



HAL
open science

Ombre et forêts : pourquoi certaines essences sont-elles plus tolérantes à l'ombre que d'autres lors des phases de régénération ?

Erwin Dreyer, Pierre Montpied, Daniel Epron, Catherine Collet

► To cite this version:

Erwin Dreyer, Pierre Montpied, Daniel Epron, Catherine Collet. Ombre et forêts : pourquoi certaines essences sont-elles plus tolérantes à l'ombre que d'autres lors des phases de régénération ?. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2010, 27-28, pp.43-51. hal-01195032

HAL Id: hal-01195032

<https://hal.science/hal-01195032>

Submitted on 31 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ombre et forêts : pourquoi certaines essences sont-elles plus tolérantes à l'ombre que d'autres lors des phases de régénération ?

La phase de régénération est déterminante pour la composition des peuplements forestiers, et les différences de tolérance à l'ombre entre essences y jouent un rôle très important. Pour le sylviculteur qui cherche à orienter les dynamiques de succession vers les mélanges souhaités en agissant sur l'ouverture du couvert, il est important de connaître les mécanismes biologiques qui expliquent les différences de tolérance à l'ombre. Cet article fait le point des recherches récentes sur la question.

La sylviculture cherche à optimiser la croissance des arbres, au bénéfice des essences souhaitées. Pendant la phase de régénération (phase déterminante pour la composition du peuplement futur), la sylviculture contrôle le degré d'ouverture du couvert et la compétition inter et intra-spécifique entre les semis ou avec la végétation accompagnatrice. Ces différentes formes de compétition ont un lien fort avec la quantité de lumière disponible autour des semis.

De fait, on sait que les exigences en lumière diffèrent sensiblement d'une essence à l'autre. Les «tempéraments» des essences ont été largement décrits et sont utilisés pour piloter les régénérations via le degré d'ouverture des couverts lors des coupes correspondantes. Les exigences en lumière font également partie des traits de vie utilisés pour décrire les caractéristiques de la végétation. On distingue classiquement les espèces dryades, très tolérantes à l'ombre, comme le sapin et le hêtre, d'espèces plus exigeantes en lumière pour leur régénération, comme les chênes, les bouleaux, les pins...



A. André, ONF

L'importance lors de la régénération des différences de tolérance à l'ombre entre essences est particulièrement visible dans les forêts faiblement ou non gérées, comme les forêts tropicales humides. La disponibilité en lumière sous couvert est extrêmement réduite dans ces forêts (de l'ordre de 1 % de la lumière qui atteint la canopée) ; des niveaux d'éclairement aussi faibles ne permettent la survie que d'un petit nombre d'espèces très tolérantes à l'ombre. Ces forêts, très riches en espèces (près de 2000 espèces en forêt tropicale de Guyane !), se régénèrent essentiellement par chablis, créant des trouées qui augmentent fortement la disponibilité locale en lumière et permettent à la fois le développement des individus préexistants au chablis (souvent des essences très tolérantes à l'ombre) et l'installation de nouvelles espèces pionnières et exigeantes en lumière. L'ouverture du couvert est donc bien le pilote de la régénération et de la succession forestière (ONF, 1997).

Ces dynamiques forestières ont été très étudiées en forêt tropicale humide, ainsi que dans les forêts tempérées nord-américaines, assez riches en espèces et pour certaines, soumises à une gestion de faible intensité. Elles l'ont été beaucoup moins dans les forêts tempérées européennes, qui sont souvent dominées par un faible nombre d'espèces et sont pour la grande majorité soumises à un régime d'éclaircies régulières. Cependant, du fait du regain d'intérêt pour les forêts mélangées, de nouvelles recherches ont été entreprises depuis peu pour améliorer notre connaissance des exigences en lumière des espèces européennes pendant la phase de régénération, et des **processus biologiques expliquant les différences de tolérance à l'ombre**. C'est cette dernière question que nous abordons ici, en apportant des éléments de réponse issus de travaux de recherche récents.

Tolérance à l'ombre, plasticité, ontogénie

Tolérance à l'ombre : une affaire de survie !

La lumière est indispensable aux plantes car elle leur fournit l'énergie nécessaire à la photosynthèse et donc à la croissance et la survie. Une faible disponibilité en lumière est impropre à assurer une croissance et un développement suffisants même pour une espèce particulièrement tolérante à l'ombre. Dans des situations de très faible lumière, la plupart des espèces sont capables de germer mais, pour beaucoup d'entre elles, les semis meurent ensuite rapidement.

Quand on compare des espèces entre elles, les espèces les moins tolérantes croissent souvent plus vite que les espèces tolérantes et ce, quel que soit le niveau de lumière. Ainsi, quand on compare des semis de hêtre, d'érable sycomore et de frêne, le classement (par ordre croissant de vitesse de croissance : hêtre-érable-frêne) est identique sur une gamme de niveaux de lumière allant de 5 % à 100 % de la lumière atteignant la canopée. Les différences de tolérance à l'ombre ne s'expriment donc généralement pas par des différences de croissance entre situations d'ombre et de lumière, mais plutôt par des différences dans la survie des semis. Ainsi, **la tolérance à l'ombre est définie comme la capacité de survie à de très faibles niveaux de lumière**, et non comme la capacité à assurer une croissance importante.

Un phénotype qui change selon le climat lumineux : la plasticité

La lumière module le phénotype des arbres : des individus de la même espèce (voire des clones génétiquement identiques) ne présentent pas les mêmes caractéristiques (dimensions, architec-

ture, anatomie, physiologie) selon qu'ils se développent en pleine lumière ou à l'ombre. Ces différences relèvent de ce que l'on appelle la **plasticité phénotypique**, conduisant à des phénotypes d'ombre et des phénotypes de lumière. Les spécificités des phénotypes d'ombre contribuent à améliorer significativement la survie et la croissance des individus dans des situations de faible disponibilité en lumière.

