



# Réactions de semis naturels de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.) à l'ouverture du couvert : croissance et ajustements fonctionnels

Blandine Caquet

## ► To cite this version:

Blandine Caquet. Réactions de semis naturels de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.) à l'ouverture du couvert : croissance et ajustements fonctionnels. Sylviculture, foresterie. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 2008. Français. NNT : 2008NAN10114. tel-01748472

**HAL Id: tel-01748472**

**<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01748472>**

Submitted on 29 Mar 2018

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



## AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : [ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr](mailto:ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr)

## LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

[http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg\\_droi.php](http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php)

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

Thèse

présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy-I

en Biologie Forestière

par **Blandine Caquet**

**Réactions de semis naturels de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et d'érable sycomore  
(*Acer pseudoplatanus* L.) à l'ouverture du couvert :  
croissance et ajustements fonctionnels**

Soutenue le 2 octobre 2008

Membres du jury :

|               |                                                            |                                                                                                                                                                                           |
|---------------|------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Président :   | Mme Meriem FOURNIER                                        | Chercheur, INRA-LERFOB, Nancy                                                                                                                                                             |
| Rapporteurs : | M. Philippe BALANDIER<br>M. Frank STERCK                   | Chargé de recherche, INRA-PIAF, Clermont Ferrand<br>Assistant professeur, Wageningen University, Pays-Bas                                                                                 |
| Examineurs :  | Mme Catherine COLLET<br>M Sylvain DELZON<br>M Daniel EPRON | Chargé de recherche, INRA-LERFOB, Nancy<br>(co-encadrant de thèse)<br>Maître de conférences, Université Bordeaux I, Bordeaux<br>Professeur, U.H.P. Nancy I, Nancy<br>(directeur de thèse) |

# Remerciements

J'aimerais tout d'abord remercier les différents membres du jury ainsi que toutes les personnes qui ont contribué de diverses manières à la réalisation de cet ouvrage :

l'INRA, le conseil régional de Lorraine et le programme EcoGER pour avoir financé et soutenu ce projet de recherche.

André Granier pour m'avoir accueilli dans son laboratoire

Daniel Epron, Catherine Collet et Pierre Montpied pour m'avoir encadré, initié au nombreux domaines scientifiques constituant cette thèse et pour leur grande disponibilité. Merci également pour la confiance que vous m'avez accordé.

Erwin Dreyer pour avoir accordé du temps à encadrer cette thèse la dernière année et pour ses nombreux conseils, notamment sur ce qu'il faut dire ou ne pas dire et comment le dire !

Les membres du comité de thèse : Erwin Dreyer, Eric Nicolini, Dominique Gérant, Hervé Cochard pour m'avoir aiguillé au cours de ma thèse.

Hervé Cochard, Tété Barigah, Marie-Béatrice Bogeat Triboulot pour leur précieux conseil sur l'hydraulique.

Les membres du jury, notamment les rapporteurs, pour le temps consacré à la lecture de ce mémoire.

Merci aussi aux personnes « hantant » la forêt du Graoully, Mr Crompin « le chef des chasseurs » et Mr Liégeois. Pour la petite histoire, le Graoully est quand même un dragon qui après avoir été chassé de Metz se serait réfugié dans la forêt du même nom !

Merci aux techniciens de l'équipe croissance, plus particulièrement à Michel pour les acrobaties montées de mât et les allers-retours Nancy-Ars pour tenter de faire quelques photos et à Bruno pour les passionnants désherbages et les mesures de croissance.

Merci à Maryline Harroué pour m'avoir initié aux coupes anatomiques, à Jacqueline Marchand pour les analyses carbone-azote.

Merci à tous ceux qui ont consacré du temps pour m'accompagner sur le terrain, à braver le froid, la pluie, les plantages d'ordinateur... : Daniel Himbert, les stagiaires, les mains d'œuvre occasionnel et les amis.

Merci enfin à toutes les personnes du labo qui ont contribué à ma bonne humeur et à celle de tout le labo. Ces quatre années ont été très agréables grâce à vous tous !

Un merci plus particulier à Adelin pour son aide, son soutien et tout le reste

Enfin, des remerciements n'étant jamais exhaustifs, tout simplement merci à tous.

Et une petite citation de Coluche pour la fin : « Des chercheurs qui cherchent on en trouve. Des chercheurs qui trouvent on en cherche »... J'ai cherché, j'ai un peu trouvé alors je continue à chercher.

Bonne lecture

# Table des matières

Le manuscrit est constitué de 5 sections : une introduction générale, une 2<sup>ème</sup> section sur l'analyse de la reprise de croissance après ouverture du couvert (sous forme d'article), une 3<sup>ème</sup> section sur l'acclimatation des semis à l'ouverture du couvert constituée de 3 chapitres (dont 2 articles), la conclusion et enfin les références.

|             |                                                                                                                                                                                       |           |
|-------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>I.</b>   | <b>Introduction .....</b>                                                                                                                                                             | <b>1</b>  |
| 1.          | <i>Contexte général et but de l'étude .....</i>                                                                                                                                       | <i>2</i>  |
| 2.          | <i>Importance de la régénération pré-existante .....</i>                                                                                                                              | <i>4</i>  |
| 3.          | <i>Le microclimat dans les régénérations .....</i>                                                                                                                                    | <i>5</i>  |
| 4.          | <i>Effets d'une ouverture de canopée sur la croissance et la survie des semis pré-existants .....</i>                                                                                 | <i>7</i>  |
| 5.          | <i>Caractérisation de l'état de compression des semis sous couvert fermé et identifications des contraintes possibles au relâchemen. ....</i>                                         | <i>8</i>  |
| 5.1.        | Acquisition du carbone au niveau foliaire . ....                                                                                                                                      | 9         |
| 5.2.        | Acquisition du C au niveau plante entière. ....                                                                                                                                       | 12        |
| 6.          | <i>Principaux objectifs de l'étude.....</i>                                                                                                                                           | <i>15</i> |
| <b>II.</b>  | <b>Approche expérimentale .....</b>                                                                                                                                                   | <b>19</b> |
| 1.          | <i>Le site d'étude .....</i>                                                                                                                                                          | <i>20</i> |
| 2.          | <i>Le dispositif expérimental .....</i>                                                                                                                                               | <i>20</i> |
| <b>III.</b> | <b>Analyse de la reprise de croissance après ouverture du couvert.....</b>                                                                                                            | <b>23</b> |
| 1.          | <i>Response to canopy opening does not act as a filter to Fagus sylvatica and Acer sp. advance regeneration in a mixed temperate forest .....</i>                                     | <i>24</i> |
| <b>IV.</b>  | <b>Acclimatation des semis à l'ouverture du couvert : les ajustements fonctionnels</b>                                                                                                | <b>41</b> |
| 1.          | <i>Ajustements des propriétés hydrauliques de semis pré-établis de hêtre et d'érable sycomore à l'ouverture du couvert .....</i>                                                      | <i>42</i> |
| 1.1.        | Hydraulic properties of naturally regenerated beech saplings respond to canopy opening .....                                                                                          | 42        |
| 1.2.        | Les propriétés hydrauliques des semis d'érable sycomore ne sont pas modifiées suite à l'ouverture de canopée .....                                                                    | 62        |
| 2.          | <i>Light interception efficiency of two shade tolerant species (Fagus sylvatica L., Acer pseudoplatanus L.) as influenced by canopy opening: ontogenetic or true plasticity? ....</i> | <i>68</i> |
| 3.          | <i>Réponse de la photosynthèse foliaire à l'ouverture de la canopée et conséquence sur l'assimilation nette de la plante entière .....</i>                                            | <i>86</i> |
| 3.1.        | Introduction .....                                                                                                                                                                    | 86        |

|            |                                                                                                        |            |
|------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 3.2.       | 1ère partie : Réponse photosynthétique foliaire à l'ouverture de canopée .....                         | 89         |
| 3.3.       | 2ème partie : Assimilation plante entière et analyse de sensibilité du modèle                          | 98         |
| <b>V.</b>  | <b>Conclusions-Perspectives .....</b>                                                                  | <b>117</b> |
| 1.         | <i>Ajustements fonctionnels des semis de hêtre et d'érable sycomore à l'ouverture du couvert .....</i> | <i>118</i> |
| 2.         | <i>Assimilation photosynthétique au niveau de la plante entière .....</i>                              | <i>120</i> |
| 3.         | <i>Aspects méthodologiques .....</i>                                                                   | <i>121</i> |
| 4.         | <i>Tolérance à l'ombrage et réponse à l'ouverture de semis de hêtre et d'érable .....</i>              | <i>123</i> |
| 5.         | <i>Perspectives de recherche .....</i>                                                                 | <i>124</i> |
| <b>VI.</b> | <b>Références .....</b>                                                                                | <b>128</b> |

# Articles

## Articles

Caquet B., Barigah S. T., Cochard H., Montpied P, Collet C, Dreyer E et Epron D

**Hydraulic properties of naturally regenerated beech saplings respond to canopy opening**

Soumis à Functional Ecology (FE-2008-00072)

Caquet B., Montpied P, Epron D, Dreyer E et Collet C

**Response to canopy opening does not act as a filter to *Fagus sylvatica* and *Acer* sp. advance regeneration in a mixed temperate forest**

Soumis à Annals of Forest Science

## Article en préparation

Caquet B., Montpied P, Barbacci A, Collet C, Dreyer E et Epron D

**Light interception efficiency of two shade tolerant species (*Fagus sylvatica* L., *Acer pseudoplatanus* L.) as influenced by canopy opening: ontogenetic or true plasticity?**

# Liste des abréviations

## Lettres grecques

|                       |                                                                                                            |                                                                   |
|-----------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|
| $\alpha$              | Rendement quantique apparent<br>(pente à l'origine de la courbe de réponse de l'assimilation à la lumière) |                                                                   |
| $\theta$              | Coefficient de courbure de la courbe de réponse de l'assimilation à la lumière                             |                                                                   |
| $\Psi_{\text{PLC50}}$ | Potentiel hydrique du xylème induisant 50% de perte de conductivité hydraulique                            | Xylem water potential inducing 50% loss of hydraulic conductivity |
| $\Psi_{\text{PLC10}}$ | Potentiel hydrique du xylème induisant 10% de perte de conductivité hydraulique                            | Xylem water potential inducing 10% loss of hydraulic conductivity |

## A

|                     |                                  |                           |
|---------------------|----------------------------------|---------------------------|
| AL                  | Surface foliaire                 | Leaf area                 |
| $A_{\text{PARsat}}$ | Assimilation à lumière saturante |                           |
| $A_{\text{Plant}}$  | Assimilation plante entière      |                           |
| $A_{\text{S}}$      | Surface de section de tige       | Stem cross sectional area |

## B

|    |                    |              |
|----|--------------------|--------------|
| BR | Biomasse racinaire | Root biomass |
|----|--------------------|--------------|

## C

|                |                                                                                                    |        |
|----------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| C              | Carbone                                                                                            | Carbon |
| $\text{Chl}_a$ | Quantité de chlorophylle par unité de surface foliaire                                             |        |
| $\text{Ci/Ca}$ | Rapport des concentrations en $\text{CO}_2$ dans les espaces intercellulaires et dans l'atmosphère |        |

## G

|                     |                                            |                                      |
|---------------------|--------------------------------------------|--------------------------------------|
| $g_{\text{PARsat}}$ | Conductance stomatique à lumière saturante | Light saturated stomatal conductance |
|---------------------|--------------------------------------------|--------------------------------------|

## H

|      |                             |                          |
|------|-----------------------------|--------------------------|
| HPFM | Flux-mètre à haute pression | High pressure flow meter |
|------|-----------------------------|--------------------------|

## K

|                 |                                                    |                                                  |
|-----------------|----------------------------------------------------|--------------------------------------------------|
| K               | Conductance hydraulique totale des tiges défoliées | Total hydraulic conductance of defoliated shoots |
| $K_{\text{AL}}$ | K par unité de surface foliaire                    | K per unit leaf area                             |
| $K_{\text{AS}}$ | K par unité de section de tige                     | K per unit stem cross sectional area             |

**L**

|     |                    |                 |
|-----|--------------------|-----------------|
| L   | Traitement Lumière | Light treatment |
| LMA | Masse surfacique   | Leaf mass area  |

**N**

|    |                                                |                                         |
|----|------------------------------------------------|-----------------------------------------|
| N  | Azote                                          | Nitrogen                                |
| Na | Quantité d'azote par unité de surface foliaire | Nitrogen quantity per unit of leaf area |
| Nm | Quantité d'azote par unité de masse            | Nitrogen quantity per unit of mass      |

**O**

|    |                          |                          |
|----|--------------------------|--------------------------|
| O  | Traitement Ombre         | Shade treatment          |
| OL | Traitement Ombre-Lumière | Shade to light treatment |

**P**

|      |                                                |                                              |
|------|------------------------------------------------|----------------------------------------------|
| PAR  | Rayonnement photosynthétiquement actif         | Photosynthetic active radiation              |
| PLC  | Pourcentage de perte de conductivité du xylème | Percent loss of xylem hydraulic conductivity |
| PPFD | Densité de flux de photons photosynthétiques   | Photosynthetic photon flux density           |

**R**

|    |                                                                                                                 |  |
|----|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--|
| Rd | Taux de respiration à l'obscurité (ordonnée à l'origine de la courbe de réponse de l'assimilation à la lumière) |  |
|----|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--|

**S**

|      |                          |                                     |
|------|--------------------------|-------------------------------------|
| S    | Traitement Ombre         | Shade Treatment                     |
| SL   | Traitement Ombre Lumière | Shade to Light treatment            |
| STAR |                          | Silhouette to total leaf area ratio |

**V**

|     |                                     |                         |
|-----|-------------------------------------|-------------------------|
| VPD | Deficit de pression de vapeur d'eau | Vapour Pressure Deficit |
|-----|-------------------------------------|-------------------------|

## **I. Introduction**

## 1. Contexte général et but de l'étude

En France, les objectifs de la gestion forestière ont fortement évolué au cours des dernières décennies, et les fonctions non productrices de la forêt prennent une importance grandissante. Les pratiques sylvicoles doivent alors concilier la production de bois, le maintien d'une valeur patrimoniale paysagère et de biodiversité, l'accueil des activités de loisirs et culturelles, les solutions proposées pour répondre aux changements climatiques (stockage du carbone entre autres). Face à ces impératifs, la politique forestière s'oriente vers une sylviculture qui favorise la dynamique naturelle des peuplements et le maintien des peuplements en formation mélangés. Les peuplements mélangés<sup>1</sup> sont pensés offrir de nombreux avantages comparativement aux peuplements monospécifiques : (1) amélioration de la stabilité et de la résilience des peuplements vis à vis des perturbations (tempête, sécheresse, pathogène), (2) amélioration du fonctionnement de l'écosystème forestier (via une amélioration du fonctionnement des sols, une augmentation de la biodiversité), (3) accroissement de la valeur patrimoniale et sociale (Office National des Forêts, 2005). Ce changement d'orientation crée un besoin de nouveaux outils de gestion. En effet la gestion de ces peuplements est moins bien connue et plus complexe que celle de structures homogènes. Les règles sylvicoles, souvent empiriques, mise en place sur des systèmes réguliers<sup>2</sup> sont peu pertinentes dans le cas d'un système irrégulier, mélangé. Il y a donc actuellement une demande forte pour l'établissement d'itinéraires sylvicoles adaptés à ces formations. Cette dynamique de changements de la gestion forestière observée en France est beaucoup plus marquée dans certains autres pays (des pays nordiques comme le Canada, la Suède ou la Norvège, et l'Europe centrale), qui s'orientent aussi vers une diversification en essences de leurs peuplements.

Le regain d'intérêt envers les peuplements mélangés s'accompagne également d'un recours à des techniques sylvicoles qui utilisent mieux la dynamique naturelles des peuplements forestiers. Ces techniques sont réputées moins invasives et souvent moins coûteuses. Ainsi, les préconisations actuelles sont de faire reposer l'installation et le maintien des peuplements mélangés essentiellement sur des dynamiques naturelles de régénération. Lors de la phase de renouvellement du peuplement, la régénération naturelle est composée de

---

<sup>1</sup> Les peuplements mélangés, à l'inverse des peuplements purs, présentent un mélange d'essences

<sup>2</sup> Une futaie régulière est caractérisée (au sens de l'IFN) par un taillis représentant moins de 25% de couverture relative et une futaie haute représentant plus des 2/3. Un système irrégulier est une futaie irrégulière (taillis<25% et futaie haute<2/3) ou un mélange futaie et taillis (« taillis sous futaie » avec taillis>25% et futaie>25%)

semis nouvellement apparus et de semis préexistants. Ces semis se sont installés et ont parfois persisté pendant de longues périodes sous un couvert fermé. Cette régénération préexistante constitue dans certaines formations forestières un potentiel de semis important dans le processus de régénération de la forêt (McClure, Lee & Leak, 2000). Son utilisation peut s'avérer nécessaire dans les situations où les semis préexistants sont les seuls constituants de la régénération. Ces situations correspondent généralement à des peuplements qui ont été détruits brutalement par des aléas climatiques ou biotiques, avant que des nouveaux semis aient pu apparaître, ou bien à certains peuplements gérés en structure irrégulière, qui favorise l'apparition de semis préexistants. Ces situations, qui étaient relativement marginales jusqu'à présent, risquent de voir leur fréquence fortement augmenter dans un futur proche en conséquence directe des changements globaux et des changements dans les méthodes de gestion forestière.

La lumière, en modulant la croissance et la morphologie des semis mais aussi la composition en espèces, est l'un des principaux facteurs influençant la structure et la composition de la régénération. Sous couvert, la croissance et la survie sont faibles et le sont d'autant plus que le couvert est dense (Madsen & Larsen, 1997, Szwagrzyk, Szewczyk & Bodziarczyk, 2001). La régénération avancée a alors besoin de la formation de trouées dans la canopée pour voir sa croissance augmenter, pour atteindre la canopée et finalement reconstituer le peuplement. La création de trouée, naturelle ou anthropique, est alors une étape essentielle dans le processus de régénération du peuplement. Les gestionnaires peuvent ensuite intervenir dans cette régénération dans le but d'optimiser la croissance des différentes espèces présentes en régénération et de contrôler la composition en espèces du futur peuplement en favorisant le mélange. Pour concevoir des actions sylvicoles appropriées, il est alors nécessaire de connaître la réponse de croissance des semis à l'ouverture de canopée et d'identifier les réponses différentielles des espèces présentes en régénération. La réponse des semis à l'ouverture de canopée s'inscrit aussi dans un champ de question plus vaste : les semis sous couvert étant dans une phase de compression, existe-t-il des ajustements morphologiques et physiologiques nécessaires avant que les semis puissent reprendre une croissance active et quels sont-ils ? Comment s'acclimatent les plants à un environnement changeant ? Ces processus d'acclimatation sont-ils différents entre espèces ?

**Cette thèse propose une analyse de la réaction de semis naturels à l'ouverture du couvert en terme de croissance. Un intérêt particulier a également été porté à la mise en évidence des ajustements fonctionnels nécessaires à la reprise de croissance après une**

**phase de compression longue. Ces travaux ont été réalisés en particulier sur le hêtre et l'érable sycomore qui sont deux espèces d'intérêt économique important, et naturellement présentes en mélange dans les forêts de Lorraine.**

## **2. Importance de la régénération pré-existante**

L'installation d'une régénération naturelle se déroule en plusieurs étapes : production, dispersion, germination des graines et installation des semis. A chaque étape, la structure et la composition en espèces de la régénération dépendent de plusieurs mécanismes sous-jacents à la coexistence et la présence des espèces dans le collectif de régénération. Les mécanismes de coexistence entre espèces sont essentiellement basés sur la théorie de la différenciation de niches au niveau spatial et temporel (Nakashizuka, 2001, Takenaka, 2006). Au niveau spatial, les sites considérés comme favorables<sup>3</sup> à la germination des graines et à l'établissement des semis dépendent des exigences des différentes espèces. Au niveau temporel, l'"effet de stockage" (storage effect) définit la banque de graine en dormance qui germera après un délai plus ou moins long et selon les conditions environnementales, ou bien la banque de semis pré-établis capables de survivre pendant une longue période sous couvert fermé. L'ensemble de ces mécanismes contribue donc à l'hétérogénéité spatiale en espèces, en âge et en structure de la régénération. Par ailleurs, la présence d'un site favorable à la germination et l'installation d'une espèce change spatialement et temporellement, par exemple un site défavorable peut devenir favorable après une perturbation.

Sous canopée fermée, la banque de semis présents est constituée principalement d'espèces tolérantes à l'ombre<sup>4</sup>. Une perturbation, comme la création d'une ouverture dans la canopée, peut contribuer à l'enrichissement temporaire de cette banque de semis en espèces plus exigeantes en lumière et à la germination de la banque de graines en dormance (Parish & Antos, 2005, Shimizu, 2005, Greene, Zasada, Sirois *et al.*, 1999, Dalling, Hubbell & Silveira, 1998). Les semis présents dans la banque connaissent généralement des périodes d'ouverture de la canopée pendant lesquelles leur croissance augmente suivi de périodes de fermeture de la canopée pendant lesquelles la croissance est de nouveau restreinte. Les semis présents dans la banque sous couvert ont donc souvent une histoire qu'il est difficile de reconstituer a

---

<sup>3</sup> Un site favorable est défini comme une localisation où la survie est probable après dispersion des graines (safe site en anglais)

<sup>4</sup> la tolérance à l'ombrage peut être simplement défini comme la capacité à survivre pendant une longue période à faible éclaircissement

posteriori et qui peut avoir des conséquences sur leur réaction suite à l'ouverture de canopée, comme suggéré par Wright *et al.* (2000).

**Lors d'une ouverture de canopée, les semis préexistants ont une avance par rapport aux semis nouvellement arrivés, car ils sont déjà installés et ont parfois des dimensions déjà importantes (Murphy, Adams & Ferguson, 1999). Dans les cas où les semis préexistants réagissent positivement à l'ouverture du couvert, cette avance dans le développement leur confère un avantage compétitif important sur les autres semis et peut conduire à une très forte participation des semis préexistants à la recomposition du futur peuplement (McClure *et al.*, 2000, Nagel, Svoboda & Diaci, 2006).**

### **3. Le microclimat dans les régénérations**

Arbres et peuplements forestiers exercent au niveau local des influences notables sur le microclimat. Ces influences sont dépendantes du climat local, des conditions stationnelles et de la structure du couvert (Aussenac, 2000). Après la création d'une trouée dans le couvert, c'est à dire, la coupe ou la chute des arbres adultes, de nombreuses variables microclimatiques changent. Le principal facteur modifié est l'intensité lumineuse qui augmente en passant de valeurs de 0.5-5% d'éclairement relatif<sup>5</sup> sous couvert fermé (Beaudet & Messier, 2002, Emborg, 1998, Madsen *et al.*, 1997, Piboule, Collet, Frochot *et al.*, 2005), à des valeurs beaucoup plus importante dans la trouée. L'intensité lumineuse dans les trouées varie en fonction de la taille et de la géométrie de la trouée (Carlson & Groot, 1997, Beaudet *et al.*, 2002, Galhidy, Mihok, Hagyo *et al.*, 2006), et de la structure du peuplement résiduel autour de la trouée. La qualité de la lumière change aussi, notamment le rapport entre rouge clair et rouge sombre. En plus de la lumière, de nombreux autres facteurs microclimatiques changent également suite à l'ouverture de la canopée. Ainsi, la température et le déficit de pression de vapeur d'eau de l'air augmente (Carlson *et al.*, 1997, Maherali, DeLucia & Sipe, 1997). Carlson et Groot (1997) reportaient dans une forêt de tremble éclaircie une différence de température maximum de 7°C entre le sous bois et une grande trouée (1500 m<sup>2</sup>). En sous bois, la présence des arbres adultes tamponne la température de l'air (diminution des températures maximum et augmentation des températures minimum) limitant les gels tardifs et les coups de chaleur en été qui peuvent être préjudiciable pour les semis (Powell & Bork, 2007). La

---

<sup>5</sup> L'éclairement relatif est décrit comme le rapport entre l'éclairement mesuré sous couvert et l'éclairement au dessus du couvert. En général, l'éclairement est l'éclairement dans la gamme de radiations photosynthétiquement active (PAR)

disponibilité en eau et nutriments est également plus grande dans les trouées (Galhidy *et al.*, 2006, Ritter, Dalsgaard & Einhorn, 2005, Madsen *et al.*, 1997, Ritter & Vesterdal, 2006) et augmente d'autant plus dans les trouées larges où l'influence des arbres adultes est plus lointaine (Clinton, 2003). L'augmentation du contenu en eau du sol après ouverture de la canopée serait, quant à lui, plus influencé par l'interception moindre des pluies que par la diminution d'extraction de l'eau du sol par les arbres adultes, comme l'ont montré Powell et Bork (2007) dans une forêt de tremble.

Le couvert au dessus de la régénération est caractérisé par une distribution très hétérogène du feuillage, qui présente une structure généralement fortement agrégée, et ceci à différentes échelles (Fig. I.1). Dans des situations de couvert fermé, la lumière reçue par la régénération est principalement de la lumière diffuse, même par journée fortement ensoleillée, avec quelques périodes d'éclairement direct (« tache de lumière ») à travers les petites trouées. Après ouverture de la canopée (Fig I.1), la quantité de lumière augmente fortement et la distribution de celle ci est très différente de celle en sous bois, avec des périodes d'éclairement direct plus longues dépendant de la taille de la trouée (Beaudet *et al.*, 2002).

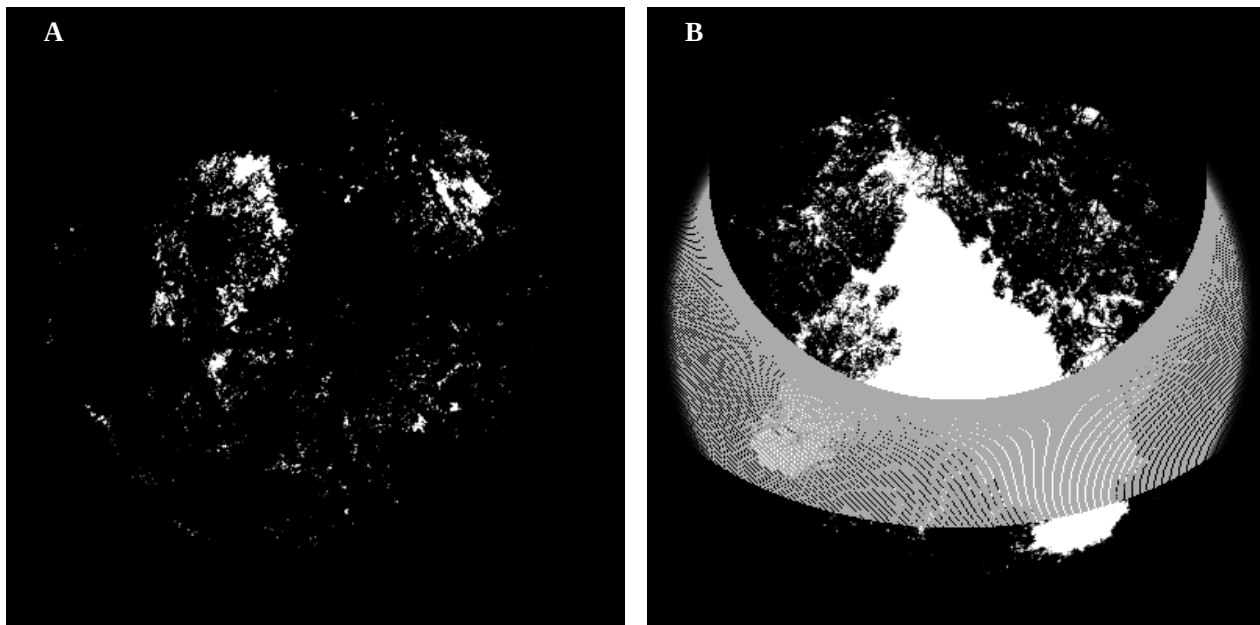


Figure I.1 : Illustration à partir de photographies hémisphériques d'une situation de couvert fermé, **A** et de trouée, **B**. La course du soleil est indiquée sur la photographie B.

**Les conditions en sous bois (faible disponibilité en lumière, occurrence de rares taches de soleil, faible disponibilité en eau) limitent la croissance et la survie des semis persistant sous le couvert. Lors de l'ouverture du couvert, la disponibilité en lumière augmente évidemment fortement mais les autres facteurs microclimatiques changent aussi. Alors l'acclimatation des semis pré-existants à ces nouvelles conditions de croissance n'est pas qu'une acclimatation à la lumière mais aussi à l'ensemble des autres variables microclimatiques.**

#### **4. Effets d'une ouverture de canopée sur la croissance et la survie des semis pré-existants**

Les espèces tolérantes à l'ombre sont capables de germer, de s'établir et de survivre en sous bois sous une canopée fermée. L'ensemble des semis présents sous couvert constitue une banque de semis persistants, en attente de conditions de croissance plus favorables. Sous couvert fermé, où l'intensité lumineuse peut être comprise entre 1 et 5% d'éclairement relatif (Emborg, 1998, Madsen *et al.*, 1997, Piboule *et al.*, 2005), les semis ont une croissance en diamètre et en hauteur fortement réduite mais peuvent survivre pendant de longues périodes (jusqu'à 100 ans chez une espèce très tolérante à l'ombre comme le hêtre) . Néanmoins, au fur et à mesure que les semis grandissent, ils deviennent plus exigeants en lumière comme l'a proposé Messier *et al.* (1999) sur des espèces de conifères. En effet quand les semis grandissent, la biomasse, donc la respiration d'entretien, augmente (perte de carbone (C )) et les semis ont besoin de plus de lumière (gain de C) pour maintenir un bilan de C positif. La régénération préétablie a donc besoin d'ouverture dans la canopée pour survivre, croître et atteindre la canopée.

Les trouées formées dans la canopée par perturbations naturelles (tempête, mort d'un arbre adulte) ou par des interventions sylvicoles peuvent être de taille variées. Selon la taille de l'ouverture et donc la quantité d'éclairement atteignant la régénération, la croissance des semis pré-existants varie. Ainsi, de nombreux auteurs (Grogan, Landis, Ashton *et al.*, 2005, Mesquita, 2000, Devine & Harrington, 2006) ont montré que la croissance augmente comme la taille de la trouée augmente. Néanmoins la taille de l'ouverture n'a pas besoin d'être très large pour permettre aux espèces d'atteindre des taux de croissance similaires à ceux trouvés dans des coupes claires (Coates, 2000, Mesquita, 2000, Bourgeois, Messier & Brais, 2004) et donc la création de moyennes trouées plutôt que de larges coupes claires est préconisée.

Au sein d'un collectif de régénération exposé à une ouverture de canopée, la croissance des semis diffère également selon leur taille initiale (i.e. la taille atteinte sous couvert avant ouverture). Plusieurs auteurs (Murphy *et al.*, 1999, Grogan *et al.*, 2005, MacFarlane & Kobe, 2006) ont ainsi montré que la croissance en diamètre et en hauteur est corrélée positivement à la taille initiale des semis. De plus le niveau de compétition exercée par les semis voisins influe fortement sur la croissance après ouverture, les semis plus grand ayant un avantage compétitif sur leurs voisins plus petits (Collet & Chenost, 2006, Duchesneau, Lesage, Messier *et al.*, 2001). Les compétitivités relatives de différentes espèces en mélange peuvent changer fortement après une perturbation car le niveau de compétitivité d'une espèce par rapport à une autre dépend de sa taille initiale au moment de l'ouverture, de la densité de semis et du taux de croissance après ouverture (Golser & Hasenauer, 1997, Hasenauer & Kindermann, 2002, Beaudet, Brisson, Gravel *et al.*, 2007). Ainsi, Stancioiu and O'Hara (2006) montraient qu'en sous bois sapin et hêtre dominait largement l'épicéa alors qu'en trouée c'est l'épicéa qui avait tendance à dominer les autres espèces.

Si la réaction à l'ouverture des semis est faible ou bien si la compétition entre espèces est intense, la diversité spécifique peut alors chuter rapidement après l'ouverture de la canopée (Nagel *et al.*, 2006, Collet, Piboule, Leroy *et al.*, 2008, Clark, Beckage, Camill *et al.*, 1999). Collet *et al.* (2008) ont démontré qu'en dépit d'une grande diversité en espèces dans le peuplement adulte et en sous bois, la nouvelle population de semis en régénération, plusieurs années après l'ouverture, était strictement dominée par deux espèces (hêtre et érable sycomore) et que la création de trouée de différentes tailles ne permet pas l'établissement d'une régénération plus diverse. Une des explications possibles pour le manque de compétitivité de certaines espèces après l'ouverture de canopée est le temps de réponse de la croissance à l'ouverture de canopée. Plusieurs auteurs (Collet, Lanter & Pardos, 2001, Kneeshaw, Williams, Nikinmaa *et al.*, 2002, Metslaid, Ilisson, Vicente *et al.*, 2005, Mesquita, 2000) ont mis en évidence que la croissance est souvent retardée de quelques semaines à quelques années après l'ouverture de canopée.

**Ce délai est souvent attribué au temps nécessaire aux ajustements physiologiques et morphologiques des semis pré-établis en phase de compression sous couvert, temps nécessaire à l'acclimatation complète des semis et à la reprise d'une croissance active.**

##### **5. Caractérisation de l'état de compression des semis sous couvert fermé et identifications des contraintes possibles au relâchement.**

La croissance est le résultat d'un bilan de carbone positif pour la plante. Le bilan de C est la différence entre les gains et les pertes de C à l'échelle de la plante. Les gains de C représentent l'ensemble du C fourni à partir de la photosynthèse et les pertes de C représentent la fraction de ce C utilisée pour la respiration (respiration de maintenance<sup>6</sup> et respiration de croissance<sup>7</sup>). Les gains de C dépendent alors de la capacité d'acquisition du C au niveau foliaire et plante entière alors que les pertes de C dépendent de l'allocation du C entre les différentes parties de la plante (tige, racine, feuilles) et des coûts de construction des différents organes. Pour comprendre le délai de croissance observé après l'ouverture de la canopée, il est nécessaire d'étudier l'acclimatation morphologique et physiologique à court et à long terme (de quelques heures à plusieurs années) des semis à l'ombrage puis aux nouvelles conditions de croissance suite à une ouverture de canopée, qui provoque une augmentation brutale de la disponibilité en lumière, en nutriments et en eau, de la température et du VPD de l'air. Peu d'informations sont actuellement disponibles pour prédire la réponse à long terme des semis à des changements environnementaux soudains (Reynolds & Frochot, 2003, Renninger, Meinzer & Gartner, 2007, Sipe & Bazzaz, 1994, Kneeshaw *et al.*, 2002). En revanche, un plus grand nombre d'études ayant décrit les caractéristiques de phénotype d'ombre et de lumière et leur acclimatation à différents niveaux de lumière existent et nous permettent d'identifier les contraintes potentielles au relâchement des semis suite à une période de compression.

**Nous focaliserons ici sur les réponses fonctionnelles qui permettent d'optimiser l'acquisition de C au niveau foliaire et plante entière à différents niveaux de lumière en comparant les caractéristiques de plants acclimatés à l'ombre à celles de plants acclimatés à la lumière. Nous porterons aussi un intérêt particulier à l'identification des contraintes potentielles à l'acclimatation des semis à un environnement changeant.**

### 5.1. Acquisition du carbone au niveau foliaire

L'acclimatation photosynthétique des semis poussant à différents niveaux de lumière a été largement étudiée (Parelle, Roudaut & Ducrey, 2006, Robakowski, Montpied & Dreyer,

---

<sup>6</sup> La respiration de maintenance fournit l'énergie nécessaire à la maintenance de la biomasse existante ainsi qu'à l'absorption et le transport de l'eau et des minéraux.

<sup>7</sup> La respiration de croissance fournit l'énergie nécessaire aux processus de biosynthèse associés à la production de nouvelles biomasses.

2003, Rodriguez-Calcerrada, Pardos, Gil *et al.*, 2007, Le Roux, Walcroft, Daudet *et al.*, 2001b, Balandier, Sinoquet, Frak *et al.*, 2007, Givnish, 1988) mais seulement quelques études se sont intéressées à l'acclimatation des semis à des variations des conditions de lumière pendant leur développement (Reynolds *et al.*, 2003, Naidu & DeLucia, 1997b, Naidu & DeLucia, 1998, Tognetti, Johnson & Michelozzi, 1997, Tognetti, Minotta, Pinzauti *et al.*, 1998, Shimizu, Ishida & Hogetsu, 2005). La grande majorité de ces études ont caractérisé la réponse des semis à la variation d'un seul facteur, la lumière, en travaillant en conditions contrôlées (notamment en contrôlant l'irrigation et la fertilisation). Elles ne peuvent alors faire que des hypothèses sur l'acclimatation des semis en conditions naturelles puisque dans ces conditions les semis doivent être acclimatés à un ensemble de facteurs environnementaux : les semis sous couvert fermé sont exposés à une faible lumière mais aussi à une faible disponibilité en eau et en éléments minéraux, ce qui laisse supposer que l'acclimatation, dans ces conditions, pourrait être différente de celle observée en conditions contrôlées. Nous nous baserons néanmoins sur ces études pour identifier les possibles contraintes au relâchement de semis pré-existants en régénération naturelle. La lumière interceptée par le plant est ensuite utilisée au sein du processus de photosynthèse qui permet de fournir à la plante le C nécessaire à son fonctionnement. L'assimilation du CO<sub>2</sub> par la feuille peut être limitée au niveau biochimique par ses capacités photosynthétiques maximales et au niveau stomatique par la quantité de CO<sub>2</sub> entrant par les stomates (Givnish, 1988).

#### 5.1.1. Au niveau biochimique

De manière générale, les feuilles acclimatées à l'ombre sont plus fines, moins denses et possèdent donc une masse surfacique foliaire (LMA) plus faible que les feuilles acclimatés à la lumière (Parelle *et al.*, 2006, Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2007, Hanba, Kogami & Terashima, 2002). Elles ont aussi un faible contenu en N foliaire et une faible capacité photosynthétique par unité de surface foliaire comparé à des feuilles acclimatés à la lumière (Parelle *et al.*, 2006, Balandier *et al.*, 2007, Reich, Tjoelker, Walters *et al.*, 1998, Feng, Cao & Zhang, 2004, Le Roux *et al.*, 2001b). Parce que plus de 50% de l'azote foliaire total est alloué à l'appareil photosynthétique (Evans, 1989), les capacités photosynthétiques foliaires sont généralement fortement corrélés à la quantité d'azote foliaire par unité de surface (Na, (Aranda, Bergasa, Gil *et al.*, 2001, Jones & Thomas, 2007, Le Roux *et al.*, 2001b, Parelle *et al.*, 2006)). Ces mêmes auteurs ont montré que l'augmentation des capacités photosynthétiques foliaires chez les feuilles acclimatés à la lumière via une augmentation du contenu en azote foliaire

peut alors être conduite par des changements structuraux (augmentation de LMA) et/ou biochimiques (augmentation de la concentration en N et répartition de l'N entre les différents pools de la machinerie photosynthétique). Na constitue alors un bon indicateur de la capacité assimilatrice des feuilles.

#### 5.1.2. Au niveau stomatique

Les stomates étant le lieu de l'entrée du CO<sub>2</sub> dans la feuille et de sortie d'eau de la feuille, il existe un couplage entre assimilation et transpiration, entre gain de C et perte d'eau. Les semis poussant à l'ombre sont acclimatés à une faible lumière et un faible déficit de pression de vapeur d'eau (VPD). Les semis acclimatés à l'ombre ont un faible taux d'assimilation photosynthétique et une faible conductance stomatique. Du à cette faible conductance stomatique et au faible VPD, la transpiration des semis en sous bois reste faible (Johnson, Tognetti, Michelozzi *et al.*, 1997, Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2007). A la lumière au contraire, les semis montrent une plus grande transpiration en raison d'une conductance stomatique plus élevée et d'un VPD plus grand. Les pertes d'eau au niveau des feuilles sont alors plus importante et la plante a besoin d'un système hydraulique transportant l'eau des racines aux feuilles capable de répondre à la demande en eau des feuilles. L'augmentation de l'allocation relative de biomasse aux racines absorbantes par rapport à la surface foliaire permet d'augmenter l'alimentation en eau des feuilles (Barigah, Ibrahim, Bogard *et al.*, 2006, Welander & Ottosson, 1997). L'efficacité du système vasculaire à transporter l'eau des racines aux feuilles est aussi supposée plus grande chez les plants acclimatés à la lumière comparée aux plants acclimatés à l'ombre. La conductance hydraulique de la tige dépend anatomiquement de la surface d'aubier, de la densité et de la taille des vaisseaux du xylème (Tyree & Zimmermann, 2002). De nombreuses études ont montré que les plants acclimatés à la lumière avait des vaisseaux plus large et plus nombreux et une plus grande conductance hydraulique par unité de surface foliaire (leaf specific conductance, LSC) que les plants acclimatés à l'ombre (Barigah *et al.*, 2006, Sellin & Kupper, 2005, Schultz & Matthews, 1993). L'augmentation de LSC peut permettre une augmentation de la transpiration par unité de surface foliaire sans risquer une trop grande augmentation du gradient de potentiel hydrique dans la plante et alors sans augmenter le risque de cavitation (Sperry & Pockman, 1993, Sperry, 2000, Tyree, 2003). Une plus faible vulnérabilité à la cavitation chez les plants acclimatés à la lumière (Cochard, Lemoine & Dreyer, 1999, Cochard, Peiffer, Le Gall *et al.*,

1997, Lemoine, Cochard & Granier, 2002a) permet de soutenir un plus fort gradient de potentiel hydrique entre le sol et les feuilles sans risquer l'embolie. Comme le risque de cavitation est limité par un contrôle stomatique des pertes d'eau avant qu'un emballement de l'embolisme se produise (Tyree & Sperry, 1988, Jones & Sutherland, 1991, Cochard, Ridolfi & Dreyer, 1996), une plus faible vulnérabilité à la cavitation contribue à maintenir les stomates ouverts et donc à améliorer le gain de C au niveau de la plante.

Lors d'une ouverture de canopée, les semis acclimatés à l'ombre sont exposés à une plus grande demande évaporative de l'air. Les propriétés hydrauliques des semis peuvent alors agir, dans un premier temps au moins, comme une contrainte forte à l'augmentation de transpiration et donc à l'augmentation du gain de carbone dans leur nouvel environnement de croissance.

## 5.2. Acquisition du C au niveau plante entière

La précision avec laquelle sont décrites les différentes caractéristiques impliquées dans l'acquisition du C au niveau plante entière dépend de l'échelle de temps à laquelle elle est estimée (sur la saison de croissance entière, le mois, le jour ou l'heure (Le Roux, Lacointe, Escobar-Gutiérrez *et al.*, 2001a)). Si le gain de C est estimé à une fine échelle temporelle (la journée), la prise en compte de la réponse photosynthétique de la feuille à l'éclairement et une description précise de la distribution des feuilles au sein du houppier devient indispensable

### 5.2.1. L'assimilation foliaire en fonction de la lumière

L'assimilation foliaire diminue avec la diminution de la densité de flux de photons photosynthétiques (PPFD) reçue. Cette diminution peut être modélisée par une courbe hyperbolique non rectangulaire (Prioul & Chartier, 1977). À partir de cette courbe, trois principaux paramètres peuvent être définis : l'assimilation nette à lumière saturante ( $A_{sat}$ ), le rendement quantique apparent ( $\alpha$ ) et le taux de respiration à l'obscurité ( $R_d$ ). Cette courbe est différente entre feuille de lumière et d'ombre. En effet, le plus grand LMA des feuilles de lumière contribue largement à l'augmentation de  $A_{sat}$  des feuilles de lumière mais comme la respiration est liée à la masse de tissu qui respire, il contribue aussi à l'augmentation de  $R_d$  (par unité de surface foliaire) des feuilles de lumière par rapport aux feuilles d'ombre. Comme la pente initiale (rendement quantique) reliant photosynthèse et PPFD est peu différente entre

feuilles d'ombre et de lumière, le plus faible taux de respiration des feuilles acclimatés à l'ombre résulte dans un plus faible point de compensation pour la lumière (i.e. la valeur de PPFD à laquelle assimilation (gain de C) et respiration (perte de C) s'équilibre (Givnish, 1988). Alors même si, à lumière saturante l'assimilation des feuilles d'ombre est inférieure à celle des feuilles de lumière (Reynolds *et al.*, 2003, Naidu & DeLucia, 1997a), dans leur environnement de croissance (i.e. à faible lumière) les feuilles d'ombre auront une assimilation supérieure à celle des feuilles de lumière (Givnish, 1988, Johnson *et al.*, 1997).

L'assimilation à l'échelle de la plante entière (gain de C) dépend alors de la quantité d'éclairement reçue par chacune des feuilles qui dépend à la fois de l'environnement lumineux au dessus des plants (quantité et distribution de l'éclairement) et du déploiement de la surface foliaire au sein du houppier, c'est à dire la capacité du plant à intercepter la lumière.

#### 5.2.2. Interception de la lumière par les feuilles

Comme nous l'avons décrit précédemment, sous canopée fermée, la lumière est fortement limitée et variable temporellement et spatialement (Gendron, Messier & Comeau, 2001). La croissance et la survie des semis sont alors fortement reliées à leur capacité à intercepter efficacement la lumière afin d'améliorer leur gain de carbone. L'efficacité d'interception de la lumière (light interception efficiency, LIE) d'une plante dépend du déploiement de la surface foliaire (arrangement des feuilles au sein du houppier) et de la distribution de la lumière qui atteint le plant. Il est possible d'illustrer ceci avec un exemple simple : dans un environnement lumineux où tous les rayonnements viennent du zenith, une surface horizontale (qui peut être assimilée à une feuille) aura une efficacité d'interception plus grande qu'une surface verticale alors que si l'ensemble des rayonnements sont horizontaux, une surface verticale sera plus efficace pour intercepter la lumière. Dans un cas réel l'évaluation de l'efficacité d'interception d'un plant est évidemment plus complexe. D'une part, les rayons incidents parvenant sur le couvert forestier proviennent de toutes les directions du ciel et, avant d'atteindre le semis, ils sont partiellement interceptés par le couvert adulte selon sa géométrie. D'autre part, un plant entier est constitué d'un ensemble de feuilles dont l'arrangement au sein du houppier est déterminé par de nombreux facteurs : la largeur et la hauteur du houppier (Sterck, 1999), le nombre de branches (Sipe *et al.*, 1994), leur longueur (Sterck, Bongers & Newbery, 2001) et leur orientation (O'Connell & Kelty, 1994, Planchais & Sinoquet, 1998), le nombre et la taille des feuilles (Sipe *et al.*, 1994, Sterck,

1999), leur dispersion (Sterck, Martinez-Ramos, Dyer-Leal *et al.*, 2003, Planchais *et al.*, 1998) et leur inclinaison (Falster & Westoby, 2003, Farque, Sinoquet & Colin, 2001, Valladares & Pearcy, 1998). Ces caractéristiques peuvent contribuer largement à l'efficacité avec laquelle la surface foliaire peut intercepter la lumière dans son environnement de croissance et alors contribuer à augmenter la survie des plants sous faible niveau de lumière. Les différences d'architecture entre espèces mises en évidence par de nombreuses études (Beaudet & Messier, 1998, King & Maindonald, 1999, Poorter & Werger, 1999, Kawamura & Takeda, 2002) pourraient alors induire des différences de LIE, qui pourraient aussi être à l'origine des différences de tolérance à l'ombrage entre espèces. Néanmoins plusieurs études récentes n'ont montré que de très faibles différences dans l'efficacité d'interception de la lumière entre espèces différant largement dans leur architecture (Percy, Valladares, Wright *et al.*, 2004, Valladares, Skillman & Percy, 2002b) et entre espèces différant dans leur tolérance à l'ombrage (Delagrange, Montpied, Dreyer *et al.*, 2006).

