

Chapitre 2 : Étude de l'impact de la
compétition en eau et en lumière exercée par la
fougère aigle sur la croissance de semis de pin
sylvestre à travers la conception d'un modèle
de croissance hybride

I. État de l'art et objectifs de l'étude

I.1. La compétition pour les ressources

La compétition écologique est définie comme une interaction négative entre les plantes, qui mène à la réduction de la survie, de la croissance et/ou de la reproduction des individus (Connell 1990; Goldberg 1990; Helluy et al. 2020). Cette dernière s'effectue directement (effet mécanique, effet allélopathique) ou indirectement, par l'intermédiaire de ressources du milieu (eau, lumière, éléments minéraux). Dans ce dernier cas, on parle de compétition pour les ressources. (Connell 1990). Elle peut avoir lieu au niveau interspécifique ou intraspécifique. Selon Goldberg (1990), dans le cas de la compétition pour les ressources, celle-ci peut être séparée en deux composantes principales : les effets des plantes sur la disponibilité des ressources de croissance (eau, lumière etc...) et la réponse physiologique des plantes aux changements dans la disponibilité des ressources. En règle générale, la compétition est considérée comme symétrique lorsque les concurrents partagent les ressources proportionnellement à leur taille, tandis que la concurrence est considérée comme asymétrique lorsque les grands individus capturent une part des ressources disproportionnée par rapport à leur taille (Schwinning et Weiner, 1998). La compétition pour les ressources souterraines est considérée comme plutôt symétrique (Pretzsch et Biber 2010) alors que la compétition pour la lumière est asymétrique en raison de la composante directionnelle de la lumière (Schwinning et Weiner 1998).

L'impact de la compétition sur les plants se répercute souvent sur la survie et la croissance de ces derniers. La littérature a souvent mis en avant l'adaptation de certains traits fonctionnels et morphologiques qui reflètent le stress induit par la compétition sur la lumière (Reich et al. 1998; King 2003; Provendier et Balandier 2008) ou les ressources du sol (Nambiar et Sands 1993; Provendier et Balandier 2008). Dans le cas où la lumière est le facteur limitant, on suppose que les plants allouent de préférence la biomasse à la partie aérienne alors que les racines sont priorisées si l'eau et/ou les nutriments sont les ressources limitantes (Van Hees 1997).

Des études de cas comme celles de Timothy B. Harrington (2009 & 2006) sont intéressantes pour notre sujet. En effet, elles suggèrent que les peuplements de conifères sont largement sollicités par une compétition intense avec la strate arborée supérieure pour la lumière, d'une part, et la strate de la végétation sous-jacente pour l'eau ou les nutriments d'autre part (Harrington et al. 1994). Cette compétition peut retarder et/ou amoindrir la croissance du semis par rapport à des conditions de croissance sans contraintes et jette un doute sur le potentiel de production de la culture (Wang et al. 1995; Harrington et Tappeiner II 1997; Mitchell et al. 2004).

Dans les plantations, les sites de coupe à blanc sont le plus souvent rapidement colonisés par des espèces végétales à croissance rapide et à succession précoce, qui sont mieux adaptées à l'absorption préventive et à l'utilisation efficace des ressources que les espèces cultivées sélectionnées (White et Newton 1989; Tappeiner II et al. 1992; Bailey et al. 1998; Monleon et al. 1999; Thompson et Pitt 2003; Balandier et al. 2006a). Ces interactions avec les plantes jouent un rôle majeur en raison de leurs effets sur la disponibilité des ressources de l'environnement abiotique comme biotique (Radosevich et Osteryoung 1987; Bazzaz 1990).

L'importance d'un contrôle rapide de la végétation au cours de l'implantation de jeunes plants de conifères a déjà été maintes fois établie (Wood et Von Althen 1993; Wagner et al. 1999; Biring et al. 2003; Cole et al. 2003). Processus clé dans l'établissement des forêts, le contrôle de la végétation spontanée joue un rôle essentiel en tant que pratique de gestion et constitue souvent l'opération la plus influente sur le taux de croissance des jeunes plantations dans les stades juvéniles (Squire 1977; Mason et al. 1997; Zhao 1999).

