J., 2000. The role of bracken (*Pteridium aquilinum*) in forest dynamics. Thesis. Wageningen University, Netherlands, 218 pp.
- Dolling, A.H.U., 1996. Interference of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) seedling establishment. *Forest Ecology and Management* 88, 227–235.
- Dzwonko, Z., 2001. Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *Journal of Applied Ecology* 38, 942–951.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica, Göttingen, Germany.
- Farris, E., Filigheddu, R., 2008. Effects of browsing in relation to vegetation cover on common yew (*Taxus baccata* L.) recruitment in Mediterranean environments. *Plant Ecology* 199, 309–318.
- Fotelli, M.N., Gessler, A., Peuke, A.D., Rennenberg, H., 2001. Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and delta C-13 composition. *New Phytologist* 151, 427–435.
- Frochot, H., Armand, G., Gama, A., Nouveau, M., Wehrlein, L., 2002. La gestion de la végétation accompagnatrice: état et perspective. *Revue forestière française* 6, 505–520.
- Gamborg, C., Larsen, J.B., 2003. 'Back to nature'—a sustainable future for forestry? *Forest Ecology and Management* 179, 559–571.
- Gaudio, N., Balandier, P., Marquier, A., 2008. Light-dependent development of two competitive species (*Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*) colonizing gaps in temperate forest. *Annals of Forest Science* 65, 104.
- Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., Ginisty, C., 2010. Light-mediated influence of three understory species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *European Journal of Forest Research*, doi:10.1007/s10342-010-0403.
- Gimingham, C.H., 1960. Biological flora of the British Isles. *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *Journal of Ecology* 48, 455–483.
- Goldberg, D.E., 1990. Components of resource competition in plant communities. In: Grace, J.B., Tilman, D. (Eds.), *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, London, Great Britain, pp. 27–49.
- Grime, J.P., 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*, 2nd ed. John Wiley and sons, Chichester, Great Britain.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G., Hunt, R., 2007. *Comparative Plant Ecology, a Functional Approach to Common British Species*. Castlepoint Press, Chippenham, Great Britain.
- Harmer, R., Morgan, G., 2007. Development of *Quercus robur* advance regeneration following canopy reduction in an oak woodland. *Forestry* 80, 137–149.
- Harmer, R., Robertson, M., 2003. Seedling root growth of six broadleaved tree species grown in competition with grass under irrigated nursery conditions. *Annals of Forest Science* 60, 601–608.
- Hawkins, B., Henry, G., 2004. Effect of nitrogen supply and irradiance on seedling survival and biomass in two evergreen, ericaceous species. *Scandinavian Journal of Forest Research* 19, 415–423.
- Heinrichs, S., Schmidt, W., 2009. Short-term effects of selection and clear cutting on the shrub and herb layer vegetation during the conversion of even-aged Norway spruce stands into mixed stands. *Forest Ecology and Management* 258, 667–678.
- Heithecker, T.D., Halpern, C.B., 2006. Variation microclimate associated with dispersed-retention harvests in coniferous forests of western Washington. *Forest Ecology and Management* 226, 60–71.
- Jarret, P., 2004. Guide des sylvicultures. Chênaie atlantique. Office National des Forêts, Paris, France.
- King, D.A., 2003. Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings. *Functional Ecology* 17, 482–488.
- Koop, H., Hilgen, P., 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *Forest Ecology and Management* 20, 135–150.
- Lautenschlager, R.A., 1999. Environmental resource interactions affect red raspberry growth and its competition with white spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 906–916.
- Lyr, H., 1996. Effect of the root temperature on growth parameters of various European tree species. *Annals of Forest Science* 53, 317–323.
- Malcolm, D.C., Mason, W.L., Clarke, G.C., 2001. The transformation of conifer forests in Britain—regeneration, gap size and silvicultural systems. *Forest Ecology and Management* 151, 7–23.
- Marrs, R.H., Watt, A.S., 2006. Biological flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology* 94, 1272–1321.
- Messier, C., 1992. Effects of neutral shade and growing media on growth, biomass allocation, and competitive ability of *Gaultheria shallon*. *Canadian Journal of Botany* 70, 2271–2276.
- Mitchell, R.J., Rose, R.J., Palmer, S.C.F., 2008. Restoration of *Calluna vulgaris* on grass-dominated moorlands: the importance of disturbance, grazing and seeding. *Biological Conservation* 141, 2100–2111.
- Moola, F.M., Mallik, A.U., 1998. Morphological plasticity and regeneration strategies of velvet leaf blueberry (*Vaccinium myrtilloides* Michx.) following canopy disturbance in boreal mixedwood forests. *Forest Ecology and Management* 111, 35–50.
- Nabuurs, G.J., 1996. Quantification of herb layer dynamics under tree canopy. *Forest Ecology and Management* 88, 143–148.
- Norberg, G., Dolling, A., Jaderlund, A., Nilsson, M.C., Zackrisson, O., 2001. Control of heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) by steam treatment: effects on establishment and early growth of Scots pine. *New Forests* 21, 187–198.
- Parker, W.C., Pitt, D.G., Morneau, A.E., 2009. Influence of woody and herbaceous competition on microclimate and growth of eastern white pine (*Pinus strobus* L.) seedlings planted in a central Ontario clearcut. *Forest Ecology and Management* 258, 2013–2025.
- Pérot, T., Perret, S., Meredieu, C., Ginisty, C., 2007. Prévoir la croissance et la production du Pin sylvestre: le module Sylvestris sous CapiS 4. *Revue Forestière Française* 1, 57–84.
- Petrutan, A.M., von Lupke, B., Petritan, I.C., 2009. Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings. *European Journal of Forest Research* 128, 61–74.
- Prevosto, B., Robert, A., Coquillard, P., 2004. Development of *Cytisus scoparius* L. at stand and individual level in a mid-elevation mountain of the French Massif Central. *Acta Oecologica* 25, 73–81.
- Provendier, D., Balandier, P., 2008. Compared effects of competition by grasses (*Graminoids*) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). *Annals of Forest Science* 65, 510.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecoine, A., Dupont, P., Keller, R., 1989. Flore forestière française, Plaines et collines. IDF/ENGREF, France.
- Ricard, J.P., Messier, C., 1996. Abundance, growth and allometry of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management* 81, 153–160.
- Richardson, D.M., 2000. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain.
- Rodriguez-Valcarrada, J., Cano, F.J., Valbuena-Carabana, M., Gil, L., Aranda, I., 2010. Functional performance of oak seedlings naturally regenerated across microhabitats of distinct overstorey canopy closure. *New Forests* 39, 245–259.
- Royo, A.A., Carson, W.P., 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 1345–1362.
- Runk, K., Zobel, K., 2007. Phenotypic plasticity and biomass allocation pattern in three *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*) species on an experimental light-availability gradient. *Plant Ecology* 193, 85–99.

- Schütz, J.P., 1999. Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* 72, 359–366.
- Sonohat, G., Sinoquet, H., Varlet-Grancher, C., Rakocevic, M., Jacquet, A., Simon, J.C., Adam, B., 2002. Leaf dispersion and light partitioning in three-dimensionally digitized tall fescue-white clover mixtures. *Plant, Cell and Environment* 25, 529–538.
- Sonohat, G., Balandier, P., Ruchaud, F., 2004. Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science* 61, 629–641.
- Stadt, K.J., Lieffers, V.J., 2005. Comparing PAR transmission models for forest understorey vegetation. *Applied Vegetation Science* 8, 65–76.
- Taylor, K., Rowland, A.P., Jones, H.E., 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology* 89, 126–144.
- Thomas, S.C., Halpern, C.B., Falk, D.A., Liguori, D.A., Austin, K.A., 1999. Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization. *Ecological Applications* 9, 864–879.
- Tilman, D., 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. In: Grace, J.B., Tilman, D. (Eds.), *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, London, Great Britain, pp. 117–141.
- Von Lüpke, B., 1998. Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species. *Forest Ecology and Management* 106, 19–26.
- Wagner, S., Fisher, H., Huth, F., 2010. Canopy effects on vegetation caused by harvesting and regeneration treatments. *European Journal of Forest Research*, doi:10.1007/s10342-010-0378-z.
- Weisberg, P.J., Hadorn, C., Bugmann, H., 2003. Predicting understorey vegetation cover from overstorey attributes in two temperate mountain forests. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 122, 273–286.

Conclusion

Implications pratiques.

Nos résultats montrent que la callune est l'espèce la plus exigeante en lumière, suivie par la molinie et enfin par la fougère. La fougère est particulièrement tolérante à l'ombre et est caractérisée par une croissance importante et par conséquent, par une forte interception de la lumière pour des éclaircissements aussi faibles que 6%. De ce fait, et dans une optique de promouvoir la régénération ligneuse, il semble irréaliste de contrôler la fougère en jouant sur les conditions d'éclaircissement en sous-bois via une gestion raisonnée de la canopée arborée adulte. Le contrôle de cette espèce nécessitera donc inévitablement une intervention mécanique ou chimique. Comme souligné par Marrs et Watt (2006), l'éradication de la fougère est très difficile. Deux principaux traitements mécaniques sont le plus souvent utilisés : le labour pour couper les rhizomes et la coupe des frondes avant leur maturité. Cependant, ces deux techniques nécessitent d'être répétées tous les ans pendant au moins cinq années consécutives pour assurer l'éradication de la fougère. L'herbicide le plus utilisé pour contrôler la fougère est l'asulam, mais une fois encore, l'application de l'herbicide doit être répétée. De plus, étant donné que l'utilisation des herbicides est interdite dans de plus en plus de pays, le traitement mécanique est sûrement la méthode la plus appropriée pour éradiquer la fougère en forêt.

A la différence de la fougère, la callune et la molinie atteignent des taux de recouvrement forts uniquement pour des éclaircissements supérieurs à 20%. De ce fait, les forestiers pourraient contrôler le développement de ces deux espèces en diminuant l'éclaircissement arrivant en sous-bois en-dessous de 20%, ce qui dépend de la densité et de la composition de la canopée arborée adulte. Le possible contrôle de ces deux espèces dépend principalement des besoins en lumière des espèces d'arbre que les forestiers veulent régénérer. En forêt tempérée acide, la callune et la molinie sont souvent rencontrées dans le sous-bois des peuplements de pins sylvestre et pignon et de chênes sessile et pédonculé. Les deux espèces de pin sont définies comme très exigeantes en lumière alors que les deux espèces de chêne le sont moyennement (Von Lüpke 1998, Richardson 2000). Or, Sonohat et al. (2004) ont souligné qu'une transmittance en deçà de 20% dans des peuplements de pin sylvestre est liée à une surface terrière supérieure à 35 m²/ha. Etant donné que cette gamme de surface terrière est souvent rencontrée dans les peuplements de pin (voir par exemple Pérot et al. 2007, Chabaud et Nicolas 2009), la callune et la molinie devraient pouvoir être contrôlées via une gestion de la canopée arborée adulte dans ces types de peuplement dans une optique d'assurer la régénération du pin, ceci en considérant qu'un éclaircissement de 20% est suffisant pour la régénération du pin, tout au moins en forêt tempérée acide. A l'opposé, Berbigier et Bonnefond (1995) soulignent que le LAI maximal mesuré dans des peuplements de pin pignon en zone tempérée est autour de 4 m²/m², ce qui correspond à une transmittance de 30%. Dans ce cas, la quantité de lumière arrivant en sous-bois est de toute façon trop importante pour permettre un contrôle de la callune et de la molinie via une gestion de la canopée adulte. En ce qui concerne les chênes, Balandier et al. (2006b) montrent qu'une transmittance en-dessous de 20% est associée à une surface terrière supérieure à 18 m²/ha, ce qui est relativement faible

comparativement aux valeurs actuelles pour ce type de peuplements qui se trouvent plutôt aux alentours de 25 m²/ha (Jarret 2004, pour la forêt d'Orléans). Etant donné que la lumière nécessaire pour assurer la régénération du chêne est d'environ 15-20% (Von Lüpke 1998), la callune et la molinie ne pourront sans doute pas être contrôlées dans les peuplements de chêne pour permettre la régénération de cette espèce.

Implications écologiques.

Le comportement monopoliste des ces trois espèces en forêt, et particulièrement de la fougère, semble principalement résulter de leur capacité à développer un couvert dense pour de faibles éclaircissements. Ainsi, un éclaircissement de 10% permet d'atteindre un taux de recouvrement de 90% pour la fougère et de 50% pour la callune et la molinie, ce qui aboutit à la dominance des trois espèces dans le sous-bois. La capacité de ces trois espèces à se développer sous de forts ombrages a été très souvent sous-estimée, au moins pour la fougère. En plus d'autres stratégies d'établissement comme la production d'une banque de graines importante et persistante pour la callune, la formation d'un système racinaire dense pour la molinie, le développement d'un rhizome fortement ramifié et capable de produire de nombreux clones pour la fougère, la capacité à former un système aérien dense rapidement sous des ombrages importants pourrait expliquer l'exclusion des autres espèces dans les peuplements au sein desquels ces trois espèces sont présentes. D'après Grime et al. (2007), la fougère est une espèce compétitrice (C) alors que les deux autres espèces sont stress-tolérantes compétitrices. Cependant, Grime (2001) définit les espèces compétitrices, caractérisées par de forts taux de croissance, comme étant adaptées à des conditions de forte disponibilité en ressource, alors que les espèces tolérantes au stress, caractérisées par de faibles taux de croissance, sont adaptées à des conditions de faible disponibilité en ressource. Nos résultats contredisent en partie la classification que Grime fait de ces trois espèces étant donné que nous avons montré qu'elles présentent la capacité de tolérer un manque de ressource (milieu ombragé) tout en ayant les caractéristiques de croissance des espèces compétitrices.



Dans ce chapitre, nous avons montré que la lumière jouait un rôle essentiel sur le développement des semis de pin lorsque la végétation et les semis s'installent simultanément. En effet, dans l'ensemble des expérimentations présentées, la végétation a été plantée au stade juvénile (semis pour la callune et la molinie, rhizomes pour la fougère). Il est cependant envisageable que si les semis s'établissent dans une végétation mature, d'autres facteurs interviennent comme la disponibilité en eau et en nutriments, ou encore des processus allélopathiques ou mécaniques. Ces effets pourraient être mis en évidence, sans pour autant être clairement identifiés, grâce à la comparaison de la courbe de réponse à la lumière des semis de pin en présence et en absence de végétation, le long de gradients d'éclaircissement couvrant la même gamme.

PARTIE 4 : impact négatif de la végétation interférente sur les semis de pin sylvestre - des facteurs autres que l'éclaircissement sont-ils impliqués ?

Croissance des semis de pin sylvestre en réponse à l'éclaircissement : article en cours de rédaction.

Titre prévu : “Effects of light on survival and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in mixed stand”, A. Brochet, N. Gaudio, P. Balandier, G. Philippe, Y. Dumas, C. Ginisty. Soumission prévue à la revue ‘Scandinavian Journal of Forest Research’.

Remarque : Aurélien Brochet a réalisé son stage de M2 professionnel au Cemagref en 2009, stage que j’ai en partie encadré.



Photo 22. Semis de pin sylvestre dans la molinie.

1. Introduction

Les résultats précédents ont montré que l'impact négatif de la végétation sur les semis de pin sylvestre était principalement lié au facteur lumière lorsque la végétation et les semis de pin s'installent simultanément, ce qui est le cas suite à l'ouverture d'une trouée dans la canopée arborée adulte par exemple. Ceci est en accord avec une hypothèse forte de notre travail qui est que la lumière est la ressource essentielle limitant le développement du pin sylvestre, espèce considérée comme frugale et relativement résistante à la sécheresse, tout du moins en forêt tempérée (Coomes et Grubb 2000).

Par contre, nous pouvons supposer que si les semis de pin s'établissent dans une végétation déjà mature, caractérisée par des taux de recouvrement forts, des facteurs autres que la lumière interviennent. Pour mettre en évidence un potentiel impact d'autres facteurs, nous avons utilisé les résultats des dix-huit dispositifs expérimentaux installés en forêt d'Orléans (cf. Matériel et méthodes 3.1.2). Pour rappel, chacun des ces dispositifs est constitué de deux transects adjacents (un transect envahi par une végétation mature et un autre désherbé) reliant un point sombre au sein du peuplement à un point éclairé au centre d'une trouée. Sur ces transects ont été plantés des semis de pin sylvestre.

Dans cette partie, nous comparerons les courbes de réponse des semis de pin sylvestre à la lumière en présence et en absence de végétation, la lumière prise en compte étant celle arrivant au niveau des semis de pin (mesure de la lumière sous la végétation interférente quand celle-ci est présente). Nous tenterons également de mettre en évidence un potentiel effet de la teneur en eau du sol sur les semis de pin.



Photo 23. Dispositif installé dans une trouée envahie par la callune (parcelle 78).

2. Variables étudiées et contexte expérimental

2.1. Les variables abiotiques

L'éclairement, mesuré en juillet 2009 par capteur, a été comparé aux valeurs d'éclairement estimées par photographie hémisphérique (figure 9, p 48) : ceci nous a permis de mettre en évidence que la valeur mesurée par capteur reflétait bien l'éclairement disponible sur la saison de végétation. Nous avons donc utilisé les valeurs d'éclairement issues des mesures par capteurs pour étudier l'impact de la lumière sur les semis de pin sylvestre et sur la végétation interférente. L'éclairement a été mesuré sous la végétation au niveau des semis de pin (à une dizaine de centimètres du sol) et au-dessus de la végétation.

La teneur en eau du sol (Soil Water Content, SWC) a également été mesurée régulièrement au cours de la saison de végétation. Que ce soit dans les transects dés herbés ou en herbés, la décroissance de la SWC est exponentielle à partir du 19 juin. Si l'on analyse (ANOVA) la pente de la décroissance de la SWC selon le type de station (callune, molinie, fougère), les points du transect (avancée dans la trouée), la modalité (présence ou non de végétation), en prenant en compte les interactions entre ces différents facteurs, seule la modalité est significative ($P = 0,03$) dans l'horizon 0-20 cm, la pente étant plus forte dans les modalités en herbées. Cette différence s'estompe par contre avec la profondeur des horizons. Ainsi, la p-value n'est pas loin d'être significative pour l'horizon 10-30 cm ($P = 0,06$) alors qu'elle est très nettement non significative pour les horizons inférieurs. On peut alors supposer que la végétation n'a une influence sur la SWC que sur les premiers trente centimètres de sol. En effectuant une transformation logarithmique de la SWC dans les placettes en herbées, il apparaît que les dispositifs installés en molinie sont légèrement plus humides que les autres (effet stationnel) mais que les pentes des courbes sont identiques pour les trois espèces interférentes (figure 22). Nous n'avons donc mis en évidence **aucune différence de consommation en eau entre les trois espèces interférentes**.

Figure 22. Evolution de la teneur en eau du sol (SWC) sur l'horizon 0-20cm au cours de la saison de végétation dans les transects en herbés du dispositif en trouée (forêt d'Orléans) dans les trois types de végétation que sont la callune, la fougère et la molinie.

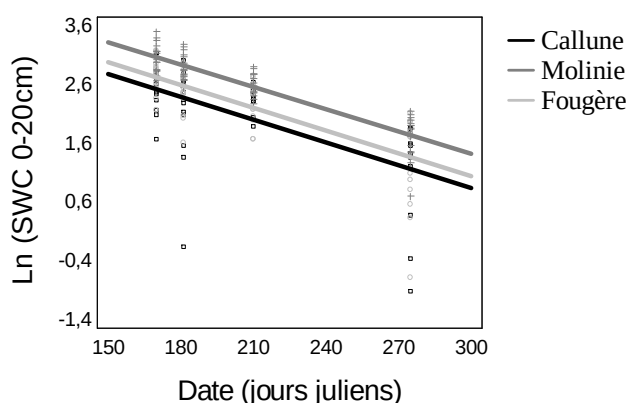


Figure 23. Relation entre le taux de recouvrement (a) et la hauteur (b) des trois espèces interférentes (callune, molinie, fougère) et la lumière (PAR) disponible en sous-bois.

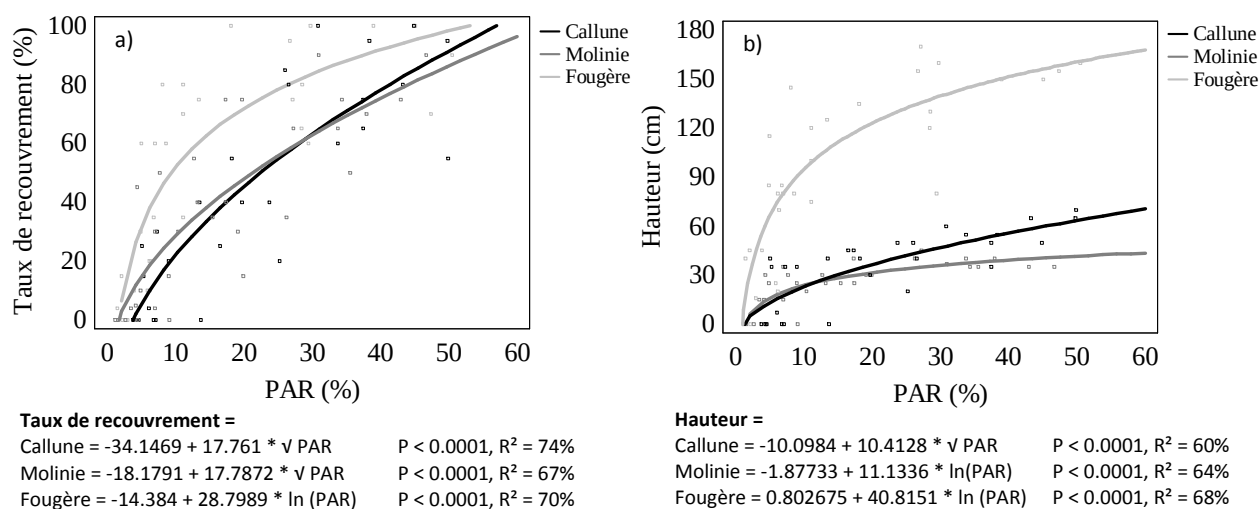


Figure 24. Relation entre le taux de recouvrement des trois espèces interférentes au bout de deux saisons de croissance (callune, molinie, fougère) et la lumière (PAR) disponible dans l'essai pépinière sous les ombrières (article 3).