Au niveau intraspécifique, les plants acclimatés à l'ombre ont une plus grande efficacité d'interception de la lumière que les plants acclimatés à la lumière (Farque *et al.*, 2001, O'Connell *et al.*, 1994, Percy & Yang, 1996, Valladares *et al.*, 1998), contribuant à optimiser leur gain de C sous faible lumière. Ces auteurs ont montré que l'évitement de l'auto-ombrage entre les feuilles d'un même arbre, par la réduction du chevauchement entre les feuilles et une inclinaison plus horizontale des feuilles sont des caractères qui contribuent à augmenter LIE chez les semis acclimatés à l'ombre. L'évitement de l'auto-ombrage peut être réalisé en diminuant le nombre de branches, en favorisant la plagiotropie (branches et tige plus horizontales), en augmentant la dispersion des feuilles ou en réduisant la taille des feuilles (Sterck, 1999). En revanche, les plants acclimatés à la lumière ont généralement des feuilles plus érigées (Fleck, Niinemets, Cescatti *et al.*, 2003, Niinemets, Al Afas, Cescatti *et al.*, 2004a) et un houppier plus dense, augmentant ainsi l'auto-ombrage (Valladares *et al.*, 1998, Valladares & Pugnaire, 1999). A fort niveau de lumière, la lumière n'est plus une ressource limitante pour la photosynthèse foliaire et une position plus érigée des feuilles permet plutôt une pénétration plus profonde de la lumière au sein du houppier (Fleck *et al.*, 2003, Niinemets *et al.*, 2004a) et une réduction des risques de photoinhibition (Valladares *et al.*, 1998, Valladares *et al.*, 1999).

Lors d'une ouverture de la canopée, ce sont des semis ayant développé une architecture acclimatée à l'ombre qui sont exposés à de forts niveaux de lumière, et les caractéristiques de développement liées à l'ombre peuvent agir comme d'importantes

contraintes à l'acclimatation morphologique des semis à des niveaux plus élevés de lumière, comme suggéré par Beaudet et Messier (1998). L'analyse de ces contraintes demande une description détaillée de l'architecture des semis qui peut être fournie par la réalisation de maquettes en trois dimensions (Sinoquet, Thanisawanyangkura, Mabrouk *et al.*, 1998, Delagrangé *et al.*, 2006) ou peut également passer par des descriptions morphologiques plus légères (Sipe *et al.*, 1994).

**Il y a donc un ensemble de contraintes potentielles (morphologiques, physiologiques et anatomiques) au relâchement des semis qui sont apparues au cours de la phase de compression. Etudier le temps de relâchement de ces contraintes peut permettre d'expliquer, du moins en partie, le délai de croissance observé suite à une ouverture de canopée.**

## **6. Principaux objectifs de l'étude**

Cette étude a pour objectif principal de caractériser les ajustements fonctionnels nécessaires à l'augmentation, suite à une ouverture brutale de la canopée, de la croissance de semis restés pendant une longue période sous couvert fermé. Pour caractériser le lien entre le délai de croissance observé en régénération naturelle et les éventuels ajustements fonctionnels, il nous est paru nécessaire d'analyser la réponse des semis dans leur environnement naturel. L'originalité de ce travail réside principalement dans l'étude de l'acclimatation morphologique et physiologique de semis établis en sous bois dans leur conditions réelles de croissance, c'est à dire à l'ensemble des changements environnementaux induits par l'ouverture du couvert. On peut alors supposer que les réponses observées dans notre étude pourraient être différentes de celle déjà reportées sur des semis élevés en conditions contrôlées dans lesquelles l'acclimatation à un seul facteur, la lumière, a été le plus souvent analysée. Comme dans toutes les études en conditions naturelles, la principale difficulté de ce travail réside évidemment dans le fait que l'ensemble des facteurs de variation (variables environnementales, caractéristiques du matériel végétal) ne peut pas être parfaitement contrôlé.

Par rapport aux contraintes potentielles mises en évidence précédemment, nous posons comme hypothèse que la reprise de croissance après ouverture du couvert requiert, pour une utilisation efficiente de la lumière disponible pour les semis, des ajustements :

- au niveau de l'assimilation carbonée foliaire via des changements anatomiques et biochimiques foliaires (augmentation de LMA et/ou de la concentration en N foliaire) et une augmentation de la conductance stomatique pour permettre une plus grande assimilation des feuilles,
- au niveau des caractéristiques hydrauliques via une augmentation de la capacité de transport d'eau des semis préétablis pour compenser les pertes additionnelles par transpiration causées par l'augmentation de lumière et de VPD,
- au niveau morphologique via une augmentation de la surface foliaire, sûrement retardée à la deuxième année après la création de trouée car les feuilles sont préformées dans les bourgeons, et une diminution de LIE.

Enfin, nous postulons que le relâchement des contraintes peut prendre plusieurs saisons de végétation.

L'étude est réalisée sur deux espèces tolérantes à l'ombre qui peuvent se maintenir pendant de longues périodes sous canopée fermée (Stancioiu *et al.*, 2006, Szwagrzyk *et al.*, 2001, Mountford, Savill & Bebb, 2006) et qui sont capables de reprendre une croissance active après l'ouverture de canopée (Collet *et al.*, 2001, Wohlgemuth, Kull & Wüthrich, 2002) : le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.). Les quelques études qui ont comparé hêtre et érable sycomore montrent :

- des différences morphologiques : le port du hêtre à l'ombre est plus plagiotrope (Kunstler, Curt, Bouchaud *et al.*, 2005) que celui de l'érable sycomore (Hein & Spiecker, 2008) et les semis d'érable ont une morphologie caractéristique avec de multiples fourches du à une haute probabilité de mortalité des méristèmes apicaux (Gardère, 1995). A dimension de semis équivalente, l'érable a un faible nombre de feuilles mais de grande taille, en comparaison avec le hêtre qui a beaucoup de feuilles de petite taille. Enfin, l'efficacité d'interception des plants de hêtre et d'érable sycomore est différente, à taille équivalente les semis de hêtre ont une efficacité d'interception inférieure à celle de semis d'érable sycomore (Delagrèze *et al.*, 2006).
- les capacités photosynthétiques foliaires maximales (le taux de carboxylation maximale et le taux de transport d'électrons photosynthétiques maximal) ainsi que la conductance hydraulique spécifique foliaire ne diffèrent pas entre les deux espèces (Dreyer, Le Roux, Montpied *et al.*, 2001, Barigah *et al.*, 2006).

Nous postulons que ces caractéristiques spécifiques de chaque espèce peuvent conduire à des différences dans la stratégie de réponse à l'ouverture du couvert

Pour étudier les réactions à l'ouverture de canopée chez ces deux espèces en conditions naturelles, nous avons créé des ouvertures de la canopée dans un peuplement forestier contenant des semis préexistants de hêtre et d'érable sycomore, et nous avons analysés leur croissance et leurs ajustements physiologiques et morphologiques au cours des deux années qui ont suivies l'ouverture. Connaître les différences de réponse des espèces présentes en régénération est d'un grand intérêt pour la gestion des forêts mélangées basée sur l'utilisation du potentiel de semis existant.

Dans ce contexte, le site d'étude devait être une forêt mélangée en essences feuillus. Afin d'éviter les difficultés d'estimation des conditions de croissance passée, nous souhaitions qu'il n'y ait pas ou peu eu d'éclaircies depuis l'apparition de la régénération (notamment un site qui n'avait pas subi la tempête de 1999). Le site devait contenir en particulier une régénération établie abondante et mélangées. Enfin le site d'étude devait être relativement homogène au niveau du sol afin d'éviter des interactions entre ce facteur et ceux mesurés. La forêt domaniale du Graoully en Moselle (France) répondait à ces critères et était déjà le site d'étude d'une thèse précédente. Le site se situe sur le plateau calcaire de la côte de Moselle et le peuplement est un ancien taillis sous futaie ce qui a favorisé le mélange d'essences (Office National des Forêts, 2007). La canopée est principalement composée de hêtre (*Fagus sylvatica* L.), d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.), d'érable plane (*Acer platanoides* L.) et de chêne (*Quercus petrae* (Mattus.) Liebl. et *Quercus robur* L.). Le taillis vieilli est composé principalement de charme (*Carpinus betulus* L.) et quelques érables champêtres (*Acer campestre* L.). Aucun travail n'a été réalisé dans la régénération qui est principalement composée de hêtre, d'érable sycomore, d'érable plane, d'érable champêtre et de charme. Une trouée a été réalisée, en janvier 2005, au dessus de la régénération avancée. Une attention particulière a été portée afin de minimiser les dommages potentiels engendrés par cet abattage sur la régénération. C'est pourquoi, le débardage des grumes a été réalisé à la main. La description des placettes d'études est précisée dans le corps de la thèse.

Ce manuscrit est divisé en trois parties :

- la première partie décrit succinctement l'approche expérimentale utilisée pour répondre à nos objectifs, le détail des mesures étant décrit plus précisément dans les différents chapitres.
- la deuxième partie présente une analyse de la reprise de croissance après ouverture du couvert chez différentes espèces constituant la banque de semis préexistants sous couvert fermé (hêtre et érable sycomore en mélange avec érable plane et érable champêtre).
- la troisième partie est consacrée à l'étude de l'acclimatation des semis de hêtre et d'érable sycomore à l'ouverture du couvert et plus particulièrement à la mise en évidence des ajustements fonctionnels au niveau hydraulique, morphologique et photosynthétique requis pour une reprise de croissance active.

## **II. Approche expérimentale**

## 1. Le site d'étude

Le site d'étude est localisé dans la forêt du Graoully (49°04'40"N, 6°01'02"E) près de Metz en Lorraine. Il est situé sur un plateau calcaire à approximativement 300 m au dessus du niveau de la mer. Les caractéristiques du sol (calcisol d'une profondeur de 40 à 60 cm) sont homogènes sur l'ensemble du site (Piboule *et al.*, 2005). La température et les précipitations moyennes annuelles sont de 10.1°C et 745 mm respectivement.

La forêt a été gérée en taillis sous futaie jusqu'au début des années 1960, date à laquelle la conversion en futaie a commencé. A partir de cette date, la récolte des arbres en taillis est stoppé et seulement quelques éclaircies ont été réalisées. En 2003, le site était dominé par le hêtre (*F. sylvatica* L.) et le charme (*Carpinus betulus* L.). La surface terrière du site était de 25.6 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> et la densité de 550 tiges ha<sup>-1</sup>. Les arbres dominants sont principalement le hêtre (*F. sylvatica* L.), les chênes (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. robur* L.), l'érable sycomore (*A. pseudoplatanus* L.), l'érable plane (*A. platanoides* L.), le frêne (*Fraxinus excelsior* L.) et quelques alisiers (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz). Une régénération abondante est présente sous la canopée sur l'ensemble du site.

## 2. Le dispositif expérimental

Deux placettes contenant une régénération pré-existante de hêtre (*F. sylvatica* L.), d'érable sycomore (*A. pseudoplatanus* L.), d'érable plane (*A. platanoides* L.) et d'érable champêtre (*Acer campestre* L.) ont été sélectionnées. Elles sont séparées de 300m sur le site. Les placettes sont entourées d'un grillage afin de prévenir l'abrutissement par les chevreuils. En janvier 2005, tous les arbres ont été abattus sur la moitié de chaque placette et les arbres ont été manuellement retirés afin de minimiser les dommages de l'abattage sur les semis. La première trouée réalisée était circulaire (427 m<sup>2</sup>) et la seconde ovale (1979m<sup>2</sup>). Chaque placette était donc composée de deux sous-placettes : la trouée (traitement ombre-lumière (OL)) et le traitement ombre (O) où la canopée était maintenue (Fig. II.1). La végétation herbacée était manuellement retirée dans les trouées.

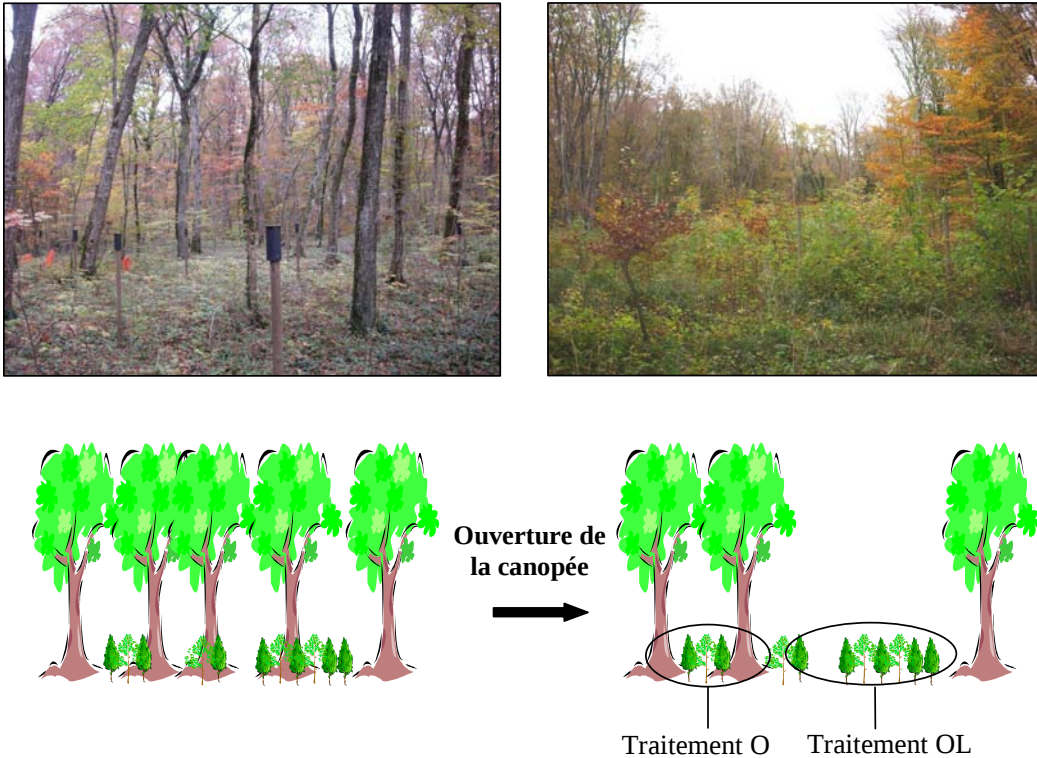


Figure II.1 : Schéma illustrant les différents traitements (ombre (O) et ombre-lumière (OL)) suite à l'ouverture de canopée.

Dans chaque placette, deux transects traversent la placette de la partie à l'ombre jusqu'à la trouée (Fig. II.2). Des capteurs de lumière (CBE, Solems S.A., Palaiseau, France) sont installés à 1m50 de hauteur et à 3m d'intervalle le long des transects. 18 capteurs sont utilisés dans le traitement O et 17 dans le traitement OL. Deux capteurs mesurant simultanément la température et l'humidité relative de l'air (HMP35AC and 50Y, Campbell Scientific Ltd., Leicestershire, UK) sont aussi installés sur les transects au centre de chaque sous placette O et OL.

Un patch de régénération de 60 à 80 m<sup>2</sup> était délimité au centre de chacune des 4 sous-placettes (O et OL). Dans ces patches, la croissance et la compétition entre les semis ont été mesurées. Un maillage de 2m sur 2m matérialisé par des piquets au dessus desquels sont réalisées les photographies hémisphériques recouvre les patches de régénération (Fig. II.2).

Proche de ces patches de régénération, 5 semis de hêtre et 5 semis d'érable sycomore sans dommages visibles causés par les herbivores et avec une hauteur entre 50 cm et 1m sont

sélectionnés (Fig. II.2). Les mesures d'assimilation et d'efficacité d'interception de la lumière sur ce lot de semis sont suivies pendant deux ans après l'ouverture de la canopée.

Le détail des mesures est précisé dans chaque chapitre de la thèse.

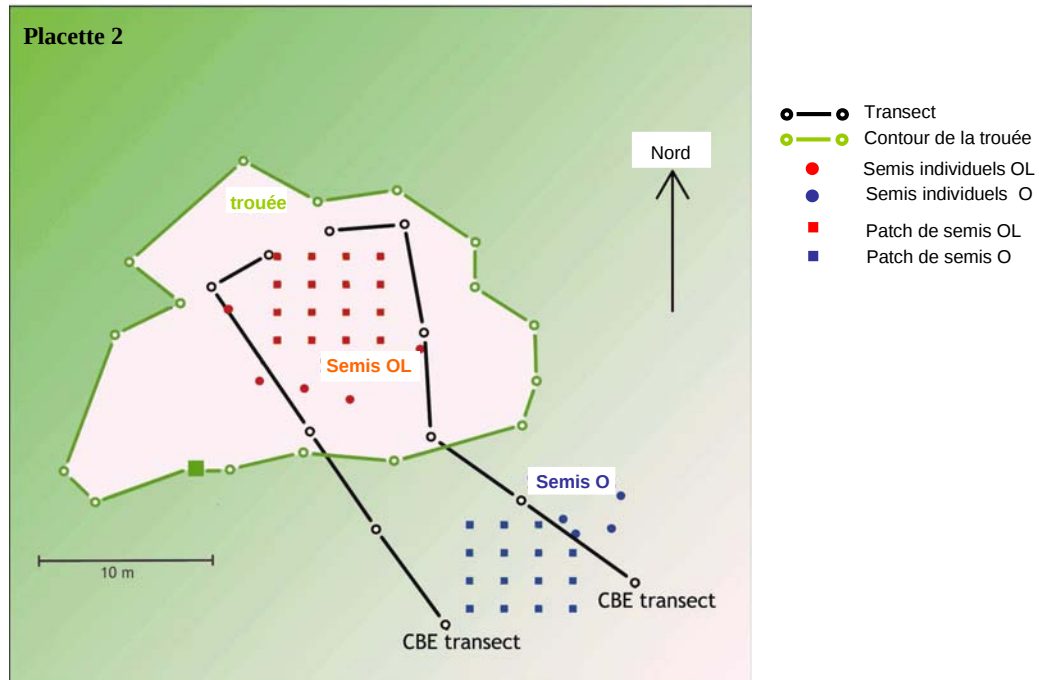


Figure II.2 : Vue générale du dispositif expérimental, exemple sur la placette 2.

### **III. Analyse de la reprise de croissance après ouverture du couvert**

## *Avant propos*

Ce chapitre se présente sous forme d'un article (en préparation pour soumission), dont l'objectif général est d'analyser l'importance de l'ouverture de canopée comme stade limitant dans le processus de régénération, à partir des semis pré-existant sous couvert, d'une forêt mélangée. Il s'intéresse donc à l'analyse de la capacité de reprise de croissance des principales espèces présentes en mélange sous couvert et de la compétition entre elles. Sur notre site d'étude, le hêtre et l'érable sycomore étant principalement en mélange avec l'érable plane et champêtre, ces quatre espèces sont analysés dans l'article.

### **1. Response to canopy opening does not act as a filter to *Fagus sylvatica* and *Acer* sp. advance regeneration in a mixed temperate forest**

B. CAQUET<sup>1,2</sup>, P. MONTPIED<sup>1</sup>, E. DREYER<sup>1</sup>, D. EPRON<sup>1</sup> and C. COLLET<sup>2</sup>

Addresses :

1.INRA, UMR1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières, F-54280 Champenoux.

2.INRA, UMR1092 Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois, F-54280 Champenoux.

#### 1.1. Introduction

Paradigms in forest management practice shifted in the last decades, towards the development of silvicultural scenarios that aim at preserving or promoting species diversity during the regeneration process. In such scenarios, the main difficulty is usually to maintain existing high species diversity throughout the regeneration phase (Puettmann & Ammer, 2007). As pointed out by Peet & Christensen (1987), most trees die during early stages of forest development. In most forests, the regeneration phase is characterized by extensive seedling establishment and high mortality rates, and the sharpest decrease in tree number and species diversity occurs during this phase (Clark *et al.*, 1999, Nakashizuka, 2001).

Among the different theories proposed to explain species coexistence (Silvertown, 2004), two are particularly meaningful for the design of management practices aimed at promoting species diversity during regeneration: (1) Niche differentiation along spatial gradients of resource availability, long recognized as a potential mechanism for the coexistence of species in plant communities (Grubb, 1977), has been widely implemented by forest managers. Silvicultural scenarios have been developed in many forest types, where large gradients of resource availability are created over short spatial scales by opening canopy

gaps of different sizes and shapes. Tree species with different requirements may regenerate and establish along these gradients (Dalling *et al.*, 1998, Pearson, Burslem, Goeriz *et al.*, 2003). (2) Storage effect is a process participating to temporal niche differentiation. It occurs when tree species have the ability to recover from long periods of low recruitment, being "stored" in the seed bank or in the population of established recruits that survive over the long term (Chesson, Pacala & Neuhauser, 2001). Although many theoretical (Kelly & Bowler, 2002, Takenaka, 2006) and field studies (Bourgeois *et al.*, 2004, Parish *et al.*, 2005) showed that the storage effect may enhance species diversity or may ensure successful regeneration of some tree species, only few silvicultural scenarios that use persistent -also called advance-seedlings in order to promote species diversity have been developed, at least in Europe.

Designing silvicultural scenarios that use advance regeneration requires a clear understanding of the factors affecting the successive steps of the recruitment process of advance regeneration. Three steps and their associated processes are usually considered (Parish *et al.*, 2005) : (i) survival of the persistent seedling bank in the pre-harvest forest; (ii) immediate response of the advance seedlings to canopy opening, and (iii) long-term survival and growth in the openings, in competition with other seedlings. The relative importance of each of the three steps in limiting the overall recruitment may vary with site conditions, stand composition and structure, and climate (Silvertown, 2004). It is important to identify the most limiting step with the largest consequence for the final outcome, and the main factors filtering against survival and growth of seedlings during these limiting steps. Adequate silvicultural treatments designed to overcome these limitations and to favour the desired tree species may then be established.

The general objective of the present study was to identify the limiting steps in the recruitment of advance regeneration in a former coppice-with-standards. Coppice-with-standards are typical formations of western Europe, usually characterized by a high species diversity in the canopy and in the understory (Decocq, Aubert, Dupont *et al.*, 2005). In a former coppice-with-standards of northeastern France, Collet *et al.* (2008) observed that, despite a large tree species diversity (up to 12 species) in the overstory, the new tree population at the end of the regeneration phase was strictly dominated by two species (*Fagus sylvatica* L. and *Acer pseudoplatanus* L.), and that creating canopy gaps of different sizes did not result in a more diverse regeneration. In these forests, dominant *F. sylvatica* and *A. pseudoplatanus* seedlings mainly originate from advance regeneration that persisted under the closed canopy in the preharvest stand. Two additional species, *Acer campestre* L. and *A.*

*platanoides* L. are present in high numbers in the persistent seedling bank, but are totally absent at the end of the regeneration phase. Two features may possibly filter against the two latter species: (1) an inability to respond positively and rapidly to canopy opening; and (2) an inability to compete with *F. sylvatica* and *A. pseudoplatanus* after canopy opening. Additionally, these two features may be modulated by the social status and the size of individuals within the persistent seedling bank (Krasowski & Wang, 2003, Grogan *et al.*, 2005).

Our study was designed to examine the immediate response of advance *F. sylvatica*, *A. pseudoplatanus*, *A. campestre* and *A. platanoides* to canopy release. We opened experimental canopy gaps and monitored the survival and growth of advance seedlings in gaps or under a closed canopy for four years. We analysed the combined effects of competition from neighbours, light availability and initial size on seedling survival and growth. Our specific objectives were: (1) to assess whether the limiting stage in the recruitment process of *A. campestre* and *A. platanoides* is the recovery from gap creation, *i.e.* whether the absence of seedlings at the end of the regeneration phase may be ascribed to a negative immediate response (mortality or lack of rapid post-release growth) to canopy opening; (2) to assess to which extent the immediate response of individual seedlings was related to their initial size; (3) to discuss implications for silvicultural scenarios aiming at promoting species diversity in former coppice-with-standards.

## 1.2. Material and methods

### 1.2.1. Study site

The study site was located in the Graouilly forest (49°04'40"N, 6°01'02"E), close to Metz in Lorraine, North-eastern France, on a limestone plateau at approximately 300 m asl. Soil characteristics (a 40- to 60-cm-deep calcisol) were homogeneous over the whole site (Piboule *et al.*, 2005). Annual average temperature and precipitation were 10.1°C and 745 mm, respectively. The stand had been managed under a coppice-with-standards regime until the beginning of the 1960s, when the conversion into high forest started. From that date, harvesting of the coppice stopped and only a few sanitary thinnings were performed. In 2003, the stand was dominated by *F. sylvatica* L. and *Carpinus betulus* L., on a basal area basis. Stand basal area was 25.6 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> and density was 550 stems ha<sup>-1</sup>. Dominant trees (former standards) were mainly *F. sylvatica*, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. robur* L., *A. pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Fraxinus excelsior* L., and some scattered *Sorbus torminalis*

(L.) Crantz.. Coppice was mainly composed of *C. betulus*, *A. campestre*, *Tilia cordata* Mill., *T. platyphyllos* Scop., and *S. aria* (L.) Crantz.. An abundant natural regeneration was present below the canopy in most of the stand.

In June 2004, two distinct plots 300 m apart, containing a mixed advance regeneration of *F. sylvatica*, *A. pseudoplatanus*, *A. campestre* and *A. platanoides* with the four species growing in intimate mixture were selected in the site. Each plot was split into two subplots 50 m apart. The plots and subplots were selected in order to ensure similar pairs of subplots, in terms of average species composition, density, and seedling height. A felling was carried out during January 2005 above one subplot of each plot resulting in increased irradiance (gap treatment: G), while the full canopy was maintained in the other subplot (canopy treatment: C). In each of the four subplots (in gaps or under canopy), a regeneration patch with irregularly clumped seedlings was delimited. Patch size, average seedling density, average seedling size and species composition in the selected patches are indicated in Table III.1.1. A study performed on *F. sylvatica* and *A. pseudoplatanus* in the same stand showed that small seedlings with a diameter up to 3-4 mm were generally less than 10 years old (unpublished data). For larger seedlings (diameter > 4 mm), age was more variable and ranged between 10 and 35 years. Similar information was not available for *A. campestre* and *A. platanoides*.

At the beginning of the experiment, a few other woody or herbaceous species were present scattered in the selected patches and were manually suppressed, in order to avoid any competition from other species. However, creeping *Hedera helix* L. was not removed, to avoid seedling uprooting. Manual vegetation control was performed twice a year throughout the duration of the experiment to prevent the establishment of new seedlings or neighbouring vegetation. The plots were fenced to prevent browsing by deers.

Table III.1.1 : Characteristics of the four regeneration patches under canopy (C) and in gaps (G) in the two plots, assessed during spring and summer 2005: range of relative irradiance values (RI), patch size, average seedling density, seedling height and diameter (mean  $\pm$  SE) for each species.

|                                             | Plot 1          |                 | Plot 2          |                 |
|---------------------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
|                                             | C               | G               | C               | G               |
| RI (min-max %)                              | 4.3-6.8         | 24.0-36.8       | 3.0-7.2         | 35.9-49.9       |
| Patch size (m <sup>2</sup> )                | 58.9            | 66.6            | 65.9            | 79.9            |
| Average seedling density (m <sup>-2</sup> ) | 4.7             | 6.9             | 12.5            | 18.9            |
| Diameter (mm)                               |                 |                 |                 |                 |
| <i>A. pseudoplatanus</i>                    | 2.65 $\pm$ 1.55 | 4.46 $\pm$ 1.58 | 2.86 $\pm$ 1.37 | 2.68 $\pm$ 1.30 |
| <i>A. campestre</i>                         | 1.6 $\pm$ 0.93  | 3.21 $\pm$ 1.18 | 1.84 $\pm$ 0.94 | 1.62 $\pm$ 0.65 |
| <i>A. platanoides</i>                       | 2.16 $\pm$ 1.39 | 4.41 $\pm$ 1.57 | 2.00 $\pm$ 0.93 | 2.16 $\pm$ 1.20 |
| <i>F. sylvatica</i>                         | 4.86 $\pm$ 2.32 | 5.57 $\pm$ 2.36 | 5.89 $\pm$ 3.97 | 4.86 $\pm$ 2.59 |
| Height (cm)                                 |                 |                 |                 |                 |
| <i>A. pseudoplatanus</i>                    | 43.3 $\pm$ 19.0 | 44.7 $\pm$ 21.9 | 21.5 $\pm$ 10.5 | 18.5 $\pm$ 11.2 |
| <i>A. campestre</i>                         | 17.6 $\pm$ 8.2  | 26.8 $\pm$ 13.9 | 13.1 $\pm$ 6.7  | 11.3 $\pm$ 4.7  |
| <i>A. platanoides</i>                       | 26.7 $\pm$ 17.7 | 34. $\pm$ 17.6  | 13.2 $\pm$ 7.2  | 13.5 $\pm$ 8.1  |
| <i>F. sylvatica</i>                         | 66.4 $\pm$ 32.0 | 71.2 $\pm$ 35.3 | 61.7 $\pm$ 40.9 | 51.4 $\pm$ 26.8 |

### 1.2.2. Measurements

During March 2005, all seedlings in the studied plots were labelled and mapped. During March 2005, and December 2005, 2006 and 2007, the status (dead or alive), total height (stretched length) and basal diameter (5 cm above ground) were measured for each seedling.

In summer 2005, hemispherical photographs were taken with a digital camera (Coolpix 5000 with a FC-E8 fish-eye lens, Nikon Corporation, Tokyo, Japan) at a height of 1.50 m on a 2 m x 2 m grid in each regeneration patch. Photographs were manually thresholded to black and white and relative irradiance (RI) was calculated for each photograph using the HemIMAGE software (Brunner, 1998). The RI above each seedling was then calculated by linear interpolation between the RI measurement points, located on the grid. The range of RI values calculated in each regeneration patch in summer 2005 is reported in Table III.1.1.

### 1.2.3. Analytical approach

The general objective was to analyze the combined effects of competition from neighbours, light availability and initial seedling size on seedling height and diameter increment for each of the four species, using ordinary least-square regression models. All data treatments and statistical analyses were performed with R version 2.6.1 (R Development Core Team, 2007).

#### *Selection of independent variables*

The degree of competition induced by neighbours on each seedling was quantified using competition indices (CI). We compared different CIs accounting for the size of the target seedling, the number, the size and/or the distance of neighbouring seedlings (Silander & Pacala, 1985, Collet *et al.*, 2006). In a preliminary analysis, we also tested the effect of neighbour species identity on the growth of the target seedlings. No statistically significant effect of neighbour species identity was found and neighbour species was therefore not introduced in the selected CIs. A series of circular neighbourhoods centred on the target seedling with radii ranging from 10 to 200 cm was tested. The different CIs calculated over the different neighbourhoods were compared. However, in the final analysis, the effects of CI on seedling growth were not statistically significant (see results). Therefore, for brevity, we present only the CI that performed best, which was defined as the sum of the basal area of all neighbouring seedlings located in a 70-cm-radius circular neighbourhood centered on the target seedling. Since this CI could not be calculated for target seedlings located at less than 70 cm of the plot boundary, only the seedlings located at more than 70 cm of the plot boundary were considered in models that included CI (2926 seedlings out of 3074 seedlings).

In a first analysis, the effects of relative irradiance on seedling height and diameter growth were modeled using alternative growth-irradiance functions, which expressed growth as (i) a constant effect within each treatment, or (ii) as a linear function of the interpolated RI values above each seedling, or (iii) as a combination of a linear function of RI above each seedling and a treatment effect. These different functions were introduced in models expressing height or diameter growth as a function of competition, RI and initial size, and compared. The differences among the resulting models were small: pairwise model comparison indicated significant differences between models ( $p$ -value<0.05) only for *A. pseudoplatanus* and *A. platanooides* (for both height and diameter growth) and, for all species, the differences in adjusted- $r^2$  among the best and the worst of the three models was always

less than 0.045 (data not shown). Therefore, the simplest form which expressed the effect of RI as a constant effect within each treatment was selected in all subsequent models (treatment = G or C).

Initial seedling size was introduced in the models under the form of stem diameter or height at the beginning of the growth period. At the beginning of the experiment (2005), no correlation was detected between the three independent variables (CI, treatment, initial size).

#### *Model development*

Model development involved two steps:

(Step1) Identify the best set of independent variables explaining height and diameter increment over the three years, in a model form that could fit all four species. The choice of the best model form was based on:

(1) Comparison of different transformations (logarithm, square root) of both independent or dependent quantitative variables using distribution of residuals, constancy of variance, and adjusted- $r^2$ . Following this analysis, models including the logarithm of growth, the logarithm of initial size and untransformed values of CI were chosen. The models including the other transformations of variables are not presented.

(2) Comparison of full models that contained all independent variables (initial size, treatment and CI) and their interactions to the highest order, and restricted models (containing only a subset of the independent variables), using ANOVAs to test the inclusion of the different independent variables.

(Step2) Use the selected model to analyse the effects of competition, treatment and initial size on height and on diameter growth, for each year and for each of the four species separately.

Some negative increment values were found as a result of height or diameter measurement errors or stem die-back. When fitting the models, these negative values were kept in order not to introduce any bias. When using log or square root transformations, a constant value ( $k$ , inferior to the smallest negative value) was added to all individual increment values in order to allow calculation.

### 1.3. Results

### 1.3.1. Model selection

Full models containing all independent variables (competition index-CI, initial size, relative irradiance treatment "Canopy-C" or Gap-G") and their interactions were compared to models where one of the three independent variables was removed, for each species and for height and diameter increments over the three years. The ANOVAs showed that the effects of initial size and treatment were statistically significant in all models ( $p < 0.001$  for all species). On the contrary, CI appeared to have a significant effect only for height increment of *A. pseudoplatanus* ( $p < 0.01$ ). For all other species, its effect was never statistically significant ( $p > 0.05$ ), indicating that, at this stage, seedlings were probably too small to significantly affect their neighbours. Competition index was therefore removed from all subsequent models.

The model finally selected to compare the response of the four species to canopy opening was:

$$\log(\text{growth} + k) = \log(\text{initial size}) + \text{treat} + \log(\text{initial size}) \cdot \text{treat}$$

where *growth* refers to individual seedling diameter or height increment over a given period, *initial size* to seedling diameter or height at the beginning of the growth period, *treat* to seedling treatment (*treat*=0 for seedlings in G and *treat*=1 for seedlings in C), and *k* a constant to avoid negative values of *growth*.

### 1.3.2. Mortality, diameter and height growth

Mortality over the three years of the experiment was 5, 9, 5 and 10% for *F. sylvatica*, *A. pseudoplatanus*, *A. platanoides* and *A. campestre*, respectively. For each of the four species, chi-square-tests did not detect significant differences between C and G, or among the three years.

At the beginning of the experiment, average diameter and height were similar in C and G, for the four species. Irrespective of treatment, *F. sylvatica* seedlings were on average larger and taller and *A. campestre* seedlings smaller than the other species (Table III.1.1). Three years after canopy opening, seedlings in the gaps displayed significantly higher diameter and height than those under canopy in all species ( $p < 0.001$ , Fig. III.1.1 and III.1.2).

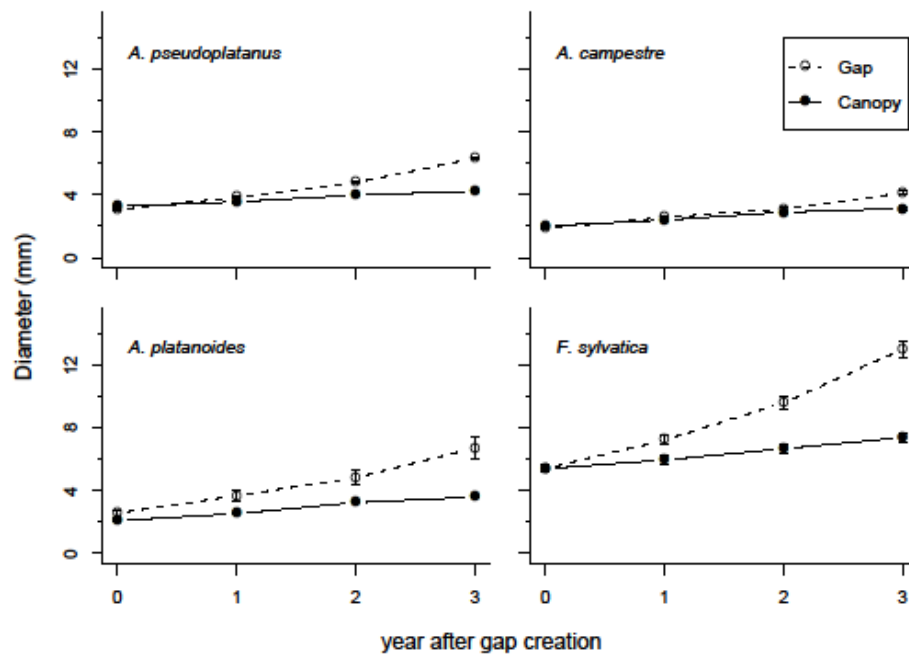


Fig. III.1.1 : Basal diameter of Canopy and Gap seedlings of the four species (mean±SEM) as a function of year after gap opening.

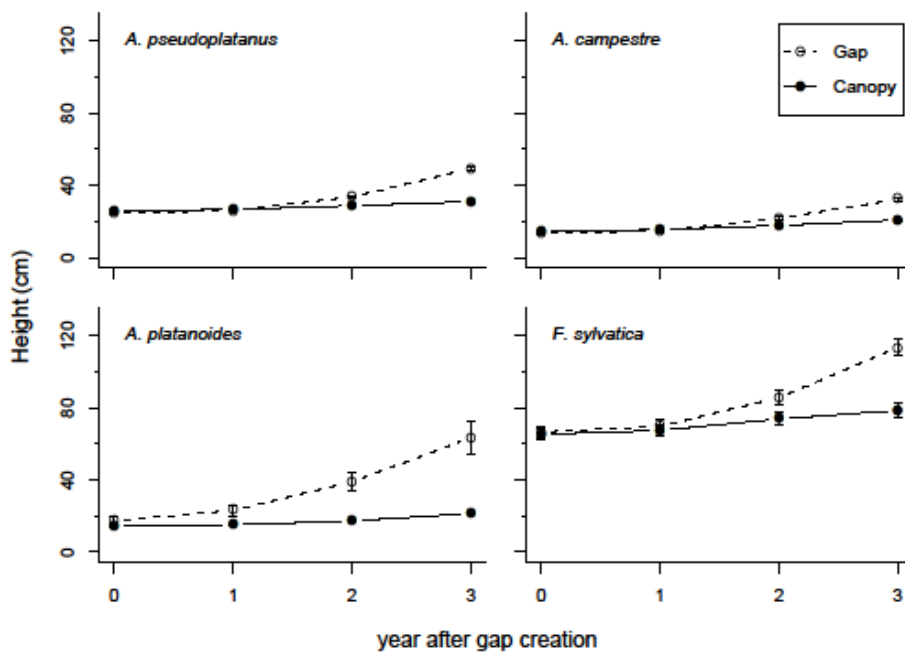


Fig. III.1.2 : Height of Canopy and Gap seedlings of the four species (mean±SEM) as a function of year after gap opening.

Table III.1.2: Predicting individual seedling height and diameter growth for the four species and for four growth period: model predictive ability (adj-R<sup>2</sup>) and coefficient estimates.

| increment | species                  | growth period | k value | n    | Adj-R2 | intercept | model coefficients |             | initial size<br>x treatment |
|-----------|--------------------------|---------------|---------|------|--------|-----------|--------------------|-------------|-----------------------------|
|           |                          |               |         |      |        |           | initial size       | treatment   |                             |
| diameter  | <i>A. pseudoplatanus</i> | 04-07         | 1       | 1668 | 0.53   | 0.51      | 0.75               | -0.032 n.s. | -0.68                       |
|           |                          | 04-05         | 2       | 1806 | 0.20   | 0.85      | 0.14               | -0.046 n.s. | -0.13                       |
|           |                          | 05-06         | 2       | 1712 | 0.41   | 0.42      | 0.46               | 0.46 n.s.   | -0.47                       |
|           |                          | 06-07         | 2       | 1668 | 0.54   | 0.59      | 0.42               | 0.18        | -0.41                       |
|           | <i>A. platanoides</i>    | 04-07         | 1       | 280  | 0.36   | 0.97      | 0.61               | -0.13 n.s.  | -0.56                       |
|           |                          | 04-05         | 2       | 292  | 0.24   | 1.01      | 0.14               | -0.10       | -0.17                       |
|           |                          | 05-06         | 2       | 287  | 0.20   | 0.43      | 0.53               | 0.56        | -0.55                       |
|           |                          | 06-07         | 2       | 280  | 0.47   | 0.64      | 0.46               | 0.18        | -0.44                       |
|           | <i>A. campestre</i>      | 04-07         | 1       | 586  | 0.33   | 0.93      | 0.31               | -0.21       | -0.42                       |
|           |                          | 04-05         | 2       | 641  | 0.14   | 0.96      | 0.034 n.s.         | -0.096      | 0.071                       |
|           |                          | 05-06         | 2       | 596  | 0.09   | 0.66      | 0.24               | 0.29        | -0.32                       |
|           |                          | 06-07         | 2       | 586  | 0.39   | 0.91      | 0.16               | -0.12       | -0.17                       |
|           | <i>F. sylvatica</i>      | 04-07         | 1       | 215  | 0.78   | 1.29      | 0.50               | -0.88       | -0.11 n.s.                  |
|           |                          | 04-05         | 2       | 223  | 0.55   | 1.03      | 0.18               | -0.28       | -0.072 n.s.                 |
|           |                          | 05-06         | 2       | 216  | 0.52   | 0.72      | 0.36               | 0.10 n.s.   | -0.28                       |
|           |                          | 06-07         | 2       | 215  | 0.64   | 0.55      | 0.49               | 0.064 n.s.  | -0.30                       |
| height    | <i>A. pseudoplatanus</i> | 04-07         | 37      | 1668 | 0.44   | 2.89      | 0.38               | 0.63        | -0.32                       |
|           |                          | 04-05         | 51      | 1806 | 0.01   | 3.93      | 0.0097             | -0.024 n.s. | 0.0028 n.s.                 |
|           |                          | 05-06         | 40      | 1712 | 0.20   | 3.43      | 0.13               | 0.28        | -0.13                       |
|           |                          | 06-07         | 37      | 1668 | 0.62   | 2.68      | 0.37               | 0.86        | -0.34                       |
|           | <i>A. platanoides</i>    | 04-07         | 37      | 280  | 0.670  | 2.58      | 0.64               | 1.07        | -0.59                       |
|           |                          | 04-05         | 51      | 292  | 0.45   | 3.70      | 0.12               | 0.25        | -0.13                       |
|           |                          | 05-06         | 40      | 287  | 0.70   | 2.99      | 0.34               | 0.70        | -0.32                       |
|           |                          | 06-07         | 37      | 280  | 0.78   | 2.71      | 0.40               | 0.78        | -0.32                       |
|           | <i>A. campestre</i>      | 04-07         | 37      | 586  | 0.34   | 3.33      | 0.26               | 0.33        | -0.22                       |
|           |                          | 04-05         | 51      | 641  | 0.04   | 4.04      | -0.038             | -0.11       | 0.043                       |
|           |                          | 05-06         | 40      | 596  | 0.27   | 3.47      | 0.14               | 0.24        | -0.13                       |
|           |                          | 06-07         | 37      | 586  | 0.57   | 3.06      | 0.27               | 0.49        | -0.22                       |
|           | <i>F. sylvatica</i>      | 04-07         | 37      | 215  | 0.21   | 4.15      | 0.047 n.s.         | -0.57 n.s.  | 0.017 n.s.                  |
|           |                          | 04-05         | 51      | 223  | 0.01   | 4.01      | -0.016 n.s.        | -0.28 n.s.  | 0.073 n.s.                  |
|           |                          | 05-06         | 40      | 216  | 0.30   | 3.72      | 0.064              | -0.064 n.s. | -0.029 n.s.                 |
|           |                          | 06-07         | 37      | 215  | 0.53   | 3.57      | 0.13               | -0.027 n.s. | -0.090 n.s.                 |

Tested model:  $\log(\text{growth}+k) = \log(\text{initial size}) + \text{treat} + \log(\text{initial size}) \cdot \text{treat}$

where *growth* refers to diameter or height growth over a the growth period, *initial size* to diameter or height at the beginning of the growth period, *treat* to treatment (*treat*=0 for G and *treat*=1 for C).

All presented models are statistically significant (p<0.05). All coefficient estimates are significantly different from 0 (p<0.05), otherwise specified (n.s.).

One year after gap opening, mean diameter was significantly larger in G than in C, for all four species ( $p < 0.05$ ). For *A. platanoides*, height growth response to canopy opening was immediate and mean total seedling height was significantly larger in G than in C the first year after gap creation ( $p = 0.002$ ). For the three other species, height growth response to canopy opening showed a one-year time-lag and significant differences appeared between the two treatments only two years after canopy opening ( $p < 0.01$  for *A. pseudoplatanus* and *A. campestre* and  $p < 0.02$  for *F. sylvatica*). For all species, these differences increased later on.

Diameter growth models for *F. sylvatica* and *A. pseudoplatanus* had generally a larger predictive ability (adjusted- $r^2$ ) than height growth models (Table III.1.2). The opposite trend was observed with *A. platanoides*, and the higher predictability for height growth was related to a stronger effect of initial seedling size in treatment G, for this species.

For the three *Acer* species, diameter and height increment increased with initial size in G, and remained constant irrespective of initial size in C (Fig. III.1.3 and III.1.4, Table III.1.2). For *F. sylvatica*, diameter growth increased with initial size whereas height growth did not depend on initial size, in both treatments.

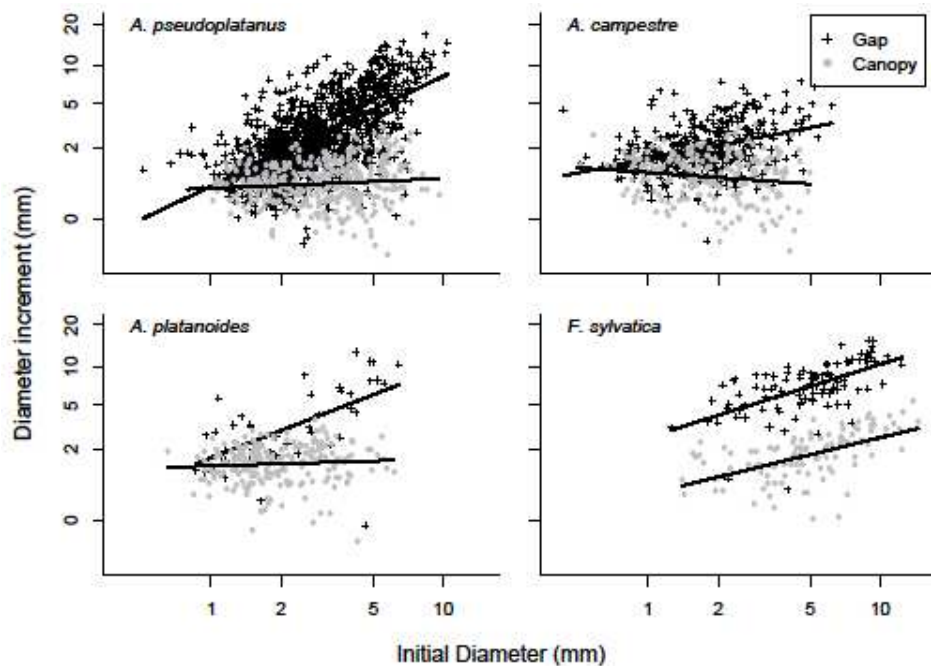


Fig. III.1.3 : Relationships between initial diameter (D04, measured in 2004) and diameter increment over the whole growth period (D07-D04) for Canopy and Gap seedlings of the four species. Data are represented on a log-log scale.

