

II. Régénération naturelle et plantation

II.1. La régénération naturelle

L'un des principaux objectifs de la gestion durable des forêts est de garantir la persistance des forêts dans le temps (Nyland 2016). Cet objectif général implique que les peuplements gérés doivent être régénérés avec succès. Garantie de la continuité forestière, la régénération est un processus clé qui dépend de nombreux événements au cours de la durée de vie de l'arbre.

La régénération réussie d'une forêt se conforme à une succession temporelle de phases qui sont : la production de graines, la dispersion des graines, la prédation des graines, la germination, l'émergence, la survie des semis et la croissance initiale des semis (Calama et al. 2017). De cette manière, la régénération peut être considérée comme un processus à plusieurs étapes, qui peuvent souvent être identifiées comme une série de seuils de survie successifs pour des semis potentiels (Pukkala et Kolström 1992; Manso et al. 2014).

L'approvisionnement en graines du sol est généralement très variable à différentes échelles spatiales et temporelles (Calama et al. 2017). Une fois la graine disponible, la dispersion des graines a lieu. Cette dispersion préalable des graines permettrait à ces dernières d'échapper à la compétition avec les adultes et de coloniser des sites favorables (Howe et Smallwood 1982). À ce titre, les facteurs extérieurs, tels que le vent et les animaux, jouent un rôle important dans l'établissement de banques de graines dans le sol (Calama et al. 2017).

La germination joue un rôle essentiel dans la survie ultérieure des semis (Baskin et Baskin 1998) et, par conséquent, dans le succès global de la régénération naturelle (Manso et al. 2013a, 2013b). La possibilité qu'un plant émerge et survive dans un site donné dépend des réserves métaboliques de la graine (Calama et al. 2017). Selon la stratégie de reproduction k et r (Wilson et Mac Arthur 1967), les plantes doivent répondre à un compromis, soit en produisant un nombre important de graines de petite taille avec des réserves limitées, soit en produisant un petit nombre de grosses graines avec des réserves plus abondantes (Westoby et al. 1992). La taille des semis dépend de la taille des graines pendant les premières semaines jusqu'à ce que les vraies feuilles remplacent les cotylédons comme principale source de glucides (Greene et

al. 1999). En général, les espèces à grosses graines présentent une croissance initiale plus élevée, mais un taux de croissance relatif plus faible avec le temps et occupent généralement des aires géographiques plus larges (Aizen et Patterson 1990).

Les performances générales de la plante dépendent également de la disponibilité des ressources du milieu. Ces ressources varient dans l'espace et dans le temps et les espèces diffèrent dans leur capacité à tolérer la rareté des ressources. Ainsi, plusieurs ressources peuvent être limitantes simultanément parmi les microsites ou à des moments différents dans le même microsite ou pour différentes espèces cultivées ensemble (Latham 1992).

Certains stades tels que l'établissement des semis, la survie et la croissance précoce sont critiques (Kozlowski 2002). La croissance et la mortalité sont les processus les plus critiques qui déterminent le sort des arbres juvéniles pendant la régénération naturelle (Harcombe 1987; Messier et al. 1999). De nombreux arbres meurent sans atteindre la maturité (Harcombe 1987; King 1990). Dans les forêts aménagées en régénération, une intervention sylvicole vise souvent à maximiser la production en limitant la concurrence interspécifique entre les arbres et les communautés végétales (Kuch et Walstad 1987; Radosevich et Osteryoung 1987).

II.2. La plantation

Le maintien d'une productivité des écosystèmes implique une régénération adéquate des sites exploités après des perturbations (Lieffers et al. 2003). Quand cette dernière est insuffisante, la productivité du site peut être restaurée par plantation pour compenser une mauvaise distribution ou une densité insuffisante de semis naturels (Dekker-Robertson et Libby 1998; Kozlowski 2002; Thiffault 2016). L'utilisation d'espèces à croissance rapide dans des scénarios sylvicoles spécifiques (Bell et al. 2008) ainsi que dans des zones forestières dédiées (zonage fonctionnel) est un moyen efficace de concilier production de fibre de bois et conservation au niveau du paysage (Messier et al. 2003). Ainsi, la plantation joue un rôle croissant dans la gestion des forêts dans le monde en permettant de répondre à la pression exercée sur les forêts tout en fournissant les services environnementaux, sociaux et économiques (Paquette et Messier 2010).

