



Apports d'une approche écosystémique à l'étude de la dynamique des communautés végétales forestières : vers une prise en compte des interactions écologiques multiples

Lisa Laurent

► To cite this version:

Lisa Laurent. Apports d'une approche écosystémique à l'étude de la dynamique des communautés végétales forestières : vers une prise en compte des interactions écologiques multiples. Biodiversité et Ecologie. Université d'Orléans, 2016. Français. NNT : 2016ORLE2050 . tel-01534064

HAL Id: tel-01534064

<https://theses.hal.science/tel-01534064>

Submitted on 7 Jun 2017

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.

Equipe FONA, Irstea Nogent-sur-Vernisson

THÈSE présentée par :

Lisa LAURENT

soutenue le : 15 décembre 2016

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline/ Spécialité : Ecologie

**Apports d'une approche écosystémique à
l'étude de la dynamique des communautés
végétales forestières : vers une prise en compte
des interactions écologiques multiples**

THÈSE dirigée par :

Philippe BALANDIER
Sonia SAÏD
Anders MÅRELL

Directeur de recherche, Irstea
Chercheuse, ONCFS
Chercheur, Irstea

RAPPORTEURS :

Jean-Luc DUPOUEY
Jean-Pierre TREMBLAY

Directeur de recherche, INRA
Professeur, Université LAVAL

JURY:

Franck BRIGNOLAS
Jean-Luc DUPOUEY
Jean-Pierre TREMBLAY
Catherine COLLET
Maya GONZALEZ
Claudine RICHTER
Sonia SAÏD
Philippe BALANDIER

Professeur Université d'Orléans
Directeur de recherche, INRA
Professeur, Université LAVAL
Chercheuse, INRA
Chercheuse, INRA
Chercheuse, ONF
Chercheuse, ONCFS
Directeur de recherche, Irstea

Président du jury
Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examinatrice
Examinatrice
Encadrante
Directeur de thèse

Apports d'une approche écosystémique à l'étude de la dynamique des communautés végétales forestières : vers une prise en compte des interactions écologiques multiples

- Résumé -

Un des principaux challenges pour prédire la composition, la structure et la dynamique des communautés végétales est de déterminer comment l'environnement biotique et abiotique va modifier la direction et l'amplitude des interactions entre plantes. L'objectif de ma thèse est de mettre en évidence le rôle prépondérant des interactions complexes (impliquant plus de deux compartiments biotiques) dans la dynamique forestière et plus particulièrement dans la dynamique de régénération des ligneux d'intérêt sylvicole tel que le chêne sessile. Les résultats soulignent l'importance de prendre en compte : (i) l'effet des cervidés sur les patrons de réponses des interactions entre plantes le long des gradients de ressources, (ii) les interactions indirectes et notamment la facilitation indirecte, (iii) des paramètres démographiques différents en relation avec la phénologie des espèces en présence, (iv) la séparation des mécanismes sous-jacents à une interaction écologique multiple via un suivi des conditions environnementales. Ainsi, ma thèse appuie l'idée que les gestions se focalisant sur une unique pression et ignorant les autres pressions ne sont pas capables de maintenir des populations d'espèces cibles car elles ne tiennent pas compte des interactions multiples. Ceci souligne l'importance d'utiliser des stratégies complémentaires pour permettre la pérennité des écosystèmes forestiers et notamment une régénération suffisante dans le cadre des changements globaux que sont le changement climatique et la surabondance de cervidés.

Mots clés : Interactions complexes, communautés végétales, régénération, abrouissement, facilitation indirecte, microclimat, disponibilité en eau, disponibilité en lumière, *Capreolus capreolus*, *Quercus petraea*; *Rubus sect. fruticosi*

Contribution of ecosystem approach to forest plant community dynamics: towards the consideration of multiple interactions.

- Summary -

One of the main challenges to predict vegetation dynamics and plant community composition is to identify how biotic and abiotic factors modify the nature and magnitude of plant-plant interactions. The objective of my thesis is to highlight the leading role of multiple interactions (involving more than two biotic compartments) in forest understory dynamics and more specifically regeneration dynamics of target species such as sessile oak. The results emphasize the importance of: (i) effects of deer on response patterns of plant-plant interactions along resource gradients, (ii) indirect interactions, in particular indirect facilitation, (iii) demographic parameters in relation to species phenology, (iv) distinguishing among underlying mechanisms of multiple interactions thanks to environmental monitoring. Thus, my thesis supports the idea that management practices focusing on a single pressure, while ignoring others, are unable to conserve populations of target species because they don't consider multiple interactions. This highlights the importance to use complementary management strategies to achieve sustainability in the context of global changes (climatic change and deer overabundance).

Keywords: complex interactions, plant community, regeneration, browsing, indirect facilitation, microclimate, water availability, light availability, *Capreolus capreolus*, *Quercus petraea*; *Rubus sect. fruticosi*



Irstea
Domaine des Barres
45290 Nogent sur-Vernisson



*"Ce n'est pas parce que les choses
sont difficiles que nous n'osons pas,
c'est parce que nous n'osons
pas qu'elles sont difficiles."*

Sénèque

REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord mes encadrants de thèse **Philippe BALANDIER**, **Anders MÅRELL** et **Sonia SAÏD** pour leur disponibilité, leurs conseils et l'aide apportée tout au long de ce travail de thèse.

Je remercie également les membres de mon Jury : **Franck BRIGNOLAS**, **Catherine COLLET**, **Jean-Luc DUPOUEY**, **Maya GONZALEZ**, **Claudine RICHTER** et **Jean-Pierre TREMBLAY** qui ont accepté d'évaluer mon travail.

Merci également aux membres de mon comité de thèse : **Emmanuel CORCKET**, **Sophie GACHET**, **Bernard PREVOSTO** et **Agnès ROCQUENCOURT** pour leurs remarques pertinentes qui ont réorienté mon travail de thèse à plusieurs reprises.

Merci à tous les collègues du laboratoire Irstea qui ont participé aux campagnes de terrain de manière régulière ou occasionnelle : **Philippe BALANDIER**, **Dominique BALLON**, **Philippe BALLON**, **Christophe BALZTINGER**, **Rachel BARRIER**, **Yves BOSCARDIN**, **Mathilde BRODUT**, **Yann DUMAS**, **Rémy GOBIN**, **Nathalie KORBOULEWSKY**, **Anders MÅRELL**, **Catherine MENUET**, **Aminata NDIAYE**, **Sandrine PERRET**, **Agnès ROCQUENCOURT** et **Vincent SEIGNER**.

Merci à **Samantha COÏNUS** pour l'aide qu'elle m'a apportée dans la collection des données dans le cadre de son stage et pour ma première expérience d'encadrement qui a été très enrichissante grâce à elle. Je remercie particulièrement **Agnès ROCQUENCOURT** pour la mise en place de l'expérimentation pépiRoCh. Merci à **Yoan PAILLET** pour ses conseils avisés en analyses statistiques. Merci à **Nathalie KORBOULEWSKY** pour la relecture des articles et pour ses remarques judicieuses.

Merci à **Sylvie LAURENT** et **Donatien FRANCOIS** pour la relecture de mon manuscrit de thèse.

Merci à **Frédérique ARCHAUX**, **Marie BALZTINGER**, **Fabien LAROCHE**, **Yoan PAILLET** et **Thomas PEROT** pour leurs conseils constructifs lors de la préparation de mon oral de thèse.

Un grand merci à **l'ensemble de mes collègues** du laboratoire Irstea pour le cadre de travail convivial, les discussions enrichissantes et les défis constants.

Et pour finir, merci à tous ceux qui m'ont soutenue durant ces trois années de travail.

abrutissement
compétition
changements
régénération
écosystème
composition
environnement
stress
mécanismes
cervidés
communautés
gestion
complexes
forêt
structure
directe
facilitation
climat
interactions
phénologie
pression
gradients
perturbation
abiotique
indirecte
pratiques
cynégétique
ressource
semis
plante-plante
dynamique
globaux
régénération

LISTE DES VALORISATIONS

✓ ARTICLES TECHNIQUES

- Korboulewsky, N., Pérot, T., Balandier, P., Ballon, P., Barrier, R., Boscardin, Y., Dauffy-Richard, E., Dumas, Y., Ginisty, C., Gosselin, M., Hamard, J-P., Laurent, Lisa., Mårell, A., Ndiaye, A., Perret, S., Rocquencourt, A., Seigner, Vallet, P. OPTMix – Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mélangée. *Rendez-vous techniques* 47, 60-70.

✓ ARTICLES SCIENTIFIQUES

- Lisa Laurent, Anders Mårell, Nathalie Korboulewsky, Sonia Saïd, Philippe Balandier. How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients? Article soumis au journal *Forest Ecology and Management* accepté le 3 février 2017.
- Lisa Laurent, Anders Mårell, Samantha Coinus, Nathalie Korboulewsky, Sonia Saïd, Philippe Balandier. Indirect facilitation of deer herbivory and tree canopy shading on oak seedling survival. En préparation.
- Lisa Laurent, Anders Mårell, Philippe Balandier, Hubert Holveck, Sonia Saïd. Understory vegetation dynamics and tree regeneration as affected by deer herbivory in temperate hardwood forests. Article soumis au journal *Iforest* le 2 août 2016 - en révision mineure.

✓ COMMUNICATIONS ORALES

- Anders Mårell, Jean-Pierre Hamard, Lisa Laurent, Agnès Rocquencourt, Christophe Baltzinger, Philippe Balandier. Colloque "Effects of Ungulate Browsing on Forest Regeneration and Silviculture". Birmensdorf, 13-16 octobre 2015. "Effects of deer on oak regeneration: interactions among silviculture, ungulates and neighboring plants".
- Lisa Laurent, Anders Mårell, Philippe Balandier, Sonia Saïd. Colloque ECOVEG12, dynamique des communautés végétales. Brest, 29-31 mars 2016. "Rôle des interactions entre semis ligneux, communauté végétale et cervidés sur la dynamique de recrutement des arbres en forêt tempérée".
- Lisa Laurent, Anders Mårell, Philippe Balandier. Colloque SFécologie. Marseille, 24-28 octobre 2016. "Modulation of interactions between bramble thicket and oak seedlings by stress (light, water and simulated browsing)".

✓ POSTERS

- Lisa Laurent, Philippe Balandier, Sonia Saïd, Anders Mårell. Colloque ECOVEG12, dynamique des communautés végétales. Brest, 29-31 mars 2016. Modulation par la disponibilité en ressources des interactions entre semis de chêne, ronce et chevreuil.
- Marianne Bernard, Jean-Luc Dupouey, Vincent Boulanger, Lisa Laurent, Pierre Montpied, Xavier Morin, Sonia Saïd. Colloque SFécologie. Marseille, 24-28 octobre 2016. Deer browsing causes short-term species shift between silver fir and Norway spruce in the Vosges Mountains, northeastern France.

TABLE DES MATIERES

1	CHAPITRE I : INTRODUCTION ET CONTEXTE DE L'ETUDE	1
1.1	Régénération forestière insuffisante : un renouvellement menacé.....	3
1.2	Explosion des populations de cervidés : un changement global.....	7
1.3	Environnement climatique : un changement global	11
1.4	Modification des grandes tendances de gestion : quels impacts ?	13
2	CHAPITRE II : ETAT DE L'ART	15
2.1	Les interactions plante-plante	15
2.1.1	Les mécanismes d'action d'une plante sur une autre	15
2.1.2	Les interactions plante-plante structurent la communauté végétale.....	19
2.1.3	La compétition : une notion en débat permanent	19
2.1.4	L'interaction plante-plante : de nombreux facteurs impliqués.....	22
2.2	Importance de la prise en compte des conditions abiotiques dans la modulation des interactions plante-plante	25
2.2.1	Les interactions plante-plante le long des gradients de stress : un débat animé	25
2.2.2	La "stress gradient hypothesis"	28
2.2.3	Importance de l'approche multi-gradients	30
2.3	Les interactions plante-cervidé	33
2.3.1	Les moyens d'action des cervidés sur leur environnement	33
2.3.2	Impacts de l'abrouissement au niveau individuel.....	34
2.3.3	Impacts de l'abrouissement sur la communauté végétale	36
2.3.4	Différentes stratégies de défense des plantes à l'herbivorie	41
2.3.5	Capacité d'accueil des milieux : équilibre sylvo-cynégétique	43
2.4	Les interactions écologiques multiples	45
2.5	Définition de la problématique, objectifs et structure de la thèse.....	47
3	CHAPITRE III : MATERIEL ET METHODE.....	51
3.1	Choix du modèle d'étude Ronce-Chêne-Chevreuil	51
3.1.1	<i>Rubus sect. fruticosi</i>	51
3.1.2	<i>Quercus petraea</i>	52
3.1.3	<i>Capreolus capreolus</i>	53
3.2	Expérimentations en conditions semi-contrôlées : PépiRoCh.....	55
3.2.1	Objectif.....	55
3.2.2	Design du dispositif.....	55
3.2.3	Matériel et méthode.....	60
3.3	Expérimentation <i>in situ</i> : DBRoCh.....	69

3.3.1	Objectif.....	69
3.3.2	Site d'Etude	69
3.3.3	Historique et description des sites	70
3.3.4	Design du dispositif.....	71
3.3.5	Matériel et méthode.....	73
3.4	Expérimentation <i>in situ</i> à la RNCFS de La Petite-Pierre.....	81
3.4.1	Objectif.....	81
3.4.2	Site d'étude.....	81
3.4.3	Design du dispositif.....	81
3.4.4	Matériel et méthode.....	82
3.5	Choix méthodologiques.....	83
3.5.1	La pression d'abroutissement.....	83
3.5.2	La nature / l'intensité / l'importance de l'interaction.....	83
4	CHAPITRE IV : RESULTATS	85
4.1	Partie I : Influence de la défoliation par le chevreuil sur l'évolution de l'intensité et de l'importance des interactions plante-plante le long des gradients de ressources....	87
4.1.1	Influence de la défoliation par le chevreuil sur l'évolution de l'intensité et de l'importance des interaction plante-plante le long de gradient de ressources.....	89
4.1.2	How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients?	91
4.2	Partie II : Effets indirects de la canopée arborée et de la défoliation par le chevreuil sur les performances des semis de chêne via le contrôle du roncier.....	113
4.2.1	Effets directs et indirects de l'ombrage par la canopée arborée et de la défoliation sur les semis de chêne via le contrôle de la végétation interférente : rôle du microclimat et de la disponibilité en ressources.....	115
4.2.2	Indirect facilitation of deer herbivory and tree canopy shading on oak seedling survival.	117
4.3	Partie III : Susceptibilité/resistance associative le long d'un gradient de lumière et d'abroutissement	145
4.3.1	Introduction	147
4.3.2	Matériel et méthode.....	148
4.3.3	Résultats	149
4.3.4	Discussion et conclusion	160
4.4	Partie IV : Résultats communauté dépendants des interactions entre semis ligneux, végétation interférente et cervidés sur la dynamique de recrutement des ligneux	165
4.4.1	Résultats communauté dépendants des interactions entre semis ligneux, végétation interférente et cervidés sur la dynamique de recrutement des ligneux.....	167
4.4.2	Understory vegetation dynamics and tree regeneration as affected by deer herbivory in temperate hardwood forests.	169

5	CHAPITRE V : DISCUSSION GENERALE, IMPLICATIONS ET PERSPECTIVES.....	193
5.1	Rappel des hypothèses de travail : Apports d’une approche écosystémique à l’étude de la dynamique des communautés végétales forestières	195
5.2	Originalité des approches utilisées.....	197
5.3	Synthèse des principaux résultats obtenus : le rôle des interactions écologiques multiples dans la dynamique forestière.....	199
5.4	Vers une considération des interactions indirectes, de la facilitation et de la modulation par les herbivores dans l’étude de la composition et de la structuration de la communauté végétale.	203
5.5	Facteurs à considérer pour une meilleure prise en compte des interactions écologiques multiples dans la dynamique des systèmes forestiers	205
5.5.1	Etendre l’amplitude des gradients abiotiques.....	205
5.5.2	Séparer les mécanismes en œuvre : un moyen complexe mais incontournable pour mieux comprendre les interactions plante-plante-herbivore	206
5.5.3	Préciser les divergences et imprécisions des définitions des concepts sous-jacents des interactions plante-plante-herbivore	207
5.5.4	Séparer l’effet de la réponse.....	208
5.5.5	Prendre en compte des paramètres multiples	208
5.5.6	Prendre en compte l’aspect temporel	209
5.5.7	Différence entre simulation de défoliation et abrouissement.....	211
5.6	Du système simplifié au système complexe	213
5.7	Le rôle des interactions plante-plante-herbivore : les implications en gestion forestière.....	215
5.7.1	Implications en matière de gestion forestière.....	215
5.7.2	Dans le contexte du changement climatique global.	217
6	CHAPITRE VI : CONCLUSION GENERALE	219
7	REFERENCES	223
8	ANNEXE 1 : ETUDE DE LA SAISONNALITE DES PRELEVEMENTS DE RONCE PAR LE CHEVREUIL <i>IN SITU</i>	243
8.1	Contexte et objectifs	244
8.2	Matériel et méthode	244
8.2.1	Site d’étude.....	244
8.2.2	Mise en place du dispositif et récolte des données.....	245
8.2.3	Méthode d’analyse des données	246
8.3	Résultats	247

8.4	Discussion et conclusion.....	248
9	ANNEXE 2 : REPONSE DU RONCIER A LA DEFOLIATION PAR LE CHEVREUIL LE LONG DES GRADIENTS DE RESSOURCES	251
9.1	Contexte et objectifs	252
9.2	Matériel et méthode additionnels : PépiRoCh.....	253
9.2.1	Modification de l'allométrie foliaire	253
9.2.2	Allocation à la défense mécanique : les épines	253
9.2.3	Allocation à la défense chimique : production de composés phénoliques	253
9.2.4	Méthode d'analyse des données	254
9.3	Résultats	254
9.3.1	Défense mécanique	254
9.3.2	Défense chimique	256
9.3.3	Tolérance : modification de l'allométrie foliaire	258
9.3.4	Compensation du roncier d'une année sur l'autre.....	259
9.4	Discussion et conclusion.....	263

LISTE DES FIGURES

Fig. 1. Facteurs dont dépend le succès de la régénération ligneuse.	4
Fig. 2. Principaux régulateurs des populations d'ongulés tels que les cerfs et les chevreuils. ..	9
Fig. 3. Agents naturels et anthropiques de la perturbation des forêts (Dale <i>et al.</i> , 2001).	12
Fig. 4. Impacts des modifications de gestion sur la dynamique forestière via le contrôle de l'interaction entre végétation interférente et semis ligneux.	14
Fig. 5. Illustration de la différence entre compétition réelle et compétition apparente (Connell, 1990).	17
Fig. 6. Effets directs (ligne continue) et indirects (ligne en pointillé) dans un système complexe.	18
Fig. 7. Schéma conceptuel de la différence entre nature, intensité et importance de l'interaction plante-plante.	20
Fig. 8. Schéma explicatif des deux visions du concept de "compétition symétrique et asymétrique".	21
Fig. 9. Illustration des visions de Grime (1977) et Tilman (1987) concernant l'évolution de la compétition en fonction de la productivité du milieu.	26
Fig. 10. Illustration de la " <i>stress gradient hypothesis</i> " reliant la nature de l'interaction au niveau de stress (adaptée d'après Bertness and Callaway (1994)).	28
Fig. 11. Modèles conceptuels de la théorie de la résistance et de la susceptibilité associatives.	39
Fig. 12. Modification des interactions plante-plante le long d'un gradient de stress et d'herbivorie.	40
Fig. 13. Evolution de la capacité d'accueil du milieu (d'après McCullough (1979)).	44
Fig. 14. Modèle des effets indirects.	46
Fig. 15. Plan schématique de la démarche de réflexion suivie.	49
Fig. 16. Représentation schématique de l'expérimentation pépiRoCh.	56
Fig. 17. Représentation schématique d'une Placette Unitaire type (PU).	57
Fig. 18. Illustration du réseau d'irrigation à l'échelle d'une PU, dispositif PépiRoCh.	57
Fig. 19. Illustration du réseau d'irrigation de l'ensemble du dispositif pépiRoCh.	58
Fig. 20. Graphiques d'étalonnage de a) l'humidité volumique relative (%), b) la température (°C) d'un des 42 capteurs USB LOG32 utilisés dans l'expérimentation PépiRoCh. Capteur de ref pour capteur de référence.	62
Fig. 21. Courbe d'étalonnage spécifique de la sonde TDR pour le sol du dispositif en conditions semi-contrôlées PépiRoCh.	63
Fig. 22. Relation entre la masse fraîche et la masse sèche des glands de chêne sessile	67

Fig. 23. Localisation des deux sites d'étude sur une carte issue de géoportail.	69
Fig. 24. Schéma théorique du design général du dispositif pour un site.	71
Fig. 25. Illustration du résultat des différentes étapes du traitement des photographies hémisphériques : placeau C1 du site 2 (champ de la ronce) – témoins.	77
Fig. 26. Caractérisation de la fréquentation du dispositif par le chevreuil grâce à l'utilisation des pièges photographiques.	78
Fig. 27. Illustration du mode de capture des pièges photographiques utilisés pour caractériser la fréquentation du dispositif expérimental DBRoCh.	79
Fig. 28. Représentation schématique simplifiée de l'expérimentation installée dans la RNCFS de La Petite-Pierre.	82
Fig. 29. Représentation schématique du calcul de l'indice RNE permettant la caractérisation de l'intensité de la compétition.	84
Fig. 30. Représentation schématique du calcul de l'indice Iimp permettant la caractérisation de l'importance de la compétition.	84
Fig. 31. Schématisation des hypothèses de la partie I.	89
Fig. 32. Theoretical changes in the intensity and importance of plant-plant interactions along resource gradients (H1) and (deer) defoliation (H2).	94
Fig. 33. Competitive intensity (CRCI) of brambles on oak seedlings relative to bramble defoliation mode calculated from a) survival and b) height growth.	100
Fig. 34. Effects of bramble LAI over the entire growing season on oak seedling competitive response to neighbors (CRCI) calculated from a) diameter growth and b) survival.	101
Fig. 35. Effects of (deer) defoliation on the importance of oak seedling competitive response to neighbors calculated from (a and d) diameter, (b) branching, (c) height and (e) survival, along either a water gradient (a-b-c) or a light gradient (d-e).	102
Fig. 36. Effects of (deer) defoliation on the importance of oak seedling competitive response to neighbors Iimp _{Survival} according to annual average bramble LAI.	103
Fig. A37. Nursery experiment in central France with two-year-old oak seedlings in competition with bramble.	110
Fig. 38. Schématisation des hypothèses de la partie II. Modèle conceptuel du système complexe comportant quatre compartiments biotiques en interaction (carrés), deux ressources (cercles) et les conditions environnementales (ovales).	115
Fig. 39. Conceptual model of the dynamic system studied involving four biotic compartments (squares), two resources (circles) and three understory compartments (ovals).	121
Fig. 40. <i>A priori</i> piecewise structural equation model with resource availability (light and water) and simulated deer defoliation (herbivory) of the bramble thicket as predictors of performance when seedlings are growing below the bramble thicket.	127

Fig. 41. Best piecewise structural equation model showing direct pathways influencing oak seedling performance for (a) the entire growing season.	128
Fig. 42. Relationship between average annual bramble LAI and annual VPD_{Aref} according to (tree) shading (10% vs 30% PAR_A) and (deer) defoliation treatments (bramble undamaged, bramble defoliated in June and bramble defoliated in July).	130
Fig. 43. PAR_B according to (tree) shading (10% vs 30%) and bramble defoliation treatment (Bramble undamaged, bramble defoliated in June and bramble defoliated in July) according to average annual bramble LAI.	131
Fig. 44. PAR_B (mean $\pm$ SE) for 5 monitoring campaigns (2015) according to bramble treatment: undamaged bramble, bramble defoliated in June and bramble defoliated in late July.	132
Fig. 45. Diagram of the dynamic system involving four biotic compartments (square boxes) and one resource factor (circle).	135
Fig S.46. Best piecewise structural equation model showing direct pathways influencing oak seedling performance for the period (a) from April to early June b) and the period from early August to late September.	144
Fig. 47. Processus potentiels s'exerçant sur le système et leurs effets sur la croissance des semis de chêne dans les quatre types de patchs présents sur le dispositif DBRoCh.	148
Fig. 48. Eclairement relatif sous la canopée arborée pour la saison de végétation a) 2014, b) 2015 et c) 2016, calculé grâce aux photographies hémisphériques (seuillées par couplage avec des capteurs PAR).	149
Fig. 49. Pourcentage de lumière sous canopée arborée transmise au niveau du sol.	150
Fig. 50. Logarithme du nombre de passages de chevreuils en fonction a) de la campagne de mesure et b) du site.	151
Fig. 51. Couvert de ronce dans le dispositif DBRoCh en fonction de a) l'herbivorie, b) l'année, c) la modalité d'éclaircie.	154
Fig. 52. Couvert de ronce mesuré à la fin de la saison de végétation 2015 en fonction de l'éclairement relatif moyen de 2015 et de la présence/absence de chevreuil.	155
Fig. 53. Hauteur modale de la ronce en fonction de l'éclairement relatif pour l'année 2015.	156
Fig. 54. Hauteur modale de la ronce en fonction de l'éclairement relatif pour l'année 2016 en fonction de a) l'herbivorie, b) la modalité d'éclaircie.	156
Fig. 55. Log du taux d'abrutissement des ronciers à la sortie de l'hiver 2015 en fonction a) du site, b) de la modalité d'éclaircie.	157
Fig. 56. Croissance en diamètre des semis de chêne en fonction a) du couvert de ronce b) de la présence d'herbivore et c) de l'intensité de l'éclaircie. Saison de végétation 2015.	159
Fig. 57. Schématisation des hypothèses de la partie IV.	167
Fig. 58. Yearly diversity index values.	176

Fig. 59. Yearly vegetation dynamics by layer.....	177
Fig. 60. Yearly dynamics in the cover of functional groups and main tree and herbaceous species.	179
Fig. 61. Yearly dynamics in tree seedling density.	180
Fig. 62. Yearly dynamics in tree sapling density.	181
Fig. 63. Yearly dynamics in the average height of tree saplings.	182
Fig. S.64. Evolution of plant community. NMDS ordination of plant community cover recorded in the presence of deer (control plots - dotted line) and in the absence of deer (exclosures - solid line) for sites 1 and 2 from 2005 to 2014.	191
Fig. S.65. Julve light index of plant community.	192
Fig. 66. Les principaux filtres et processus structurant une communauté végétale prenant en compte les interactions plante-plante, la modulation par les herbivores et les effets indirects.	204
Fig. 67. Disponibilité en lumière sur les dispositifs PépiRoCh et DBRoCh.	206
Fig. 68. Les outils de gestion possibles dans notre écosystème d'étude.....	217
Fig. 69. Schéma de la méthodologie de suivi pour caractériser la variation saisonnière des prélèvements de ronce par le chevreuil.	245
Fig. 70. Modèle conceptuel du devenir des feuilles lors de l'étude de la dynamique saisonnière de la consommation des feuilles de ronce par les cervidés dans le dispositif <i>in situ</i> DBRoCh.	246
Fig. 71. Evolution de la consommation de la ronce au cours de la saison de végétation 2015.	247
Fig. 72. Evolution du nombre d'épines de ronce par unité de surface foliaire en fonction de la surface foliaire et de la disponibilité en lumière.	255
Fig. 73. Evolution du nombre d'épines de ronce par unité de surface foliaire en fonction de a) la disponibilité en lumière et b) la campagne de mesure.	255
Fig. 74. Concentration en phénols des feuilles de ronces en fonction de a) la disponibilité en lumière pour la campagne de septembre 2014, b) la période de défoliation pour la campagne de septembre 2014 et c) la disponibilité en eau pour la campagne de septembre 2015.....	258
Fig. 75. Log de la SLA (Surface foliaire spécifique) de la ronce en fonction de a) l'interaction entre la modalité de défoliation et la campagne de mesure, b) la disponibilité en lumière et c) l'espèce pour la saison de végétation 2015.	259
Fig. 76. LAI au début de chaque saison de végétation en fonction de a) la disponibilité en lumière et b) l'année de mesure.	260
Fig. 77. Illustration de la compensation du roncier suite à défoliation.	261
Fig. 78. Evolution de l'interception du PAR par le roncier après la défoliation de début juin 2016 (tous les ronciers sont coupés à 50 cm de hauteur).	262

LISTE DES TABLES

Table A1. Summary table of annual oak seedling and bramble performance according to water regime, light availability and defoliation mode.	111
Table 2. Summary table of annual abiotic and biotic environmental variables.	133
Table 3. Description of the two beech-oak forest sites: forest characteristics and treatments 2005-2016.....	172
Table 4. Yearly dynamics of the mean number of roe deer (pedestrian kilometric index according to Vincent <i>et al.</i> (1991)) and red deer (spotlight counts according to Garel <i>et al.</i> (2010)) observed per kilometer.	172
Table S.5. Summary table of herbaceous species presence/ abundance according to site and herbivorie modality.	190
Table 6. Concentration en phénol des feuilles de roncier en fonction de la date de récolte, de la disponibilité en eau, de la disponibilité en lumière et de la période de défoliation.	256
Table 7. Valeurs du rapport C/N des feuilles de roncier en fonction de la date de récolte, de la disponibilité en eau, de la disponibilité en lumière et de la période de défoliation.	257

LISTE DES PHOTOGRAPHIES

Photo 1. Illustration de la campagne de simulation manuelle de défoliation du roncier par le chevreuil (campagne de juin 2014).	59
Photo 2. Mesure du microclimat.....	61
Photo 3. Mesures d'humidité relative du sol grâce à une sonde TDR de type TRIME-pico IPH.	63
Photo 4. Ceptomètre modèle PAR-80 utilisé pour la caractérisation de l'environnement lumineux dans le dispositif en conditions semi-contrôlées PépiRoCh.	64
Photo 5. Mesure de a) la hauteur et du b) diamètre des semis de chênes du dispositif pépiRoCh.	66
Photo 6. Les quatre types de placeaux présents dans le dispositif DBRoCh (Site "Haut de la montagne").	72
Photo 7. Photographie d'un placeau non protégé (à gauche) et d'un placeau protégé de l'abrouissement par le chevreuil grâce à une cage pyramidale (à droite).	73
Photo 8. Photographies hémisphériques prises le long du gradient d'éclaircie.....	75
Photo 9. Photographies issues des campagnes de suivi de fréquentation du chevreuil par pièges photographiques.	153
Photo 10. La cage de protection est recouverte par le roncier en 2016.	163

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Etude de la saisonnalité des prélèvements de ronce par le chevreuil <i>in situ</i>	243
Annexe 2 : Réponse du roncier à la défoliation par le chevreuil le long des gradients de ressources	251

1 CHAPITRE I : INTRODUCTION ET CONTEXTE DE L'ETUDE

Le travail entrepris ici, est important dans le contexte actuel de difficulté de renouvellement de nombreux peuplements forestiers à la lumière de deux changements globaux : 1) **le changement climatique** et 2) **l'expansion des populations d'ongulés sauvages**. Il se situe à l'interface entre quatre grands types de problématiques ; les problématiques **d'associations végétales**, les problématiques **sylvicoles**, les problématiques **cynégétiques** et celles liées aux **changements de climat et de pratiques**. Les interactions entre plantes, les **perturbations physiques**, les **stress abiotiques** sont considérés comme **les principaux moteurs de la dynamique des écosystèmes forestiers** et notamment de la **dynamique de régénération forestière**. Si les interactions plante-plante négatives (compétition) ont souvent été considérées comme fortement structurantes, **les interactions positives (facilitation)**, longtemps considérées comme négligeables, ont également été montrées comme importantes pour la dynamique forestière sous certaines conditions environnementales, généralement défavorables. Par ailleurs, l'effet des **perturbations**, telles que **l'abroustissement par les cervidés**, n'est **pas encore bien intégré dans les grandes théories concernant les interactions entre plantes**. D'où l'importance de **préciser l'impact de l'abroustissement par les cervidés sur l'évolution de l'interaction entre la régénération ligneuse et la végétation interférente le long de différents gradients de stress**. La quantification de la **part des interactions directes et des interactions indirectes** dans la dynamique forestière et la **clarification des mécanismes sous-jacents** sont cruciales pour **mieux comprendre les effets des changements globaux et les retombées de la mise en place de nouvelles pratiques (diminution du nombre d'arbres sur pied, mise en place de peuplements mélangés)**. Ainsi, l'utilisation **d'une approche interactionnelle en complément de l'approche individualiste** largement utilisée actuellement est primordiale pour améliorer la compréhension des communautés végétales. Cependant, l'étude d'un système comportant plusieurs compartiments biotiques en interaction **reste compliquée à mettre en place à la fois d'un point de vue théorique et pratique**.

1.1 REGENERATION FORESTIERE INSUFFISANTE : UN RENOUVELLEMENT MENACE

L'objectif de **la régénération des espèces arborées d'intérêt forestier** est l'établissement d'individus à la fois vigoureux, de haute qualité et en quantité suffisante pour pouvoir **assurer le renouvellement du peuplement forestier** ([Chaar et al., 1997](#)). La phase de régénération se découpe en quatre grandes étapes : la fructification – la dispersion et le stockage des graines – la germination des graines – l'installation et le développement des semis. Le succès de chaque étape dépend de nombreux facteurs et la régénération des espèces arborées d'intérêt forestier va devoir faire face à de nombreuses contraintes (**Fig. 1**).

1) La fructification est principalement dépendante des **caractéristiques du peuplement**. Ainsi, la production des graines dépend de paramètres tels que la qualité et la densité des semenciers (le diamètre et la taille des arbres, leur âge et leur vigueur) mais également de la répartition spatiale de ces semenciers et de leur état sanitaire (insectes et champignons). La fructification dépend de **l'état nutritionnel des végétaux** : un déficit nutritionnel va aller de pair avec un déficit de fructification. Par ailleurs, la production des graines dépend fortement des **conditions abiotiques**, notamment de la température (gel) et de la lumière reçue. La fructification est donc fortement **année-dépendante**. Un problème lors de l'étape de **pollinisation** (faible production de pollen, manque de dispersion de ce pollen) peut également expliquer une faible fructification entraînant la faible régénération d'un peuplement forestier.

2) La dispersion dépend à la fois de la distance à parcourir et de la présence de l'agent disperseur (vent, animal...). Lors de la dispersion des graines, les principales menaces sont **la prédation** par des granivores (oiseaux, mammifères...) ou le parasitisme (insectes) qui vont limiter la proportion de graines susceptible d'atteindre le stade suivant de la régénération : la germination. Les pertes majeures se passent au sol, principalement par les petits mammifères, mais aussi par les grands mammifères et les oiseaux ([Shaw, 1968](#)).