L'influence négative de la compétition interspécifique sur la régénération des conifères est bien connue et documentée. Une gestion précoce de la végétation, pour contrôler la végétation concurrente, montre constamment des effets positifs durables sur la croissance des plantations de conifères (Kuch et Walstad 1987; Wagner et al. 2006). En effet, certaines espèces herbacées ou arbustives sont fortement compétitives pour les ressources environnementales et peuvent avoir un effet négatif significatif sur le développement des semis d'arbres (Davis et al. 1999; Löf 2000; Adams et al. 2003; Coll et al. 2004; Hytönen et Jylhä 2005). Comme les effets de la concurrence sur la disponibilité des ressources diffèrent selon les espèces (Goldberg

1990), les espèces compétitives peuvent être classées en groupes fonctionnels en fonction de leur comportement et de la ressource pour laquelle elles sont principalement en compétition (Frochot et al. 2002; Balandier et al. 2006a).

En règle générale, la végétation compétitrice est un concurrent précoce pour l'eau et les nutriments à cause de sa prolifération rapide sur les sites perturbés et des adaptations tant physiologiques que morphologiques pour l'exploitation des ressources souterraines (Cole et Newton 1986; Zutter et al. 1987; Nambiar et Sands 1993; Mitchell et al. 1999a). Avec le temps, la végétation ligneuse domine le site et devient plus compétitive, principalement pour la lumière (Brand 1986; Jobidon 2000). Si l'influence de la végétation compétitrice sur la croissance des arbres diminue avec l'âge (Sands et Nambiar 1984), notons toutefois que les gains de croissance atteints pendant la phase juvénile sont maintenus tout au long de la rotation (Balneaves et McCord 1990; Mason et Milne 1999).

La littérature a souvent pointé du doigt ces interactions entre les jeunes semis de pin et les espèces d'herbacées les plus courantes (B Richardson, Vanner, Ray, Davenport, & Coker, 1996; Brian Richardson et al., 1993; Richardson et al., 1996). La présence de végétation compétitrice réduit la croissance d'un large éventail de conifères cultivés commercialement (Knowe et al. 1985; Nelson et al. 1985; Richardson et al. 1996; Watt et al. 2003b, 2003a), principalement à cause de la concurrence pour l'eau, la lumière et les nutriments (Brand 1986; Morris et Forslund 1991; Nambiar et Sands 1993; Richardson 1993; Jobidon 1994; Kimberley et Richardson 2004). Une réduction de la disponibilité de ces ressources limite les processus physiologiques tels que le développement de la surface foliaire, la photosynthèse, la conductance stomatique ou l'efficacité d'utilisation de l'eau (Boosma et Hunter 1990).

La végétation compétitrice est généralement composée d'espèces exigeantes en lumière et son développement dépend principalement de la lumière et de l'eau disponible dans le sous-étage, qui est elle-même déterminée par la structure et la densité de la canopée (Lieffers et al. 1999; Catovsky et Bazzaz 2002; Pritchard et Comeau 2004; Balandier et al. 2006b; Rodríguez-Calcerrada et al. 2008). Certaines espèces, comme *Pteridium aquilinum*, sont particulièrement compétitives pour la lumière car elles produisent rapidement de grands organes aériens (Den Ouden 2000; Dumas 2002; Marrs et Watt 2006). Par ailleurs, les espèces développant un

système racinaire dense à la même profondeur que les semis d'arbres (Picon-Cochard et al. 2006) sont supposées être des concurrents efficaces pour les ressources souterraines (Coll et al. 2003) en réduisant la disponibilité en eau du sol (Baker 1973; Sands et Nambiar 1984) et en augmentant les taux de transpiration totale et d'évaporation du couvert humide (Watt et al. 2003b).

I.2 Conséquences en termes de modélisation de la croissance

La réponse de la croissance aux facteurs environnementaux peut être fortement non linéaire et les formes de ces relations peuvent être difficiles à prévoir sans une expérimentation physiologique détaillée. De plus, les interactions entre les facteurs environnementaux peuvent ne pas être simples et beaucoup d'entre eux sont souvent synergiques ou antagonistes (Carter et Klinka 1992). Par exemple, les effets positifs d'une lumière élevée sont perdus si les températures sont basses à cause d'une photo-inhibition (Holly et al., 1994). En outre, la multi-colinéarité existe souvent entre les facteurs environnementaux (Austin et Gaywood 1994) comme par exemple les précipitations annuelles moyennes et l'apport en azote du sol (par exemple, Carter et Klinka 1990; Kimmins et al. 1990).