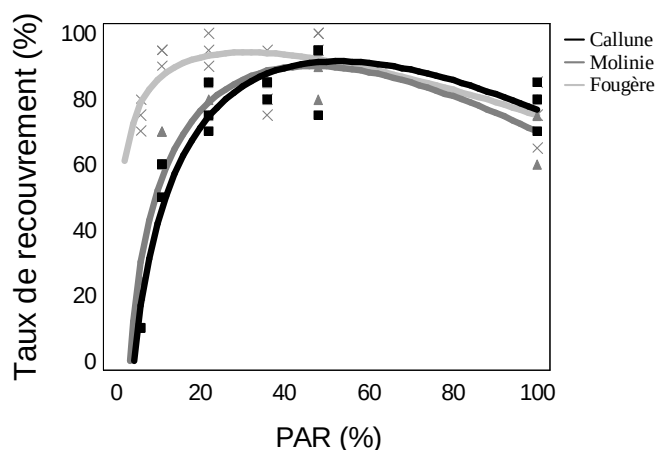
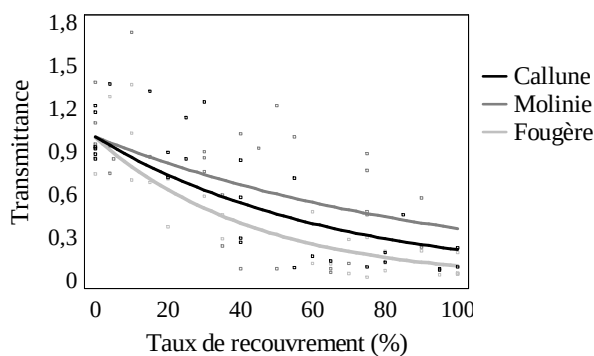


Figure 25. Relation entre la transmittance des trois espèces interférentes et leur taux de recouvrement.

Equations : Transmittance =

Callune = $\exp(-0.015 * \text{Taux de recouvrement})$ $R^2 = 65\%$
Molinie = $\exp(-0.010 * \text{Taux de recouvrement})$ $R^2 = 32\%$
Fougère = $\exp(-0.023 * \text{Taux de recouvrement})$ $R^2 = 77\%$



2.2. Les semis de pin

La survie, la hauteur et le diamètre de semis de pin de deux ans ont été analysés en fonction de la lumière disponible sur la saison de végétation dans les dix-huit transects dés herbés et en herbés. La hauteur et le diamètre des semis de pin ayant été régulièrement suivis sur la saison de végétation, leur dynamique de croissance a également été calculée. La dynamique de croissance est définie ici comme l'accroissement en hauteur ou en diamètre au cours du temps. Cependant, cette dynamique n'a été évaluée que sur la seconde année de croissance. Pour ne pas prendre en compte l'effet lié à la taille initiale des semis, nous avons travaillé en taux de croissance relatif TCR où

$$\text{TCR}_{\text{hauteur}} = (H_t - H_{t-1}) / H_{t-1} \quad \text{pour la hauteur } H$$

$$\text{TCR}_{\text{diamètre}} = (D_t - D_{t-1}) / D_{t-1} \quad \text{pour le diamètre } D$$

L'ensemble de ces variables a été relié à l'éclairement disponible au niveau des semis de pin.

Il est à noter qu'une sécheresse a eu lieu entre les mois d'août et octobre 2009, ce qui nous a permis d'étudier un potentiel impact de la teneur en eau du sol sur la croissance et la survie des semis de pin.

2.3. La végétation interférente (callune, molinie, fougère)

Contrairement aux expérimentations menées en pépinière, la végétation en trouée est mature. Des relations de qualité ont pu être mises en évidence entre le taux de recouvrement (figure 23a) ou la hauteur de la végétation (figure 23b) d'une part et l'éclairement disponible en sous-bois d'autre part. Il est intéressant de comparer les résultats obtenus ici à ceux issus de l'expérimentation en pépinière sous ombrières dont l'objectif était de quantifier le développement de la végétation en fonction de la lumière au stade juvénile (article 3, figure 24 pour rappel). En ce qui concerne le taux de recouvrement, la forme des relations obtenues est relativement similaire pour la callune et la molinie. Pour la fougère, la relation obtenue en forêt est nettement meilleure que celle obtenue en pépinière (R^2 de 70 et 38% respectivement) et les deux relations n'ont pas la même forme. En effet, le taux de recouvrement de la fougère atteint pour 6% d'éclairement en pépinière était de 75% alors qu'il est d'environ 30% en forêt. On peut donc supposer que si l'expérimentation en pépinière avait perduré, la fougère poussant aux plus faibles éclaircissements aurait perdu de sa vigueur et que moins de frondes auraient poussé d'année en année. En ce qui concerne les hauteurs de végétation, la hauteur de la molinie est semblable dans les deux expérimentations alors que celle de la callune est supérieure en forêt. Ceci semble logique pour cette espèce semi-ligneuse pérenne. Les frondes de fougère atteignent également des hauteurs nettement supérieures en forêt (jusqu'à 1,70 m) comparativement à l'expérimentation en pépinière (jusqu'à 0,70 m). Ces différences observées entre la végétation mature et la végétation non mature soulignent l'importance de prendre en compte le stade de développement de la végétation pour prédire l'établissement et la croissance des semis de pin sylvestre.

Les expérimentations menées en forêt nous ont également permis de calculer les coefficients d'extinction de la lumière k pour chacune des trois espèces interférentes (figure 25).

Photo 24. Illustration des dégâts engendrés sur un semis de pin sylvestre par la rouille courbeuse.



Figure 26. Relation entre le diamètre (a) et la hauteur (b) des semis de pin et l'éclairement (PAR) reçu à l'apex du semis dans les transects dés herbés (noir) et envahis par la végétation (vert).

Equations :

Diamètre =

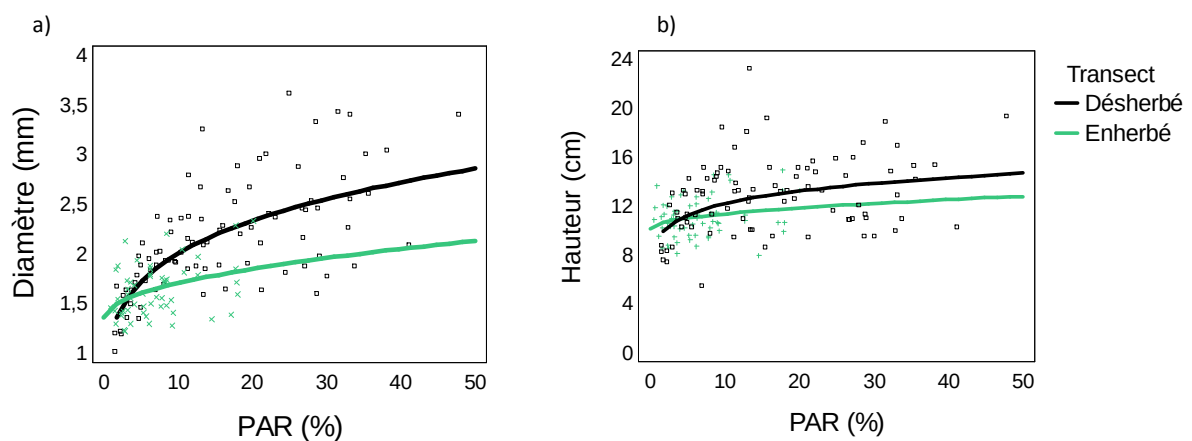
$$\text{Transects dés herbés} = 1.20835 * \text{PAR}^{0.220049} \quad P < 0.0001, R^2 = 51\%$$

$$\text{Transects envahis} = 1.36194 + 0.109075 * \sqrt{\text{PAR}} \quad P = 0.005, R^2 = 12\%$$

Hauteur =

$$\text{Transects dés herbés} = 9.364 * \text{PAR}^{0.115358} \quad P = 0.0001, R^2 = 15\%$$

$$\text{Transects envahis} = 10.1907 + 0.371402 * \sqrt{\text{PAR}} \quad P = 0.1 \text{ (NS)}$$



3. Résultats

3.1. Impact de l'éclairement sur la survie et la croissance des semis de pin

3.1.1. La survie des semis de pin

Que la végétation soit présente ou non, la relation entre l'éclairement et la survie des semis de pin est de mauvaise qualité ($P < 0,0001$ et $R^2=24\%$ pour les transects dés herbés) voire inexistante. Des facteurs autres que l'éclairement semblent donc impliqués.

Un suivi régulier des semis de pin sur l'ensemble des dispositifs nous a permis de noter un certain nombre d'attaques biotiques dues principalement à la limace rouge (*Arion rufus*), aux larves de hanneton (*Melolontha* sp.), à la rouille courbeuse (*Melampsora pinitorqua*) (photo 24) ou encore à des dégâts liés aux ongulés que sont le sanglier et le chevreuil dans les dispositifs non clôturés.

Ces attaques biotiques expliquent sans doute de manière plus prédominante que l'éclairement la variabilité de la survie.

Le taux de survie est nettement inférieur dans les placettes en herbées comparativement aux placettes dés herbées ($P < 0,0001$). Ainsi, toutes placettes et toutes espèces interférentes confondues, il est de 73% en moyenne dans les transects dés herbés alors qu'il est de 32% dans les transects envahis par la végétation. Cette diminution de survie dans la végétation est plus marquée dans les dispositifs envahis par la callune que dans ceux envahis par la fougère et la molinie. Comparativement à leurs homologues dés herbés, le taux de survie diminue de 70%, 52% et 46% dans les transects envahis par la callune, la molinie et la fougère respectivement.

3.1.2. La croissance des semis de pin

Pour l'analyse des données sur **la hauteur et le diamètre des semis de pin** atteints en fin de saison en fonction de la lumière, seules les placettes où il restait plus de cinq semis de pin ont été prises en compte. Une légère différence s'observe entre les transects dés herbés et en herbés : pour des éclaircissements identiques, un semis de pin poussant dans la végétation est plus petit et plus frêle (figure 26). Cependant, les relations entre la hauteur et le diamètre sont de nettement moins bonne qualité dans les transects envahis par la végétation comparativement aux transects dés herbés. Ainsi, l'éclairement n'explique que 12% de la variabilité du diamètre en milieu en herbé alors qu'il en explique 51% dans les transects dés herbés ; la relation entre la hauteur et l'éclairement, qui est très faible en milieu dés herbé ($R^2 = 15\%$) devient non significative en présence de végétation. Il nous a donc paru abusif de comparer les droites de régression reliant la croissance des semis de pin à l'éclairement entre les transects dés herbés et en herbés. Quoi qu'il en soit, le diamètre est plus influencé par l'éclairement disponible que la hauteur et en présence de végétation, des facteurs autres que l'éclairement semblent prédominer.

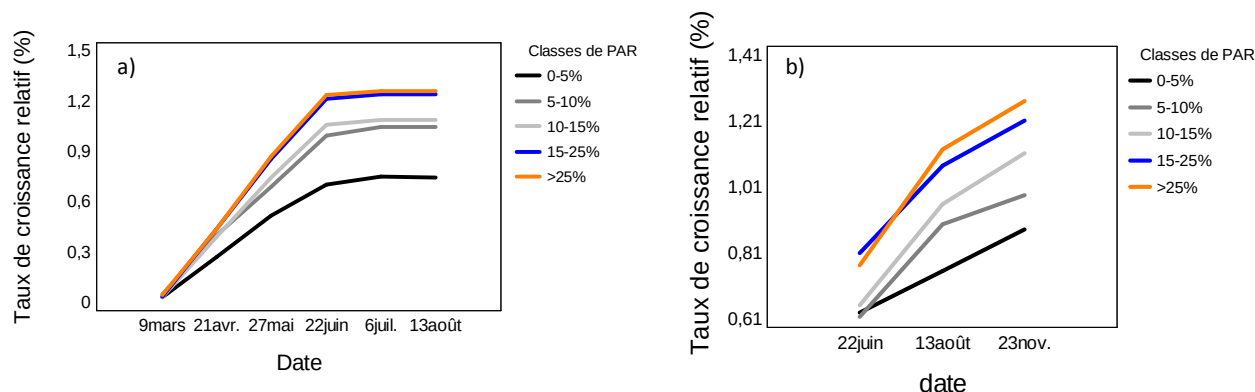
Tableau 8. Taux de croissance relatif en hauteur des semis de pin en fonction des classes d'éclairement et de la date de mesure dans les transects dés herbés. Les p-values sont issues des ANOVAs comparant la hauteur des semis de pin entre classes d'éclairement pour même date de mesure et des ANOVAs comparant la hauteur des semis entre dates de mesure pour une même classe d'éclairement (Lettres capitales = différences entre classes d'éclairement pour une même date ; lettres minuscules = différences entre dates pour une même classe d'éclairement ; NS = non significatif).

	0-5%	5-10%	10-15%	15-25%	> 25%	p-value
Mars-09	0.03 ± 0.04 (d)A	0.05 ± 0.10 (d)A	0.04 ± 0.06 (d)A	0.04 ± 0.06 (d)A	0.05 ± 0.05 (d)A	NS
Avril-09	0.27 ± 0.11 (c)B	0.40 ± 0.10 (c)A	0.39 ± 0.08 (c)A	0.44 ± 0.13 (c)A	0.44 ± 0.12 (c)A	0.0001
Mai-09	0.52 ± 0.15 (b)C	0.69 ± 0.11 (b)B	0.75 ± 0.14 (b)AB	0.86 ± 0.19 (b)A	0.87 ± 0.18 (b)A	<0.0001
Juin-09	0.70 ± 0.18 (a)C	0.99 ± 0.13 (a)B	1.06 ± 0.18 (a)AB	1.21 ± 0.32 (a)A	1.24 ± 0.23 (a)A	<0.0001
Juillet-09	0.75 ± 0.19 (a)B	1.05 ± 0.17 (a)A	1.09 ± 0.16 (a)A	1.24 ± 0.33 (a)A	1.26 ± 0.25 (a)A	<0.0001
Août-09	0.74 ± 0.19 (a)B	1.05 ± 0.17 (a)A	1.09 ± 0.16 (a)A	1.23 ± 0.33 (a)A	1.26 ± 0.25 (a)A	<0.0001
p-value	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	

Tableau 9. Taux de croissance relatif en diamètre des semis de pin en fonction des classes d'éclairement et de la date de mesure dans les transects dés herbés. Les p-values sont issues des ANOVAs comparant le diamètre des semis de pin entre classes d'éclairement pour même date de mesure et des ANOVAs comparant le diamètre des semis entre dates de mesure pour une même classe d'éclairement. (Lettres capitales = différences entre classes d'éclairement pour une même date ; lettres minuscules = différences entre dates pour une même classe d'éclairement).

	0-5%	5-10%	10-15%	15-25%	> 25%	p-value
Juin-09	0.63 ± 0.17 (b)A	0.62 ± 0.23 (b)A	0.65 ± 0.14 (c)A	0.81 ± 0.25 (b)A	0.77 ± 0.25 (b)A	0.02
Août-09	0.76 ± 0.21 (ab)C	0.90 ± 0.16 (a)BC	0.96 ± 0.15 (b)ABC	1.07 ± 0.26 (a)AB	1.12 ± 0.29 (a)A	< 0.0001
Nov-09	0.88 ± 0.21 (a)C	0.98 ± 0.13 (a)BC	1.11 ± 0.11 (a)ABC	1.21 ± 0.34 (a)AB	1.27 ± 0.30 (a)A	< 0.0001
p-value	0.003	< 0.0001	< 0.0001	0.0002	< 0.0001	

Figure 27. Taux de croissance relatif en hauteur (a) et en diamètre (b) des semis de pin en fonction du temps durant la seconde saison de croissance (2009).



Etant donné que la callune, la molinie et la fougère sont des espèces qui se développent sur des stations légèrement différentes (cf. tableau 5 p. 64), nous avons réalisé une analyse de covariance (ANCOVA) sur les transects désherbés en considérant l'effet station en facteur et l'éclairement en covariable. Il apparaît que l'éclairement est hautement significatif ($P < 0,0001$) alors que la station ne l'est pas ($P = 0,08$). L'éclairement semble donc être la variable prédominante influant sur la croissance des semis de pin, en tout cas en absence de végétation.

Etant donné la mauvaise qualité des relations entre l'éclairement et la croissance des semis de pin en présence de végétation, nous ne décrivons ici la dynamique de croissance des semis de pin qu'en absence de végétation.

La dynamique de croissance en hauteur a été suivie de mars à mi-août 2009 (9/03, 21/04, 27/05, 22/06, 6/07, 13/08) et la hauteur a été mesurée en octobre 2008, à la fin de la 1^{ère} saison de croissance. Un taux de croissance en hauteur relatif a pu ainsi être calculé, en prenant la hauteur atteinte en octobre 2008 comme valeur initiale. Pour étudier l'impact de l'éclairement sur le taux de croissance relatif en hauteur, l'éclairement a été divisé en cinq classes d'amplitude inégale dans un souci de respect d'effectifs égaux : 0-5%, 5-10%, 10-15%, 15-25% et > 25%.

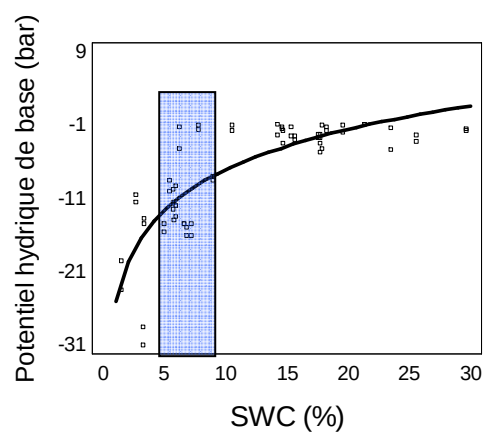
Le taux de croissance en hauteur est positivement influencé par l'éclairement et il augmente au cours de la saison de végétation (tableau 8, figure 27a), l'interaction entre la classe d'éclairement et la date de mesure étant significative ($P < 0,0001$). A partir du 22 juin, la croissance en hauteur est terminée et ce quelle que soit la classe d'éclairement considérée (tableau 8). A la fin de la saison de croissance, les semis de pin poussant à des éclaircissements inférieurs à 5% sont caractérisés par des taux de croissance significativement plus faibles que ceux poussant à des éclaircissements supérieurs à 5%.

La dynamique de croissance en diamètre a été suivie en 2009 (22/06, 13/08, 23/11) et le diamètre a été également mesuré en octobre 2008. De la même manière que pour la hauteur, le taux de croissance relatif a été calculé. Il est positivement influencé par l'éclairement et augmente au cours de la saison de végétation (tableau 9, figure 27b). Du fait de l'espacement des dates de mesure, il est impossible de déterminer les périodes exactes de début et de fin de croissance. Il apparaît cependant que la croissance en diamètre des semis a débuté avant le 22 juin étant donné que les taux de croissance se situent déjà entre 0,6 et 0,8 à cette date. De plus, dans toutes les classes d'éclairement, excepté la classe 10-15%, le taux de croissance semble se stabiliser à partir de la mesure réalisée en août. Quoiqu'il en soit, en novembre 2009, le taux de croissance des semis de pin poussant à des éclaircissements inférieurs à 10% est inférieur à celui des semis de pin poussant dans des environnements plus éclairés.

Figure 28. Régression simple entre le potentiel hydrique foliaire de base de semis de pin de deux ans et la teneur en eau du sol (SWC) de l'horizon 0-20cm. La zone bleue correspond à la plage de SWC pour laquelle le potentiel hydrique foliaire de base des semis de pin diminue.

Equation :

$$\text{Potentiel hydrique} = -25.3379 + 7.92221 \cdot \ln(\text{SWC}) \quad P < 0.0001, R^2 = 65\%$$



3.2. Impact de la SWC sur la survie et la croissance des semis de pin

Plusieurs analyses statistiques ont été réalisées pour tenter de mettre en évidence un potentiel effet hydrique sur la croissance des semis de pin. Ainsi, des régressions ont été réalisées entre le diamètre, la hauteur et la survie des semis de pin à la fin de la saison d'une part et i) la SWC à diverses dates de mesure et ii) les SWC sommées entre le 19 juin et le 2 octobre d'autre part. **Aucune de ces variables hydriques n'explique de manière significative une quelconque variation des caractéristiques des semis de pin**, et ce même dans les transects envahis par la végétation qui sont légèrement plus secs que les transects dés herbés ($P = 0,06$).

La sensibilité des semis de pin sylvestre au stress hydrique a été évaluée grâce à des mesures de potentiel hydrique foliaire de base réalisées le 17 juin (période humide) et le 30 septembre (après deux mois de sécheresse) sur deux individus dans les placettes les plus éclairées et les plus sombres des neuf dispositifs clôturés (points 1 et 5 du transect). Sur chaque individu ont été analysées deux ou trois aiguilles dont les valeurs de potentiel hydrique ont été moyennées. La SWC a été mesurée aux mêmes dates à plusieurs profondeurs de sol (0-20 cm, 10-30 cm, 20-40 cm, 30-50 cm). Cependant, nous n'avons considéré que la première profondeur pour estimer un potentiel effet de la SWC sur les semis de pin étant donné que c'est dans cet horizon que se trouve la majeure partie des racines des semis de pin. Nous avons en effet effectué, dans l'expérimentation en pépinière (article 2), un prélèvement de semis de pin sylvestre de deux ans pour mesurer leurs biomasses racinaire et aérienne et nous avons constaté que l'essentiel des racines de pin était localisé dans les vingt premiers centimètres de sol.

Le potentiel hydrique foliaire de base des semis de pin est fortement relié à la SWC mesurée sur l'horizon 0-20 cm ($P < 0,0001$, $R^2=65\%$, figure 28) et il n'est pas affecté par la SWC jusqu'à ce que celle-ci atteigne une valeur aussi faible que 5-10%. En deçà de ces valeurs, le potentiel hydrique foliaire de base des semis de pin diminue fortement. Cette même analyse a été réalisée pour les autres horizons de sol : plus la profondeur augmente, plus la relation entre le potentiel hydrique foliaire de base et la SWC s'affaiblit. Ainsi, le coefficient de détermination est de 56% pour l'horizon 10-30 cm ($P < 0,0001$), de 39% pour l'horizon 20-40 cm ($P < 0,0001$) et de 23% pour l'horizon 30-50 cm ($P = 0,0001$). Ces résultats semblent indiquer que les semis de pin s'alimentent en eau dans les premiers trente centimètres de sol. Or, la SWC atteint rarement ces valeurs, excepté à la fin de la période de sécheresse, début octobre, durant laquelle la SWC peut atteindre des valeurs proches voire inférieures au point de flétrissement permanent calculé en sol sableux qui est de 3-5% (Baize 1988).

