



HAL
open science

Caractérisation de la tolérance à l'ombrage de jeunes semis de Hêtre et comparaison avec les essences associées.

Erwin Dreyer, Catherine Collet, Pierre Montpied, Hervé Sinoquet

► To cite this version:

Erwin Dreyer, Catherine Collet, Pierre Montpied, Hervé Sinoquet. Caractérisation de la tolérance à l'ombrage de jeunes semis de Hêtre et comparaison avec les essences associées.. *Revue forestière française*, 2005, 57 (2), pp.175-188. 10.4267/2042/5034 . hal-03449485

HAL Id: hal-03449485

<https://hal.science/hal-03449485>

Submitted on 25 Nov 2021

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.

CARACTÉRISATION DE LA TOLÉRANCE À L'OMBRAGE DES JEUNES SEMIS DE HÊTRE ET COMPARAISON AVEC LES ESSENCES ASSOCIÉES

ERWIN DREYER - CATHERINE COLLET - PIERRE MONTPIED - HERVÉ SINOQUET

La régénération naturelle du Hêtre en peuplement pur ne pose apparemment guère de problèmes, en dehors de situations particulières comme l'enrichissement d'anciens taillis-sous-futaie ou des conversions rapides. De ce fait, le recours à la plantation reste minoritaire (Armand, 2003). Suite à une faînée, les semis apparaissent sous les semenciers et sont progressivement libérés de leur emprise au fur et à mesure de leur développement. Le couvert formé par les arbres doit dispenser un ombrage modéré, caractérisé idéalement par un éclairage compris entre 30 et 50 % du plein découvert (Vinkler, ce volume). Cet abri léger permet à la fois une croissance active et l'acquisition d'une forme présentant peu de défauts.

Le Hêtre est très souvent présent en mélange avec d'autres essences feuillues (principalement le Frêne, le Charme, l'Érable sycomore, l'Érable plane, et le Bouleau) ou résineuses (principalement le Sapin), et l'on peut désirer conserver ces essences d'accompagnement, comme futures essences objectifs ou comme accompagnement à but cultural. Dans de tels peuplements, le dosage du couvert constitue là aussi le principal outil pour contrôler le devenir de la régénération et sa composition. En effet, les différentes essences qui peuvent former un mélange réagissent de manière spécifique à l'ombrage dispensé par le couvert adulte, en termes de survie, de vitesse de croissance et de morphologie. Le choix d'un niveau de fermeture du couvert au-dessus de la régénération détermine son évolution future (composition spécifique, structuration verticale, qualité des tiges). La gestion de ces mélanges complexes est actuellement basée sur un savoir empirique. Une meilleure connaissance de l'autécologie et de l'écophysiologie du Hêtre et des essences associées serait nécessaire pour une gestion rationnelle de ces mélanges. Plus particulièrement, le degré de tolérance à l'ombrage et les réponses au microclimat lumineux de ces essences sont des informations indispensables pour cette gestion.

Le Hêtre est souvent qualifié d'essence d'ombre, capable de s'installer en sous-étage et de se développer malgré les faibles niveaux d'éclairage au sol. Il est réputé nettement moins exigeant en lumière que les Chênes par exemple (Teissier du Cros, 1981). Cette qualification ne doit cependant pas faire illusion : on sait que le Hêtre répond de manière très active et positive à une mise en lumière une fois installé (Collet *et al.*, 2002) et que d'autre part sa croissance augmente de manière très significative avec la disponibilité en lumière [voir par exemple les données de Suner et Röhrig (1980) citées par Teissier du Cros (1981)]. Ce type d'information permet de qualifier et de décrire ce qu'il est convenu d'appeler "le tempérament" d'une essence. Bien que cette notion soit floue et très mal définie, elle reste fréquemment utilisée par les sylviculteurs.

Nous avons voulu, dans le cadre d'une série d'expérimentations menées avec l'aide du GIP ECOFOR et de la Région Lorraine, compléter les connaissances sur le tempérament du Hêtre



Photo 1
Vue partielle de l'ombrière (48 % de transmission)
avec des semis de Hêtre et d'Érable sycomore en
début de deuxième saison de croissance

Photo E. DREYER

et de quelques essences potentiellement accompagnatrices voire concurrentes (Chênes pédonculé et sessile, Érable sycomore, Frêne, Bouleau). Toutes ces espèces présentent des dynamiques de croissance initiale fortement contrastées et sont difficiles à gérer en mélange. Nous nous sommes posé la question suivante : pouvons-nous identifier des traits de morphologie, d'anatomie, de fonctionnement susceptibles d'expliquer ces différences interspécifiques et de donner un contenu plus fonctionnel à la notion de "tempérament" ? En arrière-plan se profile une question déjà très ancienne mais qui demande des réponses plus précises basées sur des approches moins empiriques : quels sont les traits fonctionnels qui caractérisent le degré de tolérance à l'ombrage de jeunes arbres forestiers ?

Un dispositif d'ombrières neutres en polyéthylène aluminisé a été installé en pépinière à Champenoux, permettant d'imposer quatre traitements : pleine lumière, environ 40, 20 et 8 % de transmission du rayonnement visible au sol (photo 1, ci-dessus). Rappelons que le rayonnement visible (400-700 nm) est le rayonnement utile pour la photosynthèse. Ces ombrières sont "neutres" dans le sens qu'elles ne modifient pas significativement la qualité spectrale de la lumière transmise. Les différentes espèces ont été semées en pots de culture de 10 l, sur un substrat reconstitué à base de tourbe blonde et de sable (1 volume de tourbe pour 2 volumes de sable). Les semis ont été cultivés pendant deux ans, avec des apports réguliers d'eau (irrigation automatique) et une fertilisation annuelle par un engrais à libération lente (Nutricote 100, N/P/K 13/13/13, complété avec des oligo-éléments). Les semis étaient placés de manière à minimiser la concurrence pour la lumière et se trouvaient globalement dans des situations édaphiques non limitantes pour leur croissance.

Pour compléter ce jeu de données et pour nous rapprocher des conditions forestières, nous avons également échantillonné un certain nombre de semis de Hêtre, de Frêne et d'Érable sycomore poussant dans des conditions de lumière contrastées (de 7 à 44 % de l'éclairement en plein découvert) dans une régénération naturelle en forêt de Bezange (Meurthe-et-Moselle).

Avant de proposer une synthèse partielle de nos travaux, nous allons discuter à partir de nos résultats un certain nombre de questions et d'affirmations répandues sur la tolérance à l'ombre de semis de Hêtre et d'essences accompagnatrices.

