

## I.6. La fougère aigle (*Pteridium aquilinum*)

### I.6.1. Introduction

La fougère aigle (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) est l'une des espèces végétales les plus dispersées et les plus abondantes au monde (Harper 1977) (Figure 13) dominant une grande variété de types de végétation (Page 1976, 1982). Elle rentre en conflit avec les activités de l'homme et de nombreuses références à la fougère causant des problèmes ont été faites (Braid 1959). Elle est fréquemment considérée comme une mauvaise herbe difficile (Gordon et al. 1999b, 1999a; Pakeman et al. 2000a, 2000b) causant des problèmes aux agriculteurs (Varvarigos et Lawton 1991), aux forestiers et aux écologistes (Biggin 1982; Pakeman et Marrs 1992). Elle est difficile à éradiquer avec la technologie et l'économie actuelles (Werkman et Callaghan 2002) et des efforts considérables ont été concentrés sur son contrôle (Burge et Kirkwood 1992).

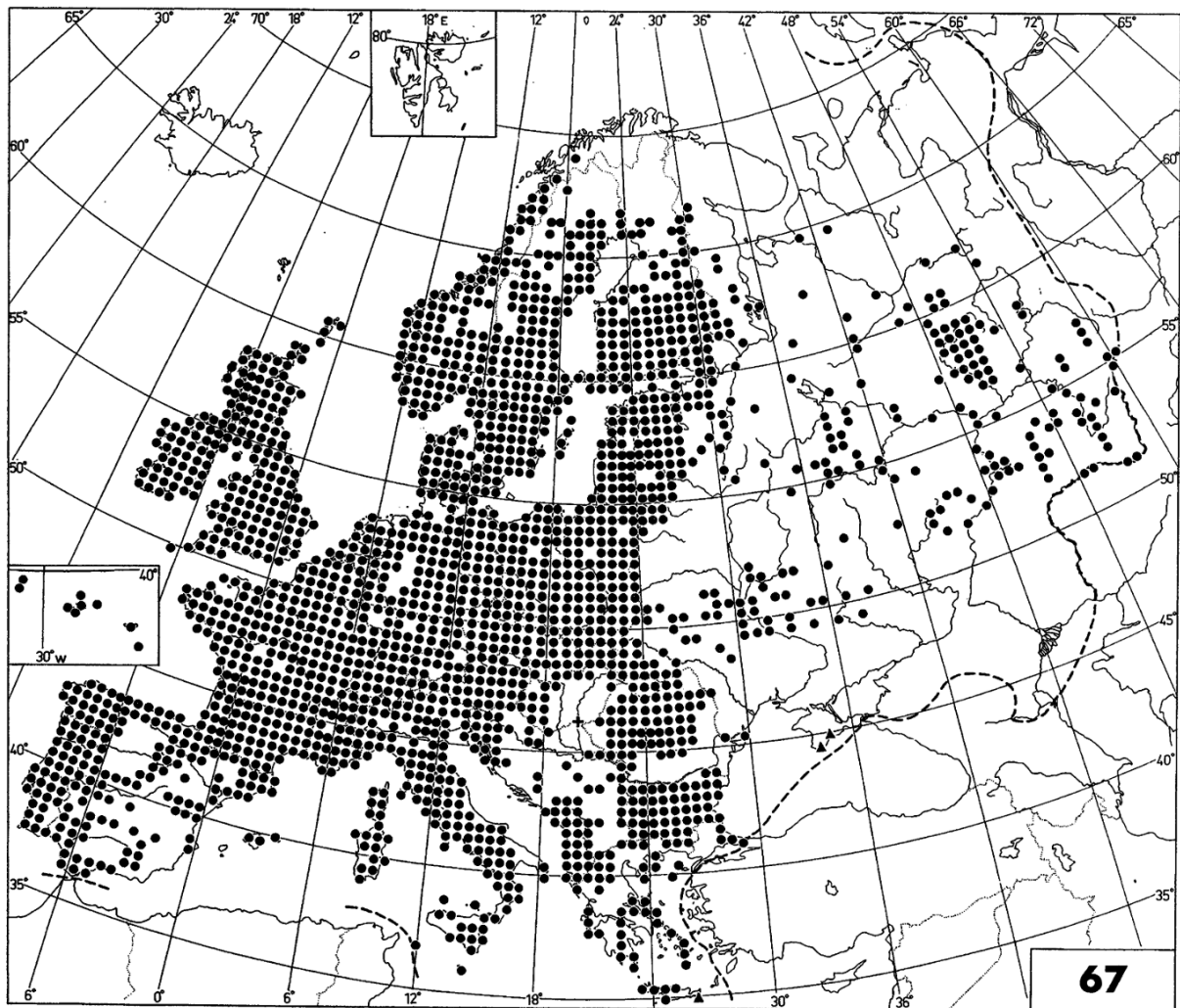


Figure 13. Aire de répartition européenne de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006).

L'homme a été principalement responsable de la propagation de la fougère (Williams et al. 1987). La nature de sa colonisation de nouvelles zones à partir de fronts avancés a été décrite (Whitehead et Digby 1997a, 1997b) et son écologie et sa propagation ont été largement étudiées (Watt 1971, 1976; Page 1982). L'invasion réussie de cette espèce est liée à la fois à l'évolution des pratiques d'utilisation des terres et au changement climatique au cours des 100 dernières années (Pakeman et al. 1996). Le couvert forestier dense a tendance à supprimer la fougère mais lorsque la canopée est ouverte, les clones de fougères deviennent plus denses, ce qui peut inhiber considérablement l'établissement d'arbres plus jeunes. En général, la période d'établissement des semis après l'abattage coïncide avec la période de couverture maximale des fougères (Tolhurst et Burgman 1994). Après la coupe à blanc des forêts de pins sylvestres, la

fougère forme fréquemment un couvert végétal dense et uniforme qui exclut les autres végétaux (Dolling 1996).

## **I.6.2. Écologie de la fougère aigle**

### **I.6.2.1. Morphologie de la fougère aigle**

La fougère aigle (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn), possède un vaste système de rhizomes souterrains ramifiés à plusieurs reprises. Ces rhizomes sont variablement tomenteux mais sans écailles. Les frondes sont grandes et peuvent atteindre 440 cm de hauteur. Elles sont généralement tri-pennées, allant de deux à quatre pennées. Ses spores sont produites en juillet et août dans des conditions tempérées du nord (Tryon 1941). Cette espèce est appelée fougère aigle parce que la distribution des faisceaux vasculaires ressemble à un aigle en coupe transversale (Thomson 2004) (Figure 14).