4. Discussion

La survie des semis de pin sylvestre n'est que peu affectée par l'éclairement disponible en sous-bois. Il apparaît ici qu'une prédiction réaliste de la survie *in situ* nécessite certes une quantification de l'éclairement en sous-bois mais également une quantification des facteurs biotiques affectant cette variable, et notamment de la prédation par la limace et des attaques pathogènes.

En absence de végétation, la hauteur et le diamètre des semis de pin sont positivement influencés par l'éclairement. Cependant, le diamètre est la variable la plus affectée, l'éclairement expliquant 15% et 54% de la variabilité de la hauteur et du diamètre respectivement. Ceci peut sans doute s'expliquer en partie par la dynamique de croissance saisonnière. En effet, nos résultats montrent que **l'accroissement en hauteur** des semis débute mi-mars et se termine mi-juin, si bien que sur les trois mois pendant lesquels a lieu la croissance, pas loin de deux mois se déroulent lorsque les feuillus du peuplement adulte n'ont pas encore leur feuillage. Pendant ces deux mois, les semis de pin reçoivent donc une quantité de lumière plus importante. Cependant, les résultats obtenus dans l'article 1 sur les gaules de pin sylvestre poussant en sous-étage montrent une bonne relation entre hauteur et éclairement ($R^2 = 78\%$), cette relation incluant l'âge.

Nous n'avons pas pu déterminer de manière précise le début de la saison de **croissance en diamètre** mais la littérature existante semble montrer qu'elle commence quasiment en même temps que la croissance en hauteur (Jach et Ceulemans 1999). Cependant, elle dure plus longtemps étant donné qu'elle se termine aux alentours de fin août. De ce fait, la période de la croissance en diamètre se déroulant quand les feuillus du peuplement adulte ont leurs feuilles est plus longue. Ainsi, il apparaît logique que l'éclairement disponible en sous-bois mesuré ici en juillet, c'est-à-dire quand les feuillus sont en feuille, ait un impact plus marqué sur la croissance en diamètre que sur la croissance en hauteur.

Au vu des résultats, les taux de croissance en hauteur et en diamètre des semis de pin sylvestre atteignent un maximum pour des éclairagements relatifs supérieurs à 5% et 10% respectivement. Passé ces seuils, une augmentation d'éclairement n'entraîne pas d'augmentation significative des taux de croissance.

En présence de végétation, la variabilité de la croissance des semis de pin expliquée par l'éclairement diminue fortement comparativement aux transects désherbés. Ainsi, il apparaît évident que des facteurs autres que l'éclairement interviennent. Plusieurs hypothèses sont alors envisageables.

La végétation a bien un impact sur la teneur en eau du sol mais il ne semble pas suffisant pour se refléter sur la croissance des semis de pin, en tout cas dans notre contexte de forêt tempérée. Cependant, la végétation occupe une certaine quantité d'espace souterrain et cette occupation du sol peut empêcher un bon développement du système racinaire des semis (compétition pour l'espace). Nous avons observé ceci sur le terrain lors du défrichage des transects désherbés. La molinie forme un système racinaire très dense dans les premiers centimètres de sol et les racines de callune ont une

organisation spatiale qui semblerait nuisible à l'installation des semis. Elles forment en effet, sur une dizaine de centimètres, un tapis dont les entrelacs sont des espaces « vides » dont le sol minéral est absent. La plantation des semis a donc été réalisée directement dans le système racinaire formé par la végétation et dans l'humus contrairement aux placettes désherbées dont le sol a été légèrement décapé. Or, l'humus constitue un obstacle entre les racines des semis, très courtes au début de l'expérimentation, et le sol minéral permettant au semis de s'alimenter en nutriments et en eau. En effet, l'humus constitue généralement une couche organique qui s'assèche rapidement.

En ce qui concerne la fougère et dans une moindre mesure la molinie, on peut également imaginer un effet via un étouffement des semis suite à la chute des frondes/feuilles à l'automne (Humphrey et Swaine 1997). Enfin, des processus allélopathiques inhibiteurs sont également envisageables, notamment en ce qui concerne la callune (Ballester et al. 1982, Jalal et al. 1982, Robinson 1972).

Aucun effet hydrique n'a pu être mis en évidence sur le développement des semis de pin. Deux points peuvent expliquer ce résultat. Tout d'abord, la relation entre le potentiel hydrique foliaire de base et la SWC montre que le potentiel hydrique foliaire de base des semis de pin se maintient proche de zéro pour des SWC descendant jusqu'à 5-10% environ. Passé ce seuil, le potentiel hydrique des semis chute drastiquement. Ainsi, la SWC n'a atteint des valeurs potentiellement critiques pour les semis de pin qu'en fin de saison de végétation (septembre), une fois que la croissance en hauteur des semis était terminée et que celle en diamètre touchait à sa fin. Cependant, il a déjà été montré que la croissance radiale des conifères et notamment du pin sylvestre était très affectée par les conditions hydriques de l'année précédente (Weber et al. 2007) qui ont tendance à causer une chute des aiguilles et donc une diminution de l'activité photosynthétique l'année suivante. Il est donc possible que les effets de la sécheresse enregistrée en 2009 ne soient perceptibles au niveau des semis de pin que l'année suivante.

Photo 25. Semis de pin sylvestre dans un dispositif en forêt d'Orléans.



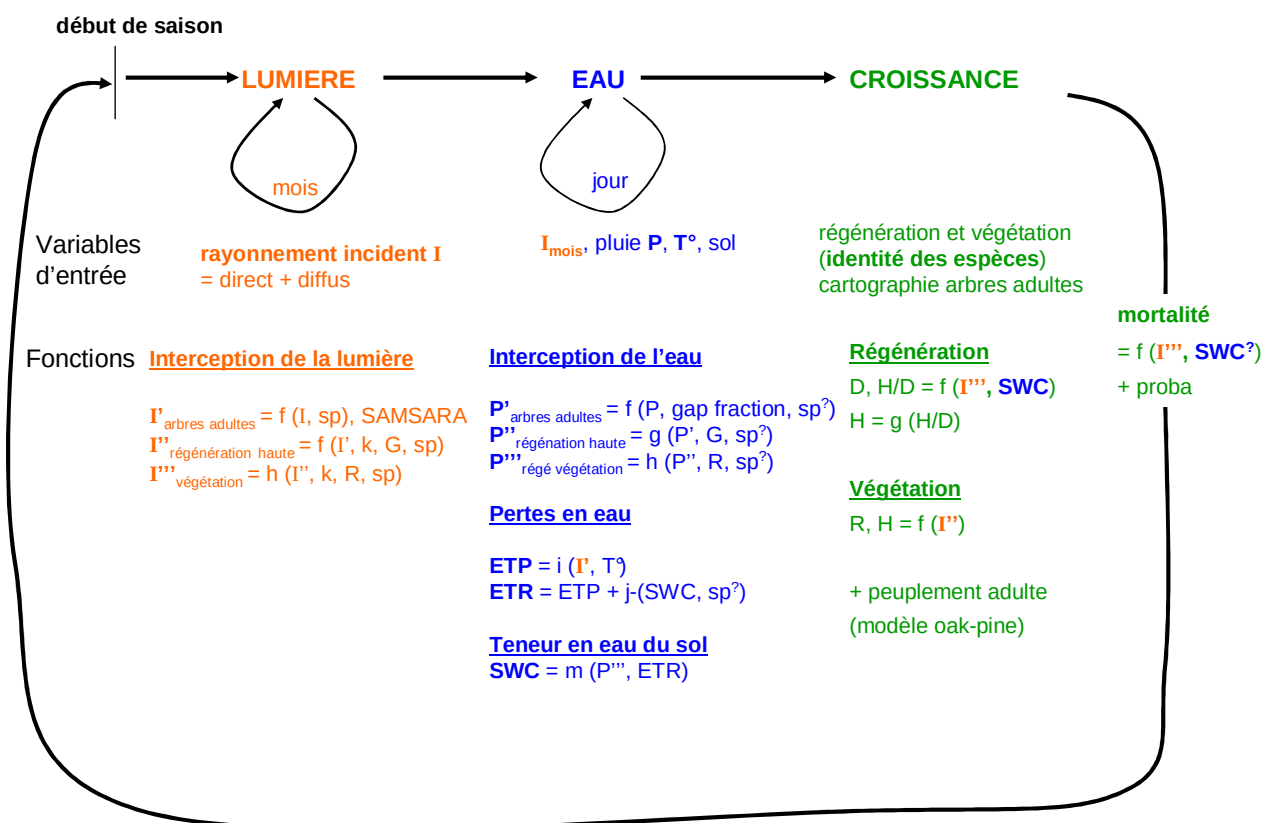
PARTIE 5 : paramétrage du modèle RReShar sous CAPSIS

Présentation orale au colloque IUFRO « Uneven-Aged Forest Management » :

“RReShar (Regeneration and Resource Sharing), a model to simulate the uneven-aged forest stands dynamics”, N. Gaudio, P. Balandier, N. Donès, F. de Coligny, C. Ginisty. 23-26/09/2010, Ljubljana, Slovénie.

```
1 package rreshar.model;
2
3 import capsis.lib.samsara.light.SLModel;
4
5 /** RRSModel is the main class for module RRSration
6  * @author N. Dones N.Gaudio P.Balandier
7  */
8 public class RRSModel extends GModel {
9
10     private TicketDispenser treeIdDispenser;
11     private TicketDispenser cohortIdDispenser;
12     private Random random; // a random number generator
13     private SLModel slModel; // not null only if settings.useSamsaraLight
14
15
16     /** Constructor.
17     */
18     public RRSModel () throws Exception {
19         super ();
20         setSettings (new RRSSettings ());
21         treeIdDispenser = new TicketDispenser (); // fc4.0 getNext ()
22         cohortIdDispenser = new TicketDispenser ();
23
24         random = new Random ();
25         slModel = new SLModel ();
26     }
27
28
29     /** Evolution for RRSModel. Called by RRSRelay.processEvolution ().
30     * Returns the last Step created, which must be visible.
31     */
32     public Step processEvolution (Step stp, int numberOfYears, RRSClimate
33         RRSSettings settings = getSettings ();
34         RRSStand refStand = (RRSStand) stp.getScene ();
35         int refDate = refStand.getDate ();
36
37         for (int i = 0; i < numberOfYears; i++) {
38
39             refStand = (RRSStand) stp.getScene ();
```

Figure 29. Représentation schématique de l'organisation du modèle RReShar.



Légende : sp = espèce, k = coefficient d'extinction, R = taux de recouvrement, T° = température, P = pluie, I = rayonnement, H = hauteur, D = diamètre.

1. Organisation du modèle

Comme dit précédemment, la croissance du sous-bois (jeunes arbres de DBH < 7,5 cm et végétation) est fonction dans le modèle RReShar de la lumière disponible et de la teneur en eau du sol. La figure 29 regroupe de manière schématique les variables et fonctions impliquées dans le modèle. Nous nous attacherons dans cette partie à décrire plus précisément les différentes équations utilisées dans le modèle, ainsi que les fichiers d'entrée nécessaires et les fichiers de sortie envisagés.

2. Les facteurs du milieu

2.1. Bilan lumineux au niveau d'une cellule

Nous ne nous appesantirons pas sur **l'interception de la lumière par les arbres adultes** qui se fait grâce au modèle de lumière de SAMSARA en cours de modification par N. Donès (UMR PIAF, INRA Clermont). Soulignons cependant que ce modèle nécessite, pour fonctionner, un fichier d'entrée indiquant les rayonnements direct et diffus mensuels sur les cinq mois de la saison de végétation (de mai à septembre), voire, dans sa nouvelle version, à partir du mois de mars.

En ce qui concerne **l'interception de la lumière par la régénération haute**, les données de Sonohat et al. (2004) sous peuplement adulte de pin sylvestre fournissent un coefficient d'extinction k de 0,0477. Cependant, un coefficient d'extinction k de 0,0695 a été calculé à partir des expérimentations que nous avons réalisées sur des semis de pin sylvestre vigoureux et denses dans les modalités témoin sans végétation de l'essai en pépinière (article 2). Nous poserons donc l'hypothèse que le k d'une cohorte haute se situe entre ces deux valeurs. Nous avons donc utilisé une **valeur k moyenne de 0.059**, en ce qui concerne le pin sylvestre.

Equations utilisées du modèle :

$$\text{Transmittance} = \exp (-0.059 * G_{\text{cohortes hautes}})$$

$$G = \pi / 4A * \sum D^2$$

où G est la surface terrière

A est la surface de la cellule

D est le diamètre des pins en régénération

Tableau 10. Récapitulatif des différents coefficients d’extinction de la lumière k de la callune, de la molinie et de la fougère obtenues dans les diverses expérimentations réalisées au cours de la thèse.

	callune	molinie	fougère
Article2 (pépinière)	0.012	0.018	0.022
Article 3 (pépinière)	0.004	0.016	0.029
Dispositif trouée (forêt)	0.015	0.010	0.023
Valeur du k retenue	0.0135	0.017	0.026

L'interception de la lumière par la végétation interférente est fonction du coefficient d'extinction k et du taux de recouvrement (exprimé en pourcentage) de l'espèce présente sur la cellule. Dans notre étude, le k a été calculé pour la callune, la fougère et la molinie mais le k de toute autre espèce peut être rajouté dans le modèle. Pour les trois espèces étudiées, le k a été calculé dans diverses conditions, en pépinière et en forêt (tableau 10).

Pour la callune, le k sera estimé par une moyenne entre les k calculés en forêt et en pépinière (article 2), soit **0,0135**. Le k calculé dans l'essai en pépinière sous ombrières est nettement inférieur aux deux autres valeurs car les mesures de lumière ont été réalisées 15 cm de hauteur, soit à une hauteur correspondant approximativement à celle de la callune.

Pour la molinie, le k sera estimé par une moyenne entre les k calculés en pépinière, soit **0,017**. En forêt, les mesures de lumière ont en effet posé problème sous cette espèce du fait de l'hétérogénéité de son couvert.

Pour la fougère, le k a été calculé comme la moyenne de celui calculé dans l'expérimentation sous ombrières (article 3) et de celui calculé en forêt. En effet, l'expérimentation sous ombrières est la seule de nos expérimentations où l'apport latéral de lumière est faible étant donné la présence d'ombrières. On se retrouve dans une situation proche de celle rencontrée en forêt en milieu naturel, dans un environnement où la fougère forme un tapis dense et uniforme, minimisant ainsi fortement l'apport latéral de lumière. Dans nos expérimentations en forêt, l'apport latéral est sans doute surestimé par rapport à la réalité du fait de la présence du transect désherbé à proximité. Cependant, dans l'essai sous ombrières, le rayonnement direct est absent comparativement à ce que l'on peut rencontrer en forêt. Pour ces raisons, le k calculé d'après l'essai sous ombrières est sans doute surestimé alors que le k calculé en forêt est probablement sous-estimé.

Le k retenu pour la fougère sera donc $(0.029 + 0.023)/2 = \mathbf{0,026}$.

Equations utilisées dans le modèle :

Callune transmittance = $\exp -(0.0135 * \text{Taux de recouvrement})$

Molinie transmittance = $\exp -(0.017 * \text{Taux de recouvrement})$

Fougère transmittance = $\exp -(0.026 * \text{Taux de recouvrement})$

2.2. Bilan hydrique au niveau d'une cellule

Cette partie a été bien moins étudiée et quantifiée dans notre étude que le partage de la lumière entre les différentes composantes végétales. Nous n'avons ainsi aucune idée précise de ce que les différentes espèces étudiées (chêne, pin, callune, molinie et fougère) interceptent et consomment en eau. Cependant, des mesures de teneur en eau du sol ont tout de même été réalisées en 2009. Des mesures de température sont également disponibles et susceptibles d'aider au paramétrage du modèle. Dans cette partie, nous ne présenterons donc qu'une première approche permettant d'estimer le bilan hydrique au niveau de la cellule, en gardant à l'esprit que cette partie devra être améliorée par la suite. Sur ce point, un stage de M2 a été réalisé en 2010 et a permis d'aboutir à de bonnes prédictions de la biomasse de racines fines en fonction de l'espèce considérée (chêne, pin, callune, molinie ou fougère). Or, la biomasse de racines fines est fortement reliée à la capacité de prélèvement de l'eau de l'espèce considérée (Ammer et Wagner 2002). Cependant, l'autre objectif de cette étude était de relier la biomasse de racines fines à la teneur en eau du sol mais il n'a pas abouti, notamment du fait du manque de mesures.

Le bilan hydrique au niveau d'une cellule est fonction de l'interception de la pluie par les différentes composantes végétales et des pertes par évapotranspiration.

2.2.1. Les apports en eau

L'interception de la pluie par les arbres adultes est fonction de la pluie incidente et de la proportion de trous dans la canopée (gap fraction). La pluie arrivant en sous-bois, ou pluie effective, peut ainsi être calculée. La simulation du bilan hydrique sur une cellule nécessite donc un **fichier d'entrée climatique** indiquant la pluviométrie journalière.

Equation utilisée dans le modèle :

$$\text{Pluie effective } P = (\text{pluie incidente} * \text{gap fraction}) / 100$$

Dans notre étude, la « gap fraction » a été estimée grâce aux photographies hémisphériques mais rappelons qu'elle sera estimée dans le modèle à partir de la transmittance calculée par le modèle de lumière de SAMSARA (cf. Résultats, partie 1). Comme pour la canopée arborée adulte, **l'interception de la pluie par la végétation interférente** pourrait être fonction de son taux de recouvrement. Quoi qu'il en soit, une confirmation des formules que nous nous proposons d'utiliser nécessiterait d'installer des pluviomètres en forêt et en terrain découvert.

2.2.2. Les pertes en eau

Nous avons pris les valeurs d'évapotranspiration potentielle ETP calculées sur un gazon de 7 cm de haut bien irrigué à Versailles à partir de la formule de Penman-Monteith. A partir de cette ETP a été estimée une ETP effective, modulée par la gap fraction. En effet, moins la canopée arborée adulte est dense, plus l'ETP est importante.

Equation utilisée dans le modèle :

$$\text{ETP effective P} = (\text{ETP}_{\text{Penman}} * \text{gap fraction}) / 100$$

Pour prendre en compte la teneur en eau du sol et estimer l'évapotranspiration réelle ETR, un coefficient d'atténuation a été calculé, fonction de la teneur en eau du sol (SWC) à l'instant t et de la SWC à l'instant t-1.

Equations utilisées dans le modèle :

$$\text{Coefficient d'atténuation } \beta = [\ln(\text{SWC}_t + \text{SWC}_{t-1})] / 2 / [\ln(1 + \text{SWC}_{t-1})]$$

$$\text{ETR} = \text{ETP effective} * \beta$$

2.2.3. Modélisation de la teneur en eau du sol (SWC)

La SWC à l'instant t est fonction des apports en eau (pluie effective), des pertes par ETR et de la SWC à l'instant t-1.

Equation utilisée dans le modèle :

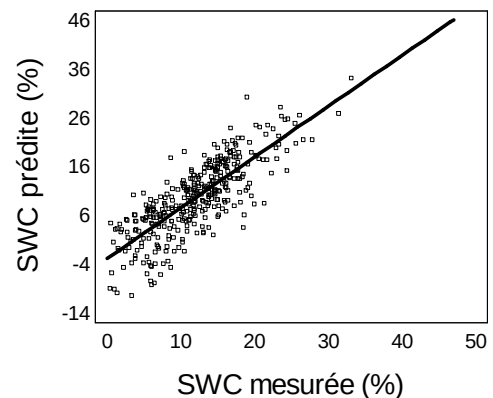
$$\text{SWC}_t = \text{SWC}_{t-1} + \text{Pluie effective} - \text{ETR}$$

Le modèle ainsi créé permet de prédire de manière satisfaisante la SWC dans les vingt premiers centimètres de sol (figure 30).

Figure 30. Régression entre les valeurs de SWC mesurées et les valeurs de SWC prédites par notre modèle.

SWC prédite = $-2.71801 + 1.03632 * \text{SWC mesurée}$

P < 0.0001, R² = 64%.



3. Initialisation de la scène

Les arbres adultes sont initialisés, comme dit précédemment, grâce aux parcelles que nous avons cartographiées au cours de ma thèse.

La lumière transmise par les arbres adultes, calculée par le modèle de lumière de SAMSARA et arrivant en sous-bois sera utilisée pour **initialiser les caractéristiques de la végétation** interférente sur chacune des cellules. Dans un souci de commodité d'utilisation du modèle (pour éviter des simulations trop longues), nous avons choisi de ne pas inclure la phénologie des différentes espèces dans un premier temps. En fonction de la lumière reçue, la végétation sera donc présente directement au taux de développement défini par les résultats obtenus en forêt d'Orléans. Un éditeur d'initialisation de la scène a été construit pour permettre à l'utilisateur de choisir l'espèce présente sur chacune des cellules.

Equations utilisées dans le modèle (R = taux de recouvrement %, H = hauteur cm) :

$$\text{CalluneR} = -34.1469 + 17.761 * \sqrt{\text{PAR}}$$

$$\text{H} = -10.0984 + 10.4128 * \sqrt{\text{PAR}}$$

$$\text{MolinieR} = -18.1791 + 17.7872 * \sqrt{\text{PAR}}$$

$$\text{H} = -1.87733 + 11.1336 * \ln(\text{PAR})$$

$$\text{Fougère R} = -14.384 + 28.7989 * \ln(\text{PAR})$$

$$\text{H} = 0.802675 + 40.8151 * \ln(\text{PAR})$$

En ce qui concerne **l'initialisation de la régénération**, nous n'avons pas acquis de données au cours de mon travail de thèse et nous devons donc nous inspirer uniquement des travaux existants. Il apparaît que le nombre de graines (auquel est lié le nombre de semis) arrivant en un point donné est fortement relié à la présence d'arbres adultes et à la distance par rapport à ces semenciers potentiels. Ceci a été montré par de nombreux auteurs (Ribbens et al. 1994). Pour le pin sylvestre, **la dissémination semble avoir lieu dans un rayon d'une quinzaine de mètres autour du semencier potentiel** (Debain et al. 2007, Prévosto 1999). Nous n'avons cependant trouvé aucune loi reliant le nombre de semis à l'éclairement. Pour éclaircir ce point, un stage de M2 a été prévu sur l'année 2010-2011 au Cemagref de Nogent-sur-Vernisson. Il permettra de quantifier le nombre de graines viables par arbre adulte et d'estimer le succès du passage du stade graines au stade semis. Pour expliquer le succès ou l'échec de cette étape, l'impact des prédateurs et de la litière seront pris en compte.