Les plantations sont également employées pour la restauration écologique ou la production de bois (Pinna et al. 2012). Grâce à cette méthode, les sites dégradés peuvent être restaurés pour maintenir la fertilité du sol (Dunham 1991; Behera et Sahani 2003) ou pour composer avec des obstacles majeurs à la régénération, tels qu'un climat rigoureux, une herbivorie intensive ou une concurrence agressive de la végétation, qui entraînent souvent une mortalité élevée et une croissance modérée des semis plantés (Pinna et al. 2012).

Les plantations commerciales (Cf. Figure 1) d'arbres, quant à elles, sont généralement des peuplements monospécifiques et équiens dont l'espacement est régulier (Bauhus et al. 2010). Pour Lindenmayer et al. (2015), des plantations de *Pinus*, *Eucalyptus*, *Picea*, *Hevea*, *Populus* et *Acacia* se trouvent dans de nombreuses régions du monde, fournissant du bois, ainsi que de nombreux services écosystémiques et habitats pour de nombreuses espèces. Selon lui, ces plantations commerciales sont donc désormais des écosystèmes répandus à part entière et sont susceptibles de gagner en importance.



Figure 1. Schéma d'une plantation commerciale mettant en lumière les différentes interventions sylvicoles au cours de la rotation. <https://mfrpointel.blogspot.com/2011/01/la-sylviculture.html>

Il y a eu de nombreux examens des rôles écologiques des plantations d'arbres au niveau des peuplements. En comparaison avec les forêts naturelles ou semi-naturelles, les plantations en général soutiennent des niveaux inférieurs de biodiversité (Lindenmayer et Hobbs 2004; Brockerhoff et al. 2008), stockent moins de carbone (Kanowski et Catterall 2010; Hulvey et al. 2013), et génèrent des niveaux inférieurs d'autres biens et services écosystémiques, tels que les services liés à l'eau (Jackson et al. 2005). Ces constats doivent néanmoins être nuancés car la comparaison avec les forêts naturelles ne fait pas état de la perturbation originelle (défrichage, coupe à blanc etc.), qui peut être responsable de la plupart de la différence observée. Par ailleurs, au niveau du paysage ou de la région, les plantations peuvent jouer un rôle de conservation par compensation de l'exploitation des forêts grâce à un processus appelé zonage fonctionnel (Messier et al. 2009; Paquette et Messier 2010), dont le concept est similaire à l'épargne des terres dans l'agriculture (Green et al. 2005; Fischer et al. 2011).

Les plantations représentent 4% de la surface forestière mondiale, tout en fournissant 50% de la production de bois (Miller et al. 2009). La haute productivité de certaines plantations est imputable à des avancées technologiques en sylviculture et en génétique (Borders et Bailey 2001; McKeand et al. 2006). Les pratiques sylvicoles, qui ont induit une forte augmentation de la croissance en parallèle d'une minimisation de la mortalité des jeunes semis, incluent la préparation mécanisée des sites (DeWit et Terry 1983; Edwards 1990), le contrôle de la végétation herbacée (Creighton et al. 1987; Zutter et al. 1987) ainsi que la fertilisation (Schmidting 1973; Gent Jr et al. 1986). Néanmoins, les résultats de ces pratiques sont très variables selon les situations (Bolstad et Allen 1987; Miller et al. 1991).

Par exemple, s'il a été prouvé que le contrôle de la végétation concurrente avait un effet positif sur la survie et la croissance des semis plantés (Berkowitz et al. 1995; Davis et al. 1998; Wagner et al. 2006), cette intervention peut être la source d'une augmentation de l'herbivorie (Pinna et al. 2012) augmentant la mortalité des semis (Stange et Shea 1998; Dubois et al. 2000; Ward et Mervosh 2008). L'utilisation de tubes de protection a démontré une amélioration du développement apical des semis (Roussel 1972), et les expériences de Tuley (1985) en Grande-Bretagne ont popularisé l'utilisation de ces abris pour maximiser la croissance des semis et réduire l'herbivorie. Cependant, d'autres essais ont montré que la réponse des semis peut varier

en fonction de l'espèce, de l'environnement et du type de protection utilisée (Bellot et al. 2002; Sharew et Hairston-Strang 2005).