3) La germination des graines est le processus physiologique correspondant à la transition entre la phase de vie latente de la graine et la phase de développement du semis. La germination dépend en grande partie des **caractéristiques intrinsèques** des graines (génétiques) et des paramètres comme la taille, la quantité de réserve, la persistance, l'inhibition de germination, les caractéristiques tégumentaires, la dormance. Cependant, la germination dépend aussi des **facteurs abiotiques**. Le déclenchement de la germination est un compromis entre photosensitivité et thermosensitivité. En effet, la germination nécessite souvent une

périodicité thermique : une période de froid suivie d'une période où la température augmente fortement. De plus, la teneur en eau doit être optimale pour déclencher la germination. La germination est **un processus irréversible : une graine qui germe au mauvais endroit ou/et au mauvais moment aura peu de chance de permettre l'installation d'un semi**. La graine peut perdre ses capacités de germination suite à des attaques d'insectes, des attaques fongiques, du gel, de la sécheresse, de l'engorgement ou encore suite au passage dans le tube digestif de certaines espèces granivores.

4) Enfin, **l'installation et le développement des semis** est un compromis entre une multitude de facteurs. **Les conditions abiotiques** telles que la disponibilité en lumière, en eau et en éléments nutritifs et la température sont très importantes dans le développement des semis. Par exemple, la teneur en eau du sol a un effet positif sur la présence des semis ([Götmark et al., 2010](#)). De même, modifier la disponibilité en lumière par le biais de l'ouverture de la canopée arborée favorise l'établissement des chênes et/ou leur croissance ([Brudvig et Asbjornsen, 2008, 2009](#)). Les **caractéristiques pédologiques** (texture du sol, porosité, pénétration des racines...) mais aussi **les perturbations physiques et mécaniques** (piétinement) et les **interactions inter-spécifiques et intra-spécifiques** (compétition, facilitation, consommation...) influencent le développement des semis et sont donc susceptibles de participer au déficit de renouvellement des peuplements forestiers.

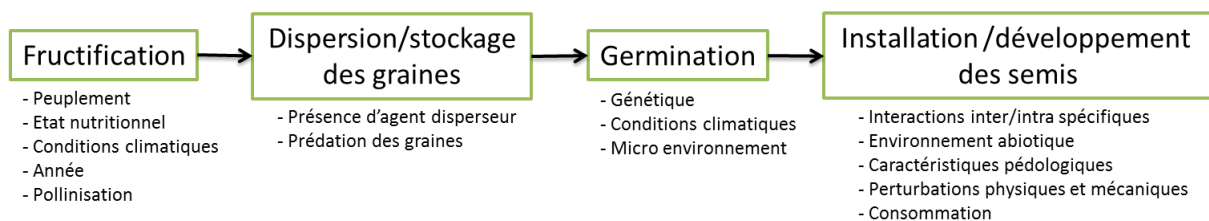


Fig. 1. Facteurs dont dépend le succès de la régénération ligneuse.

De nombreuses études montrent que le succès de l'établissement d'une espèce dans une communauté végétale (aussi appelé recrutement) est fortement dépendant **des événements qui se produisent lors des premiers stades du cycle de vie de cette espèce** ([Olff et al., 1994](#)). Dans ce sens, [Harmer \(2001\)](#) montre que des semis qui ont une hauteur supérieure à 30 cm sont capables de survivre plusieurs années à un abroustissement intense et sous conditions fortement ombragées. Ce qui confirme que le stade sensible est le stade des deux premières années de croissance. Dans le cadre de ce travail, **nous ne pouvons pas nous intéresser aux quatre étapes de la régénération. Ainsi, pour des raisons pratiques, nous allons nous focaliser sur la dernière étape qui est le développement des semis.**

En résumé 1.1

- (i) Le renouvellement forestier est menacé dans de nombreuses régions.
- (ii) Le stade "semis" est particulièrement vulnérable car fortement dépendant :
 - a. des interactions biotiques (compétition, facilitation, consommation).
 - b. des conditions microclimatiques.
 - c. de la disponibilité en ressource.
- (iii) Nous allons nous focaliser sur le développement des semis ligneux dans le cadre de ma thèse.

1.2 EXPLOSION DES POPULATIONS DE CERVIDES : UN CHANGEMENT GLOBAL

En Europe, les populations de cervidés montrent **une forte progression à la fois démographique et spatiale** (réseau ongulés sauvages ONCFS-FNC-FDC). En effet, en 2005, plus de 29 % du territoire national français était occupé par le cerf (multiplié par 1.9 en 20 ans). La forêt représentait 43% du territoire utilisé par les cervidés en 2005. En parallèle, les effectifs estimés au niveau national ont été multipliés par 3.9 en 20 ans ([Pfaff et Saint Andrieux, 2008](#)). Ainsi, le rayon d'action des cerfs s'étend ([Fuller et Gill, 2001](#)) : les cerfs progressent dans tous les milieux, que ce soient les milieux forestiers ou les milieux périphériques majoritairement agricoles ([Fuller et Gill, 2001](#); [Pfaff et Saint Andrieux, 2008](#)).

Les facteurs à l'origine de cette forte progression peuvent être classés en deux grandes catégories de modifications (**Fig. 2**) : (i) l'expansion et l'amélioration de l'habitat d'une part et (ii) la réduction des causes de mortalité d'autre part.

(i) L'Europe a connu une **expansion de la forêt** au cours du 20ème siècle, principalement suite à la **déprise agricole** et au **changement de mode de gestion des terres** ce qui a pour conséquence **l'augmentation de l'espace disponible pour les cervidés**. Ainsi, la suppression de l'élevage extensif de grands herbivores domestiques en forêt va augmenter à la fois **la nourriture disponible** et les **possibilités de refuges** pour les cervidés ([Fuller et Gill, 2001](#)). Par ailleurs, l'évolution des pratiques agricoles va vers une progression des cultures céréalières d'hiver, source **alimentaire hivernale** pour les cervidés qui ont des difficultés à trouver de la nourriture à cette période de l'année. En dehors des actions directement anthropiques, la modification des **conditions environnementales** va influencer la dynamique des populations de cervidés. En effet, certains auteurs ont mis en évidence le fait que les hivers froids ont une influence négative sur la croissance des populations de cerf par le biais de la mortalité des jeunes de l'année et des individus âgés. Ainsi, le réchauffement climatique global va améliorer les conditions hivernales et diminuer les risques de mortalité en modifiant, entre autre, la survie à une période critique de l'année ([Hamard, 2008](#)). Cependant, la précocité des printemps aurait des effets négatifs sur le recrutement des chevreuils. En effet, malgré des printemps plus précoces (saison de végétation commençant plus tôt), les naissances ne sont pas avancées et les conditions lors de la naissance sont moins favorables à la survie des jeunes. La faible plasticité phénologique des chevreuils concernant la période de mise bas s'explique possiblement par une difficulté des chevreuils à évaluer les changements environnementaux ([Plard et al., 2015](#)). Pour le chevreuil, ce sont les étés chauds qui ont un effet négatif sur la

survie des faons ([Gaillard et al., 2000](#); [Jacobson et al., 2004](#)). De plus, la sécheresse estivale et la qualité moindre de la nourriture pourraient être à l'origine d'une hausse de la mortalité des jeunes ([Gaillard et al., 2013](#)).

(ii) En ce qui concerne la **réduction des causes de mortalité** ; la **raréfaction voire la disparition des grands prédateurs** (loups, lynx, ours) qui participaient activement à la régulation des populations de grands herbivores autrefois, fait que ces-derniers ne remplissent plus leur rôle de contrôle sur les populations de cervidés. En effet, il y a deux siècles, le loup (*Canis lupus*) était présent sur 90 % du territoire et a disparu de France à la fin des années 30. Depuis quelques décennies, **les grands prédateurs recolonisent progressivement le territoire français**. Cependant, aujourd'hui, la régulation des populations de cervidés est fortement dépendante de l'action de l'homme, en majeure partie par le biais de **la chasse**.

L'**évolution du mode de gestion des cervidés** dans le temps explique en partie l'explosion des populations. En effet, à l'issue de la seconde guerre mondiale, les populations d'ongulés sauvages étaient fortement réduites. Certaines espèces, comme le bouquetin (*Capra ibex*) par exemple, étaient menacées d'extinction ou de disparition de certains massifs. Ainsi, cette diminution a conduit à une **volonté de restauration des populations à grande échelle** par l'intermédiaire de **la mise en place de plans de gestion des populations d'ongulés** dans les années 1970 sous l'impulsion de l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). Cela a entraîné un essor rapide des populations de cerf (*Cervus elpahus*), de chevreuil (*Capreolus Capreolus*) et de sanglier (*Sus scrofa*) ([Hamard, 2008](#)). La mise en place de législation et de directives de chasse comme **l'instauration de quotas** et la **limitation de l'élimination des femelles adultes** ont donc participé à l'augmentation des populations de grands herbivores. **La réintroduction d'animaux** à partir des années 1960 est à l'origine d'un transfert des ongulés des zones à populations fortes vers les zones de faible densité. Ces déplacements d'animaux modifient fortement la dynamique des populations d'ongulés. La **diminution du nombre de chasseurs** va également participer à l'essor des populations de grands herbivores.

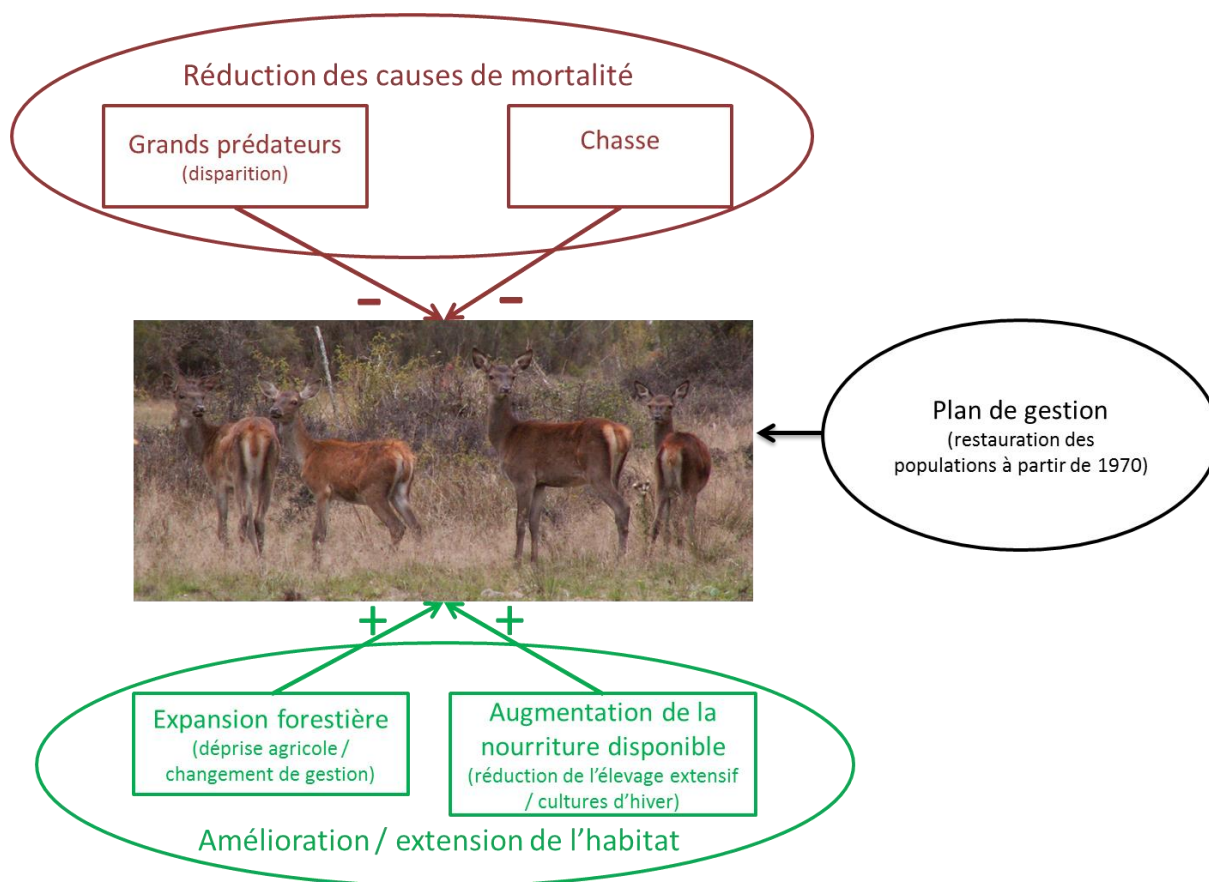


Fig. 2. Principaux régulateurs des populations d'ongulés tels que les cerfs et les chevreuils. La réduction des causes de mortalité et l'amélioration/extension de l'habitat sont les deux principaux moteurs de la surabondance globale des cervidés.

Ainsi, à l'échelle globale, les populations d'ongulés sauvages présentent une forte progression spatiale et démographique. Les sylviculteurs placent l'augmentation des populations de cervidés comme **le troisième risque majeur**, juste après les tempêtes et les pullulations d'insectes ([Hamard et Ballon, 2011](#)). En effet, les cervidés vont fortement agir sur leur milieu **en modifiant la composition, la structure et la dynamique végétale, en modifiant les cycles biogéochimiques et les conditions microclimatiques** (cf. chapitre 2.3). Au niveau individuel, l'abrutissement **menace la survie des tiges, induit des modifications structurales et architecturales, physiologiques ou encore phénologiques**. Au niveau du peuplement, l'abrutissement est susceptible de perturber (voir compromettre) le renouvellement forestier et de modifier la composition et la structure des communautés végétales en amenant vers un régime d'équilibre alternatif ([Stroh et al., 2008](#); [Hidding et al., 2013](#)). Cependant, la **surabondance est une notion qui est fortement contexte dépendante**. Il n'est pas possible de fixer une densité d'animaux seuil au-delà de laquelle la population peut

être considérée comme surabondante. Dans ce sens, [Côté et al. \(2004\)](#) montrent que l'effet négatif de la surabondance des cerfs sur la structure et la composition des communautés végétales arrivent à différentes densités dans des habitats différents. Comme le souligne [Caughley \(1981\)](#), **des animaux sont en surabondance lorsqu'ils causent un dysfonctionnement de l'écosystème forestier**. A l'opposé, on ne peut pas parler de surabondance lorsque les animaux : (i) **menacent la vie humaine, ou les conditions de vie humaine**, (ii) **sont trop nombreux pour leur propre subsistance**, (iii) **menacent les populations (densité) d'espèces économiquement importantes ou d'espèces d'intérêt patrimonial** ([Caughley, 1981](#)).

En résumé 1.2

- (i) En France, les grands herbivores présentent une forte augmentation démographique et spatiale.
- (ii) La surabondance :
 - a. modifie la structure, la dynamique et la composition de la communauté végétale.
 - b. est capable de menacer le renouvellement des peuplements forestiers.
 - c. est fortement contexte dépendante.

1.3 ENVIRONNEMENT CLIMATIQUE : UN CHANGEMENT GLOBAL

Le changement climatique est susceptible d'impacter l'écosystème forestier en **modifiant la fréquence, l'intensité, la période et la durée d'évènements climatiques tels que : les feux, les sécheresses, les espèces invasives, les invasions d'insectes et de pathogènes, les ouragans, les tempêtes ou encore les glissements de terrain** ([Dale et al., 2001](#)) (Fig. 3). Il a déjà été identifié comme influençant **la structure et le fonctionnement des écosystèmes** notamment en modifiant la température ([Jones et Mann, 2004](#)) mais aussi la productivité de l'écosystème forestier ([Boisvenue et Running, 2006](#)). Les **espèces et populations répondent en changeant leur cycle de vie, leur croissance saisonnière et/ou leur phénologie** ([Harvey et Malcicka, 2015](#)). Elles sont également capables de **migrer vers des conditions environnementales qui leur sont favorables** (migration en altitude ou migration vers les pôles).

Ces observations amènent à nous interroger sur la **pérennité des systèmes d'exploitation actuels** surtout pour des cultures intensives à haut investissement. En effet, la sylviculture est basée sur un **cycle plus long** que les autres systèmes de culture d'où l'importance de réfléchir en amont à une solution pour limiter et contrôler les impacts négatifs du changement climatique sur la croissance du peuplement forestier. **Prédire l'impact du changement climatique sur une espèce mais également sur les interactions entre plantes est un enjeu actuel crucial** pour mieux comprendre la modification de la dynamique forestière par les changements globaux.

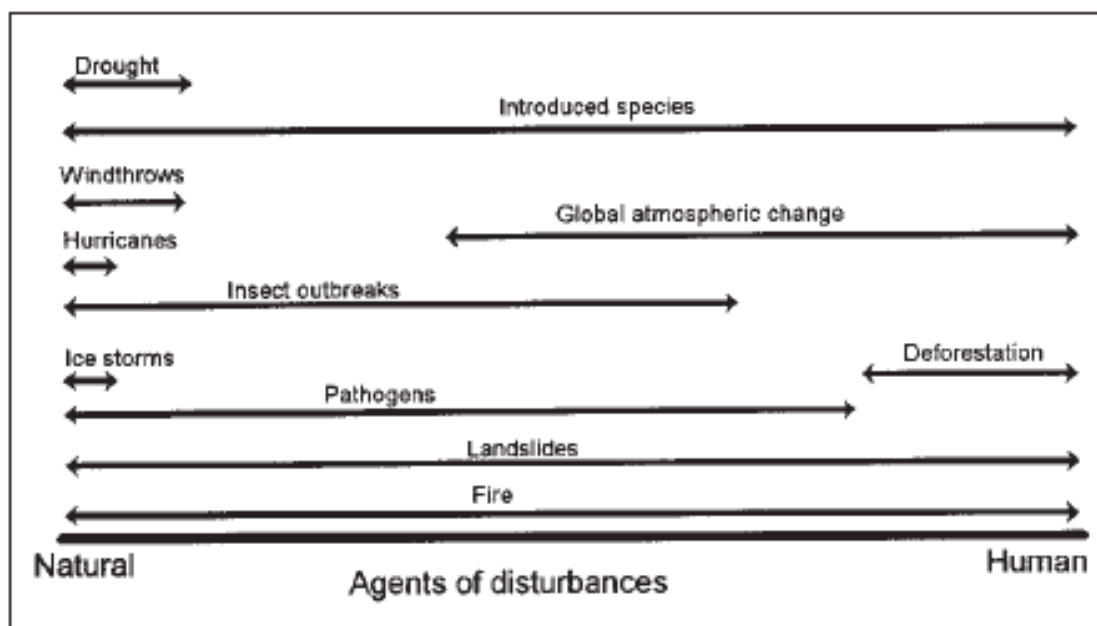


Fig. 3. Agents naturels et anthropiques de la perturbation des forêts ([Dale et al., 2001](#)). Le changement climatique est susceptible de modifier les régimes des perturbations en changeant la fréquence, l'intensité, la période et la durée d'événements climatiques tels que : les feux, les sécheresses, les espèces végétales invasives, les invasions d'insectes et de pathogènes, les ouragans, les tempêtes ou encore les glissements de terrain.

En résumé 1.3

- (i) Le changement climatique modifie la fréquence, l'intensité, la période et la durée des feux, des sécheresses, des invasions (plantes, insectes, pathogènes), des ouragans, des tempêtes et des glissements de terrain.
- (ii) Les espèces et populations répondent en changeant leur cycle de vie, leur croissance saisonnière, leur phénologie et/ou en migrant vers des conditions environnementales favorables.
- (iii) Prédire l'impact du changement climatique sur une espèce mais également sur les interactions entre plantes est un enjeu actuel crucial.
- (iv) Quelle pérennité pour les systèmes sylvicoles actuels ? Quelles pratiques mettre en place pour atténuer les effets du changement climatique ?

1.4 MODIFICATION DES GRANDES TENDANCES DE GESTION : QUELS IMPACTS ?

Les pratiques de gestion forestière sont en perpétuelle évolution. Actuellement, les modifications de gestion tendent à aller vers : (i) l'**augmentation des prélèvements de bois en forêt en alternative à l'utilisation de l'énergie fossile** à l'échelle européenne et (ii) l'**adaptation des pratiques pour limiter l'effet du changement climatique** (Fig. 4). Dans l'optique d'une adaptation des pratiques au changement climatique, de nombreuses pistes sont étudiées comme l'élimination **d'espèces défavorables** d'un point de vue climatique, la **maximisation de la complexité et de la diversité** forestière, la **migration contrôlée**, le contrôle des **insectes et des maladies** ou la **modification de l'exploitation forestière** ([Steenberg et al., 2011](#)).

Certaines mesures sylvicoles répandues actuellement tendent à encourager la réduction de la densité des peuplements dans le but d'augmenter la disponibilité en ressources pour l'espèce d'intérêt ([Balandier et al., 2006](#)). Cependant, l'augmentation **de la disponibilité en ressources** (eau, lumière et nutriments) va modifier l'ensemble de la communauté végétale et est susceptible d'aller de pair avec un **développement accru de la végétation interférente**. Cette observation nous amène à une autre façon d'adapter la sylviculture aux changements climatiques : la modulation **des interactions entre l'essence arborescente d'intérêt et la végétation interférente** ([Fotelli et al., 2001](#)). Beaucoup de questions se posent : comment adapter la sylviculture aux changements climatiques et de pratiques via le contrôle de l'interaction entre les semis ligneux d'intérêt et la végétation interférente ? Comment limiter les effets du changement climatique en utilisant les interactions entre les espèces d'intérêt sylvicole et la végétation interférente ?

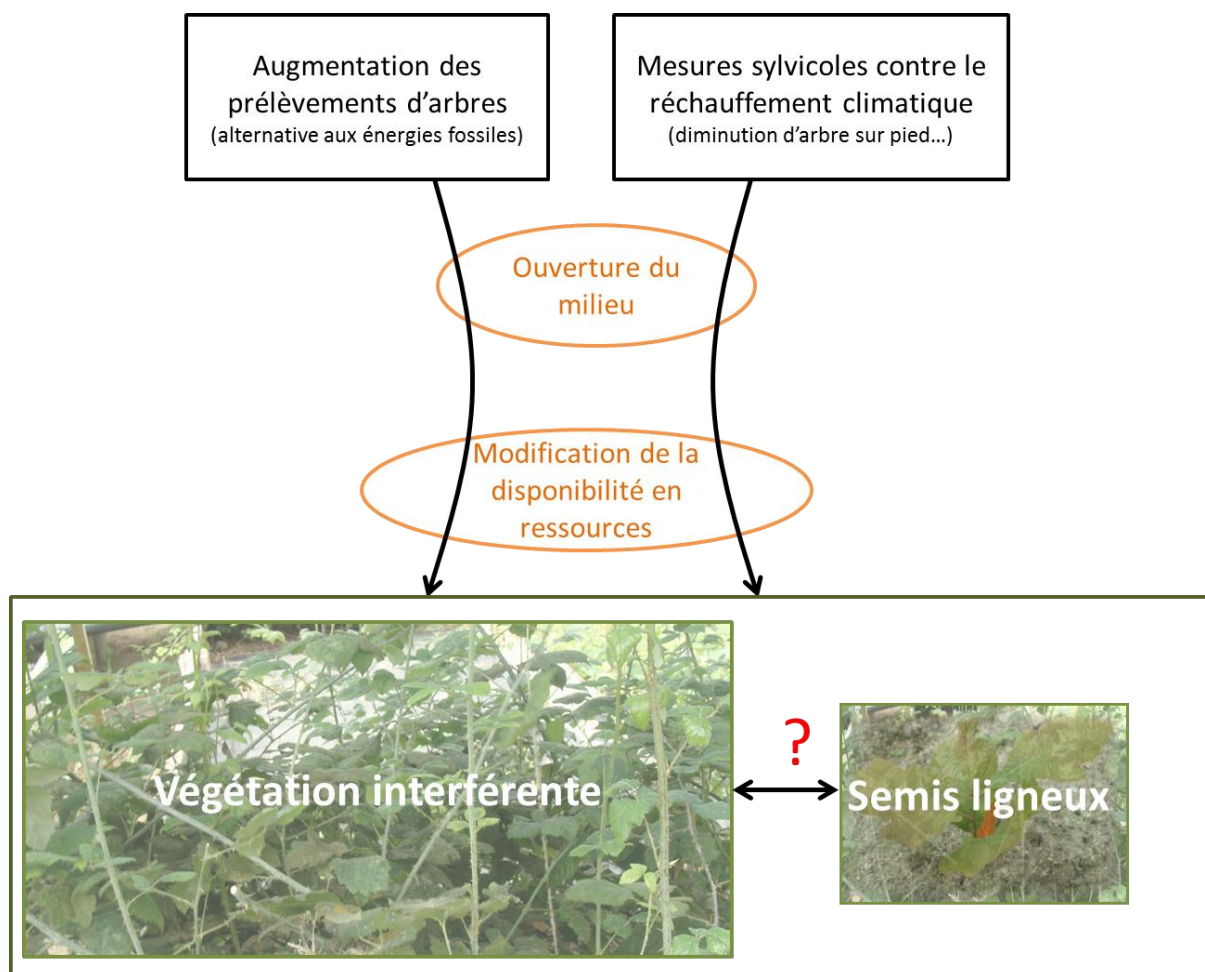


Fig. 4. Impacts des modifications de gestion sur la dynamique forestière via le contrôle de l'interaction entre végétation interférente et semis ligneux. Comment les mesures sylvicoles vont modifier les interactions entre les semis ligneux et la végétation interférente ?

En résumé 1.4

- (i) La végétation interférente est susceptible d'impacter la régénération forestière de manière positive et/ou négative.
- (ii) La réduction du nombre d'arbres sur pied et l'augmentation des prélèvements sont susceptibles de modifier la composition, la structure et l'abondance de la végétation interférente autant que celle de la régénération ligneuse.
- (iii) Comment adapter la sylviculture aux changements climatiques via le contrôle des interactions entre essence arborescente d'intérêt, végétation interférente et cervidés ?

2 CHAPITRE II : ETAT DE L'ART

2.1 LES INTERACTIONS PLANTE-PLANTE

Dans le cadre de ma thèse, **une interaction se définit comme la façon dont une plante peut influencer la croissance, la morphologie, la reproduction ou encore les propriétés de sa voisine, en changeant son environnement** ([Balandier, 2004](#)).

Cette modification peut avoir (i) un effet **positif**, c'est-à-dire favoriser le développement de la plante (facilitation), ou (ii) un effet **négatif** en diminuant les performances de la plante (compétition). En effet, la notion d'interaction est basée sur **la différence de performance observée sur une espèce A en présence d'une autre espèce B**.

En complément, une interaction peut être (i) **intra** (au sein d'une espèce) ou (ii) **inter spécifique** (entre deux espèces différentes) ([Callaway et al., 1991](#)).

2.1.1 LES MECANISMES D'ACTION D'UNE PLANTE SUR UNE AUTRE

Une plante a deux possibilités pour modifier son milieu (i) soit elle **agit de manière directe** en soustrayant des éléments du milieu (eau, élément nutritif, lumière) ou en libérant des éléments dans le milieu (molécules allopathiques) (ii) soit elle peut agir de manière **indirecte**, par l'intermédiaire d'un autre individu (prédateur, pollinisateur, symbiose mycorhizienne). [Jones et al. \(1997\)](#) parlent d'"ecosystem engineering" pour qualifier la modification de l'environnement et utilise le terme "bioengineering" pour qualifier les espèces à l'origine de cette modification.

L'effet de la plante sur les conditions environnementales est à séparer de la réponse physiologique des plantes aux changements de conditions environnementales. Effet et réponse sont les deux composantes complémentaires et sont difficilement dissociables d'après [Goldberg \(1990\)](#).

2.1.1.1 LA COMPETITION : INTERACTION NEGATIVE

Si l'existence du phénomène de compétition a été acceptée depuis longtemps, beaucoup de débats existent encore sur **les mécanismes qui font qu'une espèce va prendre le pas sur une autre** dans un environnement donné ([Grace et Tilman, 1990](#)).

Cependant, plusieurs mécanismes possibles ont déjà été identifiés et sont souvent évoqués dans la littérature :

(i) L'**allélopathie** est une méthode de compétition directe par **interférence**. Certaines espèces sont capables de **libérer dans l'environnement** des composés biochimiques secondaires toxiques pour les plantes tels que des acides phénoliques, des flavonoïdes, des terpenoïdes ou encore des alcaloïdes ([Rice, 1984](#)). La libération de ces composés permet de limiter l'installation et/ou le développement d'autres espèces concurrentes. L'effet allélopathique peut passer par l'intermédiaire des racines (exsudats racinaires), par la décomposition de la litière (matériel végétal mort), par la lixiviation des pluviocessivats (percolation des eaux de pluie à travers le feuillage) ou encore par la volatilisation ([Muller et al., 1968](#); [del Moral et Muller, 1970](#)). L'effet ne dépend pas uniquement de l'espèce et de l'organe mais va aussi dépendre de l'âge des individus ([Kellman et Kading, 1992](#)). En effet, certains auteurs ont noté une différence d'effet selon le stade du cycle de vie ([Fernandez et al., 2008](#)). Par exemple, dans certains cas, les jeunes pins vont être à l'origine d'une inhibition de la germination des graines de pin alors que les individus plus âgés vont faciliter la germination ([Fernandez et al., 2008](#)).

(ii) La **compétition par exploitation des ressources communes** a lieu lorsqu'une espèce A partage une ressource commune avec une autre espèce B et fait diminuer cette ressource en dessous du niveau exploitable par B. La compétition pour les ressources (disponibles en quantité limitée dans le milieu) est capable de modifier la croissance, la reproduction et le taux de survie des végétaux.

Plusieurs stratégies permettent d'avoir un avantage compétitif : une espèce peut (1) **acquérir une plus grande proportion de la ressource** ou (2) **utiliser plus efficacement cette ressource** de manière à optimiser la survie / production de biomasse / reproduction.

Pour se soustraire à la compétition, une plante a plusieurs possibilités. (1) Elle peut développer une **ségrégation temporelle** (en prélevant précocement et/ou rapidement les ressources) **et/ou spatiale** (horizontale et/ou verticale). Par exemple, en utilisant des ressources non disponibles pour les autres espèces : comme puiser l'eau en profondeur. (2) Elle peut également être **capable de se développer même en présence d'une faible quantité de ressources**.

(iii) Un phénomène de compétition peut également s'expliquer par des phénomènes **physiques et mécaniques** : par abrasion mécanique (modification des flux de vent et d'eau) ou par écrasement.

(iv) La compétition peut également être indirecte. Ainsi, [Connell \(1990\)](#) a dégagé deux cas de figure illustrant le phénomène **qu'il qualifie de "compétition apparente"** (Fig. 5) :

(1) si deux espèces A et B ont le même prédateur, ces deux espèces vont sembler être en compétition alors qu'en réalité c'est une compétition apparente par le biais d'un prédateur. Le même phénomène est observé si B sert de refuge au prédateur de A. (2) L'intervention d'une troisième espèce C du même niveau trophique peut également être à l'origine d'une compétition apparente. Si A et B ont un effet facilitateur l'une sur l'autre et que B et C sont en compétition, alors, en apparence, C est en compétition avec A ce qui n'est pas forcément le cas (Fig. 5). Cependant, dans le cadre des interactions écologiques multiples, la notion de "compétition indirecte" et la notion de "compétition apparente" semblent identiques. En effet, [Connell \(1990\)](#) considère l'interaction via l'exploitation des ressources communes comme une interaction indirecte alors que d'après la vision exposée dans les chapitres précédents, étant donné que cette interaction ne passe pas par l'intermédiaire d'une autre espèce, il s'agit d'une interaction directe. Il y a donc des points de vue **divergents et conflictuels concernant le caractère direct et indirect des interactions. Dans la suite de ce travail, nous considérerons une interaction comme indirecte si elle s'exerce via une autre espèce (quelle soit végétale ou animale) et comme directe si il n'y a pas d'intermédiaire biotique (modifications climatiques ou modifications de la disponibilité en ressources).**

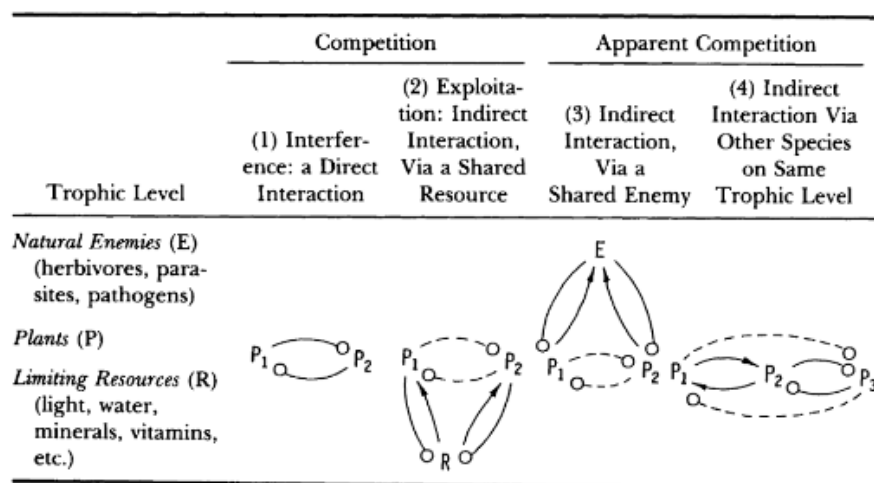


Figure 1 Some possible types of traditional and apparent interspecific competition in plants. Solid lines are direct interactions, dashed lines are indirect ones. An arrowhead indicates a positive effect on that species, a circle indicates a negative effect. In case 4, the apparent competition is between P_1 and P_3 . See text for assumptions.

Fig. 5. Illustration de la différence entre compétition réelle et compétition apparente ([Connell, 1990](#)).

2.1.1.2 LA FACILITATION : INTERACTION POSITIVE

Plusieurs mécanismes possibles ont déjà été identifiés comme étant à l'origine de phénomènes de facilitation :

(i) La facilitation directe peut s'exercer par le biais **de changements micro-environnementaux** (rayonnement lumineux, protection...). Un individu peut **créer un environnement favorable pour un autre individu grâce à sa présence physique et/ou à son activité physiologique**. Une plante peut **modifier** (1) **le microclimat** (température, humidité) et/ou (2) **la disponibilité en ressources** (lumière, eau, espace). Par exemple, dans les zones arides, les sols sous une canopée arborée d'espèce pérenne sont souvent plus riches en nutriments que ceux des espaces nus alentours ([Cortina et Maestre, 2005](#)). Ainsi, comme le soulignent [Gómez-Aparicio et al. \(2004\)](#) dans leur méta-analyse ; dans de nombreux cas, les buissons peuvent servir **de plantes nurses** pour la régénération ligneuse (situation méditerranéenne). Les espèces facilitées sont plus communes à l'extrémité de leur tolérance environnementale et engendrent une augmentation de la niche écologique réalisée ([Bruno et al., 2003](#)). Cependant, la relation entre une plante nurse et son hôte est complexe ([Armas et Pugnaire, 2005](#)).

ii) La facilitation entre deux individus peut être indirecte, par le biais de l'introduction d'organismes bénéfiques comme les mycorhizes ([Whittingham et Read, 1982](#)), la microfaune ([Christie et al., 1978](#)), les pollinisateurs ([Thomson, 1978](#); [Brown et Kodric-Brown, 1979](#); [Laverty, 1992](#)) ou encore les agents disperseurs ([Manasse et Howe, 1983](#)). La facilitation entre deux individus peut également être due à l'élimination/ au contrôle de compétiteurs directs (Fig. 6).