Le principe de l'initialisation des semis est de fixer un seuil de lumière en-dessous duquel la régénération ne peut avoir lieu. Au-dessus de ce seuil, le nombre de semis augmente avec l'éclairement disponible. Par la suite, la décroissance du nombre de semis se fera selon la lumière disponible et selon une probabilité de mortalité liée aux facteurs biotiques.

4. Croissance des trois composantes végétales

4.1. Croissance de la canopée

La croissance de la canopée est assurée par le modèle Oak-pine de Thomas Pérot (Cemagref de Nogent-sur-Vernisson) établi sur le massif forestier de Lorrain et implémenté sous la plateforme de simulation Capsis. La croissance des arbres adultes est fonction de lois statistiques prenant en compte la compétition locale autour de chaque arbre. La lumière n'intervient donc pas dans la croissance des arbres adultes et la croissance du houppier est fonction du diamètre des arbres.

4.2. Croissance de la végétation interférente

Le développement de la végétation est fonction de la lumière disponible comme décrit précédemment. Cependant, l'expérimentation en pépinière réalisée sous ombrières (article 3) montre que des plants de un et deux ans n'atteignent pas directement le taux de recouvrement et la hauteur maximaux d'une végétation mature. Ces paramètres sont importants à prendre en compte, notamment si l'on simule une intervention sylvicole telle que la création d'une trouée. Cette dynamique peut être intégrée en prenant en compte le recouvrement et la hauteur à l'année n-1 jusqu'à atteinte d'un pallier. Des seuils de développement, issus des résultats de l'essai sous ombrières, peuvent ainsi être définis en fonction de la date de l'intervention si le sol en sous-bois sur la cellule considérée était nu ou recouvert d'une végétation très clairsemée auparavant (tableau 11).

	callune		molinie		fougère	
Age de la végétation	1 an	2 ans	1 an	2 ans	1 an	2 ans
Hauteur (cm)	20	25	20	30	25	70
Recouvrement (%)	10	100	40	100	60	100

Tableau 11. Seuils de hauteur et de taux de recouvrement atteints par les trois espèces interférentes selon leur date d'apparition.

A partir de trois ans, nous posons l'hypothèse que les hauteur et taux de recouvrement maximaux peuvent être atteints selon les lois issues des résultats mesurés en forêt.

4.3. Croissance et mortalité de la régénération

La croissance des semis au cours d'une année est caractérisée non pas de manière instantanée par une hauteur et un diamètre à un instant t , comme cela est fait pour la végétation, mais par des **accroissements**. Les diverses expérimentations nous ont permis de calculer des accroissements soit en hauteur soit en diamètre selon les données disponibles. Ainsi, des accroissements en diamètre ont été

calculés pour les semis à partir des résultats issus des transects désherbés des dispositifs installés en forêt d'Orléans alors que pour les gaules, des accroissements en hauteur ont pu être calculés (article 1).

La littérature existante montre que la croissance et les besoins en ressources des arbres dépendent de leur dimension et de leur âge (Claveau et al. 2005, Prévosto et al. 2000). Il nous a donc paru judicieux de séparer les résultats obtenus sur la croissance des semis de pin et sur celle des gaules. Une hauteur seuil de 50 cm a été fixée en deçà de laquelle les plants de pin suivent les lois de croissance des semis et au-delà de laquelle ils suivent les lois de croissance des gaules.

Equations utilisées dans le modèle :

$$D_{\text{increment}} = 0.43337 * PAR^{0.347714}$$

$$H_{\text{increment}} = -0.133489 + 0.0869 * \ln(PAR) + 0.0627452 * H_{n-1}$$

où $D_{\text{increment}}$ accroissement en diamètre **des semis** ($H < 50$ cm)
 $H_{\text{increment}}$ accroissement en hauteur **des gaules** ($H > 50$ cm)
 H_{n-1} hauteur de l'année précédente
 $D_n = D_{n-1} + D_{\text{increment}}$ n est l'année en cours et n-1 l'année précédente
 $H_n = H_{n-1} + H_{\text{increment}}$

Il est cependant nécessaire de connaître le diamètre D et la hauteur H de tous les plants de pin en régénération, que ce soit pour les classer dans une classe de diamètre de la cohorte ou pour savoir s'ils appartiennent à la régénération haute ou basse comparativement à la hauteur de la végétation interférente. Pour passer d'une variable à l'autre, nous utiliserons les relations existant entre le ratio hauteur / diamètre (H/D) et l'éclairement.

Equations utilisées dans le modèle :

Pour les semis $H_n = [80.1122 - 7.80176 * \ln(PAR)] * D_n$

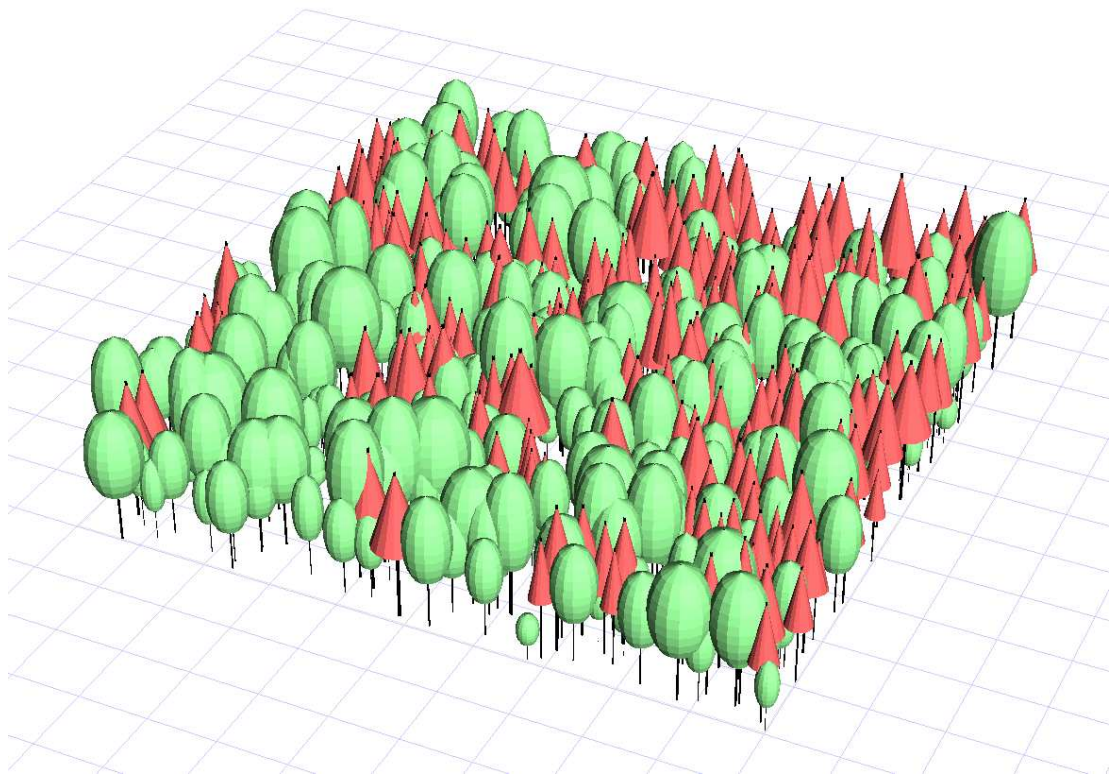
Pour les gaules $D_n = H_n / [113.388 * PAR^{-0.162119}]$

La mortalité n'a pas été quantifiée au cours de cette thèse. Cependant, le travail réalisé sur les gaules de pin sylvestre en sous-étage (article 1) peut aider à estimer une loi de probabilité suivant laquelle un plant de pin mourra ou non selon l'éclairement disponible. Nous avons mis en évidence une dimension critique liée à l'éclairement disponible. D'après cette relation, il est possible de calculer une hauteur critique qui, si elle est dépassée, entraînera à plus ou moins long terme la mort de l'individu.

Equations utilisées dans le modèle :

Hauteur critique = $-0.133522 + 0.915103 * \sqrt{\text{PAR}}$

Figure 31. Exemple de visualisation graphique sous Capsis : modèle oakpine1 (Pérot 2009).



5. Sorties du modèle

La plateforme de simulation Capsis (<http://www.inra.fr/capsis/>) offre toute une gamme d'outils dont une représentation graphique des arbres adultes sur la scène (figure 31), ainsi qu'un ensemble de graphiques décrivant la scène et un descriptif de chaque arbre (dbh, hauteur, essence) par une simple sélection de l'arbre d'intérêt. Cependant, cette plateforme n'offre pas encore d'outils pour représenter graphiquement le sous-bois (régénération et végétation interférente) ni pour le décrire dans des fichiers de sortie qui seraient ensuite facilement exploitables sous des logiciels divers de type tableur. Dans RReShar, le sous-bois est complexe, chaque cellule étant caractérisée par plusieurs cohortes et une couche de végétation interférente. Pour que les données soient facilement accessibles et qu'il y ait un côté visuel attractif et simple d'utilisation, nous avons fait les choix suivants en ce qui concerne les sorties du modèle.

La lumière disponible en sous-bois est représentée graphiquement à l'exemple de la sortie graphique du modèle de lumière de SAMSARA, c'est-à-dire avec des teintes variant du blanc au noir pour chacune des cellules selon que la cellule est plus ou moins éclairée. De plus, un fichier donnera pour chaque cellule la lumière transmise par la canopée ainsi que la proportion de trous dans la canopée (gap fraction).

Pour les données hydriques, un fichier donnera pour chaque cellule la teneur en eau du sol et l'évapotranspiration calculée pour le sous-bois.

Pour la végétation, nous utiliserons une couleur par espèce affectée automatiquement. La densité de la végétation sera visualisée grâce à un dégradé de la couleur. Nous avons ainsi déterminé trois classes de taux de recouvrement : [0-20%[, [20-50%[et > 50%, les couleurs représentant ces trois classes allant du plus clair au plus foncé. Chaque cellule sera également annotée en indiquant le taux de recouvrement exact et la hauteur de la végétation. Ces outils permettent d'avoir accès à une information globale. Les données précises de la scène concernant la végétation seront accessibles dans un fichier comportant huit colonnes : deux colonnes fournissant les coordonnées (x, y) de chacune des cellules, et une colonne pour noter la présence ou absence de végétation (oui / non), l'identité de l'espèce interférente si elle est présente, sa hauteur et son taux de recouvrement ainsi que le pourcentage de lumière arrivant au-dessus de la végétation et celui transmis par la végétation. Cette information sera accessible également par cellule en sélectionnant graphiquement la cellule pour laquelle l'utilisateur désire avoir ces informations.

Les sorties du modèle concernant la régénération sont plus compliquées. Pour une représentation graphique simple et globale, nous avons choisi de créer en sortie un histogramme de distribution regroupant l'ensemble des cellules pour chacune des espèces en régénération. L'utilisateur pourra ainsi savoir combien de plants se trouvent dans chacune des classes de diamètre sur l'ensemble de la parcelle. Les classes de diamètre iront de 0 à 9,5 cm de diamètre au collet (ce qui correspond à 7,5 cm

de dbh pour le pin sylvestre). Chaque cellule sera annotée en indiquant la lettre « C » s'il y a des cohortes de régénération suivie de « l » et / ou « h » pour low et high selon que les cohortes présentes sont au-dessus ou en dessous de la végétation. Les données précises concernant la régénération seront accessibles dans un fichier comportant huit colonnes pour les coordonnées (x, y) des cellules, un identifiant et un âge par cohorte, les classes de diamètre pour chaque cohorte, le nombre de plants en régénération présents dans ces classes, et enfin, la position de chaque classe de diamètre par rapport à la végétation interférente.

Etant donné la somme d'informations à l'échelle de la cellule, les caractéristiques de la régénération et de la végétation interférente seront représentées graphiquement sur deux plans distincts. Un troisième plan sera dédié à la visualisation de la lumière disponible en sous-bois.

CHAPITRE V : Discussion générale et perspectives

1. Problématique de recherche et originalité du travail présenté

La gestion des peuplements irréguliers est envisagée par le biais de la création de trouées dans un but de prélèvement de bois (production) et de renouvellement du peuplement forestier. La formation d'une trouée en forêt déclenche le processus de dynamique cyclique interne correspondant à la succession végétale, c'est-à-dire au patron de colonisation de l'espace disponible par des espèces variées (Begon et al. 1996), et aboutissant finalement à la restauration de la canopée arborée adulte. La compréhension de ce processus écologique nécessite de connaître l'autécologie de la végétation et des espèces d'arbre susceptibles de coloniser la trouée afin de prédire la communauté végétale résultante. Les interactions naissant alors entre les espèces nouvellement installées sont cruciales pour comprendre le succès d'une espèce par rapport à une autre.

Le travail mené au cours de cette thèse s'inscrit dans ce contexte et porte plus précisément sur les interactions, principalement pour la lumière, entre de jeunes pins sylvestres et la végétation interférente dans le sous-bois de peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre en forêt d'Orléans (France). Les espèces de la végétation interférente considérées sont la callune, la molinie et la fougère et sont qualifiées, au même titre que le pin sylvestre, d'espèces pionnières, c'est-à-dire d'espèces caractérisées par de forts taux de croissance leur permettant de coloniser rapidement un biotope inoccupé caractérisé par un fort éclaircissement (Tilman 1988). Pour comprendre les interactions entre la végétation et les jeunes pins sylvestres, ainsi que l'impact de la canopée arborée adulte sur chacun de ces protagonistes et sur leurs interactions, nous avons analysé l'exigence des différentes espèces vis-à-vis de la lumière, ressource considérée comme la plus limitante dans notre contexte de forêt tempérée à déficit hydrique temporaire modéré.

Notre travail présente l'originalité de **prendre en compte les interactions entre les trois composantes végétales de l'écosystème forestier** – arbres adultes, jeunes arbres et végétation interférente – alors que la majorité des études n'en impliquent que deux. Les exemples illustrant les interactions négatives ou positives entre végétation et jeunes arbres (voir par exemple pour le pin sylvestre, Brooker et al. 2006, Den Ouden et Vogels 1997, Hancock et al. 2005, Norberg et al. 2001, Picon-Cochard et al. 2006) et entre arbres adultes et jeunes arbres (voir par exemple pour le pin sylvestre De Chantal et al. 2003, Dekker et al. 2007, Hyppönen et al. 2005) sont en effet nombreuses alors que les interactions intégrant les trois composantes végétales sont nettement plus rares.

De plus, nous avons travaillé dans l'optique de **quantifier les interactions pour la lumière entre ces composantes végétales**. Or, alors que plusieurs études expliquent les facteurs responsables de l'impact de la végétation sur les jeunes arbres en prairie et donc en présence de graminées qui entrent

principalement en compétition pour les ressources souterraines (Coll et al. 2004, Picon-Cochard et al. 2006), les études réalisées en forêt n'expliquent que rarement les interactions pour les ressources. L'effet de la végétation est alors considéré en comparant la croissance et/ou la survie des jeunes arbres en présence d'une végétation plus ou moins abondante, sans quantification des processus impliqués (Harmer et Morgan 2007, Lautenschlager 1999).

Enfin, la troisième originalité de cette étude est de **quantifier le développement de la végétation interférente en réponse à la lumière** alors que la majorité des études ne font que le constat de la présence d'une végétation dense et monopoliste en trouée. Cette lacune en écologie forestière a été soulignée par de nombreux auteurs (Royo et Carson 2006, Wagner et al. 2010).

2. Réponse à la disponibilité en lumière du pin sylvestre aux stades semis et gaule

2.1. Le stade semis

Le pin sylvestre est capable de tolérer un certain ombrage au stade semis. En effet, au bout de deux ans, les taux de croissance de semis de pin plantés *in situ* sur un sol nu sous couvert forestier atteignent une valeur proche du maximum pour des éclaircissements relatifs supérieurs à 5% en ce qui concerne la hauteur et à 10-15% pour le diamètre, le diamètre étant influencé plus négativement que la hauteur. De la même manière, le taux de survie augmente avec l'éclaircissement disponible et atteint son maximum pour des éclaircissements relatifs d'environ 10%. Cette relation est cependant de mauvaise qualité ($R^2 = 24\%$). Les facteurs biotiques, et notamment la prédation par la limace rouge (*Arion* sp.), les attaques pathogènes par le champignon responsable de la rouille courbeuse et la qualité du sol sur lequel est réalisée la plantation (litière plus ou moins abondante notamment), semblent largement prédominants pour expliquer la mortalité des semis de pin sylvestre. L'effet positif de la préparation du sol sur l'installation des semis de pin a déjà été prouvé à plusieurs reprises (voir par exemple Karlsson et Orlander 2000). Le facteur prédation n'est par contre que très rarement étudié alors que la prédation par les limaces semble problématique dans de nombreux pays, la limace étant particulièrement vorace sur les semis très jeunes. Nystrand et Granström (1997) ont à ce sujet réalisé une expérimentation sur des semis de pin sylvestre de l'année plantés dans des peuplements mélangés pin sylvestre – épicéa en Suède. Les semis ont alors subi trois traitements d'humidité du sol : (i) humidité moyenne (conditions naturelles), (ii) humidité faible grâce à une protection transparente au-dessus des semis, (iii) humidité forte par arrosage quand nécessaire. Dans ces dispositifs ont été installés des pièges permettant d'identifier les prédateurs des semis. Les résultats montrent que la prédation est liée à l'humidité du sol, les limaces étant trois fois plus abondantes sur les milieux humides. La présence des limaces entraîne une chute dramatique de la survie des semis. Ceci illustre la nécessité d'intégrer la prédation dans les expérimentations quantifiant les facteurs impliqués dans la régénération et plus particulièrement dans la survie du pin sylvestre.

Les valeurs d'éclairement permettant un développement adéquat des semis de pin sylvestre pendant les premières années sont donc de l'ordre de 10%. Ces résultats remettent en cause la notion selon laquelle le pin sylvestre est une espèce strictement héliophile (Lanier et al. 1986, Richardson 2000), tout au moins au stade juvénile. Des études ont montré qu'une transmittance de 10% correspond à une surface terrière d'environ 50 m²/ha et 30 m²/ha pour des peuplements adultes de pin sylvestre (Sonohat et al. 2004) et de chênes sessile et pédonculé (Balandier et al. 2006b) respectivement. De telles surfaces terrières correspondent à des peuplements déjà relativement denses indiquant que les semis de pin sylvestre peuvent se développer sans problème dans la plupart des peuplements mélangés chêne sessile – pin sylvestre de la forêt d'Orléans. Cependant, ces résultats obtenus sur des semis de deux ans ne permettent pas de classer le pin sylvestre comme une essence tolérante à l'ombre. En effet, Niinemets (2006) souligne, dans une revue de synthèse, l'importance de prendre en compte l'ontogénie des individus avant de généraliser sur les traits conférant ou non une tolérance à l'ombre. Il met ainsi en évidence que les semis de un ou deux ans des espèces intolérantes à l'ombre sont caractérisés par des taux de croissance relatifs supérieurs aux semis des espèces tolérantes et ce même dans des environnements très sombres (2%). Cependant, les semis des espèces tolérantes à l'ombre sont issus de plus grosses graines, ce qui leur confère une biomasse plus importante, une plus grande résistance aux stress biotiques et abiotiques et donc des taux de survie nettement plus élevés. Ainsi, la seule conclusion à laquelle nos résultats nous permettent d'aboutir est que **le pin sylvestre supporte l'ombre au stade semis.**

Les semis de pin sylvestre sont également capables de répondre à de faibles éclaircissements par des acclimations morphologiques au niveau foliaire. Ainsi, la masse foliaire par unité de surface (LMA) diminue quand l'ombrage augmente. Plusieurs études montrent que ce trait fonctionnel reflète un stress dû à un manque de lumière (Aranda et al. 2004, King 2003). Cette acclimation est essentiellement due à une diminution de la biomasse des aiguilles alors que la surface d'interception de la lumière reste inchangée. Autrement dit, les semis de pin donnent priorité à la captation de la lumière plutôt qu'au matériel enzymatique lié à son utilisation car c'est bien la quantité de lumière qui est limitante en condition de faible éclaircissement. Cette forte acclimation au stade semis semble cependant diminuer au stade gaule chez les espèces intolérantes à l'ombre, comme montré pour le bouleau ou le peuplier alors que les gaules des espèces tolérantes à l'ombre conservent une forte capacité d'acclimation (Niinemets 2006).

Nous n'avons pu mettre en évidence aucun effet du stress hydrique sur la croissance des semis de pin dans notre étude. En effet, comme le montrent nos résultats sur les potentiels hydriques foliaires de base, les valeurs de teneur en eau du sol semblant déclencher un stress hydrique prononcé chez les semis de pin sont de l'ordre de 5-10%, valeurs faibles atteintes en période de forte sécheresse et proches du point de flétrissement sur les sols sableux, défini pour une teneur en eau du sol de 3-5%

(Baize 1988). Une certaine précaution nous invite cependant à ne pas conclure trop rapidement à l'absence de tout impact négatif d'une faible teneur en eau du sol sur les semis de pin. Dans notre étude, la période de sécheresse (août à octobre) a eu lieu quand la croissance était déjà nettement ralentie, expliquant le peu d'impact sur la croissance. Cependant, diverses études réalisées sur le pin sylvestre montrent que la résistance à la sécheresse du pin est due à une fermeture des stomates (Dulamsuren et al. 2009, Zweifel et al. 2009). Si la fermeture des stomates confère une certaine tolérance à la sécheresse, elle n'en diminue pas moins l'activité photosynthétique des arbres. Or, l'activité photosynthétique des conifères sempervirents perdure jusqu'en automne, ce qui permet une accumulation de réserves carbonées tard dans la saison de végétation (Rundel et Yoder 2000). Ainsi, durant toute la période où l'activité stomatique des semis de pin était diminuée, les semis n'ont sans doute accumulé que peu de réserves carbonées, ce qui est susceptible d'avoir des conséquences sur la croissance de l'année suivante.

Par ailleurs, nous n'avons pas exploré le facteur « richesse en nutriments » du sol. Tous les sols de nos dispositifs sont très acides, déséquilibrés (très fort ratio C/N), souvent asphyxiants, mais ne présentent pas de carence marquée en éléments minéraux, sauf peut-être en azote. Quoi qu'il en soit, nous n'avons pas fait varier ce facteur pour en apprécier l'influence sur la croissance des semis de pin.