DISCUSSION DE DIVERSES HYPOTHÈSES SUR LA TOLÉRANCE À L'OMBRAGE

Les essences tolérantes à l'ombre croissent mieux à l'ombre et moins bien en pleine lumière que les autres

Une autre manière de formuler cette hypothèse est de dire que les essences d'ombre comme le Hêtre présentent une plus faible plasticité de la croissance en réponse à des variations de disponibilité en lumière, en comparaison avec des essences de lumière.

Dans notre dispositif d'ombrières, la croissance des plants dans les différents niveaux de lumière a été évaluée à la fin de chaque saison, par des mesures de hauteur totale, de diamètre au collet et de biomasse des plants. L'analyse de ces données (en termes de biomasse totale par exemple, figure 1a) contredit totalement la première hypothèse. Toutes les espèces ont présenté une forte modulation de la croissance par la lumière, l'amplitude de cette modulation (la plasticité) a été du même ordre de grandeur dans tous les cas (figure 1b). La croissance la plus forte

FIGURE 1a BIOMASSE TOTALE DES SEMIS DE 6 ESSENCES FORESTIÈRES cultivés pendant deux ans sous quatre régimes lumineux induits par des ombrières neutres, et caractérisés par la fraction de rayonnement extérieur transmise
Moyennes \pm écarts types

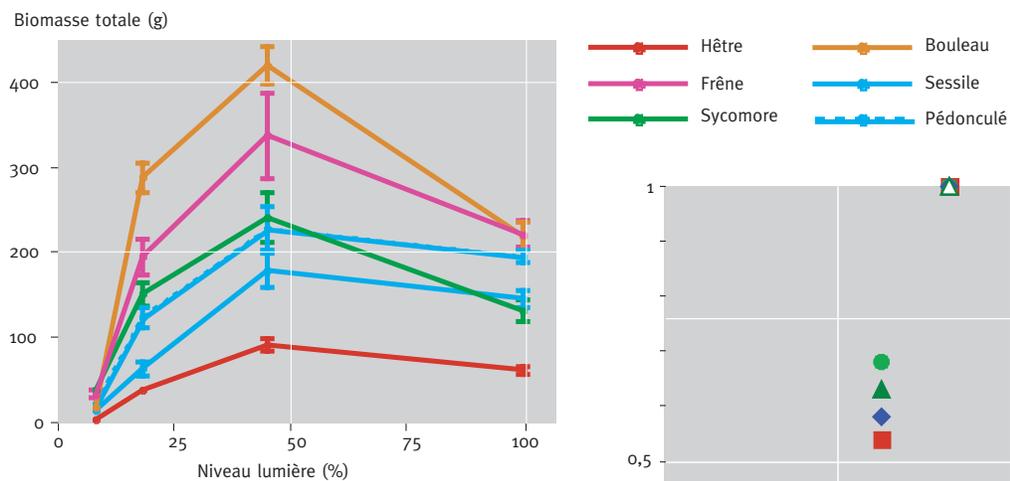
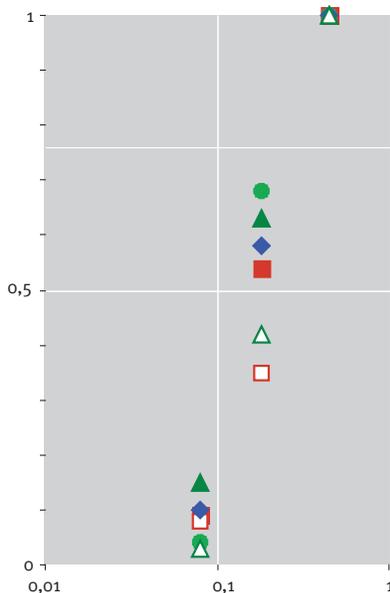


FIGURE 1b BIOMASSE RELATIVE (par rapport à la valeur à 45 % de transmission)

- *Quercus robur*
- *Quercus petraea*
- *Betula pendula*
- ▲ *Acer pseudoplatanus*
- ◆ *Fraxinus excelsior*
- △ *Fagus sylvatica*



a été observée sur le Bouleau, la plus faible sur le Hêtre, et ce dans tous les traitements. La culture en plein découvert a conduit à une forte réduction de croissance sur toutes les espèces, par rapport au traitement d'ombrage modéré (40 %) ; et cette réduction de hauteur et de biomasse a été particulièrement marquée pour le Hêtre. Plusieurs facteurs corrélés avec la disponibilité en lumière peuvent alors agir : problèmes de vent plus fort, de températures de sol plus faibles... De tels problèmes de croissance en plein découvert sont bien connus des praticiens. En conclusion : la croissance de semis de toutes les essences répond très fortement à la disponibilité en lumière en conditions édaphiques optimales. Elle augmente avec la disponibilité en lumière jusqu'à un niveau optimal et diminue en plein découvert. L'amplitude relative de cette réponse était au moins aussi forte dans le cas du Hêtre que dans celui d'essences réputées héliophiles comme le Bouleau ou le Frêne (figure 1b, p. 177). Le Hêtre présente une croissance juvénile particulièrement faible dans tous les traitements, en comparaison des autres espèces, et est donc potentiellement fortement concurrencé à tous les niveaux de lumière testés.