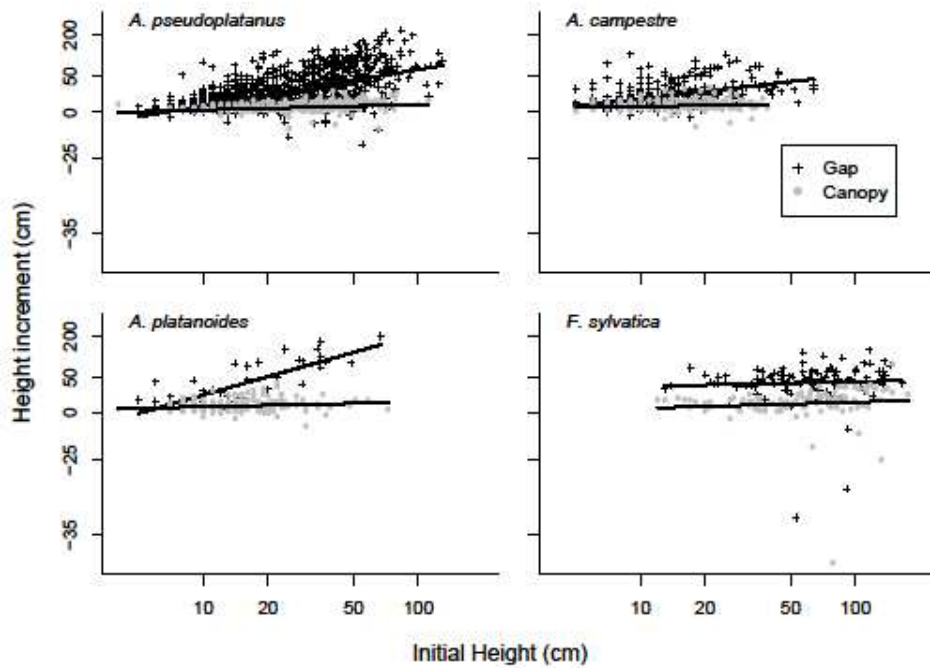


Fig. III.1.4 : Relationships between initial height (H04, measured in 2004) and height increment over the whole growth period (H07-H04) for Canopy and Gap seedlings of the four species. Data are represented on a log-log scale.

Three years after gap opening large differences occurred in average seedling diameter among the four species in G (Fig. III.1.1). However, taking into account the initial size absorbed most of the interspecific differences (Fig. III.1.5). Similarly, in C, all species had similar diameter increment once initial size had been considered. A different pattern was observed for height increment in G. Three years after gap creation, important differences in average seedling height also existed among the four species in G (Fig. III.1.2). However, considering initial size did not remove all the differences in height in 2007 among the four species (Fig. III.1.5). For initially small seedlings (initial height in 2004 < 30 cm), height increment was similar for all species. But for taller seedlings (initial height in 2004 > 30 cm), *A. platanoides* seedlings showed larger increment for a given initial height, *A. pseudoplatanus* had intermediate height increment and *F. sylvatica* had the lowest increment. Very few *A. campestre* seedlings were initially taller than 30 cm, precluding the comparison in this range of initial height for this species.

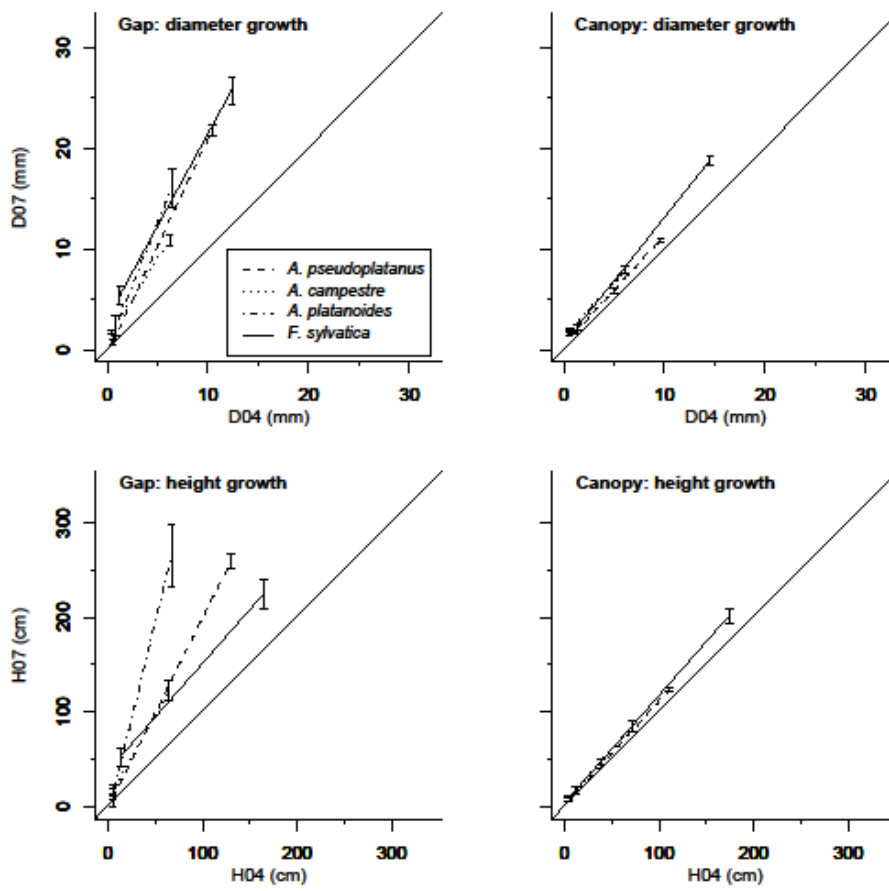


Fig. III.1.5 : Relationship between initial diameter or height (D04, H04) and diameter or height reached three years after canopy opening (D07, H07) for Canopy and Gap seedlings, for each of the four species. Vertical bars represent the pointwise 95% confidence interval for the predictor.

#### 1.4. Discussion

##### 1.4.1. Seedling response to canopy opening

All four species displayed a rapid growth increase after canopy opening. As previously shown for *F. sylvatica* (Collet *et al.*, 2006) and other species (Aussenac, 2000, Kneeshaw *et al.*, 2002), the response of *F. sylvatica* and the three *Acer* species to sudden canopy opening involved a rapid increase of diameter increment and a slightly delayed increase of height increment. In addition to the rapid growth response, seedling mortality was not significantly

altered by gap creation, in contradiction with the few studies where post-release mortality of advance regeneration was recorded (Örlander & Karlsson, 2000, Parish *et al.*, 2005).

Differences among species in the magnitude of response to canopy opening have been repeatedly reported (Wright *et al.*, 2000, Kneeshaw *et al.*, 2002) and our first objective was to test whether differences in the response to gap opening occurred among *Fagus* and the three *Acer* species, which could filter against *A. platanoides* and *A. campestre* and explain their absence at later stages of the regeneration phase. The four species displayed similar patterns of diameter growth after canopy opening. On the contrary, height growth dynamics differed among species and, when comparing height growth for a given initial height, the species were ordered as follows (from largest to smallest increment): *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, and *F. sylvatica*. Due to smaller size, it was more difficult to compare *A. campestre* to the other species but, over the size range common to all species, no evidence of a poorer height growth response could be observed for *A. campestre*. The ability to survive and to recover active growth immediately after canopy opening was therefore not a process filtering against *A. platanoides* and *A. campestre*.

Within each of the four species, growth after canopy opening was mainly controlled by pre-release seedling size. Before canopy opening, *F. sylvatica* seedlings were taller and displayed larger basal diameter than *Acer* seedlings and, among the *Acer* species, *A. pseudoplatanus* seedlings were the largest and *A. campestre* the smallest. A survey of the persistent seedling bank under closed canopy performed at stand scale (Collet *et al.*, 2008) showed an identical ranking of the four species, when comparing seedling height and diameter. This ranking is consistent with the composition of the regeneration at the end of the regeneration phase, which is strictly dominated by *F. sylvatica* and *A. pseudoplatanus*, suggesting a possible causal relationship. Similarly, Beaudet *et al.* (2007) suggested on two other shade tolerant species (*Fagus grandifolia* and *Acer saccharum*) that, when canopy is opened, competition for light in gaps tends to maintain or reinforce a pre-existing hierarchy between species instead of reversing it, especially when interspecific differences in post-disturbance growth are small.

At the end of the 3-years, seedlings of *A. platanoides* and *A. campestre* were still present in the seedling bank and displayed adequate vitality, as suggested by large height and diameter increments. The filter against *A. platanoides* and *A. campestre* is therefore expected to occur during the next steps of the regeneration process, most probably in relation with increasing competition among seedlings. Intra- and inter-specific competition among tree

seedlings did not play a significant role during the acclimation period. However since seedling density was high, competition among seedlings will become more intense as the seedlings grow and preempt more available resource. Under the irradiance levels prevailing at the study site ( $RI < 50\%$ ), *F. sylvatica* seedlings are known to be very competitive towards other species (Stancioiu *et al.*, 2006) but data on the competitiveness of the three *Acer* species at these stages, needed to estimate the effect of inter-seedling competition on the survival and growth of seedlings of the four species grown in mixture, are still lacking.

Irrespective of the effective competitive ability of *A. platanoides* and *A. campestre* seedlings towards other tree species, their small size constitutes a strong disadvantage, compared to *F. sylvatica* and *A. pseudoplatanus* seedlings (Bohn & Nyland, 2003). This handicap already existed at the beginning of the study when the gaps were created and increased during the three years after gap opening even in the absence of significant competition among seedlings, as a result of positive relationship between seedling growth and size. In addition, this disadvantage should become more pronounced with the probable onset of a significant inter-seedling competition (Ammer, Stimm & Mosandl, 2008), and eventually lead *A. platanoides* and *A. campestre* seedlings to die.

#### 1.4.2. Dynamics of the persistent seedling bank

Since seedling size before canopy opening was the main factor explaining post-release growth and is probably also a major determinant of long-term seedling dominance, questions arise as to the formation of the seedling bank under closed canopy and the development of size hierarchies within the seedling bank.

Coppice-with-standards are characterised by regular and frequent thinnings that create suitable conditions for light-demanding species (Van Calster, Baeten, Verheyen *et al.*, 2008). Until the 1960s, the study forest was managed according to these principles and many light demanding species could establish. Then, it was converted into high forest and, from that date, only a few low-intensity thinnings were performed, where small canopy gaps were created and closed again rapidly. The seedling bank observed at the beginning of the experiment in the undisturbed stand had established under such canopy disturbance regime. These regimes, where intermediate and transient canopy disturbance events prevail, are typical of *F. sylvatica* dominated high forests of central and western Europe (Nagel *et al.*, 2006). These perturbation regimes were recognized as favouring shade tolerant species that form advance regeneration

under closed canopy and that are able to take advantage of small ephemeral canopy openings (Webster & Lorimer, 2005), successful trees often undergoing multiple suppression-and-release episodes prior to reaching the upper canopy (Wright *et al.*, 2000). *F. sylvatica* has been described as having a stop-and-grow behaviour (Hahn, 2007) being therefore well adapted to canopy opening regimes where small gaps are created, but similar observation is presently not available for the three *Acer* species.

In the present experiment, low mortality and continuous height and radial growth under closed canopy conditions were observed for all four species, supporting previous studies that reported a high shade tolerance for *F. sylvatica* (Stancioiu *et al.*, 2006, Madsen & Hahn, 2008), *A. pseudoplatanus* (Hein *et al.*, 2008, Petritan, Von Lupke & Petritan, 2009), *A. platanoides* (Webster, Nelson & Wangen, 2005) and *A. campestre* (Modry, Hubeny & Rejsek, 2004). Under a closed canopy, the four species had very similar growth-size relationships, showing that the differences observed in their social status within the persistent seedling bank do not originate from interspecific differences in height or diameter growth in low light conditions.

#### 1.4.3. Implications for forest management

Former coppice-with-standards growing on limestone sites in Western Europe are usually characterised by a highly diversified overstory. These stands typically include a mixture of shade tolerant, intermediate and intolerant species, and the species diversity may be difficult to maintain when regenerating the stand using traditional silvicultural methods. Several studies have shown the difficulty to secure the future of some particular species in these stands despite their presence in the canopy, and have highlighted the needs for regeneration methods adapted to these stands (Butler Manning, 2007, Van Calster *et al.*, 2008). An earlier study (Collet *et al.*, 2008) showed that, in situations where advance regeneration is well established, methods based on the creation of gaps of different sizes may not lead to a higher species diversity, and suggested that additional silvicultural treatments would be needed to obtain a more diverse regeneration. Otherwise the high diversity existing in the mature stand might be lost in a single generation.

The present study focused on the recruitment of advance seedlings persisting under a closed canopy (*F. sylvatica*, *A. pseudoplatanus*, *A. platanoides* and *A. campestre*) and showed that the period of acclimation to sudden exposure to open canopy conditions was not a

limiting step in the recruitment process of the seedlings. These observations imply that silvicultural treatments using more gradual canopy opening in order to alleviate post-release shock as proposed by Messier *et al.* (1999) or by Krasowski *et al.* (2003) would not help in maintaining existing species diversity in this type of stand. On the contrary, all four species respond positively to canopy opening and subsequent competition with other tree species is most probably the process limiting the recruitment of *A. platanoides* and *A. campestre*, suggesting that tending treatments controlling the development of competing advance *F. sylvatica* and *A. pseudoplatanus* seedlings before or immediately after canopy opening, should be advised to enhance *A. platanoides* and *A. campestre* recruitment.

#### **IV. Acclimatation des semis à l'ouverture du couvert : les ajustements fonctionnels**

*Avant propos :*

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence que les semis de hêtre, d'érable sycomore, d'érable plane et d'érable champêtre ont vu leur croissance en diamètre augmenter dès la première année après l'ouverture du couvert alors que l'augmentation de croissance en hauteur était retardée d'une année. Deux ans après l'ouverture du couvert, les différentes espèces avaient donc repris une croissance active. Dans le présent chapitre, nous nous attacherons à étudier, chez seulement deux des quatre espèces (hêtre et érable sycomore) les ajustements fonctionnels que nous pensons nécessaires à cette reprise de croissance. Dans une première partie, nous nous intéresserons à la réponse des semis à l'ouverture du couvert au niveau des propriétés hydraulique chez le hêtre (article soumis) puis chez l'érable sycomore. Ensuite, l'efficacité d'interception de la lumière des semis de hêtre et d'érable sycomore sera analysée (article en préparation). Enfin, la réponse de la photosynthèse foliaire à l'ouverture de la canopée et ses conséquences sur l'assimilation nette de la plante entière sera examinée.

## **1. Ajustements des propriétés hydrauliques de semis pré-établis de hêtre et d'érable sycomore à l'ouverture du couvert**

### **1.1. Hydraulic properties of naturally regenerated beech saplings respond to canopy opening**

B. CAQUET<sup>1,3</sup>, S. T. BARIGAH<sup>4</sup>, H. COCHARD<sup>4</sup>, P. MONTPIED<sup>1</sup>, C. COLLET<sup>3</sup>, E. DREYER<sup>1</sup> and D. EPRON<sup>2</sup>

Addresses:

1. INRA, UMR1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières, F-54280 Champenoux.
2. Nancy Université, Université Henri Poincaré, UMR1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières, BP 239, F-54506 Vandoeuvre les Nancy.
3. INRA, UMR1092 Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois, F-54280 Champenoux.
4. INRA, UMR547 Physiologie Intégrée de l'Arbre Fruitier et Forestier, F-63039 Clermont-Ferrand.

#### **1.1.1. Introduction**

Assisted natural regeneration is a usual regeneration scheme for managed forest ecosystems in Europe. Natural regeneration evolves either from newly germinated seed, or

from advance regeneration. Advance regeneration consists of saplings of shade tolerant species that are able to germinate, establish and persist for long periods under closed canopy. In order to grow, reach the canopy and finally reproduce, the advance regeneration needs canopy gaps, created by natural disruption or by forest management (Canham, 1988).

Canopy opening induces rapid changes in the microclimate to which saplings are exposed. Understory irradiance is usually below 5% of incident irradiance above canopy (Madsen *et al.*, 1997, Emborg, 1998) (Madsen & Larsen 1997; Emborg 1998) but rises to much higher values after gap creation. Air temperature and vapour pressure deficit are also much higher in gaps than in the understory while soil water and nutrient contents are usually larger because of a smaller number of competing trees extracting water and nutrients from the soil (Canham, 1988, Aussenac, 2000, Gahidy *et al.*, 2006, Ritter *et al.*, 2006). Numerous studies have shown that the growth of advance saplings severely increases following gap creation and that the magnitude of the growth increase correlates with the degree of canopy opening (Mesquita, 2000, Grogan *et al.*, 2005, Devine *et al.*, 2006, Renninger *et al.*, 2007). However, the growth increase is often delayed several weeks up to a few years after canopy opening (Yamashita, Koike & Ishida, 2002, Collet *et al.*, 2006, Shimizu, Ishida, Tange *et al.*, 2006). The acclimation of advance saplings to a sudden increase in light availability has been intensively studied, and most studies focussed on the recovery from photoinhibition and photodamage of existing foliage (Houter & Pons, 2005, Yamashita, Ishida, Kushima *et al.*, 2000, Krause, Koroleva, Dalling *et al.*, 2001), changes in leaf anatomy (Oguchi, Hikosaka & Hirose, 2005, Oguchi, Hikosaka, Hiura *et al.*, 2006) and in photosynthetic leaf traits (Naidu *et al.*, 1997a, Tognetti *et al.*, 1998, Yamashita *et al.*, 2002), and production of new leaves (Shimizu *et al.*, 2006). Most of these studies describe acclimation on a short-term period and only examine the processes affecting pre-existing foliage. A few other studies described the acclimation process during longer-term periods, from several months to several years, and analysed how photosynthetic leaf traits (Renninger *et al.*, 2007, Reynolds *et al.*, 2003, Takahashi, Seino & Kohyama, 2005), leaf characteristics (Uemura, Ishida, Nakano *et al.*, 2000, Aranda *et al.*, 2001) and water transport capacities at whole plant level (Maherali *et al.*, 1997, Naidu *et al.*, 1997b, Kneeshaw *et al.*, 2002, Renninger *et al.*, 2007) responded to canopy opening. These studies over longer time spans revealed that the acclimation process to the new growth conditions was gradual, and this observation needs be examined in relation to the delay in growth increase after canopy opening.

Besides the studies analysing forest tree seedling response to changes in light conditions, a large set of studies compares the phenotype of seedlings grown in contrasted (light or shade) but stable conditions. Seedlings growing under shade are acclimated to low irradiance levels and a low evaporative demand (Ellsworth & Reich, 1992, Aussenac, 2000). The low rate of photosynthetic assimilation under shade conditions is paralleled by a small stomatal conductance in shade acclimated saplings. Due to this small conductance and to small vapour pressure deficits, transpiration of understory saplings remains small (Johnson *et al.*, 1997, Rodriguez-Calcerrada *et al.*, 2007). Water transport capacity at whole-plant level relies on the efficiency of water transport from roots to leaves as well as on the xylem vulnerability to cavitation that imposes an additional constraint to the regulation of transpiration (Sperry, 2000, Sperry *et al.*, 1993, Cruiziat, Cochard & Ameglio, 2002). The efficiency of water transport can be quantified by the hydraulic conductance of root, stem and leaf petioles that supply a given evaporative (i.e. leaf) area (Tyree & Ewers, 1991, Cruiziat *et al.*, 2002). Stem hydraulic conductance in turn depends, anatomically, on the cross sectional area of the stem, on the density and the size of the xylem vessels (Tyree *et al.*, 2002). Several studies showed that shade acclimated saplings display smaller leaf-specific hydraulic conductance and lower density and size of xylem vessels, as compared to light acclimated ones (Schultz *et al.*, 1993, Sellin *et al.*, 2005, Barigah *et al.*, 2006). The ratios of absorbing root area to transpiring leaf area and of sapwood area to leaf area are also submitted to severe adjustments resulting in changes of the water balance at whole-plant level (Tyree *et al.*, 1991, Shimizu *et al.*, 2005, Barigah *et al.*, 2006). as compared to phenotypes acclimated to higher irradiance (Cochard *et al.*, 1999, Cochard *et al.*, 1997, Lemoine *et al.*, 2002a). The risk of cavitation is limited by stomatal control of water loss before runaway embolism occurs (Tyree *et al.*, 1988, Jones *et al.*, 1991, Cochard *et al.*, 1996). So in the case of acclimation to changing light conditions, acclimation of shade saplings to higher irradiance will require a release of hydraulic constraints toward a hydraulic system able to fulfil plant need for water. This release would take one or several growing season and could explain in part the delay in growth increase after canopy opening.

We hypothesized that an efficient use of available light after canopy opening by advance saplings requires an increased stomatal conductance and, together with higher vapour pressure deficit, it would raise transpiration. An increase in hydraulic conductance per unit leaf area and a decrease in vulnerability to cavitation are thus expected in order to sustain higher transpiration rates, as was reported for shade-acclimated branches exposed to higher

irradiance after stand thinning (Lemoine, Jacquemin & Granier, 2002b). In this frame, the present study assesses the modification in hydraulic properties of naturally regenerated beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings after canopy opening and compares the time-course of the release of hydraulic constraints during two years after canopy opening with the time-course of leaf stomatal conductance. Beech is a widespread late-successional species in Europe which tolerates deep shade at sapling stage and responds rapidly to canopy opening in terms of growth (Collet *et al.*, 2001, Balandier *et al.*, 2007). In the present study, hydraulic conductance of defoliated shoots was measured with a high-pressure-flow-meter in shade acclimated saplings and in saplings growing in newly created gaps. A theoretical hydraulic conductivity is also calculated from vessel size and density. Vulnerability to cavitation and stomatal conductance are recorded on these saplings at the end of the two growing seasons.

#### 1.1.2. Materials and methods

##### 1.1.2.1. Stand and study site description

The study site was a deciduous forest stand of North-eastern France, close to Metz in Lorraine, France (49°04'40"N, 6°01'02"E), located on a limestone plateau, at approximately 300 m above sea level. Soil characteristics (calciisol on 38-60 cm depth) were homogeneous over the whole site (Piboule *et al.*, 2005). The stand was a beech dominated mixed broadleaved stand, with an abundant natural regeneration established under the closed canopy. Two separate plots 300 m apart, containing regeneration patches with beech saplings were selected in the site. Regeneration patches contained approximately 20 saplings per m<sup>2</sup> with heights ranging between 5 and 175 cm. In January 2005, each plot was split into two subplots and a felling was carried out in one of them, resulting in increased irradiance (shade to light (SL) treatment), while the full canopy was maintained in the other one (shade (S) treatment). Gap area was 1979 m<sup>2</sup> in the first plot and 427 m<sup>2</sup> in the second one.

##### 1.1.2.2. Microclimate

Irradiance in the photosynthetic active radiation (PAR) was measured with amorphous silicon light sensors (CBE, Solems S.A., Palaiseau, France) which were calibrated at the beginning of the measurement period against a LI-191SB sensor (Li-Cor Inc., Lincoln, NE,

USA). A fourth-order polynomial was adjusted to predict the photosynthetic photon flux density from output voltage of the sensors. Two transects covering the shaded area and the gap were created in each plot. Eighteen sensors were used all in S treatment and 17 in SL treatment. They are installed at 1.5 m height and 3 m intervals along the transect. A set of three CBE sensors measured the irradiance above the canopy and was used as a reference. Air temperature and relative humidity were recorded in the gaps and the shade (HMP35AC and 50Y, Campbell Scientific Ltd., Leicestershire, UK). Four probes were installed in each S and SL subplots. Instantaneous values were measured every minute, and 15 min average values were stored. The measurements were made continuously along the growing season for two years. Relative irradiance below the canopy was expressed as a function of incident irradiance above the canopy. Relative irradiance and maximum daily VPD in S and SL treatments were indicated in Table IV.1.1. Mean relative irradiance did not differ between years in the SL treatment while in the S treatment it decreased from 7,3 % in 2005 to 4% in 2006. Maximum daily VPD was as expected higher in the SL treatment compared to S (Table IV.1.1).

Table IV.1.1: Mean relative irradiance, maximum daily VPD and number of saplings used for each experiment in shade (S) and shade to light (SL) treatments during the 2005 and 2006 growing seasons. Data are means + standard error (for relative irradiance, n = 17 in SL treatment and n=18 in S treatment; for maximum VPD, n = 4 in S and SL treatments). Canopy opening and year effects are indicated by different letters. Two different letters, within a year or between the two years, indicate a significant difference (contrast analysis,  $p < 0.05$ ).

|                                     | Relative irradiance (%) | Maximum daily VPD (kPa) | Number of saplings                     |                                    |                                          |
|-------------------------------------|-------------------------|-------------------------|----------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------------|
|                                     |                         |                         | Complete sample (biomass measurements) | Hydraulic conductance measurements | Vulnerability to cavitation measurements |
| <b>1 year after canopy opening</b>  |                         |                         |                                        |                                    |                                          |
| S                                   | $7.35 \pm 0.32$ a       | $1.01 \pm 0.03$ a       | 18                                     | 10                                 | 8                                        |
| SL                                  | $33.0 \pm 2.43$ c       | $1.13 \pm 0.04$ b       | 18                                     | 10                                 | 8                                        |
| <b>2 years after canopy opening</b> |                         |                         |                                        |                                    |                                          |
| S                                   | $4.04 \pm 0.34$ b       | $1.26 \pm 0.06$ c       | 18                                     | 10                                 | 8                                        |
| SL                                  | $31.3 \pm 2.55$ c       | $1.45 \pm 0.07$ d       | 18                                     | 10                                 | 8                                        |

#### 1.1.2.3. Sapling selection, plant biomass and leaf area

In each plot, a set of saplings with no visible damage and with heights ranging between 50 and 100 cm were chosen immediately after canopy opening. Eighteen saplings

were harvested in each treatment S and SL each year from end of August to mid September and used for measurements (Table IV.1.1). In 2006, annual growth rings at the stem base were counted on eight S and SL saplings and sapling age ranged between 11 and 18 years.

Leaves were harvested on all saplings, stored in an icebox and whole plant leaf area (AL) was measured with a leaf area meter (Li-Cor model 3000-A equipped with a Li-Cor Belt Conveyor 3050-A, Li-Cor instruments, Lincoln, NE). Basal diameter and root biomass (BR) were measured on 10 S and 10 SL saplings among this set of plants. Basal diameter was measured at 5 cm above the ground and root biomass (medium sized roots and taproot) was harvested at the end of the experiment. Shoot (leaf, stem and branch) and root biomass was weighed after drying at 50°C for at least five days. Stem cross-sectional area (AS), ratio between leaf area and cross-sectional area ( $A_L/A_S$ ) and ratio between leaf area and root biomass ( $A_L/BR$ ) were calculated.

#### 1.1.2.4. Hydraulic conductance

Hydraulic conductance was measured on 10S and 10SL saplings each year with a high-pressure flow meter (HPFM; (Tyree, Patino, Bennink *et al.*, 1995, Barigah *et al.*, 2006)). Measurements were made in situ in the gaps from end to August to early September. Severed shoots were perfused with distilled and degassed ultra-pure water filtered through a 0.1  $\mu\text{m}$  filtration membrane (Calyx capsule, Osmonics, Westborough, MA). Water was forced through the shoot at a pressure of 0.3 MPa (P) for at least 30 min until water dripped from the stomata. Water flow rate (F) was measured and hydraulic resistance (R) was calculated as the ratio between F and P, assuming that the water potential of perfused leaves was zero. The hydraulic resistance of defoliated shoots was estimated as the resistance of the whole shoot after severing all leaves, following the procedure of Yang & Tyree (1994). Total hydraulic conductance of defoliated shoots (K) was calculated as the inverse of the hydraulic resistance.

K per unit leaf area ( $K_{AL}$ , leaf-specific hydraulic conductance) is an index of the capacity of a shoot to supply its leaves with water. K per unit stem cross-sectional area ( $K_{AS}$ ) expressed the capacity of vascular tissues to transport water and reflects in part changes in vessel density and / or size which can modify the water transport capacity.

#### 1.1.2.5. Vulnerability to cavitation

A stem segment (~30 cm long) was collected on the remaining saplings (8S and 8SL saplings each year) at the end of September. It was humidified and stored at 4°C. Vulnerability curves (percent loss of hydraulic conductivity with increasing xylem tension) were established using the “Cavitron” technique (Cochard, 2002, Cochard, Damour, Bodet *et al.*, 2005). Briefly, the principle of the technique is to lower the pressure in a xylem segment by centrifugal force and, at the same time, measure the variation in its hydraulic conductance. The percent loss of xylem conductance (PLC) versus the xylem pressure represents the vulnerability curve. Samples were cut in air to obtain 28 cm-long segments, i.e., longer than the longest vessels as before established by the air perfusion method (Barigah and Cochard, unpublished results). Xylem pressure (P) was first set to a reference pressure (-1.0 MPa) and maximal conductance ( $K_{max}$ ) determined. The xylem pressure was then set to a more negative pressure for 180 s and subsequently returned to the reference pressure to determine the new conductance  $K_s$ . Percent loss conductance (PLC) was then computed as:

$$PLC = 100 \times \left( 1 - \frac{K_s}{K_{max}} \right) \quad (1)$$

The procedure was repeated for more negative pressures (typically in -0.25 to -0.50 MPa step increments) until PLC reached at least 95%. Rotor velocity was monitored with an electronic tachymeter (10 rpm resolution) and xylem pressure was adjusted at about  $\pm 0.02$  MPa.

Vulnerability to cavitation was described by two parameters:  $\Psi_{PLC50}$  and  $\Psi_{PLC10}$ , the xylem water potentials inducing 50% and 10% loss of hydraulic conductivity, respectively (Tyree *et al.*, 1988).

#### 1.1.2.6. Xylem anatomy

In the set of saplings used for vulnerability to cavitation measurements, sections of stem base were cut on 4S and 4SL saplings and stored in a freezer at -20°C. Thin sections were cut with a hand microtome and double stained with safranin and astra-blue solutions. Stained stem sections were fixed on a blade with Canada balsam. For each stem section, four or five sectors bounded by rays were delimited under an optical microscope (Leica DM-LB, Meyer Instruments, Inc, Houston, USA) in each of the two youngest growth rings and

photographed (Canon Power Shot S80, Canon France, Courbevoie). The pictures were analysed with an image-analysis software (Visilog 6.5 Xpert, Noesis, Courtaboeuf, France). Vessel number and cross-section area of each vessel were determined using a homemade macro after adjusting the threshold in order to separate walls and lumens.

The theoretical hydraulic conductivity of the mean conduit of a stem section was calculated from the Hagen-Poiseuille law according to Tyree & Zimmermann (1971, in Steppe & Lemeur (2007)):

$$k = \left( \frac{\pi \rho}{128 \eta} \right) \times \left( \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n d_i^4 \right) \quad (2)$$

where  $\rho$  is the density of water,  $\eta$  the viscosity coefficient of water and  $d_i$  the  $i$ th vessel diameter of  $n$  measured vessel. Specific stem hydraulic conductivity ( $k_s$ ) was computed by multiplying  $k$  by the mean vessel number per  $m^2$ .

#### 1.1.2.7. Gas exchange measurements

Light-saturated stomatal conductance ( $g_{sat}$ ) was measured on 10S and 10SL saplings at the end of growing season 2005 (early in September). Measurements were then repeated on the same plants at the same time period one year later. Measurements were made, at 25°C air temperature, ambient relative humidity and CO<sub>2</sub> concentration, on one leaf per sapling with an open-flow gas exchange system (Li-6400, Li-Cor, Lincoln, NE) using a 6 cm<sup>2</sup> chamber with a red-blue light source. Photosynthetic photon flux density was set to the saturating level, estimated from light response curves. When stomatal conductance was stable, three records were taken at 15 seconds intervals and averaged.

#### 1.1.2.8. Statistical analysis

Data were analysed with mixed-effects linear models using the statistical software package R 2.2.0 (R Development Core Team, 2007). For all relationships, residual normality and homoscedasticity were graphically checked. In cases where residuals were heteroscedastic, variance increased with predicted values and therefore was modelled as a power function of predicted values. For all analyses, a model with canopy opening and year as fixed effects was

used. Canopy opening and year effects were evaluated by contrast analysis with the multcomp R package (Hothorn, Bretz, Westfall *et al.*, 2007). For all analyses, the lack of plot effect was tested by comparing models with and without plot as random effect using log likelihood ratio test. Canopy opening and year effects were evaluated by contrast analysis with the multcomp R package (Hothorn *et al.*, 2007).

To account for the dependencies between measurements in the analysis of xylem anatomy (two rings analysed per sapling) a random sapling effect was included in the models. To account for the dependencies between measurements in the analysis of maximum VPD (measurements occurred on the same day) a random date effect was included. When analysing the effects of canopy opening and year on hydraulic conductance, on cross-sectional area and on root biomass, either total leaf-area or stem cross-sectional areas was added as covariates in the model in order to take into account the effect of sapling size, and all data were log-transformed.

Vulnerability curves were fitted with a sigmoid model of the percent loss of conductivity (PLC) versus xylem water potential ( $\Psi_x$ ) (Pammenter & Willigen, 1998):

$$PLC = 100 / (1 + \exp(a \times (\Psi_x - \Psi_{PLC50}))) \quad (3)$$

where  $\Psi_{PLC50}$  is the xylem water potential inducing 50% loss of hydraulic conductivity.  $\Psi_{PLC10}$  was derived from  $a$  and  $\Psi_{PLC50}$  for each plant. Effects of canopy opening and year on  $\Psi_{PLC50}$  and  $\Psi_{PLC10}$  were evaluated by contrast analysis.

### 1.1.3. Results

#### 1.1.3.1. Total leaf area and plant biomass after canopy opening

SL and S saplings displayed similar leaf area ( $A_L$ ) one year after canopy opening while a slight difference (+ 4.3 % for S-L vs. S,  $p=0.07$ ) was observed during year two (Table IV.1.2). Shoot biomass and stem cross-sectional area ( $A_S$ ), which were positively correlated ( $r^2 = 0.95$ ,  $n = 43$ ,  $p < 0.0001$ , data not shown), were significantly higher in SL than in S saplings at the end of both years (Table IV.1.2).  $A_L$  and  $A_S$  were linearly related, and the relationship between  $A_L$  and  $A_S$  differed significantly between treatments ( $r^2 > 0.74$ ,  $p < 0.0001$ ) and between years for SL saplings ( $p < 0.006$ , Fig. IV.1.1A). The ratio  $AL/AS$  was therefore

lower in SL than in S saplings after canopy opening (Table IV.1.2). The ratio AL/BR was lower in SL than in S saplings during both years after canopy opening ( $r^2 > 0.79$ ,  $p < 0.0003$ , Table IV.1.2, Fig. IV.1.1B). For SL saplings, the ratio was higher the second year after canopy opening.

Table IV.1.2 : Total leaf area ( $A_L$ ), shoot biomass, stem cross-sectional area ( $A_S$ ), root biomass (BR), ratio of leaf area to stem cross-sectional area ( $A_L/A_S$ ) and the ratio of leaf area to root biomass ( $A_L/BR$ ) of shade (S) and shade to light beech saplings (SL), one and two years after canopy opening. Data are means  $\pm$  standard error (for  $A_L$  and shoot biomass  $n = 18$  for S and SL saplings; for  $A_S$ ,  $A_L/A_S$  and  $A_L/BR$   $n = 10$  for S and SL saplings). Canopy opening effect and year effects is indicated by different letters. Two different letters, within a year or between the two years, indicate a significant difference (contrast analysis,  $p < 0.05$ ).

|                                     | shoot biomass (g) | $A_L$ (m <sup>2</sup> ) | $A_S$ (m <sup>2</sup> ) | BR (g)            | $A_L/A_S$         | $A_L/BR$ (m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ) |
|-------------------------------------|-------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------|-------------------|--------------------------------------------|
| <b>1 year after canopy opening</b>  |                   |                         |                         |                   |                   |                                            |
| S                                   | 10.5 $\pm$ 1.05 a | 0.067 $\pm$ 0.007 a     | 0.277 $\pm$ 0.030 a     | 4.76 $\pm$ 0.62 a | 2506 $\pm$ 147 a  | 0.015 $\pm$ 0.0007 a                       |
| SL                                  | 15.3 $\pm$ 1.56 b | 0.051 $\pm$ 0.005 a     | 0.495 $\pm$ 0.043 b     | 8.43 $\pm$ 1.09 b | 1210 $\pm$ 63.5 b | 0.008 $\pm$ 0.0006 b                       |
| <b>2 years after canopy opening</b> |                   |                         |                         |                   |                   |                                            |
| S                                   | 13.0 $\pm$ 1.33 a | 0.106 $\pm$ 0.013 b     | 0.292 $\pm$ 0.031 a     | 6.61 $\pm$ 1.49 a | 3286 $\pm$ 228 c  | 0.019 $\pm$ 0.0019 a                       |
| SL                                  | 29.9 $\pm$ 2.84 c | 0.149 $\pm$ 0.014 b     | 0.739 $\pm$ 0.090 c     | 13.4 $\pm$ 1.59 c | 2051 $\pm$ 103 d  | 0.011 $\pm$ 0.0005 c                       |

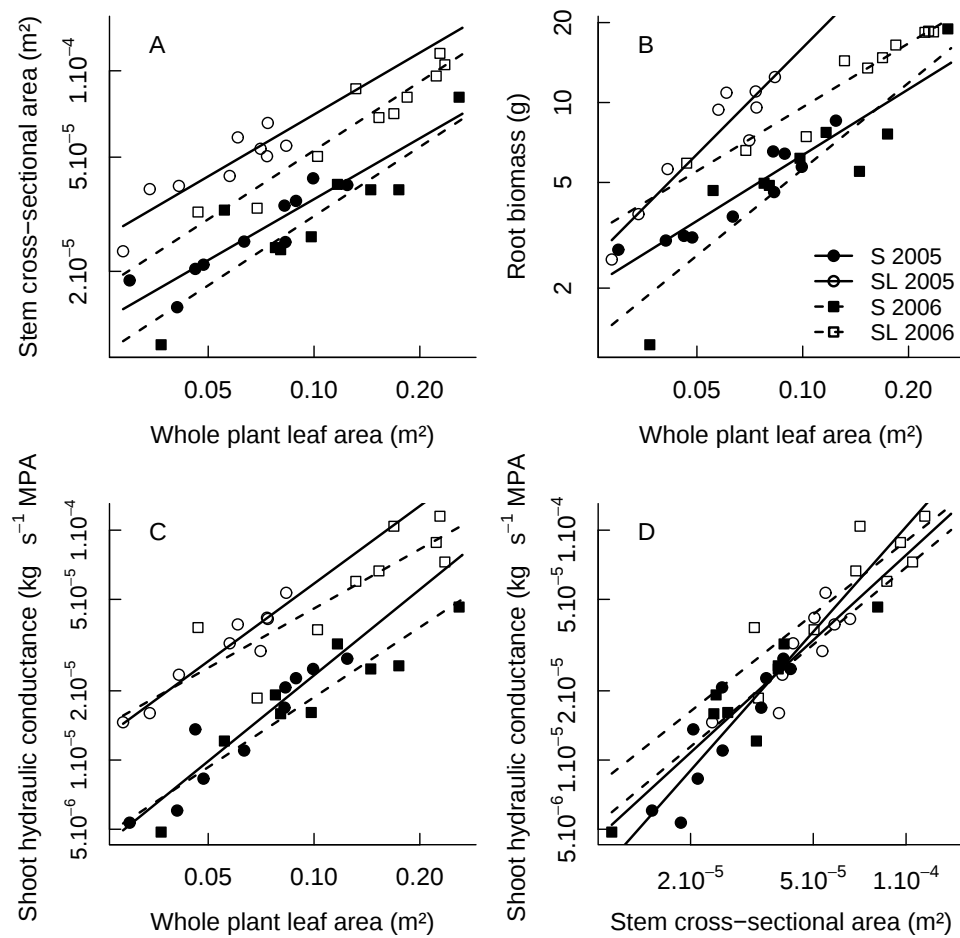


Fig. IV.1.1: **A.** Relationships between whole plant leaf area and stem cross-sectional area, **B.** Relationships between whole plant leaf area and root biomass, **C.** Relationships between whole plant leaf area and defoliated shoot hydraulic conductance, **D.** Relationships between stem cross-sectional area and defoliated shoot hydraulic conductance. Data are represented for shade, S (closed symbols) and shade to light, SL (open symbols) beech saplings, one (2005, circles, solid line) and two years (2006, squares, dashed line) after canopy opening. Log-log scale. Each value represents a single seedling.

### 1.1.3.2. Hydraulic conductance

In both years, leaf-specific hydraulic conductance of the shoots (KAL) was larger in SL than in S saplings (Table IV.1.3) and the relationship between K and AL differed significantly between treatments ( $r^2 > 0.7$ ,  $p < 0.0001$ , Fig. IV.1.1C). Shoot hydraulic conductance reported to stem cross-sectional area (KAS) was similar in S and SL saplings

(Table IV.1.3) and the relationship between K and AS did not differ between years and treatments (Fig. IV.1.1D).

Table IV.1.3 : Leaf-specific (reported to total leaf area) and specific (reported to stem cross-sectional area) hydraulic conductance of defoliated shoots ( $K_{AL}$  and  $K_{AS}$ , respectively) of shade (S) and shade to light (SL) beech saplings, one and two years after canopy opening. Data are means  $\pm$  standard error ( $n = 10$ ). Canopy opening and year effects are indicated by different letters. Two different letters, within a year or between the two years, indicate a significant difference (contrast analysis,  $p < 0.05$ ).

|                                     | $K_{AL}$ ( $\text{kg s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$ ) | $K_{AS}$ ( $\text{kg s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$ ) |
|-------------------------------------|---------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|
| <b>1 year after canopy opening</b>  |                                                               |                                                               |
| S                                   | $2.15.10^{-4} \pm 1.50.10^{-5} a$                             | $5.43.10^{-1} \pm 5.24.10^{-2} a$                             |
| SL                                  | $5.48.10^{-4} \pm 2.41.10^{-5} b$                             | $6.69.10^{-1} \pm 5.42.10^{-2} a$                             |
| <b>2 years after canopy opening</b> |                                                               |                                                               |
| S                                   | $1.93.10^{-4} \pm 1.56.10^{-5} a$                             | $6.19.10^{-1} \pm 4.78.10^{-2} a$                             |
| SL                                  | $4.26.10^{-4} \pm 6.10.10^{-5} b$                             | $8.45.10^{-1} \pm 1.08.10^{-1} a$                             |

#### 1.1.3.3. Xylem anatomy

Mean vessel area was larger in SL than in S saplings the first and second year after canopy opening (Table IV.1.4). Vessel density was smaller in SL compared to S saplings for both years. Despite this smaller vessel density, the number of vessels was higher in SL saplings because of a larger annual ring area (Table IV.1.4). As a result of this compensation, hydraulic conductivity reported to stem cross-sectional area was not significantly different between S and SL saplings (Table IV.1.4).

Table IV.1.4.: Mean vessel area, vessel density, annual ring area and specific stem hydraulic conductivity computed from vessel cross-sectional areas ( $k_s$ ) of shade (S) and shade to light (SL) beech saplings, one and two years after canopy opening. Data are means  $\pm$  standard error ( $n = 4$ ). Canopy opening and year effects are indicated by different letters. Two different letters, within a year or between the two years, indicate a significant difference (contrast analysis,  $p < 0.05$ ).

|                                     | Mean vessel area ( $\mu\text{m}^2$ ) | Vessel density (vessel $\text{mm}^{-2}$ ) | Annual ring area ( $\text{mm}^2$ ) | $k_s$ ( $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{m}^{-3}$ ) |
|-------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------------------------------|
| <b>1 year after canopy opening</b>  |                                      |                                           |                                    |                                                            |
| S                                   | $225 \pm 19.8 \text{ a}$             | $1001 \pm 53.4 \text{ a}$                 | $3.03 \pm 0.64 \text{ a}$          | $5.06 \cdot 10^{-6} \pm 8.19 \cdot 10^{-7} \text{ a}$      |
| SL                                  | $315 \pm 13.0 \text{ b}$             | $586 \pm 95.4 \text{ b}$                  | $12.68 \pm 3.12 \text{ b}$         | $5.56 \cdot 10^{-6} \pm 1.15 \cdot 10^{-6} \text{ a}$      |
| <b>2 years after canopy opening</b> |                                      |                                           |                                    |                                                            |
| S                                   | $272 \pm 38.5 \text{ a}$             | $819 \pm 103.4 \text{ a}$                 | $5.30 \pm 0.77 \text{ a}$          | $5.67 \cdot 10^{-6} \pm 8.95 \cdot 10^{-7} \text{ a}$      |
| SL                                  | $428 \pm 42.3 \text{ c}$             | $476 \pm 93.8 \text{ c}$                  | $20.52 \pm 4.78 \text{ b}$         | $8.55 \cdot 10^{-6} \pm 1.51 \cdot 10^{-6} \text{ a}$      |

#### 1.1.3.4. Vulnerability to cavitation

One year after canopy opening, SL saplings displayed a higher vulnerability to cavitation than S saplings (Fig. IV.1.2) with higher values of  $\Psi_{\text{PLC}50}$  and  $\Psi_{\text{PLC}10}$  (Table IV.1.5). Two years after canopy opening,  $\Psi_{\text{PLC}50}$  and  $\Psi_{\text{PLC}10}$  no longer differed between treatments. SL saplings showed higher  $\Psi_{\text{PLC}50}$  the first year than the second year after canopy opening but no difference in  $\Psi_{\text{PLC}10}$  between years (Table IV.1.5, Fig. IV.1.2).

#### 1.1.3.5. Stomatal conductance

Light-saturated stomatal conductance ( $g_{\text{sat}}$ ) was not significantly different between SL and S saplings the first year after canopy opening, while a large increase was observed in SL saplings during year two (Fig. IV.1.3).