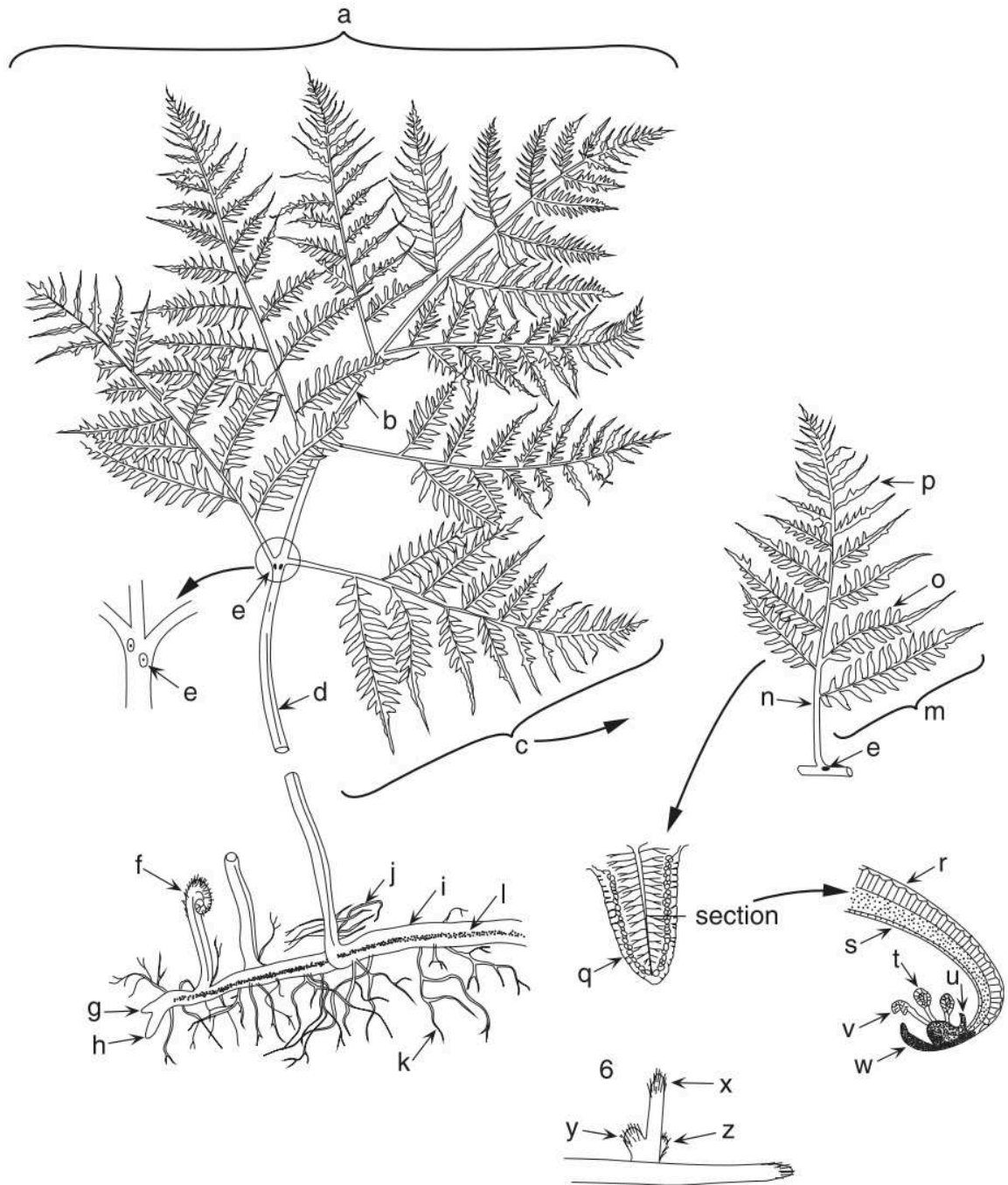


Figure 14. Morphologie générale de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006). (a) lame de fronde; (b) rachis; (c) pavillon; (d) stipe; (e) nectaire; (f) crozier à poils; (g) primordium foliaire porté sur la pousse courte; (h) l'apex des pousses; (i) ligne latérale; (j) racines pétiolaires; (k) racines; (l) rhizome; (m) pinnule; (n) nervure médiane du pavillon; (o) pinnulette; (p) nervure médiane de la pinnule; (q) surface inférieure de la pinnule montrant le coenosorus continu autour de la marge; (r) surface supérieure; (s) surface inférieure; (t) sporange mature; (u) indusium; (v) sporange après décharge de spores; (w) faux indusium: montrant (x) le primordium de la fronde; (y) bourgeon abaxial et (z) bourgeon adaxial.

Le système vasculaire est très développé et constitue probablement l'une des raisons pour lesquelles *Pteridium* peut devenir une plante aussi problématique (Marrs et Watt 2006).

### **I.6.2.2. Cycle de vie de la fougère aigle**

La fougère aigle est une plante à feuilles caduques, à croissance rapide, avec un rhizome persistant et une forte stratégie compétitive (Grime et al. 1988). Elle présente un cycle saisonnier de croissance, de sénescence et de décomposition. La croissance est généralement amorcée dans des conditions sans forêt à la fin avril-début mai et atteint rapidement la biomasse maximale et la surface des feuilles vertes à la fin juillet-début août (Chen et Lindley 1981; Marrs et Watt 2006). La biomasse des cultures sur pied a été estimée entre 0,4 et 1,5 kg m<sup>-2</sup> (Watt 1964; Perkins et al. 1978; Callaghan et al. 1981; Chen et Lindley 1981). À ce stade, les pennées les plus basses changent de couleur et meurent et la surface des feuilles vertes est progressivement réduite. Début octobre, avec l'arrivée du gel et des coups de vent, les frondes de fougère meurent et se cassent ce qui crée une surface inégale d'environ 30 à 40 cm de haut (Figure 15).

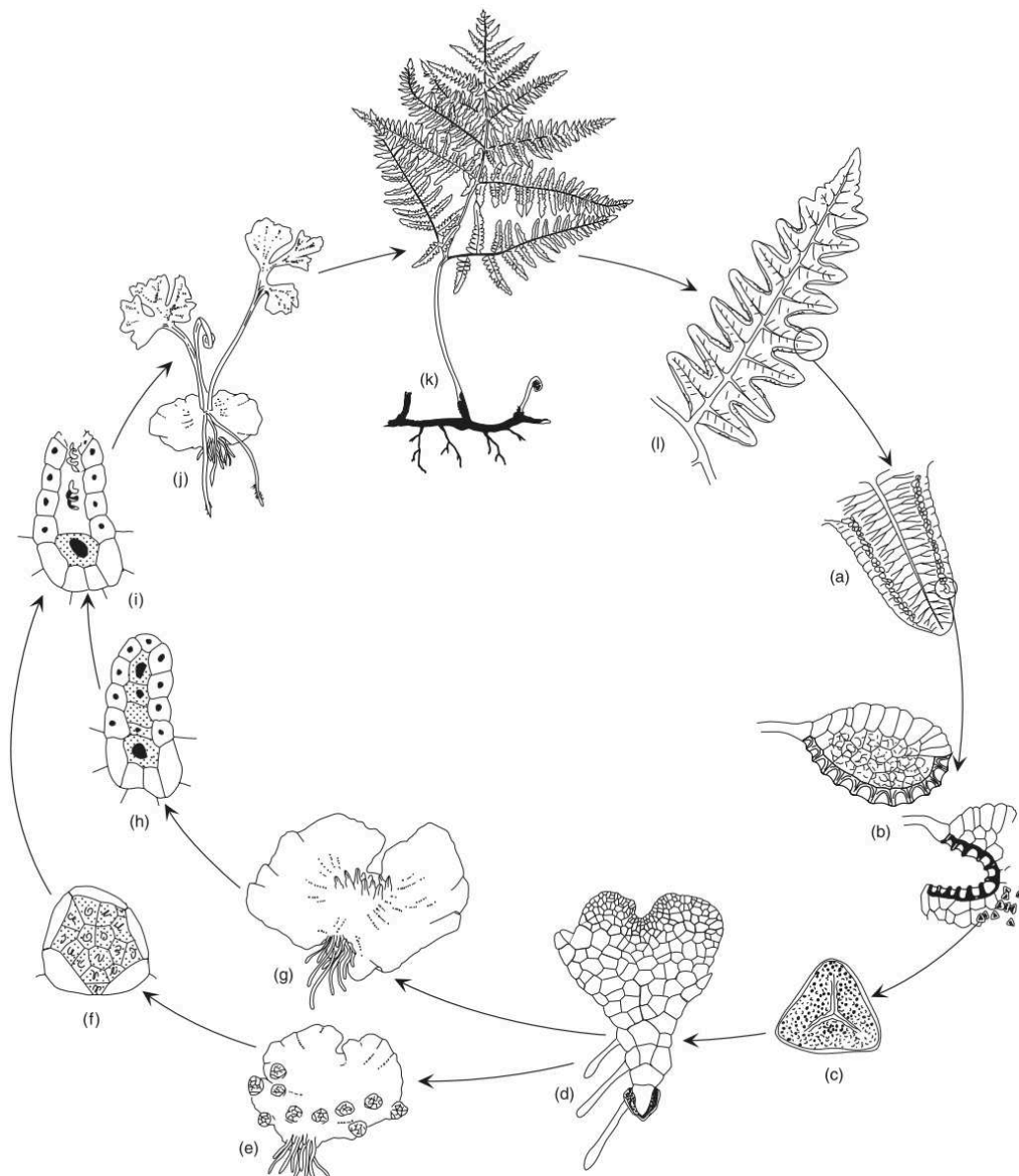


Figure 15. Cycle de vie général de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006). (a) Surface inférieure d'une feuille fertile (ici une pinnette) montrant le seul sori marginal continu (coenosorus). (b) Sporange mature (ci-dessus) et sporange après libération de spores (ci-dessous). (c) Spore, montrant une marque trilète « raphé » et une paroi de spores. (d) Spore germée avec prothallus en développement avec rhizoïdes, le protonème filamenteux antérieur n'est pas illustré. (e – h) La fécondation croisée est normale chez *Pteridium*, les archégonies et les anthéridies sont généralement formées simultanément sur un prothallus. (e, f) Jeune prothallus plus petit avec anthéridies. (g, h) Prothallus plus grand et plus ancien portant des archégonies. (i) Les spermatozoïdes libérés par les anthéridies se déplacent vers l'ovule mature. (j) Développement du sporophyte (sporophyte se développant sur gamétophyte). Normalement, un seul zygote se développe à partir de chaque prothallus. La première feuille du sporophyte est bipennée ; les feuilles successives sont divisées de manière plus complexe (illustré, Gottlieb 1958). Le prothallus dégénère tandis que le sporophyte en croissance en retire de la matière et devient de plus en plus indépendant. Le rhizome du sporophyte se développe alors (voir Fig. 6). (k) Le sporophyte adulte ne devient pas fertile (l) avant l'âge de 3 à 4 ans.



Watt (1945, 1956, 1964, 1976) dans ses études classiques de fougère, a reconnu deux types de litière. Les pétioles de fougère les plus anciens et les plus hauts ont tendance à se casser juste en dessous des premières pennées, à environ 15-40 cm au-dessus du sol. La partie supérieure du pétiole contenant la lame tend à former une surface compacte de 10 à 20 cm d'épaisseur reposant sur des pétioles cassés adjacents. Cette couche se désintègre lentement pour former un épais tapis (2 à 10 cm) de pennées et de fragments de pennées denses. Enfin, les fortes gelées et les chutes de neige hivernales compressent la couche supérieure de frondes cassées de sorte qu'au printemps suivant, la litière de fougère ne mesure que 5 à 20 cm de haut, avec des pétioles cassés (5 à 20 m<sup>2</sup>) qui dépassent de la litière jusqu'à une hauteur de 30-40 cm (Pitman 1989).

La litière de fougère se désintègre très lentement. Frankland (1966, 1976) a montré qu'il fallait entre 11 et 23 ans pour que 93% des pétioles de fougère soient perdus.

