



HAL
open science

En forêt les strates de végétation n'interagissent pas que pour la lumière

Philippe Balandier, Anders Mårell, Bernard Prévosto, Lucie Vincenot

► To cite this version:

Philippe Balandier, Anders Mårell, Bernard Prévosto, Lucie Vincenot. En forêt les strates de végétation n'interagissent pas que pour la lumière. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 2024, 80, pp.60-63. hal-04867920

HAL Id: hal-04867920

<https://hal.science/hal-04867920v1>

Submitted on 6 Jan 2025

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.

En forêt les strates de végétation n'interagissent pas que pour la lumière

Les différentes strates de végétations interagissent pour l'accès à la lumière. Dans ce cas, ce sont les arbres de l'étage principal qui influencent beaucoup la végétation plus basse. Mais les herbacées, arbustes et arbres du sous-étage influencent également la croissance des arbres les plus hauts. Découvrons comment dans cet article.

Le regard est différent lorsqu'un promeneur ou un forestier pénètrent en forêt. Le forestier est d'abord attentif aux essences présentes, à la rectitude des troncs, à la surface terrière, à l'état de santé des arbres. Le promeneur vient plutôt écouter le chant des mésanges, s'exposer aux rayons du soleil filtrés par le feuillage, cueillir des champignons ou des fraises des bois et espère apercevoir un écureuil ou un chevreuil (Figure 1). Mais ce qu'aucun des deux ne peut voir, c'est l'incroyable entremêlement des racines et des mycéliums de champignons dans le sol, théâtre d'intenses interactions pour l'accès aux ressources souterraines. Parmi ces interactions, beaucoup se font entre strates de végétation, car chênes ou fougères ont les mêmes besoins fondamentaux. Compétition pour la lumière, bilan hydrique, circulation de sucre via les réseaux mycorhiziens, abrutissement : tentons ici de comprendre à l'aide de quelques questions comment les interactions entre strates façonnent le peuplement forestier.

Question 1 : La compétition pour la lumière a-t-elle un rôle prépondérant dans la structuration de l'écosystème forestier ?

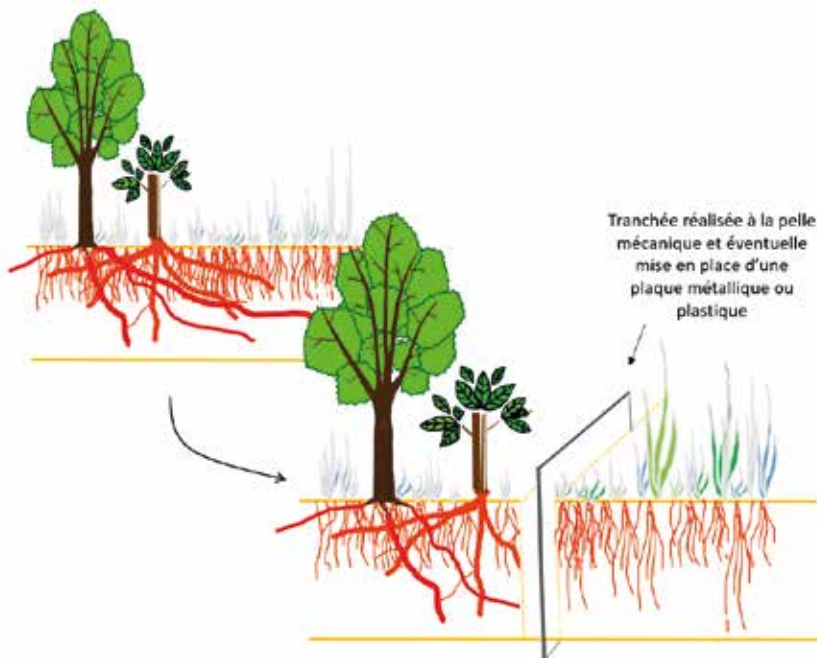
La lumière en forêt est tour à tour interceptée et absorbée par les différentes strates de végétation et une partie seulement est transmise aux strates inférieures. A de rares exceptions près, le développement des espèces végétales est dépendant de la lumière disponible via le processus de photosynthèse. Les développements du sous-étage, des strates arbustives et herbacées sont donc directement reliés à la quantité de lumière transmise par les strates supérieures. Or la lumière transmise varie selon une loi exponentielle négative dépendant de l'indice foliaire (rapport entre la surface de feuilles des arbres et la surface de sol occupée par ces arbres), ce qui signifie que la lumière est très rapidement atténuée dans le sous-bois. Cependant la réponse physiologique des plantes à cette diminution de la lumière dépend

des espèces. Par exemple, le couvert du genêt à balais est d'autant plus élevé que la lumière transmise est forte, alors que des espèces comme la ronce ou la fougère aigle peuvent présenter des recouvrements considérables même pour un éclairage réduit à quelques pourcents de la lumière qui arrive au-dessus de la canopée¹.