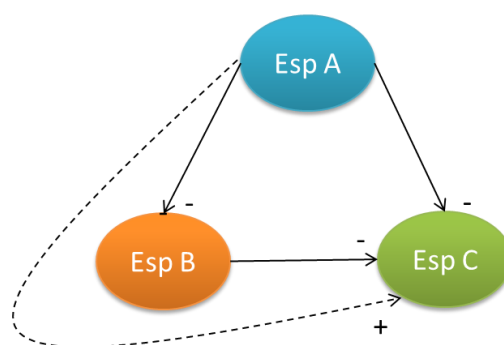


Fig. 6. Effets directs (ligne continue) et indirects (ligne en pointillé) dans un système complexe. L'espèce A supprime l'espèce B, ce qui supprime l'effet négatif de B sur C. Ainsi, A a un effet indirect positif sur C via le contrôle de B (si l'effet indirect positif est supérieur à l'effet direct négatif de A sur C).

2.1.2 *LES INTERACTIONS PLANTE-PLANTE STRUCTURENT LA COMMUNAUTE VEGETALE*

La **compétition** est reconnue depuis longtemps comme **facteur structurant des communautés végétales**, au même titre que la **tolérance aux conditions environnementales** et que les **interactions plante-herbivore**. Elle va influencer à la fois la productivité, la composition et la dynamique végétale ([Callaway, 1995](#)). Aujourd'hui, il est admis que la facilitation, au même titre que la compétition, participe à la structuration des communautés végétales et pourrait être un moteur d'évolution ([Scheffer et van Nes, 2006](#)). Intégrer la facilitation permet d'expliquer le phénomène de **coexistence** qui est basé sur les interactions positives entre espèces.

2.1.3 *LA COMPETITION : UNE NOTION EN DEBAT PERMANENT*

De nombreux débats gravitent autour de la notion de compétition. Distinguer **l'importance et l'intensité de la compétition, la compétition symétrique de la compétition asymétrique** est devenu incontournable au fil des études pour construire un cadre théorique précis.

2.1.3.1 *INTENSITE DE COMPETITION VERSUS IMPORTANCE DE LA COMPETITION*

D'après [Brooker et Callaghan \(1998\)](#), **l'intensité de la compétition est la réduction (valeur absolue) de la performance des plantes en présence de voisins par rapport à sa performance sans voisins** (Fig. 7). En intégrant le concept de facilitation ; **l'intensité de l'interaction devient : la modification de la performance des plantes en présence de voisins par rapport à sa performance sans voisins**. Elle correspond à l'impact absolu d'une espèce B sur les performances d'une autre espèce A. L'intensité d'une interaction dépend de nombreux facteurs tels que : des espèces concernées (A et B), de la productivité et de la perturbation de l'habitat.

L'importance de l'interaction, est le degré relatif auquel l'interaction contribue à la diminution de la performance des plantes par rapport à d'autres processus (Fig. 7). Elle correspond à l'impact relatif de l'espèce B sur les performances de l'espèce A exprimé comme une proportion de l'impact total de l'environnement sur A.

Nature, intensité et importance d'une interaction :

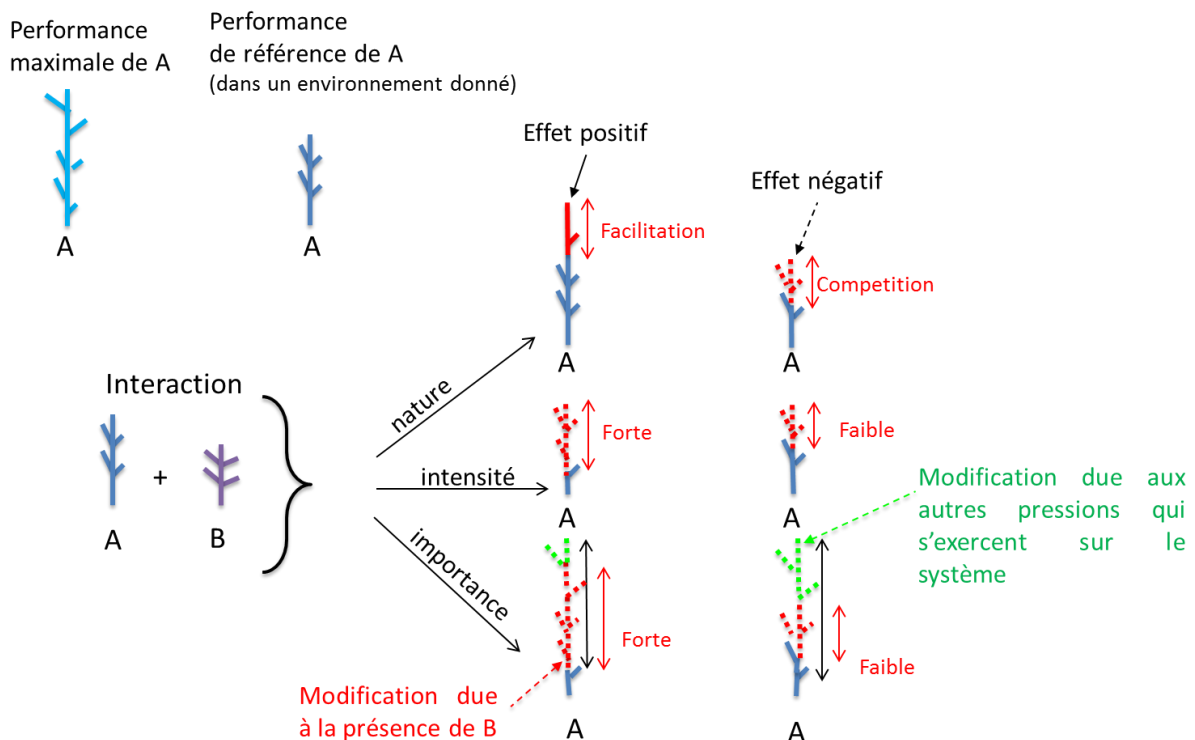


Fig. 7. Schéma conceptuel de la différence entre nature, intensité et importance de l'interaction plante-plante. Nature (augmentation versus diminution des performances de A en présence de B, qualitatif), intensité (impact absolu de B sur les performances de A, quantitatif) et importance (impact relatif de B sur les performances de A exprimé comme une proportion de l'impact total de l'environnement sur A, quantitatif) de l'interaction entre A et B.

2.1.3.2 NOTION DE COMPETITION ASYMETRIQUE/SYMETRIQUE

Il existe deux visions différentes de la notion de "symétrie/asymétrie" de la compétition. La première considère la **modification des performances** alors que la deuxième considère plutôt **le prélèvement des ressources** (Fig. 8) :

(i) La première vision s'intéresse à la **divergence en ce qui concerne la réciprocité de l'impact négatif de la compétition**. En effet, pour certains auteurs la compétition est de la compétition seulement si l'effet négatif est réciproque mais d'autres chercheurs considèrent les interactions asymétriques de type (neutre/ négatif, amensalisme) comme de la compétition ([Connell, 1983](#); [Callaway, 1997](#); [Balandier, 2004](#)). D'après [Connell \(1983\)](#), dans les articles qui ont mis en évidence un phénomène de compétition, dans 61 % des cas (54 études), l'interaction n'est pas réciproque [Connell \(1983\)](#).

De la même façon que la distinction entre les interactions de compétition réciproque (-/-) et d'amensalisme (-/0) doit être faite, la distinction entre les phénomènes de mutualisme (+/+) et de commensalisme (+/0) est nécessaire.

(ii) Selon la vision 2, le terme **compétition symétrique** s'utilise lorsque chacune des "n" plantes présentes obtient $1/n$ des ressources, indépendamment de sa taille. Le terme compétition "**size-symmetric**" s'utilise quand chaque plante obtient une quantité de ressources proportionnelle à sa taille. L'interaction est "**size-asymmetric**" lorsque les plantes obtiennent une quantité de ressources disproportionnelle à leur taille ([Weiner, 1990](#); [Zhang et al., 2013](#)). Cette vision sous-entend que la compétitivité d'une espèce est liée à sa taille ce qui n'est pas forcément le cas.

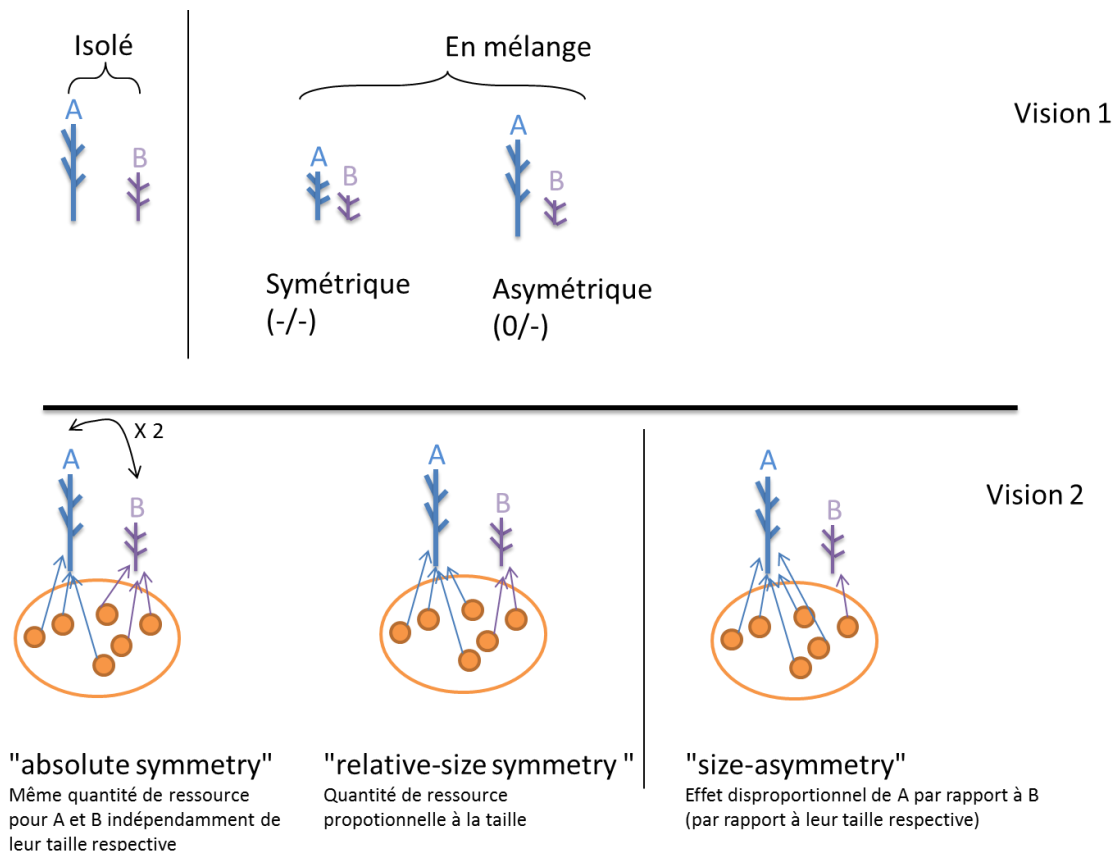


Fig. 8. Schéma explicatif des deux visions du concept de "compétition symétrique et asymétrique". La vision 1 considère la réciprocité de l'impact négatif de la compétition alors que la vision 2 considère l'aptitude à prélever les ressources. A a une taille deux fois plus importante que B.

2.1.3.3 DIFFICULTE A SEPARER LES DIFFERENTS TYPES DE COMPETITION

Séparer les différents types de compétition au niveau des mécanismes d'action est un exercice difficile car tous les composants sont fortement liés. Ainsi, la compétition par exploitation des ressources communes est difficile à étudier sans affecter d'autres variables modulant les performances des plantes. Par exemple, la disponibilité en ressources influence fortement le développement des micro-organismes et impacte la consommation par les herbivores.

2.1.4 L'INTERACTION PLANTE-PLANTE : DE NOMBREUX FACTEURS IMPLIQUES

La nature, l'intensité et l'importance de l'interaction plante-plante vont être dépendantes de très nombreux facteurs.

(i) **Le stade de vie** (graine, semis, juvénile, adulte pré-producteur, reproducteur et adulte sénéscent) affecte la résultante des interactions entre plantes. En effet, la taille et la densité des plantes augmentent avec la maturation des individus, ce qui modifie sa compétitivité. La durée de vie peut également expliquer **le passage progressif d'une espèce à une autre dans une succession forestière**. Souvent, les plantes qui bénéficient de l'effet nurserie dans un premier temps vont dans un second temps devenir des compétiteurs efficaces vis-à-vis de leur plante nurse lorsqu'elles seront plus matures : l'effet devient compétitif sur le long terme lorsque les besoins en ressources augmentent ([McAuliffe, 1984](#); [Haase et al., 1997](#)). Ainsi, les semis bénéficiaires sont trouvés spatialement associés à la plante nurse mais les individus adultes ne le sont pas, ce qui fait penser à un **basculement de l'équilibre compétitif** : l'espèce facilitée mature est plus compétitive que la plante nurse. En effet, dans le sud-est de l'Espagne, [Haase et al. \(1997\)](#) montrent que, dans un premier temps *Artemisia barrelieri* facilite la germination et le développement des semis de *Anthyllis cytisoides* mais que dans un second temps, *A. cytisoides* remplace progressivement *A. barrelieri* (forte mortalité).

(ii) **Le trait de vie considéré** influence fortement l'interaction plante-plante. En effet, le choix de l'indicateur utilisé pour évaluer les performances des plantes va être important pour caractériser les interactions plante-plante : la survie, la reproduction ou la croissance ne vont pas répondre de la même manière aux mêmes variables ([Berkowitz et al., 1995](#); [Tewksbury et Lloyd, 2001](#); [Gómez-Aparicio et al., 2005](#); [Prévosto et al., 2012](#)). [Prévosto et al. \(2012\)](#) montrent qu'effectivement, l'interaction plante-plante dépend de la variable sélectionnée : ils notent une décroissance de la survie des chênes en présence de voisins (*Pinus halepensis* MILL et *Coronilla valentina* subsp.*glauca*) dans les premiers stades de plantation (caractéristique

d'un phénomène de compétition). A l'opposé, ils mettent en évidence une augmentation de la taille durant la première année (caractéristique d'un phénomène de facilitation).

(iii) Le résultat des interactions est souvent **densité-dépendant** ([Brooker et Callaghan, 1998](#)). Certaines études ont montré qu'il est bénéfique pour une plante de se développer à forte densité : à haute densité chaque voisin protège les autres des effets négatifs, potentiellement létaux, tel que le stress thermique ([Bertness, 1989](#)). Une espèce A, à **forte densité** et intervenant tôt dans la succession, peut inhiber la colonisation par les espèces B intervenant plus tard dans la succession. A l'opposé, des individus de la même espèce A mais se développant **de manière isolée** peuvent avoir **un effet positif sur B**. Par exemple, pour ([Chapin et al., 1994](#)), les semis de *Picea sitchensi* sont inhibés par les broussailles de *Alnus sinuata* mais ne sont pas affectés par les aulnes isolés dans les vallées inondables d'Alaska. (iv) Les **stratégies et les aptitudes des espèces** en présence vont également participer à la modulation de l'interaction plante-plante ([Prévosto et al., 2012](#)). En effet, certains auteurs ont mis en évidence l'importance de spécifier la nature et le statut (compétiteur, stress tolérant et rudéral) des espèces impliquées ([Grime, 1977](#)). [Pennings et al. \(2003\)](#) posent en effet l'hypothèse que cette différence de stratégie peut moduler les interactions plante-plante. Les espèces stress-intolérantes sont plus susceptibles d'être facilitées et les espèces stress tolérantes sont plus susceptibles d'être compétitrices ([Liancourt et al., 2005](#)).

(v) L'interaction plante-plante va également dépendre de l'environnement abiotique et biotique (cf. chapitre 2.1 et 2.3).

En résumé 2.1

- (i) Les interactions entre plantes sont cruciales dans la structuration, la composition et la dynamique de la communauté végétale.
- (ii) Les interactions plante-plante sont des moteurs d'évolution.
- (iii) Le cadre théorique des interactions entre plantes est dense et imprécis.
- (iv) Une interaction peut être positive ou négative, directe ou indirecte.
- (v) Il est difficile de séparer les mécanismes sous-jacents.
- (vi) Les interactions plante-plante dépendent de nombreux facteurs comme le stade de vie, du trait de vie, de la densité, des espèces concernées et des conditions environnementales (biotiques et abiotiques).

2.2 IMPORTANCE DE LA PRISE EN COMPTE DES CONDITIONS ABIOTIQUES DANS LA MODULATION DES INTERACTIONS PLANTE-PLANTE

Depuis quelques décennies beaucoup de chercheurs étudient la **modulation des interactions entre plantes par différents gradients abiotiques** (lumière, fertilité, altitude...) ([Grime, 1977](#); [Tilman, 1987](#); [Bertness et Shumway, 1993](#)). Cependant, la définition de ces gradients est souvent floue, notamment en ce qui concerne les gradients latitudinaux et altitudinaux qui ne représentent pas toujours les variations des mêmes variables (pluviométrie, température). Une manière de s'affranchir de ces différences et d'utiliser la notion de **stress** s'exerçant sur la communauté et/ou la notion de **facteur limitant**.

2.2.1 LES INTERACTIONS PLANTE-PLANTE LE LONG DES GRADIENTS DE STRESS : UN DEBAT ANIME

La variation de la compétition le long des gradients de disponibilité en ressources est fortement débattue dans la littérature ([Grime, 1977](#); [Tilman, 1987](#)).

2.2.1.1 LA VISION DE GRIME

[Grime \(1977\)](#) a été le premier à proposer une théorie sur la variation des interactions biotiques le long d'un gradient de stress à travers son modèle "*Ruderals-Competitors-Stress tolerators*" (RCS). Pour Grime, **la compétition se fait uniquement dans les milieux les plus productifs et elle augmente avec la disponibilité en ressources**. La compétition n'est pas forte en milieu pauvre où la conservation des éléments nutritifs est plus importante que leur absorption. **Si le niveau de stress augmente, les forces de sélection sont dues préférentiellement à la survie dans des conditions sévères plutôt qu'à une compétitivité forte** (Fig. 9a).

2.2.1.2 LA VISION DE TILMAN

[Tilman \(1990\)](#) propose une autre théorie ; **la compétition devrait être approximativement constante le long du gradient de productivité** (quel que soit le niveau de ressources). Il faut considérer l'aptitude à utiliser la ressource limitante ("*Resource Ratio Hypothesis*"). Il suppose (i) un changement de ressource limitante avec le gradient de productivité et (ii) qu'il existe un gradient inverse de disponibilité en nutriments et en lumière.

D'où une distinction nette entre la compétition aérienne et racinaire : **la compétition racinaire dominant dans les milieux pauvres et stressant** (d'un point de vue édaphique) où les ressources sols sont limitantes alors que **la compétition aérienne (pour la lumière) a plutôt lieu dans les milieux favorables** d'un point de vue édaphique (Fig. 9b).

2.2.1.3 VERS UN COMPROMIS

Plusieurs tentatives de conciliation de ces théories ont été entreprises par la suite. Premièrement, la définition d'un "**milieu pauvre**" est sûrement **différente** pour [Tilman \(1990\)](#) et [Grime \(1977\)](#). Ensuite, les deux théories diffèrent, comme le souligne [Grace \(1995\)](#) dans le fait que **Grime parle plutôt de l'importance de la compétition** alors que **Tilman parle de l'intensité de la compétition**. Cependant, pour [Taylor et al. \(1990\)](#) ("*Habitat Templet model*"), **l'intensité de la compétition n'est pas directement reliée à l'intensité du stress** subit. Selon lui, le niveau de compétition d'un environnement est plutôt lié à **la distance entre la productivité de l'environnement actuel et la capacité limite du milieu** (qui dépend de l'intensité et de la fréquence des perturbations). Ainsi, **plus une communauté est proche de la capacité limite du milieu, plus la compétition est forte pour un niveau donné de ressource limitante, indépendamment du niveau de stress**. Dans cette vision des interactions, la compétition peut être aussi intense en milieu fortement stressé qu'en milieu faiblement stressé ([Taylor et al., 1990](#); [Liancourt et al., 2005](#)).

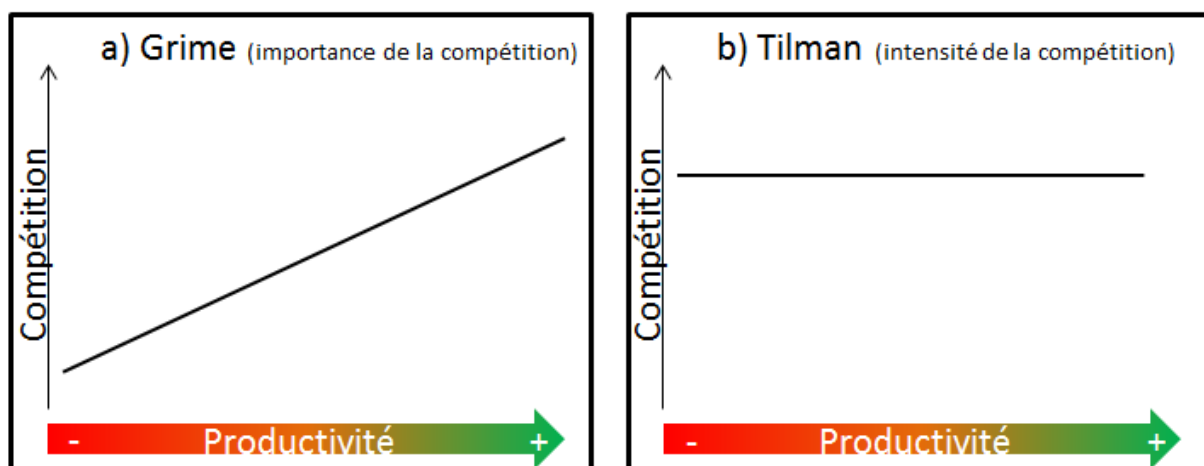


Fig. 9. Illustration des visions de [Grime \(1977\)](#) et [Tilman \(1987\)](#) concernant l'évolution de la compétition en fonction de la productivité du milieu.

2.2.1.4 NOTION DE STRESS : ECHELLE DE LA COMMUNAUTE VERSUS ECHELLE DE L'INDIVIDU

Le stress est défini par [Stachowicz \(2001\)](#) comme une **force extrinsèque qui réduit la fitness d'un individu ou d'une population**. Il peut être **physiologique, physique ou biotique**. Le stress défini à l'échelle d'une communauté, comme le préconise [Grime \(1977\)](#), ne donne pas d'information sur le stress d'un individu donné. En effet, d'après [Körner \(2003\)](#), si chaque condition entraînant une modification de biomasse par rapport à une biomasse optimale est appelé stress, le mot stress perd sa signification et devient synonyme de vie car les plantes ne sont jamais dans leur optimum physiologique. Ainsi, [Körner \(2004\)](#) souligne que toutes les plantes sont stressées et que **la notion de stress ne peut avoir une signification que pour un individu et pas pour une communauté**. Pour lui, le terme "stress" est plus approprié à **des situations extrêmes**. De là, découle la question : que considérer comme des conditions extrêmes ([Körner, 2003](#)) ? Par exemple, pour les espèces désertiques, le milieu désertique ne peut pas être considéré comme extrême donc stressant mais l'est pour des espèces tempérées. Ainsi, la notion de stress **dépend à la fois de l'environnement considéré et de l'espèce**, voire de l'individu. [Körner \(2003\)](#) souligne le fait qu'une **plante stressée est une plante inadaptée à un environnement donné**. Ainsi, **des conditions de milieux ne peuvent pas être considérées comme stressantes de manière absolue**, notamment pour une communauté indigène. [Lortie et al. \(2004b\)](#) s'accordent sur le fait que la notion de stress est difficile à appréhender surtout à l'échelle d'une communauté (plus simple à l'échelle d'un individu), mais sont en désaccord avec [Körner \(2003\)](#) sur de nombreux points. Pour [Lortie et al. \(2004b\)](#), **une limitation peut arriver même lorsque la plante croît dans son environnement "naturel"**. Ainsi, **les espèces qui ont évoluées dans des environnements extrêmes, n'ont pas évoluées de telle façon que ces environnements extrêmes cessent d'avoir un impact négatif**. En partie à cause du grand nombre de facteurs qui entrent en jeu (température, humidité...). En effet, il faut **prendre la plante comme un tout et pas comme une série de traits isolés**. Il s'agit alors de faire un compromis entre les différents processus de sélection en jeu (parfois simultanément) ce qui réduit les chances d'achever l'adaptation jusqu'à un niveau "parfait". Ils soulignent également qu'il y a des limitations sur l'adaptabilité des espèces (contraintes génétiques, compromis entre défense, survie et croissance). Il faut également prendre en compte le fait que certaines espèces utilisent des **stratégies alternatives** pour se développer dans les milieux extrêmes : par exemple en entrant en dormance pour éviter les périodes de stress ([Lortie et al., 2004b](#)).

2.2.2 LA "STRESS GRADIENT HYPOTHESIS"

2.2.2.1 LA CONSTRUCTION DE LA "STRESS GRADIENT HYPOTHESIS"

Les théories de [Grime \(1977\)](#) et [Tilman \(1987\)](#) considèrent uniquement le phénomène de compétition et ne prennent pas en compte la facilitation. Il faut attendre les travaux de [Bertness et Callaway \(1994\)](#) pour que la facilitation soit considérée comme un mécanisme structurant les communautés végétales. En effet, [Bertness et Callaway \(1994\)](#) posent l'hypothèse qu'une interaction est une **balance entre deux phénomènes de nature différente : la facilitation et la compétition**. Ils proposent que la résultante de cette balance détermine l'effet total d'une interaction sur un individu. A partir de là, ils sont les premiers à poser l'hypothèse que **la nature de l'interaction entre deux espèces va varier selon le gradient de stress** (Fig. 10). Selon cette théorie, la compétition est plus fréquente lorsque les conditions de milieu sont favorables. A l'inverse, **la facilitation est plus fréquente lorsque le milieu devient plus contraignant** ([Bertness et Callaway, 1994](#); [Brooker et Callaghan, 1998](#); [Callaway et al., 2002](#)). La facilitation est actuellement peu rencontrée / étudiée en forêt tempérée, mais existe surtout dans des milieux extrêmes comme les déserts. Cependant, **la facilitation pourrait prendre plus d'importance dans le cadre du changement climatique qui prévoit notamment le renforcement des sécheresses estivales et l'augmentation des températures**.

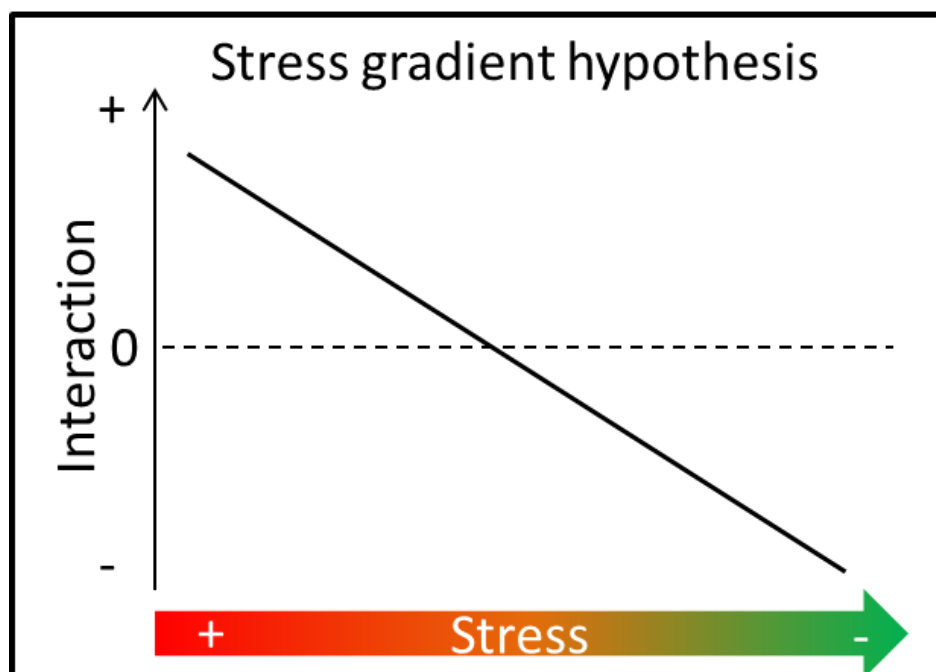


Fig. 10. Illustration de la "stress gradient hypothesis" reliant la nature de l'interaction au niveau de stress (adaptée d'après [Bertness and Callaway \(1994\)](#)).

2.2.2.2 MODERATION DE LA "STRESS GRADIENT HYPOTHESIS"

DES RESULTATS CONTRADICTOIRES

Il existe de nombreuses études **en faveur de l'existence de la balance entre facilitation et compétition** le long de gradient de stress ([Callaway et King, 1996](#); [Choler et al., 2001](#); [Tewksbury et Lloyd, 2001](#); [Maestre et al., 2003](#)). Par exemple, certains auteurs ont travaillé sur les animaux marins sessiles, et ont mis en évidence que la facilitation est plus forte sous des conditions difficiles ([Stachowicz, 2001](#); [Kawai et Tokeshi, 2004](#); [Kawai et Tokeshi, 2007](#)). Cependant, des résultats opposés à ceux prévus par la "stress gradient hypothesis" ont également été obtenus ; prouvant que **les milieux extrêmes ne sont pas toujours à l'origine de facilitation**. Ainsi, certains auteurs ont étudié des milieux sévères tels que les habitats de hautes altitudes (Alpes) et ont montré qu'il n'y avait pas de facilitation mais plutôt une tendance à de la compétition ([Olofsson et al., 1999](#)). Dans certains cas, la facilitation est trouvée plus fortement présente dans certaines conditions favorables ([Tielborger et Kadmon, 2000](#)).

LES LIMITES DE LA "STRESS GRADIENT HYPOTHESIS"

Les **nombreux débats sur la notion de stress** fragilisent des théories comme la "stress gradient hypothesis" ([Körner, 2003](#); [Körner, 2004](#); [Lortie et al., 2004b](#)) (cf. chapitre 2.2.1.4). Ainsi, la théorie a donc été fortement réétudiée et de nombreux chercheurs ont réévalué et modéré la "stress gradient hypothesis" ([Maestre et al., 2009](#)).

De nombreuses limites sont posées à cette théorie.

(i) Certains chercheurs mettent **en doute la relation linéaire entre facilitation et compétition le long du gradient de stress**. [Maestre et Cortina \(2004\)](#) étudient l'effet de la graminée *Stipa tenacissima* sur le buisson *Pistacia lentiscus*. Ils montrent que l'effet est négatif (compétition) aux deux extrémités du gradient de précipitation et que pour des niveaux intermédiaires il y a de la facilitation.

(ii) De nombreuses études **ne présentent que deux modalités de stress, ce qui ne permet pas de représenter un panel de conditions abiotiques suffisamment large** pour mettre en évidence un effet "gradient" ([Tielborger et Kadmon, 2000](#); [Pugnaire et Luque, 2001](#)).

(iii) De nombreuses études se focalisent sur un petit nombre de sites **empêchant ainsi la généralisation** en raison d'un fort effet "site". [Pennings et al. \(2003\)](#) montrent qu'il est difficile d'extrapoler les résultats d'un site à l'autre car les adaptations intra spécifiques vont être susceptibles de varier selon les sites.

(iv) [Holmgren et Scheffer \(2010\)](#) soulignent qu'il y a plusieurs raisons qui font que la facilitation est présente dans les conditions de stress modéré, dans certains cas plus que dans

des conditions de fort stress : **(1) L'effet net d'une amélioration de la qualité nutritive du milieu peut être bénéfique pour des conditions de milieu intermédiaire** ; alors que l'effet pourrait augmenter la compétition pour la même ressource dans des environnements défavorables. Dans des situations où la facilitation augmente avec le niveau de stress, l'effet absolu devrait être plus fort pour des niveaux de stress intermédiaires que pour des conditions extrêmes. En effet, pour des conditions extrêmes, la facilitation est insuffisante pour permettre la croissance entière : l'effet absolu sur la biomasse le plus marqué est pour les conditions de stress les plus basses. **(2) Pour chaque écosystème, la succession d'organisme est adaptée aux conditions locales** : même si les conditions sont favorables, certaines espèces sont plus sensibles que les autres.

(v) Le résultat d'une interaction plante-plante dépend **du type de gradient environnemental** étudié : la disponibilité en ressources (eau, lumière, éléments nutritifs), la chaleur, le froid, le vent, la salinité et la structure du sol ([Kawai et Tokeshi, 2007](#)). Il faut selon [Maestre et al. \(2009\)](#), séparer les conditions environnementales en deux grandes catégories : le stress dû à la compétition pour les ressources d'une part et les autres stress d'autre part (ex : température, vent). Pour [Maestre et al. \(2009\)](#), la **facilitation va être plus présente avec l'augmentation du stress lorsque le stress n'est pas de nature ressource-limitante**.

(vi) En complément, certaines études récentes proposent un modèle conceptuel alternatif à la "*stress gradient hypothesis*" en considérant un **effondrement de la facilitation à l'extrémité haute du gradient de stress** ([Michalet et al., 2014](#); [Bonanomi et al., 2016](#)). Ainsi, lorsque le stress est trop important, la facilitation n'est plus possible : "*the collapse of facilitation*" ([Michalet et al., 2014](#)).

2.2.3 IMPORTANCE DE L'APPROCHE MULTI-GRADIENTS

Il est impossible de conclure sur l'effet d'un facteur sur une interaction plante-plante s'il est étudié de manière isolée ; il **faudrait prendre en compte l'ensemble des facteurs agissant conjointement**. En effet, dans de nombreuses études, un unique facteur de stress est étudié ([Callaway et al., 2002](#); [Maestre et Cortina, 2004](#)). Cependant, la réalité est plus complexe, avec de nombreux gradients qui vont se superposer et additionner leurs effets pour agir sur les performances des espèces. Les effets des gradients ne sont pas forcément **additifs**. Ces effets combinés vont modifier les patrons de réponse simple ; la résultante ne va pas être forcément unimodale mais peut être plus complexe (double pic...). A cette multitude de gradients s'ajoute une difficulté supplémentaire : la **difficulté de comparer leur sévérité**. Cette difficulté peut

être contournée en utilisant une unité de mesure commune : une solution est **de passer par les modifications des performances des individus** (ce que j'ai fait dans le cadre de ma thèse). Dans ce cas, deux stress sont considérés comme de même sévérité s'ils impactent autant les performances de l'individu cible.

En résumé 0

(i) Les interactions positives sont particulièrement communes lorsque le niveau de stress environnemental est fort (pression d'herbivorie, sécheresse, perturbations).

(ii) Lorsque le niveau de stress est plus bas (typiquement milieux tempérés), ce sont les mécanismes de compétition qui dominent entre les espèces en présence.

(iii) La résultante de l'interaction dépend de beaucoup d'autres facteurs ; espèce, stade de vie, variable réponse, type de gradient (ressources versus autres gradients), densité, connectivité spatiale.

(iv) Il est possible de passer par les modifications des performances des plantes pour comparer les stress entre eux.