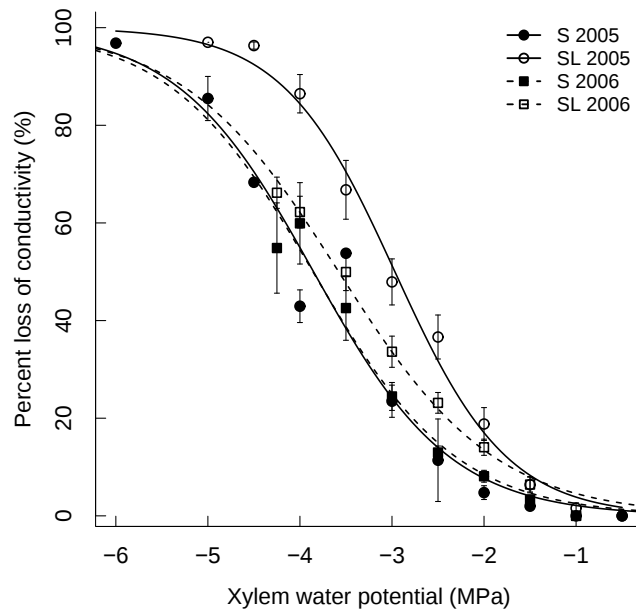


Fig. IV.1.2: Percent loss of hydraulic conductivity versus xylem water potential for shade, S (closed symbol) and shade to light, SL (open symbol) beech saplings, one (2005, circles, solid line) and two years (2006, squares, dashed line) after canopy opening. Vertical bars represent standard errors of the mean ( $n = 8$  for S and SL saplings).

Table IV.1.5 : Xylem water potential inducing 50% ( $\Psi_{PLC50}$ ) and 10% ( $\Psi_{PLC10}$ ) loss of hydraulic conductivity for shade (S) and shade to light (SL) beech saplings, one and two years after canopy opening. Data are means  $\pm$  standard error ( $n = 8$  for S and SL saplings). Canopy opening and year effects are indicated by different letters. Two different letters, within a year or between the two years, indicate a significant difference (contrast analysis,  $p < 0.05$ ).

|                                     | $\Psi_{PLC50}$ (MPa) | $\Psi_{PLC10}$ (MPa) |
|-------------------------------------|----------------------|----------------------|
| <b>1 year after canopy opening</b>  |                      |                      |
| S                                   | $-4.07 \pm 0.10$ a   | $-2.67 \pm 0.19$ a   |
| SL                                  | $-3.00 \pm 0.11$ b   | $-1.76 \pm 0.14$ b   |
| <b>2 years after canopy opening</b> |                      |                      |
| S                                   | $-3.81 \pm 0.23$ a   | $-2.30 \pm 0.10$ a   |
| SL                                  | $-3.58 \pm 0.11$ a   | $-1.81 \pm 0.11$ ab  |

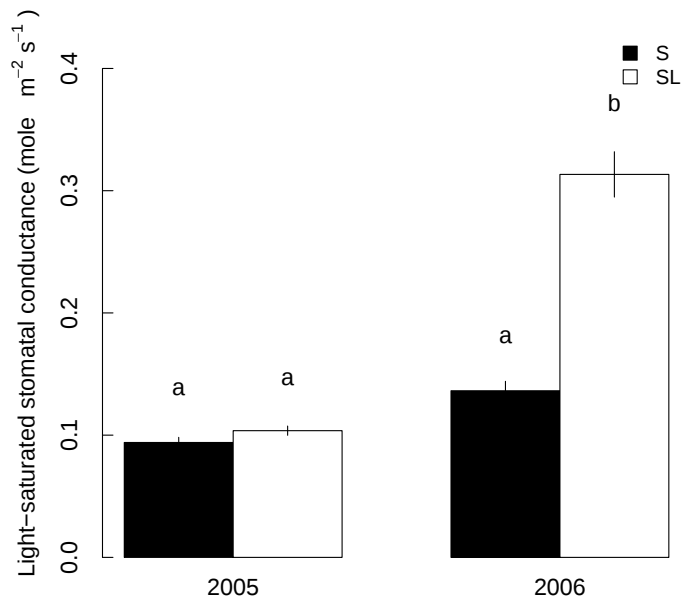


Fig. IV.1.3: Light-saturated stomatal conductance ( $g_{sat}$ ) of shade (S, black bars) and shade to light (SL, white bars) beech saplings, one (2005) and two years (2006) after canopy opening. Vertical bars represent standard errors of the mean ( $n = 10$  for S and SL saplings). Two different letters, within a year or between the two years, indicate a significant difference (contrast analysis,  $p < 0.05$ ).

#### 1.1.4. Discussion

After canopy opening, acclimation of beech saplings to the new irradiance in the gaps resulted in changes in sapling growth and hydraulic properties taking place over at least two growing seasons.

Hydraulic conductance of defoliated shoots ( $K$ ) increased in beech sapling after canopy opening. We have focused on shoot hydraulic conductance measured after severing leaves rather than on whole shoot hydraulic conductance because recent studies reported rapid irradiance-mediated variations in leaf hydraulic conductance probably due to the up-regulation of aquaporines (Tyree, Nardini, Salleo *et al.*, 2005, Cochard, Venisse, Barigah *et al.*, 2007). Hydraulic conductance measurements were performed in the field along the day, and as a consequence leaf hydraulic conductance may have changed with daily changes in irradiance.

Hydraulic conductance of defoliated shoots as reported to stem cross-sectional area ( $K_{AS}$ ) remained unaffected by canopy opening, despite large changes in stem growth and xylem structure (Fig. IV.1.1D, Table IV.1.4). The computed specific-stem hydraulic conductivity derived from xylem vessel sizes and distribution confirmed this result. The increase in mean vessel area was indeed counterbalanced by a decrease in vessel density after canopy opening. This is slightly different from increased vessel diameter and density in shade one-year-old twigs exposed to full sunlight observed by Lemoine *et al.* (2002b). Although vessel density decreased, total vessel numbers increased because of a larger annual ring area after canopy opening, accounting for the increase in total K. These results highlights the complex interactions in xylem anatomy that result in compensating effects at stem level, and shows that the adjustment of hydraulic conductance at shoot level was primarily due to larger sapwood area.

Despite the fact that canopy opening had no effect on  $K_{AS}$ , the lower ratio leaf area/stem cross-sectional area ( $A_L/A_S$ ) in SL saplings led to a higher leaf-specific shoot hydraulic conductance ( $K_{AL}$ ), i.e., to an increase of the capacity of the stem to transport water to a given leaf area and then sustain the transpiration rate (Figs IV.1.2A and IV.1.2C). According to studied species, the release of hydraulic constraints after canopy opening was more or less rapid and result in modification of shoot biomass allocation or anatomical change. Consistent with our results, Maherali *et al.* (1997) found a higher leaf-specific hydraulic conductance linked to a lower  $A_L/A_S$  with no changes in specific hydraulic conductivity (reported to sapwood area) in *Acer rubrum* saplings seven years after canopy opening. In contrast, they showed no change in  $A_L/A_S$  nor in specific hydraulic conductivity in *A. pensylvanicum*, and therefore no change in leaf-specific conductivity (Maherali *et al.*, 1997). A different pattern was reported for released Douglas-fir and Western hemlock saplings seven years after thinning. Higher  $A_L/A_S$  was balanced by a higher specific conductivity with no change in leaf-specific conductivity and then contributed to stomatal limitation of carbon gain (Renninger *et al.*, 2007).

Adjustment of biomass allocation towards cambial growth, which leads to a decrease of  $A_L/A_S$ , was an immediate reaction to increased irradiance as well as to evaporative demand. High levels of VPD are indeed known to favour low  $A_L/A_S$ , as reported for Scots pines (Mencuccini & Grace, 1994). The decrease in  $A_L/A_S$  can be ascribed to increased cambial activity and to morphogenetic constraints on leaf development. The number of leaf primordia in beech buds is known to be controlled by hydraulic conductance of the growth unit bearing

the bud (Cochard, Coste, Chanson *et al.*, 2005) and all leaves were preformed in the bud. This may explain why leaf area did not increase the first year after canopy opening. The increase of stem hydraulic conductance due to a larger annual ring the first year may have stimulated the primary meristem activity, resulting in a larger number of leaf primordia available for the next year, i.e. the second year after canopy opening. This is consistent with previous results showing an increase of diameter growth the first year after thinning and the formation of long growth units the following year (Collet *et al.*, 2001, Collet, Lanter & Pardos, 2002).

An increase in leaf-specific hydraulic conductance ( $K_{AL}$ ) may allow an increased transpiration per unit leaf area without a rise in the water potential gradient and thus, without enhanced risk of cavitation (Sperry, 2000, Sperry *et al.*, 1993, Tyree, 2003). However, light-saturated stomatal conductance ( $g_{sat}$ ) did not increase the first growing season after canopy opening in SL saplings. There was consistent with results on naturally regenerated beech saplings showing that stomatal conductance remains low during the growing season following a windstorm-induced canopy opening (Reynolds *et al.*, 2003). Low  $g_{sat}$  in SL saplings one year after canopy opening despite an increase in  $K_{AL}$  is probably not explained by a low stomatal density (not measured in this study) since stomatal density is thought to acclimate rapidly to the new light environment in beech (Liang, Nagayama, Nakata *et al.*, 1995, Aranda *et al.*, 2001). The rapid adjustment of the  $A_L/BR$  ratio, which was consistent with previous studies showing that  $A_L/BR$  decreased with increasing irradiance (Barigah *et al.*, 2006), could allow to support an increased transpiration per unit leaf area. This does not support the hypothesis, exposed by Clearwater *et al.* (1999), of an imbalance between water uptake and transpiration.

The larger vulnerability to cavitation observed in SL saplings one year after canopy opening (Fig. IV.1.2 and Table IV.1.5) suggests a potential hydraulic limitation to transpiration that would contribute to the low  $g_{sat}$  the first year after canopy opening. Stomatal control of xylem embolism is indeed well documented in many species including beech (Jones *et al.*, 1991, Lemoine *et al.*, 2002a).

We have no evidence to explain the transitional increase of xylem vulnerability to cavitation in SL saplings. Recent studies showed a negative relationship between xylem mechanical strength (modulus of rupture) and vulnerability to cavitation (Hacke, Sperry, Pockman *et al.*, 2001, Pratt, Jacobsen, Ewers *et al.*, 2007). We speculate that the increase in cambial growth during the first spring after canopy opening, in plants with a small amount of stored carbohydrates in previously shaded saplings (Dillaway, Stringer & Rieske, 2007)

promoted the growth of vessels with thinner cell walls or pit membranes, more fragile and then more sensitive to cavitation. The fiber wall area could be affected also and decreased cavitation resistance, as suggested by Jacobsen *et al.* (2005). This increase in xylem vulnerability would only be transient because the amount of available carbohydrate probably significantly increased the following years and helped sustain an enhanced diameter.

The vulnerability to cavitation was surprisingly low in shade acclimated saplings.  $\Psi_{PLC50}$  was close to levels observed two years after canopy opening (Fig. IV.1.2., Table IV.1.5), as well as those measured on saplings which grew in old forest gaps (unpublished results) in a nearby stand or on sun exposed twigs of mature trees ( $\Psi_{PLC50} = -3.22 \pm 0.07$  in Cochard *et al.* (1999)). No difference of vulnerability to cavitation between sapling grown in gap and in shade was also reported for *Rhododendron maximum* (Lipp & Nilsen, 1997), but these results contrast with those obtained on potted beech sapling grown at full or low irradiance and on sun and shade branches of adult trees (Cochard *et al.*, 1999, Cochard *et al.*, 1997). In both cases, light acclimated twigs or saplings were less vulnerable than shade acclimated ones. Similarly, previously shaded branches of mature beech trees that were exposed to higher light environment after thinning exhibited an intermediate vulnerability when compared to still-shaded and to light acclimated twigs (Lemoine *et al.*, 2002b). There were two important differences between our study and the earlier ones. First, vulnerability to cavitation was recorded on stems and not on one-year-old twigs like in the earlier studies. Since stems are a set of functional rings, differences between shade and light acclimated saplings could be small. Second, shade acclimated saplings in the field might experience pronounced soil water deficits because of the competition with mature trees (Aussenac, 2000) in contrast to those grown in controlled conditions and to adult trees (Rice, Matzner, Byer *et al.*, 2004). Few measurements realised in July and early August 2006 showed that predawn water potential of S sapling reached  $-1.66$  MPa versus  $-0.6$  MPa in SL saplings (data not shown). Cochard *et al.* (1999) and Lemoine *et al.* (2002b) suggested that xylem tensions that occurred during pit pore differentiation may affect xylem vulnerability to cavitation allowing pores to acclimate to these conditions. Since the low VPD in understory was counterbalanced by higher soil water deficit, our results suggest that xylem tension experienced by shaded saplings grown under a canopy may be similar to those experienced by saplings growing in gaps. This could explain the lack of observed difference of vulnerability to cavitation between saplings acclimated to shade and gap. In addition, and contrary to adult trees for which carbon gain depends mostly on their upper crown branches, carbon acquisition during sunflecks

might largely contribute to the seasonal carbon gain of shaded saplings (Cavender-Bares & Bazzaz, 2000, Leakey, Scholes & Press, 2005). Lower vulnerability to xylem embolism in shade acclimated saplings than in shaded potted seedlings or in shaded branches of adult trees, and higher  $K_{AL}$  values ( $8.22 \cdot 10^{-6}$  in Barigah *et al.* (2006) vs  $2.15 \cdot 10^{-4}$ ), suggested that these saplings may sustain higher transpiration flux and higher water potential gradient. It might help stomata of shaded saplings to remain open during and between sunflecks, allowing them to fulfil their carbon requirements.

In conclusion, vulnerability to xylem embolism increased transitorily in beech saplings after canopy opening. This precluded any increase in light saturated stomatal conductance during the first growing season after canopy opening despite a larger hydraulic conductance per unit leaf area due to a larger growth ring. These results suggest that the ability of beech sapling to fully use the available light for photosynthesis and growth will be delayed at least to the second growing season after canopy opening. For forest managers, this may indicate that beech saplings may benefit less from large canopy opening than other co-occurring species that may take a competitive advantage during the first growing season.

## 1.2. Les propriétés hydrauliques des semis d'érable sycomore ne sont pas modifiées suite à l'ouverture de canopée

Dans l'article précédent, nous avons choisi de ne présenter qu'une seule espèce, le hêtre. Mais les expériences ont aussi été conduites en parallèle sur l'érable sycomore, seule la description de l'anatomie du xylème n'a pas été réalisée. L'introduction et le matériels et méthodes ne seront donc pas repris dans ce sous chapitre. Néanmoins, il faut préciser que quelques problèmes ont été rencontrés lors de l'établissement des courbes de vulnérabilité chez les semis d'érable sycomore. Chez cette espèce, la conductance hydraulique à chaque étape de la baisse de pression ne pouvait être déterminé précisément car le flux d'eau à l'intérieur du plant ne se stabilisait pas. Une courbe de vulnérabilité n'a pu être établis que sur 6 plants (3 plants OL et 3 plants O) en 2005 et seulement sur 2 plants en 2006 sur un total de 16 plants. Dix plants supplémentaires ont alors été récoltés en 2006 trois semaines après la première récolte. Au total, les courbes de vulnérabilité ont pu être établies sur 2 plants OL et 2 plants O. Ce faible échantillon rend évidemment difficile toute analyse, néanmoins les résultats sont présentés.

La première année après l'ouverture de canopée, il n'y avait aucune différence significative de surface foliaire ( $A_L$ ), de surface de section de tige ( $A_S$ ) et de biomasse racinaire (BR) entre les semis mis en lumière (OL) et les semis ombre (O) (Table IV.1.6). Par contre, la deuxième année après l'ouverture de canopée, les semis OL avait une plus grande surface foliaire et une plus grande biomasse racinaire que les semis O. La biomasse de la partie aérienne et  $A_S$ , qui sont positivement corrélé ( $r^2=0.85$ ,  $p<0.0001$ ,  $n=45$ ), étaient aussi significativement plus grand chez les semis OL la deuxième année (Table IV.1.6).  $A_S$  et BR augmente avec l'augmentation de  $A_L$  ( $r^2=0.67$ ,  $p<0.0001$  et  $r^2=0.64$ ,  $p<0.0001$  pour chaque relation respectivement) mais les relations ne différaient pas entre traitement lumineux et entre année (Fig. IV.1.4). La conductance hydraulique spécifique foliaire de la tige défoliée ( $K_{AL}$ ) et la conductance hydraulique reportée à la surface de section de tige ( $K_{AS}$ ) n'étaient pas significativement différentes entre les semis O et OL (Table IV.1.7).  $K$  augmente avec l'augmentation de  $A_L$  et  $A_S$  ( $r^2=0.62$ ,  $p<0.0001$  et  $r^2=0.55$ ,  $p<0.0001$  pour chaque relation respectivement) mais les relations ne différaient pas entre année et entre traitement lumineux (Fig. IV.1.4). Enfin, la vulnérabilité à la cavitation des semis OL n'était pas significativement différente de celle des semis O la première comme la deuxième année après l'ouverture de canopée (Table IV.1.8, Fig. IV.1.4).

Table IV.1.6 : Surface foliaire totale ( $A_L$ ), biomasse de la partie aérienne (Biomasse PA), surface de section de tige ( $A_S$ ), biomasse racinaire (BR), ratio entre surface foliaire et surface de section de tige ( $A_L/A_S$ ) et le ratio entre surface foliaire et biomasse racinaire ( $A_L/BR$ ) de semis ombre (O) et mis en lumière (OL) d'érable sycomore, un et deux ans après l'ouverture de canopée. Les données représentent les moyennes  $\pm$  les erreurs standards (pour  $A_L$  et biomasse PA  $n = 18$  pour les semis O et OL; pour  $A_S$ ,  $A_L/A_S$  et  $A_L/BR$   $n = 10$  pour les semis O et OL). Deux lettres différentes sur la même colonne indiquent que les moyennes diffèrent de façon significative ( $p < 0.05$ ).

|                                           | Biomasse PA (g)   | $A_L$ (m <sup>2</sup> ) | $A_S$ (cm <sup>2</sup> ) | BR (g)             | $A_L/A_S$        | $A_L/BR$ (m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ) |
|-------------------------------------------|-------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------|------------------|--------------------------------------------|
| <b>1 an après l'ouverture de canopée</b>  |                   |                         |                          |                    |                  |                                            |
| O                                         | $8.8 \pm 0.94$ a  | $0.038 \pm 0.004$ a     | $0.357 \pm 0.048$ a      | $7.03 \pm 0.99$ a  | $1196 \pm 160$ a | $0.006 \pm 0.0004$ a                       |
| OL                                        | $12.6 \pm 1.76$ a | $0.069 \pm 0.013$ a     | $0.516 \pm 0.050$ a      | $11.67 \pm 1.79$ a | $1594 \pm 163$ a | $0.009 \pm 0.0015$ a                       |
| <b>2 ans après l'ouverture de canopée</b> |                   |                         |                          |                    |                  |                                            |
| O                                         | $13.1 \pm 1.50$ a | $0.071 \pm 0.010$ a     | $0.474 \pm 0.056$ a      | $10.41 \pm 1.47$ a | $1712 \pm 200$ a | $0.008 \pm 0.0004$ a                       |
| OL                                        | $23.6 \pm 3.13$ b | $0.118 \pm 0.016$ b     | $0.711 \pm 0.109$ b      | $16.67 \pm 3.35$ b | $1847 \pm 122$ a | $0.009 \pm 0.0011$ a                       |

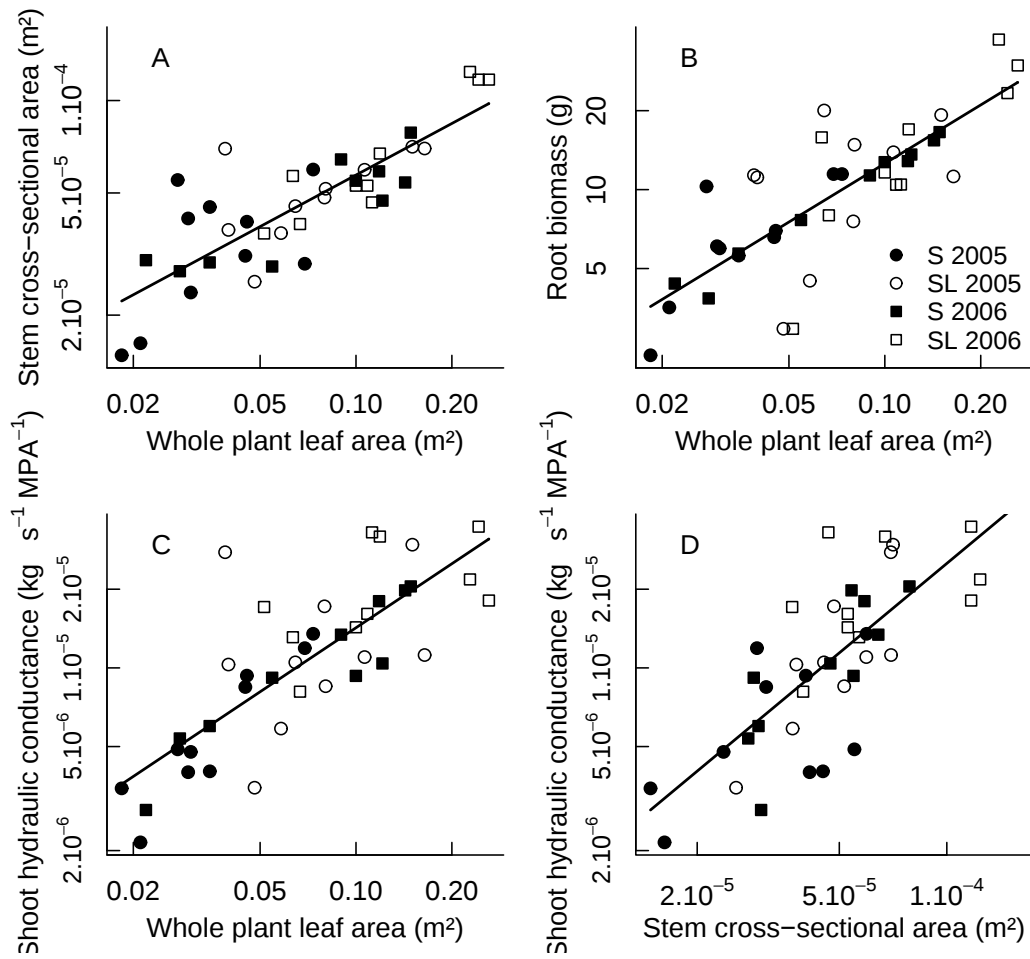


Fig. IV.1.4: **A.** Relation entre la surface foliaire totale et la surface de section de tige, **B.** Relation entre la surface foliaire totale et la biomasse racinaire, **C.** Relation entre la surface foliaire totale et la conductance hydraulique de la tige défoliée, **D.** Relation entre la surface de section de tige et la conductance hydraulique de la tige défoliée. Les données sont représentées pour les semis ombre, O (symbole plein) et mis en lumière, OL (symbole vide) d'érable sycomore, un (2005, cercle) et deux ans (2006, carré) après l'ouverture de canopée. Echelle log-log. Chaque valeur représente un semis.

Table IV.1.7 : Conductance hydraulique des tiges défoliées reportée à la surface foliaire (conductance hydraulique spécifique foliaire,  $K_{AL}$ ) et reportée à la surface de section de tige (conductance hydraulique spécifique,  $K_{AS}$ ) de semis ombre (O) et mis en lumière (OL) d'érable sycomore, un et deux ans après l'ouverture de canopée. Les données représentent les moyennes  $\pm$  les erreurs standards ( $n=10$  pour les semis O et OL). Deux lettres différentes sur la même colonne indiquent que les moyennes diffèrent de façon significative ( $p<0.05$ ).

|                                           | $K_{AL}$ ( $\text{kg s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$ ) | $K_{AS}$ ( $\text{kg s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{MPa}^{-1}$ ) |
|-------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|
| <b>1 an après l'ouverture de canopée</b>  |                                                               |                                                               |
| O                                         | $1.62.10^{-4} \pm 1.08.10^{-5} a$                             | $1.98.10^{-1} \pm 3.15.10^{-2} a$                             |
| OL                                        | $2.00.10^{-4} \pm 6.06.10^{-5} a$                             | $2.48.10^{-1} \pm 3.38.10^{-2} a$                             |
| <b>2 ans après l'ouverture de canopée</b> |                                                               |                                                               |
| O                                         | $1.42.10^{-4} \pm 1.05.10^{-5} a$                             | $2.34.10^{-1} \pm 2.53.10^{-2} a$                             |
| OL                                        | $1.82.10^{-4} \pm 2.80.10^{-5} a$                             | $3.29.10^{-1} \pm 5.44.10^{-2} a$                             |

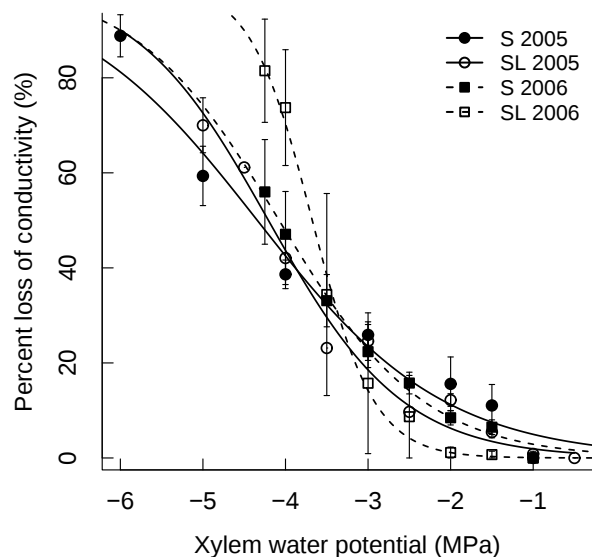


Fig. IV.1.5: Pourcentage de perte de conductivité en fonction du potentiel hydrique du xylème pour les semis ombre, O (symbole plein) et mis en lumière, OL (symbole vide) d'érable sycomore, un (2005, cercle, trait plein) et deux ans (2006, carré, trait pointillé) après l'ouverture de canopée. Les barres verticales représentent les erreurs standards à la moyenne (pour les semis O et OL,  $n=3$  la première année et  $n=2$  la deuxième année après l'ouverture de canopée).

Table IV.1.8 : Potentiel hydrique du xylème induisant 50% ( $\Psi_{PLC50}$ ) et 10% ( $\Psi_{PLC10}$ ) de perte de conductivité hydraulique pour les semis ombre (O) et mis en lumière (OL) d'érable sycomore, un et deux ans après l'ouverture de canopée. Les données représentent les moyennes  $\pm$  les erreurs standards (pour les semis O et OL, n=3 la première année et n=2 la deuxième année après l'ouverture de canopée). Deux lettres différentes sur la même colonne indiquent que les moyennes diffèrent de façon significative ( $p < 0.05$ ).

|                                           | $\Psi_{PLC50}$ (MPa) | $\Psi_{PLC10}$ (MPa) |
|-------------------------------------------|----------------------|----------------------|
| <b>1 an après l'ouverture de canopée</b>  |                      |                      |
| O                                         | $-4.34 \pm 0.22$ a   | $-1.86 \pm 0.31$ a   |
| OL                                        | $-4.16 \pm 0.18$ a   | $-2.35 \pm 0.25$ a   |
| <b>2 ans après l'ouverture de canopée</b> |                      |                      |
| O                                         | $-3.81 \pm 0.12$ a   | $-2.07 \pm 0.07$ a   |
| OL                                        | $-3.64 \pm 0.30$ a   | $-2.88 \pm 0.47$ a   |

Contrairement aux semis de hêtre, l'allocation de biomasse et les propriétés hydrauliques ne sont pas modifiés suite à l'ouverture de canopée chez les semis d'érable sycomore. La capacité à absorber l'eau au niveau du sol ( $A_L/BR$ ) et à transporter l'eau au niveau de la tige ( $A_L/A_S$ ) pour alimenter en eau les feuilles n'augmente pas chez les semis OL comparé aux semis O. Il n'y a pas non plus, au niveau anatomique, de modifications fonctionnelles du nouveau cerne (pas de changement dans  $K_{AS}$ ) qui permettrait d'augmenter l'efficacité de transport de l'eau et  $K_{AL}$ . Cette absence de changement suite à une ouverture de canopée n'est pas attribuée à l'incapacité des semis à ajuster rapidement leurs capacités de transport d'eau car les rapports  $K_{AL}$  et  $K_{AS}$  ne diffèrent pas de ceux de plants acclimatés à la lumière (résultats non montrés). Ces résultats diffèrent de ceux trouvés par Barigah et al. (2006) qui montraient une diminution de  $A_L/BR$  et une augmentation de  $K_{AL}$  avec l'augmentation de l'irradiance chez de jeunes semis d'érable sycomore en pot sous ombrière. En régénération naturelle la compétition aérienne et racinaire avec les semis voisins contraint alors peut être le pattern de développement des semis d'érable sycomore.

Sans augmentation de  $K_{AL}$ ,  $K_{AS}$  et  $A_L/BR$ , l'augmentation de transpiration par unité de surface foliaire en réponse à l'augmentation du VPD après création de trouée peut entraîner une augmentation du gradient de potentiel hydrique au sein de la plante (Sperry, 2000, Sperry *et al.*, 1993, Tyree, 2003). Dans une étude de Naidu et DeLucia (1997b) sur l'acclimatation de

semis acclimatés à l'ombre à l'ouverture de canopée, des semis de *Quercus Rubra* montraient une augmentation du gradient de potentiel hydrique qui compensait pour la limitation de la conductivité hydraulique et permettait aux semis de maintenir un plus grand taux de transpiration. La diminution de potentiel hydrique du xylème que peut supporter la plante sans risquer l'embolie dépend de sa vulnérabilité à la cavitation. Comme chez les semis de hêtre la deuxième année après l'ouverture du couvert, le niveau de  $\Psi_{PLC50}$  des semis O sont proches de ceux des semis mis en lumière (OL) et acclimatés à la lumière (résultats non montrés). Même si diminuer le potentiel hydrique du xylème compense pour la limitation de la conductance hydraulique, cette diminution reste limitée et peut contribuer à limiter l'augmentation de  $g_{sat}$  potentielle des semis OL (Fig. IV.1.6). Similairement à nos résultats mais sur une autre espèce d'érable, Naidu et DeLucia (1998) ne mettaient en évidence aucune augmentation de conductance stomatique chez des semis d'érable à sucre exposés pendant 30 jours à forte lumière par rapport aux semis maintenu à l'ombre.

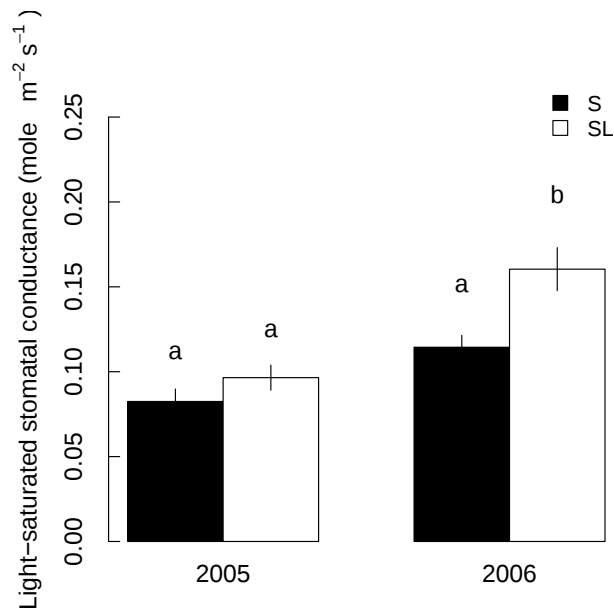


Fig. IV.1.6 : Conductance stomatique à lumière saturante ( $g_{sat}$ ) de semis ombre (O, barres noires) et mis en lumière (OL, barres blanches) d'érable sycomore, un (2005) et deux (2006) ans après l'ouverture de canopée. Les barres verticales représentent les erreurs standards à la moyenne ( $n = 10$  pour les semis O et OL). Deux lettres différentes au sein d'une année ou entre deux années indiquent une différence ( $p < 0.05$ ).

## **2. Light interception efficiency of two shade tolerant species (*Fagus sylvatica* L., *Acer pseudoplatanus* L.) as influenced by canopy opening: ontogenetic or true plasticity?**

B. CAQUET<sup>1,2</sup>, P. MONTPIED<sup>1</sup>, A. BARBACCI<sup>2</sup>, C. COLLET<sup>2</sup>, E. DREYER<sup>1</sup> and D. EPRON<sup>1</sup>

Addresses :

1.INRA, UMR1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières, F-54280 Champenoux.

2.INRA, UMR1092 Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois, F-54280 Champenoux.

### **2.1. Introduction**

In forest understory, shade tolerant species are able to germinate, establish and persist for long periods under closed canopy. This advance regeneration needs canopy gaps to enhance growth, reach the canopy and finally reproduce (Canham, 1988). Canopy gaps can be created by natural disruption or by silvicultural interventions as part of forest management by assisted-natural regeneration.

Canopy opening induces rapid and drastic changes in environmental conditions saplings are exposed to. It results in increased light availability from below 5% of incident irradiance above canopy in understory (Emborg, 1998, Madsen *et al.*, 1997) to much higher values in gap. Further, removal of competing adult trees induces larger air temperature, vapour pressure deficit as well as soil water and nutrients content in gap than in understory (Ritter *et al.*, 2006, Aussenac, 2000, Breda, Granier & Aussenac, 1995, Galhidy *et al.*, 2006). Many studies have shown that growth of advanced saplings increases following canopy opening (Mesquita, 2000, Devine *et al.*, 2006, Grogan *et al.*, 2005, Renninger *et al.*, 2007). However, this reaction is often delayed from several weeks up to few years after gap opening (Metslaid *et al.*, 2005, Collet *et al.*, 2001, Kneeshaw *et al.*, 2002, Mesquita, 2000). This delay can be hypothesized to be underlain by a progressive acclimation of saplings at physiological and morphological levels before being completely acclimated to the new growth conditions in gap. Acquired knowledge about long-term acclimation of shade acclimated saplings to canopy opening are scarce and dispersed. These studies analysed either how photosynthetic leaf traits (Renninger *et al.*, 2007, Reynolds *et al.*, 2003, Takahashi *et al.*, 2005), leaf characteristics (Aranda *et al.*, 2001, Uemura *et al.*, 2000), crown architecture (Sipe *et al.*, 1994) or water

transport capacities (Kneeshaw *et al.*, 2002, Maherali *et al.*, 1997, Naidu *et al.*, 1997b, Renninger *et al.*, 2007) respond to canopy opening. Nevertheless, they reveal that the acclimation process to the new growth conditions is gradual and this observations needs be examined in relation to the delay in growth increase after canopy opening.

In forest understory, where light is strongly limiting and variable (Gendron *et al.*, 2001), growth and survival of saplings is then closely related to their ability to efficiently intercept light then enhancing carbon gain. At individual tree scale, light interception efficiency (LIE) can be defined as the ratio of mean light intercepted per unit leaf area to light incident on a unit horizontal surface (Pearcy *et al.*, 1996). Then, in a given light environment, LIE depends on leaf area display within the crown volume and on light distribution over the sky hemisphere. Architectural arrangement is determined by branch number (Planchais *et al.*, 1998), length (Farque *et al.*, 2001, Valladares *et al.*, 1998, Falster *et al.*, 2003) and orientation (Poorter *et al.*, 1999, Beaudet *et al.*, 1998, King *et al.*, 1999, Kawamura *et al.*, 2002), leaf number and size (Valladares *et al.*, 2002b, Pearcy *et al.*, 2004, Delagrange *et al.*, 2006), dispersion (Valladares *et al.*, 1998, Farque *et al.*, 2001, Oconnell & Kelty, 1994, Pearcy *et al.*, 1996) and inclination (Valladares *et al.*, 1998, Farque *et al.*, 2001). At interspecific level, large differences in crown architecture and leaf form have been revealed between species and between shade tolerance groups (Poorter *et al.*, 1999, Beaudet *et al.*, 1998, Kawamura *et al.*, 2002, King *et al.*, 1999). Nevertheless, these differences resulted only in small differences in LIE among species under a similar light environment and no relationship between the degree of shade tolerance and LIE have been demonstrated to date (Valladares *et al.*, 2002b, Delagrange *et al.*, 2006, Pearcy *et al.*, 2004). In contrary, at the intraspecific level, large differences in crown architecture and LIE have been highlighted. Many studies have shown that shade acclimated saplings have an higher LIE (Farque *et al.*, 2001, Oconnell *et al.*, 1994, Pearcy *et al.*, 1996, Valladares *et al.*, 1998) than light acclimated saplings. Self-shading avoidance through reduced leaf overlap and more horizontal leaf inclination (Farque *et al.*, 2001, Valladares *et al.*, 1998) may contribute to increase LIE in shade acclimated saplings. Reduced leaf overlap can be achieved by branch and leaf number lowering (Sipe *et al.*, 1994), more horizontal branch spreading (Oconnell *et al.*, 1994), higher leaves dispersion (Planchais *et al.*, 1998) or petiole reorientation (Gálvez & Pearcy, 2003). However, lower LIE and more erected leaves of saplings under high irradiance allows light to penetrate deeper within the canopy (Fleck *et al.*, 2003, Niinemets, Cescatti & Christian, 2004b) and prevents risk of damage by intense radiation (Valladares *et al.*, 1998, Valladares *et al.*, 1999). Although

sapling crown morphology are different depending on growth light conditions, recent studies highlighted no irradiance-induced plasticity in LIE (Claveau, Messier, Comeau *et al.*, 2002, Delagrangé *et al.*, 2006). Higher irradiance induced larger sapling size leading to higher leaf overlap and lower light interception (Delagrangé *et al.*, 2006) but no true plasticity had been evidenced once the size effect (*i.e.* ontogenetic plasticity) was taken into account.

Contrary to a crown architecture developed under constant light conditions, saplings with shade acclimated crown shape are suddenly exposed to high light when the canopy is opened. Moreover, leaf area display in saplings exposed to high light after gap creation will depend on the number of leaf primordia in buds pre-formed in shade. In this study, we assessed how shade saplings acclimate to the new light environment after gap creation during winter, when saplings are leafless, through measuring LIE and its components, leaf overlap and leaf inclination. We paid attention to whether changes in LIE are sapling size dependent or the result of true plasticity. We examined two species, beech (*Fagus sylvatica* L.) and sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) for two years after canopy opening in winter. Both species tolerate shade at sapling stage and rapidly respond to canopy opening by increased growth. Three-dimensional images from digitised saplings allowed calculation of silhouette to total leaf area ratio, STAR (Carter & Smith, 1985, Oker-Blom & Smolander, 1988) as a proxy to LIE (Delagrangé *et al.*, 2006) and hemispherical photographs allowed characterization of light environment surrounding saplings. STAR was then integrated over the whole sky either in real light environment or in a reference light environment.

## 2.2. Materials and methods

### 2.2.1. Study site description and plant material

Study site is a deciduous forest stand in North-eastern France (49°04'40"N, 6°01'02"E), located on a limestone plateau, ca 300 m asl. Soil characteristics (calciisol 38-60 cm deep) are homogeneous over whole site (Piboule *et al.*, 2005). The stand was formerly managed as a coppice-with-standards and was converted during the 1960's into a mixed-species even-aged forest. Canopy is mainly composed of beech (*Fagus sylvatica* L.), sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.), field maple (*A. campestre* L.), Norway maple (*A. platanoides* L.), oaks (*Quercus petraea* Liebl. and *Q. robur* L.) and hornbeams (*Carpinus betulus* L.). Stand contains an abundant natural regeneration established under the closed

canopy. Regeneration is mainly beech, sycamore, Norway maple and field maple. Two separate plots 300 m apart were selected that contained regeneration patches with beech and sycamore saplings in mixture. Regeneration patches contained approximately 20 saplings per m<sup>2</sup> with heights ranging between 5 and 174 cm. In January 2005, each plot was split into two subplots and a felling was carried out in one of them, resulting in increased irradiance (shade to light (SL) treatment), while the full canopy was maintained in the other one (shade (S) treatment). Saplings used in this study are 10 m on both sides gap edge to ensure that light environment over saplings is representative of light treatment. Gap areas were 1979 m<sup>2</sup> in the first subplot and 427 m<sup>2</sup> in the other one.

Ten shade to light (SL) saplings and 10 shade (S) saplings per species with no visible damage and with height ranging between 50 cm and 1 m were selected immediately after canopy opening in each plot. In 2006, annual growth rings on the stem base were counted on an other set of plants (8 S and 8 SL saplings) and sapling age ranged between 11 and 18 years. Plots are fenced to prevent browsing by deer.

#### 2.2.2. Sapling digitization

Measurements were made on the 40 saplings in August 2005 and then repeated on the same plants one year later in order to characterize the changes in leaf arrangement and orientation.

Leaves and axes spatial distribution was recorded using a Fastrak electromagnetic 3D digitiser (Polhemus Inc., Colchester, VT, USA) as described by Sinoquet *et al.* (1998). This apparatus was associated with the 3A computer software (Adam, Sinoquet, Godin *et al.*, 1999). Axes were digitised measuring spatial coordinates of points along axes every 5 cm approximately. Base diameter and diameter of each current year growth units were also measured. Leaves were described by (1) their position at the lamina-petiole junction (x, y and z coordinates), and (2) by leaves orientation described by Euler angles (leaf elevation, leaf azimuth and leaf twist around midrib). These latter angles were measured holding the pointer along the midrib and parallel to the leaf blade. Leaf length and width were measured with a ruler to the nearest mm.

#### 2.2.3. Irradiance microclimate measurement

In 2005 and 2006, irradiance microclimate above saplings was estimated by hemispherical photographs. Photographs were taken over each sapling at 1.50m above ground on cloudy days as homogeneous as possible. Colour photographs were taken with a digital camera (Coolpix 5000 with a FC-E8 fish-eye lens, Nikon Corporation, Tokyo, Japan). A homemade auto-levelling mount and north indicator (Piboule *et al.*, 2005) were used in association with a remote control (Digisnaps 2500, Harbortronics, Gig Harbor, WA, USA). On a cloudy day, sky luminance may be highly variable day to day. Then, in order to homogenize the treatment of photographs, sky luminance was measured on 1° angle with a spotmeter (model Dualmaster L-558, Sekonic, NY, USA) pointed on few vegetation free sky areas. Exposure was tuned on digital camera 2 IL (index of lumination) over the values given by the spotmeter.

Each photograph was then thresholded with an algorithm developed for this work as described below. Despite the previous step (luminance homogenisation), some problems linked to the counter-light, especially when the light of the sun was too strong, were still present in the pool of photographs. To solve this problem that would have led to an over-estimation of the light area, a pre-process tool has been added to the threshold step. A small square filter with an area equals to 3% of the area of the whole picture, scanning successively the whole picture, has been used to detect the sky areas with strong counter-light. For each position taken by the filter, the contrast of the sub-area was evaluated: if, in an area, the number of pixels with a value equals to 255, corresponding to a strong counter-light area, was important (2% of the area of the small filter area) and if in this area the interval of the grey-value was over 100 then the area was considered in strong counter-light and thresholded with a special threshold value. When the value of a pixel was over 220 then the pixel was attributed to sky and was coloured in white otherwise the pixel was attributed to vegetation mask and coloured in black. Once this pre-process step achieved, the whole picture was thresholded with a value computed with the histogram of the photograph. The mode corresponding to the sky (the highest one) was determined and the threshold value set equal to 30% inferior to the value of the mode.

Photographs were then analysed to calculate the transmitted light for different elevation and azimuth angles using Gap Light Analyzer (GLA) software (version 2.0, Frazer *et al.* (1999)). The relative amount of transmitted total light (diffuse and direct) was simulated from 1 June to 30 September and Standard Overcast Sky (SOC) distribution model was used with a clear-sky transmission coefficient equal to 0.6. The relative amount of transmitted total

light (relative photosynthetic photon flux density, PPFD) above each plant on the whole growing season was calculated. As a step of analyse of whole plant light interception, sky hemisphere was partitioned into 4050 sectors using 90 azimuth and 45 elevation angles. GLA calculates irradiance on a horizontal receiving surface but analyse of plant light interception need to evaluate irradiance received by an area perpendicular to solar radiation. Irradiance from each sky hemisphere sector was then calculated as :

$$I = \%Total / \sin(El) \quad (1)$$

with El, elevation angle at the center of the sky hemisphere sector and %Total, the relative amount of total light calculated by GLA.

The photographs threshold procedure was calibrated each year comparing relative PPFD calculated from hemispherical photographs to the percentage of above canopy light (PACL) values obtained from light sensor measurements. The calibration was performed using another series of 41 photographs taken close to 41 photosynthetically active radiation sensors (type CBE, Solems S.A., Palaiseau, France) installed along four transects spanning the shade and gap subplots, and three reference sensors installed in full light conditions. Each year, measurements on the sensors were made during the whole growing season and PACL values integrated over the growing season were calculated for each of the 41 measurement points and used to calibrate the threshold procedure.

#### 2.2.4. Simulation of whole-plant light interception

After sapling digitization, virtual three-dimensional mock-up of each sapling was reconstructed using VegeSTAR 3 software (version 3.2.0, Adam *et al.* (2004)). In order to determine total leaf area of saplings, the species-specific relationships between leaf area (a), leaf length (l) and leaf width (w) were computed. The relationship was established from 1-2 leaves per sapling sampled in shade and in gap. For sycamore, the relationship was  $a = 0.65 lw$  ( $n=24$ ,  $r^2=0.995$ ) and for beech,  $a = 0.67 lw$  ( $n=32$ ,  $r^2=0.998$ ). For each species, a polygonal leaf prototype, that mimicked real leaf shape and obeyed the above relationship, was drawn and applied to mock-ups.

Light interception efficiency was evaluated by STAR (Silhouette to Total Area Ratio) on mock-ups containing leaves and axes. Directional STAR ( $STAR_{\Omega}$ ) was calculated with VegeSTAR 3 as the ratio of projected leaf area in a given radiation direction ( $\Omega$ ) to the total

leaf area. Projected leaf area was viewed with an orthographic camera, i.e. a camera with parallel beams representing directional radiation. Taking into account whole incident irradiance required representation of sky hemisphere like a set of directional sources. Sky hemisphere was then divided into 46 facets with approximately equal adjacent solid angles and called “turtle sky” (Den Dulk, 1989).  $STAR_{\Omega}$  was calculated in these 46 directions  $\Omega$ . Each direction  $\Omega$  was defined by its elevation ( $\Omega_{El}$ ) and azimuth ( $\Omega_{Az}$ ) angles.

STAR was divided into 2 components: leaf inclination (Li) and leaf overlapping (Lo) (Pearcy *et al.*, 1996, Farque *et al.*, 2001) as :

$$STAR_{\Omega} = \frac{A_{\Omega}}{A_t} = \frac{\sum a_{\Omega}}{A_t} \times \frac{A_{\Omega}}{\sum a_{\Omega}} = Li_{\Omega} \times Lo_{\Omega} \quad (2)$$

with  $a_{\Omega}$ , projected area of one leaf with area =  $a$  in the direction  $\Omega$ ;  $A_{\Omega}$ , projected leaf area in the direction  $\Omega$  and  $A_t$ , total leaf area. The calculation of  $a_{\Omega}$  was described in Delagrange *et al.* (2006).

In a second step, for calculation of light interception efficiency in a given light environment, the 46 values of  $STAR_{\Omega}$  and  $Li_{\Omega}$  were weighted by incident irradiance incoming from each turtle sky facet ( $I_{\Omega}$ ) (scaled so that  $\sum I_{\Omega} = 1$ ) and summed as :

$$STAR = \sum_{\Omega} STAR_{\Omega} \times I_{\Omega} \quad (3)$$

$$Li = \sum_{\Omega} Li_{\Omega} \times I_{\Omega} \quad (4)$$

Lo was calculated as the ratio between STAR and Li.