### I.6.2.3. Propagation de la fougère aigle

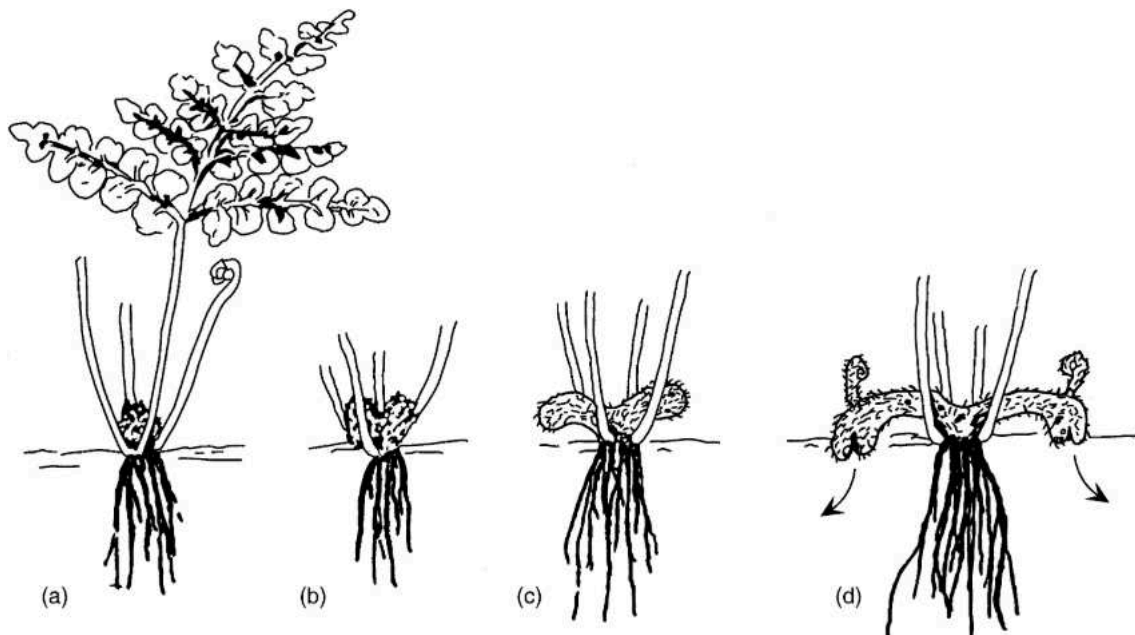


Figure 16. Développement des rhizomes dans la propagation de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006). (a) avant la formation de la feuille, l'axe des pousses est dirigé vers le haut, la phyllotaxie est en spirale et une seule racine se pose sous chaque feuille ; (b) l'apex de la pousse bifurque ; (c) chaque sommet se plie latéralement, tourne vers le bas, puis (d) la tige se bifurque à nouveau et pénètre dans le sol pour former les rhizomes, et à ce moment, les premières frondes portées par les rhizomes apparaissent comme de jeunes croziers.

Taylor (1986) a estimé que le taux annuel d'expansion des terres infestées de fougères est de 1 à 3% (Pitman 1989) (Figure 16). L'importance du système des rhizomes dans sa capacité rapide à coloniser et à se propager dans de nouvelles zones est bien connue (Page 1976, 1982; Rymer 1976; Watt 1976). La structure souterraine du rhizome est résistante au feu et contient un grand réservoir de glucides et un grand nombre de bourgeons producteurs de frondes (Watt 1940; Glass et Bohm 1969; Glass 1976; Lowday et Marris 1992a, 1992b; Snow et Marris 1997; Marris et al. 1998b, 1998a, 1998a; Johnson 2001). C'est pourquoi *Pteridium aquilinum* a été décrit comme une espèce pionnière agressive et inflammable typiquement présente dans des sites brûlés ou déboisés (Alonso-Amelot et Rodulfo-Baechler 1996; Humphrey et Swaine 1997; Snow et Marris 1997) (Figure 17).

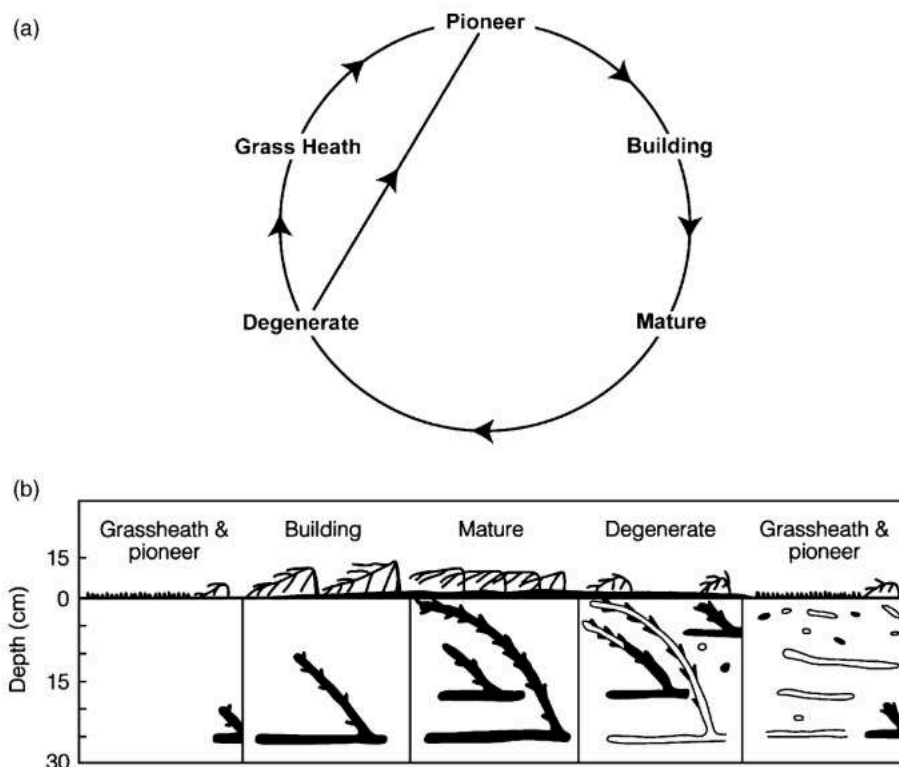


Figure 17. (a) Diagramme du cycle de régénération de la Fougère aigle et (b) changements associés dans la litière et dans le comportement des pousses à travers ce cycle dans un podzol à Lakenheath Warren (Suffolk) ; noir = vivant; blanc = mort (Figures tirées de Marris et Watt 2006).



### **I.6.3. La compétition exercée par la fougère aigle**

#### **I.6.3.1. Généralités**

La fougère aigle est une espèce particulièrement compétitive pour la lumière (Tolhurst et Turvey 1992), les nutriments (Evans et al. 1990) et l'humidité (Smith et Locwood 1990). Dans tous ces endroits envahis, les plantes associées semblent être sévèrement inhibées et souvent exclues des peuplements (Gliessman et Muller 1978) suggérant que *P. aquilinum* peut retarder la régénération des forêts pendant des décennies (Koop et Hilgen 1987). Il a également été signalé que cette espèce a des effets négatifs sur la régénération des conifères (Jones 1947; Dolling et al. 1994; Ferguson et Adams 1994; Dolling 1996).

#### **I.6.3.2. Compétition hydrique**

Comme nous l'avons vu en introduction générale, *Pteridium aquilinum*, comme beaucoup d'espèce herbacée, a davantage d'impact sur la compétition vis-à-vis de la lumière (Frochot et al. 2002). Malgré tout, le développement d'un fort maillage de rhizome (Marrs et Watt 2006) en profondeur lui permet d'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.

Les effets hydrologiques de cette activité invasive sont attribuables à des changements dans la perte par transpiration (Pitman et Pitman 1986). À mesure que la fougère s'établit, on constate une augmentation de la perte par interception des précipitations par le couvert de fougère (Pitman 1989) et une augmentation du stockage d'interception par la litière de fougère (Pitman 1989). Roberts et al. (1980) ont examiné les taux de transpiration de la fougère sous une forêt de pins dans l'Est de l'Angleterre et ont constaté que la fougère représentait 20 à 25% de la transpiration totale (Williams et al. 1987). Pendant la saison de croissance, les quantités d'eau interceptées par la canopée de fougère sont importantes (49% Ford et Deans (1978)). Des quantités considérables d'eau sont ainsi éliminées du cycle hydrologique par interception des fougères. Au cours des précipitations de faible intensité, la canopée dense des frondes de fougère piège toute la pluie incidente et, par conséquent, il n'y a pas de ruissellement le long de la tige (perte d'interception de 100%). Cependant, à mesure que l'intensité de l'épisode

climatique augmente, une fois que la capacité de stockage des feuilles est atteinte, il y a proportionnellement plus de retombées et d'écoulements le long de la tige (Williams et al. 1987).

### **I.6.3.3. Compétition sur la lumière**

Pour *Pteridium*, une densité aussi faible que 10 morceaux de rhizome par m<sup>2</sup> est suffisante pour produire une couverture presque maximale (Gaudio 2010). Ce comportement est dû au développement rapide de la partie aérienne de cette espèce caractérisée par peu de feuilles massives, horizontales et bien réparties (Den Ouden 2000; Marrs et Watt 2006). Ce trait morphologique foliaire permet à *Pteridium* de bien intercepter la lumière (Balandier et al. 2006a).