Cependant, il serait inexact de dire que la compétition pour les ressources souterraines, comme l'eau ou les éléments minéraux, a moins d'importance dans la structuration de l'écosystème. Il faut reconnaître que cette question a été beaucoup moins étudiée, notamment



↑ Figure 1. Zoom sur quelques interactions clés au sein de l'écosystème forestier (illustration Thérèse Danieau).



← **Figure 2.** Les expérimentations de tranchage visent à supprimer physiquement la compétition entre diverses plantes (ici des arbres et des herbacées) en sectionnant les systèmes racinaires. La tranchée est le plus souvent réalisée à la pelle mécanique sur environ 20 à 30 cm de large et jusqu'à 2 m de profondeur. Pour éviter que les végétaux ne recolonisent trop rapidement la tranchée, une barrière physique en métal ou plastique peut être insérée dans la tranchée avant rebouchage. Généralement la tranchée est réalisée de façon à réaliser un carré autour de la végétation à protéger de la compétition racinaire.

pour des raisons de difficultés pratiques d'accès au sol et sa grande biodiversité, notamment en micro-organismes. Les premières mises en évidence sont indirectes, à partir d'expérimentations de tranchage du sol, sur une plus ou moins grande profondeur de sol, et parfois la mise en place de barrières physiques (Figure 2). De cette manière, l'activité racinaire est limitée aux seules plantes habitant la zone délimitée par la tranchée ; en particulier les racines des arbres n'ont plus accès à cette zone. Dans ces conditions, les plantes et arbustes du sous-bois, y compris la régénération forestière, se développent beaucoup plus que dans la zone témoin où les racines des arbres adultes ne sont pas exclues².

Ces résultats montrent que les arbres adultes exercent une compétition significative sur les nutriments et l'eau et les résultats sont d'autant plus probants que les sites sont arides ou avec des sols pauvres. Cela est particulièrement visible pour la régénération forestière en bordure de trouée ou de lisière. De nombreuses études ont en effet souligné que la régénération est beaucoup moins abondante à proximité immédiate des arbres (en bordure des houppiers par exemple) alors que la disponibilité en lumière n'est pas limitante. La proximité immédiate à un arbre adulte semencier n'est donc pas toujours bénéfique à l'installation d'un semis d'autant plus que d'autres processus défavorables peuvent s'ajouter, comme par exemple une litière épaisse, de l'allélopathie (processus de sécrétion par une plante de composés chimiques toxiques pour ses voisines) ou l'abondance de pathogènes. Ce constat va à l'encontre de certaines théories qui ont été largement répandues dans le grand public et qui mettent en avant de façon infondée le rôle protecteur de « l'arbre mère » sur sa descendance.

Question 2 : La végétation dans le sous-bois peut-elle influencer la croissance des arbres adultes ?

La question a été peu étudiée car la structuration de l'écosystème forestier nous incite plutôt à la considérer en sens inverse. Des expérimentations passées montrent que la suppression de la végétation du sous-bois (herbacées, arbustes,

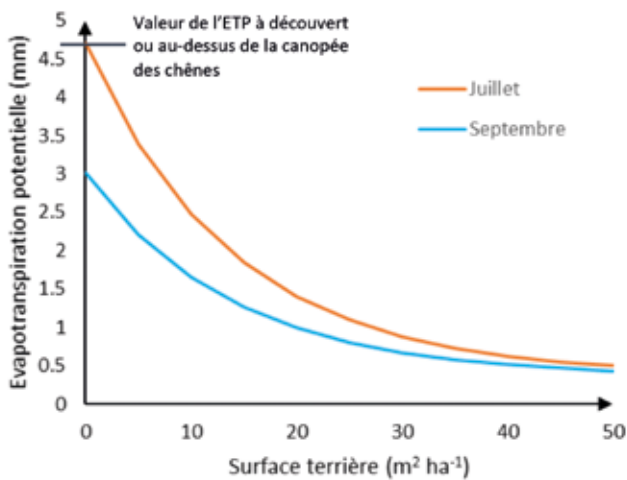
sous-étage) conduit à une amélioration de la croissance des arbres adultes, en particulier en milieu plutôt xérique. Il faut cependant noter que le bénéfice n'est souvent que temporaire, car la suppression du sous-bois peut aussi dégrader la fertilité du site.