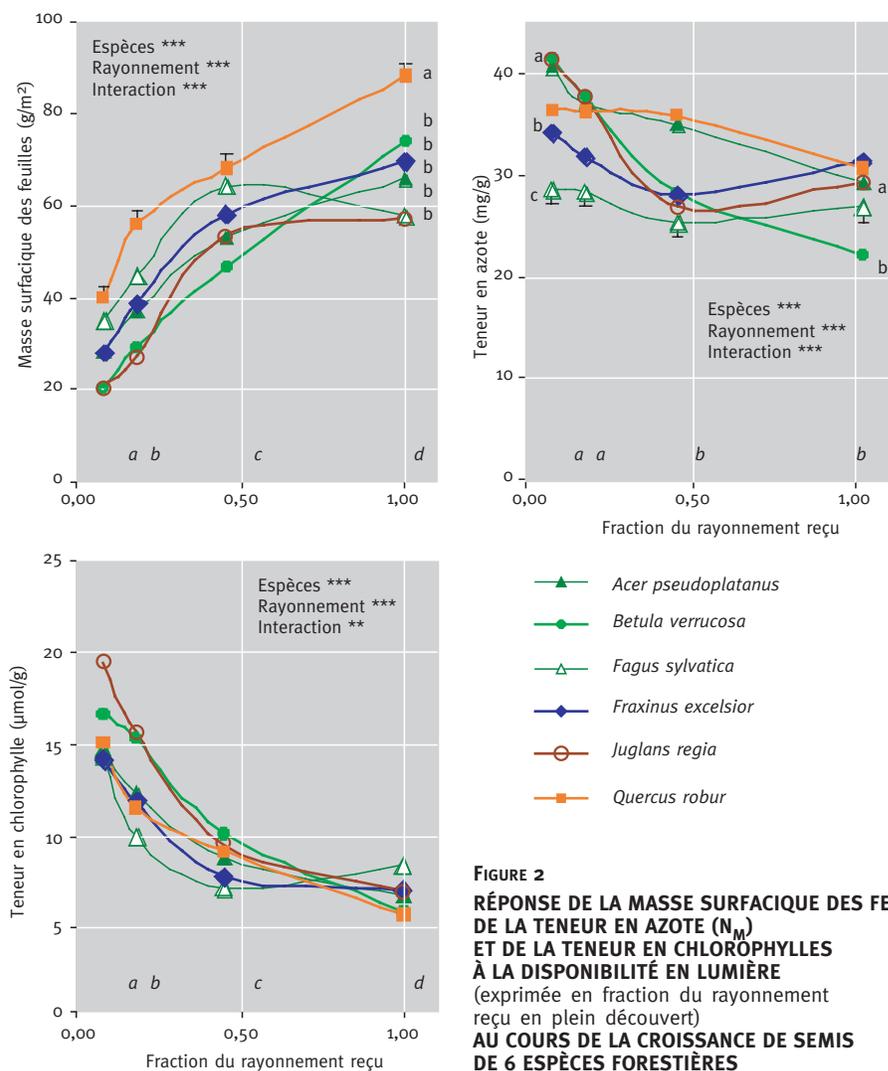


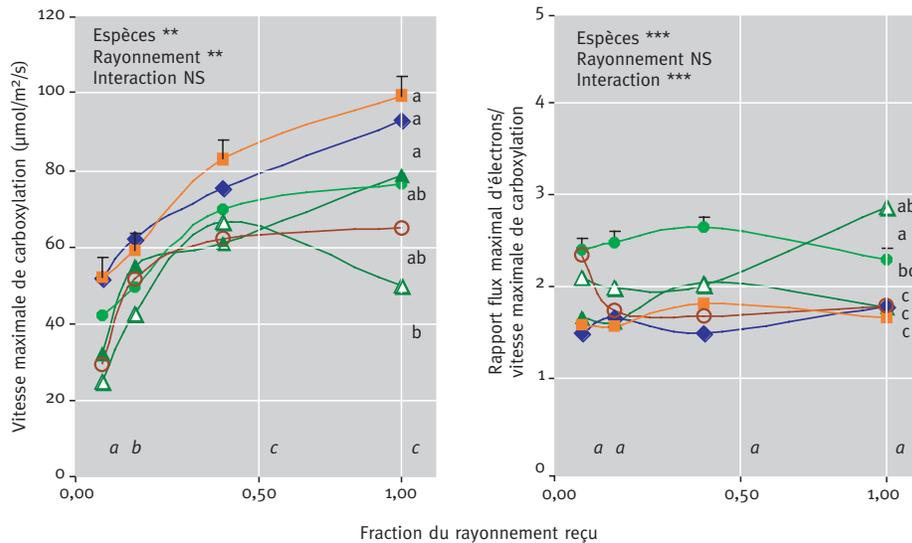
FIGURE 2
RÉPONSE DE LA MASSE SURFACIQUE DES FEUILLES (LMA),
DE LA TENEUR EN AZOTE (N_M)
ET DE LA TENEUR EN CHLOROPHYLLES
À LA DISPONIBILITÉ EN LUMIÈRE
 (exprimée en fraction du rayonnement
 reçu en plein découvert)
AU COURS DE LA CROISSANCE DE SEMIS
DE 6 ESPÈCES FORESTIÈRES

À faible lumière, les espèces tolérantes à l'ombrage présentent une photosynthèse relativement plus élevée que les autres

On sait en effet que les feuilles d'ombre, qui ne reçoivent pas suffisamment de rayonnement pour réaliser une forte photosynthèse, investissent très peu dans leur appareil photosynthétique. Elles sont moins épaisses, moins riches en chlorophylles que les feuilles de lumière (figure 2, p. 178). Cette observation s'applique aussi bien pour les feuilles de lumière et d'ombre dans une couronne, que pour des semis placés dans des microclimats lumineux contrastés. L'amplitude des différences observées au niveau de chaque espèce entre les feuilles de semis d'ombre et les feuilles de semis de lumière varie-t-elle alors suivant le tempérament de l'espèce ?

Figure 3

RÉPONSE DE LA CAPACITÉ DE PHOTOSYNTÈSE (exprimée par la vitesse maximale de carboxylation, et le rapport entre vitesse maximale de carboxylation et le flux maximal d'électrons) À LA DISPONIBILITÉ EN LUMIÈRE (exprimée en fraction du rayonnement reçu en plein découvert) AU COURS DE LA CROISSANCE DE SEMIS DE 6 ESPÈCES FORESTIÈRES



Pour tester cette hypothèse, nous avons mesuré la capacité photosynthétique foliaire des plants dans les ombrières, et les résultats obtenus contredisent cette hypothèse. La capacité de photosynthèse foliaire, estimée par ajustement de paramètres d'un modèle sur des courbes de réponse de l'assimilation nette de CO_2 (Dreyer *et al.*, 2001), répond en effet très fortement à l'éclairement reçu pendant la croissance. Mais cette réponse est globalement de même amplitude pour toutes les espèces testées (figure 3, ci-dessus). De plus, la capacité de photosynthèse est plutôt faible dans le cas du Hêtre par rapport à d'autres essences comme les Chênes ou même le Bouleau, et elle diminue en pleine lumière. Plus intéressant encore, quand on estime indirectement la fraction de l'azote foliaire investie dans l'appareil photosynthétique (ici la rubisco, enzyme responsable de la fixation de CO_2), on constate :

- que cette fraction reste globalement constante et indépendante du niveau de lumière ;
- qu'elle est plus élevée dans des essences comme le Bouleau que le Hêtre.