La caractérisation de la plasticité phénotypique comporte des difficultés. L'une d'elles réside dans le fait que certaines des différences observées entre phénotypes d'ombre et de lumière sont uniquement causées par les différences de dimension des individus à âge égal : on parlera de **différences ontogéniques**, c'est-à-dire de différences dues à des décalages dans le programme de développement des individus. En effet, pour toutes les espèces, l'ombre se traduit par un très fort ralentissement de la croissance, les individus développés à l'ombre sont donc beaucoup plus petits à âge égal. Ils présentent de très nettes différences de surface foliaire, sont moins ramifiés et développent comparativement moins de racines : ce sont là des effets en grande partie ontogéniques. D'autres différences sont indépendantes des dimensions et caractéristiques d'un réel impact de la lumière sur d'autres processus que la croissance et l'ontogénèse : on parlera de **plasticité vraie**.

La plasticité phénotypique en réponse à des variations de la disponibilité en lumière, apparaît dans toutes les espèces indépendamment de leur degré de tolérance à l'ombre ; **l'amplitude des réponses plastiques est très similaire dans toutes les espèces testées et ne constitue donc pas un trait identifiant les espèces tolérantes**. Ainsi par exemple, le hêtre

présente une plasticité des caractères architecturaux (développement des branches, développement de l'appareil foliaire) en réponse à une variation de l'éclairement, qui est similaire à celle de l'érable sycomore ou du frêne, contrairement à ce qu'une analyse un peu rapide peut laisser penser. En fait, la plus grande variabilité des caractères architecturaux que l'on observe sur des semis de hêtre poussant en forêt dans des situations contrastées de lumière, résulte uniquement de leur plus forte survie à faible éclairement et des plus grandes dimensions qu'ils atteignent dans ces conditions.

Dans la suite de cet article, nous nous attacherons à toujours identifier les effets liés à l'ontogénie pour pouvoir distinguer la plasticité vraie.

Réponses plastiques à l'ombre : quelques exemples

Pour mettre en évidence la plasticité des réponses à la lumière, on peut travailler en forêt, dans des situations contrastées de disponibilité en lumière. Cependant, entre une clairière et un couvert dense, par exemple, des différences importantes apparaissent aussi pour d'autres facteurs, en particulier la disponibilité en eau et en éléments minéraux du sol. Les différences observées ne sont donc pas dues exclusivement aux différences de disponibilité en lumière. Une alternative est d'utiliser des ombrières artificielles et de cultiver les individus dans des substrats identiques avec des régimes d'irrigation adaptés, afin de minimiser les effets autres que ceux de disponibilité en lumière (Dreyer et al. 2005). Dans ces conditions, les réponses aux conditions contrastées d'éclairement s'observent sans ambiguïté. Certaines des différences observées se voient de façon évidente

(croissance, architecture, morphologie foliaire), d'autres nécessitent des mesures physiologiques fines (photosynthèse, transfert d'eau).

Interception de la lumière par les semis : pas de relation entre tolérance et efficacité d'interception de la lumière

Les différences entre semis à l'ombre et à la lumière les plus aisées à observer concernent la morphologie des axes ligneux et de l'appareil foliaire. À dimensions équivalentes, les semis à l'ombre ont généralement des axes ligneux (tige et branches) plus filiformes et plus plagiotropes et l'inclinaison de leurs feuilles est plus proche de l'horizontale.

Par ailleurs, on observe également un degré de recouvrement des feuilles (qui provoque de l'auto-ombre) plus faible chez les semis à l'ombre, et une hypothèse logique serait que les semis à l'ombre optimisent la géomé-

trie du feuillage pour améliorer l'interception de la lumière. Delagrangue et al (2006) ont testé cette hypothèse en numérisant la disposition (position et orientation) des feuilles de semis de différentes espèces qui s'étaient développés sous trois régimes lumineux. Le résultat est relativement clair : le principal facteur modulant l'interception de lumière est la surface foliaire totale développée par les individus. À surface équivalente, aucune différence entre les semis des trois traitements n'est apparue : la plasticité de l'efficacité d'interception s'est essentiellement exprimée par le biais de la modulation de la croissance totale (figure 1). Ces effets sont donc essentiellement ontogéniques. Des différences significatives sont apparues entre espèces et le hêtre, l'espèce la plus tolérante à l'ombre de l'expérimentation, présentait l'efficacité la plus faible !