La combinaison de ces problèmes signifie souvent qu'un grand nombre de facteurs et d'interactions entre ces derniers sont possibles (Battaglia et al. 1999). Il n'existe pas de modèle *a priori* sur la façon dont ces facteurs devraient être combinés, des modèles prédictifs ultérieurs peuvent apparaître ad hoc et peuvent être contre-intuitifs (par exemple, Hunter et Gibson 1984). Ces modèles sont souvent plus descriptifs que prédictifs de la manière dont les facteurs agissent et se combinent pour limiter la croissance. Par conséquent, ils doivent généralement être recalibrés lorsqu'ils sont appliqués à différentes régions ou types de sol (par exemple, Goulding 1994).

Un certain nombre de méthodes ont été utilisées pour combiner plusieurs facteurs dans un indice de site: celles invoquant la loi de Liebig du minimum pour contraindre la croissance à celle du facteur le plus limitant (par exemple, Pastor et Post 1986; Hackett 1991); la combinaison multiplicative ou additive de facteurs de régression multiple (par exemple, Carter et Klinka 1990); et des méthodes plus complexes basées sur des analogies avec la cinétique de

type Michaelis et Menten comme la théorie des files d'attente ou des réseaux de résistance électrique (par exemple, O'Neill et al. 1989; Wu et al. 1994). Une autre approche consiste à intégrer les facteurs du site à travers un modèle de croissance basé sur des processus existants, qui nécessite des entrées de site relativement simples mais qui représente néanmoins les interactions des facteurs environnementaux de manière réaliste (par exemple, Battaglia et Sands 1997).

I.3. La compétition hydrique

I.3.1 Introduction

La disponibilité de l'eau est depuis longtemps reconnue comme l'un des principaux déterminants de la composition, de la structure et de la dynamique de la végétation (Eagleson et Tellers 1982a, 1982b; Stephenson 1990). Elle affecte une variété de processus physiologiques (Ryan 2011) et modifie la structure, le fonctionnement et la vitalité des arbres à court et à long terme (Bréda et al. 2006). Les épisodes de sécheresse sont un grave perturbateur de cette dynamique (Speich 2019). En effet, le bilan carbone des arbres est très sensible à la sécheresse via la fermeture stomatique qui impacte la photosynthèse, mais aussi via les limitations de la croissance secondaire (McDowell et al. 2010; Muller et al. 2011; Palacio et al. 2014). Ce paramètre est souvent résumé en un seul indice de sécheresse ou d'aridité. Les sécheresses étant des phénomènes complexes (Mishra et Singh 2010), ces indices simplifiés sont toujours associés à une perte d'informations et doivent être choisis en fonction de la question posée (Speich 2019).

Le régime hydrique caractérisant un lieu est défini non seulement par les sommes à long terme d'approvisionnement et de demande en eau (Budyko 1974), mais également par leur distribution temporelle (Porporato et al. 2001) et la fréquence et l'intensité des épisodes de sécheresse (Zimmermann et al. 2009). La distribution temporelle de l'offre et de la demande en eau influe sur la disponibilité de l'eau lorsqu'elle est le plus nécessaire à la végétation, c'est-à-dire en période de forte demande évaporative ou pendant les processus physiologiques clés. Par exemple, pour une somme donnée de précipitations annuelles ou saisonnières, l'intermittence des épisode pluvieux détermine la durée des périodes sèches, de sorte que des

épisodes pluvieux plus intermittents se traduisent par des conditions plus sèches pour la végétation (Zhang et al. 2004). Ainsi, une concentration de pluie sur des événements moins nombreux et plus intenses peut signifier qu'une plus grande fraction de pluie va au ruissellement, ce qui réduit la quantité d'eau disponible (Porporato et al. 2001). La sécheresse peut induire une mortalité individuelle des arbres et un dépérissement des forêts en cas de sécheresse à long terme ou extrême (Hayles et al. 2007; McDowell et al. 2008; Allen et al. 2010; Carnicer et al. 2011; Greenwood et al. 2017).