La compétition pour les ressources du sol entre les arbres adultes et les différentes strates de l'écosystème peut influencer le fonctionnement même des arbres. Ainsi la compétition d'une dense végétation de sous-bois dans des peuplements de chênes sessiles après éclaircie conduit à une modification de leur métabolisme. Leurs feuilles sont alors plus riches en composés (lignine, tannins) qui détériorent la décomposition de la litière du chêne par rapport à des peuplements moins ouverts. Cela induit une immobilisation de l'azote du sol qui n'est plus disponible pour la végétation du sous-bois. Cet azote peut cependant être absorbé par les champignons ectomycorhiziens (voir encadré 1) et transmis au chêne adulte qui leur est associé, ce qui lui permet d'échapper à la compétition de la végétation du sous-bois³.

Les interactions entre strates arborées et autres strates sont donc plus complexes qu'il n'y paraît et incluent des phénomènes de rétroaction au niveau de la chimie du sol.

Question 3 : Les arbres adultes alimentent-ils les semis ?

Ces dernières années, de nombreuses publications ont suggéré des liens privilégiés entre les arbres adultes et leur semis, notamment via les réseaux mycorhiziens (voir encadré 1). Il est vrai que, d'une façon générale, les végétaux échangent diverses informations entre eux, des nutriments, des pathogènes, via différents mécanismes : exsudations racinaires de molécules dans le milieu, émissions de composés volatils et d'hormones, nutriments, réseaux mycorhiziens... Mais il est souvent bien difficile d'interpréter la portée réelle de ces échanges dans le fonctionnement des plantes et leurs interactions, ainsi que leur magnitude⁴. Ainsi, dans le rapport spécifique des arbres adultes avec



↑ **Figure 3.** Évapotranspiration potentielle (demande climatique en eau, ETP) journalière (en mm d'eau / jour) au sein du sous-bois en fonction de la surface terrière d'un peuplement de chêne sessile dans le centre de la France. L'ETP est calculée en fonction de la lumière et de la température au sein du peuplement selon la formule de Turc. La forte extinction de la lumière et une température fortement tamponnée par le couvert arboré pour des surfaces terrières inférieures à 30 m²/ha réduisent très fortement l'ETP (< 1mm). Cette dernière devient significative pour une surface terrière de 20 m²/ha, puis augmente très fortement ensuite pour des surfaces terrières plus réduites. L'évapotranspiration de la végétation de sous-bois devient maximale et correspond alors à la valeur en plein découvert. A noter que c'est aussi cet ETP maximale qui règne au-dessus de la canopée des chênes et soumet leur feuillage à une forte évapotranspiration.

leur descendance, ou des voisins, ou des plantes d'autres espèces, il est souvent bien difficile de distinguer la facilitation de la compétition. Par exemple, des travaux montrent que la présence de micro-organismes décomposeurs inféodés au chêne (ici *Quercus petraea*) améliore la qualité nutritionnelle des semis sous les arbres adultes. Mais cela se fait à leur détriment, car ils sont alors plus attirants pour les herbivores⁵. Certaines espèces sont par ailleurs connues pour leur fort effet allélopathique sur leur descendance et sur les autres espèces, c'est par exemple le cas du genre *Eucalyptus*. Des espèces pionnières (par exemple le Pin d'Alep) montrent des propriétés autotoxiques sur leur propre descendance ; la faible régénération de ces espèces sous leur propre couvert peut en partie être expliquée par ce phénomène. Pour d'autres espèces comme le sapin pectiné, la question reste en suspens.

Question 4 : Les éclaircies améliorent-elles toujours le bilan hydrique ?