Dans son étude, Gaudio (2010) relève que *Pteridium* intercepte une proportion significativement plus élevée de lumière incidente que d'autres espèces herbacées (*Molinia caerulea* et *Caluna vulgaris* par exemple). Son coefficient d'extinction de la lumière (k) était le plus important que la plupart des autres espèces étudiées. Certaines études ont mis en évidence que l'utilisation d'une seule moyenne k est appropriée pour modéliser l'atténuation de la lumière dans un sous-étage caractérisé par des espèces de morphologie relativement proche (Stadt et Lieffers 2005). Gliessman et Muller (1978) ont signalé que le niveau d'interception de la lumière dans une trouée forestière, caractérisée par une couverture de *Pteridium*, est de 52%. Comme *Pteridium* est caractérisé par de hauts stipes portant la lame (Marrs et Watt 2006), la lumière peut pénétrer latéralement dans la canopée de *Pteridium*. Cet éclairage latéral est toutefois marginal en forêt, car *Pteridium* se propage sur de grandes surfaces (Gaudio et al. 2011b). Les fougères réduisent les niveaux de lumière sous leurs auvents jusqu'à 32% des niveaux de lumière déjà faibles existant sous le couvert de l'étage supérieur (jusqu'à 3,4% en plein soleil) et réduisent fortement les rapports rouge / rouge lointain en dessous de leurs auvents (Horsley 1993). Par ailleurs, les niveaux de lumière sous la litière diminuent de façon exponentielle à mesure que la quantité de litière augmente (Facelli et Pickett 1991).

#### **I.6.3.4. Interactions mécaniques**

Avec l'invasion des fougères, une partie de l'impact est l'introduction d'une vaste canopée et l'accumulation conséquente de quantités considérables de litière restant sur le sol tout au long de l'année, maintenues par des ajouts annuels de frondes mortes et un faible taux de décomposition (Frankland 1976). La présence de fougères sur le long terme génère deux couches de litière distinctes ; une couche supérieure des derniers ajouts de frondes mortes et une couche inférieure avec décomposition partielle (Watt 1947). La couche de litière végétale est bien connue pour être un obstacle majeur à l'établissement de la végétation par les impacts physiques, biologiques et chimiques (Fowler 1988; Facelli et Pickett 1991; Foster et Gross 1998; Rebollo et al. 2001; Jensen et Gutekunst 2003; Rotundo et Aguiar 2005). Il a été démontré que la couche dense de sous-étage formée par les fougères augmente également leur impact sur la succession en diminuant la quantité de graines atteignant la surface du sol (Pakeman et Marrs 1992; Marrs et Watt 2006). Sous invasion de fougère, l'élimination ou la perturbation de la litière est un facteur clé pour restaurer les sites infestés de fougère et accélérer l'établissement de la végétation pendant la restauration écologique (Lowday et Marrs 1992a; Pakeman et al. 2000b). Ceci est également soutenu par les travaux de Royo et Carson (2006), qui ont fait valoir que la couche dense de sous-étage dans les forêts est l'une des causes de l'impact sur la composition floristique plutôt que certains effets allélopathiques.

#### **I.6.3.5. Effets allélopathiques**

Plusieurs études ont suggéré que la fougère peut avoir des effets phytotoxiques importants (Gliessman et Muller 1972; Horsley 1977; Dolling et al. 1994). En effet, la fougère aigle est chimiquement bien défendue contre les herbivores (Cooper-Driver 1976, 1990; Jones et Firn 1979a) et les plantes concurrentes (Gliessman 1976; Nava et al. 1987). Elle dispose d'une large gamme de métabolites secondaires considérés comme défensifs contre les herbivores (Lawton 1976; Jones et Firn 1979a, 1979b; Cooper-Driver 1990) et des agents potentiellement allélopathiques (Cooper-Driver 1976) parmi lesquels un éventail de toxines à large spectre structurel (Fenwick 1989) qui comprend des terpènes uniques parmi les gymnospermes (Alonso-Amelot et al. 1992) ainsi que du cyanure d'hydrogène (Moon et Raafat

1951b, 1951a; Cooper-Driver et al. 1977), des composés phénoliques (Glass et Bohm 1969; Cooper-Driver et al. 1977) et des tanins en fin de saison de végétation (Moon et Pal 1949; Cooper-Driver et al. 1977).

Cette phytotoxicité de la fougère affecte gravement l'établissement précoce des semis de conifères (Gliessman et Muller 1972, 1978; Gliessman 1976; Horsley 1977). Le mécanisme de libération des toxines varie sous les différents climats dans lesquels poussent les différentes variétés de cette espèce (Gliessman 1976). Cependant, il semble que la croissance des racines est inhibée pendant toute la saison de croissance, sauf en août (Dolling et al. 1994). Les graines de conifères germées dans des sols de fougère ont également montré une mortalité élevée (Ferguson et Boyd 1988).

Cependant, les études allélopathiques sur la fougère ont été difficiles à interpréter, donnant parfois des résultats contradictoires, qui peuvent être dus à la saison de collecte, ainsi qu'à des problèmes avec la méthodologie de test de l'allélopathie (Del Moral et Cates 1971; Stewart 1975; Nava et al. 1987; Dolling et al. 1994). En effet, plusieurs aspects de l'interférence allélopathique de la fougère ont fait l'objet d'un débat (voir Den Ouden (2000)) : la variation saisonnière, ontogénétique et spatiale de la production de composés organiques secondaires, les différences de toxicité entre les variétés de fougère et le temps d'extraction utilisé dans les expériences de laboratoire (Silva-Matos et Belinato 2010).

#### **I.6.4. Interactions avec le Pin sylvestre**

Les quelques études qui traitent de la phénologie du pin sylvestre ont montré que la croissance en hauteur et en diamètre du pin sylvestre ne se produit pas à la même période (Dougherty et al. 1994). Comme nous l'avons vu précédemment, selon Jach et Ceulemans (1999), qui ont étudié la croissance des semis de pin sylvestre de 3 ans dans une zone tempérée (Belgique), la croissance en hauteur commence à la mi-avril et se termine fin mai, tandis que la croissance du diamètre commence en même temps mais se termine au début de septembre (Gaudio et al. 2011b). L'effet non significatif d'une végétation dense sur la croissance de la hauteur des semis de pin sylvestre a déjà été signalé (Norberg et al. 2001). Toutefois, Picon-Cochard et al. (2006) ont montré qu'une couverture herbeuse dense réduisait la croissance de la

hauteur des semis de pin sylvestre de 6% au cours de la deuxième saison de croissance seulement (Gaudio et al. 2011b). Dans son expérience, Gaudio et al. (2011) a pu observer que *Pteridium* a induit une perte de diamètre des pins sylvestres de 38%.

Dans son expérience Gliessman (1976) met en avant que deux mois après l'ensemencement, la germination du pin sylvestre était la plus faible sur l'humus de fougère et sur la litière de fougère intacte. Cette tendance a été maintenue pour la mortalité, ce qui pourrait être attribuable aux effets des composés phytotoxiques libérés par la litière de fougère et l'humus. Des résultats similaires ont été constatés par Dolling (1996) qui, malgré de faibles précipitations pouvant limiter la germination du pin sylvestre et contribuer à une mortalité élevée, a mis en avant que la sécheresse ne pouvait pas expliquer la germination significativement plus faible sur l'humus de fougère par rapport à l'humus pin sylvestre-myrtille. Cela laisse penser que cet effet devait être attribuable à la phytotoxicité. La germination et la survie du pin sylvestre étaient meilleures sur sol minéral, indépendamment de la présence de fougère, indiquant des conditions d'humidité plus favorables (Winsa 1995), un contact semence-sol (Hadas 1982) et qu'aucun composé phytotoxique n'était présent dans le sol minéral sous les fougères. Le niveau de mortalité observé 1 an après l'ensemencement dans cette expérience est comparable à d'autres expériences d'ensemencement (par exemple Steijlen et al. 1995; Zackrisson et al. 1995). Après 4 ans, la mortalité était presque complète et cela est également conforme aux résultats de Hörnberg (1995). Les effets phytotoxiques, sur l'établissement des semis de pin sylvestre, sur humus de fougère et de litière combinés à la sécheresse certaines années contribuent probablement aux difficultés de régénération du pin sylvestre dans la zone étudiée (Dolling 1996).

## I.7. Rappel des enjeux de l'étude

Comme nous l'avons précédemment mentionné, la végétation compétitrice constitue un des obstacles majeurs à l'établissement et à la productivité de la plantation. Dans le cas de la fougère aigle, cette compétition peut s'exprimer à travers plusieurs spectres qui sont par exemple la compétition pour les ressources, la compétition mécanique ou allélopathique entre autres. Connaître la nature de la relation entre la fougère aigle et les semis de pin sylvestre, à

travers les ressources du milieu, constitue donc un objectif intéressant nous permettant à la fois de quantifier l'impact de cette compétition sur la croissance des jeunes plants, mais aussi de poser les bases d'une réflexion sur l'optimisation des techniques de préparation de site. En effet, dans un contexte d'évolution des pratiques avec le bannissement des phytosanitaires en forêt, la gestion de la fougère aigle, selon une stratégie d'élimination systématique, peut représenter un investissement important pour le gestionnaire. Dans ce chapitre nous formulons donc les trois hypothèses suivantes :

4. L'impact de la fougère aigle sur le niveau de ressources disponibles augmente avec l'intensité de la compétition.
5. Cet impact se traduit au niveau de la croissance des semis.
6. La nature de cet impact diffère selon la ressource considérée.