La lumière a été démontrée dans nos diverses études comme étant la ressource limitants essentielle de la croissance des semis de pin sylvestre, comme le suggèrent les patrons d'allocation de biomasse enregistrés sur des semis de pin poussant en conditions fortement ou faiblement éclairées (article 2). Dans le second cas, la proportion de la biomasse totale allouée aux parties aériennes augmente alors que celle allouée aux racines diminue. Or, plusieurs études ont montré la capacité des végétaux à allouer préférentiellement la biomasse aux organes impliqués dans la capture de la ressource limitante, ici la lumière (Gardiner et Hodges 1998, Tilman 1988). Ce résultat est en accord avec notre hypothèse initiale.

2.2. Le stade gaule

Les semis de pin ont ainsi été caractérisés comme supportant un certain ombrage. Cette observation, bien que non quantifiée, avait déjà été faite à la fin du 19^{ème} siècle. De Kirwan (1867) écrit ainsi à propos du pin sylvestre que « *Le soleil et le grand air lui sont indispensables ; un léger abri ne lui nuit pas, assurément, dans son extrême jeunesse, mais à la condition de disparaître graduellement dès les premières années* ». La notion d'évolution des besoins en lumière au cours du développement des arbres apparaît ici en filigrane. Il a été prouvé ces dernières années de manière plus scientifique que les besoins en lumière des arbres augmentent avec leur dimension du fait d'une augmentation de la proportion de tissus non photosynthétiques par rapport aux tissus photosynthétiques (Balandier et al. 2007, Delagrange et al. 2004, Messier et al. 1999).

Nous avons effectivement mis en évidence sur des gaules de pin sylvestre (0,4 à 6 m de hauteur) poussant en sous-étage une **dimension critique**, définie par une hauteur et un diamètre, qui augmente avec la disponibilité de l'éclairement (article 1). Au-delà de cette dimension critique, les pertes de carbone par respiration sont probablement supérieures aux gains par photosynthèse, entraînant finalement la mort de l'individu. Si le pin sylvestre en sous-étage continue de pousser sans que l'éclairement disponible en sous-bois n'augmente, il dépassera cette dimension critique. Cependant, Dekker et al. (2007) montrent que le pin sylvestre a un comportement atypique pour une espèce pionnière. En effet, il est établi que les espèces tolérantes à l'ombre sont caractérisées par des taux de croissance lents et une réaction moins prononcée suite à une augmentation d'éclairement que les espèces intolérantes à l'ombre, si bien qu'elles sont dominées par les espèces pionnières lors du processus de dynamique cyclique interne. Or, ces auteurs ont comparé le comportement du pin sylvestre, espèce pionnière, avec des espèces de tolérance à l'ombre variée dans des trouées situées dans des peuplements de Douglas. Les résultats obtenus sur le pin sylvestre contredisent l'idée selon laquelle les espèces pionnières poussent systématiquement avec de faibles marges de sécurité pour avoir un succès compétitif vis-à-vis de la lumière dans la phase suivant la formation d'une trouée. Ainsi, le pin sylvestre pourrait mettre un certain temps pour atteindre une dimension critique dans un environnement lumineux donné du fait d'une croissance relativement lente. Dans le même ordre d'idées, nous avons trouvé dans notre étude sur les gaules de pin sylvestre des individus d'une cinquantaine d'années et mesurant 2 m poussant dans des environnements sombres (0-10%). Je soulignerai ici que ces derniers résultats sont en désaccord avec l'hypothèse que nous avons posée au début, à savoir que le pin sylvestre, espèce pionnière et donc héliophile, était sensée atteindre une dimension critique pour un environnement donné rapidement et ne pas subsister en milieu sombre. Comme pour les semis, nos résultats montrent que la hauteur et le diamètre des gaules de pin sylvestre sont positivement reliés à l'éclairement disponible. Cependant, l'effet d'une diminution de l'éclairement affecte le diamètre plus négativement que la hauteur si bien que le ratio hauteur/diamètre (H/D) des gaules augmente en conditions de faible éclairement. Le rapport H/D peut ainsi renseigner sur les conditions d'éclairement et donc sur la nécessité d'effectuer une éclaircie ou non.

L'ensemble de ces résultats fournit des informations du point de vue de la gestion forestière car il permet de déterminer la quantité de lumière minimale nécessaire en sous-bois pour qu'il n'y ait pas stagnation de croissance ou mortalité potentielle des arbres et pour qu'il y ait croissance juvénile.

2.3. Généralisation des résultats

Il est toujours difficile de réaliser une étude sur une zone limitée (ici la forêt d'Orléans ou la pépinière du Cemagref) et sur une courte période de temps et d'en tirer des conclusions génériques sur le comportement de l'espèce considérée. Dans le travail présenté ici, la croissance des semis et gaules de pin sylvestre est essentiellement pilotée par la lumière disponible et par le temps passé dans un sous-

bois plus ou moins sombre, temps lié à l'atteinte d'une dimension potentiellement critique pour la survie du pin sylvestre. Ces affirmations ne sont cependant valables que dans les écosystèmes forestiers où la lumière est le facteur limitant essentiel, c'est-à-dire en forêt tempérée et tropicale (Coomes et Grubb 2000). Deux sources de variation majeures de croissance peuvent être imaginées sur des sols de structure équivalente et de fertilité proche. La première est liée à la provenance génétique des individus et plusieurs études soulignent les différences non négligeables qu'elle peut entraîner sur la croissance de jeunes pins sylvestres (Oleksyn et al. 2001). La seconde est liée aux attaques biotiques dont nous n'avons pas quantifié l'impact dans cette étude, mais qui semblent de prime importance, et qui varient entre milieux (Nystrand et Granström 1997).

Bien que les ressources souterraines ne soient pas le facteur limitant dans nos conditions, les sols sont tout de même extrêmement pauvres et de mauvaise qualité, comme le montrent les analyses de sol réalisées en forêt d'Orléans. On peut donc supposer que les courbes de croissance en hauteur et en diamètre des semis et gaules de pin sylvestre sur sol riche seront différentes de celles trouvées dans nos résultats, non pas en ce qui concerne leur forme mais plutôt en ce qui concerne les pentes des courbes et les valeurs maximales atteintes. Pérot et al. (2007) montrent ainsi sur des peuplements adultes de pin sylvestre que les hauteurs dominantes des peuplements atteintes à un même âge augmentent quand la fertilité du site augmente. Cependant, bien que la fertilité du site joue un rôle sur les dimensions maximales que peut atteindre un individu, il pourrait être envisagé que les relations entre dimension critique et éclaircissement disponible pour les gaules de pin sylvestre et le seuil de 10% d'éclaircissement considéré comme suffisant pour la croissance des semis de pin ne soient pas grandement affectés par la fertilité. Cette hypothèse nécessite cependant d'être testée. Quoi qu'il en soit, une gaule de pin sylvestre poussant sur sol fertile atteindra probablement plus rapidement la dimension critique dans un environnement lumineux donné qu'une gaule de pin poussant sur un sol pauvre. Cependant, il est possible qu'une gaule de pin sylvestre ayant poussé sur sol fertile ait accumulé plus de réserves et reste donc vivante pendant un laps de temps plus important une fois la dimension critique atteinte.

Le sous-bois n'est cependant pas occupé uniquement par les semis et gaules d'arbre et la végétation du sous-bois doit également être prise en compte.

3. Capacité compétitrice de trois espèces végétales de sous-bois (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* et *Pteridium aquilinum*) et impact sur les semis de pin sylvestre

3.1. La végétation interférente : réponse à la disponibilité en lumière et interception de cette ressource

Certaines espèces végétales herbacées et arbustives du sous-bois sont capables de répondre rapidement à une augmentation du niveau de ressource. Elles se développent alors de manière prononcée, formant des systèmes aérien et/ou souterrain denses (Gaudio et al. 2008, Ricard et Messier 1996) capables de réduire le niveau de ressources drastiquement (Shropshire et al. 2001). Cependant, les études quantifiant le développement de la végétation en fonction de la lumière disponible sont rares et comparent plutôt une végétation peu abondante et forestière dans les sous-bois sombres à une végétation colonisatrice à croissance rapide dans les trouées. Les études concernant l'impact de la végétation sur la lumière disponible sont encore plus rares, en milieu forestier tout au moins. Il est ainsi reconnu que des espèces comme la fougère ou la ronce interceptent une plus forte quantité de lumière que les graminées (Balandier et al. 2006a) sans pour autant que ces affirmations aient généralement été quantifiées par des mesures de lumière.

La callune, la molinie et la fougère sont trois espèces de sous-bois fréquemment rencontrées en forêt tempérée acide. D'après les diverses expérimentations que nous avons menées, des coefficients d'interception de la lumière (k) ont pu être calculés pour ces trois espèces en fonction de leur taux de recouvrement. Ils sont de 0.0135, 0.017 et 0.026 pour la callune, la molinie et la fougère respectivement. Ceci signifie que pour un même taux de recouvrement, **la fougère intercepte plus de lumière que la molinie qui en intercepte elle-même plus que la callune**. Nous n'avons trouvé que de rares études quantifiant l'interception de la lumière par des espèces de la végétation du sous-bois. Pour le genêt à balai, espèce considérée comme compétitrice pour la lumière, Prévosto et al. (2006) ont relié la transmittance à la surface terrière du genêt. Les auteurs donnent cependant une estimation des taux de recouvrement pour différentes gammes de surface terrière. Ainsi, la transmittance du genêt semble proche de celle de la fougère. Elle atteint une valeur de 20% pour des taux de recouvrement de 60% et de 78% en moyenne pour la fougère et le genêt respectivement. Que ce soit pour les graminées ou les éricacées, nous n'avons pas trouvé de données reliant la transmittance et le taux de recouvrement dans la littérature.

La différence d'interception de la lumière par les trois espèces est due à leurs caractéristiques foliaires. **En effet, la fougère forme un système aérien dense et couvrant, même pour de faibles éclaircissements** (5%), alors que les deux autres espèces sont constituées d'un feuillage plus épars. La callune est constituée de petites feuilles et la molinie possède le feuillage érectophile des graminées. Sonohat et al. (2002) comparent l'interception de la lumière de la fétuque (*Festuca arundinacea*), une graminée, et du trèfle blanc (*Trifolium repens*), une légumineuse, et constatent que la capacité

d'interception de la fétuque est plus faible du fait de son port érigé, qui s'oppose au port planophile caractéristique de la fougère par exemple.

Les courbes de réponse à la lumière des trois espèces diffèrent par leur forme et l'optimum de lumière nécessaire pour atteindre un taux de recouvrement maximal. Ainsi, le taux de recouvrement des trois espèces est relié à l'éclairement disponible selon des courbes en cloche atteignant un optimum pour des éclairagements relatifs de 20, 45 et 50% pour la fougère, la molinie et la callune respectivement (article 3). Des courbes de croissance non linéaires, comme rencontrées dans notre étude, ont également été mises en évidence pour la réponse à la lumière d'autres espèces pionnières telles que la ronce (*Rubus fruticosus*, Gillard 2010), le framboisier (*Rubus idaeus*, Gaudio et al. 2008) ou d'autres éricacées (Hawkins et Henry 2004) (voir Wagner et al. 2010 pour une revue de synthèse). Ces courbes sont le plus souvent en cloche ou logarithmiques. Cependant, la majorité de ces études ayant été réalisées en forêt dans des conditions n'atteignant pas 100% d'éclairement, il est possible que plus d'espèces que ce que l'on pense voit leur croissance diminuée en plein éclairement.

Nos résultats montrent donc que **la fougère est non seulement l'espèce la moins exigeante en lumière, ce qui est en accord avec les diverses classifications de ces espèces (Ellenberg et al. 1992, Grime et al. 2007), mais qu'elle est également la plus compétitrice pour la lumière**, ce qui est en accord avec notre hypothèse initiale. Cependant, la classification d'Ellenberg et al. (1992) qualifie tout de même cette espèce comme étant héliophile, avec un indice pour la lumière de 6 sur une échelle de 9 correspondant au plein éclairement. Nos résultats montrent donc que cette espèce est beaucoup plus sciophile que cela.

Suite à la formation d'une trouée et donc à une augmentation de lumière en sous-bois, ces trois espèces sont susceptibles d'envahir le nouvel espace disponible. Nos résultats (article 3) montrent ainsi qu'une végétation nouvellement installée atteint en deux années de croissance le taux de recouvrement d'une végétation mature et ce pour les trois espèces considérées. Cependant, les trois espèces ont été plantées au stade plantule pour la callune et la molinie ou sous forme de rhizome ayant produit un bourgeon de fronde pour la fougère. Il est donc probable que les résultats auraient été différents en partant du stade graine. Le temps mis par la végétation pour atteindre les taux de recouvrement maximaux aurait sans doute été plus long. Ceci souligne un point important de l'approche expérimentale. En effet, si les expériences en conditions contrôlées sont indispensables pour isoler certains facteurs et en contrôler d'autres, les résultats obtenus doivent orienter de futures recherches *in situ*.

Nous n'avons pas réussi à mettre en évidence une différence entre ces espèces concernant leur impact sur la teneur en eau du sol. Cependant, nos expérimentations n'étaient sans doute pas adéquates. En effet, en pépinière (article 3), les placettes de végétation étaient petites et sans doute trop proches pour identifier un potentiel effet espèce. Il est en effet envisageable qu'une homogénéisation latérale de la teneur en eau du sol se soit produite. En forêt, aucun résultat n'est ressorti mais nous n'avons pas pris

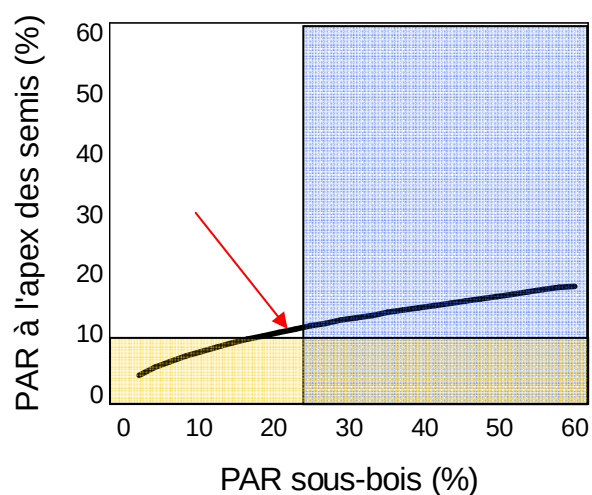
en compte les processus liés aux arbres adultes dont la densité conditionne la quantité de lumière et de pluie arrivant au sol, et donc de manière indirecte le phénomène d'évapotranspiration. De plus, les arbres adultes s'alimentent également en eau. Les racines fines (impliquées dans l'absorption de l'eau du sol) du chêne sessile, du pin sylvestre et des trois espèces interférentes sont majoritairement localisées dans les mêmes premiers trente centimètres de sol et le chêne et le pin sont caractérisés par une forte extension latérale des racines (d'environ 15 m pour le chêne et 22 m pour le pin) (Pouzerat 2010). De ce fait, la teneur en eau du sol mesurée sur une placette en forêt dépend non seulement de la consommation par la végétation mais également de celle des arbres adultes environnants. Quand le peuplement adulte est dense, la consommation en eau et l'interception de la pluie par les arbres est importante. Elles diminuent lors de la création d'une trouée mais dans le même temps, l'augmentation de l'éclairement engendrée entraîne une prolifération de la végétation présente en sous-bois, et donc de sa consommation en eau, ainsi qu'une augmentation du phénomène d'évapotranspiration. A ce titre, Curt et al. (2002) trouvent des teneurs en eau du sol identiques dans des peuplements denses de pin sylvestre (4000 tiges/ha) dont le sous-bois n'héberge aucune végétation et dans des peuplements clairs (525 tiges/ha) dont le sous-bois est envahi par une végétation dense de dicotylédones (framboisier, ronce, etc.).

3.2. Dans le trio arbres adultes, semis d'arbres et végétation, peut-il y avoir facilitation indirecte ? Apport pour la gestion forestière

3.2.1. Impact négatif de la végétation interférente sur les semis de pin

L'impact négatif de la végétation interférente sur les semis d'arbre a été décrit à maintes reprises pour certaines graminées pérennes (Coll et al. 2004, Harmer et Robertson 2003, Provendier et Balandier 2008) et pour certaines dicotylédones et fougères (Harmer et Morgan 2007, Lautenschlager 1999, Norberg et al. 2001). Nos résultats sont dans la lignée de ces études et soulignent l'impact négatif de la callune, de la fougère et de la molinie sur la croissance des semis de pin. Parmi les trois espèces, la fougère a l'impact le plus négatif car elle impose aux semis de pin une forte compétition pour la lumière. Si les jeunes arbres et la végétation s'installent simultanément suite à la création d'une trouée, les interactions dépendront de la taille de la trouée formée et de la lumière disponible en sous-bois. En effet, le développement de la végétation interférente est fonction de la lumière dans le sous-bois, dont la quantité dépend de la densité et de la dimension des arbres adultes ainsi que de la taille des trouées créées. Si les semis d'arbre et les espèces de la végétation interférente présentent des courbes de réponse contrastées à la disponibilité en lumière, il est possible de trouver une taille de trouée suffisante pour autoriser le développement des semis de pin sans pour autant permettre un envahissement par la végétation interférente.

Figure 32. Installation du pin sylvestre dans la callune : régression entre l'éclairement disponible en sous-bois (PAR sous-bois, dépendant de la canopée arborée adulte) et l'éclairement disponible à l'apex des semis de pin sylvestre compte tenu de la présence de la végétation interférente dans un contexte de trouée nouvellement créée envahie par la callune.



 Zone pour laquelle le taux de recouvrement de la callune est supérieur à 50% et inhibe la croissance des semis de pin sylvestre du fait, selon nos hypothèses, de son impact sur la lumière, sur la qualité des sols et de par un potentiel phénomène allélopathique.

 Zone pour laquelle l'éclairement n'est pas suffisant aux semis de pin sylvestre qui, d'après nos résultats, nécessitent pour se développer un éclairement de 5-10% minimum.

 Zone pour laquelle les semis peuvent se développer compte tenu de la disponibilité en lumière et de la présence de la callune.

3.2.2. Installation des semis de pin sylvestre dans la callune (figure 32)

Si l'installation des semis de pin et de la callune est concomitante, nos résultats montrent que la croissance en diamètre des semis est réduite à partir d'un taux de recouvrement de la callune d'environ 50% (article 2) atteint pour un éclaircissement relatif de 20-25% (article 3). Ce résultat est obtenu alors que la callune et les semis de pin sylvestre ont une hauteur relativement proche et que les semis de pin reçoivent donc à leur apex une quantité importante de lumière. Ainsi, pour des éclaircissements en sous-bois supérieurs à 20-25%, la callune est trop développée et inhibe le développement des semis. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce phénomène. Il est possible qu'un couvert trop dense crée une gaine autour du semis empêchant l'éclaircissement d'atteindre les aiguilles des semis réparties sur le tronc, qui voient donc leur photosynthèse fortement atténuée. En effet, l'éclaircissement mesuré non plus au niveau de l'apex du semis mais au niveau du sol est fortement réduit. De plus, cette espèce est capable, comme de nombreuses éricacées, de rejeter des composés phénoliques dans le sol pouvant avoir un impact négatif sur la croissance des semis quoiqu'aucune évidence de ce type n'ait été reportée pour le pin sylvestre. Enfin, certaines éricacées, comme la callune, ont des feuilles caractérisées par une longue durée de vie si bien que la décomposition de leur litière n'apporte que peu d'azote dans le sol (Nilsson et Wardle 2005). De part ces attributs, beaucoup d'espèces de cette famille sont susceptibles d'altérer la qualité du sol, en diminuant par exemple l'activité microbienne et la disponibilité en azote. Nos données issues des analyses de sol (très fort C/N) tendent à appuyer cette théorie.

Si l'on combine les résultats reliant le taux de recouvrement de la callune à la lumière disponible en sous-bois et ceux reliant la transmittance sous la callune à son taux de recouvrement, il apparaît qu'un tapis de callune se développant sous des éclaircissements autour de 20% ne transmet que 10-12% d'éclaircissement au niveau du semis. Il existe ainsi une petite zone autour de 20-25% d'éclaircissement en sous-bois pour laquelle les semis de pin reçoivent un éclaircissement légèrement supérieur à 10% et peuvent donc croître (figure 32).

Lors de la création d'une trouée, si l'éclaircissement arrivant en sous-bois est inférieur à 17-18%, l'impact combiné de l'ombrage des arbres adultes et de la végétation est nuisible aux semis de pin. Pour des éclaircissements en sous-bois de 19-25%, l'impact des arbres adultes via une diminution du taux de recouvrement de la callune comparativement à la pleine lumière est plus positif pour les semis de pin que leur impact via une diminution de l'éclaircissement en sous-bois. Dans ce cas, il y a donc facilitation indirecte des arbres adultes sur les semis de pin sylvestre. Pour des éclaircissements en sous-bois supérieurs à 25%, la callune est trop développée et inhibe le développement des semis. Cependant, si l'installation de la callune et des semis de pin est concomitante, nous avons vu que les deux protagonistes ont une hauteur relativement similaire. Ainsi, une fois que la callune a atteint sa hauteur maximale d'une quarantaine de centimètres pour des éclaircissements de 19-25%, le pin sylvestre la dépassera et ne sera plus gêné par cette végétation. Le plant de pin sylvestre se développera alors dans un sous-bois relativement bien éclairé.

Figure 33. Installation du pin sylvestre dans la molinie : régression entre l'éclairement disponible en sous-bois (PAR sous-bois, dépendant de la canopée arborée adulte) et l'éclairement disponible à l'apex des semis de pin sylvestre compte tenu de la présence de végétation interférente dans un contexte de trouée nouvellement créée envahie par la molinie.