Enfin, à mesure que la population mondiale croît, les plantations ne satisferont probablement pas les besoins humains. Plusieurs préoccupations, liées aux baisses potentielles de la production lors de la deuxième rotation et des rotations ultérieures, ont été soulevées en Europe, en Australie et en Chine (Keeves 1966; Kozłowski 2002). En effet, les plantations entraînent souvent une réduction du flux d'énergie dans les écosystèmes, un cycle de nutriments moindre par rapport aux forêts naturelles ainsi qu'une perte de nutriments minéraux (Springett 1976; Feller 1978; Ewel et al. 1991).

Les rendements d'une plantation sont dépendants de facteurs multiples, notamment la disponibilité en ressources et leur efficacité d'utilisation par les arbres qui sont à leur tour dépendants de l'environnement de la plante et de ses interactions avec ce dernier (Pallardy 2010; Akers et al. 2013). Ces facteurs environnementaux incluent la quantité et la qualité de la lumière, la température de l'air et du sol, la concentration en CO₂, l'humidité et les nutriments (Sage et Monson 1999; Moore et al. 2004; Pallardy 2010) retrouvés dans (Albaugh et al. 2014).

En effet, un accroissement du lessivage des nutriments du sol peut être observé, avec l'exploitation du bois (Cole et Gessel 1965), probablement dû à l'accroissement de la minéralisation nette et le prélèvement réduit des nutriments par les plantes. Ces changements physiques du sol peuvent être la source de changements chimiques à travers une chaîne d'effets indirects (Ballard 2000). Il a souvent été remarqué que les activités de gestion ont tendance à affecter l'aération du sol par la réduction de la taille des pores, augmentant la rétention d'eau au détriment de l'échange de gaz (Ballard 2000). La préparation des sites au moment de la plantation, par action mécanique, chimique, fertilisation ou gestion de résidus peut avoir un effet significatif dû à la perte de carbone du sol et par extension, de sa fertilité et de sa dynamique (Johnson 1992; Fisher et Binkley 2000; Turner et Lambert 2000; Díaz-Zorita et al. 2002; Yanai et al. 2003; Lal 2004).

Par ailleurs, les courtes rotations d'arbres à croissance rapide dans les plantations entraînent souvent une perte de fertilité du sol (Kozłowski 2002) et constituent également un terreau favorable pour la propagation d'insectes ravageurs et de maladies (Speight et Speechly

1982; Kozłowski 2002). De plus, de par leur nature monospécifique, la plupart des plantations ne disposent pas de la biodiversité nécessaire pour fournir les matières premières essentielles aux activités humaines (Pimentel et al. 1992, 1997; Kozłowski 2002) telles que les pertes actuelles ou potentielles d'aliments, de fibres ou de plantes médicinales.

III. La phase juvénile : définition et implications

D'un point de vue biologique, la période juvénile est définie comme la phase avant la fermeture du peuplement (Clark 1983). A ce moment, la compétition herbacée diminue et la dynamique du peuplement est déterminée en grande partie par les interactions entre arbres. Chez toutes les plantes ligneuses, elle est d'une durée de 1 à 2 ans, chez certaines espèces arbustives et de 30 à 40 ans, chez certains arbres forestiers (Robinson et Wareing 1969) (Cf. Figure 2). La phase juvénile se caractérise, outre ses propriétés morphologiques, par une plus grande propension à former des racines adventives et une incapacité à former des fleurs (Doorenbos 1965). La floraison n'a donc pas lieu. Dans les premiers stades de croissance du semis, la croissance de l'extension des pousses est rapide et le poids sec total de l'arbre augmente de façon exponentielle (Robinson et Wareing 1969).