2.3 LES INTERACTIONS PLANTE-CERVIDE

L'importance du rôle écologique des cervidés va varier en fonction du système forestier considéré (de sa **composition**, de sa **structure**, de sa **dynamique**, des **conditions climatiques**) mais également en fonction de très nombreux facteurs **intrinsèques de la populations de cervidés** tels que **l'abondance** des individus et **leur taille**, **les espèces en présence** (interactions inter-espèce) et **leurs stratégies alimentaires** ([Demment et Soest, 1985](#)).

2.3.1 LES MOYENS D'ACTION DES CERVIDES SUR LEUR ENVIRONNEMENT

Les cervidés vont être à l'origine de plusieurs types de dégâts sur les populations végétales.

(i) **Le frottis**. Il intervient lorsque les brocards ou les cerfs frottent leurs velours contre l'écorce des arbres au moment où les nouveaux bois vont percer (période de frayure, janvier-février). Il occasionne un arrachement de l'écorce et un dénudement du cambium compromettant l'avenir des tiges ([Hoffmann, 1977](#)). Ce phénomène peut également s'expliquer par un comportement lié à la territorialité ou au rut ([Hamard, 2008](#)). Cependant ces **dégâts sont anecdotiques** car ne concernent qu'une faible partie des individus ([Doutreloux, 1981](#)).

(ii) **L'écorçage**. Entre décembre et mai, les cervidés détachent des lanières d'écorce sur les jeunes tiges pour les consommer. Le chevreuil écorce les tiges jusqu'à 3 cm de diamètre, le cerf jusqu'à 7 cm ([Doutreloux, 1981](#)). Selon [Doutreloux \(1981\)](#), ce sont les arbres les plus beaux qui sont écorcés en priorité (dans son étude, sur neuf tiges, il n'en reste que quatre dominées et sans avenir). L'écorçage facilite la contamination par les agents pathogènes tels que les Hylobes, Pissodes, Scolytes qui vont menacer le développement des arbres, voire leur survie. Cependant, tant que la régénération n'est pas aboutie, le risque d'écorçage est faible ([Odermatt et Rüegg, 2010](#)).

(iii) **Le piétinement** se traduit principalement par la destruction des habitats, la modification des dynamiques et la modification des propriétés du sol. Certains auteurs posent l'hypothèse que les perturbations du sol et de la végétation créent des micros-sites facilitant l'émergence des semis et réduisant la compétition interspécifique ([Uytvanck et al., 2010](#)).

(iv) **Le prélèvement et la dispersion des graines**. Lorsqu'il y a des glandées ou des fainées, les cervidés se nourrissent des graines ([Hoffmann, 1977](#)). Les cervidés ont été démontrés comme étant des disperseurs de graines efficaces pour un certain nombre d'espèces ([Gill et Beardall, 2001](#) ; [Boulanger et al., 2011](#)). La dispersion des graines par endo-zoochorie ou exo-zoochorie influence les dynamiques forestières en participant au brassage génétique et

en permettant la colonisation, le renouvellement et le maintien des populations végétales ([Picard et Baltzinger, 2012](#)). Les cervidés vont permettre la dispersion à grande échelle grâce à leur diversité de régime alimentaire et à leur aptitude à effectuer des trajets sur de longues distances ([Heinken et Raudnitschka, 2002](#); [Pellerin et al., 2016](#)).

(v) Les cervidés interviennent dans le **fonctionnement des cycles bio-géo-chimiques**, notamment le cycle de nutriments tels que l'azote ou le phosphore par l'intermédiaire des déjections et des modifications des communautés végétales (disparition d'espèces nitrophiles) ([Dufresne et al., 2009](#)). La digestion des végétaux permet également d'accélérer le retour des nutriments au sol, va modifier le turn-over et va influencer la productivité du système forestier (démonstré pour les systèmes pâturés). Des études, s'intéressant aux cervidés, ont mis en évidence une décélération du cycle des nutriments et une baisse de la productivité dans certains milieux en présence de cervidés ([Singer et Schoenecker, 2003](#)). Le comportement de certaines espèces (par exemple, le chevreuil) peut être responsable de la fertilisation azotée des forêts en transférant des nutriments du milieu ouvert vers le milieu forestier ([Abbas et al., 2012](#)).

(vi) **L'effet sur les flux d'énergie.** En ne consommant qu'une partie des plantes, les cervidés vont modifier l'allocation du carbone et des nutriments dans la plante.

(vii) **L'abrouissement.** Sous le terme abrouissement se trouve la consommation de matériel végétal. Ainsi, le terme abrouissement regroupe **les prélèvements des bourgeons, des feuilles et des pousses dans un but alimentaire**. L'abrouissement est susceptible de **modifier le taux de croissance, la forme ou la phénologie** des espèces. Ces modifications changent **certaines traits de vies qui sont critiques pour l'acquisition des ressources**. Les caractéristiques qui déterminent les performances des plantes mais également leur possibilité de résistance / défense sont souvent celles qui sont modifiées par l'herbivorie : le taux de croissance, l'architecture, la phénologie. Ainsi, l'herbivorie va être l'un des principaux facteurs capables de moduler les interactions plante-plante.

2.3.2 IMPACTS DE L'ABROUISSEMENT AU NIVEAU INDIVIDUEL

2.3.2.1 MENACE SUR LA SURVIE DE LA REGENERATION LIGNEUSE

La menace de l'abrouissement pèse surtout **sur les jeunes semis** qui ont un **plus faible taux de survie** après avoir été abrouiti. En effet, l'abrouissement des semis de moins de trois ans va causer une forte mortalité alors que la mortalité après un abrouissement répété devient pratiquement nulle sur des plants plus âgés ([Ammer, 1996](#)). Par exemple, les semis ligneux (*Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica* et *Quercus robur*) qui ont une

hauteur supérieure à 30 centimètres peuvent survivre plusieurs années sous des conditions d'abrouissement sévères et dans des conditions fortement ombragées (sous la végétation interférente avec une disponibilité en lumière de 50 %) ([Harmer, 2001](#)). Par ailleurs, à partir d'une certaine hauteur, les jeunes plants échappent à l'influence des cervidés comme le souligne [Hamard \(2003\)](#): **la hauteur limite de sensibilité des semis ou des plants à l'abrouissement atteint 1.20 pour le chevreuil, 1.8 pour le cerf**. Cependant, des abrouissements peuvent être observés au-dessus de ce seuil car les cervidés peuvent casser ou plier les tiges pour atteindre des pousses inaccessibles. La présence de neige ou l'existence d'une pente peuvent également expliquer la présence de traces d'abrouissement au-dessus de cette limite.

2.3.2.2 MODIFICATIONS STRUCTURALES ET ARCHITECTURALES DE LA REGENERATION LIGNEUSE

Les tiges dominantes et les feuilles hautes sont souvent les plus nutritives des jeunes arbres et sont donc sélectionnées préférentiellement par les cervidés ([Harper, 1989](#)). De plus, **l'abrouissement ayant le plus fort impact est celui qui affecte la pousse terminale** qui est à l'origine de la croissance en hauteur du plant : l'abrouissement répété de la pousse terminale va causer la réduction de la croissance en hauteur des plantules qui vont rester des années à portée du gibier. Cette sélection a pour conséquence directe une **diminution de la hauteur des tiges** ([Gill et Beardall, 2001](#)) ou encore une diminution de la densité de jeunes plants supérieurs à 50 cm ([Kuijper et al., 2010](#)). Dans ce sens, [Mårell et al. \(2012\)](#) ont montré en forêt domaniale de Tronçais que la hauteur des tiges dominantes est plus faible lorsque le chêne reste accessible aux cervidés (perte de l'équivalent de 4 années de croissance sur 15 années de suivi). Le fort abrouissement des pousses latérales affecte, quant à lui, la croissance en hauteur par une diminution de la photosynthèse.

En parallèle, [Mårell et al. \(2012\)](#) ne mettent pas en évidence de développement de fourches mais obtiennent **une branchaison plus abondante en présence d'animaux** (en prenant en compte les branches mortes). En effet, les tiges consommées restaurent progressivement leur architecture via un élagage naturel.

2.3.2.3 EFFET DE LA PERIODE D'ABROUISSEMENT

La période du dommage va conditionner la réponse de la plante à l'abrouissement ([Mower et al., 1997](#)). En effet, suite à l'abrouissement des semis, le processus de maturation des parties végétatives et florales est interrompu et la plante va avoir un **décalage phénologique avec l'avancement de la saison de végétation**. Les semis abrouis entre la mi été et la fin de l'été peuvent utiliser **leurs réserves stockées durant la saison pour effectuer une croissance**

compensatoire, avec cependant un déficit de stockage de carbohydrate pour la saison dormante. Ainsi, les semis abroustis en été meurent souvent au printemps suivant alors que **l'impact de l'abroustissement sur les semis est moindre s'il se passe en hiver ou en automne** ([Mower et al., 1997](#)). D'un **point de vue évolutif**, c'est plus la période du dommage que le **taux de dommage** qui importe ([Southwood, 1987](#)).

2.3.3 IMPACTS DE L'ABROUSTISSEMENT SUR LA COMMUNAUTE VEGETALE

Les cervidés vont fortement agir sur leur milieu **en modifiant la composition, la structure et la dynamique végétale**. Si l'intensité d'abroustissement dépend de la densité des cervidés, elle dépend aussi de la densité et de la structure de la ressource alimentaire ([Chevrier et al., 2012](#)). Par exemple, l'impact de abroustissement sur les semis ligneux a tendance à diminuer avec l'augmentation de la hauteur de la végétation de sous-bois ([Bergquist et Örlander, 1998](#)). Comme le soulignent [Côté et al. \(2004\)](#), l'abroustissement va modifier différents paramètres à l'échelle de la communauté végétale : (i) il va **réduire le couvert végétal**, (ii) **impacter la diversité**, (iii) **modifier la quantité de nutriments disponibles**, (iv) **influencer le cycle du carbone** et (v) **influencer la succession végétale**. Ces modifications vont conduire à une nouvelle composition de la strate herbacée. A l'échelle du peuplement, une diminution quantitative des tiges d'avenir (suite à une sur-mortalité causée par la présence des cervidés) est susceptible de menacer le renouvellement forestier et la pérennité du système sylvicole ([Hamard, 2003](#)).

2.3.3.1 VIA LA SELECTIVITE ALIMENTAIRE

Un des principaux effets de l'abroustissement sur les communautés végétales est la **modification de la compétitivité** d'une espèce envers une autre. Par le biais de la sélectivité, les cervidés vont modifier les associations végétales, l'abondance relative des espèces et leurs dynamiques ([Côté et al., 2004](#)). Dans ce sens, [Moser et al. \(2006\)](#) montrent que l'abondance des ressources ne suffit pas à comprendre l'abroustissement car **la disponibilité et la qualité relative des ressources vont conditionner l'abroustissement par les herbivores**. En effet, certaines **espèces tolérantes, favorisées ou évitées** par les cervidés vont modifier le cortège végétal amenant à la constitution d'une **végétation alternative**, parfois de manière stable et irréversible ([Côté et al., 2004](#)).

Le résultat de la modification des interactions dépend de la sélectivité des cervidés. S'ils consomment préférentiellement l'espèce dominante il y aura une augmentation de la diversité

végétale. A l'inverse, s'ils consomment préférentiellement les espèces dominées il y aura envahissement des espèces résistantes. Ainsi, les cervidés peuvent être **responsables de l'envahissement** de certaines zones par certaines espèces fortement compétitrices pour la régénération ([Picard, 1976](#)). Ils sont également susceptibles de faire passer une espèce du statut "d'espèce rare" à celui de "colonisatrice" en quelques dizaines d'années. C'est le cas dans une forêt du Nord-Est de la France, où *Cynoglossum germanicum* qui était absente en 1976 apparaît à 8% en 1981 puis 46 % en 2006 en relation avec la pression d'abrutissement croissante ([Boulanger et al., 2011](#)). A l'opposé, certaines **espèces sont complètement éliminées** par les cervidés et n'apparaissent que lorsque les végétaux sont protégés de l'abrutissement par un enclos : *Sorbus aria*, *Salix caprea* ou encore *Rubus idaeus* en forêt d'Abreschviller dans les Vosges ([Picard, 1976](#)). En parallèle, il y a un **déplacement des caractéristiques de la communauté végétale qui migre vers le pôle plus sciaphile, en absence de cervidés** ([Boulanger, 2010](#)). L'effet sur le long terme, bien que peu étudié, est important. Par exemple, [Pellerin et al. \(2010\)](#) ont étudié l'impact de l'abrutissement sur la diversité de la végétation et ont montré que la richesse spécifique et la diversité sont diminuées la première année en présence de cervidés mais que l'impact négatif disparaît après trois ans.

CARACTERISTIQUES CONDITIONNANT LA SELECTION ALIMENTAIRE PAR LES GRANDS ONGULES

Il a été montré que les **caractéristiques chimiques conditionnent la sélection alimentaire par les grands ongulés**. La **digestibilité** et la **teneur en matière azotée** conditionnent les choix alimentaires des chevreuils ([Maizeret et al., 1991](#)). La consommation des plantes est négativement corrélée avec le **contenu en fibre**. Elle est **positivement corrélée avec la concentration en sucres et en composés phénoliques** mais pas avec la concentration en protéines brutes pour le cerf ([Tixier et al., 1997](#)). Les cervidés présenteraient des mécanismes permettant de désactiver les composés phénoliques ([Tixier et al., 1997](#)).

Le facteur saisonnier est important car **les espèces préférées changent au cours de la saison de végétation** (lierre (*Hedera helix*) et ronce (*Rubus. sp*) en hiver et automne, cornouiller (*Cornus spp.*) en été, charme (*Carpinus betulus*), aubépine (*Crataegus spp.*) et jacinthe des bois (*Hyacinthoides non-scripta*) au printemps ([Tixier et al., 1997](#)).

Certains auteurs avancent l'idée que la sélectivité est **guidée par l'équilibre nutritionnel** ; les chevreuils sélectionnent différentes plantes mais arrivent à un résultat final identique du point de vue nutritionnel. Ainsi la composition du régime alimentaire serait **basée sur un mélange de plantes** plus que par le choix d'espèces prises séparément ([Maizeret et al., 1991](#)).

ECHELLE DE SELECTION

Il y a de nombreuses hypothèses sur la manière dont les cervidés vont sélectionner les plantes à consommer dans leur environnement. Selon la "*foraging theory*", les herbivores vont consommer dans le but **d'optimiser les apports énergétiques par unité de temps** ([MacArthur et Pianka, 1966](#)), ce qui implique de chercher **entre les tâches d'habitat** (patches) et/ou **dans les tâches d'habitat**, les plantes qui vont être les plus bénéfiques pour eux. Cette sélectivité s'exerce à **différentes échelles spatio-temporelles** allant du choix d'un territoire jusqu'à la partie de la plante à ingérer ([Senft et al., 1987](#)). Les grands herbivores ont deux décisions : (i) à l'échelle **inter-patches** : quel patch prospecter ? puis (ii) à l'échelle **intra-patch** : quelles plantes abrouter au sein d'un patch ? Plusieurs études vont dans le sens **d'une double sélectivité inter et intra patches des herbivores** ([Moser et al., 2006](#); [Bee et al., 2009](#); [Miller et al., 2009](#)). Les chevreuils sélectionnent **des patches de haute qualité et à l'intérieur de ces patches les espèces de haute qualité** ([Moser et al., 2006](#)). Certaines études menées sur d'autres espèces herbivores montrent des résultats contrastés. Ainsi, [Miller et al. \(2009\)](#) montrent que *Thylogale billardierii* (pademelon à ventre rouge) passe plus de temps dans les patches à haute qualité qu'à basse qualité et consomme à l'intérieur de ces patches les individus de plus haute qualité. A l'opposé, [Bergvall et al. \(2006\)](#) ne montrent aucune différence de prospection entre patches par *Dama dama* (daim européen) mais **uniquement de la sélection intra-patches**. En effet, ils montrent un évitement des espèces à haute teneur en tanins dans des patches dominés par des espèces pauvres en tanin (haute qualité nutritive).

DEUX CONCEPTS IMPORTANTS : LA RESISTANCE ET LA SUSCEPTIBILITE ASSOCIATIVES

La présence de plantes voisines B est susceptible de modifier la consommation par les cervidés d'une plante cible A par rapport à sa consommation en situation isolée. **La nature (positive ou négative) de l'effet d'une plante voisine B sur une plante cible A va dépendre de l'espèce qui est préférée par les cervidés et de l'échelle de sélection** (Fig. 11).

Ainsi, il y a plusieurs types d'effets :

(i) La **résistance associative par contraste** : une espèce cible A évitée se développant en présence d'une espèce B préférée est facilitée par cette dernière car protégée de l'abrutissement par l'appétence supérieure de l'espèce B : au sein d'un patch contenant à la fois A et B, B sera consommée préférentiellement.

(ii) La **susceptibilité associative par contraste** : une espèce cible A préférée se développant en présence d'une espèce B évitée est défavorable pour l'espèce cible A : au sein d'un patch contenant à la fois A et B, A sera consommé préférentiellement.

(iii) **La résistance associative** : l'effet répulsif de l'espèce B (évitée) protège l'espèce A de l'abroustissement lorsqu'elles sont associées : les cervidés ne vont pas prospecter les patches contenant l'espèce B.

(iv) **La susceptibilité associative** : l'effet attractif de l'espèce B (préférée) augmente la probabilité de consommation de A lorsqu'elles sont associées.

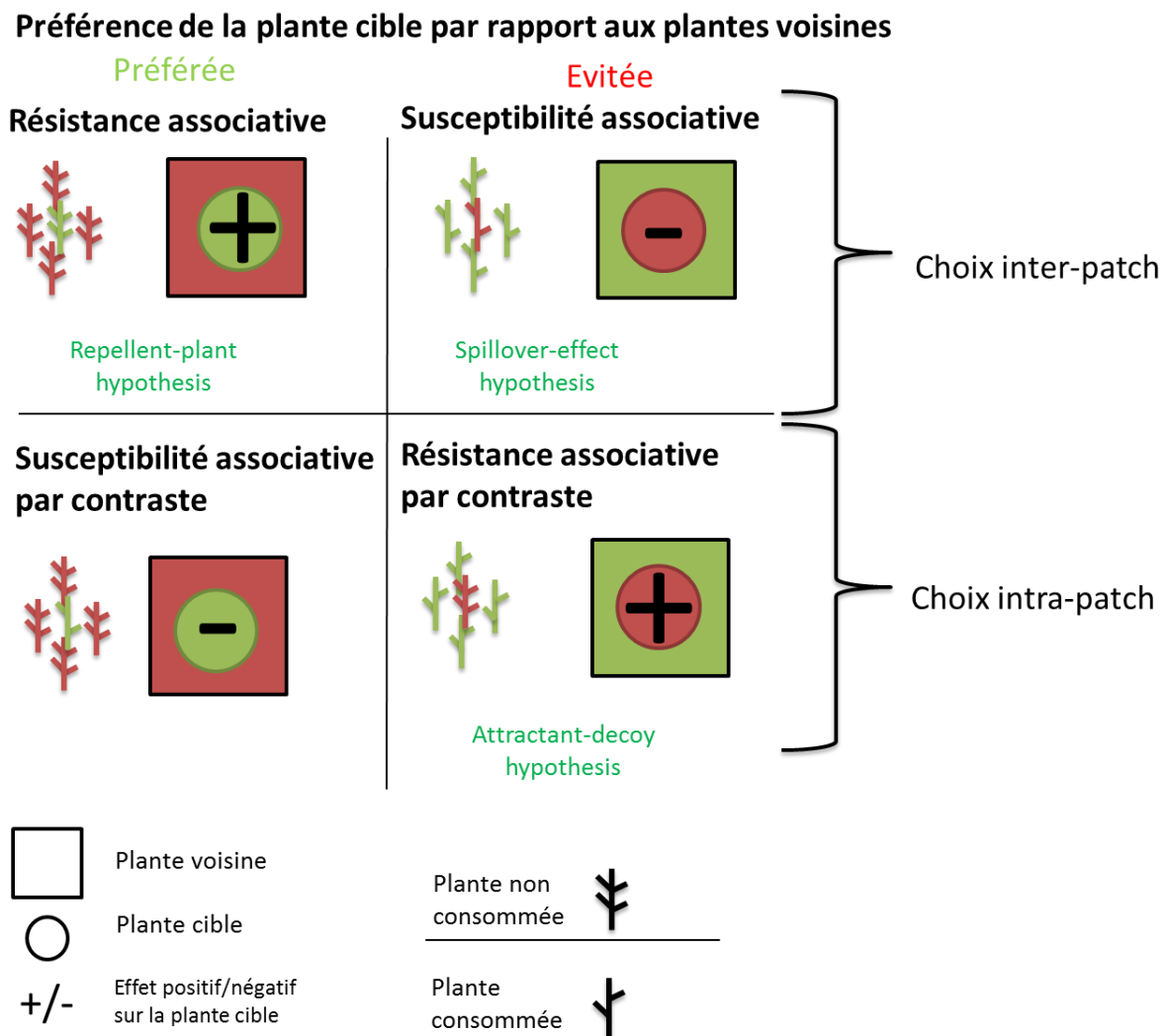


Fig. 11. Modèles conceptuels de la théorie de la résistance et de la susceptibilité associatives. Le vert correspond à l'espèce préférée et le rouge à l'espèce évitée (adapté d'après un schéma construit par l'équipe FONA de l'Irstea de Nogent-sur-Vernisson).

2.3.3.2 VIA LA MODIFICATION DE L'ENVIRONNEMENT

L'abroustissement d'une plante va être susceptible de modifier indirectement la disponibilité en ressources en modifiant le développement des plantes. A ma connaissance, peu d'études s'intéressent à l'amplitude de ces modifications et la **caractérisation de l'effet de**

l'abroustissement sur les conditions environnementales via le contrôle de la végétation de sous-bois reste à faire. Cependant, **l'abroustissement des plantes voisines peut avoir plus de conséquences sur le développement d'une plante que son propre abroustissement** ([Lagerström et al., 2011](#)). Est-ce que **l'abroustissement sur une plante voisine est capable de modifier les performances d'une plante cible via des modifications environnementales ?** C'est une question qui n'a pas encore de réponse mais qui est incontournable pour mieux appréhender le rôle des interactions écologiques multiples dans la dynamique des systèmes forestiers.

Nous avons vu que les interactions entre plantes sont modulées par les conditions abiotiques (cf. chapitre 2.2) et **que l'herbivorie modifie les interactions entre plantes** (cf. chapitre 2.3). Cependant, peu d'études s'intéressent à la fois à l'herbivorie et à la disponibilité en ressources (Fig. 12, [Bertness et Callaway \(1994\)](#)). L'amélioration du stress physique est susceptible d'amener à de la facilitation sous conditions abiotiques difficiles. **L'association défensive des plantes interférentes va amener à de la facilitation lorsque la pression de consommation est intense** (Fig. 12).

A ma connaissance, aucune étude n'aborde **l'impact de l'abroustissement par les cervidés sur l'évolution des interactions entre plantes le long des gradients de disponibilité en ressources**. Il a cependant été montré, dans les écosystèmes de marais salés, que l'herbivorie est capable de modifier les patrons de réponse des plantes aux conditions abiotiques ([Daleo et Iribarne, 2009](#)).

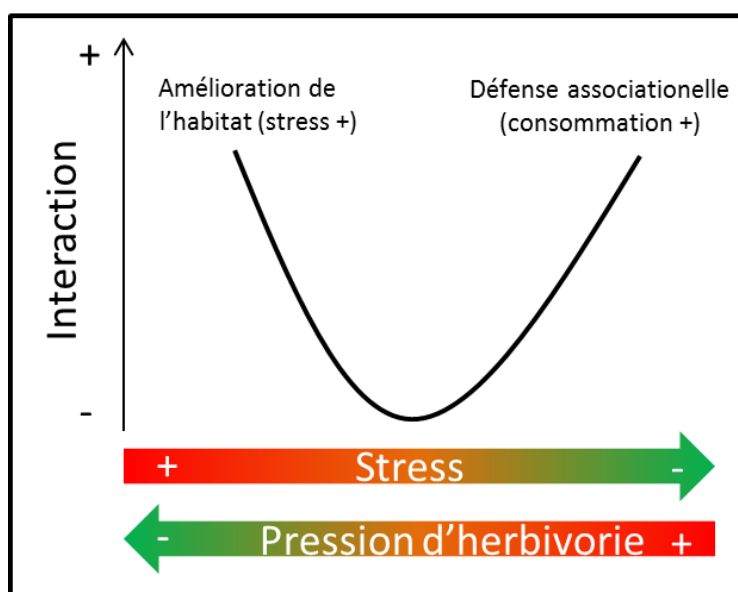


Fig. 12. Modification des interactions plante-plante le long d'un gradient de stress et d'herbivorie. (figure adaptée d'après [Bertness et Callaway \(1994\)](#)).

2.3.4 DIFFERENTES STRATEGIES DE DEFENSE DES PLANTES A L'HERBIVORIE

Les plantes peuvent répondre à la consommation par les herbivores par le biais de plusieurs mécanismes. En effet, elles peuvent (i) se défendre pour **éviter d'être endommagées (résistance)**, (ii) **éviter la consommation dans le temps ou l'espace (évitement)** ou encore (iii) **tolérer la prédation** par les herbivores (**tolérance**) ([Rosenthal et Kotanen, 1994](#)).

La réponse d'une plante peut être soit **constitutive** (permanente, fixée génétiquement lors de l'ontogénèse) soit **induite** (en réponse à une perturbation) pour éviter ou réduire la quantité de dommages ([Núñez-Farfán et al., 2007](#)).

2.3.4.1 RESISTANCE CHIMIQUE

Les plantes peuvent se protéger de l'abrouissement en synthétisant des **métabolites secondaires** comme les polyphénols (surtout présents chez les dicotylédones) mais également en produisant des fibres qui réduisent leur digestibilité (stratégie surtout présente chez les graminées). Ainsi, [Vourc'h et al. \(2001\)](#) montrent que les semis de *Thuja plicata* se développant en absence de cervidés présentent des concentrations de monoterpènes foliaires plus faibles que ceux se développant en présence de cervidés : **la présence de cervidés induit la production de défenses chimiques**. Autre exemple, la production d'une substance toxique, anti-nutritive et visqueuse va participer à la défense de l'euphorbe contre l'herbivorie ([Agrawal et Konno, 2009](#)).

2.3.4.2 RESISTANCE MECANIQUE

Les plantes peuvent se protéger de l'abrouissement en **induisant la production de dispositifs physiques de protection tels que des épines**. Cependant, [Gibson et al. \(1993\)](#) étudient la réponse des épines de ronce (*Rubus vestitus*) à l'herbivorie mais ne mettent pas en évidence une stimulation du nombre d'épine suite à l'abrouissement. Par ailleurs, la morphologie des plantes peut répondre à l'abrouissement : dans certains cas, les semis s'adaptent à la consommation par les grands herbivores. Certaines plantes peuvent modifier leur patron de ramification de manière à avoir une canopée plus dense donc plus difficilement pénétrable par les cervidés (*Pinus spinosa*) ([Greenwood et Atkinson, 1977](#)).

2.3.4.3 TOLERANCE

La tolérance est **une réponse des plantes à la consommation par les cervidés pour atténuer l'effet négatif des dommages sur la fitness**. La productivité des tissus végétaux abroustis peut être compensée ou stimulée ([McNaughton, 1979](#)). En effet, la production primaire nette peut être stimulée par l'abroustissement : "*grazing optimisation hypothesis*". Selon cette hypothèse, **la production primaire nette la plus forte se situe à un optimum d'abroustissement**. De la même manière, dans certains cas, les semis abroustis présentent la même croissance au niveau foliaire et au niveau des tiges que ceux intacts ([Kullberg et Welander, 2003](#)). La productivité de la plante peut être augmentée (i) en **augmentant le taux de photosynthèse** dans les tissus résiduels, (ii) en faisant de la **réallocation de biomasse** à l'échelle de la plante, (iii) en **éliminant les tissus** qui ne fonctionnent plus à leur niveau maximum de photosynthèse, (iv) en **augmentant la quantité de lumière** qui atteint les tissus sous-jacents, (v) en **prolongeant la période d'activité photosynthétique** des tissus restants, (vi) en **stimulant l'élongation et la division cellulaire** de manière hormonale ou directement par l'action de la salive, (vii), en **augmentant l'humidité du sol** (réduction de la surface de transpiration), (viii) en **recyclant les nutriments** déposés par l'urine et les fèces (ix) en faisant une **modification architecturale** ou (x) en **modifiant la phénologie** ([McNaughton, 1979](#)). Certaines plantes peuvent même présenter une **surcompensation** ; cela dépend de l'espèce mais également de la disponibilité en ressources ; en lumière notamment ([Baraza et al., 2010](#)). Plusieurs hypothèses contradictoires existent concernant l'effet de la disponibilité en ressources sur la tolérance à l'abroustissement. (1) Pour certains auteurs, la capacité à **tolérer l'herbivorie est plus faible dans des milieux non favorables** avec des disponibilités en ressources faibles limitant les possibilités de recroissance après endommagement : "*compensatory-continuum hypothesis*" ([Maschinski et Whitham, 1989](#); [Baraza et al., 2010](#)). (2) D'autres, à l'inverse, montrent une recroissance supérieure des ligneux et dicotylédones dans les environnements avec une faible disponibilité en ressources ([Hawkes et Sullivan, 2001](#)). [Hilbert et al. \(1981\)](#) posent l'hypothèse que, dans des environnements pauvres, les plantes présentent un taux de croissance inférieur à leur taux de croissance optimal, ce qui permet une recroissance supérieure à celle permise dans les milieux plus riches où les plantes sont proches de leur taux de croissance potentiel maximum "*grazing optimization hypothesis*".

2.3.4.4 LE COMPROMIS TOLERANCE /RESISTANCE

Les plantes allouent des ressources aux deux stratégies simultanément. **La tolérance va avoir un effet positif sur le taux de croissance** (à partir de méristèmes non endommagés), alors **que la résistance induit un coût métabolique** au détriment de la croissance. Si l'herbivorie **est forte, uniforme et exercée par des individus non sélectifs, la tolérance est souvent privilégiée à la défense** ([Rosenthal et Kotanen, 1994](#)).

2.3.5 CAPACITE D'ACCUEIL DES MILIEUX : EQUILIBRE SYLVO-CYNEGETIQUE

Maintenir et/ou restaurer les processus écologiques et les fonctions des écosystèmes est un enjeu majeur de l'équilibre **sylvo-cynégétique** (équilibre **forêt-gibier**) qui amène à s'interroger sur la **taille optimale des populations d'herbivores**. L'équilibre **sylvo-cynégétique** cherche à concilier **la présence d'une faune sauvage riche avec la pérennité et la rentabilité des activités agricoles et forestières**.

La notion de capacité d'accueil permet de prendre en compte à la fois la faune et la flore. La capacité d'accueil dépend de **la quantité, qualité et de l'accessibilité des ressources alimentaires** d'une part et de la **capacité de protection** du milieu d'autre part. L'accroissement net de la population de cervidés augmente dans un premier temps avec l'augmentation de l'effectif puis diminue sous l'effet croissant de l'érosion végétale (concept théorique du "sustained yield") (Fig. 13).

Pour améliorer la capacité d'accueil plusieurs pistes sont envisageables : (i) l'**entretien des taillis** qui sont des zones d'alimentation et de refuge diurne, (ii) la réalisation d'**éclaircies** et de **cloisonnements** qui attirent les cervidés hors des parcelles d'intérêt sylvicole via la production de nourriture alternative, (iii) le maintien d'un couvert herbacé sur les **bordures** de chemin, (iv) la **conservation des arbres abimés** par écorçage et/ou frottis (v) **la séparation spatiale des parcelles de régénération** qui sont attractives pour les cervidés (vi) la pause **d'enclos de protection** ou de **protections individuelles**.

Plusieurs approches complémentaires ont été développées pour **gérer l'impact des populations de cervidés sur les communautés végétales** : (i) La **gestion de la population de cervidés** (contrôler l'abondance des populations de cervidés). (ii) la **gestion de l'habitat** (création d'habitats favorables/non favorables). (iii) La **gestion des dommages** causés par les cervidés (prévention).

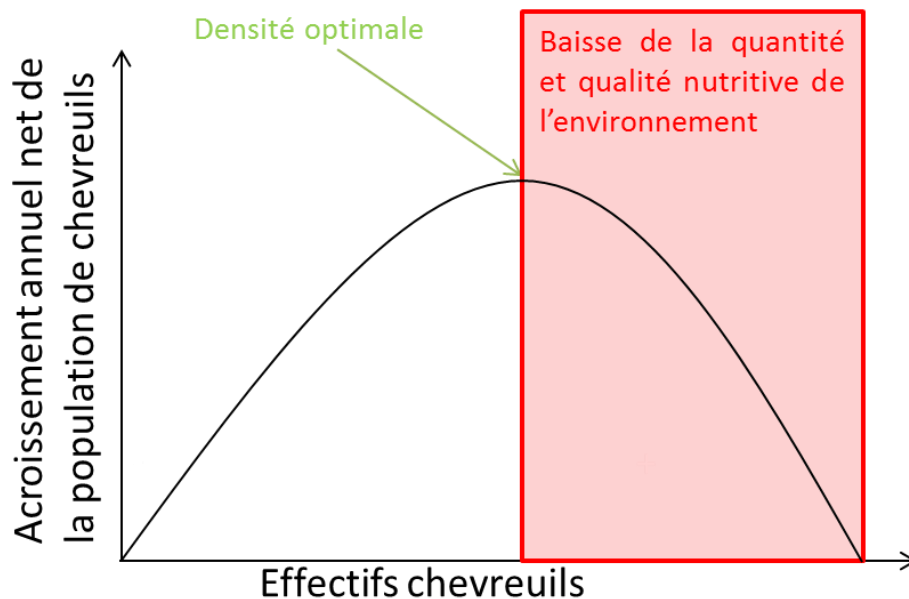


Fig. 13. Evolution de la capacité d'accueil du milieu (d'après [McCullough \(1979\)](#)).

En résumé 2.3

- (i) Les cervidés impactent les communautés végétales grâce à plusieurs moyens d'action : le frottis, l'écorçage, le piétinement, le prélèvement et la dispersion des graines, les modifications des cycles bio-géochimiques, les modifications des flux d'énergie et l'abrutissement.
- (ii) La capacité d'accueil dépend de la quantité, de la qualité et de l'accessibilité des ressources alimentaires d'une part et de la capacité de protection du milieu d'autre part.
- (iii) Il y a deux échelles d'impact des cervidés sur leur milieu : (1) au niveau individuel (survie, modification structurale et architecturale) et (2) au niveau du peuplement forestier (menace du renouvellement, compositions alternatives, diversité).
- (iv) Les plantes peuvent répondre à la consommation par les cervidés (défense, tolérance) et la réponse peut être soit constitutive soit induite.
- (v) L'effet d'un dommage dépend fortement de la période de ce dommage.