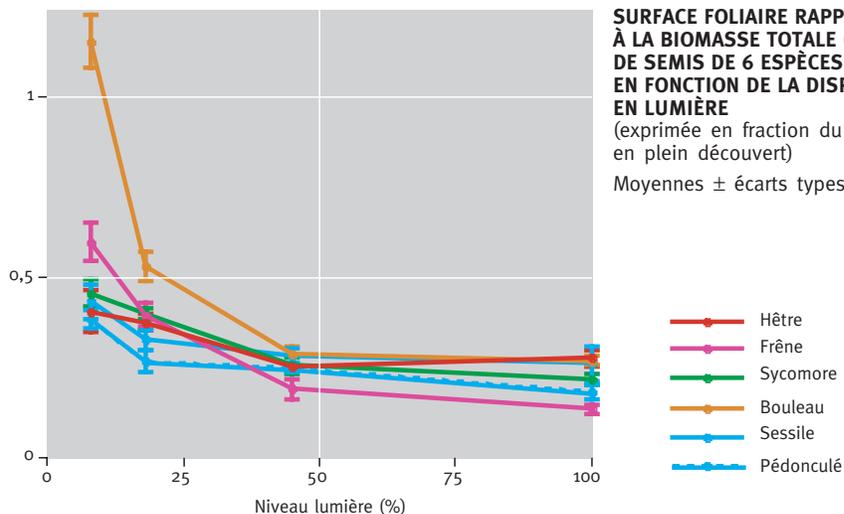
Contrairement à l'idée reçue, le Hêtre n'est pas plus efficace au niveau de la photosynthèse à faible lumière que les autres essences et il valorise plutôt mal l'azote foliaire de ce point de vue.

À faible lumière, les essences d'ombre investissent plus dans les feuilles que les essences de lumière,

ce qui leur permettrait d'intercepter plus de lumière que les essences héliophiles. L'investissement relatif dans la surface foliaire est décrit par un indice synthétique représentant le rapport entre la surface foliaire et la biomasse totale du plant (LAR pour *Leaf Area Ratio* en anglais). Ce rapport a été calculé pour chacun des plants du dispositif d'ombrières et du dispositif en forêt.

Un examen des valeurs moyennes de LAR dans chaque traitement semble montrer qu'elles augmentent effectivement avec l'ombrage, mais qu'elles ne sont pas particulièrement plus élevées dans le cas du Hêtre (figure 4, ci-dessous). Mais, dans cet examen, on compare en fait sans précaution des individus de tailles très différentes, avec un risque de confusion entre des effets de la dimension des plants et des effets directs du traitement lumineux. En effet, on sait que LAR diminue avec les dimensions des individus, la biomasse totale du plant augmentant plus vite que la surface foliaire quand un jeune arbre grandit. Dans ce cas, quand on compare les plants des différents traitements, il est difficile de savoir si les valeurs de LAR plus élevées observées dans les traitements de fort ombrage sont dues à un effet direct de la lumière ou si elles sont causées par les plus faibles dimensions des plants à l'ombre. En d'autres termes, la différence observée entre traitements et espèces ne serait-elle due qu'à cet effet ontogénétique ? La lumière n'induirait-elle aucune plasticité réelle de l'allocation de biomasse vers les feuilles, mais uniquement un délai dans la réalisation d'un programme ontogénétique fixe ?

Surface foliaire rapportée à la biomasse totale (dm^2/g)



La réponse à cette question est assez difficile, car elle suppose de disposer, pour chaque traitement, de données de LAR sur une large gamme de dimensions, donc de suivre la croissance de semis à différents niveaux de lumière pendant plusieurs années, ou bien de disposer d'une population de semis d'âges variés à tous les niveaux de lumière. Un examen approfondi de nos données sous ombrières montre que l'effet ontogénétique semble prédominant, et qu'il n'y a place que pour peu de plasticité réelle, en particulier dans le cas du Hêtre (figure 5, p. 181).

Nous avons aussi essayé de mettre à profit des régénérations naturelles de Hêtre, Érable et Frêne en forêt, en échantillonnant dans des gammes larges de dimensions. Malgré tous nos efforts, l'échantillonnage n'était pas parfait, et bien évidemment manquaient des individus de grande dimension dans des conditions de fort ombrage. La relation entre LAR et biomasse totale était proche de la précédente, et nous n'avons pas pu conclure de manière univoque sur l'existence d'un effet direct du traitement lumineux indépendamment de la taille des semis.

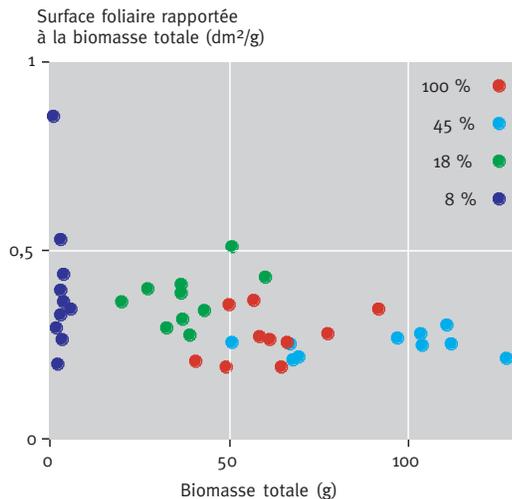


FIGURE 5
RELATION ENTRE LA SURFACE FOLIAIRE RAPPORTÉE À LA BIOMASSE TOTALE (LAR) ET LA BIOMASSE TOTALE DE SEMIS DE HÊTRE CULTIVÉS PENDANT DEUX ANS À QUATRE NIVEAUX D'ÉCLAIREMENT RELATIF

Il semble bien qu'il y ait une relation unique et décroissante entre LAR et biomasse, en d'autres termes, les différences de LAR entre traitements lumineux peuvent n'être dues qu'aux différences de dimensions induites par les traitements (plasticité ontogénétique).

À faible lumière, les essences d'ombre interceptent mieux la lumière que les autres