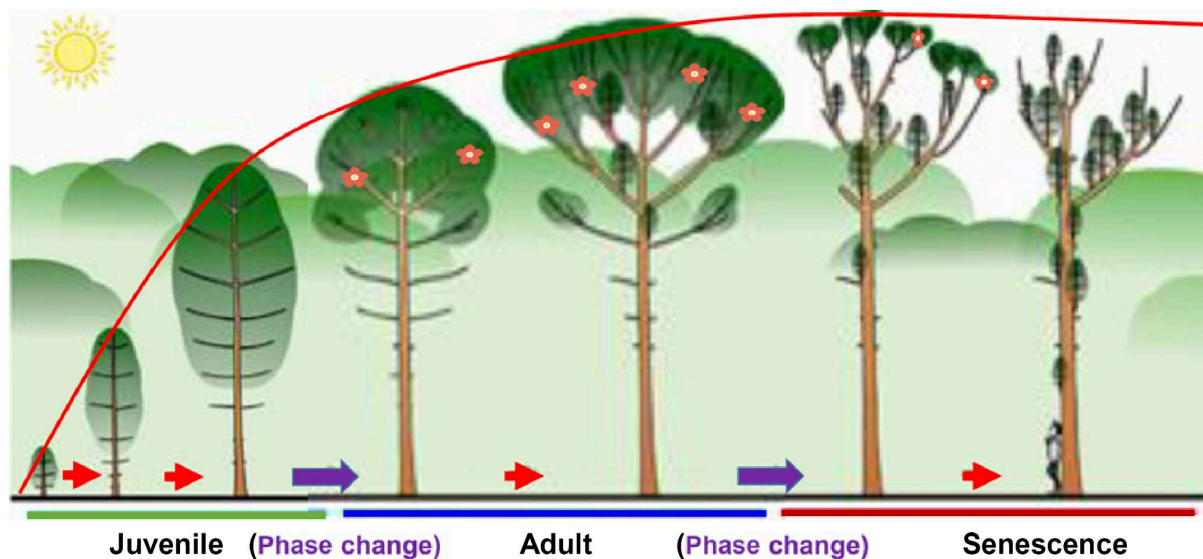


Figure 2. Courbe de croissance en hauteur (ligne rouge) en fonction des différents stades de développement (Figure tirée de Xu et al. 2016).

Des recherches antérieures ont montré que la meilleure fenêtre de temps pour augmenter le taux de croissance des arbres est la phase précédant la fermeture du couvert forestier (Leak 1970; Good et Good 1972; Lorimer 1981, 1984; Hibbs 1983; Peet 1984; Glitzenstein et al. 1986; Connell 1989; Schupp et al. 1989; Oliver et Larson 1996b; Watt et al. 2007). Durant cette phase, le contrôle de la végétation herbacée est souvent une pratique qui joue un rôle critique et influence le plus le taux de croissance de la jeune culture (Kobe et al. 1995; Watt et al. 2004).

La phase de développement des juvéniles, cependant, est largement méconnue et très difficile à prévoir dans les stratégies de développement des plantations du même âge (Huuskonen et Miina 2007). La phase juvénile est caractérisée par la compétition herbacée, les attaques de ravageurs ou de microsites, qui influencent le plus le taux de croissance de la jeune culture (Watt et al. 2004).

La compétition pour la lumière a souvent été utilisée pour séparer la croissance des plants avant et après la fermeture de la canopée, en assumant que la compétition intraspécifique avant cette fermeture ne soit pas significative. Malgré tout, beaucoup d'études sont venues contredire cette affirmation au fil des années démontrant que l'espacement entre les tiges avait un impact significatif sur la croissance juvénile (Ewert 1971; Pienaar et Turnbull 1973; Oliver 1979; Russell 1979; Reukema et Smith 1987; Johnstone et Pollack 1990; Avila 1993; Clason 1994; Amateis et al. 1997) ainsi que sur la qualité du bois (Ewert 1971; Yang 1994). Plusieurs recherches sont allées encore plus loin en suggérant que la compétition pour les nutriments du sol, pour l'eau ou pour la lumière peuvent affecter significativement la croissance des semis (Elliot et White 1987; Lauer et al. 1993; Nambiar et Sands 1993). En période de croissance, durant le stade juvénile, les arbres sont soumis aux compétitions inter- et intraspécifique.

Les opérations sylvicoles effectuées aux premiers stades peuvent avoir des effets variables sur les rendements à long terme des plantations. La préparation du sol, le contrôle de la végétation et l'application d'engrais peuvent avoir un impact sur plusieurs facteurs biotiques et abiotiques qui affectent la performance à long terme des plantes. Des études telles que la revue sommaire de Mason (1992) ont démontré des gains dans la croissance, la survie et l'uniformité des cultures juvéniles, résultant soit de traitements affectant l'état nutritionnel des arbres, soit en changeant la qualité des sites. Les effets de facteurs tels que le génotype, le régime de pépinière, la manipulation des arbres, le défrichage, la culture, la fertilisation et la gestion des mauvaises herbes varient considérablement d'un site à l'autre (Mason et al. 1997). Les analyses de sensibilité dans les études démographiques des populations d'arbres ont montré que la mortalité juvénile influe davantage sur le taux fini d'augmentation que la mortalité des arbres matures ou la fécondité (Pinero et al. 1984).