Pour répondre à cet objectif, il nous est nécessaire de construire un dispositif expérimental sur une parcelle colonisée par la fougère aigle. Ce dispositif devra décorrélérer les effets de compétition pour l'eau et pour la lumière à travers un protocole de distance du semis à la fougère aigle. L'analyse des données se fera en trois temps.

Dans un premier temps, nous reprendrons la forme de modèle définie en première partie pour déterminer un modèle de croissance des semis en fonction du niveau de ressource observé. Afin d'intégrer et de pouvoir quantifier l'impact des ressources nous allons définir un modèle hybride de type potentiel/réducteur. Dans un second temps, nous chercherons à établir un lien entre le niveau de compétition et le niveau de ressource. Enfin, nous chercherons à combiner les deux approches pour observer l'impact de la fougère aigle sur la croissance des jeunes pins par l'intermédiaire des ressources en combinant nos deux modèles.



## II. Matériel et méthodes

### II.1. Description du site expérimental

#### II.1.1. Type de peuplement et de station

Latitude : 49,062862

Longitude : 4,934546

Surface totale parcelle : 21 230 m<sup>2</sup>

Surface expérimentale clôturée : 1 hectare

Réf. Cadastrale : parcelle est Section E n°146-territoire communal de Sainte-Menehould. La parcelle forestière est Parfondeval Renard 5 (PFr 5).

Peuplement de bouleaux tempête de 1999, fougère aigle. Taches occasionnelles de graminées, jonc, ronce, muguet.

Verrières – 51800 – Champagne – France.

Altitude : Pente très faible.

Cortège Floristique : Nappe homogène de fougère aigle, présence sporadique de jonc, molinie, ronces, graminées et muguet.

Sol et géologie : 25cm de LS avec 5 à 10% de petits cailloux puis SL de 25 cm jusqu'à 55cm avec une charge en cailloux variant de 50 à 70% (taille 0,5 à 5cm). Blocage au-delà de 55cm. Gaize d'Argonne (Crétacé inférieur-Albien supérieur-Vraconien)

Type stationnel : US 2 Chênaie-Hêtraie de plateau sur gaize acide à très acide selon le catalogue des stations de l'Argonne.



Figure 18. Parcelle cadastrale du dispositif expérimental.

#### II.1.2. Travaux précédant l'installation du dispositif

Peuplement épars de bouleaux datant de la tempête de 1999. Coupe rase sur la surface d'expérimentation en mars 2017. Dévitalisation des souches et désherbage localisé des ronces, graminées, joncs et muguets, effectués en mars 2017.

### II.1.3. Installation du dispositif

Le site forestier de Fontaine d'Olive, prospecté en janvier 2017 est une forêt privée. La fougère était dense et homogène sur une surface de plus de 1ha, suffisante pour l'implantation de l'ensemble de nos blocs. La pente était faible.

Le site présentait un peuplement épars de bouleaux datant de la tempête de 1999. Une coupe rase de ces arbres sur la surface d'expérimentation a eu lieu en mars 2017. Par la suite, les souches ont été dévitalisées et la végétation compétitrice (ronces, graminées, joncs et muguet etc.), autre que la fougère aigle, éliminée par application localisée de glyphosate (Monsanto) à une concentration de 2160g/ha en mars 2017. Le site présentait par ailleurs une forte prédation par broutage de la faune locale, notamment le cerf. Pour s'affranchir de la forte prédation sur la parcelle, le site a été clôturé en février 2017.



Figure 19. Photo du site de Fontaine d'Olive lors de la prospection le 13 janvier 2017.

Sur ce site, nous cherchons à décorrélérer deux facteurs : l'eau et la lumière. Pour y parvenir, nous allons faire varier deux paramètres physiques sur le site. Pour observer l'impact de la compétition sur l'eau du sol nous allons faire varier la distance du plant à la fougère. Pour cela, nous avons mis en place deux types de largeur de couloir. Nous avons tranché (trenching) les rhizomes le long des bords du couloir, puis avons mis en place la structure piquets/grillage afin de limiter le développement et l'expansion de la fougère dans la zone. Avant la plantation, nous avons procédé à un épandage d'herbicide (glyphosate (Monsanto) à une concentration de 2160g/ha) sur ce couloir. Pour jouer sur la compétition qu'exerce la fougère sur la lumière

incidente, nous avons choisi de faire varier le volume aérien libre de compétition. Dans le cas des modalités **L<sub>1</sub>**, nous avons choisi d'appliquer ou non un filet de rétention. Dans le cas de la modalité **L<sub>1</sub> af**, nous avons intégré, en plus du grillage, un filet de rétention de sorte que les pennées de fougère ne passent pas à travers les mailles du grillage offrant ainsi un volume aérien sans compétition supérieur à la modalité **L<sub>1</sub> sf**. Dans le cas des modalités **L<sub>50</sub>**, nous avons procédé par l'inclinaison des piquets : la compétition la plus forte sera la modalité **L<sub>50</sub> dro** dans laquelle les piquets droits offriront un volume aérien disponible plus faible que dans la modalité **L<sub>50</sub> inc** où les piquets sont inclinés de 30°. Des opérations d'entretien du site et plus particulièrement des modalités ont été effectuées à chaque relevé dendrométrique. Ainsi, nos préparations du sol de type **L<sub>50</sub>** présente 25cm de zone « libre » de compétition de part et d'autre de cette ligne de plantation contre 50cm pour les préparations de type **L<sub>1</sub>** ce qui nous donne :

- **Témoin** : Aucun travail du sol ou de préparation chimique. Aucune manipulation des parties aériennes de la fougère.
- **Herbicide** : Aucun travail du sol avec préparation chimique sur toute la modalité (glyphosate (Monsanto) à une concentration de 2160g/ha). Ces modalités sont appelées « Herbicide » par soucis de concision mais traduisent notre état de référence **sans compétition**.
- **L<sub>1</sub> af** : Compétition souterraine faible et aérienne faible. Aucun travail du sol avec préparation chimique (glyphosate (Monsanto) à une concentration de 2160g/ha) sur 1m de largeur au niveau de la ligne de plantation. L'ajout d'un filet arboricole empêche les fougères de passer à travers les mailles du grillage.
- **L<sub>1</sub> sf** : Compétition souterraine faible et aérienne forte. Aucun travail du sol avec préparation chimique (glyphosate (Monsanto) à une concentration de 2160g/ha) sur 1m de largeur au niveau de la ligne de plantation. Pas de pose de filet entraînant une compétition aérienne forte.
- **L<sub>50</sub> inc** : Compétition souterraine forte et aérienne faible. Aucun travail du sol avec préparation chimique (glyphosate (Monsanto) à une concentration de 2160g/ha) sur 50cm de largeur au niveau de la ligne de plantation, pose de filets anti-fougères et inclinaison des piquets à 30°.

- **L<sub>50 dro</sub>** : Compétition souterraine forte et aérienne forte. Aucun travail du sol avec préparation chimique (glyphosate (Monsanto) à une concentration de 2160g/ha) sur 50cm de largeur au niveau de la ligne de plantation, pose de filets anti-fougères sur piquets droits.

Le résumé des niveaux de compétitions et de la décorrélation attendue entre les ressources d'eau et de lumière est présenté par la Table 4.

<i>Matrice des compétitions pour chaque modalité du site de Fontaine d'Olive.</i>					
		<i>Intensité de la compétition pour la lumière</i>			
		<i>0</i>	<i>+</i>	<i>++</i>	<i>+++</i>
<i>Intensité de la Compétition pour l'eau</i>	<i>0</i>	<i>HE</i>			
	<i>+</i>		<i>L<sub>1 af</sub></i>	<i>L<sub>1 sf</sub></i>	
	<i>++</i>		<i>L<sub>50 inc</sub></i>	<i>L<sub>50 dro</sub></i>	
	<i>+++</i>				<i>TE</i>

Table 4. Matrice des compétitions théoriques sur le site de Forêt de Fontaine d'Olive.

En février 2017, les blocs ainsi que les parcelles unitaires ont été tracés et piquetés sur le site après l'intervention pour la clôture du site. Le site présente 4 blocs. Ces blocs sont des assemblages de 6 parcelles de 21m de longueur pour 7m de largeur. 4 Parcelles concernent notre dispositif. Nous avons 2 parcelles unitaires de 7m par 21m pour les modalités **herbicides** et **témoins** et 4 parcelles unitaires de 7m par 10,5m pour les modalités **L<sub>1 af</sub>**, **L<sub>1 sf</sub>**, **L<sub>50 dro</sub>** et **L<sub>50 inc</sub>**. En effet, les modalités **L<sub>1</sub>** et **L<sub>50</sub>** se divisent à mi-longueur de la parcelle pour effectuer une variation sur le niveau de lumière au sein de la parcelle unitaire. Cette configuration est justifiée par le postulat que la compétition en eau sera équivalente sur l'ensemble de la surface travaillée de la parcelle unitaire. Sur le site, chaque bloc présente donc 6 modalités réparties sur 6 parcelles unitaires.

Les blocs et les parcelles unitaires sont implantés selon un axe est-ouest de telle manière que nos lignes de plantation puissent bénéficier de la course du soleil toute la journée. De plus, nous délimitons nos lignes de plantation sur le centre de nos parcelles unitaires, soit à 3,5m de largeur. Chaque parcelle unitaire ne comprend qu'une seule ligne de plantation.