STAR, Li and Lo of saplings were computed in their surrounding environment ( $STAR_{sky}$ ), described by hemispherical photographs, and in a reference light environment (Standard OverCast distribution,  $STAR_{soc}$ ). In the first case, calculating  $I_{\Omega}$  required matching each GLA sector to proper turtle sky facet and then summing irradiance incoming from each GLA sector corresponding to a turtle sky facet.

#### 2.2.5. Leaf inclination and orientation

To analyse the effect of leaf orientation on light interception efficiency, leaf inclination was computed and mean orientation (azimuth and elevation) of leaves and of irradiance in the sky hemisphere was evaluated.

Leaf inclination, i.e. the angle between the leaf normal and the vertical, was computed as :

$$\arccos(|\cos(\phi) \cos(\theta)|) \quad (5)$$

and the leaf inclination distribution was evaluated for each species and light treatment as mean relative leaf area by angle class with 10° width.

Mean leaf orientation of each plant and mean irradiance orientation above each plant was calculated. For one plant, spatial coordinates of each leaf and each turtle sky facet was weighted by single leaf area ( $a_i$ ) and  $I_{\Omega}$  respectively (scaled so that  $\sum a_i=1$  and  $\sum I_{\Omega}=1$ ) and summed as :

$$\overrightarrow{Lvector} = \sum_{i=1} \left[ a_i \times \begin{pmatrix} x_{Li} \\ y_{Li} \\ z_{Li} \end{pmatrix} \right] \quad (6)$$

$$\overrightarrow{Ivector} = \sum_{i=1} \left[ a_i \times \begin{pmatrix} x_{Ii} \\ y_{Ii} \\ z_{Ii} \end{pmatrix} \right] \quad (7)$$

With L vector and I vector, the mean leaf vector and the mean irradiance vector respectively;  $x_{Li}$ ,  $y_{Li}$ ,  $z_{Li}$  the spatial coordinates of unit normal leaf i vector;  $x_{Ii}$ ,  $y_{Ii}$ ,  $z_{Ii}$  the spatial coordinates of unit vector pointing to center of each turtle sky facet i. Mean vectors were then normalized to 1 and vector elevation and azimuth was calculated.

#### 2.2.6. Statistical analysis

All statistical analyses were performed with the statistical software R version 2.5.1 (R Development Core Team, 2007). For analyses of relationships in function of relative PPFD received by plants, a mixed effects linear model was used with relative PPFD as covariate and year as fixed effect and a random sapling effects to take into account dependencies between measurements (same saplings were measured each year). Because effect of PPFD received by plants on tested variables (STAR, Li, Lo) might be confounded with ontogenic effects

mediated by size, a mixed effects linear model with log transformed leaf area ( $A_t$ ) as covariate, light treatment (O or OL) and year as fixed effects and a random sapling effects to take into account dependencies between measurements. PPFD received by plants being on a large range within SL treatment (see results) because of difference in gap area between subplot, a random effect on subplot was added in the previous model to take into account PPFD differences received by plants within each light treatment. In the case when light treatment and year effects existed, slopes and intercept were compared by contrast analysis with the *multcomp* R package (Hothorn *et al.*, 2007). For all relationships, normality and homoscedasticity of standardized residuals were graphically checked.

Comparison of leaf distribution between S and SL saplings was made with the Kolmogoroff-Smirnoff test. For each species, distributions were compared between S and SL treatments for each year and between years for each treatment

## 2.3. Results

### 2.3.1. Light interception efficiency

The figure IV.2.1 shows first that in S treatment relative PPFD was between 1.7 and 11.1 % while PPFD received by plants in SL treatment is on a larger range (18.1 to 57.7 %), due to the difference of gap area between the two plots.

S and SL saplings displayed similar leaf area one year after canopy opening either for beech or sycamore ( $p=0.1226$  and  $p=0.2906$  respectively). Two year after canopy opening, total leaf area increased with increasing PPFD and was therefore higher in SL than S saplings (Fig. IV.2.1). This increase was higher in beech than in sycamore saplings.  $STAR_{sky}$  and  $STAR_{soc}$  also were linearly related with relative PPFD. Evaluation of  $STAR_{soc}$  allowed to analyse sapling architecture acclimation by comparing light interception efficiency in the same light environment for S and SL saplings. In beech saplings,  $STAR_{sky}$  and  $STAR_{soc}$  decreased with increasing PPFD both years ( $p<0.02$  and  $p<0.0001$  the first and the second year respectively for  $STAR_{sky}$ ,  $p<0.0001$  the both years for  $STAR_{soc}$ ) but decrease was higher the second year after canopy opening (Fig. IV.2.1). Contrary to beech, there is no significant relationship between  $STAR_{sky}$  and relative PPFD in sycamore saplings (Fig. IV.2.1) while

STAR<sub>soc</sub> decreased with increased PPFD both the first and the second year after canopy opening ( $p < 0.0001$  the both years).

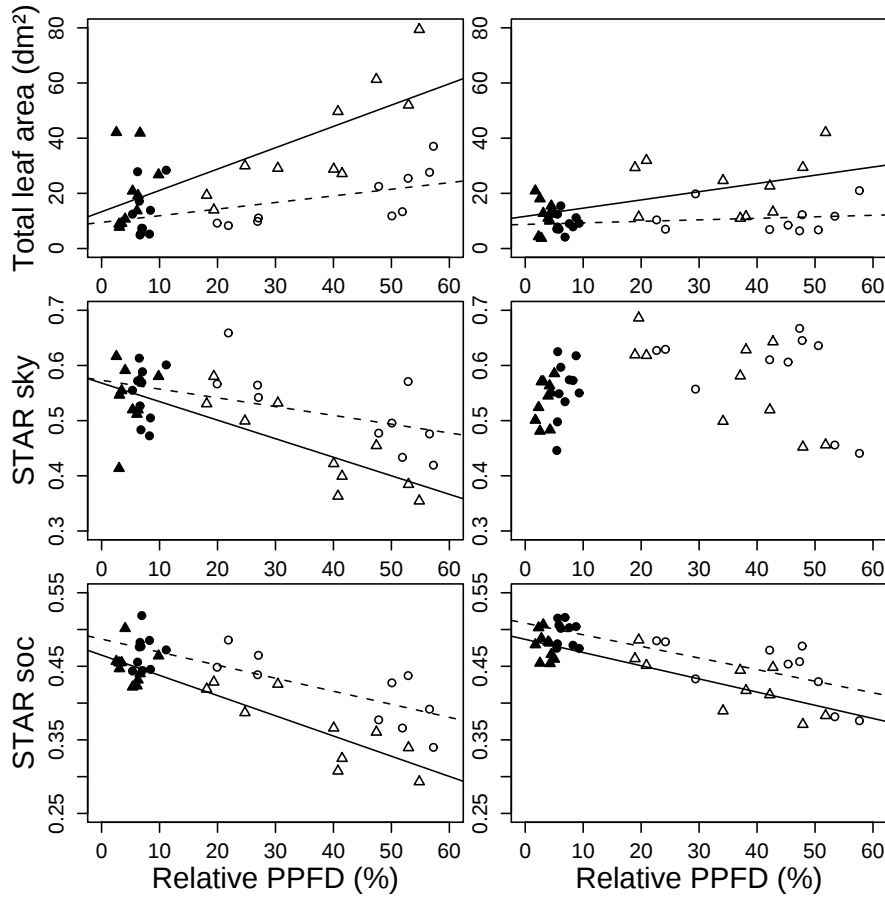


Fig. IV.2.1 : Total leaf area, STAR<sub>sky</sub> and STAR<sub>soc</sub> as a function of relative PPFD for beech (left) and sycamore (right) saplings. Data are represented for shade, S (closed symbols) and shade to light, SL (open symbols) saplings, one (circles) and two years (triangle) after canopy opening. Each value represents a single seedling.

### 2.3.2. True plasticity or ontogenic effects?

Effect of PPFD received by plants on STAR might be confounded with ontogenic effects mediated by size, evaluated by total leaf area (At). In beech saplings, slopes against  $\log(\text{At})$  were significantly different between S and SL treatments for all variables (STAR and its components) but  $\text{Li}_{\text{soc}}$  (Table IV.2.1, Fig. IV.2.2), while in sycamore saplings slopes did not differ between both light treatments (Table IV.2.1, Fig. IV.2.3). In both species, relationships between each variable and  $\log(\text{At})$  did not differ between years for S and SL saplings (Table IV.2.1) except for  $\text{Li}_{\text{soc}}$  in beech. A single linear relationship for both years is

therefore shown (Fig. IV.2.2 and IV.2.3). In sycamore saplings,  $Li_{soc}$  did not change with increasing leaf area and light treatment (Fig. IV.2.3), while  $Li_{sky}$  increased with leaf area and was higher in SL saplings than in S saplings (Fig. IV.2.3).

Table IV.2.1 : Results of ANOVA to evaluate effect of light treatment (L) and year (Y) on  $STAR_{sky}$ ,  $Li_{sky}$ ,  $Lo_{sky}$ ,  $STAR_{soc}$ ,  $Li_{soc}$  and  $Lo_{soc}$  with log-transformed total leaf area as covariable (log (At)) for beech (*Fagus*) and sycamore (*Acer pseudo.*) saplings. Values represent p value of main effect and interactions with in bold significant values. Only significant interactions are presented.

| Species      | Tested variable | main effect      |                  |        | interaction      |               |               |
|--------------|-----------------|------------------|------------------|--------|------------------|---------------|---------------|
|              |                 | log (At)         | L                | Y      | log (At) : L     | log (At) : Y  | L : Y         |
| Fagus        | $STAR_{sky}$    | <b>0.0004</b>    | 0.1327           | 0.2288 | <b>0.0005</b>    | -             | -             |
|              | $Li_{sky}$      | <b>0.0032</b>    | 0.2131           | 0.9237 | <b>0.0276</b>    | -             | -             |
|              | $Lo_{sky}$      | <b>&lt;.0001</b> | <b>0.0136</b>    | 0.7855 | <b>&lt;.0001</b> | -             | -             |
|              | $STAR_{soc}$    | <b>&lt;.0001</b> | <b>0.0107</b>    | 0.3136 | <b>0.0018</b>    | -             | -             |
|              | $Li_{soc}$      | 0.077            | <b>0.0006</b>    | 0.1263 | -                | <b>0.0066</b> | <b>0.0065</b> |
|              | $Lo_{soc}$      | <b>&lt;.0001</b> | <b>0.0234</b>    | 0.9959 | <b>0.0001</b>    | -             | -             |
| Acer pseudo. | $STAR_{sky}$    | <b>0.0198</b>    | 0.0611           | 0.6518 | -                | -             | -             |
|              | $Li_{sky}$      | <b>0.0027</b>    | <b>&lt;.0001</b> | 0.4718 | -                | -             | -             |
|              | $Lo_{sky}$      | <b>&lt;.0001</b> | <b>0.0029</b>    | 0.9234 | -                | -             | -             |
|              | $STAR_{soc}$    | <b>0.0001</b>    | <b>0.0035</b>    | 0.4798 | -                | -             | -             |
|              | $Li_{soc}$      | 0.563            | 0.2587           | 0.2038 | -                | -             | -             |
|              | $Lo_{soc}$      | <b>&lt;.0001</b> | <b>0.0035</b>    | 0.7785 | -                | -             | -             |

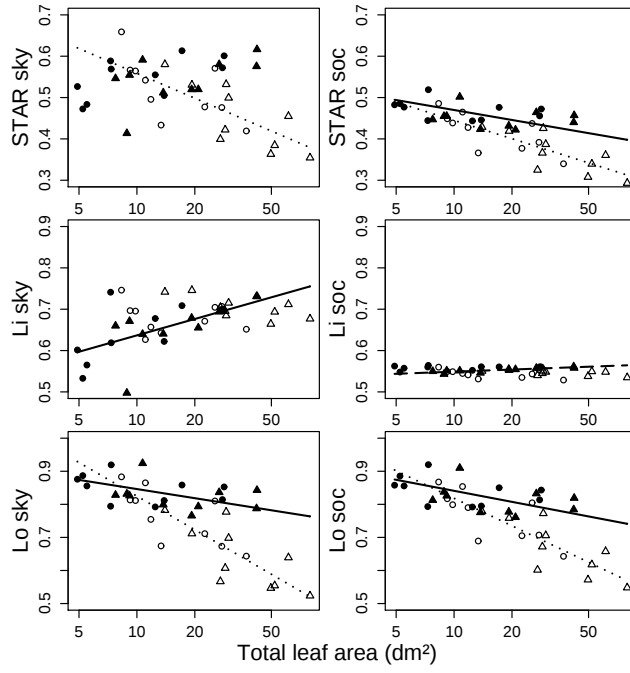


Fig. IV.2.2 : Left,  $STAR_{sky}$ ,  $Li_{sky}$  and  $Lo_{sky}$  as a function of total leaf area; right,  $STAR_{soc}$ ,  $Li_{soc}$  and  $Lo_{soc}$  as a function of total leaf area for beech saplings. Data are represented for shade, S (closed symbols) and shade to light, SL (open symbols) saplings, one year (circle) and two year (triangle) after canopy opening. Each value represents a single seedling and x axis is scaled log.

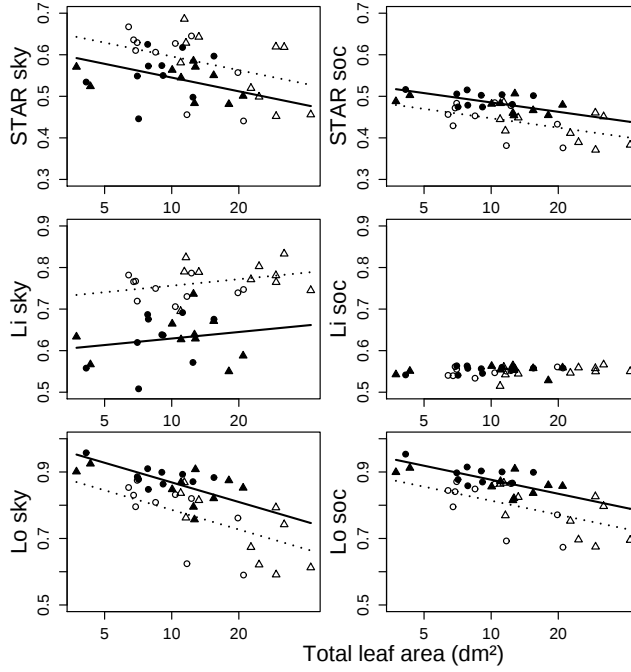


Fig. IV.2.3 : Left,  $STAR_{sky}$ ,  $Li_{sky}$  and  $Lo_{sky}$  as a function of total leaf area; right,  $STAR_{soc}$ ,  $Li_{soc}$  and  $Lo_{soc}$  as a function of total leaf area for sycamore saplings. Data are represented for shade, S (closed symbols) and shade to light, SL (open symbols) saplings, one year (circle) and two year (triangle) after canopy opening. Each value represents a single seedling and x axis is scaled log.

In contrary,  $STAR_{sky}$ ,  $STAR_{soc}$ ,  $Lo_{soc}$  and  $Lo_{sky}$  decreased with leaf area and treatment effect was significant for all but  $STAR_{sky}$  (Fig. IV.2.3). In beech saplings,  $STAR_{soc}$ ,  $Lo_{soc}$  and  $Lo_{sky}$  slightly decreased with increasing leaf area in S sapling ( $p < 0.0001$ ,  $p = 0.0015$  and  $p = 0.0199$  respectively) while this decrease was steeper in SL saplings ( $p < 0.0001$  for all slopes, Fig. IV.2.2). Changes in  $STAR_{sky}$  with increasing leaf area were similar to those of  $STAR_{soc}$ ,  $Lo_{soc}$  and  $Lo_{sky}$ , besides there was no significant relationship between  $STAR_{sky}$  and leaf area in S saplings (Fig. IV.2.2). For Li component of STAR in beech saplings, there was no significant effect of leaf area on  $Li_{soc}$  in beech saplings except a slight increase of  $Li_{soc}$  with leaf area in shade saplings the second year after canopy opening ( $p = 0.0377$ , Fig. IV.2.2). For  $Li_{sky}$ , there was a leaf area effect only in S saplings (Table IV.2.1, Fig. IV.2.2).

### 2.3.3. Leaf inclination distribution and mean leaf orientation

Mise en forme : Puces et numéros

Analyse of leaf inclination distribution and of mean leaf orientation compared with mean irradiance orientation allowed us documenting the leaf inclination component of  $STAR_{sky}$ . Leaf inclination distributions of both species were characterized by fairly horizontal leaves and distribution comparison by Kolmogorof-Smirnov test showed no significant difference between year and light treatment (Fig. IV.2.4). But changes in leaf inclination calculated as the angle between the leaf normal and the vertical take only into account modifications in elevation and rolling angle of leaves. Figures IV.2.5 and IV.2.6 compare azimuth and elevation of the mean leaf normal (L) vector to those of the mean irradiance (I) vector. For both species and both treatment, elevation of mean L and I vector was high, i.e. the I and L vectors are nearly vertical and leaves are therefore nearly horizontal. These 2 vectors were in the same elevation range, i.e.  $\pm 20^\circ$ . For most SL sycamore saplings, azimuth of mean L and I vector were in the same quadrant ( $\pm 45^\circ$ ) while most S sycamore saplings have azimuth of mean L vectors between  $45$  and  $90^\circ$  to those of I vectors (Fig. IV.2.6). No trend was observed for beech S and SL saplings (Fig. IV.2.5), but the mean leaf inclination angle was higher in SL saplings ( $27.75^\circ \pm 0.18$ ) than in S saplings ( $18.53^\circ \pm 0.18$ ), i.e. the leaves were more erected in beech SL saplings (Fig. IV.2.4).

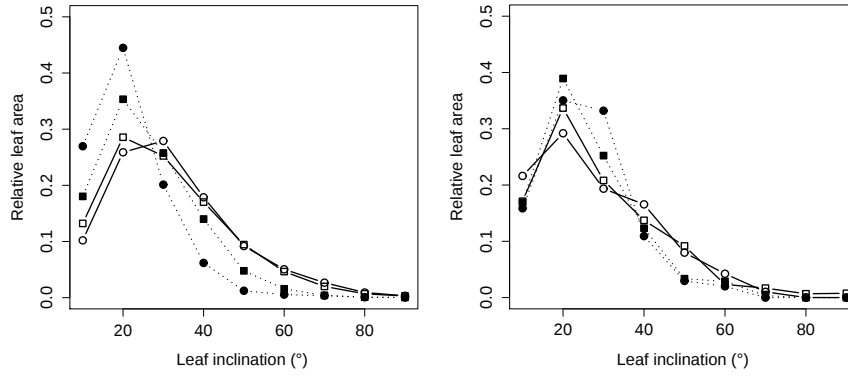


Fig. IV.2.4 : Distribution of leaf inclinations, expressed as a fraction of total leaf area, for beech (left) and sycamore (right) saplings. Data are represented for shade, S (closed symbols) and shade to light, SL (open symbols) saplings, one (circles) and two years (squares) after canopy opening. Angle classes with a 10° width.

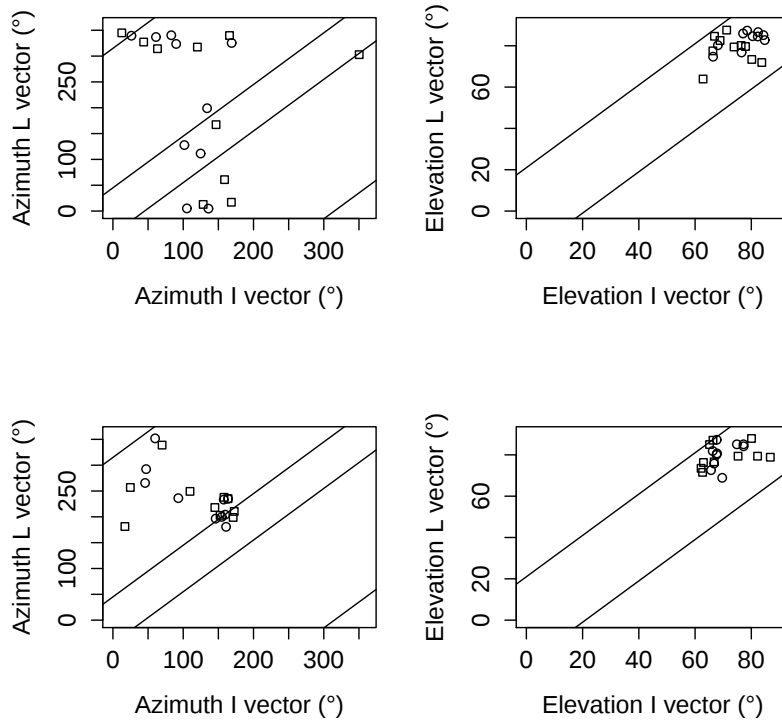


Fig. IV.2.5 : Relationship between azimuth of mean leaf vector (L vector) and azimuth of mean irradiance vector and relationship between elevation of mean leaf vector (L vector) and elevation of mean irradiance vector (I vector) for shade, S (the higher part) and shade to light, SL (the lower part) beech saplings. Line represent a range of  $\pm 45^\circ$  for azimuth and  $\pm 20^\circ$  for elevation. Each value represents a single seedling.

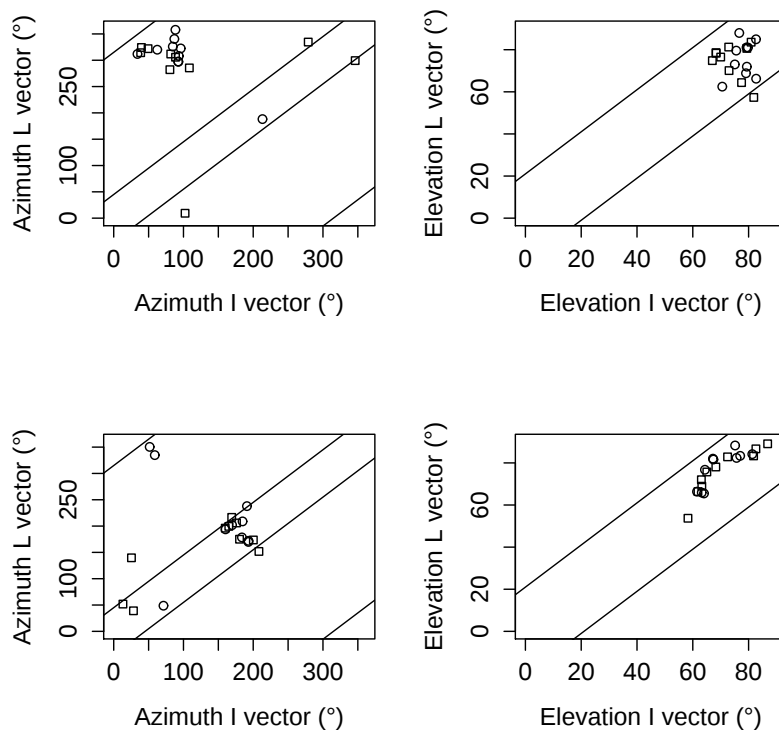


Fig. IV.2.6 : Relationship between azimuth of mean leaf vector (L vector) and azimuth of mean irradiance vector (I vector) and relationship between elevation of mean leaf vector (L vector) and elevation of mean irradiance vector (I vector) for shade, S (the higher part) and shade to light, SL (the lower part) sycamore saplings. Line represent a range of  $\pm 45^\circ$  for azimuth and  $\pm 20^\circ$  for elevation. Each value represents a single seedling.

#### 2.4. Discussion

Whatever the light environment above saplings (their surrounding light environment or reference light environnement), STAR decreased with increasing leaf area in beech and sycamore saplings. But there exists large differences between species. Comparing S and SL saplings in a similar light environment (standard overcast light distribution, SOC) allowed to detect changes in sapling crown architecture developed in understory or in gap. In beech saplings,  $STAR_{soc}$  decreased with increasing leaf area only slightly in S saplings compared to SL saplings leading then to higher LIE differences between S saplings and large SL saplings (Fig. IV.2.2). In contrary in sycamore saplings,  $STAR_{soc}$  decreased with leaf area in S as well as SL saplings and for a same leaf area  $STAR_{soc}$  was higher in S saplings (Fig. IV.2.3). These results contradicts the study of Delagrangé *et al.* (2006) realised on 1-2 year old beech and sycamore seedlings grown under neutral shadings nets, showing that differences of STAR

observed between saplings acclimated to shade and light was only due to irradiance-induced differences in sapling size. Their study was realised on young shade acclimated saplings displaying small total leaf area (around 5 dm<sup>2</sup>), while in our study saplings were under canopy for a long time and had a higher leaf area. Differences between both studies highlight that even if STAR decreases with leaf area in young stages, spreading of leaf area during the development of shade acclimated saplings minimizes self shading compared to light acclimated saplings. Slight increase in leaf overlap with increasing leaf area in understory beech saplings allows maintaining high STAR<sub>soc</sub> (Fig. IV.2.2) and supposes establishment of an architecture minimizing self-shading during the development of saplings in understory. Leaves spread in planes along sides of plagiotropic twigs leading to a tabular leaf display, as in beech understory saplings (Kunstler *et al.*, 2005), can indeed minimize self-shading during the development and could be a factor accounting for shade tolerance in this species. In sycamore S saplings, higher STAR<sub>soc</sub> was explained by lower self-shading compared to SL saplings displaying the same leaf area. In the case of an orthotropic growth form as in sycamore, other features than horizontal leaf spread have to be invoked for explaining self shading avoidance. In this latter species, an opposite-decussate phyllotaxy combined to a regular decrease in leaf area and petiole length along the growth unit might be an efficient way to avoid self shading, provided the plant had few branches.

After canopy opening, leaf overlap was higher in beech and sycamore SL saplings than in S saplings while leaf area did not increase the first year after canopy opening. This highlighted a true plasticity of saplings in response to canopy opening in both species. The size-independent plasticity in SL saplings may result from changes in leaf arrangement leading to increased ratio of total leaf area to projected crown area, as shown by Beaudet and Messier (1998) in beech and sugar maple saplings along a light gradient. Increase of the ratio could result from higher ramification number (Sipe *et al.*, 1994), lower leaf dispersion (Planchais *et al.*, 1998) or lesser plagiotropy for beech (Kunstler *et al.*, 2005). Changes in leaf arrangement led to strong increase in leaf overlap with increasing leaf area in beech saplings while in sycamore saplings, despite of morphological changes increasing leaf overlap, effect of leaf area increase on STAR<sub>soc</sub> and Lo<sub>soc</sub> was the same in S and SL saplings. A study performed on the same experimental site as ours showed a straightening of beech sapling main axis the first year after canopy opening whereas not such a phenomenon was observed in sycamore (unpublished data). In beech, we observed also a enhancement of branching density along the axes after canopy opening which was not the case in sycamore. In this latter

species, however shortening of the length of petioles under the mechanical constraint of supporting heavier leaves because of higher LMA (Niinemets, Portsmouth & Tobias, 2006) might be invoked for explaining higher self shading independently from leaf area in SL saplings. These differences between beech and sycamore highlight different morphological changes, and it would be interesting to study changes in fine scale morphology in these species in response to canopy opening.

In sycamore saplings,  $STAR_{sky}$  did not decrease with increasing irradiance contrary to  $STAR_{soc}$  (Fig. IV.2.1) and  $STAR_{sky}$  of SL saplings was similar than in S saplings (Fig. IV.2.1 and IV.2.3). This indicates an acclimation of SL saplings to surrounding light environment. Indeed, the higher  $Li_{sky}$  in SL saplings compared to S saplings counterbalanced the lower  $Lo_{sky}$ . Higher  $Li_{sky}$  was not explained by change in leaf inclination because  $Li_{soc}$  was not significantly different between S and SL saplings. This was confirmed by no significant change in leaf inclination distribution, i.e. no change in leaf elevation angle and leaf rolling around the midrib angle (Fig. IV.2.4). Otherwise, azimuth leaves orientation changed. Azimuth and elevation of mean leaf vector corresponded to azimuth and elevation of mean light vector, indicating that sycamore leaves turned toward the direction where there is more light in average. These results are consistent with those of Valladares *et al.* (2002b) who observed foliage orientation toward the brightest region of the sky and then a large impact of leaf inclination in modulation of LIE. In contrary, Delagrangue *et al.* (2006) showed only a small influence of  $Li_{sky}$  on light interception efficiency in sycamore saplings. However, they compared saplings grown at different levels of irradiance under shading nets, where light is more evenly distributed than in gaps, which could explain the small effect of leaf inclination on STAR in their study. Contrary to sycamore saplings, SL beech saplings did not turn their leaves in any particular direction but showed slightly more erected leaves than S saplings. Erected leaves may allow beech to limit risk of damage by intense radiation (Valladares *et al.*, 1998, Valladares *et al.*, 1999).

In conclusion, beech and sycamore show a true plasticity to canopy opening with change in leaf arrangement from the first year after canopy opening leading to lower light interception efficiency in SL saplings compared to S sapling. SL sycamore saplings are able to counterbalance leaf overlap increase by mean leaves orientation toward average light direction on the whole growing season, allowing to keep high LIE in gap environment. Finally, beech and sycamore saplings minimize leaf overlap in understory and beech understory saplings seems to be able to maintain large LIE in understory despite total leaf

area increase during their development, which could be a factor accounting for shade tolerance.

### **3. Réponse de la photosynthèse foliaire à l'ouverture de la canopée et conséquence sur l'assimilation nette de la plante entière**

#### **3.1. Introduction**

Dans les forêts naturelles et exploitées, la disponibilité des ressources est spatialement et temporellement hétérogène et est fortement dépendante des événements de perturbation qui altèrent la structure de la forêt. Ces événements sont majoritairement des créations de trouées par des perturbations naturelles (chute d'un arbre, tempête) ou anthropique (interventions sylvicoles). La régénération avancée, principalement composée d'espèces tolérantes à l'ombre capable de s'établir et de persister pendant de longues périodes sous canopée fermée, a besoin de ces trouées pour augmenter leur croissance, atteindre la canopée et finalement se reproduire. L'ouverture de la canopée au-dessus d'une régénération avancée induit des changements importants et rapides des conditions environnementales auxquels les semis sont exposés. Le retrait des arbres adultes compétiteurs résulte principalement en une augmentation de la disponibilité en lumière (Beaudet *et al.*, 2002, Emborg, 1998, Madsen *et al.*, 1997) mais aussi dans une augmentation de la température de l'air, du déficit de pression de vapeur d'eau, de la disponibilité en eau du sol et de la minéralisation azotée (Aussenac, 2000, Breda *et al.*, 1995, Galhidy *et al.*, 2006, Madsen, 1995, Ritter *et al.*, 2006). L'acclimatation des semis à des changements de disponibilité en lumière a été bien étudiée, particulièrement le rétablissement après photoinhibition des feuilles existantes (Yamashita *et al.*, 2000, Houter *et al.*, 2005, Krause *et al.*, 2001), les changements d'anatomie foliaire (Naidu *et al.*, 1997a, Oguchi *et al.*, 2006), des traits photosynthétiques (Naidu *et al.*, 1997a, Shimizu *et al.*, 2006, Tognetti *et al.*, 1997, Yamashita *et al.*, 2002), des relations hydriques (Renninger *et al.*, 2007, Maherali *et al.*, 1997, Naidu *et al.*, 1997b) et la production de nouvelles feuilles (Shimizu *et al.*, 2006). Les réponses photosynthétiques à l'augmentation de la disponibilité en lumière suggérées par ces études divergent largement entre elles par la période de temps sur laquelle l'acclimatation est étudiée (court, moyen ou long-terme) et par le type de feuilles étudiées (feuille existantes acclimatées à l'ombre ou feuilles développées dans le nouvel environnement lumineux). Les études sur la réponse à court-terme à l'augmentation de lumière indiquent une réduction immédiate du taux photosynthétique maximum comme un résultat de l'augmentation des photo-dommages suivant la création d'une trouée (Guo, Cao & Xu, 2006, Mohammed & Parker, 1999, Yamashita *et al.*, 2000). Cependant l'importance et la durée de rétablissement de la photosynthèse peuvent dépendre de la tolérance à l'ombre des espèces (Einhorn, Rosenqvist & Leverenz, 2004, Turnbull, Doley & Yates, 1993) et du stade

de développement de la feuille lors du transfert (Clearwater *et al.*, 1999, Mohammed *et al.*, 1999). A plus long terme, il y aura une augmentation rapide des capacités photosynthétiques résultant d'une augmentation du contenu en azote foliaire et/ou de LMA (Frak, Le Roux, Millard *et al.*, 2001, Naidu *et al.*, 1997a, Takahashi *et al.*, 2005, Uemura *et al.*, 2000) ou d'une augmentation de la quantité de chloroplastes (Oguchi *et al.*, 2005). Néanmoins, l'acclimatation photosynthétique chez les espèces tolérantes à l'ombre semble rester limitée quelques mois après le transfert de l'ombre à la lumière (Turnbull *et al.*, 1993, Naidu *et al.*, 1997a, Mohammed *et al.*, 1999). Quelques études réalisées sur l'acclimatation de semis d'espèces tolérante à l'ombre, pré-établis sous couvert, à l'ouverture de canopée suggère que l'assimilation carbonée peut être limitée après l'ouverture du couvert comme le résultat d'une plus longue période d'acclimatation hydraulique et d'ajustement de l'allocation de biomasse (Renninger *et al.*, 2007, Reynolds *et al.*, 2003). Une augmentation de conductance hydraulique spécifique foliaire (Renninger *et al.*, 2007), une diminution du ratio surface foliaire/surface d'aubier (Maherali *et al.*, 1997) et du ratio surface foliaire/biomasse racinaire (Claussen, 1996, Kneeshaw *et al.*, 2002) sont des ajustements nécessaires pour compenser les pertes additionnelles par transpiration causées par l'augmentation de lumière et de VPD et permettre une augmentation du gain de carbone pour la plante. Ce laps de temps nécessaire avant une acclimatation complète a besoin d'être observée en lien avec le délai dans l'augmentation de croissance de quelques semaines à quelques années souvent observées suivant une ouverture de canopée (Collet *et al.*, 2006, Collet *et al.*, 2001, Kneeshaw *et al.*, 2002).

Néanmoins même si on peut relier le délai de croissance au temps nécessaire d'ajustement morphologiques et physiologiques des semis, il est aussi nécessaire de prendre en compte l'environnement réel de croissance des semis et d'évaluer le gain de carbone du plant entier pour expliquer la dynamique de croissance de la plante entière après une ouverture de canopée. L'assimilation au niveau plante entière est calculée à partir de l'intégration spatiale (ensemble des feuilles) et temporelle (sur une heure, une journée, une saison de végétation) d'une mesure d'assimilation sur une ou quelques feuilles du plant. Elle dépend aussi de l'efficacité du plant à intercepter la lumière (auto-ombrage et orientation des feuilles) et de la quantité et la distribution spatiale de la lumière. Le gain de carbone au niveau plante entière varie selon la quantité de lumière reçue par le plant (Naumburg, Ellsworth & Pearcy, 2001, Uemura *et al.*, 2000), la proportion de direct et de diffus (Muraoka & Koizumi, 2005) et au cours de la saison comme la course du soleil varie. Valladares *et al.* (2002b)

montraient une forte convergence dans l'efficacité de capture de la lumière entre 24 espèces d'arbres et d'herbacées tropicales, mettant en évidence que les différences dans l'efficacité d'interception de la lumière entre différentes espèces se répartissent sur une gamme assez faible. Néanmoins, cette faible différence peut se traduire par des différences significative d'assimilation au niveau plante entière (Pearcy *et al.*, 2004). Chez les semis acclimatés à l'ombre, l'évitement de l'auto-ombrage entre les feuilles ou une inclinaison des feuilles plus horizontales contribuent à l'augmentation de l'efficacité d'interception de la lumière et du gain de C des plants (Pearcy & Yang, 1998, Uemura, Harayama, Koike *et al.*, 2006). Chez les semis acclimatés à la lumière, les plus grandes capacités photosynthétiques foliaires contribuent à une plus grande assimilation au niveau plante entière, mais c'est surtout l'augmentation de la disponibilité en lumière qui augmente considérablement le gain de C comparé à des semis sous couvert (Balandier *et al.*, 2007, Naumburg *et al.*, 2001, Pearcy *et al.*, 2004, Valladares *et al.*, 1998).

L'objectif de notre étude est d'évaluer l'acclimatation photosynthétique à l'ouverture de canopée chez des semis de hêtre et d'érable sycomore en régénération naturelle. Nous examinons d'abord les réponses anatomiques et physiologiques au niveau foliaire en comparant des semis restés à l'ombre et des semis mis en lumière et nous évaluons si l'acclimatation est complète en comparant la réponse des semis mis en lumière à celle de plants en trouée depuis plusieurs années (partie 1). Nous formulons l'hypothèse qu'après une ouverture de canopée, l'acclimatation photosynthétique des semis aux nouvelles conditions de croissance requiert une augmentation de la conductance stomatique ainsi qu'une augmentation de LMA et/ou du contenu en N foliaire qui peuvent être limitée par le temps nécessaire aux ajustements physiologiques et morphologiques des semis. Néanmoins, l'augmentation de la disponibilité en lumière dans la trouée permet d'augmenter le gain de carbone du plant entier. L'assimilation au niveau plante entière est estimée sous différentes conditions lumineuses sur 6 plants à l'aide du modèle VegeSTAR à partir du climat lumineux sous couvert ou dans les trouées, de l'efficacité d'interception du rayonnement photosynthétiquement actif et des caractéristiques photosynthétiques des feuilles (partie 2). Cette partie n'est qu'exploratoire mais elle nous permet d'estimer l'importance de l'efficacité d'interception de la lumière sur le gain de C par rapport aux capacités de photosynthèse du plant et de la disponibilité en lumière aussi bien entre les plants acclimatés à l'ombre et ceux mis en lumière qu'entre le hêtre et l'érable sycomore. Nous nous intéresserons particulièrement à la sensibilité du modèle à une faible erreur de mesure d'assimilation (partie

2) que nous testerons en faisant varier de 10% chacun des paramètres de la courbe de réponse de la photosynthèse à la lumière et en comparant l'erreur faite aux différences observées entre les plants.

### 3.2. 1<sup>ère</sup> partie : Réponse photosynthétique foliaire à l'ouverture de canopée

#### 3.2.1. Matériels et méthodes

##### 3.2.1.1. Site d'étude

Le site d'étude est une forêt décidue du Nord Est de la France, près de Metz en Lorraine (cf. description détaillée chapitre I et chapitre II.1 et II.2). La parcelle contient une régénération naturelle abondante établie sous la canopée fermée et principalement composée de hêtre (*Fagus sylvatica* L.), d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.), d'érable plane (*A. platanoides* L.) et d'érable champêtre (*A. campestre* L.). Deux placettes séparées de 300 m contenant des patches de régénération avec des semis de hêtre et d'érable sycomore en mélange ont été sélectionnées. Chaque placette a été divisée en 2 sous placettes et en janvier 2005 une trouée a été réalisée au dessus d'une des sous placettes (traitement ombre-lumière (OL)), la deuxième restant à l'ombre sous la canopée (traitement ombre (O)). Chaque placette a été entourée d'un grillage pour limiter l'abrutissement par le gibier. Une troisième placette mise en lumière deux ans plus tôt par l'office national des forêts (traitement lumière (L)) a été sélectionnée à 300m des deux autres placettes. Aucune protection contre les herbivores n'a été mise en place autour de cette trouée.

##### 3.2.1.2. Mesure de biomasse et de contenu en azote foliaire

Les feuilles ont été récoltées sur dix semis de chaque espèce (hêtre et érable sycomore) dans chaque traitement O et OL chaque année et cinq semis en 2006 dans le traitement L. Les récoltes ont eu lieu à la fin de la saison de croissance de fin Août à mi-Septembre. Les semis, sans dommage visible et avec une hauteur entre 50 et 100 cm, avait entre 11 et 18 ans (chapitre IV.1.1.3.6). Les feuilles ont été stockées dans une glacière et la surface foliaire totale mesurée grâce à un planimètre (Li-Cor modèle 3000-A équipé d'un tapis roulant Li-Cor 3050-A, Li-Cor instruments, Lincoln, NE). Les feuilles ont été pesées après séchage à 50°C pendant au moins 5 jours et la masse surfacique foliaire (LMA) a été calculée comme le

rapport entre la masse et la surface des feuilles. Les feuilles séchées ont ensuite été broyées à l'aide d'un broyeur à anneaux rotatifs (CEP Industrie, Département SODEMI, France) et un sous échantillon compris entre 1.5 et 1.7 mg a été pesé à l'aide d'une microbalance (modèle MT5, Mettler Toledo, France) et scellé dans une capsule en étain (4X6 mm, Courtage, France). La teneur en azote (N) des feuilles a été mesurée par un analyseur élémentaire NCS2500 (modèle EA/NA 1100, CE instrument Thermo Quest, Italie) en référence à un étalon interne (feuille de chêne à 2.26% d'N) intercalé tous les 20 échantillons. Le contenu en azote a été exprimé par unité de masse (Nm) et par unité de surface foliaire (Na).

### 3.2.1.3. Mesure des échanges gazeux et du contenu en chlorophylle

Dans chaque placette, 10 semis OL et 10 semis O et 4 semis L sans dommage visible et avec une hauteur entre 50 et 100 cm ont été sélectionnés pour chacune des 2 espèces immédiatement après l'ouverture de canopée. L'assimilation et la conductance stomatique à lumière saturante ( $A_{PARsat}$  et  $g_{PARsat}$  respectivement) ainsi que le contenu en chlorophylle foliaire ont été mesurés sur une feuille de la partie supérieure du houppier. La première année après l'ouverture de canopée (2005), les mesures ont été réalisées chaque début de mois de juin à septembre chez les semis O et OL et une fois en juillet chez les semis L. L'année suivante sur la même période, les mesures ont été répétées sur les mêmes plants mais les mesures ont été faites tous les mois chez les semis L. Les mesures d' $A_{PARsat}$  et de  $g_{PARsat}$  ont été faites à 25°C et à humidité relative et concentration en CO<sub>2</sub> ambiante sur une feuille par semis avec un système d'échange gazeux fonctionnant en circuit ouvert (Li-6400, Li-Cor, Lincoln, NE) et utilisant une chambre de 6 cm<sup>2</sup> avec une source de lumière rouge-bleu. Les mesures ont été réalisées aléatoirement sur tous les plants au cours de plusieurs journées. Les valeurs de densité de flux de photon photosynthétique (PPFD) saturantes ont été évaluées préalablement sur quelques feuilles en analysant la réponse de A et g à une variation de PPFD et ont été fixées à 1200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour les semis OL et 800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour les semis O en 2005. Ces valeurs étaient saturantes mais afin de mieux ajuster le plateau des courbes de réponse à la lumière, les mesures d'échanges gazeux ont été réalisées à des valeurs de PPFD supérieures en 2006, à respectivement 1800 et 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Quand assimilation et conductance stomatique étaient stables, 3 enregistrements étaient pris à 15 secondes d'intervalles et moyennés.

Sur chaque feuille, 3 valeurs de SPAD réparties sur la feuille ont été mesurées et moyennées à l'aide d'une mesure optique de l'absorbance de la feuille dans le rouge (SPAD-502, Minolta Camera Co., Japon) et le contenu en chlorophylle par unité de surface foliaire ( $\text{Chl}_a$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2}$ ) a ensuite été déterminé à partir de droites d'étalonnage spécifique à chaque espèce. L'étalonnage des valeurs de SPAD par rapport au contenu en chlorophylle a+b a été réalisé sur chaque espèces, les relations obtenues sont :  $y = 22.42.x - 330.59$  pour l'érable sycomore et  $y = 13.12.x - 90.60$  pour le hêtre).

#### 3.2.1.4. Analyses statistiques

Toutes les données ont été analysées avec le logiciel statistique R 2.5.1 (R Development Core Team, 2007). Les données de LMA, Na, Nm ont été analysés avec un modèle linéaire. Dans une première analyse, l'effet de l'ouverture de canopée et l'effet année ont été évalués sans prendre en compte le traitement L car il n'est présent qu'une année sur les deux (en 2006). Ensuite, l'effet traitement a été testée sur les données de 2006 en comparant les 3 traitements (O, OL, L). Les effets ont été analysés par analyse de contrastes avec le package R multcomp (Hothorn *et al.*, 2007). En ce qui concerne les données de photosynthèse, de fortes chaleurs en juillet et début août 2006 ont fortement biaisé les résultats. La puissance du système de régulation de la température de la chambre LiCor était insuffisante pour maintenir la température foliaire à 25°C, les mesures ont donc été faites entre 28 et 32°C et la photosynthèse et la conductance stomatique étaient très faibles. Pour la comparaison des deux années, les mesures de juillet et août ont donc été retirées de l'analyse. Les différences de  $A_{\text{PARsat}}$ ,  $g_{\text{PARsat}}$ ,  $A/g$ ,  $\text{Ci}/\text{Ca}$  et  $\text{Chl}_a$  entre traitement et entre année ont été analysées séparément pour chaque mois (juin et septembre). Pour prendre en compte la dépendance entre les mesures (un même plant mesuré sur 2 ans), un modèle linéaire à effet mixte avec l'ouverture de canopée et l'année comme effets fixes et le plant comme effet aléatoire a été utilisé. Comme précédemment, les effets ouverture et année ont été analysés sans le traitement L dans un premier temps puis l'effet traitement a été analysé en 2006 séparément (l'effet aléatoire sur les plants étant alors retiré du modèle). Les effets fixes ont été analysés par analyse de contraste avec le package R multcomp (Hothorn *et al.*, 2007).

Pour toutes les analyses, la normalité et l'homoscédasticité des résidus ont été vérifiés graphiquement. Dans le cas où les résidus étaient hétéroscédastes, c'est à dire dans le cas où la variance augmente avec la valeur des prédits, la variance a été modélisée comme une

fonction puissance des valeurs prédites, plutôt que de faire une transformation classique des données pour homogénéiser la variance.

### 3.2.2. Résultats

#### 3.2.2.1. Modification structurale et biochimique des feuilles

Malgré des valeurs de Nm légèrement différente entre année et entre traitement chez les deux espèces (Tableau IV.3.1), la relation entre Na et LMA n'était pas significativement différente entre année et entre traitement chez le hêtre (Fig. IV.3.1,  $p<0.0001$ ,  $r^2=0.85$ ) ni chez l'érable sycomore (Fig. IV.3.1,  $p<0.0001$ ,  $r^2=0.66$ ). Chez les 2 espèces, LMA et Na étaient supérieurs chez les semis OL comparé aux semis O et atteignaient ou dépassaient le niveau des plants acclimatés à la lumière (Tableau IV.3.1). Le contenu en chlorophylle par unité de surface foliaire ( $Chl_a$ ) des semis OL était inférieur ou égal à celui des semis O et restait inférieur à celui des semis L chez les 2 espèces (Tableau IV.3.2).