IV. La végétation compétitrice

IV.1. Les différentes interactions régissant le monde végétal.

Au sein du domaine végétal, il existe plusieurs types de relation qui définissent les interactions entre deux individus. On parle de relation positive quand l'association entre deux espèces est bénéficiaire à au moins une d'entre elle. Ainsi une relation dans laquelle deux individus impliqués tirent profit de l'association sera qualifiée de mutualisme et les mycorhizes (association entre un champignon et le système racinaire d'un végétal) en sont un bon exemple. Dans le cas où seul l'un des protagonistes tire profit de cette association sans pour autant nuire à l'autre, on parlera alors de facilitation et cette dernière peut être directe ou indirecte (Callaway 1995; Callaway et Walker 1997). Toutefois, nous mettrons dans cette étude, l'accent sur les interactions négatives asymétriques et indirectes. Si l'intermédiaire est une ressource (lumière, eau, nutriments), l'interaction porte le nom de compétition. Si l'intermédiaire est un composé chimique, on parlera d'allélopathie. Une attention particulière sera portée au processus de compétition qui constitue le cœur de ce travail. Les processus d'allélopathie ou de blocage mécanique seront abordés de manière plus succincte.

IV.2. La compétition

La concurrence entre les arbres et la végétation naturelle dans les plantations nouvellement établies est le principal processus qui influe sur l'établissement et la croissance des arbres (Bazzaz 1990; Thompson et Pitt 2003). La concurrence des ressources se produit lorsque les plantes individuelles utilisent les mêmes ressources limitant la croissance. Toutes les plantes ont besoin de lumière, d'eau et de nutriments inorganiques, et la demande combinée d'individus végétaux pour une ressource peut dépasser l'offre immédiate, entraînant une réduction de la survie, de la croissance et / ou de la reproduction des individus concurrents (Balandier et al. 2006a). Certaines espèces herbacées ou arbustives sont de puissants concurrents pour les ressources environnementales pouvant avoir un effet négatif important sur le développement des semis (Davis et al. 1999; Löf 2000; Adams et al. 2003; Coll et al. 2004; Hytönen et Jylhä 2005) et constituent l'un des principaux facteurs déterminant le cours de la

succession de la végétation dans les terres ouvertes (Tilman 1988; Bazzaz 1996; Fotelli et al. 2001; Coll et al. 2004).

Deux grandes stratégies permettent à un individu d'être plus compétitif qu'un autre (Balandier et al. 2006a) : réduire rapidement le niveau de la ressource ou tolérer de faibles niveaux de ressources. Quand la ressource est abondante, les espèces présentant de forts taux de croissance sont favorisées et peuvent rapidement coloniser le milieu exploitant les ressources disponibles au détriment des autres espèces (Gaudio et al. 2011a). Les exemples illustrant cette stratégie compétitive sont particulièrement nombreux au sein de la végétation herbacée et arbustive. Certaines graminées pérennes sont capables de réagir rapidement en formant un système racinaire dense et plutôt superficiel essentiellement constitué de racines fines (Coll et al. 2004) efficaces dans le prélèvement des ressources souterraines (Nambiar et Sands 1993).

Cette végétation regroupe ainsi des espèces variées dont certaines sont caractérisées par un comportement opportuniste et monopoliste (Gaudio et al. 2008, 2011a). De plus, elles sont généralement pionnières et héliophiles, caractérisées par de forts taux de croissance (Lautenschlager 1999; Hangs et al. 2002) aboutissant à la formation rapide d'un système aérien très développé et/ou d'un système racinaire dense en réponse à une augmentation de ressources. Ces espèces sont généralement défavorables à la régénération des peuplements forestiers étant donné qu'elles se développent très rapidement (Lautenschlager 1999) en excluant les autres espèces (Thomas et al. 1999). La végétation monopoliste interfère alors avec le développement de la régénération, et plus particulièrement avec celui des semis d'arbre, via l'utilisation des ressources du milieu.