2.4 LES INTERACTIONS ECOLOGIQUES MULTIPLES

Toute **manipulation d'un système passe par la simplification de ce système**. Ainsi, les thématiques de recherche vont tendre vers une **complexification progressive du système étudié** ([Defosse, 2012](#)). De l'étude des performances d'une espèce à l'étude d'une communauté en passant par l'étude de l'interaction entre deux espèces, la complexification du système permet progressivement une meilleure compréhension des communautés végétales. La création de la notion "d'interactions écologiques multiples" est la réponse aux évidences **que la dynamique des systèmes multi-espèces ne s'explique uniquement pas par les interactions deux à deux** ([Case et Bender, 1981](#)). Ceci est d'autant plus vrai que **les effets des interactions** au sein d'une communauté végétale ne sont pas simplement **additifs** ([Weigelt et al., 2007](#)). De plus, l'étude des interactions complexes est le seul moyen de mettre en évidence les effets indirects. Si l'existence de ces effets indirects est reconnue depuis longtemps, la littérature traitant de ces effets s'est développée récemment ([Wootton, 2002](#)). Pour rappel, nous parlons **d'interactions indirectes** lorsque l'impact d'un organisme (**donneur**) sur un autre (**receveur**) s'exerce via un troisième organisme (**transmetteur**). Ainsi, un effet indirect est composé d'au moins deux effets directs. Plusieurs types d'effets indirects ont été résumés par [Menge \(1995\)](#) (Fig. 14). Cependant, **la force des effets directs et indirects reste un domaine sous-étudié** ([Wootton et Emmerson, 2005](#)). La manière de séparer ces effets positifs / négatifs et surtout les effets directs / indirects passe par l'**étude des mécanismes sous-jacents**. Dans cette optique, de nombreux chercheurs tentent de **séparer et quantifier les effets négatifs et positifs** entre les différentes plantes d'une communauté végétale ainsi **qu'à quantifier les effets directs et indirects** ([Chapin et al., 1994](#); [Holzapfel et Mahall, 1999](#); [Díaz-Sierra et al., 2010](#)). Ces résultats peuvent être complétés en étudiant **un ensemble de gradients** : gradients de stress, de pression d'herbivore tout au long du cycle de vie, pour des densités différentes et pour des tailles d'individus différentes ([Callaway, 1997](#)). En pratique, l'étude de plusieurs mécanismes simultanément reste rare de par sa complexité ([Ellison et Houston, 1958](#)).

Si l'existence des interactions écologiques multiples est admise, **quantifier la force respective des effets directs et indirects** au sein d'un système complexe par le biais de l'étude des mécanismes sous-jacents reste à faire.

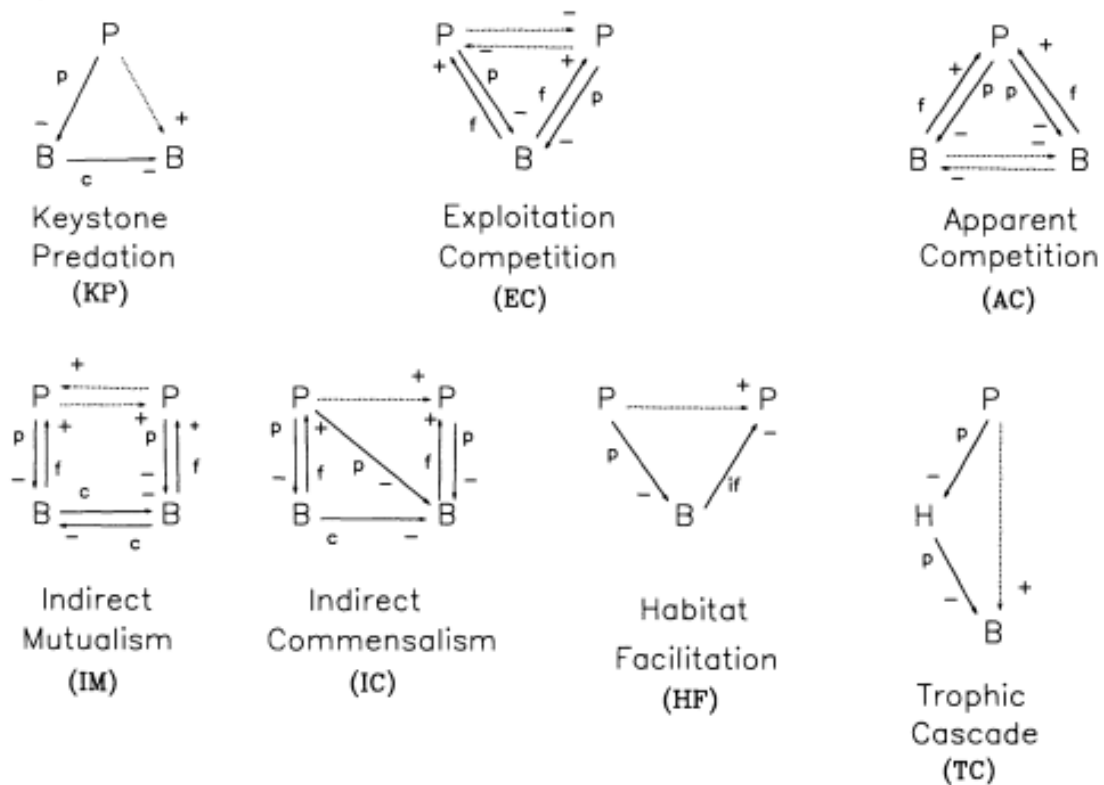


Fig. 14. Modèle des effets indirects. P, prédateur ; H, herbivore ; B, espèce de base. Les flèches continues représentent les effets directs et les flèches en pointillées représentent les effets indirects. +, effet positif ; - effet négatif. p, prédation, c, compétition, f approvisionnement en nourriture et if inhibition de la consommation ([Menge, 1995](#)).

En résumé 2.4

- (i) L'étude d'un système est un compromis entre le nombre de variables étudiées et la représentativité de la complexité du système d'intérêt.
- (ii) Il y a un intérêt à étudier les interactions écologiques complexes si :
 - a. Les interactions directes ne sont pas simplement additives.
 - b. Il y a des interactions indirectes.
- (iii) La séparation interaction positive / négative, directe / indirecte est rendue possible par l'étude des mécanismes sous-jacents.
- (iv) Les interactions multiples sont peu étudiées alors qu'elles sont présentes en milieu naturel.

2.5 DEFINITION DE LA PROBLEMATIQUE, OBJECTIFS ET STRUCTURE DE LA THESE

Les objectifs de ma thèse sont d'apporter des éléments de compréhension de **l'évolution des interactions (nature, intensité et importance) entre la régénération ligneuse et la végétation interférente sous contrainte des ressources (lumière et eau) et sous modification de la pression d'herbivorie**. Quels sont les rôles respectifs de l'interaction plante-plante et de l'abrouissement par les ongulés sauvages dans la structuration et la composition d'une communauté végétale ? La végétation interférente est-elle favorable ou non à l'établissement des semis ligneux ? Dans quelle mesure le niveau des facteurs abiotiques (eau et lumière) module les interactions plante-plante ? Quelle est l'influence de l'herbivorie en interaction avec les changements des niveaux de ressources ? Quels sont les mécanismes d'actions sous-jacents ? Quelle est la part des effets directs et indirects ? Est-ce que l'abrouissement sur une plante voisine est capable de modifier les performances d'une plante cible via des modifications environnementales ? La réponse à ces questions permettra de **mieux comprendre les effets des changements globaux et les retombées de la mise en place de nouvelles pratiques de gestion sur la dynamique de régénération forestière**. Nous allons nous appuyer en grande partie sur un modèle d'étude d'intérêt sylvicole : le système *Quercus petraea* / *Rubus sect. fruticosi* / *Capreolus capreolus* (chêne sessile, ronce, chevreuil, cf. chapitre 3.1 pour le choix du système d'étude).

Les théories s'intéressant à la compétition entre plantes soulignent l'importance de la prise en compte des **gradients de ressources et de productivité** mais peu s'intéressent à la place des **perturbations biotiques** telles que l'**abrouissement par les cervidés** dans cette équation. Ainsi, le **chapitre 4.1** cherche à préciser le rôle de la **défoliation des ronciers dans la modification de l'intensité et de l'importance de l'interaction entre des semis de chêne sessile et la ronce, le long de deux gradients de ressources** (lumière et eau). Pour répondre à cette problématique, nous avons mis en place un dispositif **en conditions semi-contrôlées**. L'intensité et l'importance des interactions ont été évaluées grâce au calcul **d'indices de compétition**.

Dans le **chapitre 4.2**, nous allons nous placer à une échelle d'étude plus fine pour nous intéresser **(i) à la part des effets directs et indirects et (ii) aux mécanismes sous-jacents** des interactions entre les cervidés, la canopée arborée, les semis de chêne et les ronciers. Pour cela,

nous avons opté pour une approche de type "*structural equation modeling*" (SEM) en modélisant les liens de causalité entre les compartiments biotiques via les variables environnementales explicatives (température, déficit de pression de vapeur d'eau VPD, disponibilité en lumière, disponibilité en eau).

Dans **le chapitre 4.3**, nous allons tester *in situ* (en conditions naturelles) les résultats obtenus par l'étude en conditions semi-contrôlées. Cette étude permettra de se concentrer sur les **processus de susceptibilité et de résistance associative**, processus gouvernés par la sélectivité alimentaire des cervidés (qui était absente en conditions semi-contrôlées).

Dans **le chapitre 4.4**, nous allons nous intéresser à une communauté végétale complète. Cette approche nous permettra d'étudier les changements de dynamique imputables à l'abrouissement par les ongulés en condition naturelle dans la Réserve Naturelle de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) de la Petite-Pierre **à moyen terme** (8 ans). Ce dispositif de type enclos / exclos nous permettra de mettre en évidence les rôles prépondérants et complexes de la **compétition par la végétation interférente** et de l'**abrouissement par les cervidés** sur la **régénération ligneuse** et la **composition de la communauté végétale**.

A la lumière de tous ces éléments, nous synthétiserons les principaux apports de ce travail aux connaissances sur les interactions écologiques multiples. Ensuite, nous apporterons quelques éléments de discussion plus généraux. La réflexion se focalisera sur la prise en **compte des interactions écologiques multiples dans la dynamique des communautés végétales**. En parallèle, la discussion précisera les **facteurs à considérer pour améliorer notre connaissance des interactions écologiques multiples** en se basant sur les résultats obtenus tout au long de ma thèse. Une représentation schématique de l'approche développée dans le cadre de mon travail de thèse est donnée en Fig. 15.

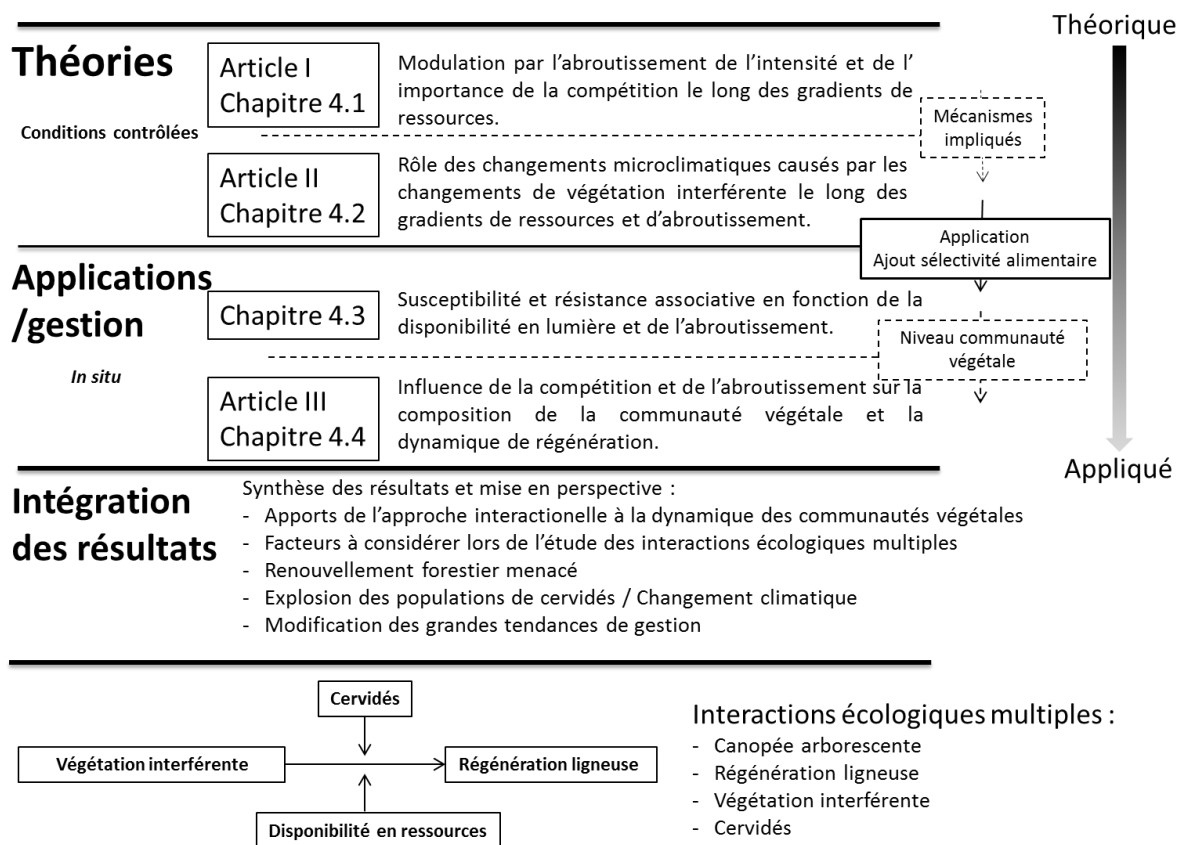


Fig. 15. Plan schématique de la démarche de réflexion suivie.

Les hypothèses de travail : Apports d'une approche écosystémique à l'étude de la dynamique des communautés végétales forestières

Article I, chapitre 4.1

H1. L'intensité et l'importance des interactions plante-plante varient le long des gradients de disponibilité en ressources.

(a) L'intensité de l'interaction semis de chêne / roncier reste constante le long des gradients de disponibilité en ressources.

(b) L'importance de l'interaction semis de chêne / roncier augmente le long des gradients de disponibilité en ressource

H2. La défoliation de la ronce modifie les patrons de réponses de l'interaction semis de chêne / roncier au gradient de disponibilité en ressources :

(a) elle diminue l'intensité / l'importance de la compétition

(b) L'effet de la défoliation dépend du **paramètre étudié** (croissance, survie...) et de la **période de défoliation**.

Article II, chapitre 4.2

H3. L'effet de la canopée arborée / de l'abrouissement sur la régénération ligneuse passe à la fois par :

(a) des interactions directes négatives.

(b) des interactions indirectes positives via le contrôle du développement de la végétation interférente.

H4. Ces effets directs et indirects s'exercent, au moins en partie via :

(a) la modification de la disponibilité en ressources.

(b) la modification du microclimat.

Chapitre 4.3

H5. La pression d'abrouissement modifie les patrons de réponses de l'interaction semis de chêne / roncier au gradient de lumière due à la canopée arborée adulte en conditions naturelles.

H6. En conditions naturelles, l'appétence de la ronce va protéger les semis de chêne de l'abrouissement par les chevreuils via un phénomène de résistance associative par contraste alors qu'en absence de chevreuil la ronce va principalement avoir un effet compétitif.

Article III, chapitre 4.4

H7. Au sein d'une communauté végétale complexe, la suppression de la pression d'abrouissement va amener à des changements de compétitivité des espèces en présence et conduire à une communauté végétale alternative à moyen terme, moins diversifiée avec hyperdominance d'une espèce opportuniste.

H8. La suppression de la pression d'abrouissement dans une communauté végétale complexe a des effets contradictoires sur la dynamique de la régénération ligneuse.

(a) via la suppression de l'abrouissement des semis ligneux, elle facilite le recrutement et l'installation de ces derniers.

(b) via l'augmentation de la compétition par la végétation interférente qui n'est plus contrôlée par les grands ongulés, elle empêche le recrutement et l'installation des semis ligneux.

3 CHAPITRE III : MATERIEL ET METHODE

3.1 CHOIX DU MODELE D'ETUDE RONCE-CHENE-CHEVREUIL

Nous avons choisi comme modèle d'étude le modèle "**canopée arborée - roncier - semis de chêne - chevreuil**". Ce modèle relativement simple permet d'appréhender plus facilement les interactions multiples car les **relations deux à deux entre les différents composants du système sont bien étudiées**. De plus, l'effet **potentiellement positif de la ronce** sur le développement des semis via une protection mécanique des semis contre l'abroustissement (grâce aux épines de ronces) en fait un modèle d'étude particulièrement intéressant. L'**écologie de ces trois espèces est bien connue** grâce à de nombreux travaux, comme les recherches au sein de l'équipe FORHET de l'Irstea de Nogent-sur-Vernisson sur la caractérisation de la ronce ([Balandier et al., 2013](#)) : il s'agit d'un avantage non négligeable pour la compréhension des mécanismes impliqués. De plus, le fait que (i) la ronce et le chêne soient deux espèces fréquentes de nos forêts tempérées françaises et que (ii) **l'association végétale ronces/chênes soit très répandue**, fait du modèle "**canopée arborée - roncier - semis de chêne - chevreuil**" un modèle d'étude pertinent pour la gestion forestière.

3.1.1 *RUBUS SECT. FRUTICOSI*

Le terme "ronce" regroupe de **nombreux taxons difficilement différenciables**. Ainsi, les **différentes espèces de ronce présentent sûrement des caractéristiques écologiques et des aptitudes compétitrices différentes**. Cependant, l'identification au niveau de l'espèce est très difficile. Le **groupe *Rubus sect. fruticosi*** regroupe les deux espèces présentes dans le dispositif PépiRoCh : *Rubus ulmifolius* et *Rubus questieri*. Ce groupe est constitué en tout d'une cinquantaine d'espèces.

De manière générale, la ronce est un sous-arbrisseau vivace, **épineux** et semi-ligneux à feuilles alternes caduques (3 à 5 folioles dentées). Elle est fortement **polymorphique** ; c'est-à-dire qu'elle possède la propriété de se présenter sous plusieurs formes différentes. La souche produit de longs rejets qui ont un **cycle de vie de deux ans** ; ils sont végétatifs la première année (turions) puis reproducteur la seconde année de croissance. La ronce est présente dans tous les types d'habitats mais surtout dans les haies, les lisières, les clairières, les friches et les coupes forestières récentes. De plus, elle présente **une grande amplitude écologique** ; elle est capable de se développer sur tous les types de sol, avec toutefois une préférence pour les sols acides ([Balandier et al., 2013](#)). C'est une espèce **opportuniste** et souvent **monopoliste**. Son

aptitude à coloniser le milieu via une reproduction végétative par marcottage conforte son caractère envahissant. **Héliophile**, la ronce est cependant capable de tolérer l'ombre. Dans ce sens, la couverture de roncier maximum (d'environ 50 %) est trouvée lorsque la transmittance se situe autour de 45 %. Cependant, le roncier est présent sur une gamme de 5% à 75% de transmittance ([Gaudio et al., 2008](#)). La ronce présente **un caractère compétitif pour l'eau** ([Fotelli et al., 2001](#)), **les nutriments** ([Fotelli et al., 2002](#)) **et la lumière** ([Balandier et al., 2013](#)). Son caractère compétiteur pour la lumière s'explique par un coefficient d'extinction élevé, synonyme de peu de recouvrement des feuilles : les feuilles sont planophiles (limbes distribués horizontalement) et de distribution foliaire très régulière favorisant l'interception lumineuse par le roncier ([Balandier et al., 2013](#)). Ainsi, la ronce réagit rapidement à l'ouverture du peuplement, même avec de faible niveau de lumière. La ronce a donc à la fois une **forte réponse et une forte action compétitive**

3.1.2 *QUERCUS PETRAEA*

Le chêne est l'une des espèces avec **le plus fort intérêt sylvicole** en France d'où l'intérêt de clarifier les menaces qui pèsent sur sa régénération. La durée de révolution du chêne est très longue (180 - 250 ans), même si les gestionnaires cherchent à la diminuer depuis une 20^{ème} d'années ([Chaar et Colin, 1999](#)). Le chêne a **une croissance rythmique**, avec une succession de périodes d'élongation et de périodes de repos. Lors de chaque élongation, il y a mise en place d'une portion d'axe de tige au cours d'une phase de croissance ininterrompue (unité de croissance, UC). Une UC est caractérisée par des écailles à la base et des feuilles insérées plus haut au niveau des nœuds. Le chêne sessile en conditions favorables peut produire **jusqu'à quatre vagues de croissance**. En condition naturelle, il est limité à une ou deux vagues. La croissance aérienne du chêne présente deux principaux pics, un en **mi-mai** et un deuxième **mi-juin** (pour *Quercus robur*). Un troisième pic de moindre importance est trouvé **en août** en plein découvert ([Riedacker, 1976](#)). La croissance en diamètre et la croissance en hauteur ne présentent pas la même saisonnalité. En effet, si **la croissance en diamètre commence en avril et peut se poursuivre jusqu'à octobre**, la croissance en **hauteur est pratiquement terminée en juillet** ([Reukema, 1965](#); [Reich et al., 1998](#)). Par ailleurs, un grand nombre de plantules montrent un **développement important des branches latérales** ainsi que **des rejets au niveau du collet** et des **changements de dominance** fréquents. Entre 38 % et 84 % des semis présentent au moins un changement d'axe dominant entre 2 et 3 ans avec significativement plus de changements lorsque les conditions sont favorables. Le dépérissement de l'apex de la tige

pourrait expliquer ce phénomène de changement d'axe ([Collet et al., 1997](#)). Dans les conditions naturelles, il arrive souvent que le bourgeon terminal meurt durant l'hiver. La perte du bourgeon apical va induire une augmentation de la production des branches latérales à l'origine **d'un aspect tortueux** ([Harmer, 1992](#)).

Le chêne sessile (forêt de production) représente une superficie de $1\,669\,000 \pm 53\,000$ ha sur la France entière (3%).

3.1.3 *CAPREOLUS CAPREOLUS*

Le chevreuil est un **herbivore** de petite taille qui a des besoins énergétiques élevés. Il adopte une stratégie de type **brouteur** ([Storms et al., 2006](#)) et **est très sélectif** ; il sélectionne les plantes les plus facilement assimilables. Il devient **granivore lorsque la disponibilité en graines le permet**. Le chevreuil est un animal à période d'activité **polyphasique** avec entre 6 et 12 phases d'activités journalières ; les deux phases d'activité les plus marquées étant celles au lever et à la tombée du jour. Mâles et femelles ont des domaines vitaux identiques en hiver de 20 ha en milieu forestier (plus de l'ordre de 100 à 150 ha en milieu agricole). Le domaine vital est plus faible pour les femelles après mise bas, entre 1 mai et 15 juin (les faons ont une mobilité réduite) : de quelques ha à 20 ha en juillet / août. Le brocard adulte occupe 35 ha entre mars et fin août.

La ronce constitue une grande partie du régime alimentaire du chevreuil ([Storms et al., 2008](#)). L'étude de l'alimentation du chevreuil, basée sur l'analyse de contenus stomacaux, a montré que **32% du régime alimentaire du chevreuil est constitué de plantes herbacées dicotylédones, 17 % de graminées, 13% de conifères et 11% de feuillus** (Bohemian forest). Au cours de l'année, le volume moyen de dicotylédone ne tombe pas en dessous de 20 % et atteint un maximum de 40 % en été ([Barancekova et al., 2010](#)). La part des feuillus dans le régime alimentaire reste constante au cours du temps et celle des conifères devient plus forte en automne pour atteindre un maximum de 36% en hiver. Ainsi, **la composition du bol alimentaire du chevreuil varie au cours de la saison de végétation**.

3.2 EXPERIMENTATIONS EN CONDITIONS SEMI-CONTROLEES : PEPIROCH

3.2.1 OBJECTIF

L'objectif de la mise en place du dispositif PépiRoCh en conditions semi-contrôlées est l'étude de l'effet de la **défoliation par les herbivores sur la variation des interactions entre plantes le long des gradients de disponibilité en ressources** (eau et lumière). En effet, si le devenir des interactions entre plantes le long des gradients de ressources a été largement étudié comme nous l'avons souligné dans le chapitre 2.2 ([Grime, 1977](#); [Tilman, 1990](#); [Bertness et Callaway, 1994](#)), l'effet des perturbations telles que l'abroustissement par les ongulés reste **à explorer**. Dans les études menées jusqu'à maintenant, **soit on s'intéresse aux mécanismes sous-jacent à une interaction simple entre deux compartiments, soit on s'intéresse aux interactions complexes mais sans expliquer les mécanismes impliqués**. Ce dispositif permet de **combinaison des deux approches**, en étudiant **les mécanismes sous-jacents à une interaction complexe** entre quatre compartiments biotiques (**par le biais du suivi de l'environnement abiotique**).

3.2.2 DESIGN DU DISPOSITIF

Ce dispositif a été conçu pour croiser trois facteurs qui, de manière isolée, ont été démontrés comme ayant un effet significatif sur les performances des plantes et sur les interactions entre plantes : (i) **La disponibilité en eau**, avec deux modalités (cf. 3.2.2.1). (ii) **La disponibilité en lumière**, avec deux modalités (cf. 3.2.2.2). (iii) **Le type d'association chêne-ronce**, avec quatre modalités (cf. 3.2.2.3)

Il s'agit d'un **système emboîté sur trois niveaux** (Fig. 16). Le premier niveau est le niveau "tunnel" pour l'exclusion de pluie. Ensuite, dans chaque tunnel, il y a deux / trois ombrières permettant de contrôler le niveau d'éclairement. Et dans chaque ombrière se trouve trois parcelles unitaires (PU, Fig. 17) contrôlant la période de la simulation de défoliation de la ronce. Ainsi, le dispositif est composé de **48 PU** de 2.73 m². **Dans 36 PU, 20 tiges de ronce** (d'origine "Loire Atlantique") ont été plantées de manière systématique en 2012. 12 glands de chêne sessile d'origine sélectionnée QPE 105 (ONF - Est du bassin Parisien) ont été semés dans chacune des 48 PU en avril 2014 de manière systématique dans une grille de 35 cm sur 35 cm. Chaque **semis de chêne est suivi de manière individuelle**. Dans chacun des emplacements où le chêne, n'était pas sorti à la fin de la saison de végétation 2014, un chêne **a été transplanté** en février 2015.

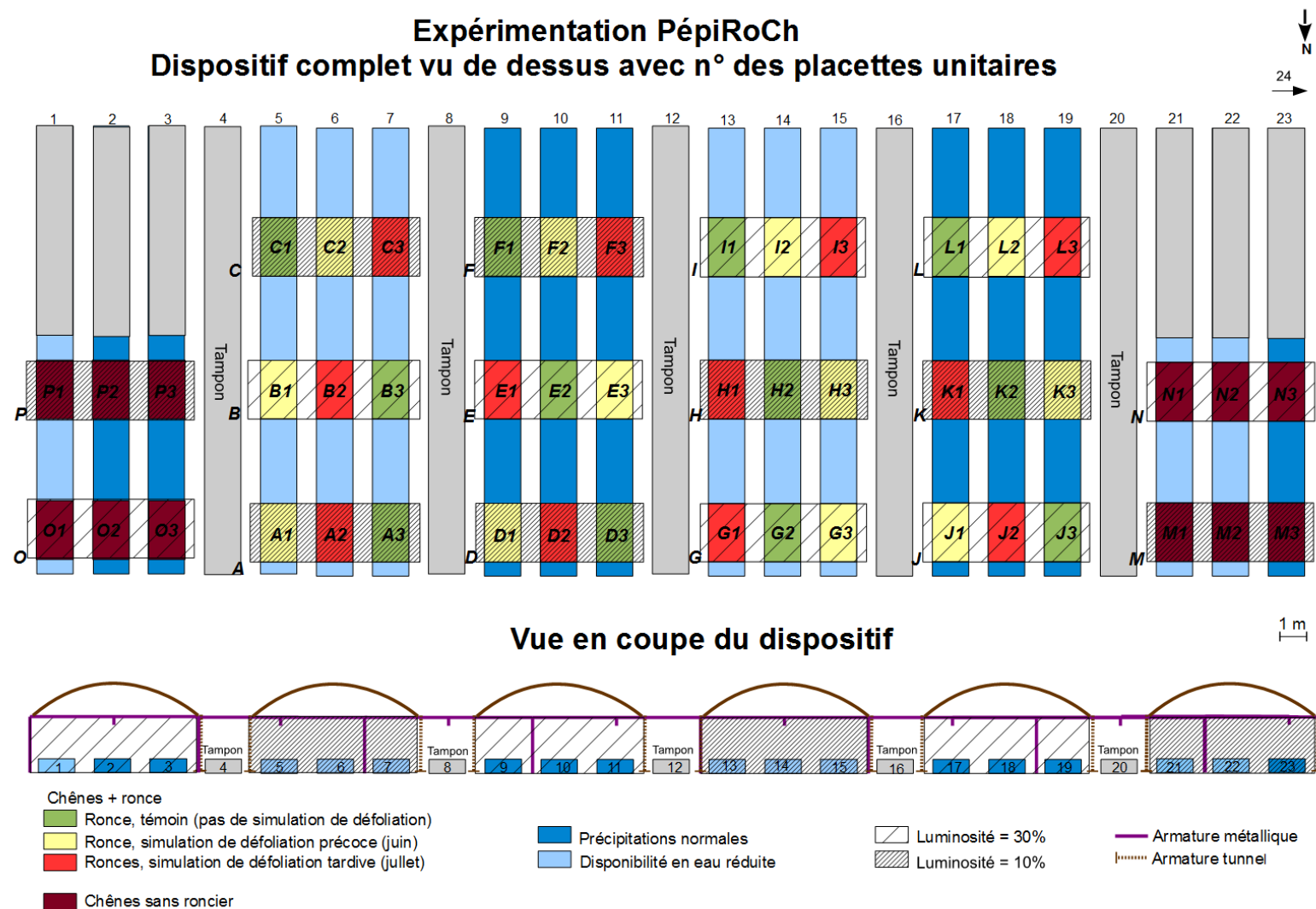


Fig. 16. Représentation schématique de l'expérimentation pépiRoCh. Schéma adapté d'après un schéma original de A.Rocquencourt.

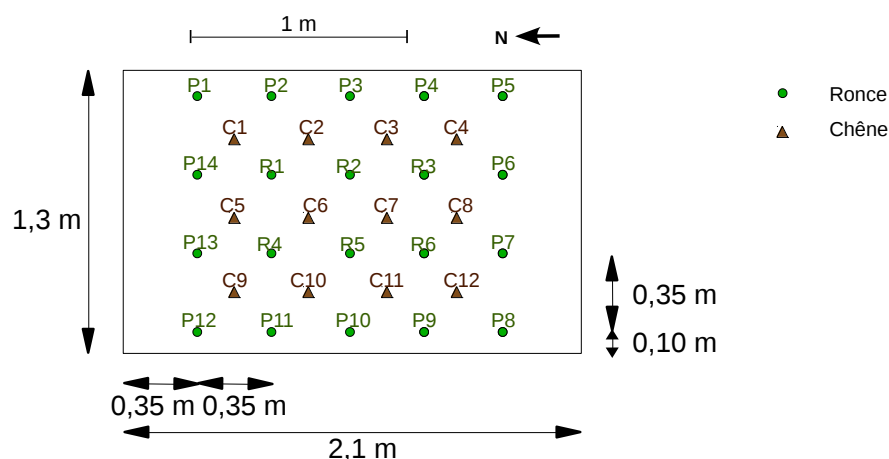


Fig. 17. Représentation schématique d'une Placette Unitaire type (PU). Schéma adapté d'après un schéma original de A.Rocquencourt.

3.2.2.1 PROGRAMME D'IRRIGATION

Un système d'exclusion de pluie sous forme de tunnel a été installé en début d'expérience. Un système d'irrigation a été mis en place sur l'ensemble du dispositif avec installation d'électrovannes et de lignes d'eau avec gouteurs (Fig. 18 et Fig. 19). Dans le but de faciliter l'établissement des semis la première année (2014), les traitements différentiels n'ont été appliqués qu'en été 2015 et 2016. Deux modalités d'irrigation sont mises en place : (i) une modalité où les **conditions hydriques sont comparables à des précipitations locales "normales"** et (ii) une modalité où **l'irrigation est stoppée entre début juin et mi-août (2015) ou sur l'ensemble de la saison de végétation (2016) dans le but d'obtenir une disponibilité en eau réduite.**

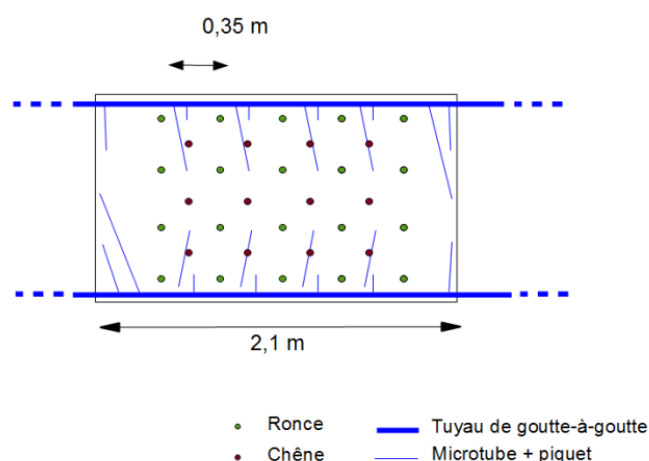


Fig. 18. Illustration du réseau d'irrigation à l'échelle d'une PU, dispositif PépiRoCh. Schéma adapté d'après un schéma original de A.Rocquencourt.

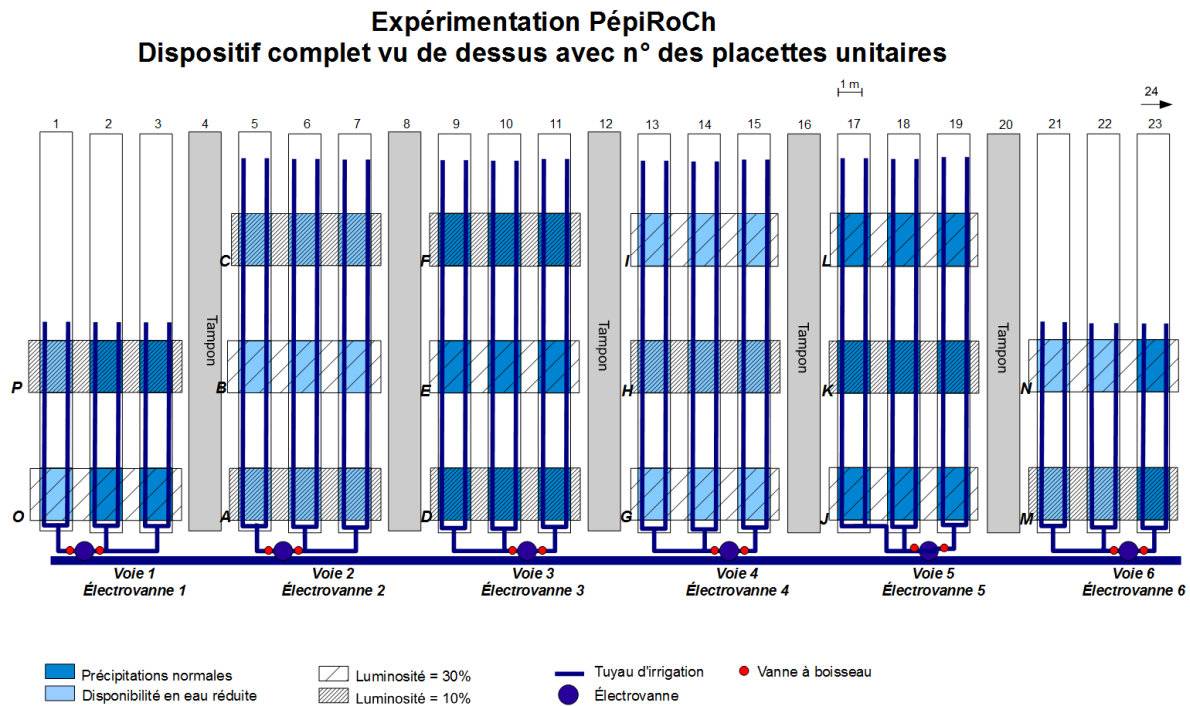


Fig. 19. Illustration du réseau d'irrigation de l'ensemble du dispositif pépiRoCh. Schéma adapté d'après un schéma original de A.Rocquencourt.