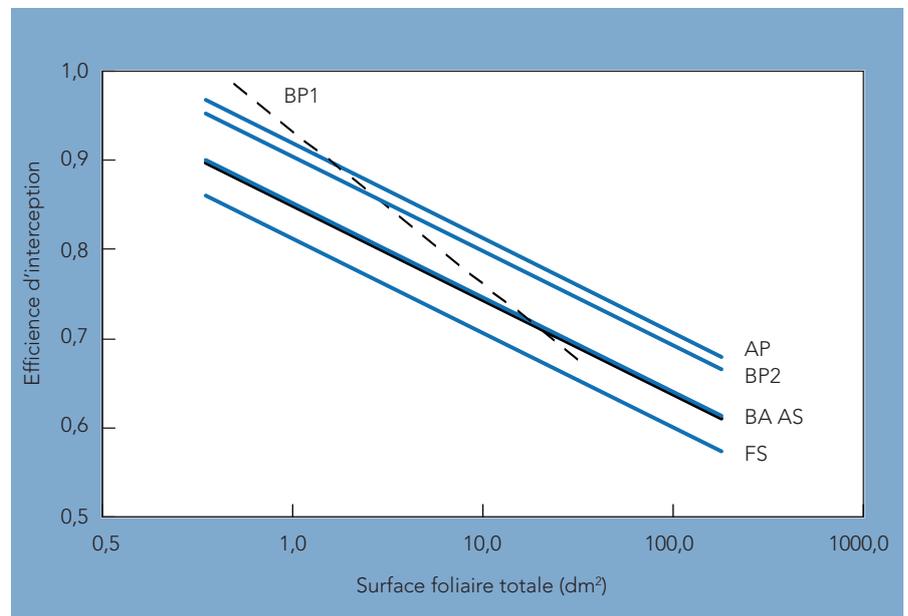


Fig. 1 : efficacité d'interception de la lumière en fonction de la surface foliaire totale de jeunes plants de 1 et de 2 ans cultivés sous différents niveaux de lumière

Les traitements de lumière n'ont induit aucune différence et ne sont donc pas indiqués. Les différences entre espèces sont significatives. AP : érable sycomore ; AS : érable à sucre ; BA : bouleau jaune ; BP1, BP2 : bouleau verruqueux en 1^e et 2^e année ; FS : hêtre d'Europe. À surface foliaire équivalente, l'efficacité d'interception du hêtre est la plus faible. D'après Delagrangue et al. 2006.

Plasticité des feuilles et de la photosynthèse : une capacité de photosynthèse plus faible pour les feuilles d'ombre

Les feuilles des phénotypes d'ombre sont plus fines, présentent une masse surfacique (rapport entre la biomasse des feuilles et leur surface foliaire) plus faible mais sont plus riches en chlorophylles par unité de masse. Il en résulte une capacité de photosynthèse par unité de surface plus faible que pour les feuilles des phénotypes de lumière, alors que cette même capacité ramenée à la masse foliaire reste relativement constante. Ces différences observées sur des jeunes semis installés le long de gradients horizontaux de disponibilité de lumière sont analogues à celles que l'on peut observer sur un même arbre adulte dans un transect vertical entre les feuilles de lumière du haut de la canopée et celles d'ombre du bas de la canopée. En général, les feuilles d'ombre présentent plus de stomates que les feuilles de lumière, et développent également une résistance plus élevée à la diffusion du CO₂ utilisé par la photosynthèse (Montpied et al. 2009). L'augmentation des teneurs en chlorophylles permet également de légèrement mieux utiliser la lumière interceptée par les feuilles.

Un coût de construction qui diffère entre feuilles d'ombre et feuilles de lumière

De toute manière, un investissement important dans des structures photosynthétiques ne serait guère rentable sous les faibles éclaircissements auxquels sont soumises ces feuilles, qui ne permettent qu'une photosynthèse très réduite. Des études récentes ont abordé la question du «coût de construction» des feuilles, c'est-à-dire de l'investissement en énergie (sous forme de glucides produits par la photosynthèse) nécessaire pour installer les structures foliaires et, en parallèle, du temps de retour sur investissement de la construction de ces

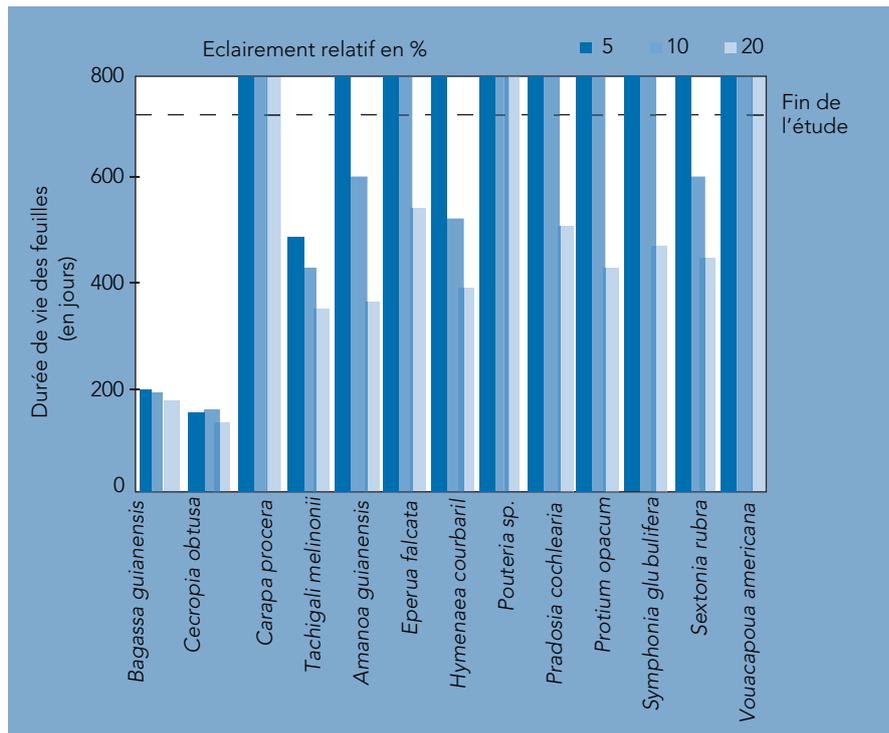


Fig. 2 : durée de vie de feuilles de 13 espèces de forêt tropicale humide cultivées sous trois régimes lumineux à Kourou ; la durée de vie diminue quand la lumière augmente, avec des différences interspécifiques très nettes (Coste et al. 2009b)

Certaines espèces sont pionnières comme Bagassa guianensis et le bois canon (Cecropia obtusa), d'autres sont tolérantes à l'ombre comme Vouacapoua americana ou Symphonia glubulifera. Dans bien des cas, la durée de l'expérimentation a été trop courte pour permettre une estimation de la durée de vie des feuilles !

feuilles, qui risque d'être plus long sous faible lumière. Le coût de construction dépend essentiellement de la composition biochimique des tissus et de la masse surfacique (la quantité de tissus à installer par unité de surface). Les feuilles de lumière et d'ombre présentent des compositions biochimiques assez différentes ; cependant, ces différences se compensent et, à masse équivalente, la formation des tissus est aussi exigeante en énergie pour les feuilles d'ombre que pour les feuilles de lumière. De ce fait, le coût de construction d'une feuille est fortement conditionné par la masse surfacique, à travers un large gradient de conditions de lumière. Ce point a été vérifié sur une série d'espèces tempérées (Barthod and Epron 2005) et tropicales (Coste et al. 2009b).