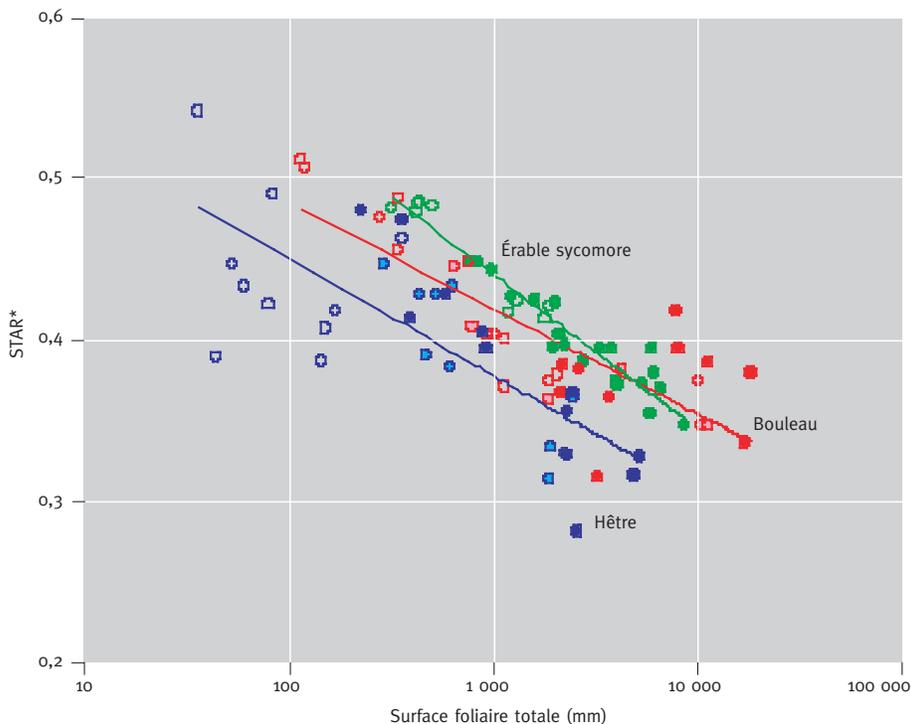
Cette idée est issue de l'observation que l'inclinaison des feuilles, et plus globalement la géométrie du feuillage d'un plant, changent fortement avec le microclimat lumineux : des semis de Hêtre poussant sous couvert développent des feuilles à disposition planophile (feuilles proches de l'horizontale) et plus espacées, alors que ceux installés en pleine lumière développent des feuilles plus érectophiles. Pour tester l'hypothèse d'une plus forte efficacité d'interception par les essences d'ombre, nous avons mobilisé un outil de numérisation 3D qui permet d'enregistrer la position dans l'espace et l'orientation de toutes les feuilles de semis, puis de réaliser, à partir de cette numérisation, des maquettes informatiques du feuillage complet de chaque plant. Les maquettes servent ensuite à la simulation de l'interception de lumière en calculant un coefficient de silhouette [STAR, *Silhouette to Total Area Ratio*, rapport entre la surface foliaire projetée dans une direction (celle de l'éclairement) et la surface foliaire totale du plant (Farque *et al.*, 2001; Sinoquet *et al.*, 1998)]. La seconde étape consiste à calculer un STAR moyen pondéré par la luminance d'un rayonnement diffus théorique (*Standard OverCast* ou SOC décrivant une luminance 3 fois plus forte au zénith qu'à l'horizon) dans toutes les directions de l'espace. Ce paramètre estime l'efficacité de l'interception du rayonnement diffus par le plant. Nous avons numérisé le feuillage et calculé une valeur de STAR pour tous les plants dans les ombrières et en régénération naturelle.

Dans ces conditions, et en effectuant les calculs sous l'hypothèse de l'absence de concurrence pour la lumière avec des individus voisins, on obtient les résultats présentés sur la figure 6 (p. 182) :

— pour chacune des trois espèces, le STAR moyen pondéré diminue avec la surface foliaire totale du plant, et les relations semblent se superposer pour les semis issus des trois niveaux

FIGURE 6 **RELATION ENTRE L'EFFICACITÉ D'INTERCEPTION DE LA LUMIÈRE**
(estimée par STAR, coefficient de silhouette intégré dans toutes les directions,
et pondéré par l'intensité relative du rayonnement dans ces directions)
ET LA SURFACE FOLIAIRE TOTALE DES SEMIS (échelle logarithmique)

L'efficacité d'interception est plus faible pour les semis de Hêtre dans tous les traitements lumineux et à tous les stades de développement.



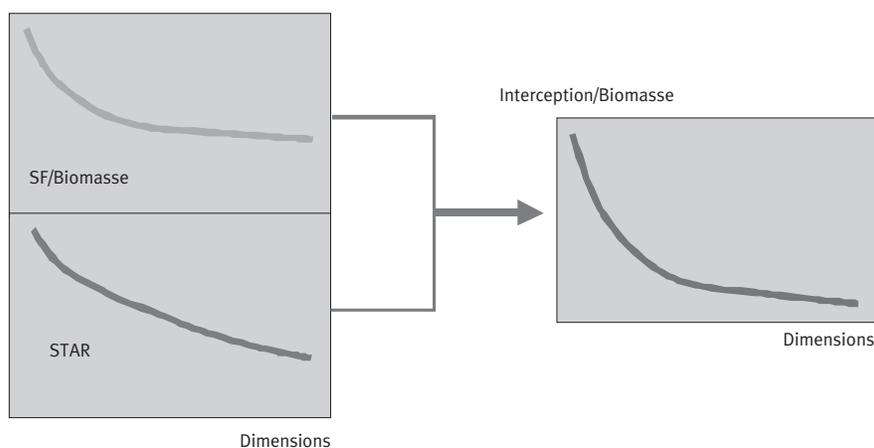
de lumière ; en d'autres termes, l'efficacité de l'interception diminue quand les semis grandissent, à cause du recouvrement croissant entre feuilles lié au fait que la surface foliaire augmente plus vite que l'espace occupé par la plante ;

– les jeunes Hêtres présentent plutôt une faible efficacité par rapport au Bouleau et à l'Érable sycomore, et ce à trois stades de leur développement au cours des deux années. Cette observation est en contradiction avec l'hypothèse initiale. Cette faible efficacité d'interception de lumière est à relier à la géométrie du feuillage de ces semis, compact et à faible développement vertical par rapport à celle des Bouleaux et des Érables. Ce résultat doit cependant être interprété avec prudence. Sous couvert forestier, le rayonnement est totalement diffus la plupart du temps, ce qui correspond bien aux conditions pour que cette conclusion reste valide. Cependant, une fraction importante du rayonnement arrive aux semis par les trouées dans le couvert, et sous la forme de taches de lumière présentant une géométrie très directionnelle (proche de la verticale). Ces taches de lumière sont de durées limitées (quelques minutes) et de fréquences variables, mais peuvent représenter une fraction importante du rayonnement total reçu par les semis au cours de leur vie. Dans ces conditions, un feuillage planophile peut être réellement avantageux. De même, dans un couvert dense d'essences en concurrence, le rayonnement moyen est plus proche de la verticale, et la planophilie peut, elle aussi, représenter un avantage. Des simulations numériques, basées sur une gamme large de géométries de rayonnement, nous permettront de préciser ces hypothèses.

En poussant le raisonnement plus loin, on peut définir une efficacité d'interception par unité de biomasse comme le produit $STAR * LAR$ (égal au rapport entre la surface foliaire réellement interceptrice de lumière et la biomasse totale). Le rayonnement réellement intercepté par unité de biomasse sera le produit de cette efficacité et du rayonnement disponible. Cette efficacité diminue très fortement avec la dimension des plants, les composantes $STAR$ et LAR diminuant toutes deux avec les dimensions (figure 7, ci-dessous). En d'autres termes, quand les dimensions augmentent, il faut de plus en plus de lumière pour maintenir un bilan de carbone positif.