3.2.2.2 ECLAIREMENT

L'éclairage est contrôlé via la pose de toiles d'ombrage. Le but de ce traitement est de créer **deux niveaux de disponibilité en lumière** : **30% d'éclairage naturel**, comparable aux radiations reçues dans les **zones éclaircies** et **10 % d'éclairage naturel** comparable à la lumière disponible **sous un couvert forestier adulte fermé**. La pénétration journalière moyenne des radiations photosynthétiquement actives sous les toiles d'ombrage a été mesurée grâce à un capteur PAR au début de l'installation du dispositif en 2012 (pour les 36 PU avec ronces). L'éclairage relatif était en moyenne **de 10.9 ± 1.1 % pour le traitement ombre et 28.3 ± 1.1 % pour le traitement le plus éclairé**.

3.2.2.3 ASSOCIATION SEMIS DE CHENE RONCIER

A l'échelle de la PU, nous avons quatre types d'association chêne-ronce :

- des **chênes se développant seuls** (absence de roncier)
- des chênes se développant sous un **roncier non défolié**
- des chênes se développant sous un **roncier défolié en début juin**
- des chênes se développant sous un **roncier défolié en fin juillet - début août**

La simulation de défoliation concerne **uniquement les ronciers** (Photo 1). En effet, nous ne sommes pas intéressés par l'effet direct de l'abrouissement sur les semis de chêne qui est très explicité dans la littérature ([Gill et Beardall, 2001](#); [Stroh et al., 2008](#)). Les ronces ont été soumises à la défoliation en 2012, 2013, 2014, 2015. Avec des ciseaux, nous avons coupé (i) **les feuilles en laissant le pétiole intact sur les tiges** et (ii) **l'extrémité des tiges de l'année**. Ce type de simulation imite les dégâts de l'abrouissement des chevreuils sur le roncier. Environ 50 % des feuilles ont été coupées en 2012, puis 95 % des feuilles ont été coupées en 2013, 2014, 2015. Nous avons laissé environ 200 feuilles intactes par PU pour les prélèvements ultérieurs (mesures de potentiels hydriques / analyses de la composition foliaire).

Nous nous intéressons à l'effet de **la période de défoliation** avec : (i) une modalité de **défoliation précoce** arrivant **début juin** lorsque la croissance en diamètre et en hauteur des semis de chênes est forte et (ii) une modalité de **défoliation tardive** intervenant en **fin juillet - début août** lorsque la croissance en hauteur des chênes est quasiment terminée (**voir Annexe 1** pour des précisions **sur la saisonnalité des prélèvements de la ronce par le chevreuil et sur la pertinence des choix des périodes de simulation de défoliation**). Nous quantifions la biomasse foliaire éliminée lors de chaque campagne de défoliation pour chaque PU par la pesée suite au séchage à l'étuve à 80°C jusqu'à obtenir une masse constante (48 heures).



Photo 1. Illustration de la campagne de simulation manuelle de défoliation du roncier par le chevreuil (campagne de juin 2014). Dispositif en conditions semi-contrôlées PépiRoCh.

3.2.2.4 *CONTROLE DES FACTEURS INDESIRABLES*

Les facteurs biotiques que nous ne voulons pas étudier et qui sont susceptibles d'influencer les performances des plantes (oïdium, rongeurs et insectes) sont contrôlés via l'utilisation de **fongicide** (Sythane New pour le premier traitement puis Kumulus, au début et à la fin de la saison de végétation) et via **la pose d'appâts contre les rongeurs**. Nous avons également déposé des boîtes **anti fourmis** (contactgel A. V. n7000049 DEGY FOURMIS – sodium dimethylarsinate) en début de chaque saison de végétation.

3.2.2.5 *ENTRETIEN DU DISPOSITIF*

La coupe des ronciers a été effectuée régulièrement sur l'ensemble du dispositif dans le but de **canaliser le roncier à l'intérieur de la PU** et de **faciliter le passage entre les PU**. Pour cela, nous avons visualisé la PU comme un parallélogramme rectangle, toute tige dépassant de ce parallélogramme a été coupée manuellement au sécateur. En parallèle, nous avons également coupé les tiges 10 centimètres en-dessous de la toile d'ombrage de manière à contrôler la hauteur et éviter une agglomération du feuillage contre la toile d'ombrière. La biomasse de roncier a été mise à l'étuve pendant 48 heures à 80 °C de manière à obtenir la masse sèche prélevée lors de chaque taille (par PU).

3.2.3 *MATERIEL ET METHODE*

3.2.3.1 *MESURE DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES*

TEMPERATURE ET HUMIDITE ATMOSPHERIQUES

Pour caractériser l'environnement climatique des chênes et des ronces, nous avons installé des **thermo-hygromètres** durant toute la période de végétation de 2014, de 2015 et de 2016 (Photo 2). Nous avons choisi, des enregistreurs de données **USB LOG32** qui ont été installés après reconditionnement (chaque début de saison) pour éviter la modification des résultats par des vapeurs chimiques et des polluants. Le reconditionnement se fait par passage à l'étuve à 80 °C à moins de 5 % d'humidité pendant 36 heures suivi de 48 heures à température ambiante (entre 20 et 30 °C) à plus de 74 % d'humidité. Les enregistreurs mesurent l'humidité relative de l'air, la température de l'air et le point de rosée toutes les 10 minutes. **16 enregistreurs protégés par un abri auto-ventilé ont été installés, 1 mètre au-dessus du sol, au-dessus du roncier**, dans la PU centrale de chaque ombrière. Ils ont été déplacés dans l'allée si le roncier passait au-dessus du capteur au début de la saison de végétation 2015. En parallèle, **24 thermo-hygromètres ont été installés sous les ronciers** (à 15 cm du sol) dans le but de mettre en évidence une éventuelle modification du microclimat par le roncier. Pour chaque

combinaison de modalité, nous avons posé deux thermo-hygromètres sous roncier (deux répliqués).



Photo 2. Mesure du microclimat. Photographie a) d'un capteur thermo-hygromètre et de son abri au-dessus du roncier pour la caractérisation de l'environnement, b) d'un capteur thermo-hygromètre et de son abri sous roncier 15 cm au-dessus du sol pour la caractérisation des conditions microclimatiques sous roncier, c) du relevé d'un des thermohygromètres du dispositif. Dispositif en conditions semi-contrôlées PépiRoCh.

Nous avons effectué **un étalonnage de chaque capteur USB LOG32 au début de l'année 2016**. N'ayant pas de chambre permettant de contrôler à la fois la température et l'humidité relative, nous avons effectué **deux étalonnages séparés**, un pour la température et un autre pour l'humidité relative (**Fig. 20**). Le pas de mesure est la minute. Nous avons étalonné pour **quatre températures** en mettant l'ensemble des capteurs USB LOG32 ainsi qu'un capteur étalon de référence à l'étuve (30°C), à température ambiante ($\approx 10^\circ\text{C}$), en chambre froide ($\approx 4^\circ\text{C}$) et au congélateur ($\approx -25^\circ\text{C}$). Nous avons ensuite étalonné l'humidité relative en utilisant **trois solutions salines étalons d'acétate de potassium** CH_3COOK de concentrations différentes. Les capteurs, deux par deux, avec la sonde de référence, ont été mis dans un bocal hermétique créant une atmosphère qui, en équilibre avec la solution saline, a une humidité relative constante. Nous avons, grâce à des fenêtres mobiles (by=10), sélectionné 30 valeurs successives où la valeur varie le moins pour la sonde de référence (dans les quatre heures de mesures, erreur standard la plus faible pour la sonde de référence).

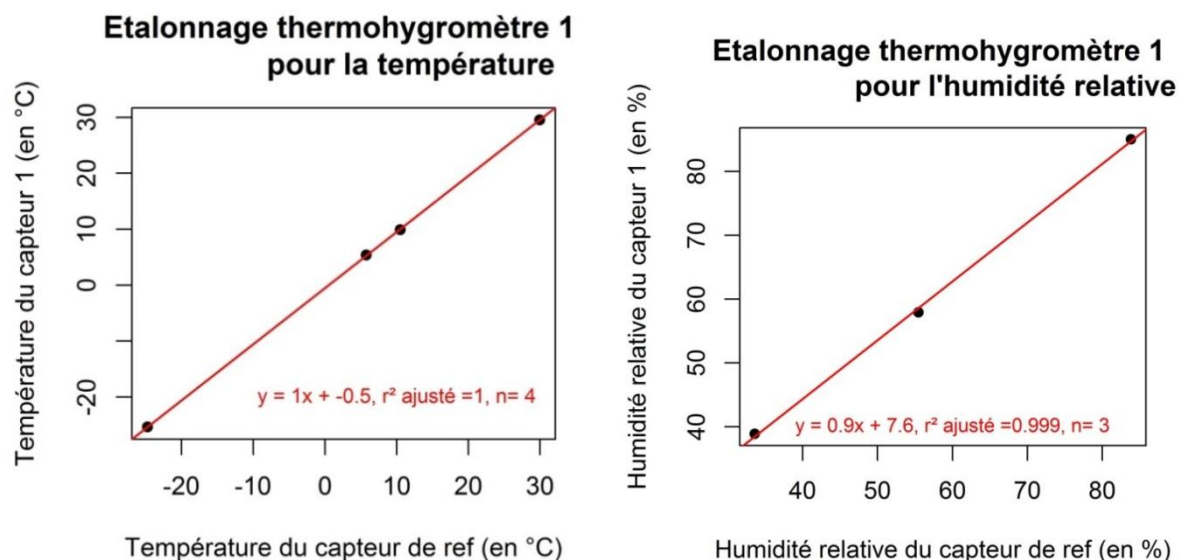


Fig. 20. Graphiques d'étalonnage de a) l'humidité volumique relative (%), b) la température (°C) d'un des 42 capteurs USB LOG32 utilisés dans l'expérimentation PépiRoCh. Capteur de ref pour capteur de référence.

HUMIDITE DU SOL

Dans le but de caractériser l'environnement abiotique, nous avons installé des tubes d'accès en polycarbonate (très résistants) en juillet 2014. Un tube d'accès a été installé dans chaque PU. Nous avons utilisé une **sonde TDR** (Time Domain Reflectometry) de type TRIME-pico IPH dans le but de caractériser **l'humidité volumique** (teneur volumique en eau) : $HV = \text{Vol d'eau} / \text{Volume total}$ (**Photo 3**). Nous avons mesuré la teneur en eau à 15, 35 et 55 centimètres de profondeur. Cette technique est peu influencée par la température, la salinité et le type de sol. Avant chaque mesure, un écouvillon est passé dans le tube dans le but d'éliminer l'eau éventuellement présente dans le tube. Nous avons vérifié la validité des valeurs données par la sonde TDR grâce à des mesures en billes de silices au début de la campagne de mesure de 2015 puis nous avons effectué une calibration spécifique à notre sol au début de l'année 2016. Cette dernière a été faite en effectuant **une mesure couplée** de l'humidité volumique par la **sonde TDR** et une mesure de l'humidité volumique grâce à des **cylindres de densité apparente**. Nous avons effectué plusieurs mesures d'humidité dans un cylindre rempli de sol prélevé dans le dispositif pépiRoCh. Une mesure dans un sol sec (passage à l'étuve à 105°C pendant 48h), une mesure à humidité intermédiaire et une mesure dans un sol saturé en eau (Fig. 21).



Photo 3. Mesures d'humidité relative du sol grâce à une sonde TDR de type TRIME-pico IPH.

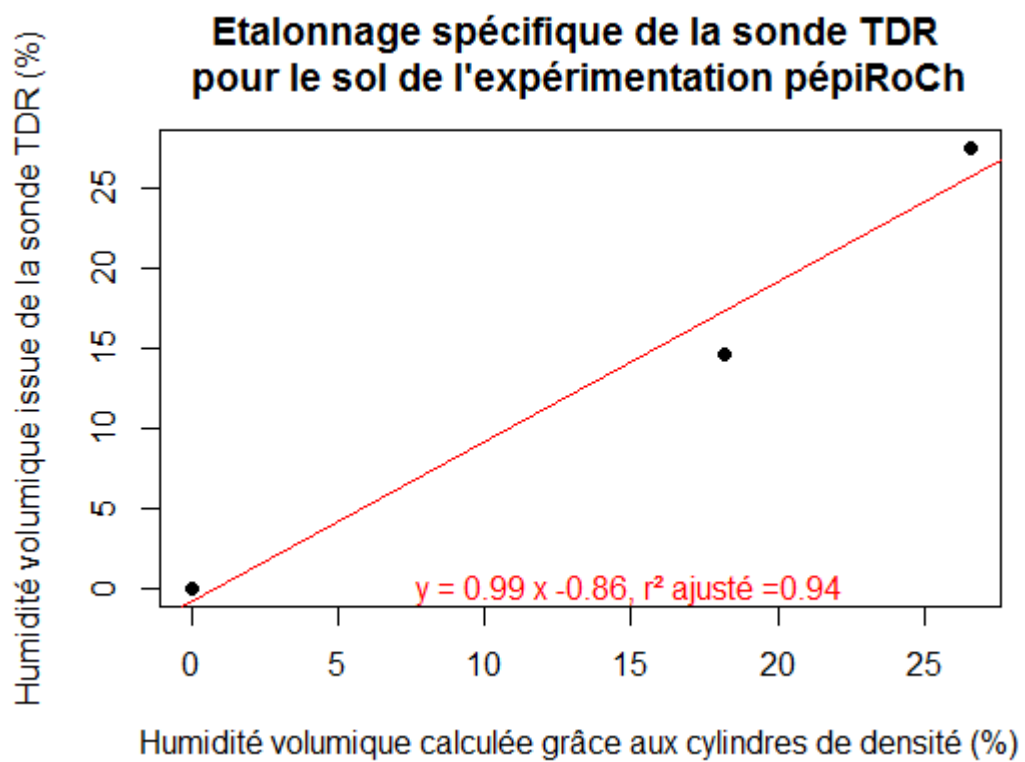


Fig. 21. Courbe d'étalonnage spécifique de la sonde TDR pour le sol du dispositif en conditions semi-contrôlées PépiRoCh.

MESURE DE L'ENVIRONNEMENT LUMINEUX

Nous avons utilisé un **ceptomètre** (modèle PAR-80, Photo 4) pour caractériser l'interception des rayonnements lumineux par le roncier. Ce modèle est composé d'une canne de mesure comptant 80 photodiodes, espacées de 1 cm, mesurant le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR, Photosynthetically Active Radiation) dans les longueurs d'onde 400-700 nm. Il comprend un microprocesseur, un enregistreur de données et une sonde. Les mesures ont été effectuées lorsque le soleil était proche du zénith (entre 11h et 13h, heure solaire) pour limiter l'écart lumineux entre la mesure au-dessus et sous roncier. L'ombre portée des structures du dispositif est importante à prendre en compte.

Nous étions intéressés par le micro-habitat des chênes se trouvant sous roncier. C'est la raison pour laquelle nous avons caractérisé l'intensité de l'interception des rayonnements lumineux par la ronce. Nous avons donc effectué deux mesures du rayonnement PAR, une au-dessus du roncier puis une en-dessous du roncier (15 centimètres au-dessus du sol). La différence entre les deux mesures correspond à la proportion de lumière transmise par le roncier. **Trois mesures** ont été effectuées pour chaque roncier (chaque PU). Nous avons choisi de séparer les 80 photodiodes en 10 segments de huit photodiodes pour la prise puis l'analyse de données (le dernier segment n'est pas pris en compte car trop proche de l'extérieur du roncier). Une mesure témoin a été effectuée en septembre 2014 puis plusieurs mesures avant, immédiatement après et deux mois après les deux campagnes de simulations d'herbivorie de 2015. Les données ont été corrigées par un étalonnage du capteur effectué en 2014.



Photo 4. Ceptomètre modèle PAR-80 utilisé pour la caractérisation de l'environnement lumineux dans le dispositif en conditions semi-contrôlées PépiRoCh.

3.2.3.2 DEVELOPPEMENT DU RONCIER

LE "LEAF AREA INDEX"

Pour caractériser la densité des ronciers, nous utilisons la technique des **points de contact**. Pour cela, 12 tiges filetées (6 mm de diamètre) sont placées aléatoirement dans la PU. Les contacts entre les tiges filetées et la ronce sont dénombrés (en séparant les contacts tiges, feuilles et fruits). A partir de là, nous pouvons calculer le **Leaf Area Index (LAI)** et la **transmittance (T)** grâce à des équations développées par [Balandier et al. \(2013\)](#).

$$LAI = 0.096 \times \text{Nombre de contacts} + 0.256 ; r^2 = 0.85 \text{ (6 tiges)}. T = \exp(-1.457 \times LAI).$$

Nous avons estimé le LAI de cette façon avant chaque campagne de simulation d'herbivorie et à la fin de la saison de végétation.

Pour obtenir une valeur annuelle de LAI, nous avons considéré que le LAI après défoliation (i) est de 0.05 pour les PU ayant subies une défoliation, (ii) est égale au LAI avant la campagne de simulation pour les PU non défoliées. Nous avons ensuite modélisé l'évolution journalière du LAI entre deux campagnes de **LAI (relation exponentielle)**. Nous avons finalement moyenné les LAI journaliers de manière à avoir le LAI intégré sur l'ensemble de la saison de végétation. La pertinence de l'extrapolation exponentielle a été vérifiée en 2016 via le suivi de l'interception lumineuse du roncier (ceptomètre) suite à la simulation de défoliation de juin 2016 (cf. Annexe 2).

LES CARACTERISTIQUES FOLIAIRES

Dans l'objectif d'étudier la réponse des ronciers à la défoliation, nous avons effectué la **caractérisation allométrique** des feuilles. Nous nous sommes également intéressés à la **composition chimique des feuilles** de ronce et à la **concentration en composé secondaire de défense** (phénols). Nous avons caractérisé la défense physique des feuilles de ronce en dénombrant les **épines foliaires**. Cependant, cette partie de l'expérimentation est en périphérie de mon travail de thèse et est présentée en **Annexe 2**.

3.2.3.3 DEVELOPPEMENT DES CHENES

A la fin de chaque saison de végétation, nous avons relevé **la survie, le diamètre et la hauteur** de chaque semis de chêne (**Photo 5**). Pour chaque semi, nous avons relevé :

(i) la **hauteur maximale étirée** (en précisant une éventuelle perte de dominance de l'axe principal),

(ii) la **hauteur du sol jusqu'au sommet du bourgeon terminal**,

(iii) le **nombre de ramifications vivantes** et mortes,
(iv) le **diamètre basal** (1 cm au-dessus du collet au niveau d'un marquage rouge dans deux directions opposées).

La phénologie des chênes a également été suivie de manière hebdomadaire pendant les premiers mois des deux saisons de végétation 2014 et 2015 mais les données ne sont pas présentées dans le cadre de ce travail.



Photo 5. Mesure de a) la hauteur et du b) diamètre des semis de chênes du dispositif pépiRoCh.

MASSE DES GLANDS COMME CO-VARIABLE

De nombreuses études ont mis en évidence l'influence de **la masse du gland dans l'émergence et la croissance en hauteur / diamètre / biomasse du semis** ([Bonfil, 1998](#); [Landergrott et al., 2012](#)). En effet, la masse du gland est corrélée avec la teneur en énergie, en protéines, lipides, carbohydrates de ce dernier ([Tripathi et Khan, 1990](#)). Ainsi, nous avons mesuré la masse fraîche de chaque gland (poids frais) avant de les semer dans le dispositif. En parallèle, nous avons utilisé un sous-échantillon (n=62) frais passé à l'étuve (48H à 80°) et pesé, pour avoir une correspondance entre la masse fraîche et la masse sèche du gland. Une régression linéaire significative à 5% a été effectuée avec un r^2 ajusté de 0.82. Les conditions d'application sont vérifiées. Les résidus sont normaux (test Shapiro-Wilk, p-value : 0.48) et indépendants (Durbin-Watson, p-value : 0.79) avec une variance identique (Breusch-Pagan test, p-value : 0.93).

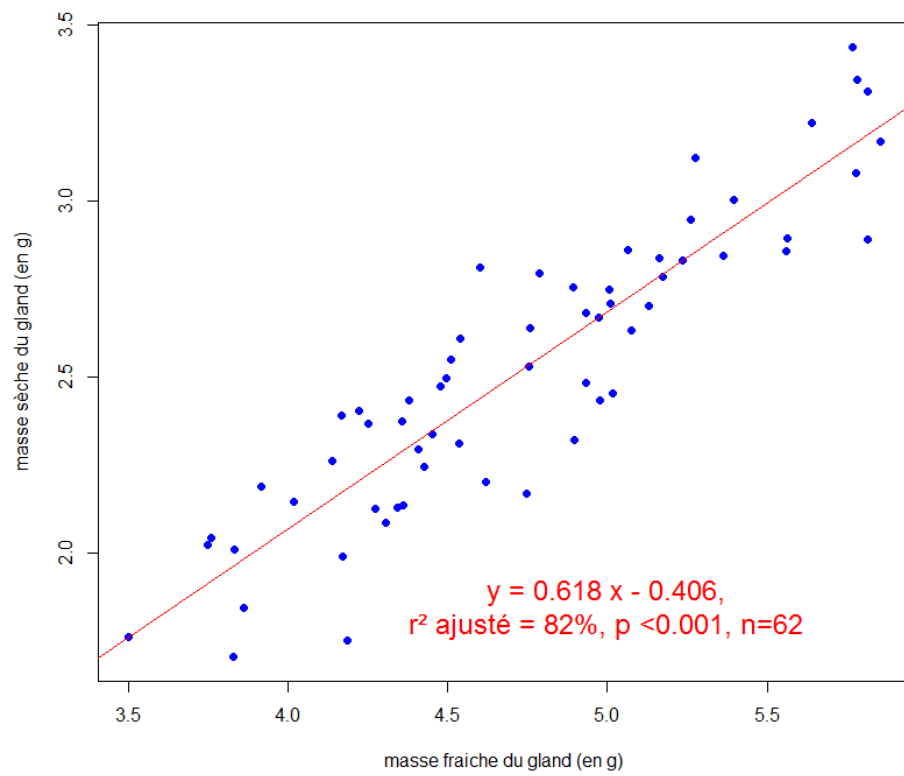


Fig. 22. Relation entre la masse fraîche et la masse sèche des glands de chêne sessile
Régression linéaire simple.

3.3 EXPÉRIMENTATION *IN SITU* : DBRoCh

3.3.1 OBJECTIF

Ce dispositif a été mis en place en 2014 avec pour objectif de mettre en évidence l'existence d'interactions entre l'abroustissement par les cervidés, l'éclaircissement relatif et la présence de plantes interférentes (ronciers) sur la dynamique de la régénération ligneuse en conditions naturelles. Il permet de **compléter / conforter les résultats obtenus en conditions semi-contrôlées** dans le dispositif PépiRoCh par des résultats en conditions réelles **pour le même système d'étude**. L'un des principaux apports de cette expérimentation est la prise en compte de la **sélectivité alimentaire du chevreuil** qui était complètement absente dans le dispositif PépiRoCh.

3.3.2 SITE D'ETUDE

Cette expérimentation a été installée **dans deux chênaies du centre de la France sur le domaine des Barres à Nogent-sur-Vernisson** (Fig. 23). Le climat y est océanique avec de fortes influences continentales. Les précipitations annuelles moyennes et la température moyenne sur les 44 dernières années sont respectivement de 727 ± 142 mm et 11.1 ± 0.74 °C. La moyenne pour la saison de végétation (avril à octobre inclus) est respectivement de 419 ± 106 mm et 15.2 ± 0.84 °C (données issues du site météorologique de Nogent-sur-Vernisson - 1970-2013).

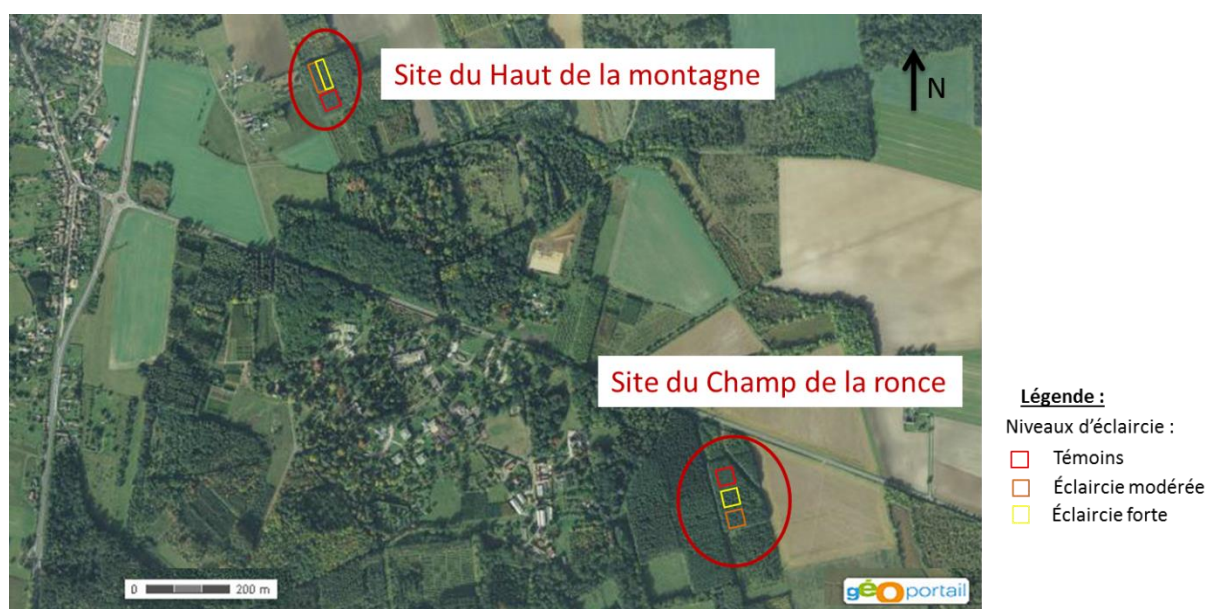


Fig. 23. Localisation des deux sites d'étude sur une carte issue de géoportail. Dispositif expérimental *in situ* (centre de la France). Site 1 : site du "Champ de la ronce" et site 2 : site du "Haut de la montagne".

3.3.3 HISTORIQUE ET DESCRIPTION DES SITES

3.3.3.1 DESCRIPTION DES PEUPLEMENTS - ECLAIRCIES

Les deux sites qui ont été choisis présentent les caractéristiques communes suivantes :

- **chênaies en plantation**
- chênaies présentant des différences de gestion en matière d'intensité **d'éclaircie** (trois modalités de gestions différentes).
- une forte **présence de ronciers**
- traces **d'abrouissement sur la végétation**. La pression d'abrouissement notée le 25/04/2014 est de 1/15 pour les jeunes chênes ayant une hauteur supérieure à 20 cm, avec un abrouissement fort constaté sur la ronce.

Le site 1 : "Champ de la ronce" : peuplement planté sur une ancienne terre agricole (culture de colza) en 1974 à 2500 arbres.ha⁻¹ (2,50 x 1,60 m). Ainsi, il s'agit d'une station riche d'un point de vue nutritif. Le type de sol est un brunisol avec 30 à 40 centimètres de sable argileux sur de l'argile à silex. Les éclaircies ont été effectuées par détourage avec prélèvement moyen par arbre désigné :

- 20 ans : 5.6 tiges en détourage moyen, 11.4 tiges en détourage fort (1994)
- 26 ans : 3.8 tiges en détourage moyen, 5.0 tiges en détourage fort (2000)
- 31 ans : 5.0 tiges en détourage moyen, 5.2 tiges en détourage fort (2005)
- 36 ans : 2.6 tiges en détourage moyen (G moyen de l'arbre éclairci : $3.7 \cdot 10^{-3} \text{m}^2/\text{ha}$), 2.1 tiges en détourage fort (G moyen de l'arbre éclairci : $7.9 \cdot 10^{-3} \text{m}^2/\text{ha}$) (2010)

Le site 2 : "Haut de la montagne" : peuplement planté sur une ancienne terre agricole en avril 1975 après sous-solage (novembre 1974) à 2666 tiges/ha (2.50 x 1.50 m). Sol brun lessivé. Historique des éclaircies :

- 13 ans : 1ère éclaircie (1988)
- 17 ans : 2nd éclaircie (1992)
- 22 ans : 3ème éclaircie (1997)
- 27 ans : 4ème éclaircie (2003)
- 33 ans : 5ème éclaircie (2008)

3.3.4 DESIGN DU DISPOSITIF

Pour répondre à notre objectif de recherche, ce dispositif croise trois facteurs : le **niveau d'éclaircissement**, la **présence / absence de cervidés**, le **désherbage ou non de la ronce** (Fig. 24). Ainsi, nous avons quatre types de placeaux de 1m² de surface (enherbés / désherbés, protégés / non protégés) le long d'un gradient de disponibilité en lumière (Photo 6). Au sein de chaque site, **trois placettes** ont été matérialisées (1600 ou 1725 m² de surface) ; chaque placette correspondant à une modalité d'éclaircie différente. Ensuite, **20 placeaux** ont été localisés aléatoirement au sein de chaque placette grâce à un tirage aléatoire grâce au logiciel R, puis déplacés sur le terrain de manière à répondre à un certain nombre de conditions : - **présence / absence de ronces** - **présence de cinq individus chêne non abrouvés**. Pour chaque placeau, nous avons identifié **cinq semis de chênes sessiles** qui ont été suivis durant trois ans de manière individuelle. Ces semis sont les cinq semis les plus proches du centre mais éloignés d'au moins 20 centimètres d'un autre semis suivi. Les semis choisis présentaient **une architecture simple** et **une hauteur comprise entre 20 et 30 cm** si possible. Cette gamme de hauteur a été choisie car en régénération naturelle, les semis d'une hauteur supérieure à 20 cm ont déjà, en règle générale, subi une forte concurrence à l'égard de la lumière, des nutriments et de l'eau pour considérer qu'ils ont franchi l'étape périlleuse d'installation ([Götmark et al., 2005](#)). La hauteur de **20 cm constitue donc un compromis pour caractériser la sensibilité aux abrouvissements tout en écartant les semis pour lesquels l'espérance de survie reste faible.**

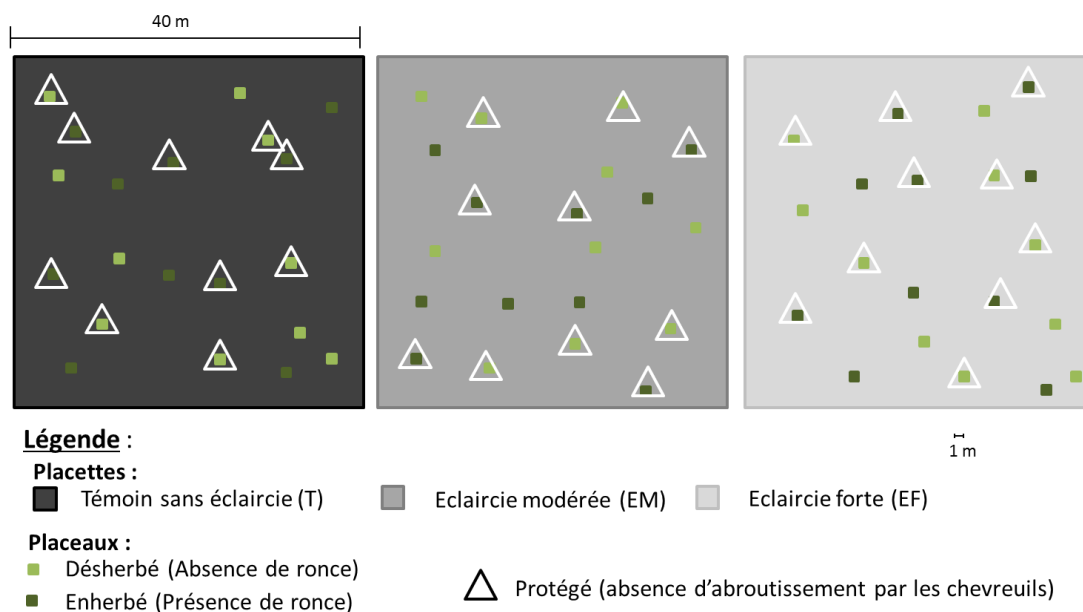


Fig. 24. Schéma théorique du design général du dispositif pour un site. Trois niveaux d'éclaircies, deux niveaux de compétition et deux niveaux de pression d'abrouvissement.

		Abroutissement par le chevreuil	
		Non protégé contre l'abroutissement	Protégé contre l'abroutissement
Interaction avec la ronce	Absence de ronce		
	Présence de ronce		

Photo 6. Les quatre types de placeaux présents dans le dispositif DBRoCh (Site "Haut de la montagne"). Ces quatre types de placeaux sont répartis le long d'un gradient de disponibilité en lumière.

3.3.4.1 L'ASSOCIATION CHENE RONCE

En début d'année 2015, la totalité de **la strate herbacée (sauf ronciers) au niveau de l'ensemble des placeaux a été éliminée manuellement** (mars 2015). La moitié des placeaux a été désherbée de manière à obtenir des placeaux sans ronce : toutes les tiges de ronce ont été coupées manuellement grâce à un sécateur à la base dans un carré de 1m² de surface autour du centre du placeau. Cette opération a été répétée régulièrement durant les deux saisons de végétation 2015 et 2016. Une zone tampon d'au moins 20 cm autour du placeau a été respectée. Dans les deux sites, une espèce de ronce est très majoritaire : *Rubus ulmifolius* (une espèce de lisière ou de forêt récente). Nous pouvons **donc considérer le dispositif comme homogène du point de vue de la végétation interférente**. Il s'agit de l'espèce principale en France. Elle compte à elle seule 50% de la biomasse des ronces d'après David Mercier ([Tison et De Foucault, 2014](#)). Cependant, d'autres espèces ont également été identifiées en mélange dans l'ensemble du dispositif : l'espèce *Rubus vestitus* (Site 2) et les taxons *Rubus Cf. pallidus* et *Rubus nemorosus aggr* mais ne sont pas présentes sur les placeaux à ma connaissance.