Tableau IV.3.1 : Masse surfacique foliaire (LMA), quantité d'azote par unité de surface (Na) et par unité de masse (Nm) chez les semis ombre (O), mis en lumière (OL) et acclimatés à la lumière (L) de hêtre (Fagus) et d'érable sycomore (Acer pseudo.) la première et la deuxième année après l'ouverture de canopée. Les données sont les moyennes  $\pm$  les erreurs standards. 2 lettres différentes sur la même colonne indiquent que les moyennes diffèrent de façon significative ( $p<0.05$ ).

|                                    | Fagus                              |                                   |                                       | Acer pseudo.                       |                                   |                                       |
|------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------------|
|                                    | LMA                                | Na                                | Nm                                    | LMA                                | Na                                | Nm                                    |
| 1 an après l'ouverture de canopée  |                                    |                                   |                                       |                                    |                                   |                                       |
| O                                  | 32.11 $\pm$ 0.51 a<br><i>n</i> =10 | 0.62 $\pm$ 0.01 a<br><i>n</i> =10 | 0.0195 $\pm$ 0.0003 a<br><i>n</i> =10 | 47.50 $\pm$ 1.76 a<br><i>n</i> =10 | 0.80 $\pm$ 0.03 a<br><i>n</i> =10 | 0.0170 $\pm$ 0.0005 a<br><i>n</i> =10 |
| OL                                 | 50.48 $\pm$ 0.10 b<br><i>n</i> =10 | 0.97 $\pm$ 0.02 b<br><i>n</i> =10 | 0.0193 $\pm$ 0.0002 a<br><i>n</i> =10 | 62.35 $\pm$ 3.18 b<br><i>n</i> =10 | 1.27 $\pm$ 0.05 b<br><i>n</i> =10 | 0.0208 $\pm$ 0.0010 b<br><i>n</i> =10 |
| 2 ans après l'ouverture de canopée |                                    |                                   |                                       |                                    |                                   |                                       |
| O                                  | 29.54 $\pm$ 2.57 a<br><i>n</i> =10 | 0.66 $\pm$ 0.06 a<br><i>n</i> =10 | 0.0225 $\pm$ 0.0003 b<br><i>n</i> =10 | 31.55 $\pm$ 0.96 c<br><i>n</i> =10 | 0.69 $\pm$ 0.02 c<br><i>n</i> =10 | 0.0220 $\pm$ 0.0006 b<br><i>n</i> =10 |
| OL                                 | 45.02 $\pm$ 1.26 b<br><i>n</i> =10 | 0.92 $\pm$ 0.04 b<br><i>n</i> =10 | 0.0205 $\pm$ 0.0007 a<br><i>n</i> =10 | 53.54 $\pm$ 2.02 b<br><i>n</i> =10 | 1.13 $\pm$ 0.07 b<br><i>n</i> =10 | 0.0211 $\pm$ 0.0007 b<br><i>n</i> =10 |
| L                                  | 41.03 $\pm$ 1.77 b<br><i>n</i> =5  | 0.95 $\pm$ 0.04 b<br><i>n</i> =5  | 0.0231 $\pm$ 0.0004 b<br><i>n</i> =5  | 43.36 $\pm$ 2.30 d<br><i>n</i> =5  | 1.02 $\pm$ 0.04 d<br><i>n</i> =5  | 0.0237 $\pm$ 0.0009 b<br><i>n</i> =5  |

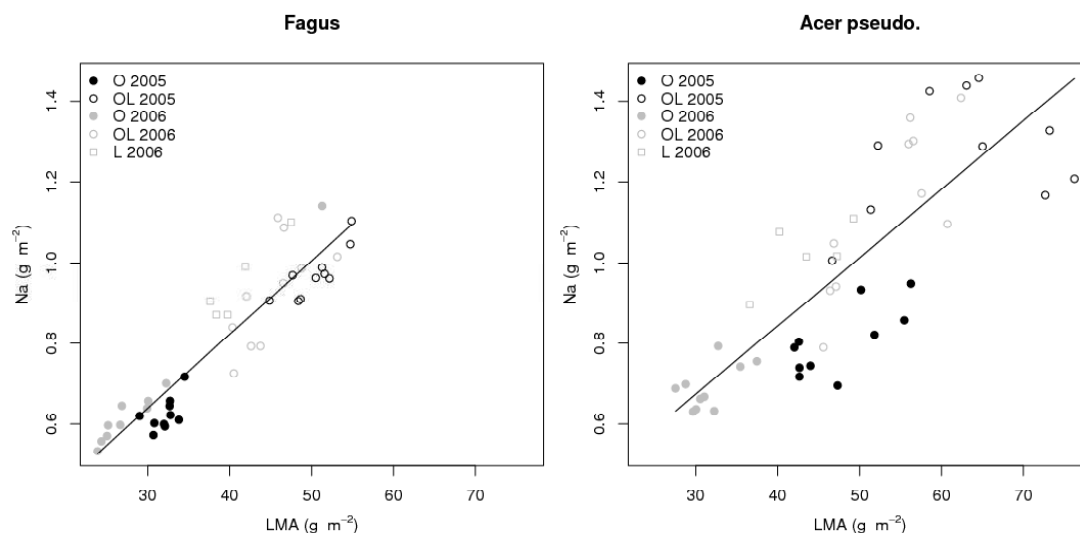


Figure IV.3.1 : Relation entre la quantité d'azote par unité de surface foliaire (Na) et la masse surfacique foliaire (LMA) chez les semis ombre, O (point plein), mis en lumière, OL (point vide) et acclimatés à la lumière, L (carré) de hêtre (*Fagus*) et d'érable sycomore (*Acer pseudo.*) la première (2005, symbole noir) et la deuxième année (2006, symbole gris) après l'ouverture de canopée. Chaque valeur représente un semis.

### 3.2.2.2. Caractéristiques photosynthétiques

La première année après l'ouverture de canopée, les valeurs de  $A_{PARsat}$  et  $g_{PARsat}$  des plants OL étaient identiques aux plants O chez les deux espèces en juin comme en septembre (Tableau IV.3.2). En septembre toutefois,  $Ci/Ca$  était supérieur et  $A_{PARsat}$  légèrement inférieur ( $p=0.085$ ) chez les plants de hêtre OL par rapport aux plants O (Tableau IV.3.2). La figure IV.3.2 montre que  $A_{PARsat}$  et  $g_{PARsat}$  augmente légèrement chez les plants OL comparé aux plants O chez les semis de hêtre mais ces valeurs restent largement inférieur aux valeurs des plants L. Chez les semis OL d'érable sycomore, seul  $A_{PARsat}$  augmente en juillet comparé aux plants O et les valeurs restent très inférieurs à celle des plants L (Fig. IV.3.2).

En juin la deuxième année après l'ouverture de canopée,  $A_{PARsat}$  augmentait significativement chez les plants OL des 2 espèces sans augmentation significative de  $g_{PARsat}$  et  $A/g$  ni diminution significative de  $Ci/Ca$  par rapport aux plants O (Tableau IV.3.2). Au contraire, en septembre  $A_{PARsat}$ ,  $g_{PARsat}$  et  $Ci/Ca$  augmentait chez les plants de hêtre OL. L'augmentation de  $g_{PARsat}$  chez les plants OL comparé aux plants O (+131.9 %) était plus importante que celle de  $A_{PARsat}$  (+68.6 %) diminuant alors le rapport  $A/g$  chez les plants OL.

Ce rapport était identique entre les plants OL et L. Chez les semis d'érable sycomore,  $A_{PARsat}$  augmentait aussi chez les plants OL et atteignait le niveau des plants L.  $g_{PARsat}$  augmentaient dans les mêmes proportions que  $A_{PARsat}$  (+ 47.7 et 40.4% respectivement) et  $Ci/Ca$  restait identique entre les plants O et OL (Tableau IV.3.2).

La comparaison des 2 années montre un  $g_{PARsat}$  supérieur la deuxième année chez les plants O et OL quelle que soit l'espèce. Cette augmentation s'accompagne d'une augmentation de  $A_{PARsat}$  chez les plants de hêtre O mais pas chez les plants d'érable sycomore (Tableau IV.3.2).

Tableau IV.3.2 : Assimilation à lumière saturante ( $A_{PARsat}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), conductance stomatique à lumière saturante ( $g_{PARsat}$ ,  $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), rapport entre  $A_{PARsat}$  et  $g_{PARsat}$  (A/g), rapport entre la concentration en CO2 interne et atmosphérique (Ci/Ca) et quantité de chlorophylle a+b par unité de surface foliaire ( $\text{Chl}_a$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2}$ ) chez des semis ombre (O), mis en lumière (OL) et acclimatés à la lumière (L) de hêtre (Fagus, 1<sup>er</sup> tableau) et d'érable sycomore (Acer pseudo., 2<sup>ème</sup> tableau) la première et la deuxième année après l'ouverture de canopée. Les données sont les moyennes  $\pm$  les erreurs standards en juin et en septembre. Pour chaque tableau, 2 lettres différentes sur la même colonne indiquent que les moyennes diffèrent de façon significative ( $p < 0.05$ ).

| Fagus                              | Juin                                     |                                             |                                           |                                            |                                             | Septembre                                |                                            |                                            |                                             |                                             |
|------------------------------------|------------------------------------------|---------------------------------------------|-------------------------------------------|--------------------------------------------|---------------------------------------------|------------------------------------------|--------------------------------------------|--------------------------------------------|---------------------------------------------|---------------------------------------------|
|                                    | $A_{PARsat}$                             | $g_{PARsat}$                                | A/g                                       | Ci/Ca                                      | $\text{Chl}_a$                              | $A_{PARsat}$                             | $g_{PARsat}$                               | A/g                                        | Ci/Ca                                       | $\text{Chl}_a$                              |
| 1 an après l'ouverture de canopée  |                                          |                                             |                                           |                                            |                                             |                                          |                                            |                                            |                                             |                                             |
| O                                  | 4.73 $\pm$ 0.34 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.077 $\pm$ 0.007 <b>a</b><br><i>n</i> =10  | 62.59 $\pm$ 2.63 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.696 $\pm$ 0.011 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 255.56 $\pm$ 13.48 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 4.68 $\pm$ 0.29 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.095 $\pm$ 0.007 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 50.69 $\pm$ 3.02 <b>a</b><br><i>n</i> =10  | 0.771 $\pm$ 0.015 <b>a</b><br><i>n</i> =10  | 274.05 $\pm$ 10.01 <b>a</b><br><i>n</i> =10 |
| OL                                 | 5.30 $\pm$ 0.69 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.078 $\pm$ 0.012 <b>a</b><br><i>n</i> =10  | 71.98 $\pm$ 3.74 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 0.659 $\pm$ 0.016 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 219.62 $\pm$ 13.62 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 3.95 $\pm$ 0.36 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.104 $\pm$ 0.007 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 37.72 $\pm$ 1.73 <b>b</b><br><i>n</i> =10  | 0.820 $\pm$ 0.008 <b>b</b><br><i>n</i> =10  | 210.96 $\pm$ 17.43 <b>b</b><br><i>n</i> =10 |
| 2 ans après l'ouverture de canopée |                                          |                                             |                                           |                                            |                                             |                                          |                                            |                                            |                                             |                                             |
| O                                  | 6.01 $\pm$ 0.29 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 0.126 $\pm$ 0.010 <b>b</b><br><i>n</i> =10  | 49.41 $\pm$ 3.04 <b>c</b><br><i>n</i> =10 | 0.746 $\pm$ 0.013 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 330.98 $\pm$ 6.06 <b>cb</b><br><i>n</i> =10 | 5.19 $\pm$ 0.22 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 0.135 $\pm$ 0.014 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 42.04 $\pm$ 4.24 <b>c</b><br><i>n</i> =10  | 0.789 $\pm$ 0.018 <b>a</b><br><i>n</i> =10  | 323.24 $\pm$ 5.93 <b>cd</b><br><i>n</i> =10 |
| OL                                 | 7.87 $\pm$ 0.65 <b>c</b><br><i>n</i> =10 | 0.139 $\pm$ 0.014 <b>b</b><br><i>n</i> =10  | 58.39 $\pm$ 2.95 <b>c</b><br><i>n</i> =10 | 0.705 $\pm$ 0.017 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 297.93 $\pm$ 21.34 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 8.75 $\pm$ 0.73 <b>c</b><br><i>n</i> =10 | 0.313 $\pm$ 0.033 <b>c</b><br><i>n</i> =10 | 28.90 $\pm$ 1.68 <b>d</b><br><i>n</i> =10  | 0.832 $\pm$ 0.008 <b>b</b><br><i>n</i> =10  | 316.03 $\pm$ 27.96 <b>c</b><br><i>n</i> =10 |
| L                                  | 13.78 $\pm$ 0.67 <b>d</b><br><i>n</i> =4 | 0.456 $\pm$ 0.058 <b>c</b><br><i>n</i> =4   | 31.03 $\pm$ 2.10 <b>d</b><br><i>n</i> =4  | 0.806 $\pm$ 0.007 <b>c</b><br><i>n</i> =4  | 393.75 $\pm$ 33.14 <b>c</b><br><i>n</i> =4  | 11.77 $\pm$ 0.37 <b>c</b><br><i>n</i> =4 | 0.485 $\pm$ 0.037 <b>d</b><br><i>n</i> =4  | 24.69 $\pm$ 2.16 <b>d</b><br><i>n</i> =4   | 0.841 $\pm$ 0.011 <b>b</b><br><i>n</i> =4   | 412.44 $\pm$ 14.05 <b>d</b><br><i>n</i> =4  |
| Acer pseudo.                       | Juin                                     |                                             |                                           |                                            |                                             | Septembre                                |                                            |                                            |                                             |                                             |
|                                    | $A_{PARsat}$                             | $g_{PARsat}$                                | A/g                                       | Ci/Ca                                      | $\text{Chl}_a$                              | $A_{PARsat}$                             | $g_{PARsat}$                               | A/g                                        | Ci/Ca                                       | $\text{Chl}_a$                              |
| 1 an après l'ouverture de canopée  |                                          |                                             |                                           |                                            |                                             |                                          |                                            |                                            |                                             |                                             |
| O                                  | 6.53 $\pm$ 0.40 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.098 $\pm$ 0.011 <b>a</b><br><i>n</i> =10  | 71.35 $\pm$ 5.35 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.655 $\pm$ 0.023 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 516.70 $\pm$ 15.64 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 4.53 $\pm$ 0.39 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.082 $\pm$ 0.007 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 56.12 $\pm$ 2.41 <b>a</b><br><i>n</i> =10  | 0.737 $\pm$ 0.010 <b>a</b><br><i>n</i> =10  | 488.01 $\pm$ 18.10 <b>a</b><br><i>n</i> =10 |
| OL                                 | 5.86 $\pm$ 0.41 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.077 $\pm$ 0.007 <b>a</b><br><i>n</i> =10  | 79.71 $\pm$ 4.91 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.619 $\pm$ 0.020 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 362.67 $\pm$ 28.13 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 4.89 $\pm$ 0.25 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.096 $\pm$ 0.007 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 52.41 $\pm$ 3.09 <b>a</b><br><i>n</i> =10  | 0.752 $\pm$ 0.012 <b>a</b><br><i>n</i> =10  | 397.42 $\pm$ 52.35 <b>a</b><br><i>n</i> =10 |
| 2 ans après l'ouverture de canopée |                                          |                                             |                                           |                                            |                                             |                                          |                                            |                                            |                                             |                                             |
| O                                  | 6.35 $\pm$ 0.34 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.138 $\pm$ 0.020 <b>ab</b><br><i>n</i> =10 | 53.58 $\pm$ 6.09 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 0.725 $\pm$ 0.027 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 469.17 $\pm$ 19.08 <b>c</b><br><i>n</i> =10 | 5.32 $\pm$ 0.31 <b>a</b><br><i>n</i> =10 | 0.114 $\pm$ 0.007 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 47.21 $\pm$ 2.91 <b>b</b><br><i>n</i> =10  | 0.771 $\pm$ 0.011 <b>b</b><br><i>n</i> =10  | 439.35 $\pm$ 18.12 <b>a</b><br><i>n</i> =10 |
| OL                                 | 9.38 $\pm$ 0.84 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 0.165 $\pm$ 0.028 <b>b</b><br><i>n</i> =10  | 64.24 $\pm$ 6.10 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 0.670 $\pm$ 0.025 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 443.16 $\pm$ 31.34 <b>c</b><br><i>n</i> =10 | 7.86 $\pm$ 0.58 <b>b</b><br><i>n</i> =10 | 0.160 $\pm$ 0.013 <b>c</b><br><i>n</i> =10 | 49.90 $\pm$ 2.74 <b>ab</b><br><i>n</i> =10 | 0.742 $\pm$ 0.014 <b>ab</b><br><i>n</i> =10 | 452.36 $\pm$ 40.37 <b>a</b><br><i>n</i> =10 |
| L                                  | 9.86 $\pm$ 0.50 <b>b</b><br><i>n</i> =4  | 0.163 $\pm$ 0.021 <b>b</b><br><i>n</i> =4   | 62.38 $\pm$ 5.56 <b>b</b><br><i>n</i> =4  | 0.675 $\pm$ 0.030 <b>b</b><br><i>n</i> =4  | 556.73 $\pm$ 15.89 <b>d</b><br><i>n</i> =4  | 7.33 $\pm$ 0.81 <b>ab</b><br><i>n</i> =4 | 0.158 $\pm$ 0.029 <b>bc</b><br><i>n</i> =4 | 52.68 $\pm$ 12.46 <b>b</b><br><i>n</i> =4  | 0.735 $\pm$ 0.052 <b>a</b><br><i>n</i> =4   | 644.95 $\pm$ 66.13 <b>b</b><br><i>n</i> =4  |

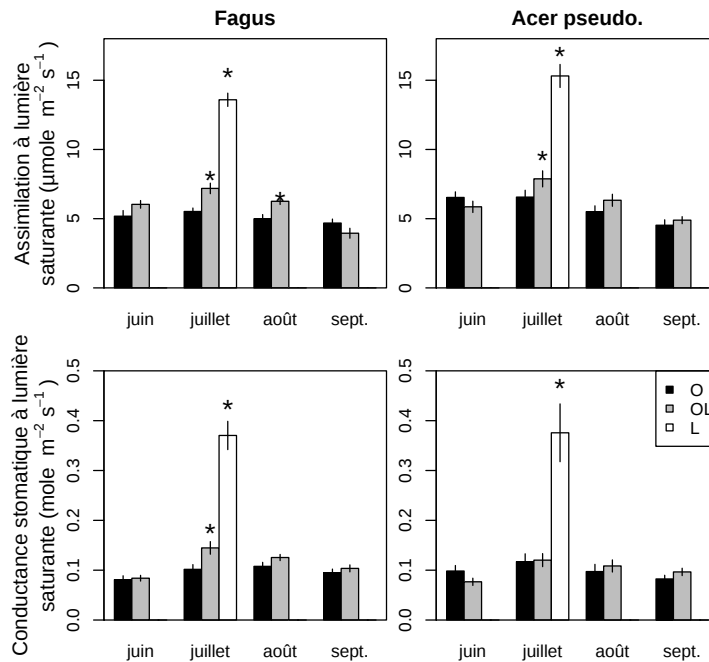


Figure IV.3.2 : Assimilation et conductance stomatique à lumière saturante chez les semis ombre, O (barre noire), mis en lumière, OL (barre grise) et acclimatés à la lumière, L. (barre blanche) de hêtre (à gauche) et d'érable sycomore (à droite) chaque mois la première année après l'ouverture de canopée. Les barres verticales représentent l'erreur standard.à la moyenne. Les étoiles représentent des différences significatives ( $p < 0.05$ ) entre traitement lumineux.

### 3.2.3. Discussion

Les semis mis en lumière ont montré une acclimation rapide et complète des caractéristiques structurales et biochimiques des feuilles. Chez les 2 espèces, LMA et, proportionnellement à LMA, Na, ont augmenté dès la première année après l'ouverture de la canopée et ont atteint le niveau des plants acclimatés à la lumière (semis L). L'acclimation rapide de l'anatomie foliaire à une augmentation de lumière a déjà été montré par de nombreux auteurs (Aranda *et al.*, 2001, Guo *et al.*, 2006, Huante & Rincon, 1998, Takahashi *et al.*, 2005, Uemura *et al.*, 2000). La corrélation positive entre la quantité d'azote et les capacités photosynthétiques foliaires mise en évidence par de nombreux auteurs (Aranda *et al.*, 2001, Jones *et al.*, 2007, Le Roux *et al.*, 2001b, Naidu *et al.*, 1997a, Parelle *et al.*, 2006) laisse supposer une acclimation des capacités photosynthétiques foliaires chez les plants OL et la possibilité de réponse à l'augmentation de lumière par une augmentation de  $A_{PARsat}$ .

Néanmoins, le processus d'acclimatation semble rester incomplet chez les semis de hêtre et d'érable sycomore au cours de la première année, les valeurs de conductance stomatique étant similaires entre les traitements O et OL, ce qui a limité l'augmentation de  $A_{PARsat}$  et les valeurs étant très inférieures à celle de plants acclimatés à la lumière (Fig. IV.3.2). Ces résultats sont comparables à ceux de Reynolds et Frochot (2003) sur une régénération naturelle de semis de hêtre montrant que la conductance stomatique restait faible durant la saison de croissance après une ouverture de canopée provoquée par une tempête. L'augmentation de vulnérabilité à la cavitation chez les semis de hêtre OL la première année après l'ouverture de canopée peut contribuer à limiter l'augmentation de  $g_{PARsat}$  chez les plants OL comparé aux plants L (Fig. IV.3.2), comme suggéré dans le chapitre IV.1.1. En juin et en septembre, les valeurs de  $g_{PARsat}$  sont plus faibles que celle en juillet et il n'y a aucune différence significative entre les plants O et OL. Cette absence d'augmentation peut être expliquée par la faible disponibilité en eau du sol à cette période (comme le suggère la différence de  $g_{PARsat}$  entre les deux années chez les semis O (Aranda, Gil & Pardos, 2000, Ellsworth *et al.*, 1992, Pastur, Lencinas, Peri *et al.*, 2007). Néanmoins d'autres limitations sont possibles. Dans des conditions non limitantes en eau, l'acclimatation photosynthétique partielle des plants mis en lumière par rapport aux plants acclimatés à la lumière a été attribué à une plus grande photoinhibition chez des semis de hêtre (Valladares, Chico, Aranda *et al.*, 2002a) et à un manque d'augmentation de N investit dans la carboxylation chez des semis de noyer (Frak *et al.*, 2001). Ces deux auteurs, similairement à nos résultats, mettaient aussi en évidence une diminution de  $Chl_a$  chez les semis mis en lumière mais Valladares *et al.* (2002a) a montré que celle ci n'était pas assez importante pour éviter la photoinhibition. Alors, en septembre la première année, l'augmentation de  $Ci/Ca$  et la faible diminution de  $A_{PARsat}$  ( $p=0.0855$ ) chez les plants de hêtre OL qui suggère une limitation biochimique de la photosynthèse peut être du à une augmentation de la photoinhibition au cours de la saison de croissance (Einhorn *et al.*, 2004). La deuxième année après l'ouverture du couvert, les contraintes hydrauliques sont levées (chapitre IV.1.1) permettant l'augmentation de  $g_{PARsat}$  et  $A_{PARsat}$ . L'augmentation limitée de  $g_{PARsat}$  en début de deuxième saison de croissance peut être expliqué par le temps de mise en place du cerne, l'augmentation de la conductance hydraulique spécifique foliaire étant conduite essentiellement par l'augmentation de la largeur du cerne chez les plants de hêtre (chapitre IV.1). En septembre, la diminution de  $A/g$  et l'augmentation de  $Ci/Ca$  chez les semis OL et L ainsi que le manque d'augmentation de  $A_{PARsat}$  malgré l'augmentation de  $g_{PARsat}$  chez les plants L par rapport aux plants OL montre

que l'augmentation de  $A_{PARsat}$  est limitée biochimiquement par la quantité d'N foliaire (Na) disponible pour la machinerie photosynthétique.

Chez les plants d'érable sycomore, l'augmentation de  $g_{PARsat}$  est limitée par ses capacités hydrauliques, comme mis en évidence dans le chapitre IV.1.2.  $g_{PARsat}$  n'augmente que faiblement chez les plants OL la deuxième année et les valeurs sont comparables aux plants L.  $A_{PARsat}$  est donc fortement limitée par la conductance stomatique chez les semis OL et L, comme le suggère les valeurs identiques de  $A/g$  et  $C_i/C_a$  chez ces deux types de plants. Naidu et DeLucia (1998) ont aussi mis en évidence de très faibles différences de conductance stomatique entre des semis O, OL et L chez l'érable à sucre. La première année après l'ouverture, les valeurs de  $A_{PARsat}$  étant largement inférieures à celle des plants L,  $A_{PARsat}$  pourrait être limiter stomatiquement et biochimiquement.

L'ensemble de ces résultats suggère que l'acclimatation serait un processus graduel, au moins chez le hêtre. C'est en accord avec des études à long terme de réponse à l'augmentation de lumière qui montrent que l'acclimatation photosynthétique au nouvel environnement lumineux est graduelle (Jones *et al.*, 2007, Mohammed *et al.*, 1999, Reynolds *et al.*, 2003) et plus limitée chez les espèces les plus tolérantes à l'ombre (Naidu *et al.*, 1997a, Turnbull *et al.*, 1993). Enfin, hêtre et érable montre deux stratégies différentes de réponse à l'ouverture de canopée. Les semis de hêtre répondent à l'augmentation de lumière et de demande évaporative de l'air en investissant dans la formation d'un large cerne de croissance pour compenser les pertes additionnelles de transpiration et permettre une large augmentation de conductance stomatique et d'assimilation jusqu'aux limites des capacités de photosynthèse du plant. Chez l'érable au contraire, seule l'ajustement anatomique et biochimique au niveau foliaire permet de répondre à l'augmentation de lumière et l'assimilation est limitée par la faible capacité d'augmentation de transpiration.

### 3.3. 2<sup>ème</sup> partie : Assimilation plante entière et analyse de sensibilité du modèle.

#### 3.3.1. Matériels et méthodes

##### 3.3.1.1. Courbe de réponse à la lumière

Sur les mêmes semis que ceux utilisés dans la partie 1.2.3, des courbes de réponse à la lumière ont été réalisées en juillet la première année après l'ouverture de canopée (2005) et répétées ensuite sur les mêmes plants tous les mois de juin à septembre l'année suivante (2006). Les mesures ont été faites à 25°C et à humidité relative et concentration en CO<sub>2</sub> ambiante sur une feuille par semis avec un système d'échange gazeux ouvert (Li-6400, Li-Cor, Lincoln, NE) en utilisant une chambre de 6 cm<sup>2</sup> avec une source de lumière rouge-bleu. Les courbes de réponse à la lumière ont été réalisées en commençant à une densité de flux de photons photosynthétique saturant (PPFD). Les valeurs de PPFD saturant ont été évaluées préalablement sur quelques feuilles et fixées à 1200 pour les semis OL et 800 pour les semis O en 2005. En 2006, ces valeurs ont été augmentées à 1800 et 1500 respectivement pour permettre de mieux estimer le plateau des courbes de réponse à la lumière. A PPFD saturant, 3 enregistrements ont été pris à 15 secondes d'intervalles quand assimilation et conductance stomatique étaient stables. L'intensité lumineuse dans la chambre a ensuite été diminuée pas à pas, typiquement avec un pas de 300 de 1800 à 1200  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , un pas de 200 entre 1200 et 400  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , un pas de 100 entre 400 et 200  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et un pas de 50 entre 200 et 0  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A chaque valeur de PPFD, 3 enregistrements à 15 secondes d'intervalles étaient pris une fois l'assimilation stabilisée.

Les courbes de réponse à la lumière ont ensuite été ajustées sous le logiciel R (2001) selon un modèle empirique (Prioul *et al.*, 1977) répondant à une fonction hyperbolique non rectangulaire :

$$A = 1/2 / \theta \times \left( \alpha \times \text{PPFD} + A_{\text{sat}} - \sqrt{(\alpha \times \text{PPFD} + A_{\text{sat}})^2 - 4 \times \alpha \times \theta \times \text{PPFD} \times A_{\text{sat}}} \right) - R_d \quad (1)$$

où  $A_{\text{sat}}$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) est le taux de photosynthèse maximal (plateau de la courbe) ;  $\alpha$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol PPFD}^{-1}$ ) est le rendement quantique apparent (pente à l'origine de la courbe) ;  $\theta$  (sans unité) est le coefficient de courbure et  $R_d$  ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) est le taux de respiration à l'obscurité (ordonnée à l'origine de la courbe).

### 3.3.2. Assimilation journalière du plant entier

#### 3.3.2.1. Principe

Afin de pouvoir affecter à chaque feuille d'un plant une valeur de photosynthèse dépendante de l'éclairement qu'elle reçoit, l'éclairement reçu par chaque feuille a été évalué à partir de la maquette 3D du plant à l'aide du logiciel VegeSTAR 3 (version 3.2.0 Adam *et al.*

(2004)). L'acquisition des maquettes 3D par digitalisation a été décrite dans le chapitre II.2. Le principe consiste à calculer la fraction de rayonnement diffus et direct reçu par chaque feuille, les processus de rediffusion étant négligés. La fraction de rayonnement diffus reçue par chaque feuille est calculée par analyse de l'image 3D projetée dans 46 directions représentant la voûte céleste (« turtle sky »). L'éclairement direct reçu par chaque feuille est calculée par analyse de l'image 3D dans la direction du soleil (hauteur et azimuth du disque solaire à intervalles spécifiés au cours d'une journée). L'éclairement global d'une feuille dépend de la course du soleil qui change au cours de la journée et de la saison et du masque fait par la végétation au-dessus du plant. Les photographies hémisphériques prises au dessus des plant sont utilisées pour quantifier la distribution des fractions de trouée sur l'hémisphère au dessus du plant et alors la distribution directionnelle des radiations (la procédure de prise de photo est décrite dans le chapitre II.2.3). Des séquences microclimatiques spécifiques de l'environnement lumineux au dessus du plant (évalué à partir des photographies hémisphériques), de la course du soleil (donc de la journée choisie dans la saison) et de la fraction de rayonnement direct et diffus sont utilisées pour calculer le PPFD incident au-dessus du plant à intervalles réguliers au cours de la journée. L'éclairement global reçu par chaque feuille dans un environnement lumineux donné pour une journée particulière est alors calculé en implémentant une séquence microclimatique dans VegeSTAR.

L'assimilation de chaque feuille d'un plant à chaque position de soleil au cours d'une journée particulière est ensuite calculé à l'aide du logiciel R (R Development Core Team, 2007). Les paramètres de la courbe de réponse à la lumière permettent de calculer l'assimilation de chaque feuille ( $A_{\text{feuille}}$ ) selon l'éclairement reçu par la feuille ( $\text{PPFD}_{\text{feuille}}$ ). L'intégration spatiale de  $A_{\text{feuille}}$  permet de calculer l'assimilation du plant entier ( $A_{\text{plant}}$ ) à chaque position de soleil selon l'équation suivante :

$$A_{\text{plant}} = \frac{\sum A_{\text{feuille}} \times S_{\text{feuille}}}{\sum S_{\text{feuille}}} \quad (2)$$

où  $A_{\text{feuille}}$  est l'assimilation d'une feuille ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $S_{\text{feuille}}$  la surface foliaire d'une feuille ( $\text{m}^2$ ) et  $A_{\text{plant}}$  l'assimilation du plant entier par unité de surface foliaire ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

L'assimilation du plant entier est rapporté par unité de surface foliaire pour permettre la comparaison entre les plants

PPFD<sub>feuille</sub> intégrée spatialement (PPFD<sub>plant</sub>) est calculé de la même façon en remplaçant A<sub>feuille</sub> par PPFD<sub>feuille</sub>.

A<sub>plant</sub> et PPFD<sub>plant</sub> sont aussi intégrés temporellement sur la journée entière (A<sub>plant</sub> journalier et PPFD<sub>plant</sub> journalier en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ou  $\text{mol m}^{-2} \text{jour}^{-1}$ ) en moyennant A<sub>plant</sub> et PPFD<sub>plant</sub> à chaque position de soleil.

### 3.3.2.2. Calcul de l'assimilation journalière plante entière et analyse de sensibilité

L'assimilation journalière de la plante entière est calculée sur 4 plants « type » afin d'estimer (1) la réponse photosynthétique sur 2 ans après l'ouverture du couvert au niveau plante entière, (2) l'influence du STAR sur l'assimilation du plant entier et enfin (3) la sensibilité de l'assimilation du plant entier à de petites variations des paramètres de la courbe de réponse de la photosynthèse foliaire à la lumière.

#### *Choix des plants et calcul de l'assimilation journalière plante entière*

Quatre plants « type » ont été choisis dans l'ensemble des plants suivis pendant 2 ans : pour chaque espèce 1 plant O et 1 plant OL. Pour chaque plant OL, les maquettes 3D de 2005 et de 2006 ont été utilisées alors que pour les plants O seule la maquette de 2006 a été utilisée. Six maquettes au total ont donc été analysées (Tableau IV.3.3). Afin que ces 4 plants « type » soit représentatif de l'ensemble des plants, le choix s'est porté sur des plants dont le STARsoc (STAR dans un environnement lumineux référence (cf. chapitre II.2)) et la surface foliaire totale étaient semblable au début de l'expérience (Tableau IV.3.3). STARsoc plutôt que STARsky a été choisi car l'assimilation plante entière est calculé dans différents environnements lumineux qui ne correspondent pas à l'environnement lumineux réel au dessus du plant. D'autre part, une valeur moyenne de A<sub>PARsat</sub> a été assignée au plant représentatif du traitement lumineux, de l'espèce et de l'année. Comme il n'y a pas de limitation hydraulique en septembre chez le hêtre (résultats de la 1<sup>ère</sup> partie), c'est la valeur moyenne de A<sub>PARsat</sub> (assimilation mesurée à PPFD saturant (1200 ou 1800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour les plants OL ; 800 ou 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour les plants O), cf. Matériels et Méthodes 1<sup>ère</sup> partie) du mois de septembre qui a été choisie. La courbe de réponse à la lumière de chaque plant (celle faite en juillet en 2005 et celle faite en septembre en 2006) est alors réajustée de telle sorte que leur A<sub>PARsat</sub> respectif soit égal à la valeur moyenne du A<sub>PARsat</sub> de septembre.

Nous imposons donc, au modèle des quatres plants « type », d'avoir une valeur de  $A_{PARsat}$  prédite par le modèle égale à la valeur moyenne de  $A_{PARsat}$  de septembre. En posant

$$A_{sat} = A_{PARsat} * (A_{PARsat} / A_{PARsatprédit}) \quad (3)$$

les courbes sont alors réajustées avec cette nouvelle valeur de  $A_{sat}$  en gardant par ailleurs les autres paramètres  $\alpha$ ,  $\theta$ ,  $R_d$  égaux à ceux estimés sur la courbe de réponse à la lumière du plant. Le calcul de  $A_{sat}$  par cette méthode est très satisfaisant (Fig. IV.3.3).

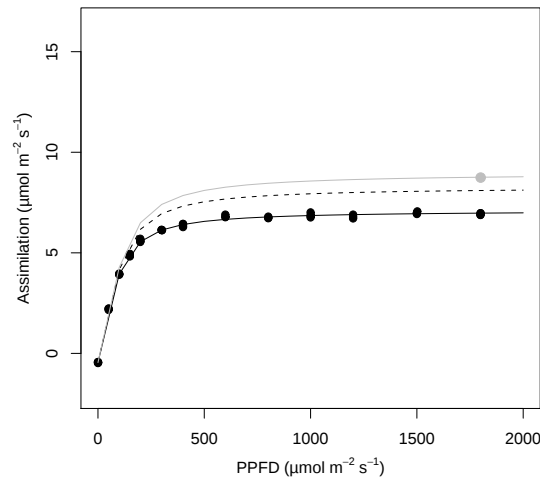


Figure IV.3.3 : Exemple de courbe de réponse à la lumière d'une feuille ajustée sur les points de mesure (courbe noir), ajustée avec  $A_{sat} = A_{PARsat}$  (courbe noir pointillée) et ajustée avec  $A_{sat} = A_{PARsat} * (A_{PARsat} / A_{PARsatprédit})$  (courbe grise). Les points noirs correspondent aux points de mesure et le point gris correspond à la valeur moyenne de  $A_{PARsat}$  que l'on veut imposer au plant. La courbe pointillée sous estime la valeur de  $A_{PARsat}$ .

Tableau IV.3.3 : Caractéristiques des six plants choisis (STARsoc, STARsky et surface foliaire du plant entier) et paramètres de la courbe de réponse à la lumière de chaque plant après réajustement de la courbe de réponse à la lumière tel que le plant choisi soit représentatif de l'ensemble des plants du même traitement lumineux, de la même année et de la même espèce. Les valeurs sont présentées pour 2 semis ombre, O et 4 semis mis en lumière, OL de hêtre et d'érable sycomore la première et la deuxième année après l'ouverture de canopée.

|                                         |              | Caractéristiques du plant |         |                                    | Paramètres courbe de réponse à la lumière |       |       |       |
|-----------------------------------------|--------------|---------------------------|---------|------------------------------------|-------------------------------------------|-------|-------|-------|
|                                         |              | STARsoc                   | STARsky | surface foliaire (m <sup>2</sup> ) | Asat                                      | alpha | theta | Rd    |
| 1ère année après l'ouverture de canopée |              |                           |         |                                    |                                           |       |       |       |
| OL                                      | Fagus        | 0.428                     | 0.496   | 0.118                              | 4.792                                     | 0.053 | 0.727 | 0.636 |
| OL                                      | Acer pseudo. | 0.472                     | 0.610   | 0.069                              | 5.450                                     | 0.052 | 0.779 | 0.419 |
| 2ème année après l'ouverture de canopée |              |                           |         |                                    |                                           |       |       |       |
| O                                       | Fagus        | 0.423                     | 0.512   | 0.137                              | 5.393                                     | 0.055 | 0.531 | 0.310 |
| O                                       | Acer pseudo. | 0.482                     | 0.563   | 0.100                              | 5.218                                     | 0.075 | 0.695 | 0.232 |
| OL                                      | Fagus        | 0.366                     | 0.422   | 0.288                              | 9.433                                     | 0.059 | 0.747 | 0.454 |
| OL                                      | Acer pseudo. | 0.389                     | 0.499   | 0.246                              | 8.836                                     | 0.062 | 0.796 | 0.751 |

Pour chaque photographie hémisphérique réalisée en 2006 au-dessus de chaque plant, plusieurs séquences microclimatiques sont calculées. Au total, 14 séquences microclimatiques journalières (Tableau IV.3.4) sont établies à partir des photographies hémisphériques réalisées au-dessus de chaque plant, en simulant la course du soleil correspondant à plusieurs journées réparties sur toute la saison de végétation. Deux types de journées sont considérés : la première, une journée nuageuse modélisée par 100% de rayonnement incident diffus et la seconde, une journée ensoleillée modélisée par 15% de rayonnement direct. La position du soleil est estimée toutes les 10 minutes et le PPFD incident instantané est calculé pour chacune de ces positions. Les valeurs de PPFD sont intégrées sur la journée en moyennant les valeurs de PPFD instantané (en  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  ou en  $\text{mol.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ ). Le pas de temps de 10 min choisi pour décrire la course du soleil est un compromis entre une description assez précise de l'hétérogénéité des radiations incidentes durant la journée et la durée du temps de calcul.

Tableau IV.3.4 : Caractéristiques des 14 séquences microclimatiques implémentées dans VegeSTAR. Chaque séquence est caractérisée par des distributions de lumière différentes (déterminé à partir de la photographie hémisphérique prise en 2006 au-dessus de chaque plant), par la variation de la course du soleil au cours de la saison (21 juin, 21 juillet, 21 août, 21 septembre), par le pourcentage de radiations directes et diffuses. Le PPFD incident et le PPFD incident maximum pour chaque séquence est indiqué.

| Plant           | mois      | numéro de la séquence | %direct | %diffus | PPFD incident ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) | PPFD incident max ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) |
|-----------------|-----------|-----------------------|---------|---------|--------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------|
| OL Fagus        | juin      | 1                     | 0       | 100     | 69.44                                                  | 127.75                                                     |
|                 | juin      | 2                     | 15      | 85      | 429.66                                                 | 1995.27                                                    |
|                 | août      | 3                     | 15      | 85      | 524.83                                                 | 1714.94                                                    |
|                 | septembre | 4                     | 15      | 85      | 329.36                                                 | 1301.48                                                    |
| OL Acer pseudo. | juin      | 5                     | 0       | 100     | 65.88                                                  | 121.2                                                      |
|                 | juin      | 6                     | 15      | 85      | 530.3                                                  | 1988.71                                                    |
|                 | juillet   | 7                     | 15      | 85      | 326.36                                                 | 1913.06                                                    |
|                 | août      | 8                     | 15      | 85      | 126.68                                                 | 1125.01                                                    |
| O Fagus         | juin      | 9                     | 0       | 100     | 13.67                                                  | 25.14                                                      |
|                 | juin      | 10                    | 15      | 85      | 57.83                                                  | 1486.88                                                    |
|                 | août      | 11                    | 15      | 85      | 55.93                                                  | 1291.84                                                    |
| O Acer pseudo.  | juin      | 12                    | 0       | 100     | 11.25                                                  | 20.7                                                       |
|                 | juin      | 13                    | 15      | 85      | 19.67                                                  | 565.17                                                     |
|                 | août      | 14                    | 15      | 85      | 27.94                                                  | 623.99                                                     |

L'assimilation de la feuille,  $A_{\text{feuille}}$  de chaque plant a été calculée soit avec les paramètres issus de l'ajustement de la courbe de réponse à la lumière spécifique du plant ( $A_{\text{feuille}}$  réel), soit en fixant les paramètres aux mêmes valeurs quelque soit le plant considéré, les paramètres « référence » étant fixés à  $\alpha=0.05$ ,  $\theta=0.7$ ,  $A_{\text{sat}}=5$  et  $R_d=0.5$  ( $A_{\text{feuille}}$  ref). Pour chaque séquence microclimatique,  $A_{\text{feuille}}$  a été calculé à chaque position de soleil au cours de la journée. Puis  $A_{\text{feuille}}$  a été intégrée spatialement selon l'équation 2 ce qui permet de calculer l'assimilation du plant entier à chaque position de soleil au cours d'une journée ( $A_{\text{plant}}$  réel,  $A_{\text{plant}}$  ref).  $A_{\text{plant}}$  a ensuite été intégré temporellement sur la journée entière ( $A_{\text{plant}}$  réel journalier,  $A_{\text{plant}}$  ref journalier). Fixer les paramètres permet d'estimer l'influence du STAR sur  $A_{\text{plant}}$ .  $\text{PPFD}_{\text{feuille}}$ ,  $\text{PPFD}_{\text{plant}}$  et  $\text{PPFD}_{\text{plant}}$  journalier sont calculés de la même manière pour chaque séquence microclimatique. Les principales étapes du calcul de l'assimilation plante entière sont synthétisées dans la Fig. IV.3.4. L'assimilation plante entière de chaque plant « type » est donc calculée sous une variété d'environnements lumineux très différents qui ne correspondent pas obligatoirement à l'environnement lumineux sous lequel le plant a poussé.

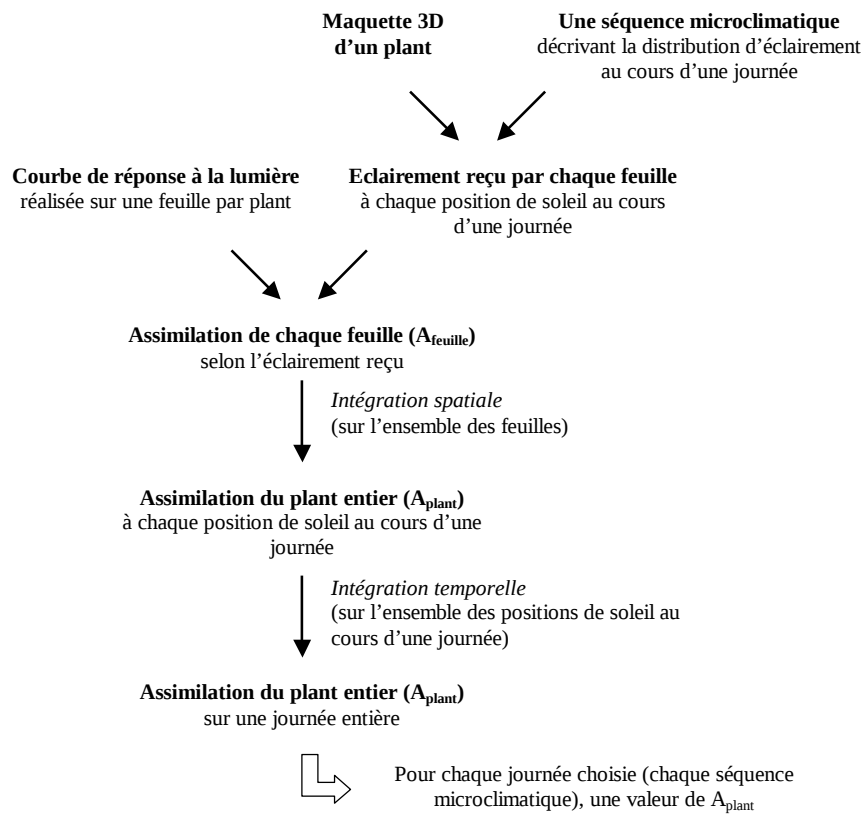


Figure IV.3.4 : Principales étapes du calcul de l'assimilation à l'échelle plante entière

### 3.3.2.3. Analyse de sensibilité du modèle de réponse à la lumière

L'analyse de sensibilité permet de savoir si les variations observées des courbes de réponse à la lumière ont un impact important sur l'estimation de l'assimilation carbonée au niveau plante entière ( $A_{\text{plant}}$ ). L'analyse de sensibilité consiste à calculer la dépendance du modèle d'assimilation plante entière aux paramètres des courbes de réponse à la lumière ( $\alpha$ ,  $\theta$ ,  $A_{\text{sat}}$ ,  $R_d$ ), en d'autres termes la variation du modèle engendrée par une petite variation d'un de ses paramètres (au maximum 10% de la valeur du paramètre considéré). On obtient l'erreur faite sur  $A_{\text{plant}}$  en intégrant spatialement et/ou temporellement les variations opérées sur les paramètres du modèle  $A_{\text{feuille}}$ .

La sensibilité du modèle de réponse à la lumière (notée  $\delta f$ ) à plusieurs paramètres (ici  $\alpha$ ,  $\theta$ ,  $A_{\text{sat}}$ ,  $R_d$ ) est obtenue par un développement limité de la fonction  $f$  à l'ordre 1 par rapport

à ceux-ci. La variation du modèle  $\delta f$ , au voisinage d'un point à un PPFD donné, en fonction de la variation de ces paramètres ( $\delta\alpha$ ,  $\delta\theta$ ,  $\delta A_{\text{sat}}$ ,  $\delta R_d$ ) peut s'écrire :

$$\delta f(\text{PPFD}) = \frac{\partial f(\text{PPFD})}{\partial \alpha} \delta\alpha + \frac{\partial f(\text{PPFD})}{\partial \theta} \delta\theta + \frac{\partial f(\text{PPFD})}{\partial A_{\text{sat}}} \delta A_{\text{sat}} + \frac{\partial f(\text{PPFD})}{\partial R_d} \delta R_d \quad (4)$$

On note  $\partial f/\partial x$  la dérivée partielle de  $f$  par rapport au paramètre  $x$  et  $\delta x$  une petite variation de  $x$  (au maximum 10% de la valeur de  $x$ ).