Une durée de vie sensiblement plus longue pour les feuilles d'ombre

De manière plus surprenante, la durée de vie des feuilles est également sensible à la disponibilité en lumière. Pour les espèces décidues tempérées, la durée de vie des feuilles est fortement conditionnée par l'alternance saisonnière ; on sait qu'elle augmente actuellement du fait des changements climatiques (Lebourgeois et al, 2008). Ce n'est plus vrai pour les essences sempervirentes, et encore moins pour des espèces de forêt tropicale humide soumises à un régime microclimatique quasi stable. Des données récentes obtenues en Guyane (Coste 2008; Coste et al. 2009a) montrent que la durée de vie des feuilles de semis cultivés sous différents régimes d'ombre est fortement modulée par la disponibilité en lumière

(figure 2). Elle est très sensiblement plus longue à l'ombre. Les différences sont de l'ordre du simple au double, et affectent aussi bien les espèces pionnières à forte croissance et à faible durée de vie des feuilles que les espèces d'ombre. La durée de vie des feuilles de certaines espèces a largement dépassé les 3 ans de l'étude. Des observations de terrain montrent également que des semis sous ombre intense ont pu conserver leurs feuilles pendant plus de 6 ans, alors qu'en pleine lumière ils les perdent au bout de 2-3 ans. Les conséquences d'un prolongement de la vie des feuilles sont évidentes : cela permet d'augmenter la quantité de carbone assimilée par rapport au coût initial de la feuille.

Un investissement moindre de semis d'ombre dans les structures de transfert d'eau

Sous ombre, les jeunes arbres sont soumis, à surface foliaire équivalente, à une demande transpiratoire plus faible qu'en pleine lumière (moins de rayonnement reçu, hygrométrie plus élevée). On peut se demander si le système de transport d'eau (le xylème et les tissus spécialisés) s'ajuste à cette demande réduite. Un premier ajustement est la réduction du développement racinaire à surface foliaire équivalente, communément observée sur les individus se développant à l'ombre. Un autre ajustement est la baisse de conductance hydraulique observée également à surface foliaire équivalente chez les individus poussant à l'ombre qui développent proportionnellement moins de structures conductrices qu'à la lumière (Barigah et al. 2006). Plus encore, la vulnérabilité à la cavitation, c'est-à-dire le risque de perte de fonctionnalité de transfert de sève brute dans les vaisseaux conducteurs quand la tension dans ces vaisseaux augmente, est sensiblement plus élevée à l'ombre. De fait, le risque pour les individus d'ombre d'être soumis à contrainte

hydraulique est plus faible qu'en pleine lumière, et ils investissent donc moins dans les structures de transfert d'eau et dans leur «solidité» (Barigah et al. 2006 ; Cochard et al. 1999 ; figure 3).

Finalement, quelles différences de plasticité entre espèces selon leur tolérance à l'ombre ?

On pensait initialement que les différences entre phénotypes

d'ombre et de lumière étaient de plus forte ampleur pour les espèces tolérantes qui auraient présenté ainsi une plus forte capacité à ajuster leur phénotype aux conditions de faible lumière. Il semble cependant qu'il n'en est rien : la plupart des traits étudiés pour l'instant présentent la même plasticité pour les espèces tolérantes que pour les espèces intolérantes.