3.3.5 MATERIEL ET METHODE

3.3.5.1 CARACTERISATION DES RONCIERS

LA CROISSANCE DU RONCIER

Nous avons caractérisé le couvert du roncier dans le placeau de 1 m² grâce à la méthode des **points de contact**. Pour cela, nous avons découpé les placeaux en quatre grâce à deux tiges de 1m41 placées en équerre. Dans chaque quart nous avons laissé tomber trois fois de suite une tige filetée de manière aléatoire puis dénombré le nombre de contact entre la ronce et la tige filetée. A partir de ces points de contact, le LAI et la transmittance du roncier de chaque placeau ont été déterminés grâce à des équations développées par [Balandier et al. \(2006\)](#) (protocole identique à celui du dispositif pépiRoCh, cf. chapitre 3.2.3.2). **Le recouvrement en ronce** et la détermination du LAI par la méthode des points de contact ont été effectués à l'installation du dispositif en juin 2014 puis à la fin de chaque saison de végétation (2014, 2015 et 2016).

La **hauteur moyenne des ronciers** a été mesurée à la fin des saisons de végétation 2015 et 2016 dans le but de caractériser l'importance de la compétition pour la lumière du roncier sur les jeunes semis.

Le taux **d'abroutissement de la ronce** (feuilles / pousses consommées par rapport au nombre de feuilles / pousses disponibles) a été déterminé pour l'ensemble des placeaux soumis à la dent du gibier en début 2016 et fin de la saison de végétation 2016 de manière à pouvoir caractériser la pression d'abroutissement.

L'ABROUTISSEMENT DES RONCIERS

L'installation de cages de protection pyramidales de 1 m² de surface pour la moitié des placeaux empêche les chevreuils d'accéder à la végétation (Photo 7). Ainsi, au sein du dispositif, la pression d'herbivorie se décline en deux niveaux ; absence de chevreuil / présence de chevreuil.



Photo 7. Photographie d'un placeau non protégé (à gauche) et d'un placeau protégé de l'abroutissement par le chevreuil grâce à une cage pyramidale (à droite).

3.3.5.2 MESURES DE CROISSANCE DES CHENES.

Nous avons caractérisé l'**architecture** des plants (nombre de ramifications, nature de ces ramifications, nombre de feuilles...) ainsi que **leur croissance** (diamètre basal, hauteur, hauteur étirée) en juin 2014 puis à la fin des saisons de végétation 2014, 2015 et 2016 (protocole identique à celui du dispositif pépiRoCh, cf. chapitre 3.2.3.3).

En complément, pour chaque semis de chêne, nous avons mesuré la distance à la souche de ronce la plus proche pour les années 2014 et 2015. Nous avons aussi déterminé un indice de dissimulation du chêne par le roncier :

- 1 : le chêne est localisé directement sous le roncier
- 2 : le chêne est à proximité du roncier
- 3 : le chêne n'est pas sous le roncier.

3.3.5.3 LE NIVEAU D'ECLAIREMENT

Nous avons déterminé trois modalités d'éclairage différentes à partir d'intensités d'éclaircies (Photo 8). La différence en termes d'éclairage n'étant pas assez accentuée entre les modalités à l'installation du dispositif, nous avons opté pour un premier **élagage**. Le **sous-étage** a été éliminé sur l'ensemble du dispositif et un certain nombre d'arbres ont été coupés en juillet 2014, avant la campagne de mesure de l'éclairage relatif, pour obtenir **trois modalités d'éclairage bien différenciées à partir des trois modalités d'éclaircies**. Les rémanents (exceptés les arbres de gros diamètre) sont laissés sur place (en tas) dans le but d'éviter de déranger les animaux sur une longue période en posant l'hypothèse qu'il n'y aura pas de modification comportementale des chevreuils (évitement) au sein de nos sites. Dans ce sens, [Pellerin et al. \(2010\)](#), montrent que l'utilisation de débris comme protection contre l'abroustissement ne limite pas les dommages sur les semis et jeunes plants des espèces d'intérêt économiques comme le chêne ou le sapin. Nous avons caractérisé l'environnement lumineux en **couplant l'analyse des photographies hémisphériques et des mesures ponctuelles du PAR**. Dans le but de vérifier la différence d'éclairage relatif entre nos différentes modalités d'éclaircies, une photographie hémisphérique a été effectuée au niveau de chaque plateau (120 photographies) pour les saisons de végétation 2014 et 2015. Elles sont réalisées grâce à un **appareil photographique muni d'un objectif "fish eye"** (vue à 360 °) posé sur un support adapté de manière à faciliter la mise à niveau de l'appareil photographique. En parallèle, nous avons installé des capteurs de **lumière PAR** reliés à des centrales d'acquisitions Campbell durant 24 heures au niveau de cinq plateaux choisis aléatoirement grâce à un tirage aléatoire (logiciel R). Ces mesures ont permis de vérifier que les **valeurs d'éclairage calculées à**

partir des capteurs PAR et à partir des photographies hémisphériques seuillées étaient identiques. Un témoin en terrain découvert a été installé ainsi qu'un capteur BF3 pour mesurer la proportion de lumière diffuse et directe et pouvoir ainsi calculer l'éclairement relatif. La campagne de 2016 a été allégée et seulement cinq placeaux ont été suivis pour chaque placette (capteur PAR+ photographie hémisphérique). Nous avons donc déterminé des coefficients de régression linéaire entre les valeurs de 2016 et les valeurs de l'année de végétation 2015 ($ER_{2016} = 1.2624 \times ER_{2015} - 0.002$, $r^2_{ajusté} = 0.8$, $p\text{-value} < 0.001$). Ce coefficient nous a permis de calculer les valeurs d'éclairement relatif de l'année 2016 à partir des données de l'année 2015 et des coefficients de régression.

En parallèle, lors de la campagne de 2015, nous avons effectué des mesures de lumière au niveau du sol de manière à mettre en évidence un éventuel **effet de la végétation de sous-bois et des cages de protection sur la quantité de lumière disponible pour les semis de chêne.**



Photo 8. Photographies hémisphériques prises le long du gradient d'éclaircie. a) Témoins sans éclaircie, b) éclaircies modérées, c) éclaircies fortes pour le site 1 en 2014.

Analyse des photographies hémisphériques campagne 2014

L'analyse des photographies hémisphériques pour obtenir l'éclairement relatif moyen au cours de la saison de végétation se fait en plusieurs étapes (Fig. 25). Nous avons choisi de seuiller sur les données du 20/08/2014 de 00 :00 :00 à 23 :59 :00. Nous avons commencé par la détermination de l'heure de lever et de coucher du soleil grâce à l'analyse complète d'une photographie hémisphérique en plein découvert avec le logiciel PiafLA. Le 20/08/2014, le soleil s'est levé à 6 H 41 heure solaire (Gap fraction=1) et s'est couché à 18 H17 heure solaire (Gap fraction≠1).

Détermination de la proportion de diffus et de directe de la journée sélectionnée :

Date	Proportion de diffus	Proportion de direct
2014-08-20	0.62	0.38

1- Les photographies ont été mise en forme avec le logiciel PiafDD : découpage des photographies en un carré puis insertion d'un cercle rouge délimitant la photographie.

2- Ensuite les photographies ont été seuillées grâce au logiciel PiafPhotem qui permet de transformer le mode couleur en mode binaire (noir/blanc). Pour commencer, nous avons seuillé les photographies couplées à des mesures d'éclairement relatif obtenues grâce aux capteurs PAR, de manière à obtenir des méthodes de seuillage référence pour la placette.

3- Les photographies hémisphériques correspondant à des placeaux non couplés à des mesures PAR ont été seuillées à partir des méthodes déterminées par les photographies de référence.

4- Nous avons ensuite calculé l'éclairement relatif à partir du logiciel PiafLA qui permet de simuler la course du soleil. Nous avons simulé son passage durant une saison de végétation complète (début avril à fin octobre) à partir des coordonnées GPS, de la période de la saison de végétation.

Nous avons utilisé les paramètres suivants pour le logiciel PiafLA :

1) Les coordonnées satellites déterminées grâce à géoportail :

Coordonnées Haut de la montagne : Longitude 2.45 E

Latitude 47.50 N

Coordonnées Champs de la ronce : Longitude 2.46 E

Latitude 47.50 N

2) Pas de temps de 1 minute

3) Proportion d'éclairement direct et diffus pour l'ensemble de la période de végétation de 50% de rayonnement direct et 50% de rayonnement diffus.

4) Pour le calcul de l'éclairement relatif sur l'ensemble de la saison de végétation 2014, nous avons considéré la période comprise entre le 1 avril et le 31 octobre.

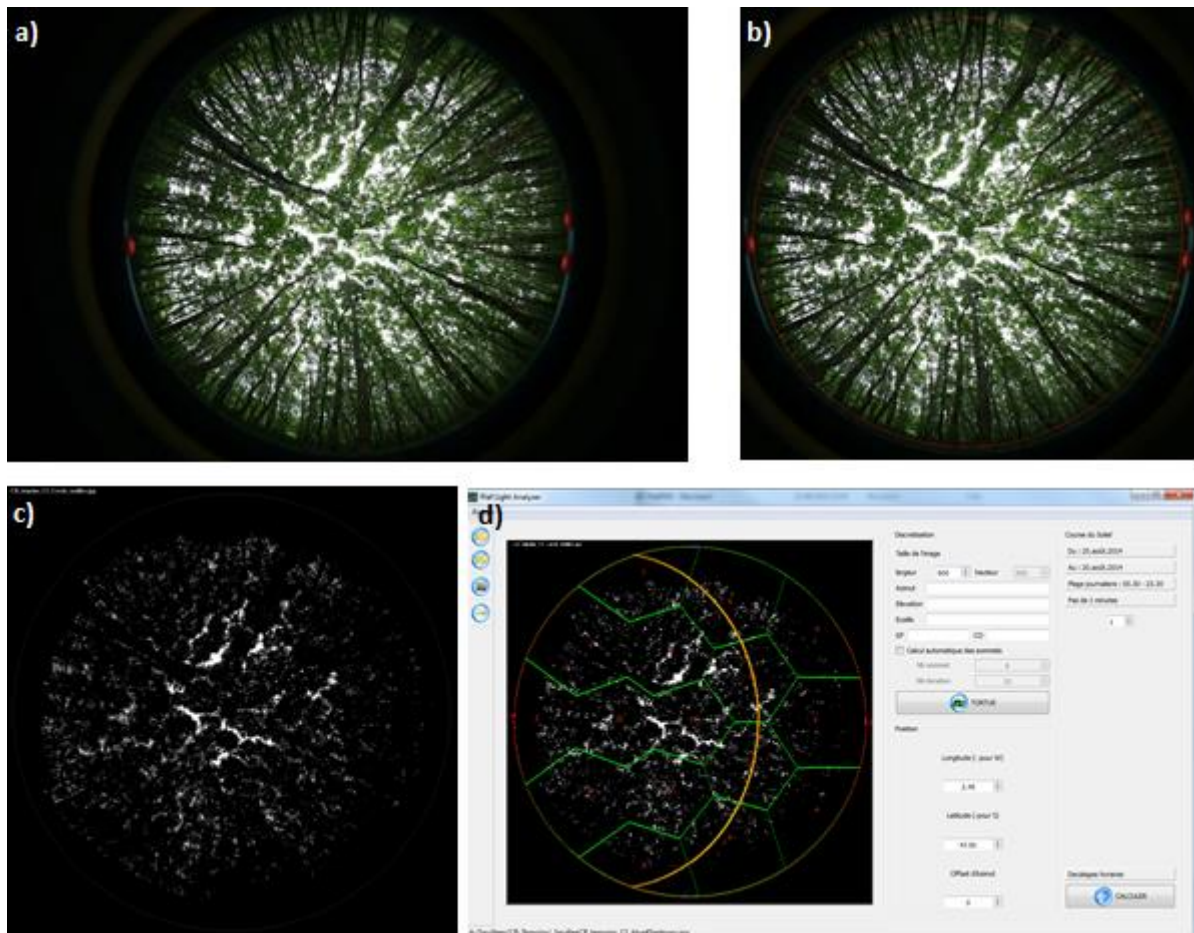


Fig. 25. Illustration du résultat des différentes étapes du traitement des photographies hémisphériques : plateau C1 du site 2 (champ de la ronce) – témoins. a) Photographie hémisphérique brute avant traitement, b) Photographie normalisée par passage dans le logiciel PiafDD, c) Photographie seuillée grâce au logiciel PiafPhotem d) Simulation du passage de la courbe du soleil grâce au logiciel PiafLA.

Analyses des photographies hémisphériques campagne 2015

Nous avons utilisé la même méthode que pour la campagne de 2014 pour déterminer l'éclairement relatif sur l'ensemble de la saison de végétation 2015.

Analyses des photographies hémisphériques campagne 2016

Les données 2016 ont été traitées de la même façon que celles des années 2014 et 2015.

3.3.5.4 FREQUENTATION DU DISPOSITIF PAR LE CHEVREUIL

MISE EN PLACE DES PIEGES PHOTOGRAPHIQUES

La fréquentation des trois modalités d'éclaircies (trois placettes) a été caractérisée grâce à l'installation de **pièges photographiques sur les deux sites** (appareils photographiques numériques GameSpy M-80XT). Les appareils photographiques sont installés, grâce à des supports adaptés, à 1.5 mètre du sol sur l'arbre le plus proche du coin de la placette (un piège par placette) (Fig. 26). L'appareil est ensuite positionné de manière à couvrir une zone identique pour l'ensemble des mesures. L'objectif de ce suivi de la fréquentation par les chevreuils grâce à la pose de pièges photographiques est : (i) de vérifier que les sites sont **bien fréquentés par les chevreuils** et (ii) de **détecter une éventuelle différence de fréquentation en fonction des sites, de la période et de la modalité d'éclaircie**.

Une campagne se déroule sur **quatre semaines**, chaque semaine le piège photographique étant à un coin différent de la placette. Pour des raisons pratiques, l'analyse des photographies se fait sur une plage horaire de six jours. Cinq campagnes de piégeage photographique ont été réalisées :

Juillet 2014 : 26/06/2014 - 28/07/2014

Octobre 2014 : 3/10/2014 - 4/11/2014

Janvier 2015 : 9/01/2015 - 10/02/2015

Avril 2015 : 9/04/2015 - 5/05/2015

Juillet 2015 : 26/06/2015 - 29/07/2015

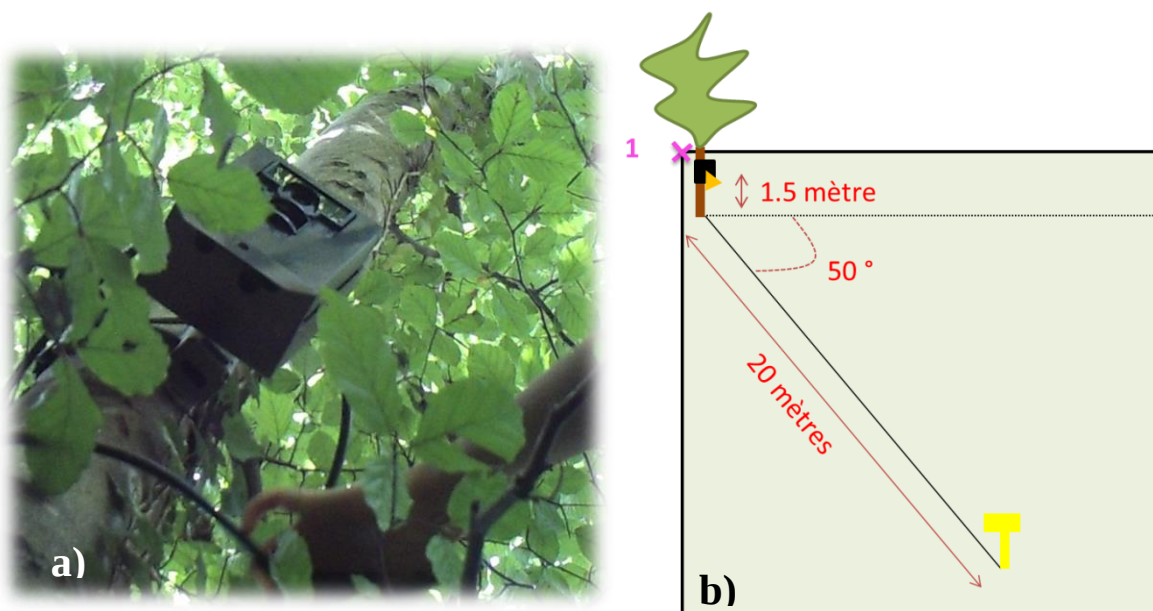


Fig. 26. Caractérisation de la fréquentation du dispositif par le chevreuil grâce à l'utilisation des pièges photographiques. Illustration a) d'un piège photographique en place dans le dispositif DBRoCh et b) du placement des pièges photographiques.

REGLAGE DES PIEGES PHOTOGRAPHIQUES

Les pièges sont réglés en mode "**hybride**" : l'appareil fonctionne en mode **vue par vue (PLOT)** durant la journée et en mode **détecteur de mouvement (TRAIL)** pour gibier durant la nuit (Fig. 27).

En mode **PLOT**, il crée deux vidéos par jour, une le matin et une le soir. La vidéo du matin commençant 15 minutes avant le lever du soleil et la vidéo du soir se terminant 15 minutes après le coucher du soleil. L'appareil détecte automatiquement les heures de lever et coucher du soleil et s'adapte (24h d'adaptation nécessaires).

En mode **TRAIL**, l'appareil prend deux photos séparées de 15 secondes lorsqu'un animal est détecté suite au déclenchement du détecteur infrarouge passif.

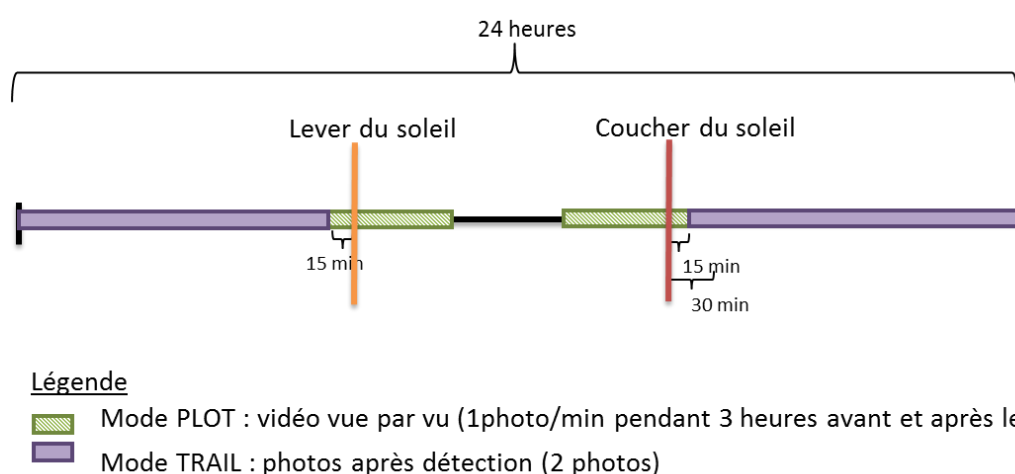


Fig. 27. Illustration du mode de capture des pièges photographiques utilisés pour caractériser la fréquentation du dispositif expérimental DBRoCh.

METHODE D'ANALYSE DES DONNEES

Visionnages de l'ensemble des photographies prises et **relevé de la présence de chevreuil**. Pour chaque photographie avec présence de chevreuil, le nombre de chevreuils, leur sexe, leur âge mais aussi leur comportement est noté. L'analyse se fait en deux temps grâce à l'étude : (i) du **nombre de passages** (deux passages sont séparés dans le temps par au moins 1 heure) et (ii) du **temps total passé** par modalité (en minutes).

3.3.5.5 RELEVÉ PEDOLOGIQUE

Nous avons effectué un **relevé pédologique au centre de chaque modalité** soit trois relevés par site, de manière à caractériser les caractéristiques pédologiques (début 2016). Le substrat géologique des deux sites est identique, il s'agit de calcaire lacustre. L'humus du site 1 (champ de la ronce) présente un horizon OL_v allant de très discontinu (< 20%) à discontinu

(20 à 50 %) caractéristique d'un Mésomull, contrairement au site 2 où l'horizon OLv est complètement absent ce qui est caractéristique d'un Eumull. Le relevé a été effectué le 25 février 2016, ce qui explique la forte présence de litière neuve. Cependant, la présence de turricules est caractéristique d'une bonne décomposition de la litière. Nous sommes en présence d'un sol brun eutrophe pour les deux sites. Les stations des deux sites présentent des caractéristiques pédologiques identiques avec un **humus caractéristique d'une bonne décomposition de la litière** et d'un **turn-over rapide**.

3.3.5.6 METHODE D'ANALYSE DES DONNEES

La modélisation des variables réponses a été effectuée grâce au package nlme (lme, [Pinheiro et al. \(2013\)](#)) créé pour la modélisation non linéaire à effet mixte avec une distribution gaussienne. Pour les données de comptage ou de pourcentage, c'est la fonction glmer du package lme4 ([Bates et al., 2014](#)) qui a été utilisée avec une distribution poisson (données de comptage) ou binomiale (si la réponse ne peut prendre que deux valeurs, 0 ou 1). Chaque modèle comprend en **effet aléatoire le plateau imbriqué dans la modalité d'éclaircissement imbriquée dans le site**. L'utilisation de la fonction dredge du package MuMIn ([Bartoń, 2013](#)) a permis de sélectionner le modèle le plus parcimonieux à partir du modèle complet comprenant les interactions deux à deux (critère : $\Delta AICc > 2$). Les comparaisons multiples ont été effectuées à partir du package Multcomp (glht, [Hothorn et al. \(2008\)](#)) pour les facteurs simples et lsmeans pour les facteurs en interaction (lsmeans, [Lenth et Hervé \(2015\)](#)). Une transformation logarithmique a été appliquée dans certains cas pour respecter les conditions d'utilisation des régressions linéaires.

3.4 EXPERIMENTATION *IN SITU* A LA RNCFS DE LA PETITE-PIERRE

3.4.1 OBJECTIF

L'objectif de cette expérimentation *in situ* est le suivi **sur le moyen terme de la dynamique de la communauté végétale** en fonction de la présence / absence de cervidés (dispositif de type enclos / exclos). Nous allons nous focaliser sur l'évolution temporelle de l'interaction entre la régénération ligneuse et la végétation interférente.

3.4.2 SITE D'ETUDE

Ce dispositif se situe dans la **Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage** (RNCFS) de la petite Pierre (LPP) dans le Bas-Rhin (67). Cette réserve de 2661 hectares non grillagés est localisée dans les Vosges dans le Nord-Est de la France (48.5° N, 7°E), à une altitude moyenne de 300 mètres. Le climat y est continental avec des influences océaniques conduisant à des hivers frais et des étés doux. En 1952, cette RNCFS a été mise en place pour favoriser le développement des populations de grands ongulés dans les Vosges du Nord, région où le cerf était très rare. Elle a ensuite constitué un site d'élevage pour faciliter la recolonisation d'autres forêts françaises. Ces deux raisons conduisent à une **augmentation forte de la population qui a duré une vingtaine d'années**. Cependant, les sols de la RNCFS reposent sur une roche mère détritique siliceuse : grès vosgien, ce qui en fait des **sols pauvres donc avec des disponibilités alimentaires faibles**. Ainsi, **la capacité d'accueil des habitats devient rapidement insuffisante pour remplir l'ensemble des besoins alimentaires des cervidés et les populations impactent fortement les communautés végétales, empêchant la régénération naturelle des peuplements en l'absence de protection (cf. chapitre 2.3.5)**. Ce fort impact sur les communautés végétales, causé par la surabondance de cervidés, fait de la RNCFS de la Petite Pierre un site d'intérêt pour l'étude des populations de cervidés. Ainsi, elle devient l'un **des territoires de référence** pour l'étude du cerf élaphe, du chevreuil et du sanglier. Les populations y sont régulées par la chasse via l'application de quotas.

3.4.3 DESIGN DU DISPOSITIF

Deux dispositifs de type enclos / exclos ont été mis en place en 2005 (site 1) et 2006 (site 2). Pour chaque site, nous avons un enclos et un exclos dans lesquels des quadrats sont disposés de manière systématique. **21 quadrats circulaires de 4m² ont été placés dans le dispositif du site 1** que ce soit en exclos ou dans le contrôle. Respectivement **30 et 60 quadrats ont été mis en place dans l'exclos et le contrôle du site 2** (Fig. 28).

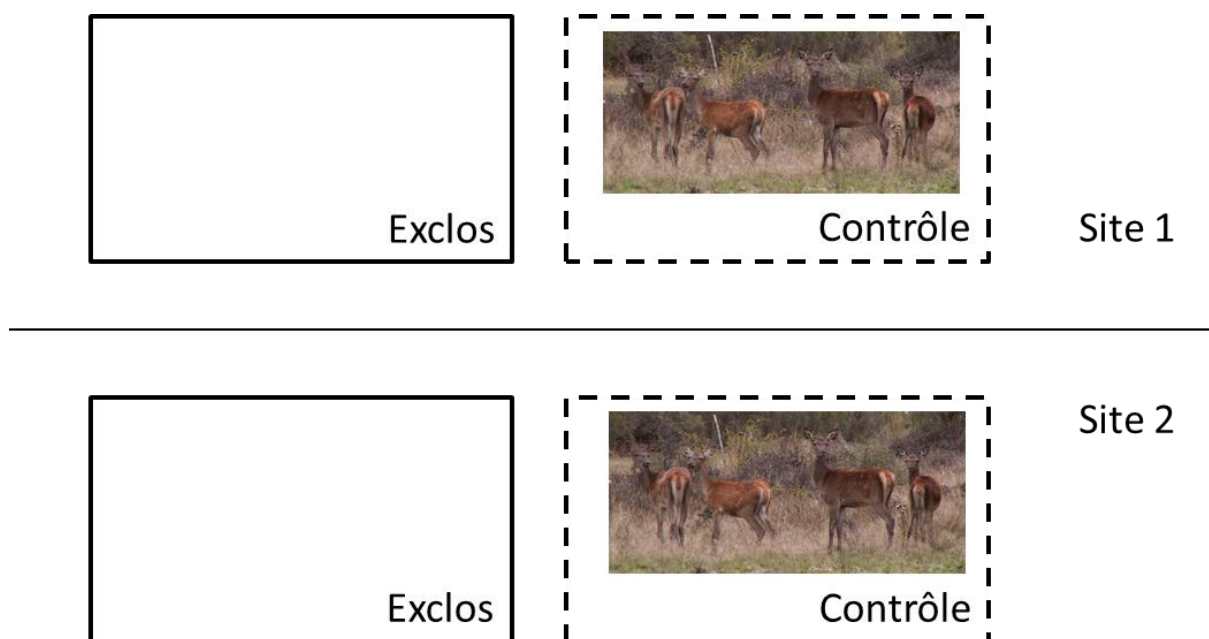


Fig. 28. Représentation schématique simplifiée de l'expérimentation installée dans la RNCFS de La Petite-Pierre. L'exclos est entouré d'un grillage qui exclut les cervidés.

3.4.4 MATERIEL ET METHODE

3.4.4.1 RELEVES FLORISTIQUES

Un **relevé exhaustif** grâce à la méthode d'**abondance-dominance de Braun-Blanquet** ([Braun-Blanquet, 1932](#)) a été effectué dans chaque quadrat. En parallèle, les semis ligneux ont été dénombrés par espèce et par catégorie de taille (hauteur inférieure à 15 cm, hauteur comprise entre 15 cm et 3 m). Une **hauteur moyenne de régénération** a été relevée pour les semis compris entre 15 cm et 3 m.

3.4.4.2 CARACTERISATION DU PEUPLEMENT- DEBUT 2016

Nous sommes retournés dans les deux dispositifs afin de caractériser les deux peuplements au début de l'année de végétation 2016 grâce à un **relevé pédologique** au centre de chaque placette et une caractérisation de **l'humus**.

3.5 CHOIX METHODOLOGIQUES

3.5.1 LA PRESSION D'ABROUTISSEMENT

Le suivi et la caractérisation des populations de cervidés sont effectués via l'utilisation **d'indices de suivi de faune** (indice kilométrique, indice phare), via des **indices de condition physique de la population de cervidés** (masse corporelle, état sanitaire, longueur de la patte arrière) ou encore via **l'utilisation d'indice de pression de consommation** (indice de consommation). Ainsi, plusieurs indices ont été développés dans le but d'évaluer l'impact des cervidés sur la communauté végétale. Certains indices se basent sur la **composition de la communauté végétale** ([Sweetapple et Nugent, 2004](#) ; [Fujiki et al., 2010](#)), d'autres sur **l'abrouissement des semis ligneux** ([Morellet et al., 2001](#); [Rooney et Waller, 2003](#)) ou encore sur la **hauteur d'espèces indicatrices** ([Anderson, 1994](#); [Koh et al., 2010](#)).

Nous avons utilisé **le taux d'abrouissement (consommé / disponible)** comme indice de pression d'abrouissement dans le dispositif *in situ* DBRoCh et le suivi de population par **indice phare** (cerf) et **indice kilométrique** (chevreuil) pour le dispositif *in situ* de la RNCFS de "la Petite-Pierre".

3.5.2 LA NATURE / L'INTENSITE / L'IMPORTANCE DE L'INTERACTION

Une façon très utilisée par la communauté scientifique pour caractériser la **nature, l'intensité et l'importance des interactions plante-plante** est le calcul **d'indices de compétition**. C'est la méthode que j'ai choisie dans le cadre de ce travail. Il existe de nombreux indices et chacun présente ses propres limites ([Oksanen et al., 2006](#)).

3.5.2.1 INTENSITE DE LA COMPETITION

Dans le but de caractériser l'intensité de la compétition, j'ai choisi **le CRCI** (Corrected Relative Competition Index) qui est une transformation du RNE (Relative Neighbor Effect, Fig. 29). $CRCI = \arcsin(RNE)$ qui permet de prendre en compte les phénomènes de facilitation ([Oksanen et al., 2006](#)) avec $RNE = (P_s - P_c) / \max(P_s, P_c)$, avec : $\max(P_s, P_c)$ la performance la plus élevée entre P_s (Performance en absence de compétiteur) et P_c (Performance en présence de compétiteur). J'ai calculé le RNE pour la survie, pour la croissance en diamètre, pour la croissance en hauteur et pour le nombre de branches vivantes.

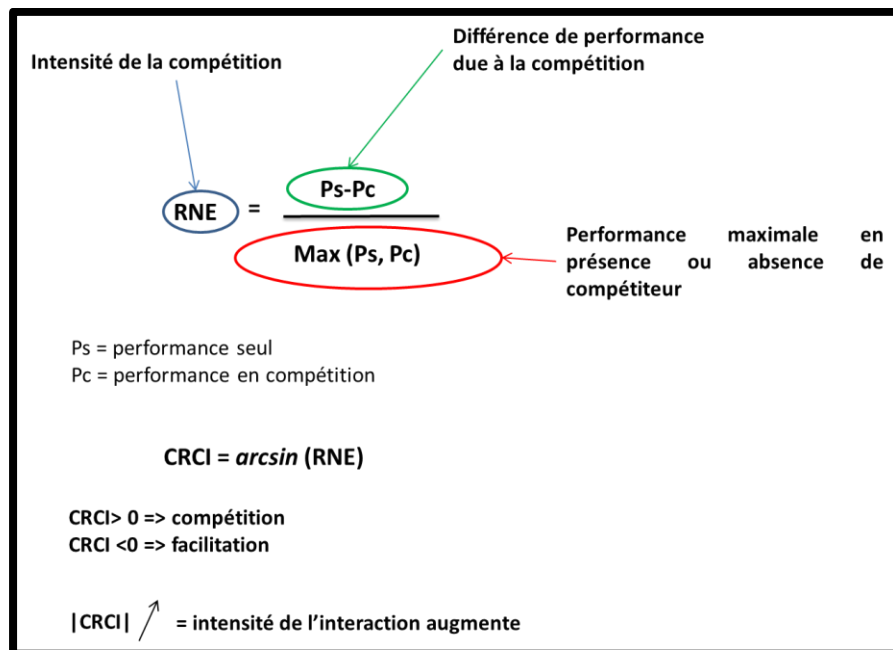


Fig. 29. Représentation schématique du calcul de l'indice RNE permettant la caractérisation de l'intensité de la compétition.

3.5.2.2 IMPORTANCE DE LA COMPETITION

Nous avons ensuite caractérisé l'importance de la compétition en calculant un autre indice de compétition : **limp** (Fig. 30). $\text{limp} = (\text{Pc} - \text{Ps}) / (|\text{Pc} - \text{Ps}| + |\text{Ps} - \text{MaxP}|)$ avec MaxP la performance maximum de la plante dans l'environnement le plus productif indépendamment du gradient considéré et indépendamment de la présence de roncier ([Seifan et al., 2010](#)).

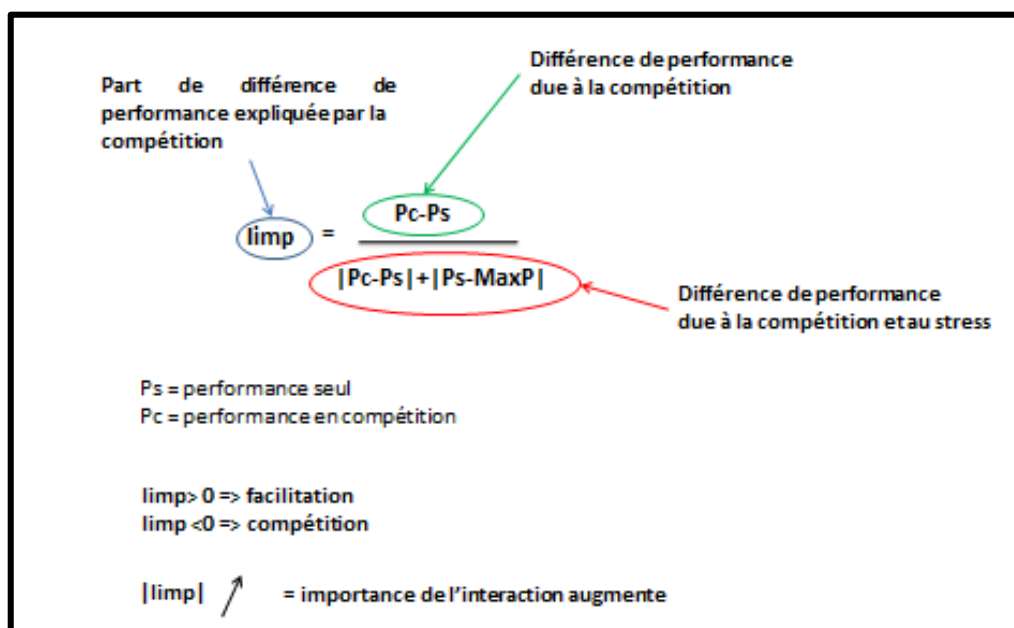


Fig. 30. Représentation schématique du calcul de l'indice limp permettant la caractérisation de l'importance de la compétition.