On calcule ensuite la variation du modèle  $\delta f$  en fonction du PPFD paramètre par paramètre afin d'identifier clairement ceux qui ont le plus d'impact sur la variation de  $\delta f$  tel que:

$$\delta\alpha = 0.1.\alpha, \delta\theta = 0, \delta A_{\text{sat}} = 0, \delta R_d = 0;$$

ensuite  $\delta\alpha = 0, \delta\theta = 0.1.\theta, \delta A_{\text{sat}} = 0, \delta R_d = 0$  et de même pour les autres paramètres.

De la même manière que précédemment (Fig. IV.3.4), la variation de  $A_{\text{feuille}}$  ( $\delta A_{\text{feuille}}$ ) engendrée par la variation d'un des paramètres est calculée selon l'éclairement reçu par chaque feuille au cours d'une journée. La variation de  $A_{\text{plant}}$  ( $\delta A_{\text{plant}}$ ) est ensuite calculée en intégrant spatialement et temporellement  $\delta A_{\text{feuille}}$ .

### 3.3.3. Résultats – Discussion

#### 3.3.3.1. Assimilation plante entière

La figure IV.3.5 montre l'assimilation plante entière réelle (i.e. calculé à partir des paramètres issus de l'ajustement de la courbe de réponse à la lumière spécifique du plant) des plants dans différentes conditions de lumière (correspondant aux différentes séquences microclimatiques), l'assimilation des plants O et OL étant calculés dans leurs conditions effectives de croissance (sous traitement O et OL respectivement). Nous montrons que l'assimilation journalière du plant entier est plus grande chez les plants OL que chez les plants O la première comme la deuxième année après l'ouverture du couvert (Fig. IV.3.5). Bien que l'efficacité d'interception de la lumière et  $A_{\text{sat}}$  soient similaires chez les plants O et OL la première année (Tableau IV.3.3), l'augmentation de disponibilité en lumière permet aux plants OL d'augmenter considérablement leur gain de C au niveau plante entière, comme déjà montré par Uemura *et al.* (2000) sur le hêtre et par Naumburg *et al.* (2001) sur *Acer Rubrum*. Sur une journée particulière, le STAR détermine la proportion de feuilles éclairées et ombrées à chaque position de soleil et donc détermine l'assimilation de chaque feuille à chaque

position de soleil qui dépend de la valeur des paramètres de la courbe de réponse à la lumière. Alors à un même PPFD incident, les différences entre plants peuvent être expliquées par des différences de STAR ainsi que par des différences dans les paramètres de la courbe de réponse à la lumière.

En fixant l'une des 2 variables (STAR ou paramètres), on peut voir l'influence de l'une indépendamment de l'autre. Sur la figure IV.3.6A, les paramètres de la courbe de réponse à la lumière ont été fixés pour tous les plants à des valeurs proches de celles des plants O ( $A_{\text{plantref}}$ ) et à un même PPFD incident les différences d'assimilation entre plants sont dues aux différences de STAR entre plants. Les différences absolues entre plants sont plus grandes dans le traitement L que dans le traitement O mais sont globalement assez faibles comparées aux différences observées sur la figure IV.3.5.

L'augmentation de  $A_{\text{plant}}$  avec le STAR est faible et l'influence du STAR sur  $A_{\text{plant}}$  change peu en fonction des conditions d'éclairement et de la distribution de celle ci (Fig. IV.3.6B). Pearcy *et al.* (2004) mettaient aussi en évidence une faible augmentation d'assimilation journalière avec l'efficacité d'absorption des plants lorsqu'ils comparaient ces 2 variables dans un environnement lumineux similaire pour tous les plants. Néanmoins, dans le traitement O, une plus grande efficacité d'interception de lumière ( $\text{STAR}_{\text{soc}} > 0.42$ ) permet d'assurer une assimilation plante entière supérieur à 0 même lors des journées sans éclairage direct (100% de diffus). Alors que sous lumière diffuse  $A_{\text{plantref}}$  journalier est proche de 0, les rares et courtes périodes d'éclairement direct sous canopée fermée (sunflecks) permettent une importante augmentation de  $A_{\text{plant}}$ , ce qui peut contribuer de façon prédominante au maintien d'un bilan de C positif chez les plants acclimatés à l'ombre poussant en sous bois. L'importance des taches de soleil (sunflecks) pour augmenter le gain de carbone des plants à l'ombre a déjà été mis en évidence par Tinoco-Ojanguren et Pearcy (1992) and Leakey *et al.* (2005).

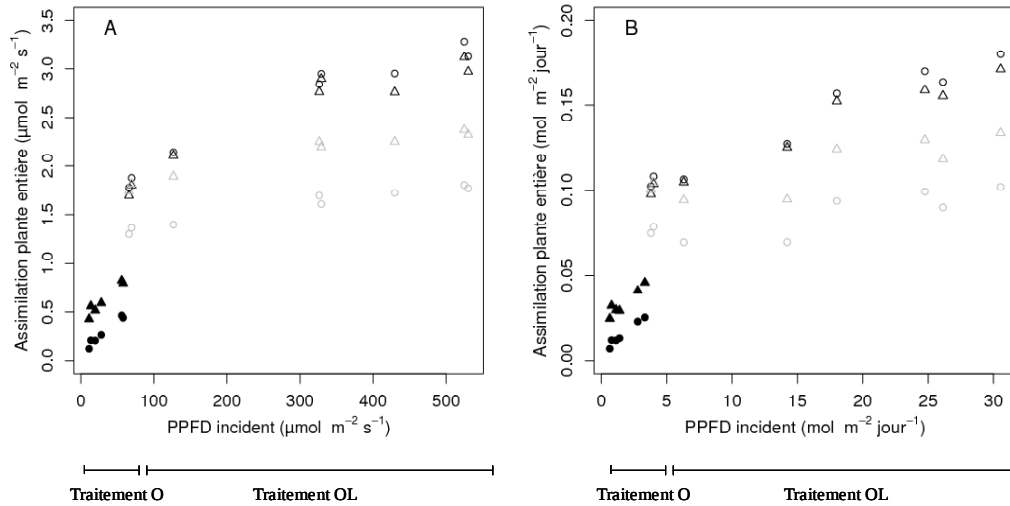


Figure IV.3.5 : Assimilation plante entière ( $A_{\text{plant}}$  réel en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , **A** et en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{jour}^{-1}$ , **B**) en fonction du PPFD incident chez les semis ombre, O (symbole plein) et mis en lumière, OL (symbole vide) de hêtre (point) et d'érable sycomore (triangle), la première (symbole gris) et la deuxième (symbole noir) année après l'ouverture de canopée. L'assimilation des plants O et OL n'est reportée que dans des conditions potentiels de croissance (en sous bois (traitement O) et en trouée (traitement OL)).

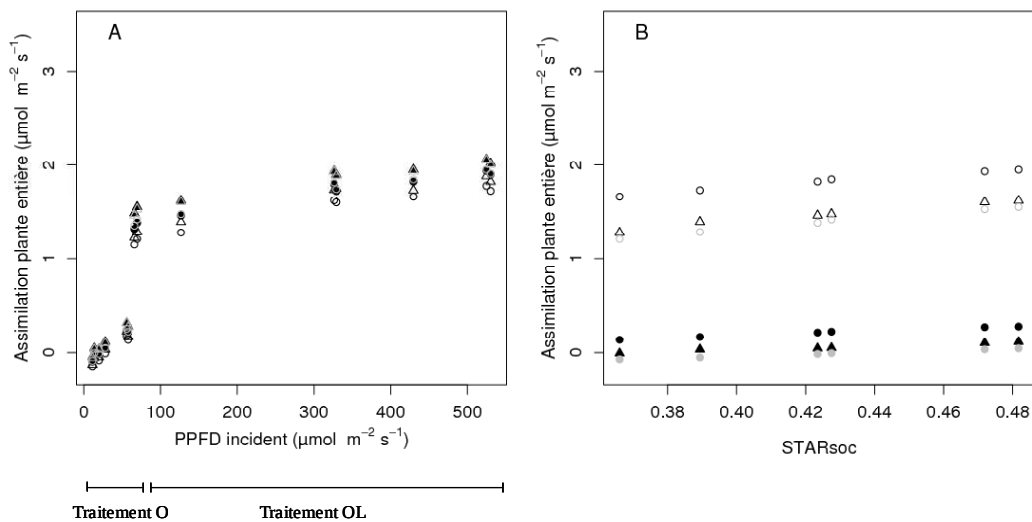


Figure IV.3.6 : **A.** Assimilation plante entière simulée ( $A_{\text{plant}} \text{ref}$ ) en fonction du PPFD incident chez les semis ombre, O (symbole plein) et mis en lumière, OL (symbole vide) de hêtre (point) et d'érable sycomore (triangle), la première (symbole gris) et la deuxième (symbole noir) année après l'ouverture de canopée. L'assimilation des plants O et OL est reportée dans toutes les conditions de lumière (traitement O et traitement OL), **B.** Assimilation plante entière ( $A_{\text{plant}} \text{ref}$ ) en fonction de STARsoc sur différentes journées en sous bois (traitement O, symbole plein) et en trouée (traitement OL, symbole vide) avec 100% de rayonnement diffus (symbole gris) ou 15% de rayonnement direct (symbole noir). Les journées représentées sont un échantillon des séquences testées et se répartissent sur la gamme de PPFD incident, i.e. séquence 1 et 2 (point vide), séquence 8 (triangle vide), séquence 9 et 10 (point plein) et séquence 14 (triangle plein).

### 3.3.3.2. Analyse de sensibilité : analyse à différents niveaux d'intégration

Les paramètres de la courbe de réponse de la photosynthèse foliaire à la lumière varient entre individus. Ces variations peuvent représenter la variabilité naturelle résultant de la plasticité par rapport aux facteurs environnementaux, la diversité interspécifique et intraspécifique ou bien résulter d'une erreur d'estimation des paramètres lors de l'ajustement des courbes de réponse à la lumière sur les points de mesure. Quelle que soit la source de variation, nous avons voulu tester la sensibilité du modèle d'assimilation plante entière (i.e. la sensibilité du modèle de réponse à la lumière intégré spatialement et temporellement) à une petite variation (10%) de chacun des paramètres de la courbe de réponse à la lumière. Pour ce test de sensibilité, l'assimilation foliaire et donc l'assimilation plante entière sont calculées en fixant les paramètres de la courbe de réponse à la lumière aux mêmes valeurs quelque soit le plant considéré (i.e.  $\alpha=0.05$ ,  $\theta=0.7$ ,  $A_{\text{sat}}=5$  et  $R_d=0.5$ , cf. Matériels et Méthodes)

#### *A l'échelle foliaire*

La variation de 10% sur  $\alpha$ ,  $\theta$  ou  $R_d$  entraîne une petite variation de la réponse du modèle (Fig. IV.3.7) qui est du même ordre de grandeur que les erreurs standards résiduelles après ajustement du modèle. L'imprécision de la mesure d'assimilation foliaire (intrinsèque à la mesure) se traduit donc potentiellement par une variation de 10% de la valeur d'un des paramètres. La figure IV.3.8 représente  $\delta f$  pour une feuille, i.e. la variation de la courbe de réponse à la lumière engendrée par une petite variation de chacun de ses paramètres en fonction du PPFD. L'assimilation foliaire ( $A_{\text{feuille}}$ ) est sensible aux variations des quatre paramètres et la sensibilité de  $A_{\text{feuille}}$  aux variations des paramètres  $\alpha$ ,  $\theta$  et  $A_{\text{sat}}$  change en fonction du PPFD. La variation de  $\alpha$  et  $\theta$  entraîne une augmentation de la variation d'assimilation à PPFD faible et l'assimilation est moins sensible à la variation de ces paramètres à PPFD plus élevé. Lorsque le PPFD augmente,  $A_{\text{feuille}}$  est plus sensible au paramètre  $A_{\text{sat}}$ . Pour  $R_d$ , la sensibilité de l'assimilation foliaire ne change pas en fonction du PPFD reçu. Parmi les quatre paramètres, ceux auxquels l'assimilation est la plus sensible sont  $\alpha$  à PPFD faible et  $A_{\text{sat}}$  lorsque PPFD est plus élevé (Fig. IV.3.8). Nous nous intéresserons donc principalement à la sensibilité de l'assimilation plante entière à ces deux paramètres ( $\alpha$  et  $A_{\text{sat}}$ ) dans la suite de la discussion.

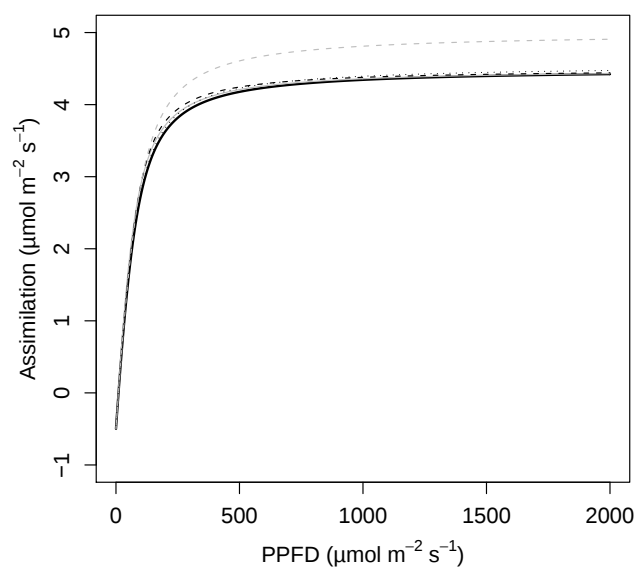


Figure IV.3.7 : courbe de réponse à la lumière d'une feuille avec  $\alpha = 0.05$ ,  $\theta = 0.7$ ,  $R_d = 0.5$  et  $A_{\text{sat}} = 5$  comme paramètres (courbe pleine noire) et avec une variation de +10% de chacun des paramètres :  $\alpha$ +10% (trait plein gris),  $\theta$ +10% (tiret noir),  $A_{\text{sat}}$ +10% (tiret gris),  $R_d$ +10% (pointillé noir).

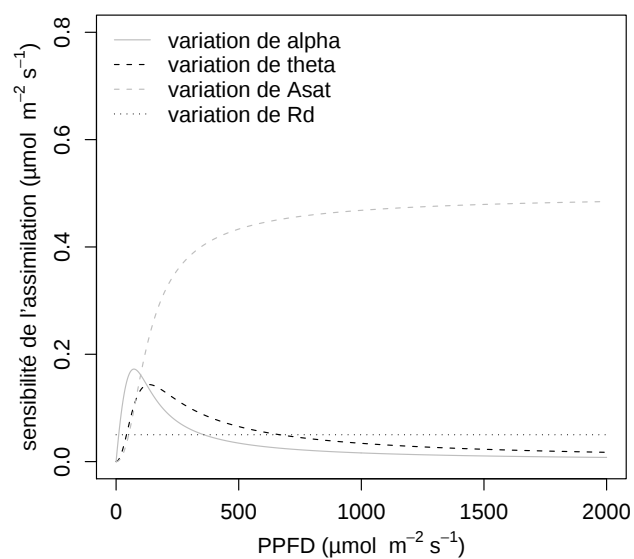


Figure IV.3.8 : Sensibilité de l'assimilation (variation du modèle) à une variation de 10% de  $\alpha$  (trait gris plein),  $\theta$  (tiret noir),  $R_d$  (pointillé noir) et  $A_{\text{sat}}$  (tiret gris) en fonction du PPFD.

## *A l'échelle du plant entier*

### *Intégration spatiale de l'erreur*

La variation de  $A_{\text{plant}}$  ( $\delta A_{\text{plant}}$ , intégration spatiale des  $\delta A_{\text{feuille}}$ ) engendrée par la variation des paramètres  $A_{\text{sat}}$  et  $\alpha$  en fonction du PPFD interceptée par le plant ( $\text{PPFD}_{\text{plant}}$ ) au cours d'une journée (Fig. IV.3.9) présente le même pattern que sur une feuille simple (Fig. IV.3.8). Le PPFD intercepté par le plant étant la moyenne des PPFD reçus par chaque feuille, il ne représente pas la distribution d'éclairement au sein du plant. En effet un même  $\text{PPFD}_{\text{plant}}$  peut représenter deux situations extrêmes opposées :

- soit une grande proportion de la surface foliaire est fortement éclairée auquel cas,  $A_{\text{plant}}$ , de la même manière que  $A_{\text{feuille}}$  (Fig. IV.3.8), devrait être très sensible à une variation de  $A_{\text{sat}}$ ,
- soit une faible proportion des feuilles est très éclairée auquel cas,  $A_{\text{plant}}$ , de la même manière que  $A_{\text{feuille}}$  (Fig. IV.3.8), devrait être moins sensible à une variation de  $A_{\text{sat}}$  mais plus sensible à une variation de  $\alpha$ .

Les semis d'érable sycomore OL sont plutôt dans la première configuration (petit nombre de feuilles comparativement au hêtre et une grande surface foliaire individuelle) et auront une proportion plus importante de surface foliaire éclairée (Fig. IV.3.10) ce qui implique que leur assimilation est plus dépendante de  $A_{\text{sat}}$  que chez le hêtre (Fig. IV.3.9A). Au contraire les semis de hêtre qui ont un grand nombre de petites feuilles ont un pourcentage de surface foliaire très éclairée plus faible (Fig. IV.3.10) ce qui implique que leur assimilation sera plus sensible au paramètre  $\alpha$  que celle des semis d'érable sycomore (Fig. IV.3.9A). Sous couvert, il n'y a pas de différence entre hêtre et érable sycomore, l'ensemble des feuilles est peu éclairé et les taches de soleil sont rares (Fig. IV.3.9B).

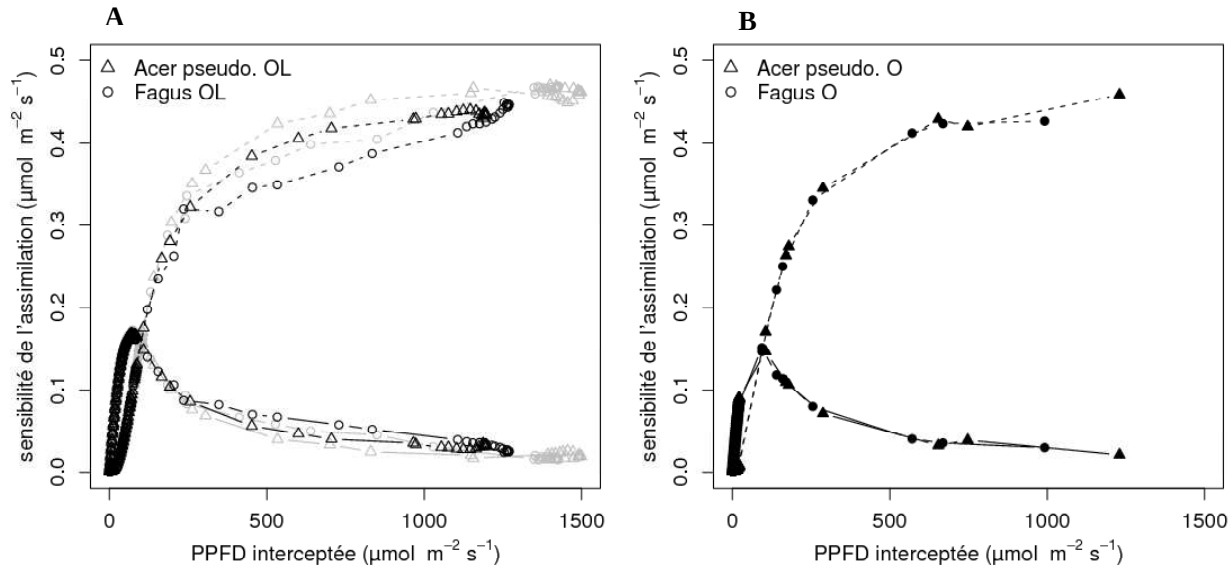


Figure IV.3.9 : **A.** Sensibilité de l'assimilation plante entière ( $A_{\text{plant}}^{\text{ref}}$ ) à une variation de 10% de  $\alpha$  (trait plein) et de  $A_{\text{sat}}$  (tiret pointillé) en fonction du PPFD interceptée par le plant ( $\text{PPFD}_{\text{plant}}$ ) au cours d'une journée ensoleillée en juin (traitement OL, séquence 2). La sensibilité est représentée pour les semis mis en lumière (OL) de hêtre (point) et d'érable sycomore (triangle) la première (symbole gris) et la deuxième (symbole noir) année après l'ouverture de canopée, **B.** Sensibilité de l'assimilation plante entière à une variation de 10% de  $\alpha$  (trait plein) et de  $A_{\text{sat}}$  (tiret pointillé) en fonction du PPFD interceptée par le plant au cours d'une journée ensoleillée en juin sous la canopée (traitement O, séquence 10). La sensibilité est représentée pour les semis ombre (O) de hêtre (point) et d'érable sycomore (triangle) la deuxième année après l'ouverture de canopée (symbole noir). Chaque point représente une position de soleil au cours de la journée.

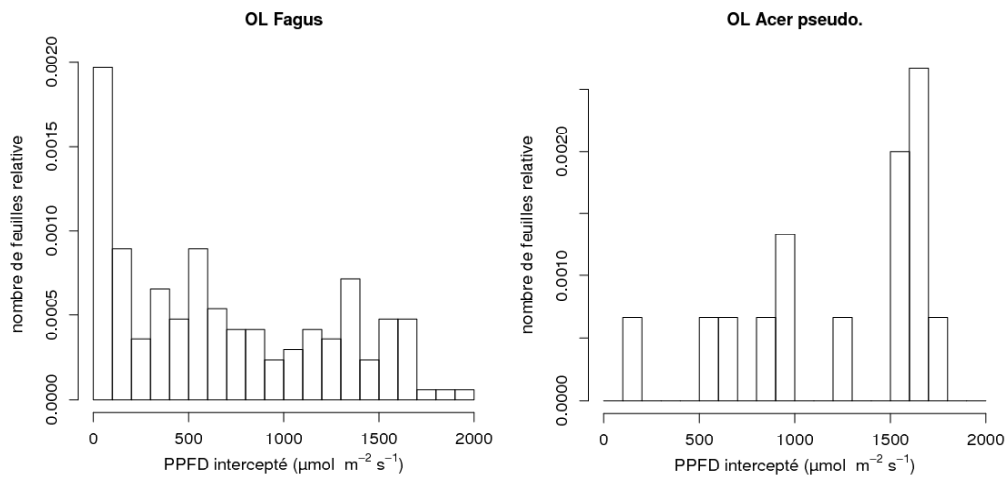


Figure IV.3.10 : Distribution du PPFD intercepté ( $\text{PPFD}_{\text{plant}}$ ), exprimé comme une fraction du nombre de feuille, chez un plant d'érable mis en lumière (OL *Acer pseudo.*) et un plant de hêtre (OL *Fagus*) la première année après l'ouverture de canopée (i.e. des plants avec un autoombrage faible comparé à la deuxième année après l'ouverture). Le PPFD intercepté correspond au PPFD intercepté à une position de soleil (Azimut = 116.9, Elévation = 50.79) pour une journée éclairée en juin (séquence 2).

### *Intégration temporelle*

Intégrée sur une journée, l'assimilation du plant entier dépend de la proportion de feuilles éclairées ou ombrées mais aussi de la quantité de lumière interceptée par le plant. L'éclairement reçu par le plant au cours d'une journée est en majorité inférieur à  $130 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (concentration de points importante en dessous de cette valeur sur les figures IV.3.9 A et B), valeur en dessous de laquelle l'assimilation du plant est sensible au paramètre  $\alpha$ . Par conséquent, une variation de  $\alpha$  aura une influence importante sur l'estimation de  $A_{\text{plant}}$  journalier pour les plants OL comme chez les plants O.

Sur la figure IV.3.11 qui représente la variation de l'assimilation du plant entier engendrée par la variation des paramètres  $\alpha$  et  $A_{\text{sat}}$  sur plusieurs journées (14 valeurs de PPFD incident journalier correspondant aux 14 séquences microclimatiques (Tableau IV.3.4)), on remarque en effet que la sensibilité de l'assimilation plante entière à  $\alpha$  est importante chez les plants O et OL. Néanmoins, cette variation est plus élevée dans le traitement OL que dans le traitement O. Cela peut s'expliquer par le fait que les semis sont rarement éclairés directement au cours d'une journée. En dehors des périodes d'éclairement direct, les valeurs sont inférieures à  $130 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  dans le traitement OL et inférieure à  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  dans le traitement O (Tableau IV.3.4, Fig. IV.3.9). Dans cette gamme de PPFD, l'assimilation du plant ( $A_{\text{plant}}$ ) est sensible au paramètre  $\alpha$  dont l'influence augmente avec le PPFD (Fig. IV.3.9). Dans le traitement OL, cette sensibilité sera alors plus grande en absolu que dans le traitement O. Cependant, en valeur relative, la variation peut atteindre 140% à l'ombre alors qu'elle atteint 10% dans le traitement OL. La sensibilité de l'assimilation du plant à  $A_{\text{sat}}$  diffère entre plants car elle dépend de la proportion de surface foliaire très éclairée (Fig. IV.3.11). D'autre part, l'assimilation du plant est plus sensible à une variation de  $\alpha$  qu'à  $A_{\text{sat}}$  à l'ombre. En effet, à l'ombre, les taches de soleil sont rares et l'ensemble des feuilles est majoritairement très faiblement éclairé.

Le test de sensibilité du modèle d'assimilation foliaire a permis de montrer que l'assimilation était surtout sensible aux paramètres  $\alpha$  et  $A_{\text{sat}}$  et qu'une petite variation d'un de ces paramètres peut entraîner une variation importante de l'assimilation plante entière.

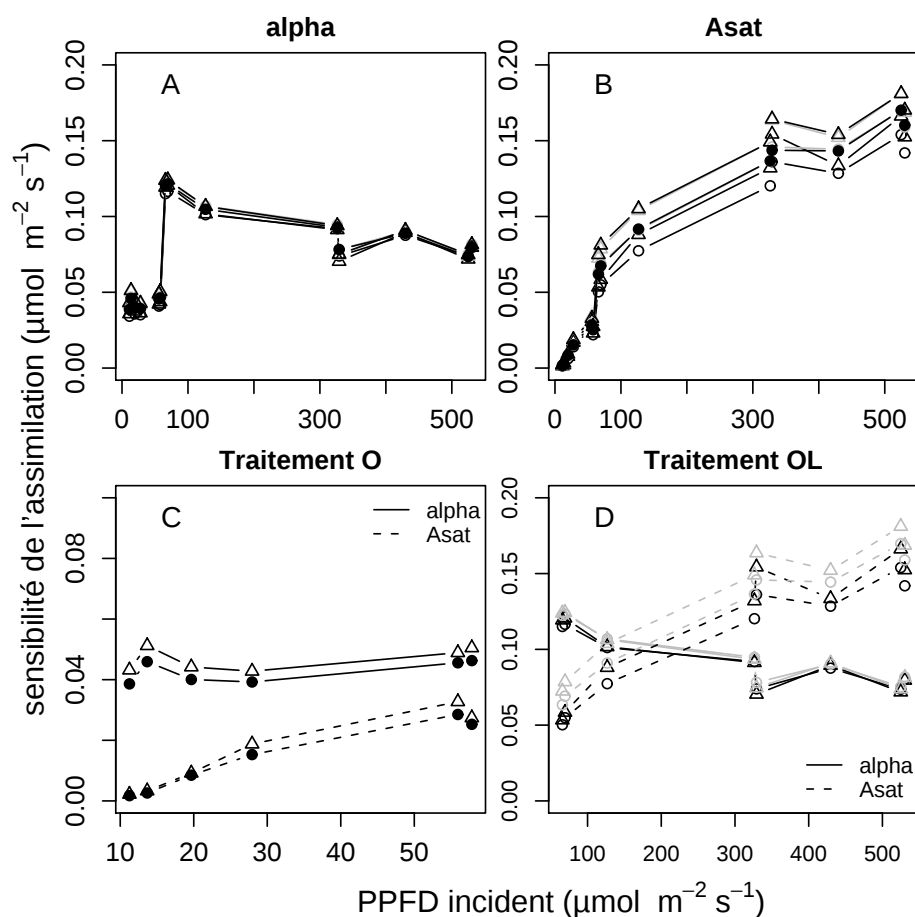


Figure IV.3.11 : **A et B.** Sensibilité de l'assimilation plante entière ( $A_{\text{plant ref}}$ ) à une variation de 10% de  $\alpha$  (à gauche) ou de  $A_{\text{sat}}$  (à droite) en fonction du PPFD incident chez les semis ombre, O (symbole plein) et mis en lumière, OL (symbole vide) de hêtre (point) et d'érable sycomore (triangle), la première (symbole gris) et la deuxième (symbole noir) année après l'ouverture de canopée, **C et D.** Sensibilité de l'assimilation plante entière ( $A_{\text{plant ref}}$ ) à variation de 10% de  $\alpha$  (trait plein) ou de  $A_{\text{sat}}$  (tiret) en fonction du PPFD incident chez les semis ombre, O (à gauche) et mis en lumière, OL (à droite) de hêtre (point) et d'érable sycomore (triangle), la première (symbole gris) et la deuxième (symbole noir) année après l'ouverture de canopée.

## Conclusions

Une petite modification des paramètres  $\alpha$  ou  $A_{\text{sat}}$  au niveau foliaire peut se traduire au niveau plante entière par une augmentation importante du gain de carbone. En effet, en valeur relative, une petite variation de  $\alpha$  peut engendrer chez les plants O une augmentation jusqu'à 130% sur les faibles valeurs de  $A_{\text{plant}}$  et une augmentation de 15% sur les valeurs de  $A_{\text{plant}}$  plus élevée. Par contre une augmentation de  $A_{\text{sat}}$  n'apporterait un avantage sur  $A_{\text{plant}}$  que de 10 à 30%. Bien que les paramètres  $\theta$  et  $R_d$  n'aient pas été testés dans cette étude, la sensibilité de l'assimilation foliaire à ces paramètres était assez importante surtout à PPFD faible. Une petite variation d'un de ces paramètres peut alors aussi entraîner des variations importantes de  $A_{\text{plant}}$ . Une très faible augmentation d'un de ces paramètres pourrait donc permettre aux plants sous couvert de compenser les pertes par respiration même sous des couverts denses ou au cours de journées sans éclairage direct et donc d'améliorer leur bilan de C sur la saison de végétation. Une faible diminution du point de compensation pour la lumière par la modification d'un de ces paramètres ( $\alpha$ ,  $\theta$  ou  $R_d$ ) pourrait améliorer le bilan de C des plants sous couvert dense sur la saison de végétation et contribuer alors à la plus grande persistance des espèces tolérantes à l'ombre sous couvert fermé. Contrairement aux plants O la variation d'assimilation entraînée par la variation de  $\alpha$  et  $A_{\text{sat}}$  est moins importante en valeur relative chez les plants OL. Dans le traitement OL, une augmentation de  $\alpha$  permet une augmentation maximum de  $A_{\text{plant}}$  de 10% les journées avec 100% de diffus et seulement 3 à 4% de plus les journées ensoleillées, une augmentation de  $A_{\text{sat}}$  permet seulement une augmentation de  $A_{\text{plant}}$  de 4 à 10%. Toutefois ces petites variations représentent en valeurs absolues un gain de C important pour la plante et peut alors contribuer à une croissance plus importante. L'avantage pris d'une augmentation de  $\alpha$  ou de  $A_{\text{sat}}$  dépend de la distribution spatiale des feuilles du plant (proportion de feuilles éclairées ou ombrées) et de la distribution de la lumière au-dessus du plant. Il serait alors intéressant de connaître la variabilité des paramètres de réponse de la photosynthèse à la lumière entre espèces (notamment entre espèces tolérantes et intolérantes à l'ombre), en réponse à la disponibilité en lumière ou entre espèces au sein d'un même traitement lumineux en lien avec le taux de croissance relative.

D'autre part, les petites variations testées dans cette étude (notamment sur  $\alpha$ ) peuvent aussi représenter l'erreur d'estimation des paramètres lors de l'ajustement des courbes de réponse à la lumière. L'analyse de sensibilité réalisée dans cette étude préliminaire a permis de montrer qu'une petite variation d'un des paramètres ( $\alpha$  et  $A_{\text{sat}}$  ont été testés) peut

engendrer des erreurs importantes sur l'estimation de l'assimilation plante entière exprimée par surface foliaire et par seconde. Intégré sur la surface foliaire du plant et sur la journée ou sur la saison de végétation, de grandes imprécisions peuvent alors être faites sur l'évaluation du bilan de carbone. Sans estimation de l'erreur faite sur l'estimation de l'assimilation plante entière, il est alors difficile de comparer différents traitements ou différentes espèces. Il nous paraît donc important d'axer les prochains travaux sur l'intégration des erreurs faite sur le modèle de réponse à la lumière à l'échelle plante entière pour donner un intervalle de confiance aux prédictions de l'assimilation de carbone à l'échelle du plant et de la saison de végétation.

## **V. Conclusions-Perspectives**

Cette étude a pour objectif principal de caractériser les ajustements fonctionnels nécessaires à l'augmentation, suite à une ouverture brutale de la canopée, de la croissance de semis restés pendant une longue période sous couvert fermé. Plusieurs auteurs (Collet *et al.*, 2001, Kneeshaw *et al.*, 2002, Mesquita, 2000, Metslaid *et al.*, 2005) avaient déjà montré que la croissance était souvent retardée de quelques semaines à quelques années chez des semis pré-établis mis en lumière, notamment Collet *et al.* (Collet *et al.*, 2006, Collet *et al.*, 2001) qui observaient sur le hêtre une augmentation immédiate de la croissance en diamètre des semis alors que l'augmentation de croissance en hauteur était retardée de 2 à 3 ans après l'ouverture de canopée. Nos résultats ont consolidé ces observations, et les ont élargies à d'autres espèces. Les semis de hêtre, d'érable sycomore, d'érable plane et d'érable champêtre ont ainsi vu leur croissance en diamètre augmenter dès la première année après l'ouverture du couvert alors que l'augmentation de croissance en hauteur était retardée d'une année. Deux ans après l'ouverture du couvert, les différentes espèces avaient repris une croissance active montrant que les ajustements fonctionnels nécessaires à une reprise de croissance se réalisent en grande partie au cours de ce laps de temps. Ces observations confirment donc a posteriori que le choix d'une période d'étude de deux ans pour analyser les ajustements hydrauliques, morphologiques et photosynthétiques était adéquat.

### **1. Ajustements fonctionnels des semis de hêtre et d'érable sycomore à l'ouverture du couvert**

La première année après l'ouverture du couvert l'augmentation de l'assimilation photosynthétique foliaire est limitée, contribuant au délai de reprise de croissance observé chez les semis de hêtre et d'érable sycomore. Comme nous l'avons souligné à de nombreuses reprises, les principales contraintes à l'augmentation de l'assimilation foliaire suite à l'ouverture du couvert peuvent être :

- la morphologie foliaire (faible LMA)
- le schéma d'allocation de biomasse (le rapport entre la surface foliaire et la biomasse racinaire et aérienne)
- les propriétés hydrauliques (conductance spécifique foliaire et vulnérabilité à la cavitation)

Nous avons montré que les semis de hêtre s'acclimatent rapidement aux nouvelles conditions de croissance via un ajustement de l'allocation de biomasse vers la croissance racinaire et vers la croissance cambiale et une augmentation du LMA dès la première année après l'ouverture du couvert. Ces changements dans l'allocation du carbone permettent notamment d'augmenter la capacité à alimenter en eau et en nutriments les feuilles. Elles peuvent alors permettre de compenser les pertes additionnelles par transpiration associées à l'augmentation de lumière et de VPD et, avec l'augmentation de LMA, d'augmenter les capacités photosynthétiques foliaires en augmentant la quantité d'N par unité de surface de feuilles.

Chez les semis d'érable sycomore, seul le LMA augmente et le schéma d'allocation de biomasse n'est pas modifié suite à l'ouverture du couvert. Cette absence de changement dans l'allocation n'étant pas compensé par des modifications anatomiques augmentant l'efficacité de transport de l'eau au niveau du xylème, la capacité d'augmentation de la transpiration reste limitée. Néanmoins, la disponibilité en nutriments du sol étant supposée plus grande dans les trouées que sous couvert ((Ritter *et al.*, 2006) mais pas mesuré dans cette étude), les semis peuvent fournir en N les feuilles et, avec l'augmentation de LMA, augmenter les capacités photosynthétiques foliaires.

Les ajustements nécessaires à l'augmentation d'assimilation foliaire des semis se sont mis en place dès la première année après l'ouverture du couvert, mettant en évidence une grande rapidité de réponse des deux espèces à l'augmentation de lumière. D'autres études réalisées sur des semis d'espèces feuillus ou conifères montrent aussi un ajustement rapide du LMA (Aranda *et al.*, 2001, Takahashi *et al.*, 2005, Huante *et al.*, 1998) et de l'allocation de biomasse vers la croissance racinaire (Kneeshaw *et al.*, 2002) après l'ouverture de canopée. La seule contrainte à l'augmentation d'assimilation qui serait apparue suite à l'ouverture du couvert et que nous avons mise en évidence est l'augmentation de la vulnérabilité à la cavitation chez le hêtre, qui pourrait contribuer au délai de croissance observé chez cette espèce. Ceci n'avait jamais été observé à notre connaissance. Cette caractéristique pourrait aussi, en partie du moins, expliquer l'absence d'augmentation de conductance stomatique observée par Reynolds et Frochot (2003) chez des semis de hêtre mis en lumière après l'ouverture de la canopée induite par une tempête. En revanche, chez l'érable sycomore, aucune contrainte supplémentaire suite à l'ouverture n'a été mise en évidence. Néanmoins, d'autres contraintes auxquelles nous ne nous sommes pas intéressés dans notre étude (par exemple des contraintes de type biochimique comme une augmentation de la photoinhibition

ou un manque d'augmentation de l'azote investi dans les processus de carboxylation) ont pu apparaître suite à l'ouverture (Valladares *et al.*, 2002a, Frak *et al.*, 2001). La grande majorité des études (Frak *et al.*, 2001, Naidu *et al.*, 1997a, Takahashi *et al.*, 2005, Uemura *et al.*, 2000) portant sur la réponse photosynthétique de semis à un environnement lumineux changeant (transfert de l'ombre à la lumière) montrent une augmentation plus rapide de l'assimilation qui permet d'atteindre en quelques jours ou quelques mois des niveaux identiques à ceux de plants acclimatés à la lumière. Néanmoins, quelques études montraient que le processus d'acclimatation au nouvel environnement lumineux était incomplet quelques mois après la mise en lumière chez plusieurs espèces tolérantes à l'ombre (Valladares *et al.*, 2002a, Naidu *et al.*, 1997a, Turnbull *et al.*, 1993). Comparé à des espèces plus demandantes en lumière, le temps d'acclimatation semble aussi plus long chez les espèces tolérantes à l'ombre (Naidu *et al.*, 1997a, Valladares *et al.*, 2002a). Ceci pourrait suggérer que le temps d'acclimatation à forte lumière pourrait dépendre de la tolérance à l'ombrage des espèces et du statut successional que les espèces occupent. Les espèces pionnières moins tolérantes à l'ombre pourraient être moins affectées par une augmentation soudaine de lumière que les espèces plus tolérantes à l'ombre de fin de succession. D'autre part la grande majorité des études citées précédemment simulaient l'ouverture de canopée en augmentant la disponibilité en lumière par le retrait d'ombrières artificielles, l'ajout de lampe ou la création de trouées au-dessus de jeunes semis cultivés en pot irrigués et fertilisés. Contrairement à ces études en conditions contrôlées, en conditions naturelles la mise en lumière des semis s'accompagne de changements importants dans les autres paramètres déterminant les conditions de croissance (disponibilité en eau et en azote notamment) et les semis mis en lumière sont des semis âgés sortis d'une longue période de compression et en situation de forte compétition aérienne et racinaire avec les végétaux voisins. Ces différences entre les deux types d'études pourraient contribuer aussi aux différences observées dans le temps d'acclimatation des semis.

## **2. Assimilation photosynthétique au niveau de la plante entière**

Au niveau plante entière, l'efficacité d'interception des semis de hêtre et d'érable sycomore diminuait dès la première année après l'ouverture du couvert, mettant en évidence un ajustement morphologique rapide des semis à leur nouvel environnement de croissance.

En dépit de l'absence d'une augmentation de l'assimilation foliaire à lumière saturante la première année après l'ouverture du couvert, le gain de C évalué au niveau de la plante

entière a augmenté chez les semis mis en lumière, en conséquence directe de l'augmentation de la disponibilité en lumière autour des semis. Le carbone investi dans la croissance en diamètre la première année peut théoriquement provenir du C mis en réserve l'année précédente (alors que le semis était encore à l'ombre), du C nouvellement acquis au cours de l'année, ou des deux sources simultanément. Néanmoins, avant l'ouverture, les semis sous couvert montraient une croissance primaire et une croissance radiale très faibles, suggérant des niveaux de réserves carbonées faibles. D'une manière générale, les faibles niveaux de réserve des plants sous couvert fermé sont attestés par des taux de croissances fortement réduits, qui conduisent le plus souvent à la mort du semis (Kobe, 1997). Le contenu en réserves carbonées des semis avant et après l'ouverture n'a pas été estimé dans cette étude mais il serait intéressant de connaître l'importance relative de ces réserves carbonées et du gain de C de l'année pour la reprise de croissance des semis. D'autre part, chez les semis d'érable sycomore nous avons mis en évidence que les feuilles s'orientaient vers la direction moyenne de la lumière chez les semis mis en lumière ce qui compensait l'augmentation d'auto-ombrage. Cette propriété pourrait permettre une amélioration du gain de C sur la saison de végétation chez cette espèce, néanmoins nous n'avons pu le vérifier à partir de notre étude exploratoire.

### **3. Aspects méthodologiques**

Notre étude, en comparant les caractéristiques écophysologiques et la croissance de semis acclimatés aux conditions de sous bois et de semis mis en lumière, a clairement mis en évidence l'importance des expérimentations en conditions naturelles, pour valider ou pour infirmer des résultats obtenus en conditions contrôlées. Par exemple, nous avons montré que les semis pré-établis sous couvert étaient autant résistants à la cavitation que des semis en lumière, contrairement à ce qui avait été montré sur des jeunes semis élevés en conditions non limitantes en eau (Cochard *et al.*, 1999, Barigah *et al.*, 2006). Nous avons également montré que les semis sous couvert forestier mettaient en place au cours de leur développement une architecture permettant de maintenir une plus grande efficacité d'interception de la lumière, contrairement à ce qui a été observé sur de jeunes semis cultivés en conditions contrôlées (Delagrangue *et al.*, 2006). Ces différences pourraient avoir deux origines principales: (1) en conditions naturelles, les conditions de croissance sous couvert expérimentées par les semis sont différentes de celles en conditions contrôlées, où seule la disponibilité en lumière est

faible—en effet, la disponibilité en eau pour les semis peut être limitée à cause de la compétition avec les arbres adultes— ; (2) bien que leurs dimensions étaient semblables, les semis en conditions naturelles étaient beaucoup plus âgés (11 à 18 ans) que ceux utilisés dans les expérimentations en conditions contrôlées (1 ou 2 ans généralement) et possédaient par conséquent des caractéristiques morphologiques, anatomiques et structurales probablement assez dissemblables.

Quelles que soient leurs origines, les différences observées lors des expérimentations en milieu contrôlé ou naturel peuvent amener à des conclusions divergentes sur la réponse des semis à des variations dans l'éclairement.

En contrepartie, nous avons rencontré dans la mise en place et le suivi de cette étude les limitations classiques des expérimentations en milieu naturel : impossibilité de découpler certains facteurs, faible contrôle des facteurs non étudiés, difficultés techniques pour la réalisation des mesures. Plus spécifiquement, nous avons rencontré les principaux problèmes suivants:

- la principale limitation réside dans les corrélations entre facteurs: par exemple, des corrélations fortes ont été observées entre la taille initiale des semis et le niveau de compétition subi par les semis, qui résultaient de l'historique du site et qui ont perturbé les analyses effectuées (chapitre III), ou des interactions probables entre le niveau de lumière au-dessus des semis et les autres conditions environnementales (disponibilité en eau et en nutriment du sol, VPD...) qui n'ont pas pu être prises en compte,
- l'âge des semis n'est pas précisément connu. Les relations entre âge et dimensions des semis en conditions naturelles sont généralement peu précises, quand elles existent. Néanmoins, choisir des semis sur une gamme de taille réduite peut permettre de réduire l'effet d'une forte variabilité en âge (dans notre étude des semis entre 50cm et 1m avaient entre 11 et 18 ans),
- des difficultés de mesure :

a) Les mesures d'assimilation et de conductance stomatique étant réalisées dans des conditions où la disponibilité en eau pour le plant peut être limitée, les valeurs obtenues ne reflètent pas nécessairement la conductance stomatique et l'assimilation maximale du plant. Il est alors difficile d'établir un lien entre l'ajustement des propriétés hydrauliques des plants suite à une ouverture du couvert et les capacités de transpiration maximum du plant. Pour une interprétation plus précise des données, il aurait été utile de connaître l'état hydrique des

semis et du sol au cours des deux saisons de croissance via des mesures de potentiel hydrique minimum et de xylème, de potentiel de base et d'humidité du sol.

b) Des mesures d'échanges gazeux sur les plantes entières ont été effectuées la première année. Néanmoins celles ci n'ont pu aboutir car le système de mesure d'échanges gazeux utilisé pendant notre étude n'était en fin de compte pas adapté à des semis poussant en conditions naturelles. En effet les plants avaient une surface foliaire trop faible par rapport au volume de la chambre de mesure. La différence entre les flux de CO<sub>2</sub> entrant et sortant était alors très faible, rendant la mesure trop imprécise,

- L'estimation du climat lumineux au dessus des plants à partir des photographies hémisphériques reste délicate, malgré quelques améliorations apportées au cours de ce travail. Le principal problème réside dans la prise de vue et dans la technique de seuillage des photos, qui mène notamment à une sous-estimation importante de l'éclairement sous couvert fermé.

#### **4. Tolérance à l'ombrage et réponse à l'ouverture de semis de hêtre et d'érable**

Les semis de hêtre, d'érable sycomore, d'érable plane et d'érable champêtre constituent une banque de semis persistant sous couvert, mettant en évidence la grande tolérance à l'ombrage de ces espèces. Néanmoins, il existe des différences entre ces quatre espèces. Sous couvert, les semis de hêtre sont plus grands et plus larges que les trois espèces d'érable et parmi les érables, les semis d'érable sycomore sont les plus grands et les plus larges. La mise en place chez les semis de hêtre et d'érable sycomore sous couvert d'une architecture permettant de maintenir une plus grande efficacité d'interception de la lumière au cours de leur développement (chapitre IV.2) pourrait contribuer à la plus grande survie de ces espèces sous couvert denses et leur permettre d'atteindre de grandes tailles à l'ombre. Les semis d'érable champêtre et plane n'ont peut-être pas cette capacité ce qui pourrait expliquer l'absence de grand semis de ces espèces à l'ombre. Ces différences dans la taille que peuvent atteindre les semis sous couvert semble être importantes dans le maintien et la compétitivité du hêtre et de l'érable sycomore suite à l'ouverture de canopée (chapitre III).