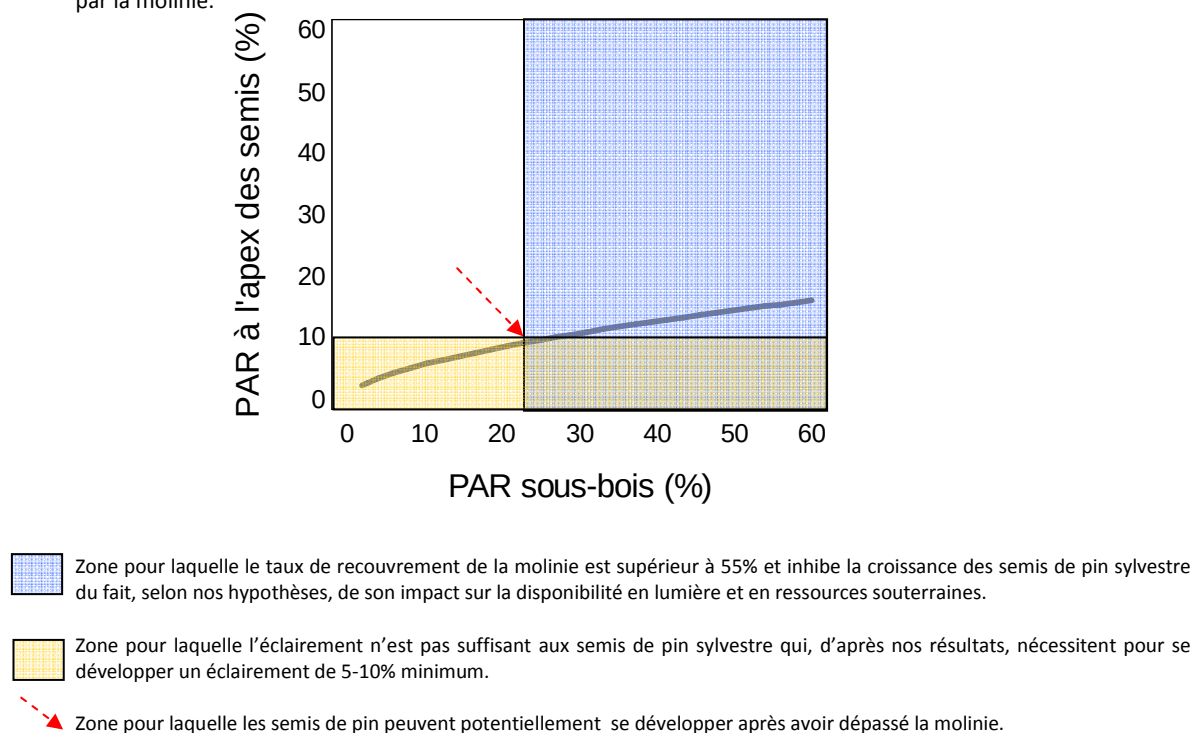
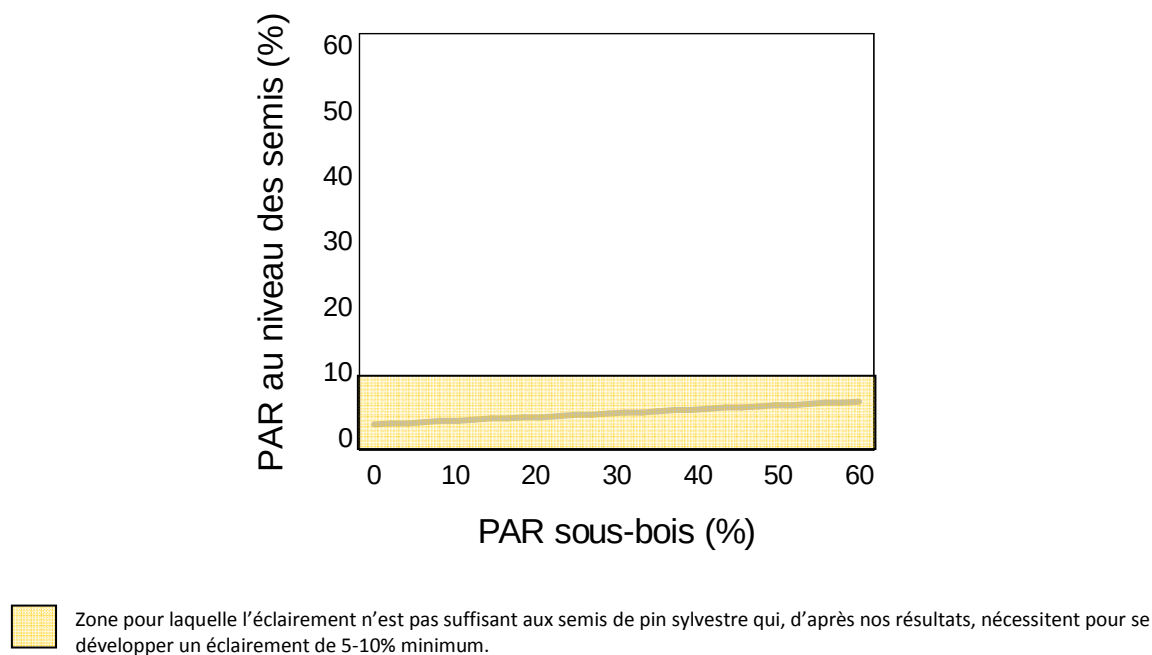


Figure 34. Installation du pin sylvestre dans la fougère : régression entre l'éclairement disponible en sous-bois (PAR sous-bois, dépendant de la canopée arborée adulte) et l'éclairement disponible à l'apex des semis de pin sylvestre compte tenu de la présence de végétation interférente dans un contexte de trouée nouvellement créée envahie par la fougère.



3.2.3. Installation des semis de pin sylvestre dans la molinie (figure 33)

Si l'installation des semis et de la molinie est concomitante, nos résultats montrent que la croissance en diamètre des semis est réduite pour un taux de recouvrement de la molinie variant entre 40 et 68% (article 2), donc 55% en moyenne, atteint pour un éclaircissement relatif de 20% (article 3).

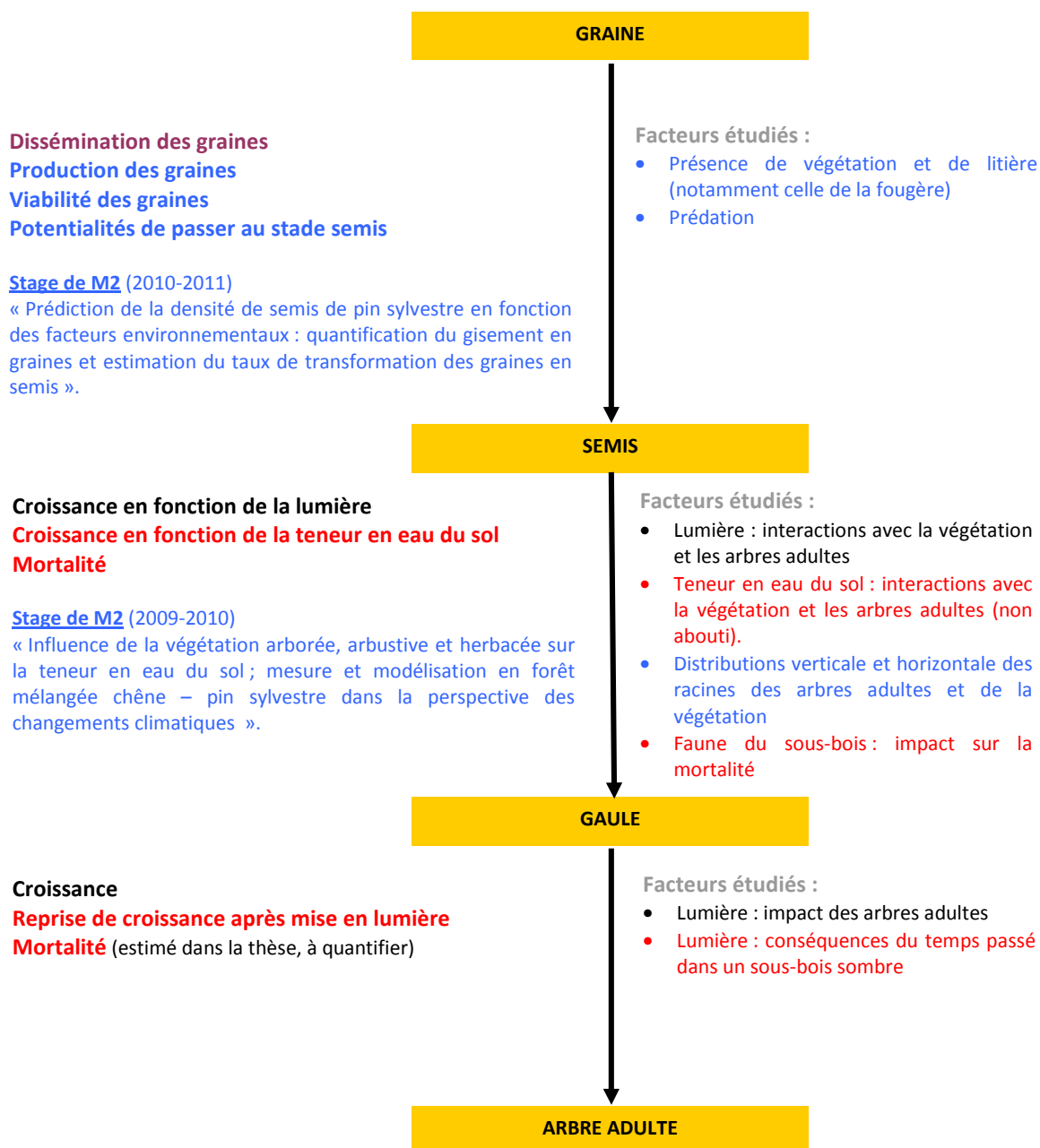
Selon la courbe reliant le taux de recouvrement de la molinie à la lumière disponible en sous-bois et celle reliant la transmittance sous la molinie à son taux de recouvrement, il apparaît qu'un tapis de molinie se développant sous des éclaircissements d'environ 20% transmet légèrement moins de 10% d'éclaircissement au niveau du semis de pin, ce qui n'autorise pas leur développement correct (figure 33). Cependant, la hauteur maximale que peut atteindre la molinie est de 30 cm (sans les hampes florales), que ce soit pour de la végétation jeune ou mature. Or, entre 5 et 10% d'éclaircissement, la croissance en diamètre des semis est fortement inhibée, ce qui n'est pas le cas de la croissance en hauteur. Les semis de pin devraient donc rapidement dépasser la molinie étant donné que les semis atteignent entre 15 et 20 cm au bout de deux années de croissance. On peut ainsi supposer qu'en 3-4 ans, les semis pourront dépasser la molinie et se développer sous des éclaircissements en sous-bois de 20%.

3.2.3. Installation des semis de pin sylvestre dans la fougère (figure 34)

Nos résultats montrent que quelle que soit la lumière disponible en sous-bois, l'éclaircissement transmis par la fougère au niveau des semis est nettement inférieur à 10%. Ceci vient du fait que la fougère atteint des taux de recouvrement forts même pour des éclaircissements très faibles. Ainsi, si le peuplement est fermé, la fougère est sans doute peu abondante mais l'ombrage imposé par les arbres adultes aux semis de pin sylvestre est trop important. Une très légère ouverture de la canopée arborée adulte entraîne un développement fort de la fougère qui intercepte alors une quantité importante de lumière. Pour autoriser l'installation des semis, il est ainsi impératif que la fougère soit traitée mécaniquement, par retournement du sol sur les premiers 30 cm afin d'éliminer une part des rhizomes, ou chimiquement.

Figure 35. Le cycle de vie d'un pin sylvestre est représenté du stade graine au stade arbre adulte. A gauche de cet axe vertical ont été notés les processus fondamentaux à la compréhension et donc à la simulation des différents stades de vie de l'arbre et à droite de l'axe sont indiqués les facteurs influençant ces processus. Les différentes couleurs utilisées (noir, rouge, bleu, violet) permettent de visualiser si le processus a été étudié ou non au cours de la thèse.

Légende Noir : réalisé au cours de la thèse, Bleu : en cours de réalisation par l'équipe « Forêts Hétérogènes », Rouge : prévu ou à faire pour améliorer le modèle RReShar, Violet : littérature existante.



4. Bilan sur le modèle RReShar et perspectives de recherche

4.1. Les acquis de la thèse

Suivants nos objectifs initiaux, nous avons quantifié de manière satisfaisante la croissance des jeunes pins sylvestres et de la végétation en fonction de la lumière disponible ainsi que l'impact de la végétation sur la disponibilité en lumière. Les résultats sur la végétation sont d'autant plus importants qu'Aubin et al. (2000) soulignent qu'aucun modèle de dynamique forestière n'intègre l'atténuation de la lumière par la végétation du sous-bois ou alors de manière très imparfaite en utilisant un coefficient d'extinction k global pour l'ensemble de la végétation. Or, beaucoup d'auteurs ont montré que l'utilisation d'une valeur moyenne de k n'est pas toujours adéquate pour prédire correctement la transmission de la lumière, ce que nos résultats confirment.

L'interception de la lumière par la canopée arborée adulte a également été quantifiée. Nous avons pour le moment prévu d'utiliser le modèle de lumière de SAMSARA pour la simuler parce que ce modèle est déjà implémenté sous la plateforme de simulation Capsis. Par la suite, une simulation plus précise de ce processus, d'une importance capitale étant donné qu'il permet de prédire la lumière disponible en sous-bois pour la végétation et les jeunes arbres, nécessitera d'utiliser un modèle prenant en compte des formes de houppier plus réalistes. Cela est vrai en particulier pour les feuillus qui présentent de fortes dissymétries résultant d'une structure irrégulière du peuplement. Ce travail est en cours sur la base de la thèse de Da Silva (2008).

4.2. Les lacunes pour la simulation de la régénération (figure 35)

Si la croissance de la régénération a été relativement bien appréhendée en fonction de la lumière, quatre points font pour le moment cruellement défaut à une simulation réaliste du processus de régénération étant donné qu'ils peuvent influencer considérablement sur la structure de la population future de semis.

Le premier est la simulation de la mortalité des jeunes arbres. Les diverses expérimentations menées au cours de ce travail de thèse soulignent la nécessité de **mener des études sur un plus long terme** pour confirmer ou infirmer certaines hypothèses que nous avons formulées afin d'expliquer les résultats obtenus. Ceci oppose les notions d'approche synchronique, qui s'intéresse à un phénomène à un instant t , et d'approche diachronique, qui s'intéresse à l'évolution d'un phénomène au cours du temps. Même si certaines de nos expérimentations ont été suivies sur deux années consécutives, c'est un laps de temps extrêmement court à l'échelle de l'arbre. De ce fait, ces expérimentations ne nous permettent pas de quantifier la mortalité des semis et gaules de pin sylvestre. Cependant, il est prévu que les neuf dispositifs clôturés en forêt d'Orléans soient suivis sur le long terme par l'équipe « Forêts Hétérogènes » du Cemagref de Nogent-sur-Vernisson. Le suivi sera plus succinct que ce qui a été

réalisé au cours de la thèse et consistera en un relevé de mortalité et de hauteur et diamètre des semis de pin sylvestre en fin de saison.

En ce qui concerne les gaules, nous avons tout de même mis en évidence une dimension critique pour des niveaux d'éclairement donnés. Deux problématiques de recherche me paraissent alors intéressantes : i) la quantification du temps nécessaire au pin sylvestre pour atteindre sa dimension critique dans un environnement lumineux donné, qui donne des informations sur la mortalité des gaules poussant en sous-étage et ii) savoir si une fois cette dimension atteinte, une mise en lumière permettra une reprise de croissance ou non, notamment dans des sous-bois sombres. Cette dernière question est d'une grande importance, notamment pour donner des outils aux gestionnaires sur le calendrier et la nécessité de leurs interventions sylvicoles. Elle milite dans le sens d'expérimenter des interventions sylvicoles, par exemple sur les gaules de pin sylvestre que nous avons échantillonnées dans cette étude.

Enfin, nous avons remarqué lors du suivi des dispositifs installés en forêt d'Orléans qu'une forte **mortalité des semis était causée par la microfaune du sous-bois**, que ce soit du fait des limaces ou de pathogènes. Cependant, l'impact de la prédation par la microfaune n'est que rarement intégré dans les études concernant la régénération et n'est donc pas intégré dans les modèles de régénération (Price et al. 2001). Ceci illustre la nécessité de prendre en compte la prédation dans les expérimentations quantifiant les facteurs impliqués dans la régénération du pin sylvestre pour pouvoir améliorer le module de mortalité de RReShar.

Le second point nécessaire à l'amélioration du modèle RReShar concerne la production des graines, leur viabilité et la **potentialité pour que la graine passe au stade semis**. Un stage de M2 (E. Boutaud) a été lancé sur le sujet au Cemagref de Nogent et a pour objectifs i) de quantifier la production des graines par un comptage des cônes sur les arbres adultes, ii) d'estimer la viabilité des graines contenues dans les cônes (graines pleines ou vides) et iii) de déterminer l'influence de la litière, de la végétation en place et de la prédation sur la réussite de la germination. Ainsi, des lancements de graines seront réalisés dans différentes conditions stationnelles et notamment sur des tapis de végétation dense. Ceci éclaircira l'un des points restés ambigus dans mon travail de thèse. En effet, nous avons planté dans chacune des expérimentations des semis de pin déjà germés dans des petites mottes de tourbe (Jiffy). Même dans ces conditions, la mortalité des semis dans la végétation (dispositif forêt) a été très importante alors que les semis plantés avaient déjà un léger système racinaire. Ces nouvelles expérimentations permettront de quantifier les chances de succès d'installation d'un semis de pin si une graine tombe sur un tapis de feuilles, de racines ou de litière la séparant du sol minéral.

Etant donné que la dissémination du pin sylvestre (Debain 2003) et les aspects génétiques de la dissémination (Aspe 2009) ont été relativement bien étudiés, nous envisageons d'améliorer le modèle

sur ce point en utilisant les données existantes et en collaborant avec les différentes équipes de recherche.

Le troisième point qui manque pour une simulation réaliste de la régénération est la quantification du **partage de l'eau entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation interférente**. Dans la problématique actuelle des changements climatiques, avec une perspective de réduction de la pluviométrie estivale mais aussi une augmentation des pluies hivernales, la teneur en eau du sol est fondamentale à prendre en compte. Face à une augmentation potentielle des sécheresses dans les années à venir, il est en effet indispensable de quantifier, de la même manière que nous l'avons fait pour la lumière, l'influence respective de la végétation du sous-bois et des arbres adultes sur la teneur en eau du sol et donc sur la quantité d'eau disponible pour les jeunes arbres. Dans l'optique d'amener des réponses à ces questions, un stage de M2 (Pouzerat 2010) a été réalisé durant l'été 2010 dans les peuplements mélangés de chêne sessile – pin sylvestre sur lesquels j'ai travaillé au cours de ma thèse. Selon l'hypothèse reliant la biomasse de racines fines de la végétation et des arbres à l'absorption de l'eau du sol (Ammer et Wagner 2002, Gaudio 2009), le stage a consisté en des prélèvements de carottes de sol contenant des racines identifiées comme appartenant au chêne, au pin, à la callune, à la molinie ou à la fougère. A l'emplacement des carottes, la teneur en eau du sol a été mesurée et la pluviométrie estimée grâce à des pluviomètres. Cependant, les données hydriques (pluviométrie et teneur en eau du sol) ne sont encore une fois pas assez nombreuses pour quantifier le partage de l'eau, à l'image de ce qui a été réalisé au cours de ma thèse. Ceci souligne la difficulté liée aux mesures hydriques *in situ*. En effet, la nécessité et la régularité des mesures dépendent fortement des conditions météorologiques (il ne sert à rien de réaliser des mesures s'il pleut tout le temps par exemple). L'incapacité de réaliser une série de mesures à une période cruciale (sécheresse à la suite d'une grosse pluie par exemple) peut suffire à masquer les processus recherchés. La quantification du partage de l'eau peut ainsi nécessiter de longues périodes de mesure répétées durant la saison de végétation et je pense donc qu'il est impératif d'utiliser un matériel qui, comme les thermocouples, permet d'enregistrer la teneur en eau du sol et la pluviométrie de manière continue sur la saison de végétation. Nous avons tout de même des outils qui nous permettront, le jour où nous nous attèlerons à ce sujet, d'améliorer l'interprétation des résultats. En effet, nous avons maintenant une base de données sur la température du sous-bois (nécessaire au calcul de l'évapotranspiration) et nous sommes capables de prédire la biomasse de racines fines des arbres selon leur dimension et leur distance par rapport au point de mesure ainsi que la biomasse de racines fines de la végétation interférente.

Enfin, le dernier point est lié à la **dynamique de la végétation interférente**. En effet, nous avons quantifié le développement de la végétation en fonction de la lumière disponible en sous-bois. Cependant, les expérimentations ont porté soit sur de la végétation mature en forêt, soit sur des semis (ou des rhizomes portant un bourgeon de fronde pour la fougère). Comme pour le pin sylvestre, nous

n'avons donc pas étudié la dynamique de la végétation à partir du stade graine. Or, le modèle RReShar est également construit pour que des interventions sylvicoles puissent être simulées. Il est donc impératif de connaître le laps de temps que la végétation interférente mettra pour acquérir le développement que nous avons quantifié suite à une ouverture de la canopée. Ceci nécessite une approche expérimentale reposant sur l'ouverture de trouées dans la canopée arborée adulte et sur la quantification du temps de colonisation de l'espace disponible par les espèces interférentes. Nos résultats permettent cependant d'orienter la taille des trouées créées. L'équipe MGVF (Mission de la Gestion de la Végétation en Forêt, INRA de Nancy) travaille actuellement sur des expérimentations de ce type.

BIBLIOGRAPHIE

Pour une plus grande visibilité de l'ensemble des références bibliographiques utilisées dans ce manuscrit, toutes les références bibliographiques, y compris celles des trois articles, sont listées ici.

A

Adams PR, Beadle CL, Mendham NJ, Smethurst PJ (2003) The impact of timing and duration of grass control on growth of a young *Eucalyptus globulus* Labill. plantation. *New Forests* 26 : 147-165.

Aerts R (1989) Aboveground biomass and nutrient dynamics of *Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea* in a dry heathland. *Oikos* 56 : 31-38.

Aerts R, Boot RGA, Vandraart PJM (1991) The relation between aboveground and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87 : 551-559.

Aikens ML, Ellum D, McKenna JJ, Kelty MJ, Ashton MS (2007) The effects of disturbance intensity on temporal and spatial patterns of herb colonization in a southern New England mixed-oak forest. *Forest Ecology and management* 252 : 144-158.

Albaugh TJ, Allen HL, Zutter BR, Quicke HE (2003) Vegetation control and fertilization in midrotation *Pinus taeda* stands in the southeastern United States. *Annals of Forest Science* 60 : 619-624.