L'éclaircie est le moyen pour le forestier de récolter des arbres et de diminuer la densité du peuplement. Ce faisant, la compétition entre arbres est réduite et la croissance des individus est améliorée. En parallèle, la réduction du couvert arboré engendre aussi une amélioration du bilan hydrique. D'une part, les pluies sont moins interceptées par le couvert des arbres (en moyenne 20 % d'interception des pluies mais avec bien sûr de forts écarts selon les espèces et

les structures de peuplements) et d'autre part, la transpiration de la strate arborée décroît avec la réduction de l'indice foliaire. Mais jusqu'à quelles intensités d'éclaircie ces bénéfices sont-ils observés ? L'éclaircie modifie le microclimat au sein du peuplement et ce, d'autant plus qu'elle est forte. Au niveau des houppiers mis brutalement en lumière, la demande évaporatoire s'accroît, en lien avec l'augmentation du rayonnement, des températures et du vent : la transpiration individuelle des arbres est donc augmentée. L'augmentation des ressources liée à la suppression d'un certain nombre d'individus arborés peut aussi profiter aux autres strates végétales. Ainsi il n'est pas rare de voir se développer d'abondantes strates herbacées et arbustives dans les années suivant l'éclaircie. Or, dans une récente analyse sur les forêts boréales et tempérées (environ 200 études ont été analysées), Balandier et ses collègues⁶ montrent que les herbacées et arbustes du sous-bois contribuent en moyenne pour un tiers de l'évapotranspiration totale de l'écosystème, ce qui est loin d'être négligeable. Mais plus encore, cette contribution augmente de façon accrue avec l'ouverture du peuplement. Elle résulte de l'augmentation exponentielle de la demande évaporatoire avec l'ouverture du peuplement (ETP, Figure 3), jusqu'à dépasser l'évapotranspiration des arbres pour des indices foliaires des arbres compris entre 2 et 3, selon les espèces et les conditions pédoclimatiques. Il n'existe pas de relation immédiate entre l'indice foliaire des peuplements et leur surface terrière. Cependant, pour fixer les esprits, en chênaie tempérée, des valeurs d'indice foliaire de 2 à 3 correspondent à des surfaces terrières faibles à très faibles, bien inférieures à 20 m²/ha, voire à 10 m²/ha. Il s'agit donc pour le forestier de trouver le bon équilibre selon les objectifs qu'il poursuit.

Conclusion

Comparativement aux arbres, notamment adultes, la stature des strates basses de végétation est toute modeste. Le forestier peut donc être tenté de simplement les ignorer dans sa gestion. Pourtant nous montrons à travers ces quelques questions que le rôle fonctionnel de ces strates n'est pas insignifiant. Au contraire, les interactions entre les différentes strates végétales composant l'écosystème forestier peuvent jouer un rôle fondamental dans sa dynamique. Les arbres peuvent affecter la végétation du sous-bois mais l'inverse est aussi vrai. Ces interactions ne se limitent pas à la compétition pour la lumière et nous soulignons l'impact des interactions souterraines. D'autres organismes de l'écosystème peuvent venir complexifier la scène en jouant un rôle plus ou moins moteur dans ces interactions (voir encadrés 1 et 2). Il est souvent difficile de séparer dans ces interactions les processus de facilitation (une espèce favorise le développement d'une autre) et de compétition (une espèce défavorise le développement d'une autre par préemption des ressources). Il en résulte qu'il est souvent difficile de prédire quel sera le sens des effets lorsque toutes les interactions, positives ou négatives, sont sommées. C'est cela qu'il faut avoir en tête avant d'agir.