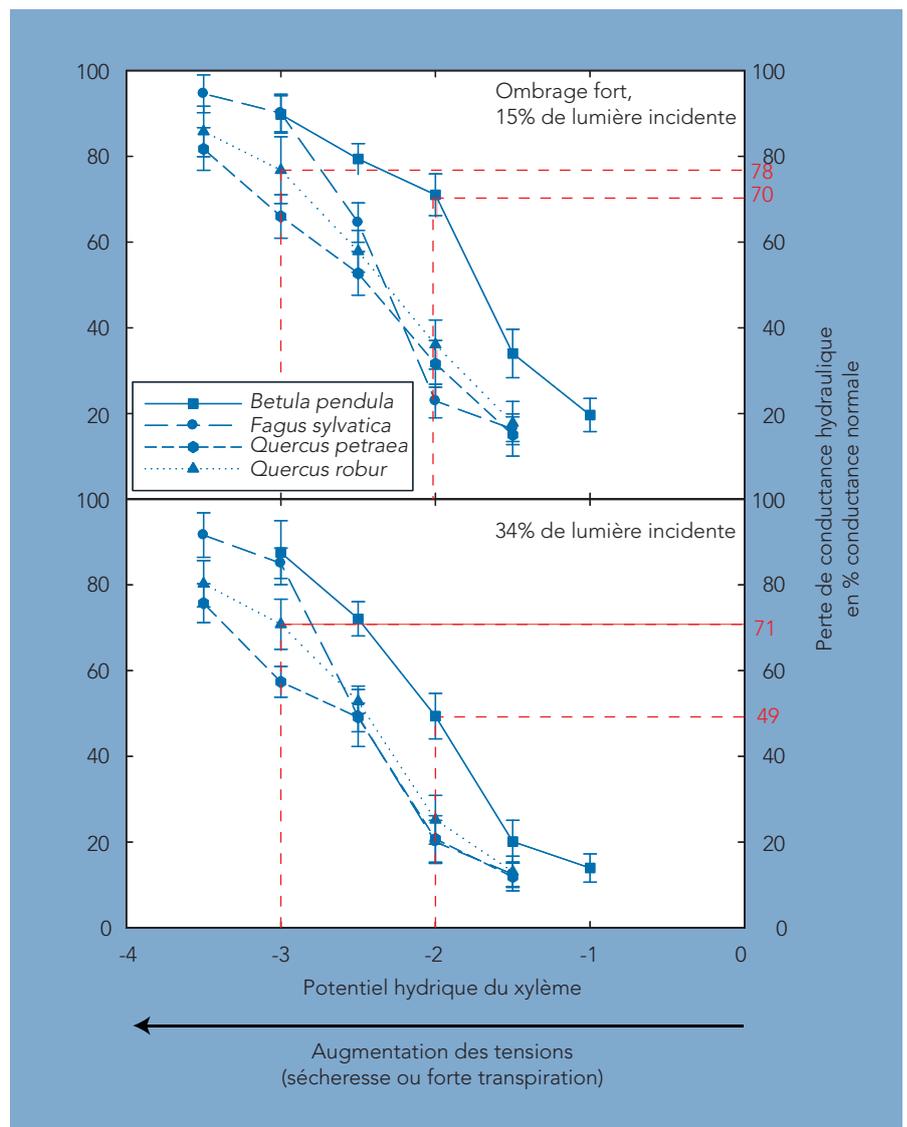


Fig. 3 : évolution de la perte de conductance hydraulique en fonction des tensions (potentiel hydrique du xylème) dans des rameaux de l'année de semis de chêne, hêtre et bouleau cultivés sous deux niveaux d'ombre. On constate (i) que le bouleau est plus vulnérable que les trois autres espèces et (ii) qu'à potentiel équivalent, la perte de conductance des 3 espèces est plus grave sous ombrage fort (exemples en rouge). Cela traduit une plus forte vulnérabilité à la cavitation dans les phénotypes d'ombre. Barigah et al. 2006.

Bilan de carbone et tolérance à l'ombre

Nous venons de voir que la plasticité des semis en réponse à l'ombre s'exprime à travers un ensemble de traits qui paraissent assez disparates. Il nous faut maintenant intégrer ces différents traits pour comprendre comment ils permettent d'expliquer les différences de tolérance entre espèces. Pour cela, nous allons décrire une base théorique permettant d'expliquer pourquoi les phénotypes d'ombre sont mieux à même de survivre sous faible lumière que les phénotypes de lumière. L'idée centrale est que pour survivre, les individus doivent assimiler par photosynthèse au moins autant de carbone qu'ils n'en perdent (respiration pour maintenir les tissus en vie, abscission des feuilles et des racines, herbivorie).

Maintenir l'équilibre photosynthèse-respiration

Dans une première approche, nous allons nous intéresser à l'équilibre entre assimilation photosynthétique et respiration. L'assimilation photosynthétique de carbone dépend notamment de la quantité de lumière interceptée, qui augmente avec la surface foliaire développée et la lumière disponible ; la respiration dépend essentiellement de la biomasse vivante présente. Sous forte lumière, les feuilles interceptent habituellement assez de lumière pour fournir l'énergie nécessaire à la maintenance des tissus vivants et à la mise en place de nouveaux tissus (feuilles, tiges, racines). Dans ces conditions, les semis parviennent à maintenir un bilan positif entre l'assimilation et la respiration, même quand ils sont de grande taille et ont des niveaux de respiration élevés. Sous faible éclairage, cela devient beaucoup plus problématique. L'assimilation est alors fortement réduite et, pour les semis de grande taille qui ont une respiration élevée, le bilan de carbone devient négatif.

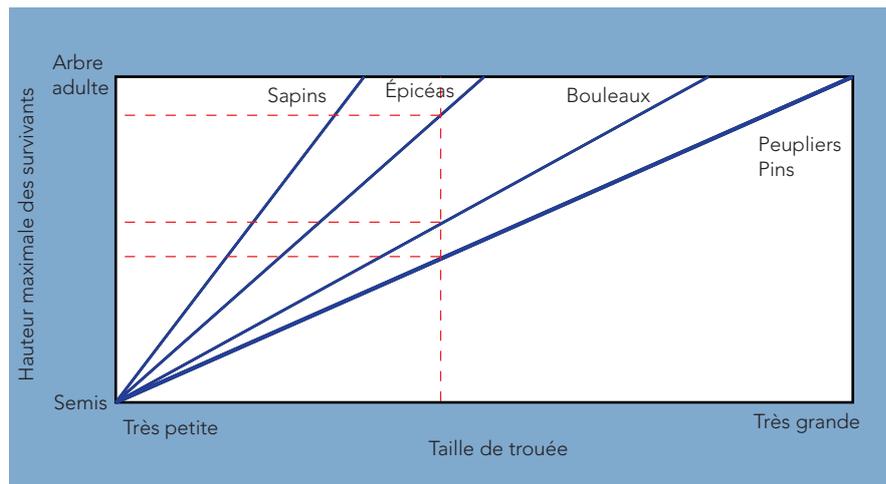


Fig. 4 : hauteur maximale atteinte par les survivants dans des trouées en fonction de la dimension des trouées, donc de la disponibilité en lumière (études sur des groupes d'espèces dans les forêts mélangées d'Amérique du Nord (Messier et al. 1999)

Pour une même taille de trouée, les essences tolérantes (sapins, épicéas) peuvent atteindre une hauteur plus élevée (avec un âge plus avancé) que les essences intolérantes (bouleaux, peupliers, pins).