Allain R, Marie S, Servol F, Piroche JN, Pérot T (2004) Les peuplements mélangés chêne-pin sylvestre de la forêt domaniale d'Orléans : caractérisation typologique. Essai d'utilisation des modèles de croissance en hauteur établis en futaie régulière pour l'évaluation de la fertilité des peuplements mélangés. *Rapport final Cemagref*, 309 p.

Ammer C, Wagner S (2002) Problems and options in modelling fine-root biomass of single mature Norway spruce trees at given points from stand data. *Canadian Journal of Forest Research* 32 : 581-590.

Ammer C (2003) Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Annals of Forest Science* 60 : 163-171.

Aphalo PJ, Ballaré CL, Scopel AL (1999) Plant-plant signalling, the shade-avoidance response and competition. *Journal of Experimental Botany* 50 : 1629-1634.

Aranda I, Pardo F, Gil L, Pardos JA (2004) Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. *Acta Oecologica* 25:187-195

Aspe P (2009) Dynamique de la régénération naturelle chez le pin sylvestre, *Pinus sylvestris* L. : impacts de la structure des peuplements et des flux de gènes à différentes échelles spatiales sur la diversité génétique. *Thèse (biologie forestière)*, Université d'Orléans (France), 191 p.

Aubin I, Beaudet M, Messier C (2000) Light extinction coefficients specific to the understory vegetation of the southern boreal forest, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 30 : 168-177.

Aussenac G (2000) Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57 : 287-301.

B

Baize D (1988) *Guide des analyses courantes en pédologie*. INRA, Orléans (France), 172 p.

Balandier P, Pauwels D (2002) La lumière : outil sylvicole pour favoriser la diversité végétale ou la gestion cynégétique des peuplements de mélèze (*Larix* sp.). *Forêt Wallonne* 61 : 9-13.

Balandier P, Collet C, Miller JH, Reynolds PE, Zedaker SM (2006a) Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79 : 3-27.

Balandier P, Sonohat G, Sinoquet H, Varlet-Grancher C, Dumas Y (2006b) Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understorey of even-aged oak (*Quercus petraea*, *Q-robur*) stands. *Trees* 20 : 363-370.

Balandier P, Sinoquet H, Frak E, Giuliani R, Vandame M, Descamps S, Coll L, Adam B, Prévosto B, Curt T (2007) Six-year time course of light-use efficiency, carbon gain and growth of beech saplings (*Fagus sylvatica*) planted under a Scots pine (*Pinus sylvestris*) shelterwood. *Tree physiology* 27 : 1073-1082.

Balandier P, Marquier A, Gaudio N, Wehrle L, Casella E, Coll L, Kiewitt A, Harmer R (2009) Methods for describing light capture by understorey weeds in temperate forests: consequences for tree regeneration. *Proceedings de la conférence "Forest Vegetation Management - Towards Environmental Sustainability" (COST E47)*. Velje, Danemark, pp 73-75.

Balandier P, Frochot H, Sourisseau A (2009a) Improvement of direct tree seeding with cover crops in afforestation: Microclimate and resource availability induced by vegetation composition. *Forest Ecology and Management* 257 : 1716-1724.

Balandier P, Marquier A, Perret S, Collet C, Courbaud B (2010) Comment estimer la lumière dans le sous-bois forestier à partir des caractéristiques dendrométriques des peuplements ? *Rendez-vous Techniques ONF* 27-28 : 52-58.

Ballaré CL (1999) Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science* 4 : 97-102.

Ballester A, Vieitez AM, Vieitez E (1982) Allelopathic potential of *Erica vagans*, *Calluna vulgaris*, and *Daboecia cantabrica*. *Journal of Chemical Ecology* 8 : 851-857.

Barbeito I, Fortin MJ, Canellas I (2009) Response of pine regeneration to small-scale spatial variation in a managed Mediterranean mountain forest. *Applied Vegetation Science* 12 : 488-503.

Barbier S, Gosselin F, Balandier P (2008) Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254 : 1-15.

Barbier S, Balandier P, Gosselin F (2009) Influence of several traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review. *Annals of Forest Science* 66 : 602.

Bartelink HH (2000) A growth model for mixed forest stands. *Forest Ecology and Management* 134 : 29-43.

Bazzaz FA (1990) Plant-plant interactions in successional environments. Dans : Grace JB, Tilman D (eds) *Perspectives on plant competition*. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey (USA), pp 239-263.

Becker M, Lévy G (1990) Le point sur l'écologie comparée du chêne sessile et du chêne pédonculé. *Revue forestière française* 2 : 148-153.

Begon M, Harper JL, Townsend CR (1996) *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell science, Paris (France), 1068 p.

Bengtsson J, Nilsson SG, Franc A, Menozzi P (2000) Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132 : 39-50.

Berbigier P, Bonnefond JM (1995) Measurement and modelling of radiation transmission within a stand of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait). *Annals of Forest Science* 52 : 23-42.

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

Brêthes A (1993) *Les types de station forestière de l'Orléanais*. ONF, Paris (France), 400 p.

Brooker RW, Scott D, Palmer SCF, Swaine E (2006) Transient facilitative effect of heather on Scots pine along a grazing disturbance gradient in Scottish moorland. *Journal of Ecology* 94 : 637-645.

Buongiorno J, Peyron JL, Houllier F, Bruciamacchie M (1995) Growth and management of mixed species, uneven-aged forests in the French Jura: implications for economic returns and tree diversity. *Forest Science* 41 : 397-429.

C

Callaway RM (1995) Positive interactions among plants. *The botanical Review* 61 : 306-349.

Callaway RM, Walker LR (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 : 1958-1965.

Casper BB, Jackson RB (1997) Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28 : 545-570.

Catovsky S, Bazzaz FA (2002) Feedbacks between canopy composition and seedling regeneration in mixed conifer broad-leaved forests. *Oikos* 98 : 403-420.

Chabaud L, Nicolas L (2009) *Guide des sylvicultures. Pineraies des plaines du Centre et du Nord-Ouest*. Office National des Forêts (France), 399 p.

Chapman DS, Termansen M, Quinn CH, Jin NL, Bonn A, Cornell SJ, Fraser EDG, Hubacek K, Kunin WE, Reed MS (2009) Modelling the coupled dynamics of moorland management and upland vegetation. *Journal of Applied Ecology* 46 : 278-288.

Claveau Y, Messier C, Comeau PG, Coates KD (2002) Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Canadian Journal of Forest Research* 32 : 458-468.

Claveau Y, Messier C, Comeau PG (2005) Interacting influence of light and size on aboveground biomass distribution in sub-boreal conifer saplings with contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* 25 : 373-384.

Clinton BD (2003) Light, temperature, and soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 186 : 243-255.

Coll L (2003) Compétition pour les ressources entre de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L.) et la végétation dans des milieux en transition. Thèse (écologie forestière et écophysiologie), Université Clermont-Ferrand 2 (France), 150 p.

Coll L, Balandier P, Picon-Cochard C, Prévosto B, Curt T (2003) Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science* 60 : 593-600.

Coll L, Balandier P, Picon-Cochard C (2004) Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings to grass-induced belowground competition. *Tree Physiology* 24 : 45-54.

Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111 : 1119-1144.

Connell JH (1990) Apparent versus "real" competition in plants. Dans : Grace JB, Tilman D (eds) *Perspectives on plant competition*. Academic Press, Londres (Grande-Bretagne), pp 9-26.

Coomes DA, Grubb PJ (2000) Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 70 : 171-207.

Coquillard P (1993) Dynamique des systèmes agro-pastoraux de l'étage montagnard du Massif du Sancy et de la Chaîne des Puys : variations biologiques et fonctionnelles ; exemple d'application du modèle à *Calluna vulgaris* (L.) Hull. Thèse, Université Aix-Marseille (France), 266 p.

Courbaud B (1995) Modélisation de la croissance en forêt irrégulière. Perspectives pour les pessières irrégulières de montagne. *Revue Forestière Française* n° spécial : 173-182.

Courbaud B, De Coligny F, Cordonnier T (2003) Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology* 116 : 1-18.

Curt T, Balandier P, Cochard C, Coll L, Debain S, Frak E, Lepart J, Prévosto B, Sinoquet H (2002) Gestion durable de la végétation dans les espaces de moyenne montagne en cours de colonisation par les ligneux. *Rapport final de projet* (INRA, CNRS, CEMAGREF), 67 p.

Curt T, Coll L, Prévosto B, Balandier P, Kunstler G (2005) Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Annals of Forest Science* 62 : 51-60.

D

Da Silva D (2008) Caractérisation de la nature multi-échelles des plantes par des outils de géométrie fractale, influence sur l'interception de la lumière. *Thèse* (informatique), Université Montpellier 2 (France), 194 p.

Davis MA, Wrage KJ, Reich PB (1998) Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* 86 : 652-661.

Davis MA, Wrage KJ, Reich PB, Tjoelker MG, Schaeffer T, Muermann C (1999) Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology* 145 : 341-350.

De Chantal M, Leinonen K, Kuuluvainen T, Cescatti A (2003) Early response of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to an experimental canopy gap in a boreal spruce forest. *Forest Ecology and Management* 176 : 321-336.

De Kirwan C (1867) *Les conifères indigènes et exotiques*. Rothschild J., Paris (France), 311 p.

De la Rosa TM, Aphalo PJ, Lehto T (1998) Effects of far-red light on the growth, mycorrhizas and mineral nutrition of Scots pine seedlings. *Plant and Soil* 201 : 17-25.

De la Rosa TM, Lehto T, Aphalo PJ (1999) Does far-red light affect growth and mycorrhizas of Scots pine seedlings grown in forest soil? *Plant and Soil* 211 : 259-268.

Debain S (2003) L'expansion de *Pinus sylvestris* et de *Pinus nigra* sur le Causse Méjean : paramètres démographiques et interactions biotiques. *Thèse* (biologie de l'évolution et écologie), ENSAM, Montpellier (France), 160 p.

Debain S, Chadaeuf J, Curt T, Kunstler G, Lepart J (2007) Comparing effective dispersal in expanding population of *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra* in calcareous grassland. *Canadian Journal of Forest Research* 37 : 705-718.

Dehlin H, Nilsson MC, Wardle DA, Shevtsova A (2004) Effects of shading and humus fertility on growth, competition, and ectomycorrhizal colonization of boreal forest tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 34 : 2573-2586.

Dekker M, van Breugel M, Sterck FJ (2007) Effective height development of four co-occurring species in the gap-phase regeneration of Douglas fir monocultures under nature-oriented conversion. *Forest Ecology and Management* 238 : 189-198.

Delagrange S, Messier C, Lechowicz MJ, Dizengremel P (2004) Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology* 24 : 775-784.

Den Ouden J, Vogels D (1997) Mechanical resistance by an ectorganic soil layer on root development of seedlings *Pinus sylvestris*. *Plant and Soil* 197 : 209-217.

Den Ouden J (2000) The role of bracken (*Pteridium aquilinum*) in forest dynamics. *Thèse* (sciences environnementales), Université de Wageningen (Pays-Bas), 218 p.

Dickson RE, Tomlinson PT (1996) Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. *Annals of Forest Science* 53 : 181-196.

Dieguez-Aranda U, Dorado FC, Gonzadlez JGA, Alboreca AR (2006) Dynamic growth model for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) plantations in Galicia (north-western Spain). *Ecological Modelling* 191 : 225-242.

Dolling A, Zackrisson O, Nilsson MC (1994) Seasonal variation in phytotoxicity of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn). *Journal of Chemical Ecology* 20 : 3163.

Dolling AHU (1996) Interference of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) seedling establishment. *Forest Ecology and Management* 88 : 227-235.

Dougherty PM, Whitehead D, Vose JM (1994) Environmental influences on the phenology of pine. *Ecological Bulletins* 43 : 64-75.

Dreyer E, Collet C, Montpied P, Sinoquet H (2005) Caractérisation de la tolérance à l'ombrage des jeunes semis de hêtre et comparaison avec les essences associées. *Revue forestière française* 2 : 175-188.

Dulamsuren C, Hauck M, Bader M, Oyungerel S, Osokhjargal D, Nyambayar S, Leuschner C (2009) The different strategies of *Pinus sylvestris* and *Larix sibirica* to deal with summer drought in a northern Mongolian forest-steppe ecotone suggest a future superiority of pine in a warming climate. *Canadian Journal of Forest Research* 39 : 2520-2528.

Dumas Y (2002) Biologie et écologie : que savons-nous de la Fougère aigle ? *Revue Forestière Française* 4 : 357-374.

Dumas F (2002a) Contribution à la mise en place de la fonction métrologie au sein de l'équipe "Ecologie appliquée des milieux boisés"- Cemagref. *Rapport de stage*, Université de Clermont-Ferrand 2 (France), 75 p.

Dzwonko Z (2001) Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *Journal of Applied Ecology* 38 : 942-951.

E

Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulißen D (1992) *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Verlag Goltze, Göttingen (Allemagne), 248 p.

Ensminger I, Schmidt L, Lloyd J (2008) Soil temperature and intermittent frost modulate the rate of recovery of photosynthesis in Scots pine under simulated spring conditions. *New Phytologist* 177 : 428-442.

F

Farris E, Filigheddu R (2008) Effects of browsing in relation to vegetation cover on common yew (*Taxus baccata* L.) recruitment in Mediterranean environments. *Plant Ecology* 199 : 309-318.

Fernbach E, Mohr H (1990) Coaction of the blue/ultraviolet-A light and light absorbed by phytochrome in controlling growth of pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Planta* 180 : 212-216.

Fotelli MN, Gessler A, Peuke AD, Rennenberg H (2001) Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and delta C-13 composition. *New Phytologist* 151 : 427-435.

Fotelli MN, Rudolph P, Rennenberg H, Gessler A (2005) Irradiance and temperature affect the competitive interference of blackberry on the physiology of European beech seedlings. *New Phytologist* 165 : 453-462.

Frochot H, Armand G, Gama A, Nouveau M, Wehrlen L (2002) La gestion de la végétation accompagnatrice : état et perspective. *Revue forestière française* 6 : 505-520.

G

Galhidy L, Mihok B, Hagyo A, Rajkai K, Standovar T (2006) Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest. *Plant Ecology* 183 : 133-145.

Gallet C, Pellissier F (2002) Les interactions allélopathiques en milieu forestier. *Revue forestière française* 6 : 567-576.

Gamborg C, Larsen JB (2003) 'Back to nature' - a sustainable future for forestry? *Forest Ecology and Management* 179 : 559-571.

Gardiner ES, Hodges JD (1998) Growth and biomass distribution of cherrybark oak (*Quercus pagoda* Raf.) seedlings as influenced by light availability. *Forest Ecology and Management* 108 : 127-134.

Gärtner S, Reif A (2004) The impact of forest transformation on stand structure and ground vegetation in the southern Black Forest, Germany. *Plant and Soil* 264 : 35-51.

Gaudio N, Balandier P, Marquier A (2008) Light-dependent development of two competitive species (*Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*) colonizing gaps in temperate forest. *Annals of Forest Science* 65 : 104.

Gaudio N (2009) Impact of adult trees on soil water content and consequences on regeneration. *Rapport de mission* (COST-STSM-E47-4061), 6 p.

Gaudio N, Balandier P, Philippe G, Dumas Y, Jean F, Ginisty C (2011) Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *European Journal of Forest Research* DOI 10.1007/s10342-010-0403.

George LO, Bazzaz FA (1999) The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80 : 833-845.

Ghorbani J, Le Duc MG, McAllister HA, Pakeman RJ, Marrs RH (2006) Effects of the litter layer of *Pteridium aquilinum* on seed banks under experimental restoration. *Applied Vegetation Science* 9 : 127-136.

Gillard M (2010) développement de la ronce (*Rubus fruticosus*) en fonction de la disponibilité en lumière dans le sous-bois forestier. *Rapport de stage* (IUT), Université de Brest (France).

Gimingham CH (1960) Biological flora of the British Isles. *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *Journal of Ecology* 48 : 455-483.

Gliessman S, Muller C (1978) The allelopathic mechanisms of dominance in Bracken (*Pteridium aquilinum*) in Southern California. *Journal of Chemical Ecology* 4:337-362.

Goldberg DE (1990) Components of resource competition in plant communities. Dans : Grace JB, Tilman D (eds) *Perspectives on plant competition*. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey (USA), pp 27-49.

Grace JB (1990) On the relationship between plant traits and competitive ability. Dans : Grace JB, Tilman D (eds) *Perspectives on plant competition*. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey (USA), pp 51-65.

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

Grime JP (2001) *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley and sons (2nd ed.), Chichester (Grande-Bretagne), 417 p.

Grime JP, Hodgson JG, Hunt R (2007) *Comparative plant ecology, a functional approach to common British species*. Castlepoint Press, Chippenham (Grande-Bretagne), 748 p.

H

Hancock M, Egan S, Summers R, Cowie N, Amphlett A, Rao S, Hamilton A (2005) The effect of experimental prescribed fire on establishment of Scots pine *Pinus sylvestris* seedlings on heather *Calluna vulgaris* moorland. *Forest Ecology and Management* 212 : 199-213.

Hangs RD, Knight JD, Van Rees KCJ (2002) Interspecific competition for nitrogen between early successional species and planted white spruce and jack pine seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 32 : 1813-1821.

Hansen J, Vogg G, Beck E (1996) Assimilation, allocation and utilization of carbon by 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees during winter and early spring. *Trees* 11 : 83-90.

Harmer R, Robertson M (2003) Seedling root growth of six broadleaved tree species grown in competition with grass under irrigated nursery conditions. *Annals of Forest Science* 60 : 601-608

Harmer R, Morgan G (2007) Development of *Quercus robur* advance regeneration following canopy reduction in an oak woodland. *Forestry* 80 : 137-149.

Harper JL (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, Londres (Grande-Bretagne), 892 p.

Hasenauer H (2006) Concepts within tree growth modeling. Dans : Hasenauer H (ed) *Sustainable forest management: growth models for Europe*. Springer Verlag, Berlin (Allemagne), pp 3-17.

Hasenauer H, Kindermann G (2002) Methods for assessing regeneration establishment and height growth in uneven-aged mixed species stands. *Forestry* 75 : 385-394.

Hawkins B, Henry G (2004) Effect of nitrogen supply and irradiance on seedling survival and biomass in two evergreen, ericaceous species. *Scandinavian Journal of Forest Research* 19 : 415-423.

Heinrichs S, Schmidt W (2009) Short-term effects of selection and clear cutting on the shrub and herb layer vegetation during the conversion of even-aged Norway spruce stands into mixed stands. *Forest Ecology and Management* 258 : 667-678.

Heithecker TD, Halpern CB (2006) Variation microclimate associated with dispersed-retention harvests in coniferous forests of western Washington. *Forest Ecology and Management* 226 : 60-71.

Holeksa J (2003) Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecology* 168 : 57-67.

Humphrey JW, Swaine MD (1997) Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods .1. Competition from *Pteridium aquilinum*. *Journal of Applied Ecology* 34 : 577-584.

Hyppönen M, Alenius V, Valkonen S (2005) Models for the establishment and height development of naturally regenerated *Pinus sylvestris* in Finnish Lapland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20 : 347-357.

Hytönen J, Jylhä P (2005) Effects of competing vegetation and post-planting weed control on the mortality, growth and vole damages to *Betula pendula* planted on former agricultural land. *Silva Fennica* 39 : 365-380.

I

Iivonen S, Rikala R, Vapaavuori E (2001) Seasonal root growth of Scots pine seedlings in relation to shoot phenology, carbohydrate status, and nutrient supply. *Canadian Journal of Forest Research* 31 : 1569-1578.

J

Jach ME, Ceulemans R (1999) Effects of elevated atmospheric CO₂ on phenology, growth and crown structure of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings after two years of exposure in the field. *Tree Physiology* 19 : 289-300.

Jalal MAF, Read DJ, Haslam E (1982) Phenolic composition and its seasonal variation in *Calluna vulgaris*. *Phytochemistry* 21 : 1397-1401.

Janecek S, Leps J (2005) Effect of litter, leaf cover and cover of basal internodes of the dominant species *Molinia caerulea* on seedling recruitment and established vegetation. *Acta Oecologica* 28 : 141-147.

Jarret P (2004) *Guide des sylvicultures. Chênaie atlantique*. Office National des Forêts (France), 335 p.

Jefferies TA (1915) Ecology of the purple heath grass (*Molinia caerulea*). *Journal of Ecology* 3 : 93-109.

Jobidon R (2000) Density-dependent effects of northern hardwood competition on selected environmental resources and young white spruce (*Picea glauca*) plantation growth, mineral nutrition, and stand structural development - a 5-year study. *Forest Ecology and Management* 130 : 77-97.

K

Kaelke CM, Kruger EL, Reich PB (2001) Trade-offs in seedling survival, growth, and physiology among hardwood species of contrasting successional status along a light-availability gradient. *Canadian Journal of Forest Research* 31 : 1602-1616.

Karlsson C, Orlander G (2000) Soil scarification shortly before a rich seed fall improves seedling establishment in seed tree stands of *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 15 : 256-266.

Keddy PA (1990) Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities. In: Grace JB, Tilman D (eds) *Perspectives on plant competition*. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey (USA), pp 265-290.

King DA (2003) Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings. *Functional Ecology* 17 : 482-488.

Kneeshaw DD, Kobe RK, Coates KD, Messier C (2006) Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species. *Journal of Ecology* 94 : 471-480.

Kobe RK, Pacala SW, Silander JA, Canham CD (1995) Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* 5 : 517-532.

Koop H, Hilgen P (1987) Forest dynamics and regeneration mozaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *Forest Ecology and Management* 20 : 135-150.

Kozlowski TT (1971) Control of shoot growth. Dans : Kozlowski TT (ed) *Physiological ecology, growth and development of trees*, vol 1. Academic Press, New York et Londres, pp 296-386.

Kozlowski TT (2002) Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 158 : 195-221.

Kunstler G (2005) Dynamique du paysage et démographie des espèces arborées dominantes. La régénération du hêtre et du chêne sur les Grands Causses. *Thèse (biologie des populations et écologie)*, ENSAM, Montpellier (France), 108 p.

Kunstler G, Curt T, Bouchaud M, Lepart J (2006) Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 17 : 379-388.

Kuuluvainen T (1994) Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Ann. Zool. Fennici* 31 : 35-51.

L

Lanier L, Badré M, Delabrazé P, Dubourdieu J, Flammarion JP (1986) *Précis de sylviculture*. ENGREF, Nancy (France), 476 p.