I.3.2. Impact des épisodes de sécheresse

I.3.2.1. Impact au niveau physiologique

L'eau est cruciale pour un large éventail de processus physiologiques des plantes : la survie et la croissance cellulaire ainsi que le transport des nutriments et des produits de photosynthèse (Speich 2019). Une diminution de l'eau dans les plantes, induite par une diminution de l'humidité du sol, a un certain nombre d'effets quasi immédiats. L'une des premières réactions est une réduction de la croissance cellulaire et de la synthèse de la paroi cellulaire, due à la réduction du potentiel hydrique intra-cellulaire (Hsiao 1973; Porporato et al. 2001). La croissance du xylème est parmi les principaux et premiers processus impactés par la sécheresse (Palacio et al. 2014) et elle peut être réduite pendant plusieurs années après une sécheresse sévère (Anderegg et al. 2015). En cas de déficit hydrique sévère, la réduction du carbone disponible peut être encore accentuée par la difficulté de transport des glucides à travers le phloème (McDowell et al. 2011) et par une régulation métabolique de la photosynthèse à la baisse (Chaves et al. 2003; McDowell et al. 2011).

I.3.2.2. Impact au niveau individuel

Une grande partie de la recherche sur la réponse des arbres à la sécheresse au cours des dernières années a été motivée par l'augmentation des observations de la mortalité des arbres et la nécessité de comprendre les processus conduisant à la mort des arbres (Allen et al. 2015). D'un autre côté, les arbres sont sensibles aux effets de report, et une sécheresse peut avoir un impact sur la vitalité des arbres dans les années suivantes (Bréda et al. 2006). Ces effets retardés ne sont pas seulement dus à des fluctuations du stockage des glucides, mais reflètent également

les dommages subis par les feuilles et les bourgeons, et par le système hydraulique, pendant la sécheresse et le stress thermique. Dans tous les cas, ces effets contribuent à affaiblir l'arbre et à le rendre plus sensible à d'autres stress, dont les nouvelles sécheresses (Bréda et al. 2006). À plus long terme, un arbre peut s'adapter aux conditions sèches via un certain nombre d'ajustements structurels, tels qu'une augmentation de la biomasse racinaire, une diminution de la surface foliaire et un ajustement des relations allométriques (López-Serrano et al. 2005).

L'évaluation de la réponse physiologique des plantes au stress hydrique est un sujet très complexe. En général, les effets du stress hydrique diffèrent d'une plante à l'autre et dépendent également du moment de la sécheresse pendant la saison de croissance (Porporato et al. 2001).

Dans de nombreux écosystèmes, le déficit d'humidité du sol est souvent le facteur de stress le plus important pour la végétation (Porporato et al. 2001). De même, le stress thermique ou de rayonnement prend le plus souvent le dessus après que l'effet de refroidissement de la transpiration a été réduit par la présence d'un déficit en eau (Nilsen et Orcutt 1996). Des sources de stress supplémentaires et d'une importance cruciale, comme celles liées à la limitation des éléments nutritifs, sont souvent déclenchées par l'apparition d'un stress hydrique (Nilsen et Orcutt 1996) et sont modulées par la dynamique de l'humidité du sol. Bien que l'interconnexion entre les effets de différents types de ressources dans la physiologie végétale soit assez complexe (par exemple, Bloom et al. 1985), les plantes montrent souvent des réponses similaires à différentes sources de stress, en particulier lorsque la cause déclenchante est le déficit hydrique (Chapin III et al. 1987; Chapin III 1991; Nilsen et Orcutt 1996).

L'effet de la sécheresse sur la croissance annuelle est généralement représenté par une fonction non linéaire, avec des effets qui augmentent lentement à des niveaux de sécheresse modérés et des effets qui augmentent rapidement à des niveaux plus extrêmes. Ceci est basé sur diverses observations de la croissance radiale (Bassett 1964) et de la hauteur de la canopée (Reed et Waring 1974), où des niveaux plus élevés de sécheresse ou d'aridité ont eu un effet disproportionné (Porporato et al. 2001). Malgré tout, cette affirmation n'est pas toujours vérifiée et Helluy et al. (2020) met en avant une relation linéaire entre le Log_Accroissement et Log de l'indice de stress chez *Pinus halepensis*.