La solution pour maintenir un bilan de carbone positif sous faible lumière est alors d'augmenter la surface foliaire en diminuant les structures de support ou de maximiser le rapport surface foliaire/structures de support. Un système racinaire de dimension limitée, des rameaux de petit diamètre portant des feuilles qui ne se superposent pas (pour augmenter l'efficacité d'interception de lumière), une dimension d'ensemble faible, voilà autant de caractéristiques qui participent au maintien d'un bilan de carbone positif malgré la faible lumière. Les espèces capables de produire des individus de petite taille, avec des structures de support réduites sont bien entendu favorisées par rapport à celles qui ont une croissance rapide et qui finissent généralement par dépérir.

Une vérification indirecte de ce modèle théorique a été fournie par les études démographiques en forêt, au cours desquelles les chercheurs essentiellement nord-américains ont analysé les dimensions que peuvent atteindre des jeunes sujets sans dépérir dans différentes condi-

tions d'ouverture de la canopée. Ils ont ainsi constaté que pour chaque espèce il existait une dimension maximale des survivants, et que cette dimension maximale augmentait avec le niveau de lumière reçue. À niveau de lumière donné, les dimensions maximales sont plus fortes pour les espèces tolérantes que pour des espèces intolérantes (Messier et al. 1999) (figure 4) ; la raison en est que les espèces tolérantes maintiennent un rapport surface foliaire/structure de support élevé, ce qui leur permet de survivre à de faibles niveaux de disponibilité en lumière qui limitent fortement la photosynthèse.

Une conséquence directe de ce modèle est la diminution de la tolérance à l'ombre avec l'âge des arbres, couramment observée par les forestiers pour de nombreuses espèces. Cette constatation est clairement expliquée par le modèle : en effet, avec l'âge les dimensions des arbres augmentent et, avec les dimensions, le rapport surface foliaire/structure de support diminue. Il faut donc des quantités plus importantes de lumière pour assurer la survie de ces individus.

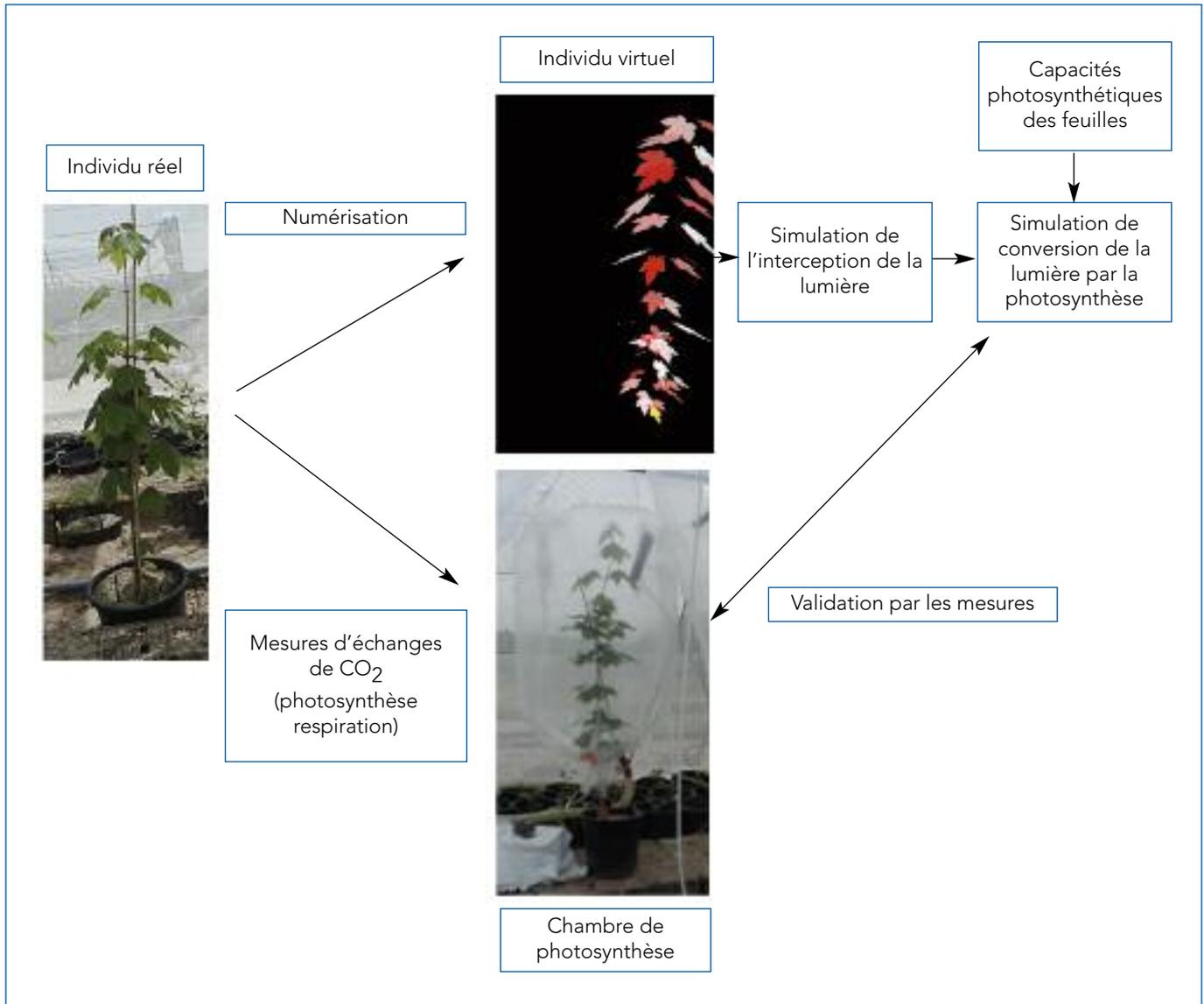


Fig. 5 : procédure utilisée pour estimer le bilan de carbone de jeunes arbres (méthodes INRA PIAF, Clermont-Ferrand)