FIGURE 7 **REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE DES RELATIONS ENTRE DIMENSIONS DES PLANTS ET LAR (rapport surface foliaire sur biomasse totale) D'UNE PART, EFFICACITÉ D'INTERCEPTION DE LA LUMIÈRE (estimée par STAR) D'AUTRE PART**

Le produit des deux grandeurs, c'est-à-dire l'efficacité d'interception par unité de biomasse, diminue fortement avec les dimensions des plants.



SYNTHÈSE : COMMENT DÉFINIR LA TOLÉRANCE À L'OMBRAGE

Tolérance à l'ombrage et capacité de survie et de reprise rapide à la mise en lumière

Une première définition de la tolérance à l'ombrage, qui se baserait sur la plasticité de la croissance et sur la capacité de maintenir une croissance forte à faible lumière, est inopérante, car basée sur une hypothèse fautive (première hypothèse testée dans ce travail). Une autre définition, qui nous paraît plus réaliste, décrit la tolérance à l'ombrage comme la capacité des plants de survivre à faible niveau de lumière pendant de longues durées et de reprendre rapidement une croissance active après une remise en lumière. Une telle stratégie est tout à fait typique du Sapin et du Hêtre. Cette définition a l'avantage d'insister sur la capacité des semis à se maintenir sans nécessairement présenter une croissance particulièrement forte. De fait, dans des régénérations sous couvert comportant de nombreuses espèces en mélange, on constate que les espèces les moins tolérantes disparaissent relativement rapidement bien qu'elles aient parfois présenté des croissances initiales non négligeables. Si nous acceptons cette définition de la tolérance à l'ombrage, il devient nécessaire d'expliquer comment la disponibilité en lumière module la capacité de survie, et comment s'expriment les différences de survie entre essences.

Tolérance à l'ombrage et maintien d'un bilan de carbone positif à l'échelle du semis et de la saison de végétation

La survie d'un semis n'est assurée que tant qu'il assimile plus de carbone par photosynthèse qu'il n'en dépense par respiration ou par pertes directes de biomasse (chute des feuilles, turnover des racines, abrutissement). Un bilan positif de carbone à l'issue de la saison de végétation est indispensable, pour que le semis soit doté à l'entrée de l'hiver d'une quantité suffisante de réserves glucidiques pour alimenter la respiration d'entretien, puis la formation de nouveaux axes, de nouvelles feuilles et de nouvelles racines au printemps suivant.

En conditions de forte lumière, l'activité photosynthétique étant élevée, l'obtention d'un bilan de carbone positif au niveau du plant est généralement aisée. En revanche, en situation d'ombrage, les faibles niveaux de lumière limitant fortement la photosynthèse, le maintien d'un bilan de carbone positif est moins évident. Nous avons montré qu'aucune des caractéristiques associées à une forte assimilation nette de carbone (allocation préférentielle de la biomasse vers la surface foliaire, géométrie de la surface foliaire optimisée pour l'interception de la lumière, activité photosynthétique foliaire élevée) n'était plus particulièrement présente dans le cas du Hêtre que dans celui des essences associées. Dans ce cas, le maintien d'un bilan de carbone positif à faible niveau de lumière, et donc la plus forte tolérance à l'ombrage du Hêtre, seraient nécessairement associés à un contrôle plus efficace des dépenses de carbone, en comparaison avec les espèces héliophiles. Cette explication probable est néanmoins assez difficile à démontrer expérimentalement, et nous manquons encore de mesures de respiration pour étayer cette hypothèse. Il serait, cependant, possible de la tester grâce à une procédure de modélisation à l'aide des nouveaux modèles structure-fonctions en cours d'élaboration.

Où les relations allométriques reviennent sur le devant de la scène

À l'échelle de l'année (saison de végétation et de repos hivernal), les pertes de carbone se font essentiellement par respiration (l'ordre de grandeur des pertes de biomasse est moindre en première approximation) et dépendent de la température, de la respiration spécifique des tissus non photosynthétiques et surtout de leur biomasse. Un certain nombre d'études en cours visent à quantifier la respiration spécifique des tissus (branches, rameaux, racines) et sa variabilité. En première approximation, on peut admettre qu'elle varie peu avec les facteurs du milieu et que les pertes de CO₂ sont proportionnelles à la biomasse totale des tiges et des racines, dans une gamme de dimensions assez large.

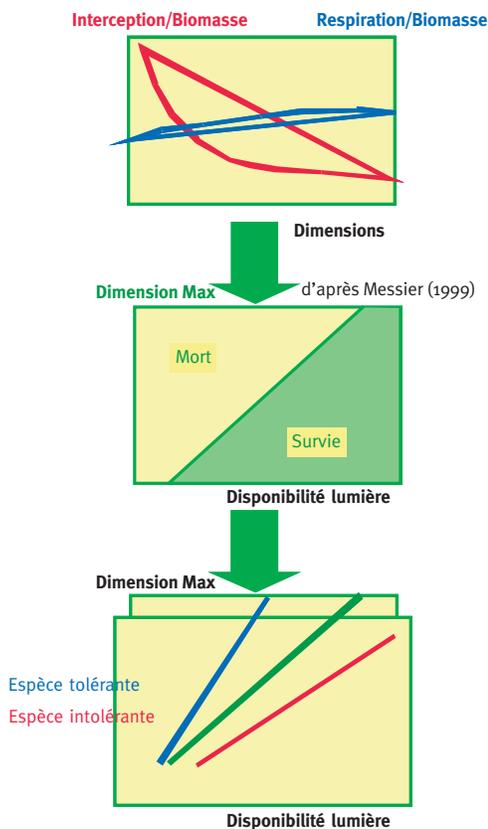
L'assimilation de carbone par le plant est sous la dépendance de la surface foliaire interceptrice de rayonnement, de la capacité photosynthétique de ses feuilles, et de la quantité de lumière disponible autour de lui. Nous avons vu précédemment que l'efficacité d'interception de la lumière par unité de biomasse diminue rapidement avec les dimensions du plant. En conditions de forte disponibilité en lumière, le plant intercepte beaucoup de lumière et présente une activité photosynthétique foliaire élevée quelle que soit l'efficacité d'interception. Par contre, sous faible disponibilité en lumière, l'efficacité d'interception devient cruciale pour le gain de carbone, et une faible efficacité conduit à un gain inférieur aux pertes par respiration et donc à terme au dépérissement de l'individu.