Les blocs ont été délimités par des piquets fraisés de grande taille arborant la couleur d'identification du bloc à chacun de leurs coins. Les parcelles unitaires sont délimitées de la même façon avec le même type de piquets, qui ne sont toutefois pas colorés. Les piquets d'axe de plantation sont signalés par des jalonnets en bois des deux côtés. Les lignes des modalités **L<sub>1</sub>** et **L<sub>50</sub>** sont matérialisées par une allée de piquets supportant un grillage.

En dehors de nos zones travaillées au sein des parcelles unitaires, la fougère est laissée sur pied. Un entretien régulier du site est effectué par l'intermédiaire de rappels d'herbicides (glyphosate (Monsanto) à une concentration de 2160g/ha) dans les zones où cela est possible et par un arrachage sélectif manuel dans les zones plus sensibles.



*Figure 20. Site de Fontaine d'Olive après piquetage le 11 mars 2017.*





Figure 21. Modalités après installation sur le site de Fontaine d'Olive le 11 mars 2017. À gauche la modalité *L<sub>50 inc</sub>* et à droite la modalité *L<sub>1 sf</sub>*.

La plantation des pins sylvestre (*Pinus sylvestris*) en godet 2/0 (30 à 40 cm de hauteur initiale) a été effectuée en Avril 2018. Les arbres mesuraient à la plantation 45cm de hauteur en moyenne. Chaque parcelle unitaire a été plantée sur sa ligne de plantation à raison d'un arbre tous les mètres pour une densité de tige théorique de 10 201 plants/ha. Dans le cas où l'emplacement d'un arbre tombe trop près d'un capteur, ce dernier n'est pas planté de sorte à conserver une distance de sécurité avec chaque capteur de 1m s'il s'agit d'un capteur de lumière et de 50cm s'il s'agit d'un capteur d'eau. Cette disposition nous laisse théoriquement **21 plants par parcelle unitaire** pour les modalités témoins et herbicides et **10 plants par parcelle unitaire** pour les modalités *L<sub>1 af</sub>*, *L<sub>1 sf</sub>*, *L<sub>50 dro</sub>* et *L<sub>50 inc</sub>* (Cf. Figure 22 et Figure 23).





*Figure 22. Site de Fontaine d'Olive modalité L<sub>1</sub> sf. Ligne de plantation des pins sylvestres et des capteurs en mai 2018.*





*Figure 23. Site de Fontaine d'Olive modalité **L<sub>1</sub> af**. Fougère exclue de la ligne de plantation en mai 2018.*

## II.1.4. Plans du dispositif

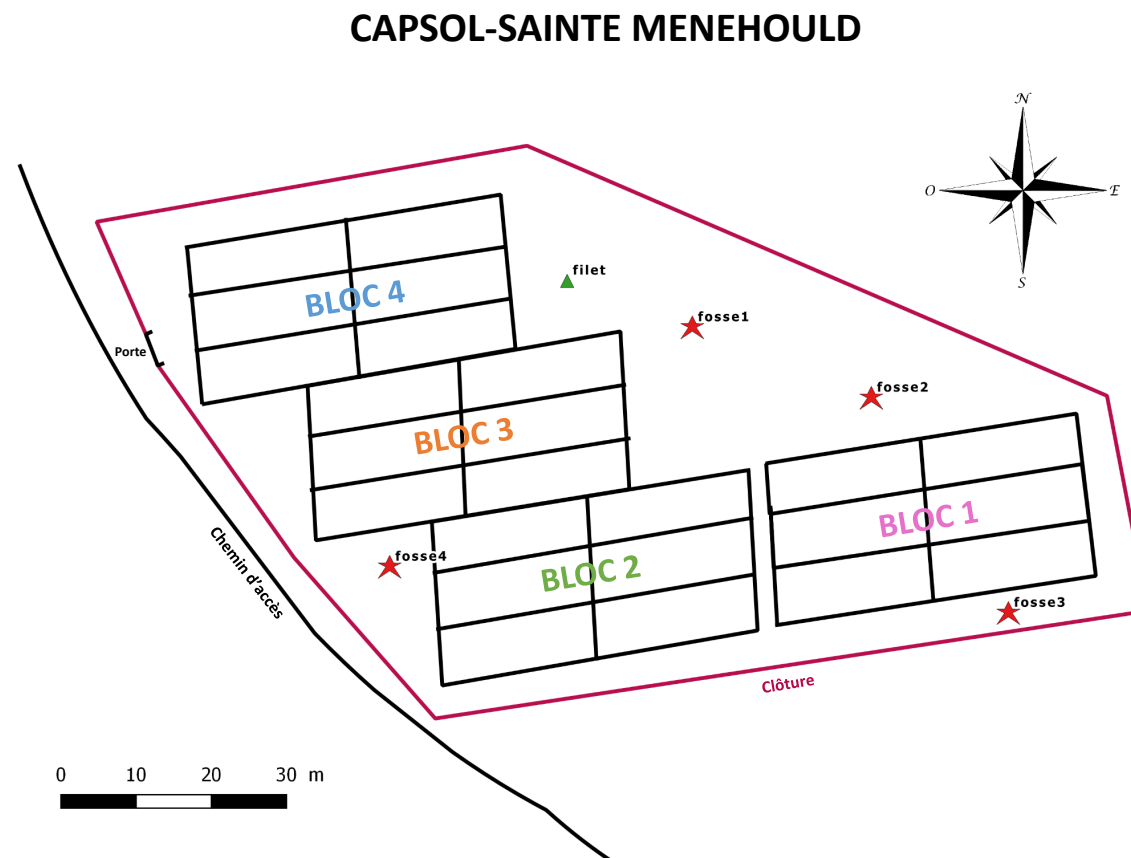
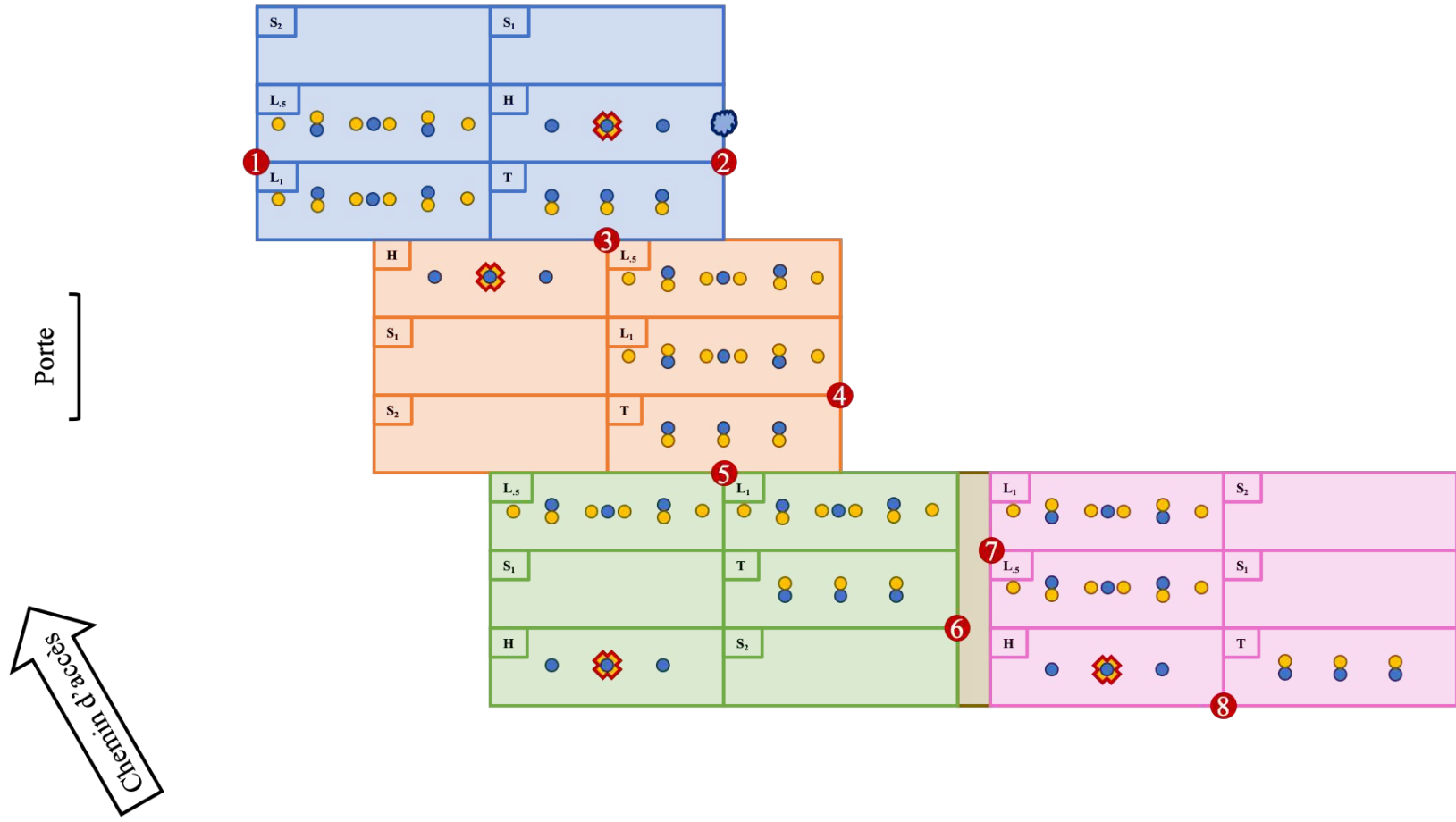
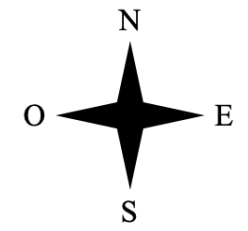




Figure 24. Plan GPS des différents éléments du site de Forêt de Fontaine d'Olive.