Un individu est numérisé pour constituer une maquette informatique utilisée ensuite pour un calcul d'interception de lumière. À partir de la quantité de lumière interceptée par chaque feuille, on estime l'assimilation nette de CO₂ et on l'intègre dans le temps et à l'échelle de l'individu. La nuit, l'individu respire et dégage du CO₂. Les valeurs simulées peuvent être comparées avec des valeurs mesurées dans des chambres de photosynthèse.

Maintenir un bilan de carbone positif

Cette première approche est simplificatrice puisqu'elle se base uniquement sur l'assimilation photosynthétique, estimée à travers la surface foliaire totale du semis, et sur la respiration, estimée à travers la biomasse totale. Une deuxième approche, qui passe par une modélisation fonctionnelle du bilan de carbone, permet de prendre en compte de manière plus complète les paramètres qui déterminent la tolérance à l'ombre.

Des modèles qui intègrent la plasticité dans la morphologie de l'appareil foliaire, et les flux de CO₂ à l'échelle de jeunes plants pour les parties aériennes (figure 5) et pour les racines (Delagrangue *et al.* 2006) ont été développés. Des modèles intégrant les coûts de construction et de maintenance des différents organes, leur durée de vie, ainsi que les différents facteurs qui affectent l'assimilation photosynthétique (disponibilité en eau, température de l'air...) ou encore la dynamique des réserves carbonées, sont en

cours d'étude. L'établissement de tels modèles nécessite l'acquisition d'importants jeux de données pour estimer l'ensemble des paramètres des modèles. Ils permettront d'effectuer des bilans de carbone de semis sous différentes conditions de lumière et de comparer, pour les différentes espèces, les seuils de lumière permettant le maintien d'un bilan de carbone positif. Par leur approche globale, ces modèles permettront d'estimer l'importance relative des différents traits liés à la tolérance à l'ombre.

Transition ombre et lumière : un délai dans la reprise de croissance ?

Les semis des espèces tolérantes peuvent persister sous fort ombre pendant de longues périodes, et ainsi atteindre des âges avancés tout en conservant des dimensions très faibles. Leur croissance ne reprend en général que lorsque la disponibilité en lumière augmente significativement suite à un chablis ou à une éclaircie : les individus survivants (les « préexistants » de Collet *et al.*, ce numéro) bénéficient d'un avantage par rapport à des espèces pionnières qui doivent d'abord s'installer, c'est-à-dire produire des graines, germer, démarrer leur croissance. Cet avantage de régénération anticipée permet le maintien des espèces tolérantes alors qu'en général elles présentent des niveaux de croissance plus faibles que les espèces de lumière et sont moins compétitives au jeune stade en situation de plein éclaircissement. Ce processus a fait l'objet de nombreuses études (Messier *et al.* 1999).

Si la reprise de croissance des semis préexistants après ouverture est maintenant bien documentée, les ajustements fonctionnels nécessaires à cette reprise sont moins bien connus. Les semis en situation d'attente mettent en place des phénotypes d'ombre présentant toutes les caractéristiques citées ci-dessus. Lors de l'ouverture de la canopée, ces semis sont brutalement soumis à des conditions environnementales globalement beaucoup plus favorables à la croissance (éclairage, alimentation hydrique et minérale fortement augmentés), mais aussi plus contraignantes sur certains points (températures maximales plus élevées, demande évaporative plus forte). Pour augmenter la photosynthèse et par suite la croissance, les semis doivent ajus-

ter leurs structures conductrices, former de nouveaux vaisseaux, et consolider leurs structures de soutien. Ils doivent ainsi passer d'une structure adaptée à l'ombre à une structure adaptée à la croissance en pleine lumière. Cela se traduit par un temps de latence dans la reprise de croissance, qui peut atteindre quelques années (Collet *et al.* 2002), et par des ajustements graduels dans la structure des systèmes conducteurs, dans l'anatomie des feuilles, etc. (Caquet 2008; Caquet *et al.* 2009). Ces délais de croissance et de réajustement aux nouvelles conditions n'ont fait l'objet que de relativement peu de travaux et sont encore mal connus pour beaucoup d'espèces.

Tolérance à l'ombre et gestion forestière

La tolérance à l'ombre est un concept couramment utilisé par les forestiers pour décrire le comportement des différentes espèces dans les jeunes stades et en déduire les itinéraires sylvicoles les plus propices à leur bon développement en croissance et en qualité (ex. niveaux de surface terrière lors de la coupe d'ensemencement et des coupes secondaires ; vitesse des régénérations ; niveaux de surface terrière après coupe en futaie irrégulière). Les connaissances acquises sur les bases biologiques de la tolérance à l'ombre ne permettent pas encore d'affiner de tels itinéraires sylvicoles. Elles permettent en revanche de mieux comprendre les observations habituellement faites sur le comportement d'espèces bien connues, comme le hêtre et, par là, de prédire leur réaction dans des contextes plus inhabituels (notamment dans différents types de mélange). Ensuite, et c'est là tout l'intérêt de l'approche biologique, elles permettent d'anticiper le comportement des essences moins

connues ou sujettes à controverse, comme par exemple l'alisier torminal ou le tilleul, en indiquant les paramètres et les processus qu'il est nécessaire de bien caractériser pour pouvoir déterminer la tolérance à l'ombre de ces espèces. Enfin, et c'est un point important, elles permettent d'anticiper certains impacts possibles des changements climatiques sur la tolérance à l'ombre des différentes essences, en fournissant un modèle d'étude théorique qui permet d'intégrer certains des changements attendus (augmentation des températures, diminution de la disponibilité en eau).