I.3.2.3. Impact au niveau du peuplement

Les effets de la sécheresse à l'échelle des peuplements forestiers sont beaucoup moins documentés que pour les arbres individuels (Clark et al. 2016). Il a souvent été observé que, avec tous les autres facteurs constants, le stress hydrique diminue avec la diminution de la densité des peuplements (Elkin et al. 2015), c'est pourquoi l'éclaircie des peuplements est utilisée comme stratégie de gestion pour prévenir le stress dû à la sécheresse (Ameztegui et al. 2017). Sur des échelles de temps plus longues, les indicateurs au niveau du peuplement des conditions sèches comprennent la structure et la composition du peuplement, avec des espèces ou des génotypes plus résistants à la sécheresse (Bussotti et Pollastrini 2017), une faible densité de peuplement (Clark et al. 2016) et une limitation de la hauteur maximale des arbres (Rasche et al. 2012).

I.4. La compétition pour la lumière

I.4.1. Généralités

Dans leur revue de synthèse, Coomes et Grubb (2000) soulignent que la lumière est généralement le facteur limitant essentiel dans les forêts tempérées et tropicales dont le sol, relativement riche et humide, autorise le développement d'une population végétale dense interceptant une grande quantité de lumière (Tilman 1988), alors que les ressources souterraines (eau et nutriments) sont les facteurs limitants principaux dans les forêts boréales et arides ou semi-arides, caractérisées respectivement par des sols pauvres et des sols secs.

En conditions de faible éclaircissement, une espèce à croissance rapide atteint rapidement une dimension telle que le rapport entre l'efficacité d'interception de la lumière et la biomasse totale de l'individu entraîne un bilan carboné négatif (Gaudio 2010).

La concurrence des plantes interférentes peut influencer la productivité des jeunes conifères en modifiant les schémas d'allocation (Watt et al. 2003b, 2003a). On en sait relativement peu sur le partage du carbone dans les peuplements de conifères juvéniles. La théorie du modèle de pipe (Shinozaki et al. 1964a, 1964b) prédit que des niveaux élevés de compétition pour la lumière induiront une plus grande allocation au bois de tige, afin de maintenir un rapport stable entre la surface foliaire et la section transversale de la tige. En

revanche, la théorie de l'allocation des priorités (Waring et Schlesinger 1985; Oliver et Larson 1996a) suggère qu'une plus grande concurrence pour la lumière augmentera l'allocation au feuillage, aux dépens du bois de tige (Waring et al. 1980).

Les jeunes arbres allouent préférentiellement la biomasse aux parties aériennes si la lumière est le principal facteur limitant (Tilman 1988; Van Hees 1997; Gardiner et Hodges 1998; Van Hees et Clerkx 2003). Une diminution d'éclairement peut provoquer des réactions au niveau foliaire entraînant une augmentation de l'efficacité d'interception de cette ressource. En milieu sombre, un investissement préférentiel à la surface foliaire plutôt qu'à la masse foliaire a été plusieurs fois démontré. De ce fait, la masse foliaire par unité de surface diminue quand l'éclairement diminue (King 2003; Aranda et al. 2004).

I.4.2. Concept de tolérance à l'ombre

Les performances des jeunes arbres sont influencées par de nombreux facteurs (Perrin 1963; Kozlowski 2002; Paluch 2005) tels que la disponibilité en ressources ou les conditions climatiques et édaphiques (Dehlin et al. 2004; Pardos et al. 2007). Pour une combinaison espèce/facteur, il est ainsi possible de définir un optimum de croissance autour duquel l'espèce tolère une certaine variabilité du facteur (Perrin 1963; Lyr et Garbe 1995; Lyr 1996).

Bien que le terme de tolérance à l'ombre se soit largement diffusé et banalisé, entraînant une confusion comme souligné par plusieurs auteurs (Dreyer et al. 2005; Kunstler 2005); nous qualifierons la tolérance à l'ombre comme « la capacité des plants à survivre à faible niveau de lumière pendant de longues durées et de reprendre rapidement une croissance active après remise en lumière (Dreyer et al. 2005). Toutefois, cette tolérance est largement dépendante du site (Walters et Reich 1997; Davis et al. 1999) en fonction de la disponibilité des ressources souterraines (Toumey et Korstian 1937; Kozlowski 1949; Tilman 1988; Smith et Huston 1989; Kobe et al. 1995; Walters et Reich 1997).