Ainsi, des herbes telles que *Calamagrostis epigejos*, *Deschampsia flexuosa* et *D. cespitosa* et des espèces herbacées telles que *Pteridium aquilinum*, *Epilobium sp.*, *Senecio sp.* et *Urtica sp.* sont souvent citées comme des espèces problématiques (Willoughby et al. 2010).

Certaines espèces comme *Pteridium aquilinum* sont connues pour être particulièrement compétitives pour la lumière parce qu'elles produisent rapidement de grands organes aériens (Den Ouden 2000; Dumas 2002; Marrs et Watt 2006) et sont capables de réagir rapidement à une augmentation de lumière par le développement d'un feuillage dense et couvrant (Gaudio et al. 2011a). La forte densité des feuillages ainsi formés est susceptible d'intercepter une forte

quantité de lumière (George et Bazzaz 1999). D'autres espèces qui développent un système racinaire dense à la même profondeur que les semis d'arbres (Picon-Cochard et al. 2006) sont supposées être des concurrentes efficaces pour les ressources souterraines (Coll et al. 2003).

En conséquence, la végétation compétitrice peut réduire la croissance des semis d'arbres en épuisant les ressources (Frochot et al. 2002; Balandier et al. 2006a). L'effet de la compétition sur les semis d'arbres peut être évalué par la survie et la croissance des semis d'arbres en réponse aux changements de niveau de ressources induits par la végétation (Gaudio et al. 2011b). L'effet négatif de la végétation sur la régénération est d'autant plus gênant que son impact peut se ressentir pendant de nombreuses années (Connell et Slatyer 1977; Wagner et al. 2006), empêchant ainsi le développement de quasiment toute autre espèce (Den Ouden 2000; Prévosto et al. 2004; Royo et Carson 2006).

La littérature, sur les effets de la végétation sur la survie et la croissance des semis de cultures, montre que la concurrence varie considérablement selon les espèces d'arbres cultivées (Fredericksen et al. 1993; Wagner et al. 1996; Zutter et al. 1997; Mitchell et al. 1999b; Küßner et al. 2000), taille des semis (South et al. 1995; South et Mitchell 1999; Rose et Ketchum 2003), composition de la végétation (Cain 1999; Coll et al. 2003), les caractéristiques du site (Lautenschlager 1999) et le traitement sylvicole (Gommel et al. 1996; Haywood et al. 1997). Wagner et al. (1999) ont également souligné que l'interaction compétitive entre les semis et la végétation environnante est un processus dynamique avec de fortes variations temporelles. Au cours des premières années après l'établissement des semis, qui sont déterminées par le modèle de développement des semis et de la végétation (Balandier et al. 2006a). Si les semis ligneux s'établissent au sein d'un couvert végétal déjà installé, la compétition est alors asymétrique (Keddy 1990) et la réponse des semis est déterminée par le niveau de ressources imposé par la végétation environnante. Dans le cas d'une végétation particulièrement compétitrice le succès de l'installation des semis et leur croissance peuvent être très inhibés par la compétition induite (Gaudio et al. 2011a).

Dans les forêts, la disponibilité des nutriments et de l'eau présente une forte hétérogénéité spatiale et temporelle, à laquelle les plantes doivent s'adapter (Nobel 1994; Stark 1994). Des espèces telles que les graminées (*Graminaceae*) sont souvent présentes dans des

conditions de pleine lumière et ont tendance à surpasser les jeunes arbres pour l'eau et les nutriments (Balandier et al. 2006a), principalement en raison de la forte densité racinaire des graminées dans les horizons superficiels du sol (Casper et Jackson 1997; Coll et al. 2003). De plus, l'architecture racinaire des graminées leur permet d'exploiter efficacement les ressources du sol (Fitter et al. 1991). Ainsi, le système racinaire des semis d'arbres nouvellement établis est localisé dans les mêmes horizons du sol et l'effet compétitif des graminées peut être extrêmement élevé dans les premières années. Toutefois, si le semis survit, il développe progressivement son système racinaire dans des horizons de sol plus profonds échappant à la concurrence. Cette concurrence des graminées entraîne généralement une mortalité élevée des semis après la plantation, mais ses effets sur la croissance sont souvent limités à quelques années après la plantation (Balandier et al. 2006a).