De notre point de vue, les principales notions à retenir dans le concept de tolérance à l'ombre et le modèle théorique qui lui est associé sont les suivantes :

- La tolérance à l'ombre des jeunes arbres est liée à leur capacité de survie sous ombre et non à leur capacité de croissance. De fait, pour un jeune arbre, la meilleure stratégie pour assurer la survie dans des conditions de faible lumière est de limiter la croissance pour éviter d'augmenter les dépenses en carbone, minimiser la superposition des feuilles et parfois augmenter significativement la durée de vie des feuilles lorsque cela est possible.

- Il en résulte une dimension maximale que les semis peuvent atteindre dans un environnement lumineux donné, pour chaque espèce en fonction de son degré de tolérance à l'ombre. L'établissement des relations entre lumière disponible et taille maximale des semis peut fournir une base intéressante pour quantifier le rythme d'enlèvement du couvert dans les régénérations, et plus particulièrement dans les régénérations mélangées où l'on cherche obtenir une composition spécifique bien déterminée.

■ La tolérance à l'ombre est déterminée par la capacité à maintenir un bilan de carbone positif et tout facteur qui affecte les gains ou les pertes de carbone (par ex. diminution de la disponibilité en eau, ou herbivorie) la modifie directement.

■ La stratégie de développement des espèces tolérantes leur assure certainement une survie prolongée sous couvert, mais n'est pleinement efficace que si l'individu ainsi contraint est capable de reprendre très vite une croissance rapide lors de la mise en lumière. En effet, dans la situation d'ombre il n'a en général que peu de concurrents ; mais lors de la mise en lumière, la concurrence par la végétation herbacée et par les essences de lumière devient forte. L'avantage acquis par le développement modeste sous ombre doit alors être valorisé par une croissance rapide.

Erwin DREYER

INRA Nancy, UMR 1137 – EEF
dreyer@nancy.inra.fr

Pierre MONTPIED

INRA Nancy, UMR 1137 – EEF

Daniel EPRON

Nancy-Université, UMR 1137 – EEF

Catherine COLLET

INRA Nancy, UMR 1092 — LERFoB

Bibliographie

BARIGAH T.S., IBRAHIM T., BOGARD A., FAIVRE-VUILLIN B., LAGNEAU L.A., MONTPIED P., DREYER E., 2006. Irradiance-induced plasticity in the hydraulic properties of saplings of different temperate broad-leaved forest tree species. *Tree Physiology* vol. 26, pp.1505-1516

BARTHOD S., EPRON D., 2005. Variations of construction cost associated to leaf area renewal in saplings of two co-occurring temperate tree species (*Acer platanoides* L. and *Fraxinus excelsior* L.) along a light gradient. *Annals of Forest Science*, vol. 62 pp.545-551

CAQUET B., 2008. Réactions de semis naturels de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.) à l'ouverture du couvert : croissance et ajustements fonctionnels. Thèse Ecole Doctorale Sciences et Ingénierie Ressources Procédés Produits Environnement. Nancy : Université Henri Poincaré, 140 p.

CAQUET B., BARIGAH T.S., COCHARD H., MONTPIED P., COLLET C., DREYER E., EPRON D., 2009. Hydraulic properties of naturally regenerated beech saplings respond to canopy opening. *Tree Physiology*, vol. 29 pp. 1395-1405

COCHARD H., LEMOINE D., DREYER E., 1999. The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant, Cell & Environment*, vol. 22 pp.101-108

COLLET C., LANTER O., PARDOS M., 2002. Effects of canopy opening on the morphology and anatomy of naturally regenerated beech seedlings. *Trees*, vol. 16 pp. 291-298

COSTE S., 2008. Diversité et plasticité des traits foliaires en forêt tropical humide. Thèse Ecole

Doctorale Ressources Produits Procédés Environnement. Nancy : AgroParisTech, 324 p.

COSTE S., ROGGY J.C., SCHIMANN H., SONNIER G., EPRON D., DREYER E., 2009a. Irradiance-elicited plasticity of construction costs and leaf life-span in tropical rainforest trees: a cost/benefit analysis. soumis

COSTE S., ROGGY J.C., SONNIER G., DREYER E., 2009b. Irradiance-elicited plasticity of leaf traits in seedlings is similar among 12 tropical-rainforest tree species irrespective of successional status. soumis

DELAGRANGE, S., HUC F., MESSIER C., DIZENGREMEL P., DREYER E., 2006. *In vivo* and *in situ* rhizosphere respiration in *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* seedlings grown under contrasting light regimes. *Tree Physiology*. vol. 26 pp.925-934

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*, vol. 57 pp.175-188

MESSIER C., DOUCET R., RUEL J.-C., CLAVEAU Y., KELLY C., LECHOWICZ M.J., 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*. vol. 29 pp. 812-823

MONTPIED P., GRANIER A., DREYER E., 2009. Seasonal time-course of gradients of photosynthetic capacity and mesophyll conductance to CO₂ across a beech (*Fagus sylvatica* L.) canopy. *Journal of Experimental Botany*, vol. 60 pp. 2407-2418

ONF, 1997. La lumière et les forêts. Office National des Forêts-Bulletin technique n° 34 pp.1-167