Lanner RM (1998) Seed dispersal in *Pinus*. Dans : Richardson DM (ed) *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge (Grande-Bretagne), pp 281-295.

Lautenschlager RA (1999) Environmental resource interactions affect red raspberry growth and its competition with white spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 29 : 906-916.

Le Duc MG, Pakeman RJ, Marrs RH (2007) A restoration experiment on moorland infested by *Pteridium aquilinum*: Plant species responses. *Agriculture Ecosystems and Environment* 119 : 53-59.

Levine JM (1999) Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology* 80 : 1762-1769.

Lieffers VJ, Messier C, Stadt KJ, Gendron F, Comeau PG (1999) Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29 : 796-811.

Löf M (2000) Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: influence of interference from herbaceous vegetation. *Canadian Journal of Forest Research* 30 : 855-864.

Löf M, Welander NT (2004) Influence of herbaceous competitors on early growth in direct seeded *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. *Annals of Forest Science* 61 : 781-788.

Löf M, Bolte A, Welander NT (2005) Interacting effects of irradiance and water stress on dry weight and biomass partitioning in *Fagus sylvatica* seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20 : 322-328.

Löf M, Bergquist J, Brunet J, Karlsson M, Welanders T (2010) Conversion of Norway spruce to broadleaves - regeneration systems, fencing and performance of planted seedlings. *Ecological Bulletins* 53, sous presse.

Lyr H, Garbe V (1995) Influence of root temperature on growth of *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica*, *Tilia cordata* and *Quercus robur*. *Trees* 9 : 220-223.

Lyr H (1996) Effect of the root temperature on growth parameters of various European tree species. *Annals of Forest Science* 53 : 317-323.

M

Malcolm DC, Mason WL, Clarke GC (2001) The transformation of conifer forests in Britain - regeneration, gap size and silvicultural systems. *Forest Ecology and Management* 151 : 7-23.

Mallik AU (2003) Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: Role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22 : 341-366.

Marrs RH, Watt AS (2006) Biological flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology* 94 : 1272-1321.

Mason WL, Edwards C, Hale SE (2004) Survival and early seedling growth of conifers with different shade tolerance in a Sitka spruce spacing trial and relationship to understorey light climate. *Silva Fennica* 38 : 357-370.

Mayer P (2000) Hot spot: Forest policy in Europe: achievements of the MCPFE and challenges ahead. *Forest Policy and Economics* 1 : 177-185.

McCarthy N, Bentsen NS, Willoughby I, Balandier P (2010) The state of forest vegetation management in Europe in the 21st century. *European Journal of Forest Research* DOI 10.1007/s10342-010-0429-5.

Medail F (2001) Biogéographie, écologie et valeur patrimoniale des forêts de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) en région méditerranéenne. *Forêt Méditerranéenne* 22 : 5-22.

Messier C (1992) Effects of neutral shade and growing media on growth, biomass allocation, and competitive ability of *Gaultheria shallon*. *Canadian Journal of Botany* 70 : 271-2276.

Messier C, Puttonen P (1995) Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands - the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Canadian Journal of Forest Research* 25 : 343-354.

Messier C, Doucet R, Ruel JC, Claveau Y, Kelly C, Lechowicz MJ (1999) Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29 : 812-823.

Miina J, Eerikäinen K, Hasenauer H (2006) Modeling forest regeneration. Dans : Hasenauer H (ed) *Sustainable forest management: growth models for Europe*. Springer Verlag, Berlin (Allemagne), pp 93-109.

Mitchell RJ, Rose RJ, Palmer SCF (2008) Restoration of *Calluna vulgaris* on grass-dominated moorlands: The importance of disturbance, grazing and seeding. *Biological Conservation* 141 : 2100-2111.

Moola FM, Mallik AU (1998) Morphological plasticity and regeneration strategies of velvet leaf blueberry (*Vaccinium myrtilloides* Michx.) following canopy disturbance in boreal mixedwood forests. *Forest Ecology and Management* 111 : 35-50.

Morneau F, Duprez C, Hervé JC (2008) Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire Forestier National. *Revue forestière française* 2 : 107-120.

N

Nabuurs GJ (1996) Quantification of herb layer dynamics under tree canopy. *Forest Ecology and Management* 88 : 143-148.

Nambiar EKS (1990) Interplay between nutrients, water, root growth and productivity in young plantations. *Forest Ecology and Management* 30 : 213-232.

Nambiar EKS, Sands R (1993) Competition for water and nutrients in forests. *Canadian Journal of Forest Research* 23 : 1955-1968.

Ngo Bieng MA (2007) Construction de modèles de structure spatiale permettant de simuler des peuplements virtuels réalistes. Application aux peuplements mélangés chêne sessile - pin sylvestre de la région Centre. *Thèse* (sciences forestières), ENGREF, Paris (France), 213 p.

Niinemets U (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82 : 453-469.

Niinemets U (2006) The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. *Journal of Ecology* 94 : 464-470.

Nilsson MC, Wardle DA (2005) Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3 : 421-428.

Norberg G, Dolling A, Jaderlund A, Nilsson MC, Zackrisson O (2001) Control of heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) by steam treatment: Effects on establishment and early growth of Scots pine. *New Forests* 21 : 187-198.

Nystrand O, Granström A (1997) Forest floor moisture controls predator activity on juvenile seedlings of *Pinus sylvestris*. *Canadian Journal of Forest Research* 27 : 1746-1752.

O

Oleksyn T, Reich PB, Tjoelker MG, Chalupka W (2001) Biogeographic differences in shoot elongation pattern among European Scots pine populations. *Forest Ecology and Management* 148 : 207-220.

ONF (1997) La lumière et la forêt : synthèse bibliographique. *Bulletin technique* 34, 167 p.

ONF (2004) *Aménagement forestier*. Forêt domaniale d'Orléans. Massif de Lorris - Les Bordes, Région Centre (Loiret).

Oyen BH, Blom HH, Gjerde I, Myking T, Saetersdal M, Thunes KH (2006) Ecology, history and silviculture of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Norway - a literature review. *Forestry* 79 : 319-329.

P

Pacala SW, Canham CD, Silander JA, Kobe RK (1994) Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research* 24 : 2172-2183.

Pacala SW, Canham CD, Saponara J, Silander JA, Kobe RK, Ribbens E (1996) Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66 : 1-43.

Pagès JP, Michalet R (2003) A test of the indirect facilitation model in a temperate hardwood forest of the northern French Alps. *Journal of Ecology* 91 : 932-940.

Pagès JP, Michalet R (2006) Contrasted responses of two understorey species to direct and indirect effects of a canopy gap. *Plant Ecology* 187 : 179-187.

Paluch JG (2005) The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forests. *Forest Ecology and Management* 205 : 283-298.

Pardos M, Montes F, Aranda I, Canellas I (2007) Influence of environmental conditions on germinant survival and diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. *European Journal of Forest Research* 126 : 37-47.

Parker WC, Pitt DG, Morneau AE (2009) Influence of woody and herbaceous competition on microclimate and growth of eastern white pine (*Pinus strobus* L.) seedlings planted in a central Ontario clearcut. *Forest Ecology and Management* 258 : 2013-2025.

Pérot T, Perret S, Meredieu C, Ginisty C (2007) Prévoir la croissance et la production du Pin sylvestre : le module Sylvestris sous Capsis 4. *Revue forestière française* 1 : 57-84.

Pérot T, Goreaud F, Ginisty C (2008) Quels modèles de croissance pour les peuplements mélangés ? Exemple du mélange Chêne sessile - Pin sylvestre. *Revue Forestière Française* 2 : 215-232.

Pérot T (2009) Quel est le niveau de détail pertinent pour modéliser la croissance d'une forêt mélangée ? Comparaison d'une famille de modèles et application aux peuplements mélangés chêne sessile - pin sylvestre. *Thèse* (sciences agronomiques et forestières), AgroParisTech, Paris (France), 233 p.

Perrin H (1963) *Sylviculture*. vol.1. ENGREF, Nancy (France), 174 p.

Petrutan AM, Von Lüpke B, Petrutan IC (2009) Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings. *European Journal of Forest Research* 128 : 61-74.

Picon-Cochard C, Coll L, Balandier P (2006) The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia* 148 : 373-383.

Porté A, Bartelink HH (2002) Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling* 150 : 141-188.

Portsmuth A, Niinemets U (2007) Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional Ecology* 21 : 61-77.

Pouzerat A (2010) Répartition horizontale et verticale des racines d'arbres et de la végétation du sous-bois en peuplement mélangé chêne sessile-pin sylvestre; influence sur la teneur en eau. *Mémoire de fin d'études* (Master 2), Université de Bordeaux 1 (France), 36 p.

Prévosto B (1999) Analyse fonctionnelle des boisements spontanés et modélisation de leur développement. Application aux peuplements de *Betula pendula* (Roth.) et *Pinus sylvestris* (L.) en moyenne montagne volcanique (la chaîne des Puys, Massif Central). *Thèse* (écologie), Université d'Aix-Marseille 3 (France), 197 p.

Prévosto B, Curt T, Gueugnot J, Coquillard P (2000) Modeling mid-elevation Scots pine growth on a volcanic substrate. *Forest Ecology and Management* 131 : 223-237.

Prévosto B, Robert A, Coquillard P (2004) Development of *Cytisus scoparius* L. at stand and individual level in a mid-elevation mountain of the French Massif Central. *Acta Oecologica* 25 : 73-81.

Prévosto B, Dambrine E, Coquillard P, Robert A (2006) Broom (*Cytisus scoparius*) colonization after grazing abandonment in the French Massif Central: impact on vegetation composition and resource availability. *Acta Oecologica* 30 : 258-268.

Price DT, Zimmermann NE, Van Der Meer PJ, Lexer MJ, Leadley P, Jorritsma ITM, Schaber J, Clark DF, Lasch P, McNulty S, Wu J, Smith B (2001) Regeneration in gap models: priority issues for studying forest responses to climate change. *Climatic Change* 51, 475-508.

Pritchard JM, Comeau PG (2004) Effects of opening size and stand characteristics on light transmittance and temperature under young trembling aspen stands. *Forest Ecology and Management* 200 : 119-128.

Provendier D, Balandier P (2008) Compared effects of competition by grasses (*Graminoids*) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). *Annals of Forest Science* 65 : 510.

R

Rameau JC, Mansion D, Dume G (1989) *Flore forestière française, Plaines et collines*. Vol. 1. IDF, Paris (France), 1794 p.

Rameau JC (1990) Comportement dynamique du chêne pédonculé et du chêne sessile dans les successions forestières. *Revue Forestière Française* 2 : 155-164.

Rameau JC (1999) Accrus, successions végétales et modèles de dynamique linéaire forestière. *Ingénieries* n°spécial "Boisements naturels des espaces agricoles en déprise", 33-48.

Reich PB, Tjoelker MG, Walters MB, Vanderklein DW, Buschena C (1998) Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12 : 327-338.

Ribbens E, Silander JA, Pacala SW (1994) Seedling recruitment in forests - Calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75 : 1794-1806.

Ricard JP, Messier C (1996) Abundance, growth and allometry of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management* 81 : 153-160.

Ricard JP, Messier C, Delagrangé S, Beaudet M (2003) Do understory sapling respond to both light and below-ground competition?: a field experiment in a north-eastern American hardwood forest and a literature review. *Annals of Forest Science* 60 : 749-756

Richardson DM (2000) *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge (Grande-Bretagne), 527 p.

Robinson RK (1972) The production by roots of *Calluna vulgaris* of a factor inhibitory to growth of some mycorrhizal fungi. *Journal of Ecology* 60 : 219-224.

Robson TM, Rodriguez-Calcerrada J, Sanchez-Gomez D, Aranda I (2009) Summer drought impedes beech seedling performance more in a sub-Mediterranean forest understory than in small gaps. *Tree Physiology* 29 : 249-259.

Rodriguez-Calcerrada J, Mutke S, Alonso J, Gil L, Pardos JA, Aranda I (2008) Influence of overstory density on understory light, soil moisture, and survival of two underplanted oak species in a Mediterranean montane Scots pine forest. *Investigacion Agraria-Sistemas Y Recursos Forestales* 17 : 31-38.

Rodriguez-Calcerrada J, Cano FJ, Valbuena-Carabana M, Gil L, Aranda I (2010) Functional performance of oak seedlings naturally regenerated across microhabitats of distinct overstorey canopy closure. *New Forests* 39 : 245-259.

Royo AA, Carson WP (2006) On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research* 36 : 1345-1362.

Rundel WP, Yoder BJ (2000) Ecophysiology of *Pinus*. Dans : Richardson DM (ed) *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge (Grande-Bretagne), pp 296-323.

Rünk K, Zobel K (2007) Phenotypic plasticity and biomass allocation pattern in three *Dryopteris* (Dryopteridaceae) species on an experimental light-availability gradient. *Plant Ecology* 193 : 85-99.

S

Sack L, Grubb PJ (2001) Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance? *Functional Ecology* 15 : 145-154.

Sanchez-Gomez D, Zavala MA, Valladares F (2006) Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Oecologica* 30 : 322-332.

Schütt P, Koch W, Blaschke H, Lang KJ, Schuck HJ, Summerer H, Robert JF (1984) *Avant que forêt ne meure : le dépérissement de la forêt - principaux dégâts observés et évolution*. Delachaux et Niestlé, Paris (France), 96 p.

Schütz JP (1999) Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* 72 : 359-366.

Schütz JP (2001) Opportunities and strategies of transforming regular forests to irregular forests. *Forest Ecology and Management* 151 : 87-94.

Schütz JP (2004) Opportunistic methods of controlling vegetation, inspired by natural plant succession dynamics with special reference to natural outmixing tendencies in a gap regeneration. *Annals of Forest Science* 61 : 149-156.

Seiwa K, Ando M, Imaji A, Tomita M, Kanou K (2009) Spatio-temporal variation of environmental signals inducing seed germination in temperate conifer plantations and natural hardwood forests in northern Japan. *Forest Ecology and Management* 257 : 361-369.

Shropshire C, Wagner RG, Bell FW, Swanton CJ (2001) Light attenuation by early successional plants of the boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 31 : 812-823.

Silbernagel J, Moeur M (2001) Modeling canopy openness and understory gap patterns based on image analysis and mapped tree data. *Forest Ecology and Management* 149 : 217-233.

Sonohat G, Sinoquet H, Varler-Grancher C, Rakocevic M, Jacquet A, Simon JC, Adam B (2002) Leaf dispersion and light partitioning in three-dimensionally digitized tall fescue-white clover mixtures. *Plant, Cell and Environment* 25 : 529-538.

Sonohat G, Balandier P, Sinoquet H, Varlet-Grancher C, Jouvie R, De Berranger C, Dumas Y, Gosselin F (2003) Mesure de l'éclairement au sol dans les peuplements forestiers réguliers et relations avec leurs caractéristiques dendrométriques. *Rapport final de projet* (INRA, Cemagref, MAP), 87 p.

Sonohat G, Balandier P, Ruchaud F (2004) Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science* 61 : 629-641.

Stadt KJ, Lieffers VJ (2005) Comparing PAR transmission models for forest understorey vegetation. *Applied Vegetation Science* 8 : 65-76.

T

Tanja S, Berninger F, Vesala T, Markkanen T, Hari P, Mäkelä A, Ilvesniemi H, Hänninen H, Nikinmaa E, Huttula T, Laurila T, Aurela M, Grelle A, Lindroth A, Arneth A, Shibistova O, Lloyd J (2003) Air temperature triggers the recovery of evergreen boreal forest photosynthesis in spring. *Global Change Biology* 9 : 1410-1426.

Taylor K, Rowland AP, Jones HE (2001) *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology* 89 : 126-144.

Thomas SC, Halpern CB, Falk DA, Liguori DA, Austin KA (1999) Plant diversity in managed forests: Understory responses to thinning and fertilization. *Ecological Applications* 9 : 864-879.

Thomsen RP, Svenning JC, Balslev H (2005) Overstorey control of understorey species composition in a near-natural temperate broadleaved forest in Denmark. *Plant Ecology* 181 : 113-126.

Tilman D (1988) *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton (USA), 360 p.

Tilman D (1990) Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. Dans : Grace, J.B., Tilman, D. (Eds.) *Perspectives on plant competition*. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey (USA), pp 117-141.

Timbal J, Gelpe J, Garbaye J (1990) Preliminary-study of the depressive effect of *Molinia caerulea* (L.) Moench on early growth and mycorrhizal status of *Quercus rubra* seedlings. *Annals of Forest Science* 47 : 643-649.

Timbal J, Aussenac G (1996) An overview of ecology and silviculture of indigenous oaks in France. *Annals of Forest Science* 53 : 649-661.

V

Valladares F, Chico JM, Aranda I, Balaguer L, Dizengremel P, Manrique E, Dreyer E (2002) The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees* 16 : 395-403.

Valladares F, Niinemets U (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39:237-257.

Van Hees AFM (1997) Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought. *Annals of Forest Science* 54 : 9-18.

Van Hees AFM, Clerkx A (2003) Shading and root-shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. *Forest Ecology and Management* 176 : 439-448.

Vickers AD, Palmer SCF (2000) The influence of canopy cover and other factors upon the regeneration of Scots pine and its associated ground flora within Glen Tanar National Nature Reserve. *Forestry* 73 : 37-49.

Von Lüpke B (1998) Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species. *Forest Ecology and Management* 106 : 19-26.

Von Teuffel K, Hein S, Kotar M, Preuhsler EP, Puumalainen J, Weinfurter P (2006) End user needs and requirements. Dans : Hasenauer H (ed) *Sustainable forest management: growth models for Europe*. Springer Verlag, Berlin (Allemagne), pp 19-38.

W

Wagner RG, Little KM, Richardson B, McNabb K (2006) The role of vegetation management for enhancing productivity of the world's forests. *Forestry* 79 : 57-79.

Wagner S, Fisher H, Huth F (2009) Canopy effects on vegetation. Dans : *Proceedings de la conférence "Forest Vegetation Management - Towards Environmental Sustainability"* (COST E47), Velje, Danemark, pp 52-54.

Wagner S, Fisher H, Huth F (2010) Canopy effects on vegetation caused by harvesting and regeneration treatments. *European Journal of Forest Research* DOI 10.1007/s10342-010-0378-z.

Walters MB, Reich PB (1997) Growth of *Acer saccharum* seedlings in deeply shaded understories of northern Wisconsin: effects of nitrogen and water availability. *Canadian Journal of Forest Research* 27 : 237-247.

Walters MB, Reich PB (1999) Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* 143 : 143-154.

Weber P, Bugmann H, Rigling A (2007) Radial growth responses to drought of *Pinus sylvestris* and *Quercus pubescens* in an inner-Alpine dry valley. *Journal of Vegetation Science* 18 : 777-792.

Weisberg PJ, Hadorn C, Bugmann H (2003) Predicting understorey vegetation cover from overstorey attributes in two temperate mountain forests. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 122 : 273-286.

Williams H, Messier C, Kneeshaw DD (1999) Effects of light availability and sapling size on the growth and crown morphology of understory Douglas-fir and lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research* 29 : 222-231.

Willoughby I (1999) Future alternatives to the use of herbicides in British forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 29 : 866-874.

Willoughby I, Balandier P, Bentsen NS, McCarthy N, Claridge J (2009) Forest vegetation in Europe: current practice and future requirements. *Rapport final de la Cost Action E47*, Hampshire (Grande-Bretagne), 156 p.

Z

Zweifel R, Rigling A, Dobbertin M (2009) Species-specific stomatal response of trees to drought - a link to vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science* 20 : 442-454.

Noémie GAUDIO

Interactions pour la lumière au sein d'un écosystème forestier entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois.

Le renouvellement des peuplements forestiers irréguliers est envisagé par la création de trouées, afin d'augmenter localement l'éclairement en sous-bois et favoriser la croissance de la régénération d'arbres. Cependant, cette augmentation de lumière favorise aussi la colonisation des trouées par des espèces herbacées et semi-ligneuses compétitrices pour les ressources. Cette thèse s'est focalisée sur les interactions pour la lumière entre de jeunes pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) et une végétation interférente représentée par la callune (*Calluna vulgaris*), la molinie (*Molinia caerulea*) et la fougère (*Pteridium aquilinum*) dans le sous-bois de peuplements mélangés chêne sessile (*Quercus petraea*)-pin sylvestre.

La lumière est le facteur principal limitant la croissance des semis (hauteur < 0,30m) et gaules (0,30m < hauteur < 6m) de pin sylvestre. Cependant, alors que les semis supportent un ombrage conséquent, les besoins en lumière augmentent avec la dimension des individus.

Le développement des trois espèces interférentes a été quantifié en fonction de l'éclairement. A recouvrement égal, la fougère intercepte plus de lumière que la molinie et la callune. La fougère affecte donc plus négativement la croissance des semis de pin, notamment parce qu'elle est aussi capable de développer un couvert dense même pour de très faibles éclaircissements. Pour les trois espèces, des facteurs autres que la lumière sont cependant impliqués qui pourraient être des phénomènes d'allélopathie, de compétition souterraine ou d'interférence mécanique. Les différents résultats sont intégrés dans un modèle conceptuel de dynamique forestière (RReShar, Regeneration and Resource Sharing).

Mots clé : pin sylvestre, régénération naturelle, compétition, lumière, végétation du sous-bois, modèle de dynamique forestière.

Light interactions within a forest ecosystem between the adult trees, the young trees and the understorey vegetation.

Irregular forest stands regeneration is considered using gap creation that provokes a light increase in the understorey. The light increase leads to the recruitment of new trees as well as the potential colonization by competitive herbaceous and shrubby species. This study focused on light interactions between Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings and saplings and competitive vegetation made up of *Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum* growing in mixed sessile oak (*Quercus petraea*)-Scots pine stands in acidic temperate forests in France.

The light was the key limiting factor controlling Scots pine seedling and sapling growth. Seedlings are able to tolerate a consequent shading, whereas sapling light requirement increases with their size. The growth of *C. vulgaris*, *M. caerulea* and *P. aquilinum* was measured according to light availability. For a given cover, *P. aquilinum* intercepted more light than *M. caerulea* and *C. vulgaris*. *P. aquilinum* involved a more pronounced decrease of pine seedling growth as this species was able to reach high cover even in very shaded conditions. For all the three species, processes like allelopathy, belowground competition or mechanical interference were assumed to also impede with pine seedling growth. All those results were integrated in a conceptual forest dynamics model named RReShar (Resource and Regeneration Sharing).

Key words: Scots pine, natural regeneration, competition, light, understorey vegetation, modelling forest dynamics.