En faible lumière, les semis d'une espèce à croissance rapide et à fort investissement dans les tiges et les racines se trouvent rapidement à une dimension telle que leur rapport efficacité d'interception-biomasse totale conduit à un bilan de carbone négatif. Ces semis risquent donc fortement de dépérir une fois ce stade dépassé. Des semis à croissance plus lente, ou investissant moins dans les tiges et les racines, peuvent rester nettement plus longtemps en dessous de cette dimension et maintenir un bilan de carbone positif et donc survivre. On définit ainsi une

dimension critique pour le bilan de carbone qui est bien évidemment fortement dépendante du niveau de rayonnement disponible et augmente avec ce rayonnement (figure 8, ci-dessous).

FIGURE 8
SCHÉMA CONCEPTUEL INTRODUISANT LA NOTION DE DIMENSION CRITIQUE DE SEMIS SOUS DIFFÉRENTES DISPONIBILITÉS EN LUMIÈRE

La croissance en dimensions provoque une baisse de l'efficacité d'interception par unité de biomasse. Quand la lumière est limitante, cela conduit à la définition d'une dimension critique au-delà de laquelle l'assimilation de carbone devient plus faible que la consommation par la respiration. Cette dimension critique augmente avec la disponibilité en lumière, et l'on peut se demander quel degré de diversité interspécifique peut être détecté dans cette caractéristique ; une essence d'ombre serait ainsi caractérisée par une dimension critique plus élevée qu'une essence de lumière.



Cette notion de dimension critique a été reconnue depuis plusieurs années par les chercheurs forestiers nord-américains, qui suivaient la démographie de taches de régénération sous des microclimats lumineux très contrastés, et qui constataient la disparition brutale des semis qui avaient dépassé leur dimension critique. Une synthèse de ces observations a été faite par Messier *et al.* (1999), et montre que cette notion constitue un excellent cadre de raisonnement. Trois questions complémentaires surgissent alors :

- cette relation dimension critique-rayonnement disponible est-elle identique pour toutes les essences ?
- ou au contraire est-elle variable suivant les espèces avec des dimensions critiques plus élevées pour des essences d'ombre ?
- les essences d'ombre peuvent-elles moduler leur rapport efficacité d'interception-biomasse pour se maintenir en dessous de la dimension critique ?

Quelques éléments de réponse peuvent être apportés à cette question, bien que nous manquions encore de données quantitatives claires pour apporter des réponses définitives.

- Une première stratégie de tolérance à l'ombrage consiste à présenter une **faible croissance**, c'est-à-dire à se **maintenir longtemps en dessous de la dimension critique**. Les semis à crois-

sance rapide atteignent rapidement leur dimension seuil et donc risquent de dépérir et de disparaître. C'est exactement ce que l'on constate sous couvert forestier quand de nombreux semis d'essences à croissance rapide disparaissent et que ne subsistent que ceux des espèces à croissance lente. De ce point de vue, le Hêtre serait favorisé. Une démonstration *a contrario* est fournie par un résultat un peu anecdotique mais très parlant : des sapins de trois ans placés sous ombre forte ont, au bout de deux ans de croissance, perdu de la biomasse au cours des deux années : cette perte de biomasse, par perte d'aiguilles et de racines, a permis un ajustement de l'efficacité d'interception de ces individus leur assurant ainsi une excellente survie sous ces conditions de lumière très limitantes (Robakowski *et al.*, 2003).

- Une stratégie plus raffinée des essences tolérantes à l'ombre consisterait à combiner croissance lente avec des caractéristiques morphologiques permettant de **présenter une dimension critique plus élevée** que celle des essences de lumière. C'est l'hypothèse présentée par Messier *et al.* (1999). Une dimension critique élevée peut résulter par exemple d'une morphologie avec des tiges grêles et des feuilles de grande dimension. C'est l'hypothèse proposée figure 8 (p. 185), qui n'est pour l'instant étayée que par peu de données expérimentales, en dehors de mesures de hauteur effectuées sur des semis survivants sous couvert dans des forêts naturelles nord-américaines ou tropicales.

- Enfin, un dernier niveau de raffinement consisterait à ajuster l'investissement en biomasse dans les feuilles ou les racines de manière **à augmenter l'efficacité d'interception par unité de biomasse à dimensions équivalentes**. Cela équivaldrait à **augmenter la dimension critique à faible lumière** grâce à une forte réponse plastique indépendante de l'ontogénèse. Nous n'avons pour l'instant que très peu de données pour répondre à cette question d'autant que les relations ontogénétiques entre dimensions et efficacité d'interception-biomasse restent mal connues. Quelques indices permettent de penser que LAR est l'objet d'une plasticité réelle dans certaines espèces, en particulier en forêt tropicale (Barigah *et al.*, 2004). Toujours est-il que cette question mériterait un examen approfondi et des expérimentations adaptées qu'il nous reste à mener.

Dans ce cadre, il est très facile de comprendre la base mécaniste de l'affirmation selon laquelle la tolérance à l'ombre diminue avec l'âge des semis. Cette affirmation apparaît assez souvent dans la littérature et semble étayée par des observations nombreuses et quantifiées. Une analyse, proposée par Aussenac et Ducrey (1978), montre clairement que l'optimum de croissance se déplace vers les fortes disponibilités en lumière avec le vieillissement des jeunes plants. De même, des études démographiques en forêt montrent que les jeunes semis peuvent être présents sous ombrage très dense, mais qu'à des âges plus avancés on n'en trouve plus que sous des éclaircissements relatifs nettement plus forts. En fait, quand le plant grandit, il finit par atteindre la dimension critique et par mourir, et ce d'autant plus rapidement que l'éclaircissement est faible. La diminution de tolérance n'est qu'apparente, et s'exprime à travers le fait qu'avec l'âge, les dimensions critiques finissent par être atteintes.

Ce cadre conceptuel très séduisant, combinant une description écophysiological et une approche morphologique et basée sur l'efficacité d'interception par unité de biomasse ($LAR * STAR$) comme indicateur de bilan de carbone, permet de raisonner la tolérance à l'ombrage et ses conséquences. Il reste cependant encore peu étayé par des données expérimentales. Si de nombreuses données existent sur la morphologie et la démographie de semis dans des forêts naturelles américaines, il n'en va pas de même dans les forêts européennes où, du fait de la pratique d'une régénération très assistée, ces questions n'ont jusqu'à présent que peu retenu l'attention des chercheurs forestiers. Par ailleurs, de nombreuses hypothèses sous-jacentes méritent d'être testées, et des données sur la respiration des plants devront être acquises pour valider et éventuellement affiner les hypothèses de base. Des dispositifs de mesure construits par nos unités

de recherche sont déjà disponibles pour mesurer la respiration aérienne et racinaire, et le recours à la modélisation du bilan de carbone sera indispensable pour valider cette approche.