Certaines espèces, telles que le pin sylvestre, sont considérées comme intolérantes à l'ombre et peineraient à maintenir, pour de faibles éclaircissements, un bilan carbone positif entre photosynthèse et respiration. Par ailleurs, dans une étude de Sánchez-Gómez et al. (2006), il est montré qu'un stress hydrique n'affecte pas la relation entre la survie et l'éclairement du pin

sylvestre. Ce trait de caractère peut toutefois évoluer avec la taille et le stade de développement des individus (Kneeshaw et al. 2006; Niinemets 2006).

1.4.3. Réponse des semis à la ressource de lumière

De nombreuses études ont mis en évidence les réponses des jeunes arbres à la disponibilité de la lumière (Walters et Reich 1999; Ammer 2003; Curt et al. 2005; Balandier et al. 2007; Valladares et Niinemets 2008). Les réponses qualitatives à la lumière sont donc relativement bien connues. Il est moins bien établi comment les semis réagissent à un gradient de lumière (Veenendaal et al. 1996). En effet, par adaptation morphologique, les réponses des plantes à la lumière varient avec la position le long du gradient de lumière. Par exemple, celles situées à l'extrémité inférieure du gradient de lumière améliorent leur interception de la lumière car la ressource devient limitante (Poorter 1999).

Si le caractère positif de la relation entre la lumière et la croissance n'est plus à prouver, la forme de la relation est quant à elle beaucoup plus sujette à débat. Plusieurs études ont mis en avant le caractère sigmoïde de cette relation (Kobe et al. 1995; Pacala et al. 1996; Kobe et Coates 1997) montrant de clairs effets de seuils de part et d'autre du gradient de lumière. Parallèlement, d'autres études font mention de forme « non-linéaires » globalement positive (Elliott et Vose 1995; Boucher et al. 1998) tandis que Poorter (1999) rapportait dans son étude sur la croissance des semis de 15 espèces d'arbres d'Afrique de l'Ouest que la plupart des espèces d'arbres atteignaient des taux de croissance maximaux dans des conditions de luminosité intermédiaires. Enfin, des relations de type linéaires ont également été décrites, comme c'est le cas pour Crow (1992), qui a étudié les semis de chêne rouge (*Quercus rubra L.*) aux États-Unis et a observé une augmentation de la hauteur inversement proportionnelle au couvert d'étage supérieur et donc, par extension, proportionnelle à la quantité de lumière.

Plusieurs études ont ainsi conduit à la conclusion que la disponibilité de la lumière limite la croissance des arbres dans de nombreuses situations (Reed et al. 1983; Brand 1986; Morris et Forslund 1991; Jobidon 1994), bien que ce ne soit manifestement pas toujours le cas (par exemple, Sands et Nambiar 1984; Smethurst et Nambiar 1989). Le plus souvent la prise en compte de la végétation compétitrice se fait à travers un indice de compétition, c'est par

exemple le cas dans l'étude de Richardson et al. (1999) dont l'indice de compétition combinait les mesures de hauteur de la végétation interférente par rapport à la hauteur de l'arbre, sa proximité avec l'arbre et son abondance. Cet indice de compétition était corrélé négativement avec l'indice de disponibilité de la lumière.

La productivité primaire nette (NPP) d'un couvert végétal s'est avérée être directement proportionnelle à l'interception de la lumière (Monteith et Moss 1977), et le microclimat local affecte la pente de la relation entre la lumière interceptée et la NPP. Des études récentes, effectuées à un pas de temps quotidien, ont suggéré que la relation peut être hyperbolique (Turner et al. 2003), mais il existe un soutien raisonnable pour une relation linéaire dans d'autres études à des échelles de temps plus longues (Grace et al. 1988; Dalla-Tea et Jokela 1991).