Après l'ouverture du couvert, le hêtre et l'érable sycomore montrent une plasticité morphologique assez grande à l'ouverture du couvert (chapitre IV2). Cette plasticité dans la réponse à l'ouverture du couvert peut contribuer à expliquer le faible taux de mortalité de ces

espèces à l'ouverture du couvert et leur plus grande compétitivité vis à vis des autres espèces. L'augmentation de croissance en diamètre dès la première année chez le hêtre est accompagnée de la mise en place de bois de tension qui permet le redressement de l'axe principal (De Boutray, 2004), la reprise d'une croissance en hauteur rapide, et donc le maintien de la compétitivité du semis par rapport à ses voisins.

En revanche, contrairement au hêtre, les semis d'érable sycomore mis en lumière montrent 1) un changement dans l'orientation des feuilles qui pourrait contribuer à améliorer le gain de C sur la saison de végétation et 2) que la surface assimilatrice exprimée par rapport à la biomasse totale est constante chez l'érable alors que, chez le hêtre, elle augmente à la lumière. Ces deux caractéristiques pourraient permettre une meilleure efficacité de la surface foliaire assimilatrice chez les semis d'érable sycomore par rapport au hêtre. Ceci pourrait permettre d'expliquer les plus grands taux de croissance en hauteur observés chez l'érable sycomore comparé au hêtre (chapitre III), et alors d'augmenter leur compétitivité vis à vis des autres espèces.

## 5. Perspectives de recherche

Les observations réalisées et les résultats acquis au cours de cette étude nous amènent à identifier trois grands thèmes de recherche intéressants à développer dans le cadre global d'une meilleure compréhension des dynamiques de régénération :

- **Poursuivre dans la compréhension du comportement écologique des différentes espèces présentes dans la banque de semis pré-existants sous couvert via une meilleure compréhension des acclimations physiologiques et morphologiques qui régissent la tolérance à l'ombrage et la réponse à des changements dans l'ouverture du couvert.**

De très nombreuses études se sont attachées à analyser comment les caractéristiques morphologiques et physiologiques de différentes espèces différant dans leur tolérance à l'ombrage pouvait contribuer à expliquer leur plus grand taux de survie à l'ombre. Par rapport ces études qui ne se sont en général focalisées que sur une famille de facteurs, combiner différentes approches (croissance, acquisition du C, hydraulique), comme dans notre étude, a été d'un grand intérêt dans la définition de la tolérance à l'ombrage des espèces et nous pensons qu'il serait bénéfique de continuer dans cette voie. Par rapport aux résultats acquis

pendant cette thèse, il serait intéressant d'identifier les stratégies mises en place par différentes espèces pour maintenir une grande efficacité d'interception de la lumière au cours de leur développement, en étudiant les caractéristiques morphologiques d'espèces différant dans leur tolérance à l'ombre chez des semis pré-établis sous couvert.

Les espèces pré-existantes sous couvert étant soumises à un régime de perturbations périodique dans la canopée (cycle d'ouverture-fermeture de la canopée) et d'intensité variée (chute d'un arbre, coupe ou tempête), il est important de comprendre la réponse des semis à ces conditions de lumière changeantes et d'identifier les stratégies de réponse des différentes espèces présentes en régénération. La capacité d'une espèce à prendre avantage de petites ouvertures de canopée en augmentant sa croissance et de réduire ensuite sa croissance quand la canopée se referme peut permettre d'atteindre de grandes tailles sous couvert, ce qui pourrait apporter un avantage compétitif lors d'une ouverture plus large de la canopée. Alors l'étude de la capacité de réponse et de survie à long terme de semis de différentes espèces à ce régime d'ouverture (ce qui a été partiellement testé dans cette thèse) puis de fermeture de la canopée serait intéressante à réaliser soit en créant de petites trouées au-dessus de semis pré-établis sous couvert (étude à long terme) soit grâce à des ombrières.

Cette thèse a permis d'identifier, du moins en partie, les ajustements nécessaires à la réponse de semis d'érable sycomore et de hêtre à une ouverture de canopée. Néanmoins, il est encore nécessaire d'établir le bilan de C des semis en lien avec leur croissance après l'ouverture de la canopée. Les données acquises pendant cette thèse permettront d'estimer les gains de C (l'assimilation plante entière des semis) à partir des maquettes 3D et des courbes de réponse à la lumière ainsi que les pertes de C en calculant l'allocation de biomasse dans les différentes parties (aériennes et souterraines) de la plante et les coûts de construction des différents organes. Sur ce point, pour améliorer les estimations du bilan de C des semis, il serait nécessaire d'évaluer l'erreur faite sur l'estimation de l'assimilation plante entière, comme suggéré par nos travaux et de comparer les résultats acquis à partir des maquettes 3D avec des mesures réelles d'échanges gazeux à l'échelle plante entière. Pour cela, il serait nécessaire de mettre au point un système de mesure d'échanges gazeux plante entière adapté aux caractéristiques des semis en régénération naturelle (cf. chapitre IV.2). D'autre part un suivi du contenu en eau du sol pour identifier les périodes de stress hydrique et d'arrêt de la croissance en diamètre ainsi qu'un suivi de la dynamique des réserves carbonées, ce qui n'a pas été contrôlé ou mesuré dans notre étude, serait nécessaire. Enfin lier bilan de carbone et bilan de croissance des semis nécessite d'estimer le gain en biomasse des plants chaque année,

la croissance en diamètre et en hauteur. Ces paramètres pourraient être estimés à partir des maquettes 3D des semis si des relations allométriques entre des mesures simples non destructives et la biomasse du plant pouvait être établies. Des travaux dans la suite de cette thèse sont en cours.

- **Etudier le fonctionnement hydraulique des semis en réponse à plusieurs variables microclimatiques**

La faible vulnérabilité à la cavitation des semis de hêtre et d'érable sycomore établis sous couvert pourrait être le résultat d'une acclimatation à une faible disponibilité en eau sous couvert. Ce résultat original pourrait être vérifié dans une expérience sur des semis en pot combinant différents niveaux de lumière et de disponibilité en eau. D'autre part, contrairement aux jeunes semis élevés sous ombrière, les semis pré-établis sous couvert sont relativement vieux et c'est donc un ensemble de petits cernes potentiellement fonctionnels qui détermine la vulnérabilité à la cavitation de ces plants. L'influence ou l'importance de ces anciens cernes dans la résistance à la cavitation serait intéressante à déterminer. L'architecture des semis pré-établis à l'ombre, caractérisée par un certain nombre de contraintes (faibles unités de croissance, port plagiotropique chez le hêtre, très fourchu chez l'érable...) pourrait être un déterminant de l'architecture hydraulique des semis pré-établis sous couvert. Les changements d'architecture des semis suite à l'ouverture de canopée pourrait aussi être examinés en lien avec l'architecture hydraulique et les caractéristiques hydrauliques des semis mis en lumière. Après l'ouverture de canopée, nous avons mis en évidence une augmentation transitoire de la vulnérabilité à la cavitation chez les semis de hêtre. A partir des coupes anatomiques réalisées au cours de cette thèse, les modifications anatomiques à l'origine de l'augmentation de vulnérabilité pourraient être rapidement étudiées en comparant par exemple le rapport entre l'épaisseur de la paroi des vaisseaux et le diamètre du lumen (module de rupture) des vaisseaux du cerne mis en place la première année avec celui de la deuxième année après l'ouverture.

- **Continuer dans la compréhension de la coexistence des espèces et des conditions qui la favorisent.**

Une compréhension claire des facteurs affectant les différents stades du processus de recrutement de la régénération avancée nécessiterait d'approfondir :

a) la connaissance des facteurs déterminant la survie des différentes espèces présentes sous couvert et constituant une banque de semis pré-existant. Notamment, nous avons suggéré que la faible taille des semis d'érable plane et champêtre atteinte à l'ombre pouvait être expliquée par l'incapacité des semis à persister sous couvert denses ou de l'incapacité à prendre avantage des ouvertures de la canopée. Les perspectives de recherches exposées dans le premier point permettraient de répondre à cette question.

b) la connaissance de l'influence de la compétition dans les stades ultérieurs à la création de trouée. Nous avons suggéré dans cette étude que la faible taille initiale des semis d'érable plane et champêtre au moment de l'ouverture pourrait expliquer la domination de ces deux espèces par le hêtre et l'érable sycomore à la fin de la phase de régénération. Néanmoins, ce n'est peut être pas la seule raison. De la même façon que notre étude a permis de suggérer que la stratégie de réponse à la lumière et la plasticité des semis de hêtre et d'érable sycomore à l'ouverture du couvert pourraient contribuer à leur plus grande compétitivité et survie suite à l'ouverture du couvert, il serait intéressant de réaliser le même type d'étude sur des espèces dominées comme l'érable plane et champêtre. Afin de connaître l'importance de la régénération pré-existante dans le processus de recomposition du futur peuplement et l'importance de la compétition au stade jeunes sur la composition du futur peuplement, il serait intéressant de déterminer au sein d'une placette mélangée en espèces à travers une étude de chronoséquence, combien d'arbres adultes de chaque espèce provient de la régénération avancée (similairement à l'étude de (McClure *et al.*, 2000)) et leur diamètre au moment de la création de la trouée ; d'estimer si les espèces dominées aux stade jeunes peuvent se maintenir jusqu'au stade adulte et si ces espèces proviennent de semis pré-existant avant la création de trouée ou de nouveaux semis installés après ; et d'une manière plus générale, de savoir comment les relations de dominance entre les différentes espèces évoluent au cours de la sylvigénèse.

## **VI. Références**

- Adam, B., Donès, N. & Sinoquet, H. (2004) VegeSTAR3.1. Calcul de l'Interception Lumineuse et de la Photosynthèse. Technical Notice. Clermont-Ferrand, France. UMR INRA-UBP PIAF.
- Adam, B., Sinoquet, H., Godin, C. & Donès, N. (1999) 3A-Software for the Acquisition of Plant Architecture, Version 2.0., Clermont-Ferrand, France. UMR INRA-UBP PIAF.
- Ammer, C., Stimm, B. & Mosandl, R. (2008) Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedling growth. *Tree Physiology* **28**, 721-728.
- Aranda, I., Bergasa, L.F., Gil, L. & Pardos, J.A. (2001) Effects of relative irradiance on the leaf structure of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted in the understory of a *Pinus sylvestris* L. stand after thinning. *Annals of Forest Science* **58**, 673-680.
- Aranda, I., Gil, L. & Pardos, J.A. (2000) Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees-Structure and Function* **14**, 344-352.
- Aussenac, G. (2000) Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* **57**, 287-301.
- Balandier, P., Sinoquet, H., Frak, E., Giuliani, R., Vandame, M., Descamps, S., Coll, L., Adam, B., Prevosto, B. & Curt, T. (2007) Six-year time course of light-use efficiency, carbon gain and growth of beech saplings (*Fagus sylvatica*) planted under a Scots pine (*Pinus sylvestris*) shelterwood. *Tree Physiology* **27**, 1073-1082.
- Barigah, T.S., Ibrahim, T., Bogard, A., Faivre-Vuillin, B., Lagneau, L.A., Montpied, P. & Dreyer, E. (2006) Irradiance-induced plasticity in the hydraulic properties of saplings of different temperate broad-leaved forest tree species. *Tree Physiology* **26**, 1505-1516.
- Beaudet, M., Brisson, J., Gravel, D. & Messier, C. (2007) Effect of a major canopy disturbance on the coexistence of *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia* in the understorey of an old-growth forest. *Journal of Ecology* **95**, 458-467.
- Beaudet, M. & Messier, C. (1998) Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **28**, 1007-1015.
- Beaudet, M. & Messier, C. (2002) Variation in canopy openness and light transmission following selection cutting in northern hardwood stands: an assessment based on hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology* **110**, 217-228.
- Bohn, K.K. & Nyland, R.D. (2003) Forecasting development of understory American beech after partial cutting in uneven-aged northern hardwood stands. *Forest Ecology and Management* **180**, 453-461.
- Bourgeois, L., Messier, C. & Brais, S. (2004) Mountain maple and balsam fir early response to partial and clear-cut harvesting under aspen stands of northern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **34**, 2049-2059.
- Breda, N., Granier, A. & Aussenac, G. (1995) Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology* **15**, 295-306.
- Brunner, A. (1998) A light model for spatially explicit forest stand models. *Forest Ecology and Management* **107**, 19-46.
- Butler Manning, B. (2007) *Stand structure, gap dynamics and regeneration of a semi-natural mixed beech forest on limestone in central Europe- a case study*. Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg im Bresgau, Germany.

- Canham, C. (1988) Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* **69**, 786-795.
- Carlson, D.W. & Groot, A. (1997) Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology* **87**, 313-329.
- Carter, G.A. & Smith, W.K. (1985) Influence of shoot structure on light interception and photosynthesis in conifers. *Plant physiology* **79**, 1038-1043.
- Cavender-Bares, J. & Bazzaz, F.A. (2000) Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* **124**, 8-18.
- Chesson, P., Pacala, S.W. & Neuhauser, C. (2001) Environmental niches and ecosystem functioning. *The Functional Consequences of Biodiversity* (ed S.P.A.D.T.E. A. Kinzing), pp. 213-245. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., Hille Ris Lambers, J., Lichter, J., Mclachlan, J., Mohan, J. & Wyckoff, P.H. (1999) Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* **86**, 1-16.
- Claussen, J.W. (1996) Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. *Forest Ecology and Management* **80**, 245-255.
- Claveau, Y., Messier, C., Comeau, P.G. & Coates, K.D. (2002) Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **32**, 458-468.
- Clearwater, M.J., Susilawaty, R., Effendi, R. & Van Gardingen, P.R. (1999) Rapid photosynthetic acclimation of *Shorea johorensis* seedlings after logging disturbance in Central Kalimantan. *Oecologia* **121**, 478-488.
- Clinton, B.D. (2003) Light, temperature, and soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small, canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* **186**, 243-255.
- Coates, K.D. (2000) Conifer seedling response to northern temperate forest gaps. *Forest Ecology and Management* **127**, 249-269.
- Cochard, H. (2002) A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant Cell and Environment* **25**, 815-819.
- Cochard, H., Coste, S., Chanson, B., Guehl, J.M. & Nicolini, E. (2005) Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiology* **25**, 1545-1552.
- Cochard, H., Damour, G., Bodet, C., Ibrahim, T., Poirier, M. & Ameglio, T. (2005) Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum* **124**, 410-418.
- Cochard, H., Lemoine, D. & Dreyer, E. (1999) The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant Cell and Environment* **22**, 101-108.
- Cochard, H., Peiffer, M., Le Gall, K. & Granier, A. (1997) Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L.: impacts on water relations. *Journal of Experimental Botany* **48**, 655-663.
- Cochard, H., Ridolfi, M. & Dreyer, E. (1996) Responses to water stress in an ABA-unresponsive hybrid poplar (*Populus koreana* x *trichocarpa* cv. Peace). II. Hydraulic properties and xylem embolism. *New Phytologist* **134**, 455-461.
- Cochard, H., Vennise, J.S., Barigah, T.S., Brunel, N., Herbette, S., Guilliot, A., Tyree, M.T. & Sakr, S. (2007) Putative role of aquaporins in variable hydraulic conductance of leaves in response to light. *Plant physiology* **143**, 122-133.

- Collet, C. & Chenost, C. (2006) Using competition and light estimates to predict diameter and height growth of naturally regenerated beech seedlings growing under changing canopy conditions. *Forestry* **79**, 489-502.
- Collet, C., Lanter, O. & Pardos, M. (2001) Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Annals of Forest Science* **58**, 127-134.
- Collet, C., Lanter, O. & Pardos, M. (2002) Effects of canopy opening on the morphology and anatomy of naturally regenerated beech seedlings. *Trees-Structure and Function* **16**, 291-298.
- Collet, C., Piboule, A., Leroy, O. & Frochot, H. (2008) Advance *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* seedlings dominate tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standards forest. *Forestry* **81**.
- Cruiziat, P., Cochard, H. & Ameglio, T. (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science* **59**, 723-752.
- Dalling, J.W., Hubbell, S.P. & Silvera, K. (1998) Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology* **86**, 674-689.
- De Boutray, A. (2004) *Effets de la mise en lumière sur la croissance et la forme de semis préexistants de hêtre (Fagus sylvatica L.)*. FIF-ENGREF.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Bardat, J., Wattez-Franger, A., Saguez, R., De Foucault, B., Alard, D. & Delelis-Dusollier, A. (2005) Silviculture-driven vegetation change in a European temperate deciduous forest. *Annals of Forest Science* **62**, 313-323.
- Delagrange, S., Montpied, P., Dreyer, E., Messier, C. & Sinoquet, H. (2006) Does shade improve light interception efficiency? A comparison among seedlings from shade-tolerant and -intolerant temperate deciduous tree species. *New Phytologist* **172**, 293-304.
- Den Dulk, J.A. (1989) *The interpretation of remote sensing, a feasibility study.*, Wageningen University, Wageningen, the Netherlands.
- Devine, W.D. & Harrington, C.A. (2006) Changes in Oregon white oak (*Quercus garryana* Dougl. ex Hook.) following release from overtopping conifers. *Trees* **20**, 747-756.
- Dillaway, D.N., Stringer, J.W. & Rieske, L.K. (2007) Light availability influences root carbohydrates, and potentially vigor, in white oak advance regeneration. *Forest Ecology and Management* **250**, 227-233.
- Dreyer, E., Le Roux, X., Montpied, P., Daudet, F.A. & Masson, F. (2001) Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiology* **21**, 223-232.
- Duchesneau, R., Lesage, I., Messier, C. & Morin, H. (2001) Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings. *Forest Ecology and Management* **140**, 215-225.
- Einhorn, K.S., Rosenqvist, E. & Leverenz, J.W. (2004) Photoinhibition in seedlings of *Fraxinus* and *Fagus* under natural light conditions: implications for forest regeneration? *Oecologia* **140**, 241-251.
- Ellsworth, D.S. & Reich, P.B. (1992) Water relations and gas exchange of *Acer saccharum* seedlings in contrasting natural light and water regimes. *Tree Physiology* **10**, 1-20.
- Emborg, J. (1998) Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* **106**, 83-95.
- Evans, J.R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia* **78**, 9-19.
- Falster, D.S. & Westoby, M. (2003) Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* **158**, 509-525.

- Farque, L., Sinoquet, H. & Colin, F. (2001) Canopy structure and light interception in *Quercus petraea* seedlings in relation to light regime and plant density. *Tree Physiology* **21**, 1257-1267.
- Feng, Y.L., Cao, K.F. & Zhang, J.L. (2004) Photosynthetic characteristics, dark respiration, and leaf mass per unit area in seedlings of four tropical tree species grown under three irradiances. *Photosynthetica* **42**, 431-437.
- Fleck, S., Niinemets, U., Cescatti, A. & Tenhunen, J.D. (2003) Three-dimensional lamina architecture alters light-harvesting efficiency in *Fagus*: a leaf-scale analysis. *Tree Physiology* **23**, 577-589.
- Frak, E., Le Roux, X., Millard, P., Dreyer, E., Jaouen, G., Saint-Joanis, B. & Wendler, R. (2001) Changes in total leaf nitrogen and partitioning of leaf nitrogen drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. *Plant Cell and Environment* **24**, 1279-1288.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999) *Gap Light Analyzer (GLA) : Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manuel and program documentation*.
- Galhidy, L., Mihok, B., Hagyo, A., Rajkai, K. & Standovar, T. (2006) Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest. *Plant Ecology* **183**, 133-145.
- Gálvez, D. & Percy, R.W. (2003) Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. *Oecologia* **135**.
- Gardère, I. (1995) *Influence de l'intensité du couvert sur le développement architectural de jeunes érables sycomores Acer pseudoplatanus L. (Aceraceae)*. Université des Sciences Nancy I, Nancy.
- Gendron, F., Messier, C. & Comeau, P.G. (2001) Temporal variations in the understorey photosynthetic photon flux density of a deciduous stand: the effects of canopy development, solar elevation, and sky conditions. *Agricultural and Forest Meteorology* **106**, 23-40.
- Givnish, T.J. (1988) Adaptation to sun and shade : a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**, 63-92.
- Golser, M. & Hasenauer, H. (1997) Predicting juvenile tree height growth in uneven-aged mixed species stands in Austria. *Forest Ecology and Management* **97**, 133-146.
- Greene, D.F., Zasada, J.C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I. & Simard, M.J. (1999) A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research* **29**, 824-839.
- Grogan, J., Landis, R.M., Ashton, M.S. & Galvao, J. (2005) Growth response by big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) advance seedling regeneration to overhead canopy release in southeast Para, Brazil. *Forest Ecology and Management* **204**, 399-412.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews* **52**, 107-145.
- Guo, X.R., Cao, K.F. & Xu, Z.F. (2006) Acclimation to irradiance in seedlings of three tropical rain forest *Garcinia* species after simulated gap formation. *Photosynthetica* **44**, 193-201.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D. & Mcculloch, K.A. (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**, 457-461.
- Hahn, K. (2007) *From degradation to regeneration! Studies of dead wood, gaps, flora, and regeneration in beech-dominated (Fagus sylvatica L.) forests and the application for nature-based forest management*. Copenhagen University, Copenhagen, Denmark.

- Hanba, Y.T., Kogami, H. & Terashima, I. (2002) The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant Cell and Environment* **25**, 1021-1030.
- Hasenauer, H. & Kindermann, G. (2002) Methods for assessing regeneration establishment and height growth in uneven-aged mixed species stands. *Forestry* **75**, 385-394.
- Hein, S. & Spiecker, H. (2008) Crown and tree allometry of open-grown ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.). *Agroforestry Systems* **73**, 205-218.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P. & M., W.C.B.H.R. (2007) multcomp: Simultaneous inference for general linear hypotheses. R package version 0.992-4.
- Houter, N.C. & Pons, T.L. (2005) Gap size effects on photoinhibition in understorey saplings in tropical rainforest. *Plant Ecology* **179**, 43-51.
- Huante, P. & Rincon, E. (1998) Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* **113**, 53-66.
- Jacobsen, A.L., Ewers, F.W., Pratt, R.B., Paddock Iii, W.A. & Davis, S.D. (2005) Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant physiology* **139**, 546-556.
- Johnson, J.D., Tognetti, R., Michelozzi, M., Pinzauti, S., Minotta, G. & Borghetti, M. (1997) Ecophysiological responses of *Fagus sylvatica* seedlings to changing light conditions .2. The interaction of light environment and soil fertility on seedling physiology. *Physiologia Plantarum* **101**, 124-134.
- Jones, H.G. & Sutherland, R.A. (1991) Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell and Environment* **14**, 607-612.
- Jones, T.A. & Thomas, S.C. (2007) Leaf-level acclimation to gap creation in mature *Acer saccharum* trees. *Tree Physiology* **27**, 281-290.
- Kawamura, K. & Takeda, H. (2002) Light environment and crown architecture of two temperate *Vaccinium* species: inherent growth rules versus degree of plasticity in light response. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* **80**, 1063-1077.
- Kelly, C.K. & Bowler, M.G. (2002) Coexistence and relative abundance in forest trees. *Nature* **417**, 437-440.
- King, D.A. & Maindonald, J.H. (1999) Tree architecture in relation to leaf dimensions and tree stature in temperate and tropical rain forests. *Journal of Ecology* **87**, 1012-1024.
- Kneeshaw, D., Williams, H., Nikinmaa, E. & Messier, C. (2002) Patterns of above- and below-ground response of understory conifer release 6 years after partial cutting. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **32**, 255-265.
- Kobe, R.K. (1997) Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos* **80**, 226-233.
- Krasowski, M.J. & Wang, J.R. (2003) Aboveground growth responses of understory *Abies lasiocarpa* saplings to different release cuts. *Canadian Journal of Forest Research* **33**, 1593-1601.
- Krause, G.H., Koroleva, O.Y., Dalling, J.W. & Winter, K. (2001) Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant Cell and Environment* **24**, 1345-1352.
- Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M. & Lepart, J. (2005) Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research* **35**, 1657-1668.
- Le Roux, X., Lacoite, A., Escobar-Gutiérrez, A. & Le Dizès, S. (2001a) Carbon-based models of individual tree growth: A critical appraisal. *Annals of Forest Science* **58**, 469-506.

- Le Roux, X., Walcroft, A.S., Daudet, F.A., Sinoquet, H., Chaves, M.M., Rodrigues, A. & Osorio, L. (2001b) Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass : area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiology* **21**, 377-386.
- Leakey, A.D.B., Scholes, J.D. & Press, M.C. (2005) Physiological and ecological significance of sunflecks for dipterocarp seedlings. *Journal of Experimental Botany* **56**, 469-482.
- Lemoine, D., Cochard, H. & Granier, A. (2002a) Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L.): evidence for a stomatal control of xylem embolism. *Annals of Forest Science* **59**, 19-27.
- Lemoine, D., Jacquemin, S. & Granier, A. (2002b) Beech (*Fagus sylvatica* L.) branches show acclimation of xylem anatomy and hydraulic properties to increased light after thinning. *Annals of Forest Science* **59**, 761-766.
- Liang, N.S., Nagayama, M., Nakata, M. & Maruyama, K. (1995) Growth, photosynthesis and nitrogen content in japanese beech (*Fagus crenata* BL) seedlings grown under 5 irradiances. *Photosynthetica* **31**, 257-268.
- Lipp, C.C. & Nilsen, E.T. (1997) The impact of subcanopy light environment on the hydraulic vulnerability of *Rhododendron maximum* to freeze-thaw cycles and drought. *Plant Cell and Environment* **20**, 1264-1272.
- Macfarlane, D.W. & Kobe, R.K. (2006) Selecting models for capturing tree-size effects on growth-resource relationships. *Canadian Journal of Forest Research* **36**, 1695-1704.
- Madsen, P. (1995) Effects of Soil-Water Content, Fertilization, Light, Weed Competition and Seedbed Type on Natural Regeneration of Beech (*Fagus-Sylvatica*). *Forest Ecology and Management* **72**, 251-264.
- Madsen, P. & Hahn, K. (2008) Natural regeneration in a beech-dominated forest managed by close-to-nature principles. A gap cutting based experiment. *Canadian Journal of Forest Research* **38**, 1716-1729.
- Madsen, P. & Larsen, J.B. (1997) Natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content. *Forest Ecology and Management* **97**, 95-105.
- Maherali, H., Delucia, E.H. & Sipe, T.W. (1997) Hydraulic adjustment of maple saplings to canopy gap formation. *Oecologia* **112**, 472-480.
- McClure, J.W., Lee, T.D. & Leak, W.B. (2000) Gap capture in northern hardwoods: patterns of establishment and height growth in four species. *Forest Ecology and Management* **127**, 181-189.
- Mencuccini, M. & Grace, J. (1994) Climate influences the leaf area/sapwood area ratio in Scots pine. *Tree Physiology* **15**, 1-10.
- Mesquita, R.D.G. (2000) Management of advanced regeneration in secondary forests of the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* **130**, 131-140.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.C., Claveau, Y., Kelly, C. & Lechowicz, M.J. (1999) Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **29**, 812-823.
- Metslaid, M., Ilisson, T., Vicente, M., Nikinmaa, E. & Jogiste, K. (2005) Growth of advance regeneration of Norway spruce after clear-cutting. *Tree Physiology* **25**, 793-801.
- Modry, M., Hubeny, D. & Rejsek, K. (2004) Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. *Forest Ecology and Management* **188**, 185-195.
- Mohammed, G.H. & Parker, W.C. (1999) Photosynthetic acclimation in eastern hemlock [*Tsuga canadensis* (L.) Carr.] seedlings following transfer of shade-grown seedlings to high light. *Trees-Structure and Function* **13**, 117-124.

- Mountford, E.P., Savill, P.S. & Bebb, D.P. (2006) Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. *Forestry* **79**, 389-408.
- Muraoka, H. & Koizumi, H. (2005) Photosynthetic and structural characteristics of canopy and shrub trees in a cool-temperate deciduous broadleaved forest : Implication to the ecosystem carbon gain. *Agricultural and Forest Meteorology* **134**, 39-59.
- Murphy, T.E.L., Adams, D.L. & Ferguson, D.E. (1999) Response of advance lodgepole pine regeneration to overstory removal in eastern Idaho. *Forest Ecology and Management* **120**, 235-244.
- Nagel, T.A., Svoboda, M. & Diaci, J. (2006) Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth Fagus-Abies forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management* **226**, 268-278.
- Naidu, S.L. & Delucia, E.H. (1997a) Acclimation of shade-developed leaves on saplings exposed to late-season canopy gaps. *Tree Physiology* **17**, 367-376.
- Naidu, S.L. & Delucia, E.H. (1997b) Growth, allocation and water relations of shade-grown *Quercus rubra* L saplings exposed to a late-season canopy gap. *Annals of Botany* **80**, 335-344.
- Naidu, S.L. & Delucia, E.H. (1998) Physiological and morphological acclimation of shade-grown tree seedlings to late-season canopy gap formation. *Plant Ecology* **138**, 27-40.
- Nakashizuka, T. (2001) Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology & Evolution* **16**, 205-210.
- Naumburg, E., Ellsworth, D.S. & Pearcy, R.W. (2001) Crown carbon gain and elevated [CO<sub>2</sub>] responses of understorey saplings with differing allometry and architecture. *Functional Ecology* **15**, 263-273.
- Niinemets, U., Al Afas, N., Cescatti, A., Pellis, A. & Ceulemans, R. (2004a) Petiole length and biomass investment in support modify light-interception efficiency in dense poplar plantations. *Tree Physiology* **24**, 141-154.
- Niinemets, U., Cescatti, A. & Christian, R. (2004b) Constraints on light interception efficiency due to shoot architecture in broad-leaved Nothofagus species. *Tree Physiology* **24**, 617-630.
- Niinemets, U., Portsmouth, A. & Tobias, M. (2006) Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid-ribs in temperate plants. *New Phytologist* **171**, 91-104.
- O'Connell, B.M. & Kelly, M.J. (1994) Crown Architecture of Understory and Open-Grown White-Pine (Pinus-Strobus L) Saplings. *Tree Physiology* **14**, 89-102.
- O'Connell, B.M. & Kelly, M.J. (1994) Crown Architecture of Understory and Open-Grown White-Pine (Pinus-Strobus L) Saplings. *Tree Physiology* **14**, 89-102.
- Office National Des Forêts (ed) (2005) *Le hêtre en Lorraine*.
- Office National Des Forêts (ed) (2007) *Gestion des hêtraies dans les forêts publiques françaises*.
- Oguchi, R., Hikosaka, K. & Hirose, T. (2005) Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant Cell and Environment* **28**, 916-927.
- Oguchi, R., Hikosaka, K., Hiura, T. & Hirose, T. (2006) Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. *Oecologia* **149**, 571-582.
- Oker-Blom, P. & Smolander, H. (1988) The ratio of shoot silhouette area to total needle area in Scots pine. *Forest Science* **34**, 906.

- Örlander, G. & Karlsson, C. (2000) Influence of shelterwood density on survival and height increment of *Picea abies* advance growth. *Scandinavian Journal of Forest Research* **10**, 20-29.
- Pammenter, N.W. & Willigen, C.V. (1998) A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology* **18**, 589-593.
- Parelle, J., Roudaut, J.P. & Ducrey, M. (2006) Light acclimation and photosynthetic response of beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings under artificial shading or natural Mediterranean conditions. *Annals of Forest Science* **63**, 257-266.
- Parish, R. & Antos, J.A. (2005) Advanced regeneration and seedling establishment in small cutblocks in high-elevation spruce-fir forest at Sicamous Creek, southern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* **35**, 1877-1888.
- Pastur, G.M., Lencinas, M.V., Peri, P.L. & Arena, M. (2007) Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. *Forest Ecology and Management* **243**, 274-282.
- Pearcy, R.W., Valladares, F., Wright, S.J. & De Paulis, E.L. (2004) A functional analysis of the crown architecture of tropical forest *Psychotria* species: do species vary in light capture efficiency and consequently in carbon gain and growth? *Oecologia* **139**, 163-177.
- Pearcy, R.W. & Yang, W. (1996) A three-dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia* **108**, 1-12.
- Pearcy, R.W. & Yang, W. (1998) The functional morphology of light capture and carbon gain in the Redwood forest understory plant *Adenocaulon bicolor* Hook. *Functional Ecology* **12**, 543-552.
- Pearson, T.R.H., Burslem, F.R.P., Goeriz, R.E. & Dalling, J.W. (2003) Regeneration niche partitioning in neotropical pioneers: effects of gap size, seasonal drought and herbivory on growth and survival. *Oecologia* **137**, 456-465.
- Peet, R.K. & Christensen, N.L. (1987) Competition and tree death. *Bioscience* **7**, 586-595.
- Petrutan, A.M., Von Lupke, B. & Petrutan, I.C. (2009) Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings. *European Journal of Forest Research* **128**, 61-74.
- Piboule, A., Collet, C., Frochot, H. & Dhôte, J.F. (2005) Reconstructing crown shape from stem diameter and tree position to supply light models. I. Algorithms and comparison of light simulations. *Annals of Forest Science* **62**, 645-657.
- Planchais, I. & Sinoquet, H. (1998) Foliage determinants of light interception in sunny and shaded branches of *Fagus sylvatica* (L.). *Agricultural and Forest Meteorology* **89**, 241-253.
- Poorter, L. & Werger, M.J.A. (1999) Light environment, sapling architecture, and leaf display in six rain forest tree species. *American Journal of Botany* **86**, 1464-1473.
- Powell, G.W. & Bork, E.W. (2007) Effects of aspen canopy removal and root trenching on understory microenvironment and soil moisture. *Agroforestry Systems* **70**, 113-124.
- Pratt, R.B., Jacobsen, A.L., Ewers, F.W. & Davis, S.D. (2007) Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist* **174**, 787-798.
- Prioul, J. & Chartier, P. (1977) Partitionning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation : A critical analysis of the methods used. *Annals of Botany* **41**, 789-800.
- Puettmann, K.J. & Ammer, C. (2007) Trends in North American and European regeneration research under the ecosystem management paradigm. *European Journal of Forest Research* **126**, 1-9.

- R Development Core Team (2007) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderklein, D.W. & Bushena, C. (1998) Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* **12**, 327-338.
- Renninger, H.J., Meinzer, F.C. & Gartner, B.L. (2007) Hydraulic architecture and photosynthetic capacity as constraints on release from suppression in Douglas-fir and western hemlock. *Tree Physiology* **27**, 33-42.
- Reynolds, P.E. & Frochot, H. (2003) Photosynthetic acclimation of beech seedlings to full sunlight following a major windstorm event in France. *Annals of Forest Science* **60**, 701-709.
- Rice, K.J., Matzner, S.L., Byer, W. & Brown, J.R. (2004) Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. *Oecologia* **139**, 190-198.
- Ritter, E., Dalsgaard, L. & Einhorn, K.S. (2005) Light, temperature and soil moisture regimes following gap formation in a semi-natural beech-dominated forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* **206**, 15-33.
- Ritter, E. & Vesterdal, L. (2006) Gap formation in Danish beech (*Fagus sylvatica*) forests of low management intensity: soil moisture and nitrate in soil solution. *European Journal of Forest Research* **125**, 139-150.
- Robakowski, P., Montpied, P. & Dreyer, E. (2003) Plasticity of morphological and physiological traits in response to different levels of irradiance in seedlings of silver fir (*Abies alba* Mill). *Trees-Structure and Function* **17**, 431-441.
- Rodriguez-Calcerrada, J., Pardos, J.A., Gil, L. & Aranda, I. (2007) Acclimation to light in seedlings of *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. and *Quercus pyrenaica* Willd. planted along a forest-edge gradient. *Trees-Structure and Function* **21**, 45-54.
- Schultz, H.R. & Matthews, M.A. (1993) Xylem Development and Hydraulic Conductance in Sun and Shade Shoots of Grapevine (*Vitis-Vinifera* L) - Evidence That Low-Light Uncouples Water Transport Capacity from Leaf-Area. *Planta* **190**, 393-406.
- Sellin, A. & Kupper, P. (2005) Effects of light availability versus hydraulic constraints on stomatal responses within a crown of silver birch. *Oecologia* **142**, 388-397.
- Shimizu, M., Ishida, A. & Hogetsu, T. (2005) Root hydraulic conductivity and whole-plant water balance in tropical saplings following a shade-to-sun transfer. *Oecologia* **143**, 189-197.
- Shimizu, M., Ishida, A., Tange, T. & Yagi, H. (2006) Leaf turnover and growth responses of shade-grown saplings of four Shorea rain forest species to a sudden increase in light. *Tree Physiology* **26**, 449-457.
- Shimizu, Y. (2005) A vegetation change during a 20-year period following two continuous disturbances (mass-dieback of pine trees and typhoon damage) in the Pinus-Schima secondary forest on Chichijima in the Ogasawara (Bonin) Islands: which won, advanced saplings or new seedlings? *Ecological Research* **20**, 708-725.
- Silander, J.A. & Pacala, S.W. (1985) Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia* **66**, 256-263.
- Silvertown, J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 605-611.
- Sinoquet, H., Thanisawanyangkura, S., Mabrouk, H. & Kasemsap, P. (1998) Characterization of the light environment in canopies using 3D digitizing and image processing. *Annals of Botany* **82**, 203-212.

- Sipe, T.W. & Bazzaz, F.A. (1994) Gap partitioning among maples (*Acer*) in central New England: Shoot architecture and photosynthesis. *Ecology* **75**, 2318-2332.
- Sperry, J.S. (2000) Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* **104**, 13-23.
- Sperry, J.S. & Pockman, W.T. (1993) Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell and Environment* **16**, 279-287.
- Stancioiu, P.T. & O'hara, K.L. (2006) Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forests of Romania. *European Journal of Forest Research* **125**, 151-162.
- Steppe, K. & Lemeur, R. (2007) Effects of ring-porous and diffuse-porous stem wood anatomy on the hydraulic parameters used in a water flow and storage model. *Tree Physiology* **27**, 43-52.
- Sterck, F., Martinez-Ramos, M., Dyer-Leal, G., Rodriguez-Velazquez, J. & Poorter, L. (2003) The consequences of crown traits for the growth and survival of tree saplings in a Mexican lowland rainforest. *Functional Ecology* **17**, 194-200.
- Sterck, F.J. (1999) Crown development in tropical rain forest trees in gaps and understorey. *Plant Ecology* **143**, 89-98.
- Sterck, F.J., Bongers, F. & Newbery, D.M. (2001) Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. *Plant Ecology* **153**, 279-292.
- Szwagrzyk, J., Szewczyk, J. & Bodziarczyk, J. (2001) Dynamics of seedling banks in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival. *Forest Ecology and Management* **141**, 237-250.
- Takahashi, K., Seino, T. & Kohyama, T. (2005) Plastic changes of leaf mass per area and leaf nitrogen content in response to canopy openings in saplings of eight deciduous broad-leaved tree species. *Ecological Research* **20**, 17-23.
- Takenaka, A. (2006) Dynamics of seedling populations and tree species coexistence in a forest: a simulation study. *Ecological Research* **21**, 356-363.
- Tinoco-Ojanguren, C. & Pearcy, R.W. (1992) Dynamic stomatal behavior and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory *Piper* species acclimated to high and low light. *Oecologia* **92**, 222-228.
- Tognetti, R., Johnson, J.D. & Michelozzi, M. (1997) Ecophysiological responses of *Fagus sylvatica* seedlings to changing light conditions .1. Interactions between photosynthetic acclimation and photoinhibition during simulated canopy gap formation. *Physiologia Plantarum* **101**, 115-123.
- Tognetti, R., Minotta, G., Pinzauti, S., Michelozzi, M. & Borghetti, M. (1998) Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings of different geographic origins. *Trees-Structure and Function* **12**, 326-333.
- Turnbull, M.H., Doley, D. & Yates, D.J. (1993) THE DYNAMICS OF PHOTOSYNTHETIC ACCLIMATION TO CHANGES IN LIGHT QUANTITY AND QUALITY IN 3 AUSTRALIAN RAIN-FOREST TREE SPECIES. *Oecologia* **94**, 218-228.
- Tyree, M.T. (2003) Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. *Trees* **17**, 95-100.
- Tyree, M.T. & Ewers, F.W. (1991) Tansley Review No. 34 The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* **119**, 345-360.
- Tyree, M.T., Nardini, A., Salleo, S., Sack, L. & El Omari, B. (2005) The dependance of leaf hydraulic conductance on irradiance during HPFM measurements: any role for stomatal response? *Journal of Experimental Botany* **56**, 737-744.
- Tyree, M.T., Patino, S., Bennink, J. & Alexander, J. (1995) Dynamic measurements of root hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and field. *Journal of Experimental Botany* **46**, 83-94.

- Tyree, M.T. & Sperry, J.S. (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant physiology* **88**, 574-580.
- Tyree, M.T. & Zimmermann, M.H. (2002) *Rev. ed. of: Xylem structure and the ascent of sap/ by M. H. Zimmermann. 1983.* Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Uemura, A., Harayama, H., Koike, N. & Ishida, A. (2006) Coordination of crown structure, leaf plasticity and carbon gain within the crowns of three winter-deciduous mature trees. *Tree Physiology* **26**, 633-641.
- Uemura, A., Ishida, A., Nakano, T., Terashima, I., Tanabe, H. & Matsumoto, Y. (2000) Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiology* **20**, 945-951.
- Valladares, F., Chico, J.M., Aranda, I., Balaguer, L., Dizengremel, P., Manrique, E. & Dreyer, E. (2002a) The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees-Structure and Function* **16**, 395-403.
- Valladares, F. & Pearcy, R.W. (1998) The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M.Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* **114**, 1-10.
- Valladares, F. & Pugnaire, F.I. (1999) Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semi-arid environments assessed with a crown architecture model. *Annals of Botany* **83**, 459-469.
- Valladares, F., Skillman, J.B. & Pearcy, R.W. (2002b) Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany* **89**, 1275-1284.
- Van Calster, H., Baeten, L., Verheyen, K., De Keersmaecker, L., Dekeyser, S., Rogister, J.E. & Hermy, M. (2008) Diverging effects of overstorey conversion scenarios on the understory vegetation in a former coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management* **256**, 519-528.
- Webster, C.R. & Lorimer, C.G. (2005) Minimum opening sizes for canopy recruitment of midtolerant tree species: a retrospective approach. *Ecological Applications* **15**, 1245-1262.
- Webster, C.R., Nelson, K. & Wangen, S.R. (2005) Stand dynamics of an insular population of an invasive tree, *Acer platanoides*. *Forest Ecology and Management* **208**, 85-99.
- Welander, N.T. & Ottosson, B. (1997) Influence of photosynthetic photon flux density on growth and transpiration in seedlings of *Fagus sylvatica*. *Tree Physiology* **17**, 133-140.
- Wohlgemuth, T., Kull, P. & Wüthrich, H. (2002) Disturbance of microsites and early tree regeneration after windstorm in Swiss mountain forests due to winter storm Vivian 1990. *Forest Snow and Landscape Research* **77**, 17-47.
- Wright, E.F., Canham, C.D. & Coates, K.D. (2000) Effects of suppression and release on sapling growth for 11 tree species of northern, interior British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* **30**, 1571-1580.
- Yamashita, N., Ishida, A., Kushima, H. & Tanaka, N. (2000) Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia* **125**, 412-419.
- Yamashita, N., Koike, N. & Ishida, A. (2002) Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant Cell and Environment* **25**, 1341-1356.

Yang, S. & Tyree, M.T. (1994) Hydraulic architecture of *Acer saccharum* and *A. rubrum* : comparison of branches to whole trees and the contribution of leaves to hydraulic resistance. *Journal of Experimental Botany* **45**, 179-186.

**Réactions de semis naturels de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.) à l'ouverture du couvert :  
croissance et ajustements fonctionnels**

**Résumé :**

Le renouvellement des formations mélangées repose essentiellement sur des dynamiques naturelles de régénération et une phase particulièrement critique dans ce processus est celle de l'ouverture du couvert. La banque de semis pré-existant sous couvert constitue un potentiel important pour la recomposition du futur peuplement et la connaissance de la réaction des différentes espèces constituant cette banque de semis à l'ouverture du couvert est importante. La création d'une trouée induit un changement rapide des conditions de croissance des semis (plus grande disponibilité en lumière et en eau, plus grand déficit de pression de vapeur d'eau...). Suite à l'ouverture de la canopée, l'augmentation de croissance des semis est souvent retardée de quelques mois à quelques années. Nous supposons que ce délai peut refléter le temps nécessaire à l'acclimatation des semis pré-existants exposés à un nouvel environnement lumineux. Quatre espèces tolérantes à l'ombre et constituant une banque de semis pré-existant sous couvert (le hêtre, l'érable sycomore, l'érable plane et l'érable champêtre) ont été étudiées. Durant 2 ans après l'ouverture du couvert, la réponse de croissance des semis est caractérisée et le délai avant la reprise de croissance est expliqué par une étude des composantes morphologiques et physiologiques de la croissance. Suite à l'ouverture du couvert, la mortalité des semis était faible. La croissance en diamètre augmentait dès la première année après la création de la trouée et l'augmentation de croissance en hauteur était retardée de un an. Hêtre et érable sycomore montraient une plasticité de réponse à l'ouverture du couvert avec des changements structuraux (augmentation de LMA) et dans l'architecture des semis. Le hêtre réagissait aussi en allouant plus de biomasse vers la croissance racinaire et cambiale, augmentant sa capacité d'alimenter en eau les feuilles. Néanmoins, l'augmentation d'assimilation foliaire restait limitée la première année après l'ouverture du couvert. Ceci pouvait être en partie attribué chez le hêtre à l'augmentation de la vulnérabilité à la cavitation. La deuxième année, l'acclimatation des semis était en grande partie réalisée pour le hêtre et l'érable sycomore, qui avaient repris une croissance en diamètre et en hauteur active.

Mots-clefs : *Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*, trouée, croissance, photosynthèse, propriétés hydrauliques, allocation de biomasse, efficacité d'interception de la lumière

**Summary:**

Management of mixed forests relies mainly on natural regeneration dynamics and canopy opening is particularly critical during regeneration process. Acquiring knowledge about reactions of different tree species to opening is important as advanced understory sapling bank constitutes an important potential for future stand reconstitution. Gap creation induces rapid change in sapling growth conditions (larger light and soil water availability, higher vapour pressure deficit...). Growth of pre-existing seedlings is often delayed for a few months up to several years after a gap opening. We hypothesized that this delay might be ascribed to the time needed for acclimation of advanced sapling exposed to the new light environment. Four shade tolerant species (beech, sycamore maple, Norway maple and field maple) in advanced seedling banks were studied. For 2 years after canopy opening, the sapling growth response was characterized and the growth delay was explained by an analysis of morphological and physiological components of growth. Following canopy opening, mortality was low and diameter growth increased from the first year onwards whereas height growth increase was delayed for one year. Beech and sycamore have shown plasticity of leaf structure (increase of LMA) and tree architecture as influenced by canopy opening. Beech reacted also by allocating more biomass to root and cambial growth increasing this capacity to supply water to leaves. Nevertheless leaf carbon assimilation did not increase much the first year. This may be due in part to increased vulnerability to cavitation in beech under gap. The second year after opening, beech and sycamore seedling acclimation was almost achieved, both species having now an active diameter and height growth.

Keywords : *Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*, gap, growth, photosynthesis, hydraulic properties, biomass allocation, light interception efficiency