En fonction de la profondeur de sol, les systèmes racinaires des semis et de la végétation compétitrice peuvent être distribués dans les mêmes horizons et donc partager la même ressource hydrique (Whitehead et al. 1994; Ohta et al. 2001; Bakker et al. 2006). En période de sécheresse, les deux espèces seraient donc en compétition pour la même ressource hydrique, or les graminées mais aussi la fougère aigle et la molinie ont de fortes capacités compétitrices (Aerts et al. 1991; Dumas 2002; Marrs et Watt 2006). Sur les sols où l'eau est disponible dans des horizons plus profonds qui peuvent être atteints par les racines des arbres, les effets compétitifs des graminées sont limités. En revanche, sur des sols peu profonds ou sur des sols sans nappe phréatique profonde, l'eau de pluie est la principale source d'eau et la présence d'une couche d'herbe dense qui capte la majeure partie de cette eau a un impact très négatif sur les semis (Balandier et al. 2006a).

Si les plantes herbacées peuvent être moins compétitives que les graminées pour les ressources du sol (Coll et al. 2003), la lumière est la ressource pour laquelle ces espèces entrent le plus en compétition (Frochot et al. 2002). En effet, ces espèces développent généralement un système racinaire moins dense que le système racinaire des graminées, mais beaucoup plus profond (Balandier et al. 2006a) et peuvent malgré tout absorber des quantités importantes d'eau et de nutriments dans les sols (Morris et al. 1993; Thevathasan et al. 2000; Fotelli et al. 2001, 2002), réduisant ainsi la croissance des semis. Toutefois, leur principal impact sur les semis

d'arbres est la réduction de la lumière disponible. La compétitivité de ces espèces dépend principalement de la dynamique de leur développement et de la vitesse à laquelle elles peuvent dépasser les plants. De nombreuses espèces à feuilles larges sont capables de germer vigoureusement à partir de souches ou de porte-greffes établis produisant des pousses à croissance rapide, qui dépassent rapidement les semis à croissance plus lente (Balandier et al. 2006a). Quelle que soit l'origine des végétations concurrentes, elles sont capables de dominer le site pendant de nombreuses années et peuvent réduire considérablement la survie et la croissance des semis (Richardson et al. 1999). En début de plantation, ces espèces provoquent généralement une mortalité élevée des semis. Par exemple, dans la régénération naturelle des peuplements de *Quercus petraea* et de *Q. robur*, la présence d'une couche continue de 50 cm de haut de *Rubus fruticosus* peut totalement supprimer les nouveaux plants de *Quercus* (Frochot et al. 2002). Les effets néfastes des petits arbustes et de grandes fougères (comme *Pteridium aquilinum*) sont limités à quelques années après l'établissement des semis et, si les semis sont capables de survivre aux forts effets concurrentiels des petits arbustes à feuilles caduques, ils finiront par atteindre le sommet de la canopée arbustive et échapper progressivement à leur effet concurrentiel tandis que d'autres ne le feront pas, en raison des besoins de lumière (Horsley 1993).

Certains traits fonctionnels et adaptations morphologiques des plantes reflètent un stress lié aux ressources (Adams et al. 2003; Gaudio et al. 2011b). En effet, les études traitant de la compétition pour la lumière montrent souvent un effet négatif de la compétition plus prononcé sur la croissance en diamètre que sur la croissance en hauteur des semis, notamment pour les espèces résineuses (Jobidon 2000; Picon-Cochard et al. 2006). Ceci semble provenir en partie du décalage phénologique entre la croissance des semis de conifères et le moment où la végétation compétitrice acquiert un feuillage mature (Gaudio et al. 2011a). La croissance en hauteur est largement prédéterminée dans le bourgeon et a lieu à une période pendant laquelle la photosynthèse est peu active, si bien qu'elle est tributaire des réserves carbonées présentes dans le semis au moment de l'allongement (Kozlowski 1971).

Le modèle de compétition décrit la principale ressource pour laquelle les plantes sont en concurrence avec les semis, la survie et la réponse à la croissance de ces derniers ainsi que

l'évolution dans le temps des effets de compétition dans les années suivant l'établissement du peuplement (Balandier et al. 2006a).