Dans le cas du pin sylvestre, la croissance des semis de pin sylvestre dépend de la quantité de lumière (De Chantal et al. 2003; Dehlin et al. 2004) et de la qualité de la lumière (Fernbach et Mohr 1990; De La Rosa et al. 1998). Dans son étude Gaudio (2010) rapporte que plus l'environnement dans lequel se trouve les pins est sombre, plus la hauteur maximale qu'ils sont capables d'atteindre est faible et ce quel que soit l'âge des individus. Néanmoins, d'autres études ont rapporté à l'inverse que la hauteur des semis de pin sylvestre augmentait lorsque la disponibilité de la lumière diminuait, en accord avec une stratégie d'évitement de l'ombre (Aphalo et al. 1999; Ballaré 1999) connue pour être prononcée chez les espèces intolérantes à l'ombre et correspondant à l'allongement de la tige au détriment de la croissance en diamètre (De La Rosa et al. 1998; Dehlin et al. 2004).

I.5. Le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*)

Le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) est une espèce pionnière qui a la plus large aire de répartition parmi le genre *Pinus* (Richardson et Rundel 2000; Medail 2001). Le pin sylvestre est une essence à feuilles persistantes avec un système racinaire qui est plus superficiel que la plupart des espèces à feuilles larges, mais il développe un premier pivot et des racines latérales solides (Merlin et al. 2015). Ce résineux est considéré comme héliophile (De Kirwan 1867; Lanier et al. 1986), tolérant aux sols pauvres (Oyen et al. 2006) et résistant aux sécheresses modérées (Picon-Cochard et al. 2006). Il a une croissance rapide et son âge d'exploitabilité est

d'environ 80 ans, voire moins selon l'usage auquel il est destiné (Gaudio 2010). Sa capacité à coloniser rapidement les zones ouvertes (Hansen et al. 2002; de Chantal et al. 2003), fertiles ou non (Bazin et al. 1983; Prévosto 1999; Prévosto et al. 2000), explique sa large répartition actuelle dans toute l'Europe (Krakau et al. 2013; Merlin et al. 2015; Aleksandrowicz-Trzcińska et al. 2017) (Figure 12). C'est également le cas dans les régions relativement sèches du bassin méditerranéen (Barbéro et al. 1998) malgré le fait que son aire de répartition naturelle soit les zones boréales (Galiano et al. 2010) en faisant l'espèce de conifère la plus répandue dans l'hémisphère nord (Aleksandrowicz-Trzcińska et al. 2017).