Enfin, une dernière question reste ouverte et mérite une attention accrue de la part des écophysiologistes, c'est celle des causes d'une croissance lente du Hêtre au stade jeune alors même qu'au stade adulte il présente une croissance tout à fait comparable à celle d'autres essences qu'il est même capable de concurrencer efficacement et d'éliminer dans certains cas.

Erwin DREYER – Pierre MONTPIED
UMR INRA-UHP
Écologie et Écophysiologie forestières
INRA
F-54280 CHAMPENOUX
(dreyer@nancy.inra.fr)
(montpied@nancy.inra.fr)

Catherine COLLET
UMR INRA-ENGREF
Laboratoire d'Étude de la Ressource Forêt-Bois
INRA
F-54280 CHAMPENOUX
(collet@nancy.inra.fr)

Hervé SINOQUET
UMR INRA UBP
Physiologie intégrée de l'Arbre fruitier et forestier
INRA
F-63039 CLERMONT-FERRAND CEDEX 2
(sinoquet@clermont.inra.fr)

BIBLIOGRAPHIE

- ARMAND (G.). — Le Hêtre autrement. — Paris : Institut pour le Développement forestier, 2003. — 263 p. (Les guides du sylviculteur).
- AUSSENAC (G.), DUCREY (M.). — Étude de la croissance de quelques espèces forestières cultivées à différents niveaux d'éclaircissement et d'alimentation hydrique. *In* : 103^e Congrès national des Sociétés savantes. Nancy 1, 1978. — pp. 105-117.
- BARIGAH (T.S.), IMBERT (P.), BERAU (M.), HUC (R.). — Effects of five light regimes on growth traits of seedlings of three ecological guilds tropical rainforest tree species. — Paracou (Guyane), 2004. — Ouvrage collectif (sous presse).
- COLLET (C.), LANTER (O.), PARDOS (M.). — Effects of canopy opening on the morphology and anatomy of naturally regenerated beech seedlings. — *Trees, Structure and Function*, vol. 16, 2002, pp. 291-298.
- DREYER (E.), LE ROUX (X.), MONTPIED (P.), DAUDET (F.A.), MASSON (F.). — Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. — *Tree Physiology*, vol. 21, 2001, pp. 223-232.
- FARQUE (L.), SINOQUET (H.), COLIN (F.). — Canopy structure and light interception in *Quercus petraea* seedlings in relation to light regime and plant density. — *Tree Physiology*, vol. 21, 2001, pp. 1257-1267.
- MESSIER (C.), DOUCET (R.), RUEL (J.-C.), CLAVEAU (Y.), KELLY (C.), LECHOWICZ (M.J.). — Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 29, 1999, pp. 812-823.
- ROBAKOWSKI (P.), MONTPIED (P.), DREYER (E.). — Plasticity of morphological and physiological traits in response to different levels of irradiance in seedlings of silver fir (*Abies alba* Mill.). — *Trees, Structure and Function*, vol. 17, 2003, pp. 431-441.

- SINOQUET (H.), THANISAWANYANGKURA (S.), MABROUK (H.), KASEMSAP (P.). — Characterisation of light interception in canopies using 3D digitising and image processing. — *Annals of Botany*, vol. 82, 1998, pp. 203-212.
- SUNER (A.), RÖHRIG (E.). — Die Entwicklung der Buchennaturverjüngung in Abhängigkeit von der Auflichtung des Altbestandes. — *Forstarchiv*, vol. 51, 1980, pp. 145-149.
- TEISSIER DU CROS (E.). — Le Hêtre. — Paris : Institut national de la Recherche agronomique, 1981. — 602 p.

CARACTÉRISATION DE LA TOLÉRANCE À L'OMBRAGE DES JEUNES SEMIS DE HÊTRE ET COMPARAISON AVEC LES ESSENCES ASSOCIÉES (Résumé)

Le Hêtre est considéré comme une essence tolérante à l'ombrage, au moins dans son jeune âge. Il est néanmoins capable de tirer profit rapidement de trouées dans les couverts pour présenter une remarquable accélération de sa croissance. Dans cet article, nous comparons les traits fonctionnels liés à la photosynthèse et à l'interception de lumière, de semis de Hêtre cultivés sous différents niveaux de lumière à ceux d'essences accompagnatrices. Nous montrons qu'aucun de ces traits pris séparément ne suffit à caractériser le niveau de tolérance à l'ombrage de ces essences. Par contre, il semble que, pour permettre la survie des individus sous faible lumière, il soit indispensable que le bilan annuel de carbone à l'échelle de ces individus (en incluant les pertes par respiration de tous les organes) soit positif. Des traits composites comme le rapport entre la surface foliaire et la biomasse totale, ou mieux encore comme l'efficacité d'interception de la lumière par unité de biomasse peuvent, sous un éclairage donné, être des indicateurs de ce bilan et donc du degré de tolérance à l'ombre. Ces deux indicateurs diminuent cependant avec les dimensions des plants, et ce d'autant plus rapidement que la croissance est active. Dans ces conditions, une croissance lente est en soi une caractéristique de tolérance à l'ombrage. Dans cet article, nous développons cette idée et la confrontons à un ensemble de données issues de nos expériences.

CHARACTERISATION OF BEECH SEEDLING TOLERANCE TO SHADE - COMPARISON WITH ASSOCIATED SPECIES (Abstract)

Beech is considered to be a shade-tolerant species, at least while it is juvenile. It is nonetheless quick to take advantage of clearings in the canopy to grow significantly faster. In this article, the authors compare the functional features connected with photosynthesis and light interception of cultivated beech seedlings subjected to various levels of light with those of accompanying species. They show that none of these features taken alone is able to account for these species' degree of shade-tolerance. However, for individuals to be able to survive in weak light conditions, it is essential for the annual carbon balance on the scale of those individuals (including losses by all organs through respiration) to be positive. Combined features such as ratio of the leaf area to total biomass, or moreover, the per biomass unit light interception efficiency for a given illumination, are indicators of that balance and hence of the degree of shade-tolerance. The value of these two indicators however decreases as a function of seedling size and at an increasing rate when growth is intense. On this basis, slow growth is in itself a characteristic of shade-tolerance. In the article, the authors develop this idea and match it up against a set of data derived from their experiments.