 Centrale

 Capteur de lumière ponctuel

 Pluviomètre

 Capteur de lumière linéaire

 Sonde TDR 20cm de profondeur dans l'horizon minéral à l'horizontale

## Légende

*Figure 25: Schéma d'implantation des capteurs sur le dispositif de Forêt de Fontaine d'Olive.*

## II.2. Protocole de mesure, d'acquisition et de traitement des données

### II.2.1. Mesures dendrométriques effectuées sur le pin sylvestre et traitement de données

Les mesures dendrométriques sont effectuées toutes les 2 semaines en début de saison de végétation (4 Avril 2018) puis une fois par mois par la suite. Les plants sont mesurés en hauteur de la base du pied à l'extrémité du bourgeon terminal et en diamètre au niveau du collet à 10 centimètres de hauteur à partir de la base du pied. Les variables de hauteur et de diamètre sont toutes deux exprimées en centimètres. L'état phytosanitaire des plants et leur mortalité sont consignés à chaque relevé.

La hauteur et le diamètre sont intégrés à la base de données après correction des profils. En effet, dans certains cas, généralement liés à la compétition, des réductions de variables sont observées. Pour pallier ce problème, un algorithme vient corriger cette baisse de valeur ce qui se traduit par le fait qu'un profil ne peut décroître.

Le volume exprimé en cm<sup>3</sup> est calculé pour chaque plant et chaque date à partir de la hauteur (H) et du rayon (R) de la tige tous exprimés en cm. La formule utilisée pour calculer ce volume est celle du cône soit :

$$V = \frac{R^2 * H * \pi}{3}$$

*Équation 3. Équation du calcul de volume utilisée pour le Pin sylvestre.*

### II.2.2. Mesures effectuées sur la fougère aigle

La fougère est mesurée toutes les deux semaines entre le 15 Mai et le 17 octobre 2018 pour un total de 11 mesures. Quatre placettes sont disposées sur le site là où la fougère est homogène. Chacune d'entre elle est divisée entre quatre quadrats de 50 centimètres de côté. Les relevés sont faits sur un des quadrats à chaque mesure et on tourne dans le sens horaire pour la mesure suivante et ainsi de suite. Des mesures aléatoires de hauteur et de densité sur le site là où la fougère est dense et homogène sont faites pour compléter et confirmer ce dispositif.



Dans chaque quadrat, la hauteur de toutes les frondes implantées dans le quadrat en centimètre est relevée, de la base de la fronde à l'extrémité de cette dernière si elle est saine ou, au niveau de la première brisure, si cette dernière est abimée. La longueur de la fronde en centimètre est relevée de la base de cette dernière jusqu'à son extrémité sans considération pour son état structurel. L'état phytosanitaire des fougères et leur mortalité sont consignés à chaque relevé. Il est possible d'établir un profil de survie au cours de l'expérimentation.

### II.2.3. Relevés des données climatiques

#### II.2.3.1. Installation des capteurs de suivi des variables climatiques

Des sondes TDR modèle CS616 (Campbell) sont installées à raison de **trois capteurs par parcelle unitaire** en Avril 2017. Les trois capteurs sont répartis de manière équilibrée sur la parcelle unitaire respectivement à 5,5m, 10,5m et 15,5m à partir du début de la ligne de plantation. Ces capteurs sont installés horizontalement sur la ligne de plantation le long de l'axe est/ouest à 20cm de profondeur. Chaque bloc comprend donc 4 parcelles unitaires avec 3 capteurs chacune pour un total de 12 capteurs TDR par bloc et par extension 48 capteurs TDR sur le site. Un pluviomètre modèle ARG 100 (Campbell) est également placé sur la centrale 2 dans le bloc 4 en avril 2017 (Cf. Figure 24 et Figure 25).

Des capteurs de lumières sont installés **pour chaque modalité** en juin 2017. Le site dispose de deux types de capteurs. En premier, les capteurs de type Apogée ponctuels modèle Quantum PAR calibration soleil (Apogée) dans les modalités herbicides et des capteurs linéaires modèle Quantum série SQ-100 à SQ- 300 (Apogée) dans toutes les autres modalités en second. Le capteur ponctuel est placé à 120cm au-dessus du sol, ce choix s'explique car, en l'absence de compétition pour la lumière, cette ressource est uniforme sur l'ensemble de la parcelle unitaire, quelle que soit l'altitude considérée. Les autres modalités disposent chacune de trois capteurs linéaires placés dans la ligne de plantation des pins respectivement à 40, 80 et 120 centimètres de hauteur et alignés selon le même axe est-ouest que la ligne de plantation (Cf. Figure 22). Ces capteurs sont répartis de manière équilibrée dans les modalités concernées. Dans les modalités témoins, ces capteurs sont placés respectivement à 5,5m, 10,5m et 15,5m à partir du début de la ligne de plantation. Dans le cas des modalités **L<sub>1</sub>** et **L<sub>50</sub>**, qui sont sur les

mêmes parcelles unitaires, il y a également trois capteurs par modalités à 40, 80 et 120cm de hauteur ce qui fait un total de 6 capteurs pour la parcelle unitaire à 2m, 5,5m, 9m, 12m, 15,5m et 19m respectivement à partir du début de la ligne de plantation. Chaque bloc dispose donc d'un capteur ponctuel et de 15 capteurs linéaires pour un total de 16 capteurs par bloc et par extension 64 capteurs de lumière sur le site (Cf. Figure 24 et Figure 25).

Des thermocouples cuivre/constantan ont été placés pour chaque parcelle unitaire sur le site en Novembre 2017. Ces capteurs ont été placés à 1m à partir du début de la ligne de plantation. Nous faisons l'hypothèse que la température du sol est homogène sur l'ensemble de la parcelle unitaire. Chaque bloc comporte donc 4 capteurs pour un total de 16 capteurs sur le site.

Les relevés de pluviométrie sont effectués par l'intermédiaire d'un capteur modèle ARG 100 de la marque Campbell.

#### **II.2.3.1. Comblement des vides dans les données**

Les profils des différents capteurs peuvent présenter des vides. Il peut s'agir d'une défaillance technique (problème avec le capteur, problème avec la centrale ou son programme etc.). Dans ce cas, les trous causés par ce type de dysfonctionnements sont plus importants et peuvent s'étendre sur des mois entiers.

Dans tous les cas, chaque trou est comblé en faisant la moyenne des capteurs équivalents sur des modalités équivalentes à la date en question. Ainsi, un vide dans un profil de lumière sera comblé par la moyenne des capteurs fonctionnels à cette même date et qui partagent avec lui toutes ses caractéristiques à savoir la hauteur et la modalité. Il en va de même pour les capteurs d'eau même si le problème est en partie corrigé car les variables liées à l'eau sont moyennées sur la journée.

#### **II.2.3.2. Mesure de la teneur en eau du sol et traitement des données**

Le signal de sortie obtenu est un signal périodique carré dont la fréquence convertie en période  $P$  (en microsecondes) est mesurable par la centrale d'acquisition. Des mesures sont prises tous les quarts d'heure et sont ensuite moyennées sur 6h.

Les données récoltées par les sondes TDR font état d'un temps de réponse de l'impulsion électrique exprimé en ms. Les sondes TDR sont étalonnées en laboratoire à la température optimale de 20°C et l'influence de la température n'est pas prise en compte dans l'équation fournie par le constructeur. Le temps de réponse est donc ajusté en fonction des données fournies par les thermocouples correspondants grâce à l'équation suivante :

$$Mesure_{corrigée} = \frac{Mesure_{brute}}{1 + 0,0021 * (Température - 20)}$$

Équation 4. Équation de correction de la mesures brute TDR en fonction de la température au moment du relevé.

où les mesures brutes et corrigées sont exprimées en milliseconde, la température exprimée en degré Celsius.

La mesure corrigée est transformée grâce à l'utilisation de la formule constructeur pour obtenir une valeur de la teneur hydrique exprimée en pourcentage par l'utilisation de l'équation suivante :

$$Teneur\ en\ eau = 100 * (0,0007 * Mesure_{corrigée}^2 - 0,0063 * Mesure_{corrigée} - 0,0663)$$

Équation 5. Équation de conversion de la mesure de TDR corrigée vers une mesure en eau du sol.

Les valeurs de teneurs hydriques ainsi obtenues sont moyennées sur la journée. Ces teneurs hydriques constituent la base pour obtenir deux autres indicateurs.

Le premier est REW (pour l'abréviation anglophone de **R**elative **E**xtractable **W**ater soit **E**au **E**xtractible **R**elative en français). Cette valeur est définie par la teneur en eau située entre la capacité au champ, qui est la capacité de rétention maximale en eau du sol et le point de flétrissement permanent, qui correspond au seuil en dessous duquel l'humidité du sol ne permet plus à la plante de prélever de l'eau. La valeur utilisée pour la capacité aux champs a été déterminée grâce à la réalisation de colonnes durant le processus d'étalonnage des capteurs (Annexe 7). Le REW journalier a donc été déterminé par extrapolation linéaire entre le point de flétrissement permanent, estimé à 9% pour notre type de sol (valeur tirée de Jamagne et al. 1977 in Baize et Jabiol 1995), et la teneur en eau de la capacité au champ, calculée à 44,15% compte-tenu de la densité apparente de notre site (relevé moyen de 0,96). La réserve utile (RU) est considérée sur une profondeur de sol de 20cm.