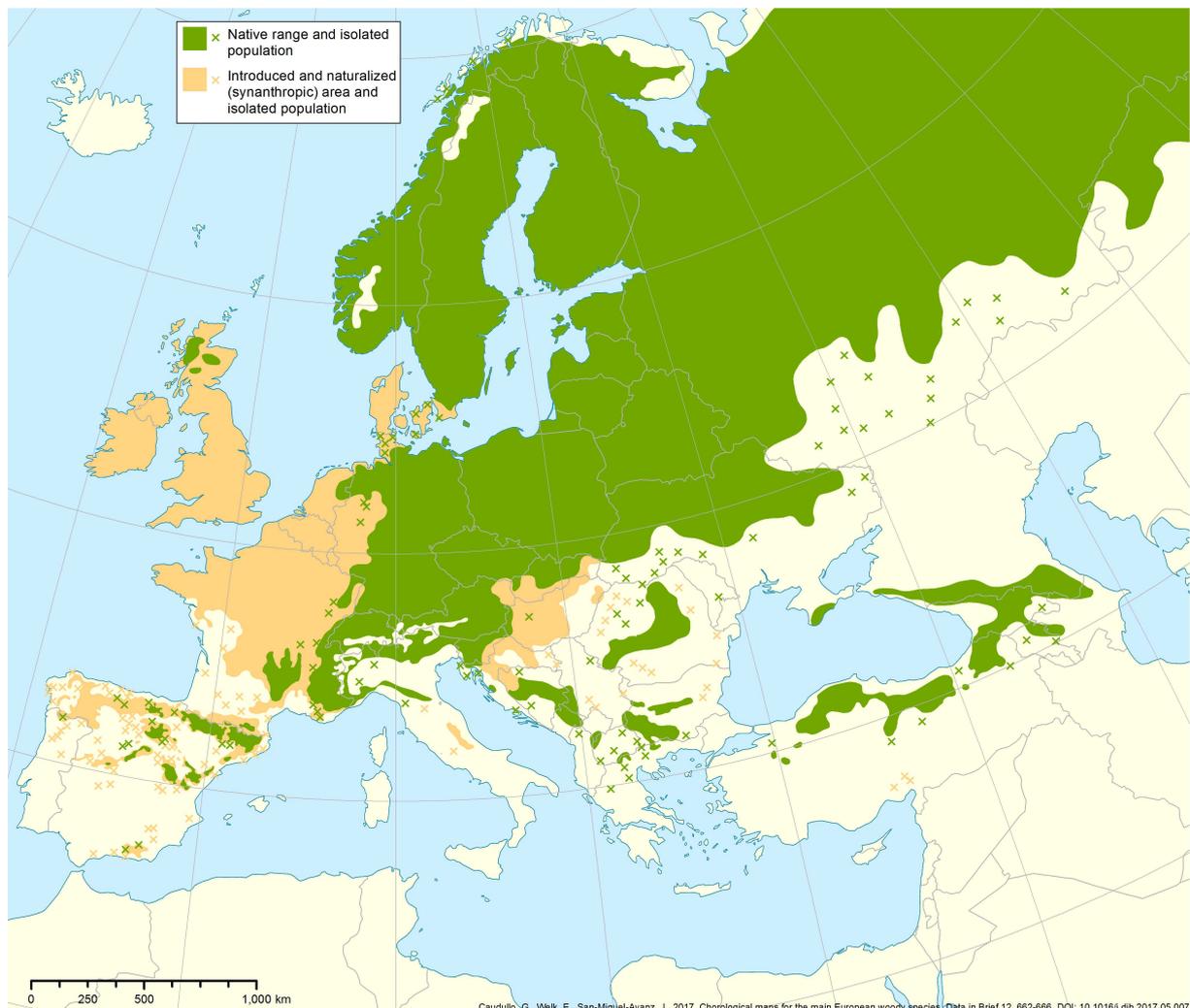


Figure 12. Aire de répartition européenne du pin sylvestre (Figure tirée de Caudullo et al. 2017).

L'effet positif de la lumière sur le pin sylvestre a été largement démontré, notamment en ce qui concerne le stade semis (Mason 2004). Comme certaines espèces intolérantes à l'ombre, le Pin sylvestre est capable de mettre en place une stratégie de « shade-avoidance »,

ou d'évitement de l'ombre, en priorisant sa croissance en hauteur pour acquérir potentiellement plus de lumière (Gaudio 2010).

Le pin sylvestre est une espèce présentant un contrôle stomatique iso-hydrique (Irvine et al. 1998) et met en place une stratégie d'évitement de la sécheresse par une fermeture immédiate des stomates en combinaison avec un système d'enracinement profond (Richardson et Rundel 2000). Cette fermeture précoce des stomates est nécessaire car le pin sylvestre est un conifère relativement sujet à la cavitation (Martnez-Vilalta et al. 2004; Zang et al. 2012; Merlin et al. 2015).

La compétition entre deux individus varie selon la disponibilité en ressources et les conditions climatiques. La réduction de croissance qui en résulte, engendrée par une diminution de la disponibilité des ressources a pour conséquence une réduction de biomasse des jeunes plants ligneux (Gaudio 2010). Par exemple, (Norberg et al. 2001) ont travaillé sur des semis de pin sylvestre d'un an en interaction avec la callune et ont mis en évidence une augmentation de la biomasse des semis de pin (x 5) après cinq années de croissance concomitante avec la suppression de la callune comparativement à des semis se développant sur un sol envahi de callune. Dans le même ordre d'idées, Picon-Cochard et al. (2006) ainsi que Gaudio et al. (2011b) ont mis en évidence sur des pins sylvestres de trois ans, plantés sur sol nu ou sur prairie envahie par une végétation majoritairement graminéoïde, une diminution de 85% de la biomasse totale après un an et demi de croissance dans la végétation.

Jach et Ceulemans (1999) soulignent que les croissances en hauteur et en diamètre de semis de pin sylvestre débutent mi-avril mais se terminent respectivement fin mai et mi- août. Peu d'espèces compétitrices herbacées à feuillage caduc sont pleinement matures mi-avril. Dans notre cas, le feuillage de la fougère est complètement mature en juin – juillet (Taylor et al. 2001; Marrs et Watt 2006). Cela explique donc que la croissance en hauteur des semis se déroule majoritairement en absence du couvert herbacé alors que la croissance en diamètre se déroule en partie lorsque cette végétation est présente.