Encadré 1 : Réseau commun de mycorhizes

Les mycorhizes sont des associations symbiotiques entre certains champignons et les racines des plantes. Ces associations sont bénéfiques pour les deux partenaires. De façon schématique, un champignon mycorhizien aide la plante dans sa nutrition hydrique et minérale et contribue à son bon état sanitaire ; en retour la plante fournit des composés carbonés issus de la photosynthèse au champignon. Le champignon mycorhizien est aussi constitué d'un réseau de fins filaments appelés hyphes et qui forment le mycélium. Ce dernier explore le sol très largement autour des racines, jusqu'à de grandes distances, augmentant d'autant la zone de prospection pour l'eau et les éléments minéraux, pour son bénéfice et celui de la plante. Ce mycélium a aussi la propriété de pouvoir relier les systèmes racinaires de deux ou plusieurs plantes, de la même espèce, mais aussi d'espèces différentes (de familles souvent proches ou apparentées). Il se forme ainsi un véritable réseau commun d'échange d'eau, de nutriments, ou d'informations. Même des plantes de différentes strates de l'écosystème forestier peuvent être connectées par ce réseau. S'il est vrai que des validations scientifiques ont été apportées à ce réseau mycorhizien commun, et notamment en traçant le trajet de molécules marquées d'une plante à l'autre, il reste difficile d'en apprécier la portée fonctionnelle⁴. Ainsi, il est assez réconfortant d'un point de vue anthropomorphique d'observer le trajet de composés carbonés depuis l'arbre adulte vers sa descendance via le réseau de mycélium, mais d'autres études montrent aussi que les mêmes composés carbonés peuvent alimenter d'autres espèces de plantes alentour. Ces réseaux peuvent transporter de l'eau et des nutriments mais aussi des molécules allélopathiques qui vont inhiber le développement d'autres plantes. Il reste donc actuellement bien difficile de démêler le rôle facilitateur ou au contraire, inhibiteur de ces réseaux communs mycorhiziens, dans les interactions entre plantes ou entre strates de végétation.

Encadré 2 : Rôle des grands herbivores

Les ongulés sauvages, comme les cerfs et les sangliers, contribuent au fonctionnement de l'écosystème principalement par leur rôle d'herbivores, d'une part, et de proies pour les grands prédateurs, d'autre part. En tant qu'herbivores, ils modifient la structure, la composition et la diversité des communautés végétales, notamment par la consommation (herbivore) et la dispersion (zoochorie) des plantes. La consommation végétale à des niveaux moyens à élevés provoque des changements majeurs dans la végétation du sous-bois, la transformant d'une domination d'espèces ligneuses à des communautés composées principalement de plantes herbacées, plus tolérantes à l'herbivorie et aux autres perturbations environnementales par les ongulés. En sachant que les mycorhizes diffèrent en partie entre les plantes herbacées et les espèces ligneuses, les ongulés peuvent ainsi modifier indirectement les relations entre les arbres et le sous-bois via les réseaux mycorhiziens (voir encadré 1). D'autres modifications indirectes via des modifications de la flore concernent les flux d'énergie et de nutriments, notamment via des modifications de la qualité et de la quantité de la litière ou par la retranslocation des nutriments des prairies et des cultures vers la forêt. En tant que proies, ils contribuent au maintien des réseaux trophiques non seulement en maintenant des populations de grands prédateurs tels que les loups et les lynx, mais également en maintenant des communautés de charognards, de décomposeurs et de détritivores. Pour en savoir plus : [Lien vers deux motions designs](#)

Philippe Balandier

INRAE - Unité de recherche PIAF

Anders Mårell

INRAE - Unité de recherche EFNO

Bernard Prévosto

INRAE - Unité de recherche RECOVER

Lucie Vincenot

Université de Rouen - ECODIV

BIBLIOGRAPHIE

- 1. Balandier P, Marrel A, Prévosto B, Vincenot L (2022) Tamm review : Forest understorey and overstorey interactions : So much more than just light interception by trees. *Forest Ecology and Management*, 526 :120584, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120584>
- 2. Coomes DA, Grubb PJ (2000) Impacts of root competition in forests and woodlands : a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, 70 (2), 171-207, [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0171:IORCIF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0171:IORCIF]2.0.CO;2)
- 3. Fernandez M, Vernay A, Henneron L, Adamik L, Malagoli P, Balandier P (2022) Plant N economics and the extended phenotype : Integrating the functional traits of plants and associated soil biota into plant-plant interactions. *Journal of Ecology*, 110, 2015-2032, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13934>
- 4. Karst J, Jones MD, Hoeksema JD (2023) Positive citation bias and overinterpreted results lead to misinformation on common mycorrhizal networks in forests. *Nature Ecology & Evolution*, 7 (4), 501-511, <https://doi.org/10.1038/s41559-023-01986-1>
- 5. Deniau M et al. (2017) Janzen-Connell patterns can be induced by fungal-driven decomposition and offset by ectomycorrhizal fungi accumulated under a closely related canopy. *Functional Ecology* 32, 785-798, <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13003>
- 6. Balandier P, Gobin R, Prévosto B, Korboulewsky N (2022) The contribution of understorey vegetation to ecosystem evapotranspiration in boreal and temperate forests : a literature review and analysis. *European Journal of Forest Research*, 141, 979-997, <https://doi.org/10.1007/s10342-022-01505-0>