Le REW est une grandeur sans dimension, calculée pour le jour j sur une profondeur utile fixée à 20 cm selon la formule :

$$REW_j = (R_j - R_{min})/RU$$

*Équation 6. Équation du calcul pour le REW.*

avec  $R_j$  la réserve en eau du sol au jour j en mm,  $R_{min}$  la réserve minimale observée au point de flétrissement permanent ( $pF = 4.2$ ) exprimée en mm et RU la réserve utile du sol, en mm, elle-même étant la différence entre la réserve en eau du sol à la capacité au champ et celle au point de flétrissement permanent.

Le REW mensuel, est une moyenne des valeurs journalières considérée sur l'intervalle entre deux prises de mesure durant la campagne de relevé 2018.

Par ailleurs, un REW en dessous de 40% constitue la limite pour que notre plant soit considéré en stress hydrique. Ainsi, pour chaque jour où le REW est en dessous de 40%, nous calculons l'écart par rapport à ce seuil afin de quantifier l'intensité du stress hydrique (<https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/fiche/indicateurs-de-secheresse>) ce qui nous donne notre second indicateur. En effet, l'eau de la macroporosité est mobilisable par des suctions faibles ; cet état hydrique du sol correspond à un REW compris entre 0,4 et 1. Lorsque le REW devient inférieur à 0,4, la macroporosité est vidée. L'eau disponible pour les arbres est alors contenue uniquement dans les micropores et son extraction nécessite une énergie de plus en plus forte (Cf. Figure 26**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

Les valeurs de REW ainsi obtenues pour chaque capteur sur les pas de temps de 15 minutes sont moyennées sur la journée et sur la parcelle unitaire avec les autres capteurs présents. Les valeurs de REW moyennes quotidiennes par parcelle unitaire sont ensuite sommées depuis le début de la plantation au jour de relevé des valeurs dendrométrique pour obtenir l'intégrale de REW pour tous les individus présents dans la parcelle unitaire.

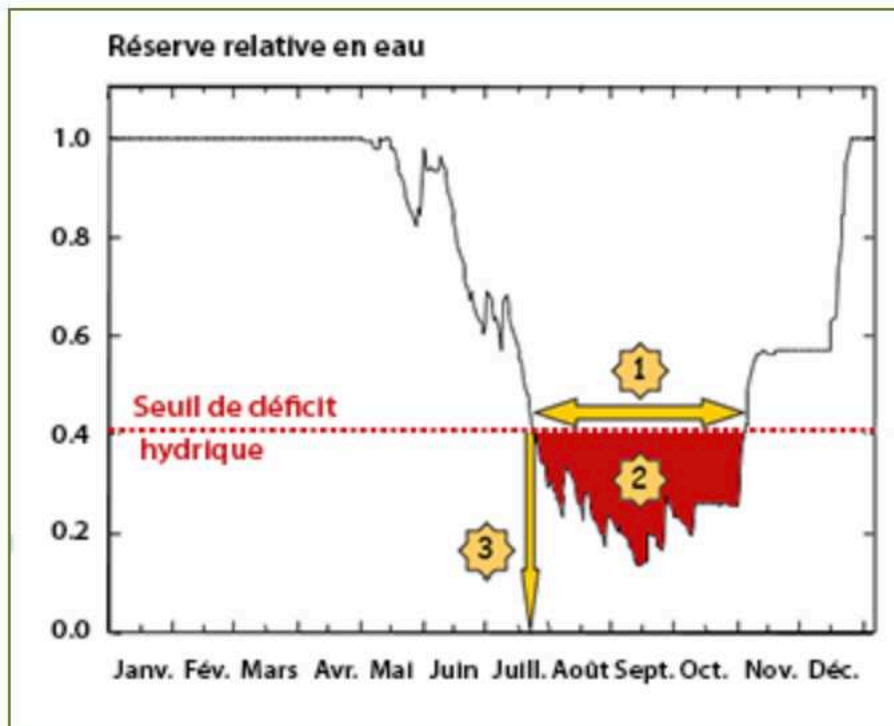


Figure 26. Illustration des trois indicateurs écophysiologiques de sécheresse édaphique. 1°Duré du stress hydrique, 2°intégral du stress hydrique et 3° intensité du stress hydrique. Source : <https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/fiche/indicateurs-de-secheresse>.

### II.2.3.3. Mesure de la lumière incidente et traitement des données

Les mesures sont faites toutes les 30 secondes et moyennées tous les quarts d'heure. Les capteurs Apogées transmettent un signal en mV qu'il faut multiplier par le facteur de calibration qui est de  $5\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  par mV. Les variables de lumière incidente sont donc exprimées dans la base de données en  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

Une quantité de lumière sur le jour est ensuite calculée. Afin d'obtenir l'intégrale de cette valeur par jour nous avons sommé l'ensemble de nos relevés journaliers et multiplié le tout par 900 (le nombre de secondes dans 15min).

Le profil vertical de lumière autour des plants est initialement donné par les capteurs qui mesurent la lumière à des hauteurs de référence (40, 80 et 120cm). Pour chaque plant, la quantité de lumière atteignant l'apex du plant est estimée. Hormis le cas particulier des individus dans les parcelles herbicides qui reçoivent 100% du rayonnement incident, les plants

des autres modalités reçoivent une quantité de lumière réduite. Cette quantité doit être calculée pour chaque plant.

Pour chaque parcelle unitaire et pour chaque capteur de ces dernières, une quantité de lumière est calculée sur l'intervalle entre deux mesures dendrométriques. À chaque pas de temps, la quantité de lumière pour un arbre est calculée par extrapolation linéaire à partir des capteurs de lumière de sa modalité et de sa parcelle unitaire les plus proches en hauteur. Par exemple, un arbre mesurant 60cm se verra affecter une quantité de lumière intermédiaire entre celle de son capteur à 40cm de hauteur et celle de son capteur à 80cm de hauteur. Ces estimations sont donc refaites à chaque intervalle, entre deux mesures dendrométriques, au fur et à mesure que l'arbre grandit sur la saison de végétation.

Sur la saison de végétation 2018, pour le profil de lumière de chaque plant, une quantité de lumière notée  $\psi$ , est la quantité calculée depuis le début de la saison de végétation (le 4 avril 2018) jusqu'à la date de chaque mesure dendrométrique sur le profil associé. Ainsi, nous obtenons pour cette variable, un profil de lumière par plant pour toutes les dates de relevés dendrométriques sur l'ensemble de la saison de végétation.

#### **II.2.3.4. Mesure de la température sur le site et traitement des données**

Les mesures de température de l'air se font à l'aide de capteurs Campbell modèle CS1000. Les mesures sont faites toutes les 30 secondes et moyennées tous les quarts d'heure.

Les températures récoltées par les capteurs de nos 8 centrales ont été moyennées sur l'ensemble du site pour obtenir des valeurs quotidiennes. Ces valeurs ont ensuite été moyennées sur le mois entre deux prises de mesures dendrométriques.

#### **II.2.3.5. Mesure de la pluviométrie**

Les mesures de pluviométrie sont exprimées en mm. Ces mesures sont faites toutes les 30 secondes et sommées tous les quarts d'heure.



### II.2.3.6. Mesure de température du sol

Les mesures de température sont exprimées en °C. Ces mesures sont prises tous les quarts d'heure, sont ensuite moyennées sur 6h et nous servent à réévaluer le temps de réponse des TDR en fonction de la température.

## II.3. Modélisation de la croissance

Comme nous l'avons vu plus haut, l'utilisation des rayonnements est le principal mécanisme utilisé pour modéliser la croissance dans les modèles hybrides, du fait que ce dernier est le plus affecté par la concurrence (Mason 2013). Dans son modèle PULSE, Mason et al. (2007) met en évidence que la somme de temps équivaut à des sommes de rayonnement potentiellement utilisables ou utilisées et que ces dernières pourraient être appliquées à la modélisation de la croissance et du rendement. Par ailleurs, l'utilisation de réducteurs tels que ceux du modèle 3-PG pour évaluer la proportion de lumière incidente rend ces équations hybrides sensibles aux changements climatiques, qui peuvent être influencés par la végétation concurrente (Mason et al. 2011).

Dans cette étude nous établirons donc un modèle hybride de type potentiel/réducteur en nous basant sur les données à notre disposition. Ces dernières sont :

- Les relevés dendrométriques, avec 7 mesures sur les 266 individus entre le 4 Avril et le 10 Octobre 2018.
- La lumière, avec un profil par arbre de quantité de lumière perçue depuis le début de la saison de végétation (4 Avril 2018) jusqu'à la période de mesure.
- L'eau, avec un profil pour tous les arbres de la même parcelle et du même bloc. Ainsi, les modalités **L<sub>50</sub> dro** et **L<sub>50</sub> inc** d'une part et les modalités **L<sub>1</sub> af** et **L<sub>1</sub> sf** d'autre part partagent les mêmes valeurs de REW au sein du même bloc.
- La température avec un profil pour tous les arbres sur le site.

Sur la base des recommandations de Mason (2013), nous appliquerons donc un modèle de base comprenant une expression du volume en fonction de la quantité de lumière absorbée à laquelle sera rajouté un réducteur par l'humidité du sol et un réducteur par la température.