4 CHAPITRE IV : RESULTATS



4.1 PARTIE I : INFLUENCE DE LA DEFOLIATION PAR LE CHEVREUIL SUR L'EVOLUTION DE L'INTENSITE ET DE L'IMPORTANCE DES INTERACTIONS PLANTE-PLANTE LE LONG DES GRADIENTS DE RESSOURCES.



Dispositif en conditions semi-contrôlées PépiRoCh (Nogent-sur-Vernisson).

Photographies G.Maisonneuve.

Article : How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients?

Laurent L., Mårell A., Korboulewsky N., Saïd S., Balandier P.

4.1.1 INFLUENCE DE LA DEFOLIATION PAR LE CHEVREUIL SUR L'EVOLUTION DE L'INTENSITE ET DE L'IMPORTANCE DES INTERACTION PLANTE-PLANTE LE LONG DE GRADIENT DE RESSOURCES.

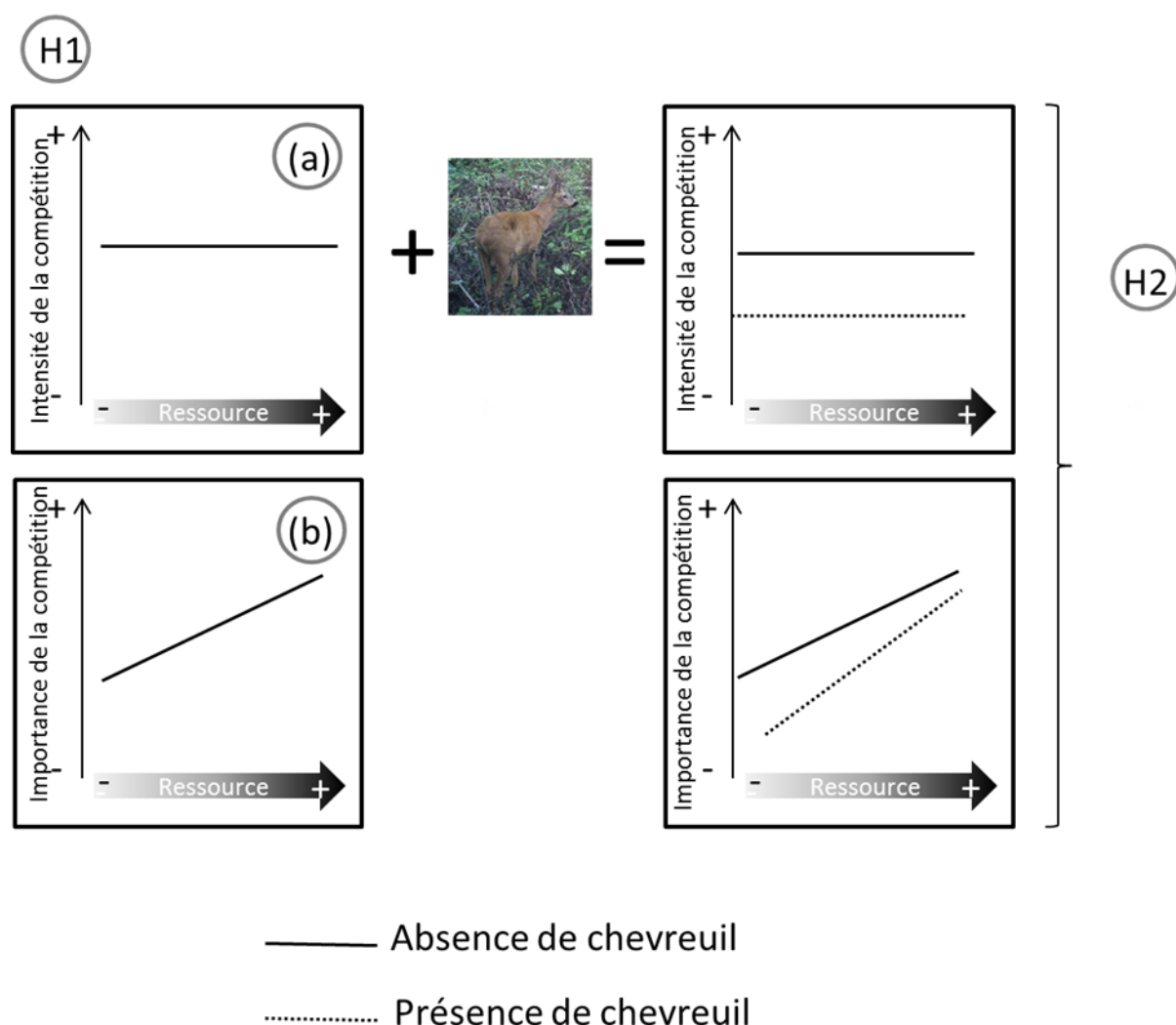


Fig. 31. Schématisation des hypothèses de la partie I. **H1** s'intéresse à la variation de l'intensité et de l'importance de la compétition en fonction des gradients de ressources et **H2** au rôle de la défoliation par les chevreuils dans ces patrons de réponse.

L'étude de l'impact de la disponibilité en ressources (eau et lumière) sur l'intensité et l'importance des interactions entre plantes est un sujet fortement débattu dans la littérature. Des patrons de réponse ont émergé avec le temps ([Grime, 1977](#); [Tilman, 1987](#); [Bertness and Callaway, 1994](#)). Cependant, la modulation de ces patrons par les perturbations (par exemple, la défoliation par les cervidés) a peu été étudié à ma connaissance.

Pour combler ce manque, nous avons étudié l'effet des cervidés (simulation de défoliation du roncier) sur l'évolution de l'interaction entre ronces et semis de chêne le long de deux gradients de ressources (lumière et eau) en conditions semi-contrôlées. Nous avons posé plusieurs hypothèses de travail (Fig. 31) :

En absence de perturbation :

(i) L'**intensité de l'interaction reste constante** quelle que soit la disponibilité en ressources (H1a, [Tilman \(1987\)](#)).

(ii) L'**importance de l'interaction va augmenter** avec l'augmentation de la disponibilité en ressources (H1b, [Grime \(1977\)](#)).

En présence de perturbation :

(i) La défoliation de la ronce va **diminuer l'intensité et l'importance** de l'interaction entre la ronce et les semis de chênes (H2a).

(ii) L'effet de la défoliation dépend du **paramètre étudié** (croissance, survie...) et de la **période de défoliation** (H2b).

Dans un premier temps, nous avons montré que l'**intensité** de l'interaction **reste constante le long des gradients de disponibilité en ressources** en accord avec **H1a**. De plus, l'**importance** de l'interaction **augmente le long des gradients de disponibilité en ressources** en accord avec **H1b**. Plus particulièrement, nous avons mis en évidence le fait **que l'intensité et l'importance de la compétition du roncier sur les performances des semis de chêne est significativement plus faible lorsque la ronce est défoliée** en accord avec **H2a**. Cependant, l'effet dépend à la fois **du paramètre, du gradient et de la période de défoliation considérés (H2b)**. Il n'y a pas de modification significative du patron de réponse de l'interaction semis de chêne / roncier" le long des gradients de ressources par la défoliation de la ronce. Cependant, une tendance semble se dégager : **l'effet de la défoliation sur l'importance de la compétition semble d'autant plus fort que la disponibilité en ressources est faible, bien que la différence ne soit pas significative**. D'autres études plus approfondies sont nécessaires pour confirmer cette tendance.

4.1.2 *HOW DOES DISTURBANCE AFFECT THE INTENSITY AND IMPORTANCE OF PLANT COMPETITION ALONG RESOURCE GRADIENTS?*

Lisa Laurent^{1*}, Anders Mårell¹, Nathalie Korboulewsky¹, Sonia Saïd², Philippe Balandier¹

1 Institut national de Recherche en Sciences et technologies pour l'Environnement et l'Agriculture, UR EFNO, F-45290 Nogent-Sur-Vernisson, France.

2 Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertises, Unité Cervidés-Sanglier, "Montfort", 01330 Birieux, France.

*Corresponding author: Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France. Tel: 02.38.95.03.41. E-mail: lisa.laurent@irstea.fr. ORCID ID: orcid.org/0000-0003-4444-7480.

Article soumis au journal Forest Ecology and Management le 2 novembre 2016— accepté le 3 février 2017.

4.1.2.1 *ABSTRACT*

Ecologists have long argued about the modification of plant competition along abiotic gradients, and particularly along resource gradients. Through simulations, we evaluated the impact of bramble defoliation by roe deer on the response of oak seedlings to bramble presence along two resource gradients. We set up a controlled experiment crossing: i) two light availabilities (10 % and 30 % incident radiation), ii) two water regimes (normal rainfall and a reduced water regime) and iii) three bramble defoliation modes (non-defoliated brambles, brambles defoliated in June and brambles defoliated in late July). Control plots contained no brambles. We found that, the intensity of the competition remained constant along the gradients, while the importance of the competition significantly increased with increasing resource availability. Our results further show that bramble defoliation causes a significant decrease in both competition intensity and importance and that the effect depends on both the demographic parameter and the defoliation period. Furthermore, defoliation did not change the patterns of competition intensity and importance along the resource gradients. We emphasize the importance of considering both disturbances, such as deer defoliation, and various demographic parameters related to plant phenology and plant response dynamics in the characterization of plant-plant interactions.

Keywords: *Capreolus capreolus*, competition index, plant-plant interactions, *Quercus petraea*, *Rubus sect. fruticosi*, seedling recruitment

4.1.2.2 INTRODUCTION

Inter-specific plant-plant interactions are central to community ecology and are one of the main drivers of plant community structure and composition. Plants interact in many ways, both negatively (competition) and positively (facilitation). They compete for resources such as light, nutrients, and water but can also protect one another from disturbances such as browsing damage, the impact of other competitors or the effects of extreme climates. Plants are also able to provide each other with additional resources, for example by modifying the microbial environment, and through hydraulic lift or canopy leaching ([Brooker *et al.*, 2008](#)). Thus, the overall interaction between two plants A and B is the accumulation of all the interactions going on between them ([Callaway and Walker, 1997](#)). For these interactions, intensity (amount of reduction or improvement in A's performance as a consequence of B's presence) and importance (the impact of B on A expressed as a proportion of the total environmental impact on A) can be modulated by external forces such as climate or resource availability ([Corcket *et al.*, 2003](#); [Brooker *et al.*, 2005](#)). Some studies show that the nature (negative or positive) of interactions varies along productivity gradients: competition is more frequent when the environment is favorable (i.e. productive, with high resource availability). Inversely, facilitation is more often present in harsh conditions ([Bertness and Callaway, 1994](#); [Brooker and Callaghan, 1998](#); [Callaway *et al.*, 2002](#)). This theory is called the “stress gradient hypothesis” and concerns a large resource gradient. When focusing on plant competition:

(i) There is some evidence that intensity of competition is more or less constant along a productivity gradient but that the mechanisms driving this competition change. In productive, unstressed systems, plants mainly compete for light and space (aerial competition), whereas in harsh environments (limited soil resources), plants mainly compete for water and/or soil nutrients (root competition) ([Tilman, 1987](#)). In contrast, some researchers have shown that plant competition intensity increases with increasing resource availability ([Maalouf *et al.*, 2012](#)).

(ii) As suggested by [Brooker *et al.* \(2005\)](#), Grime's model argues that the importance of competition is higher in productive environments, and that it increases with resource availability and decreases as environmental severity increases (limited light, water or mineral nutrients and suboptimal temperatures) ([Grime, 1977](#)).

As underlined by [Brooker *et al.* \(2008\)](#), the “clarification of the relationship between interactions and environmental gradients is central for further progress, and necessitates implementation of experiments specifically designed to address this issue”. Indeed, even though the impact of resource gradients on plant-plant interactions has been extensively studied, this area of research still remains a topic of considerable debate. Furthermore, there is some

evidence that for certain plants, browsing on their neighbors can have more impact than the effect of being browsed themselves ([Lagerström et al., 2011](#)). In one study, [Brooker et al. \(2006\)](#) found evidence that a facilitative effect of planting heather with saplings was greatest at an intermediate level of ungulate density. The timing of the damage caused by browsing is of major importance because it conditions the plant's response (compensation) and can cause a "phenological time-lag" ([Mower et al., 1997](#); [Freeman et al., 2003](#)). One study does exist on the effect of herbivory on individual plant performances along a resource gradient: The "compensatory-continuum hypothesis" predicts that plants are less able to tolerate herbivory in harsh environments than in rich environments because the low resource availability limits their regrowth after damage ([Maschinski and Whitham, 1989](#)). [Maalouf et al. \(2012\)](#) studied mowing effect on plant interaction intensity and importance along a water-availability gradient; they showed that, at very high stress levels, disturbance may accelerate the collapse of the interaction.

In our study, we examined the impact of ungulate browsing on the modification of the intensity and importance of competition between tree seedlings and shrub thickets along two resource gradients (light and water). We focused on a common case which is widespread in temperate forests - *Rubus sect. fruticosi* (bramble) / *Capreolus capreolus* (roe deer) / *Quercus petraea* (sessile oak). To estimate how competition change with environmental conditions, we set up a controlled experiment crossing two light levels (10 and 30 % of incident radiation), and two water regimes (normal rainfall and reduced rainfall). To evaluate how herbivory modifies the competition, we crossed the resource gradients with three modes of bramble defoliation (non-defoliated brambles, brambles defoliated in early June and brambles defoliated in late July). Our work focused on (i) the date of bramble defoliation and (ii) the bramble effect, through bramble LAI, which quantified the bramble defoliation on an annual perspective. This paper explores the following four hypotheses (**Fig. 32**):

In the absence of disturbance by herbivory - **H1a**: Competition intensity will remain constant along the resource gradient. **H1b**: The importance of competition will increase with resource availability.

In the presence of disturbance by herbivory - **H2a**: Bramble defoliation will decrease the intensity and importance of bramble competition on oak seedlings. **H2b**: These effects will depend on both the defoliation period and the demographic parameter of oak seedlings (height increment, diameter growth, survival and number of live branches).

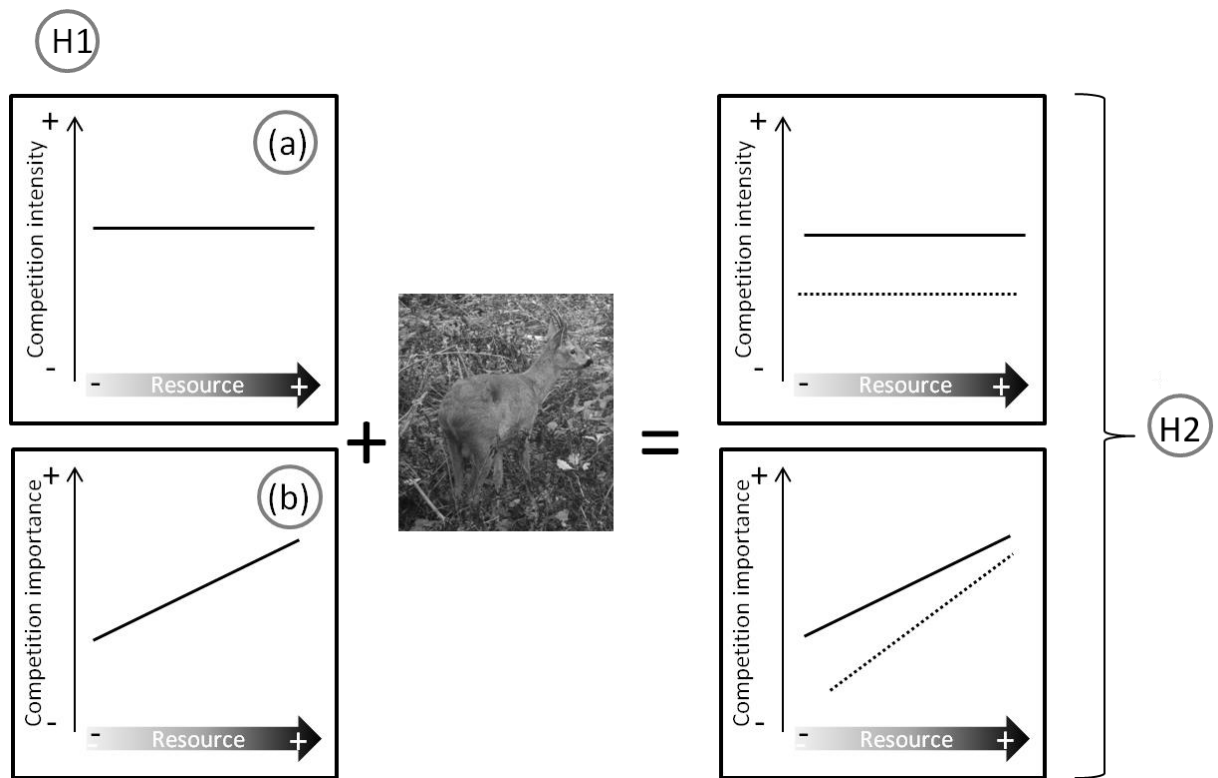


Fig. 32. Theoretical changes in the intensity and importance of plant-plant interactions along resource gradients (H1) and (deer) defoliation (H2). Solid lines represent pathways without deer, and dashed lines represent pathways with deer.

4.1.2.3 MATERIALS AND METHODS

STUDY AREA

The experiment was conducted under semi-controlled conditions in a plant nursery located in Nogent-sur-Vernisson in the center of France (47°50'06"N 2°45'40"E). The climate is temperate oceanic. The 44-year mean annual temperature was 11.1 ± 0.74 C, with a mean annual precipitation of 727 ± 142 mm (local weather station data, 1970-2013). For the growing season (April-October), the corresponding annual means for temperature and precipitation were 15.2 ± 0.84 C and 419 ± 106 mm, respectively. The soil substrate was sandy (82% sand, 13% silt, 8% clay) and of moderate fertility (N_{total}: 0.71 ± 0.04 g/kg, P_{Dyer}: 0.466 ± 0.166 g/kg, CEC: 5.4 ± 1.9 meq/100g). The soil organic matter content was $2.1 \pm 0.3\%$, water pH equaled 6.1, and the C/N ratio was 16.9 ± 1.6 .

EXPERIMENTAL DESIGN

The experiment manipulated three factors in a cross-factorial design (Supplementary material Appendix 1 (**Fig. A37**): three bramble defoliation modes $\times$ two light availabilities $\times$ two water regimes, and a control without brambles $\times$ two light availabilities $\times$ two water regimes, thus making 16 different treatment combinations. The experimental setup was fully replicated three times, giving a total of 48 plots (2.1m $\times$ 1.3m each) which were laid out in parallel beds oriented north-south (18 beds). Every three consecutive beds, a plastic roof was positioned to exclude rainfall while allowing for lateral air flow (six rainfall exclusion roofs). An integrated drip irrigation system allowed us to manipulate the water supply (see below for further details). Green shading nets, oriented east-west, were placed under the rainfall exclusion roofs to mimic forest tree canopy light interception (see below for further details). Defoliation took place randomly in three plots below the shading nets. In each plot, we transplanted 20 rooted stem cuttings of bramble (*Rubus sect. fruticosi*) in mid May 2012 and sowed 12 oak (*Quercus petraea*) acorns in a systematic 35 x 35 cm grid at the end of April 2014. The bramble was established two years before the oak to simulate oak recruitment in established bramble thickets, as would be the case under natural conditions. The bramble stem cuttings originated from the “Loire Atlantique” region in France. Sessile oak acorns of controlled origin from a local provenance (QPE 105 – “Est Bassin Parisien”) were used in the experiment and were delivered by the National Forest Office (ONF). A total of 576 acorns were sown. We also sowed acorns in a separate bed at the same time as the others in anticipation of seedling failure. At the beginning of 2015, we transplanted new oak seedlings from the separate bed to all the vacant positions.

CONTROLLED FACTORS

Light availability

We used green shading nets covering both the top and the sides of plots to simulate forest tree canopy shading. Two light availabilities were obtained: (i) low light availability = 10% of incident Photosynthetically Active Radiations (PAR), to mimic the light below a closed canopy of adult trees, and (ii) moderate light availability = 30% of incident PAR, to simulate the light in recently thinned oak stands. We used PAR Sensors (PAR quantum sensor SKP 215, Skye Instruments, UK) to check the daily mean for PAR underneath the shading nets at the set-up of the experiment.

Water availability

Soil water availability was manipulated to obtain two water regimes: (i) a normal water regime, corresponding to constant irrigation throughout the growing season and comparable to the seasonal average precipitation (50 mm per month), and (ii) a reduced water regime for which irrigation ceased for two months between June and July. We monitored soil water availability twice a month during the growing season by measuring the soil volumetric water content (SWC) with Time Domain Reflectometry (TDR probe: TRIME-pico IPH). The SWC was measured at 15 and 35 cm depths (two perpendicular measurements with a measurement volume of about 3000 ml); the TDR probe was inserted into polycarbonate tubes that had previously been installed in each plot (one tube per plot) and left in place for the entire experimental period.

Bramble defoliation

Only bramble was defoliated; we paid careful attention not to damage any oak seedlings. Indeed, we observed, in a nearby experiment, that oak seedlings of the same height were not browsed (personal observation, unpublished) which is in agreement with the assumption that bramble thickets protect oak seedlings from roe deer browsing, as has often been reported ([Kelly, 2002](#); [Kuiters and Slim, 2003](#); [Jensen *et al.*, 2012b](#)). Furthermore, oak seedlings were left intact as the height of oak seedlings remained below preferred browsing height (75 cm) by roe deer ([Duncan *et al.*, 1998](#)) and remained hidden inside the bramble cover during the entire study period (*i.e.* oak seedlings never reached above the bramble cover). The bramble in our plots was subjected to experimental clipping in 2013, 2014 and 2015. With a pair of scissors, we removed (i) the leaves at the base of the leaflets, leaving the petiole intact and (ii) the tip (5 cm) of the young apical shoots. This kind of clipping simulated the roe deer browsing of bramble in natural areas adjacent to our experimental plots. We compared the oak response

patterns among three different defoliation treatments: (i) unclipped control (non-defoliated brambles), (ii) early defoliation (brambles clipped in early June) and (iii) late defoliation (brambles clipped in late July). We removed approximately 95% of the foliage during clipping. The removed bramble tissue was dried at 80°C and weighed in order to measure biomass loss.

BRAMBLE DEVELOPMENT

Bramble leaf area index (LAI, m² leaf area per m² soil) was assessed before each defoliation period and at the end of the growing season as a proxy for general bramble development in 2013, 2014 and 2015 because LAI is a key driver of microclimatic conditions. We applied a vertically projected point technique to estimate LAI and calculated values according to [Balandier *et al.* \(2013\)](#). In order to estimate bramble regrowth, we assumed that LAI would be 0.05 after defoliation and would then grow exponentially to reach the LAI value estimated during the following measuring campaign. LAI values were averaged over the growing season (Supplementary material Appendix 2 Table A.2). The use of LAI allowed quantifying the bramble defoliation, a qualitative variable, on an annual perspective. It took into account bramble growth after defoliation.

OAK SEEDLING GROWTH, ARCHITECTURE AND SURVIVAL

Height (with the stem stretched), stem basal diameter (two averaged perpendicular measurements) and number of live branches were measured on the oak seedlings at the end of the 2014 and 2015 growing season. We then calculated the annual increment in height and diameter as the difference between 2014 and 2015 (Supplementary material Appendix 2 Table A.2). Finally, we recorded the survival of individual plants at the end of each monitoring period.

USING AN INDEX TO CHARACTERIZE COMPETITION INTENSITY AND IMPORTANCE

Indices are often used to evaluate competition intensity and importance based on the difference in performance between individuals growing alone and individuals growing with other plants ([Wilson and Tilman, 1993](#); [Grace, 1995](#); [Callaway *et al.*, 2002](#)). However, to evaluate the importance of competition between brambles and oak seedlings in our study, we had to be able to quantify the total impact of the environment upon plant fitness. One way to access the importance of competition according to [Brooker *et al.* \(2005\)](#) is by using a phytometer (a standardized plant transplanted to different environments) across a productivity gradient and then, to calculate an index for competition importance.

Characterizing competition intensity

To analyze the variation in competition intensity between treatments, we calculated the relative neighbor effect (RNE), a competition index based on the difference in performance between plants growing alone and those growing with neighbors:

$$RNE = (P_a - P_{mix}) / \max(P_a, P_{mix}),$$

where P_a is the performance of the selected target plant growing alone, and P_{mix} is the performance of the selected target plant growing with neighbors ([Markham and Chanway, 1996](#)). As proposed by [Oksanen et al. \(2006\)](#), we used a corrected RNE to linearize a bounded index, the corrected index of relative competition intensity (CRCI): $CRCI = \arcsin(RNE)$. CRCI values ranged from about 1.57 to -1.57, with negative values indicating facilitation and positive values indicating competition. We used height increment, diameter growth, survival and number of live branches for oak seedlings to calculate the term for performance in the CRCI index.

Characterizing competition importance

To measure competition importance along abiotic gradients and browsing gradients, we calculated another index, I_{imp} as follows:

$$I_{imp} = (P_{mix} - P_a) / (|P_{mix} - P_a| + |P_a - \text{MaxP}|)$$

where MaxP is the performance of plants in the most productive environment (all gradients considered and independently of neighbor's presence). MaxP was our fixed reference point. Furthermore, as we observed some facilitation effects, we used an index modified by [Seifan et al. \(2010\)](#) to transform the reference for the maximum performance independently of neighbors' presence. We used height increment, diameter growth, survival and number of live ramifications for oak seedlings to calculate the term for performance in the I_{imp} index.

STATISTICAL ANALYSES

The variations in CRCI (competition intensity) and I_{imp} (competition importance) with respect to resource gradients were analyzed with generalized linear mixed-effects models where light availability and water regime were explanatory variables. We fitted a different model for each defoliation mode to be able to underline the effect of herbivory, considering that current theories take into account only non-defoliated competitors ([Grime, 1977](#); [Tilman, 1987](#)). As a second step, we fitted models where light availability, water regime and defoliation were explanatory variables. As a last step, we assessed bramble density effect on plant competition

regardless of bramble defoliation mode by adding the averaged bramble LAI as a proxy for density calculated over the entire growing season.

We used linear mixed models (LMM, package nlme; [Pinheiro et al. \(2013\)](#) to fit our estimates. To account for our experimental design, where the plots were protected by a shade structure that was in turn covered by a tunnel, both tunnels and shade structures were treated as random factors. We used a corrected Akaike information criterium (AICc) to select the best models. We deemed the model a better fit if the difference in AICc was equal to or greater than two units. We retained the most parsimonious model except for $\text{Iimp}_{\text{height}}$ concerning July defoliation and for $\text{Iimp}_{\text{Survival}}$ for non-defoliated brambles and brambles defoliated in June. A P-value of 0.05 determined statistical significance. We used Tukey tests to determine which treatment(s) was (were) different. We used transplants to increase the number of oak seedlings. Performance for transplants (transplanted in early 2015) was used to calculate the index for growth parameters but not for survival parameters. The number of transplants did not vary significantly from one combination of gradients to the next (water availability * light availability * deer defoliation). All the analyses were performed with the R 3.2.0 statistical package ([R Core Team, 2014](#)).

4.1.2.4 RESULTS

THE INTENSITY OF BRAMBLE COMPETITION ON OAK SEEDLINGS REMAINS CONSTANT ALONG RESOURCE GRADIENTS BUT DECREASES WITH DEFOLIATION.

We found no significant effect of resource gradient (whether water or light availability) on competition intensity (CRCI), irrespective of defoliation mode.

In contrast, we showed that $\text{CRCI}_{\text{Survival}}$ was significantly lower for both defoliation modes (0.15 ± 0.07 and 0.16 ± 0.07 for June and July defoliation respectively) than for the non-defoliated bramble thickets (0.41 ± 0.07) (**Fig. 33a**). We found the same pattern for $\text{CRCI}_{\text{Diameter}}$ as for $\text{CRCI}_{\text{Survival}}$, though values were not significant. Finally, $\text{CRCI}_{\text{Height}}$ was significantly lower for June defoliation (0.41 ± 0.04) than for non-defoliated brambles (0.57 ± 0.04) or for brambles defoliated in July (0.55 ± 0.04) (**Fig. 33b**).

We found that both $\text{CRCI}_{\text{Diameter}}$ (**Fig. 34a**) and $\text{CRCI}_{\text{Survival}}$ (**Fig. 34b**) increased significantly with increasing bramble LAI. However, competition intensity depended on light availability for $\text{CRCI}_{\text{Diameter}}$ (**Fig. 34a**).

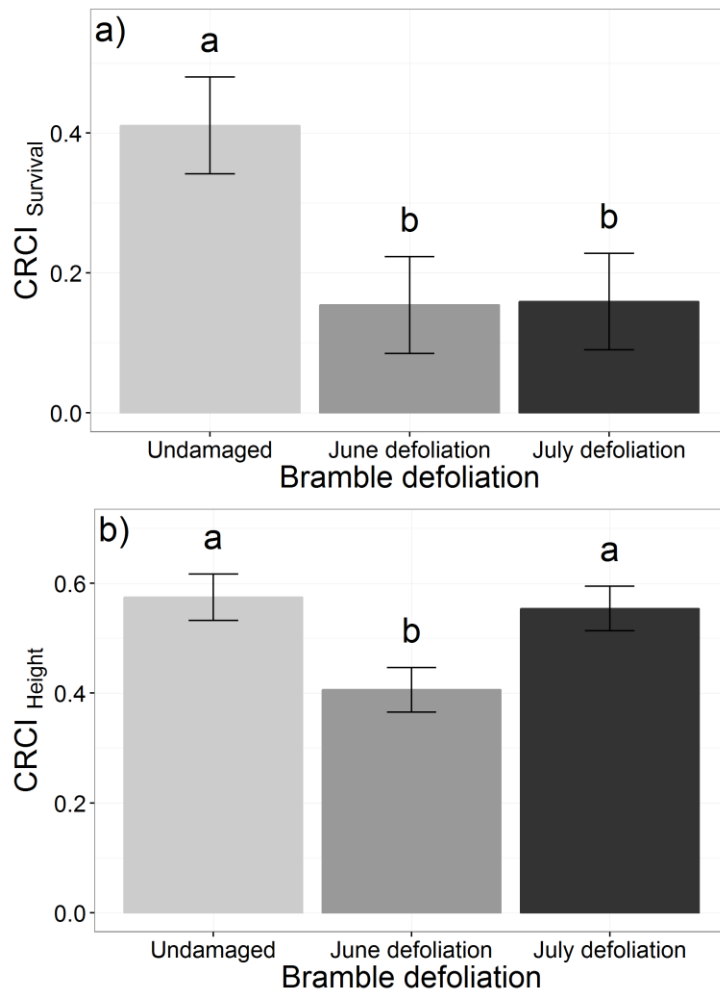


Fig. 33. Competitive intensity (CRCI) of brambles on oak seedlings relative to bramble defoliation mode calculated from a) survival and b) height growth. The relationships were evaluated with linear mixed effect modeling. Competitive intensity calculated from diameter and branching is not represented, as the most parsimonious model is the null model. Letters next to bar plots indicate significant (p -value < 0.05) differences between treatments. Error bars indicate standard errors of the mean. Results from a nursery experiment in central France with two-year-old oak seedlings in competition with bramble.

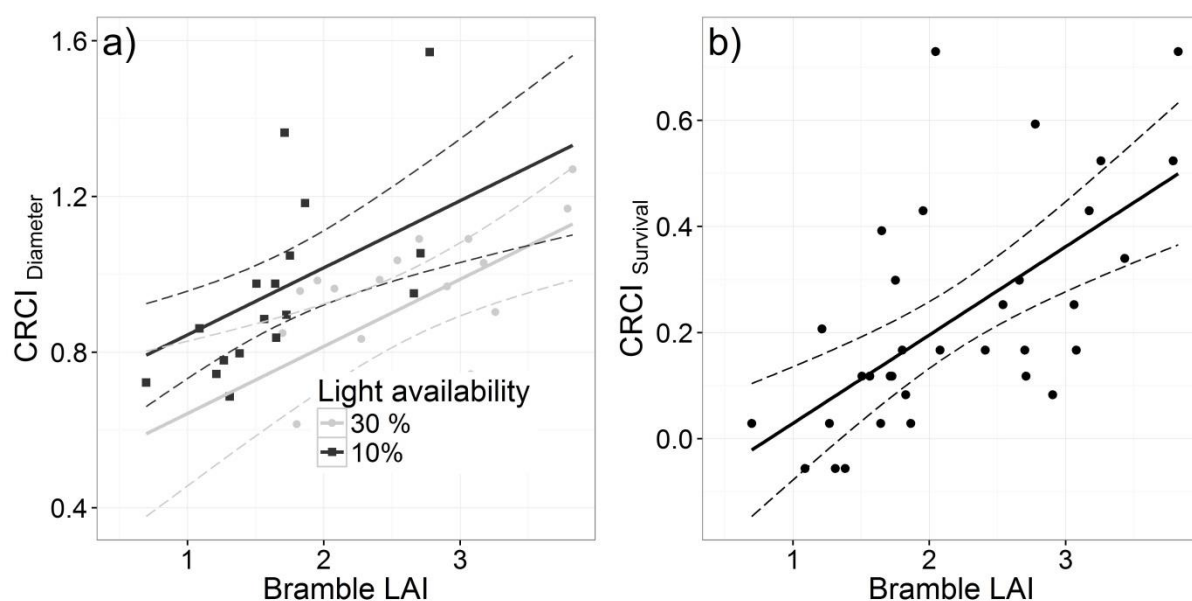


Fig. 34. Effects of bramble LAI over the entire growing season on oak seedling competitive response to neighbors (CRCI) calculated from a) diameter growth and b) survival. The relationship was evaluated with linear mixed effect modeling. Competitive intensity calculated from height and branching is not represented, as the most parsimonious model is the null model. Solid lines indicate the mixed linear regression between the two quantitative variables and dashed lines represent 95% confidence intervals. Results from a nursery experiment in central France with two-year-old oak seedlings in competition with bramble.

THE IMPORTANCE OF BRAMBLE COMPETITION ON OAK SEEDLINGS DEPENDS ON THE INTERACTION BETWEEN RESOURCE AVAILABILITY AND (DEER) DEFOLIATION.

Competition importance for non-defoliated bramble thickets increased with water availability, as revealed by a more negative index for three parameters (diameter, number of live branches and height), as well as with light availability for two parameters (diameter and survival) (**Fig. 35**).

Moreover, we found that competition importance calculated from height was significantly lower for oak seedlings growing beneath bramble defoliated in June than beneath bramble thicket defoliated in July or non-defoliated bramble ($p\text{-value} < 0.05$).

Concerning modeling with LAI as a co-variable, we found that the importance of competition calculated from survival increased significantly with increasing bramble LAI ($\text{Iimp}_{\text{Survival}} = 0.71 - 0.54 * \text{LAI}$, $p\text{-value} < 0.001$). However, this increase negatively depended on bramble defoliation (**Fig. 36**). Furthermore, the importance of competition calculated from diameter increment significantly increased with increasing bramble LAI, depending on the

interaction of light and water availabilities. There was no significant effect of LAI on the importance of competition calculated from height increment.

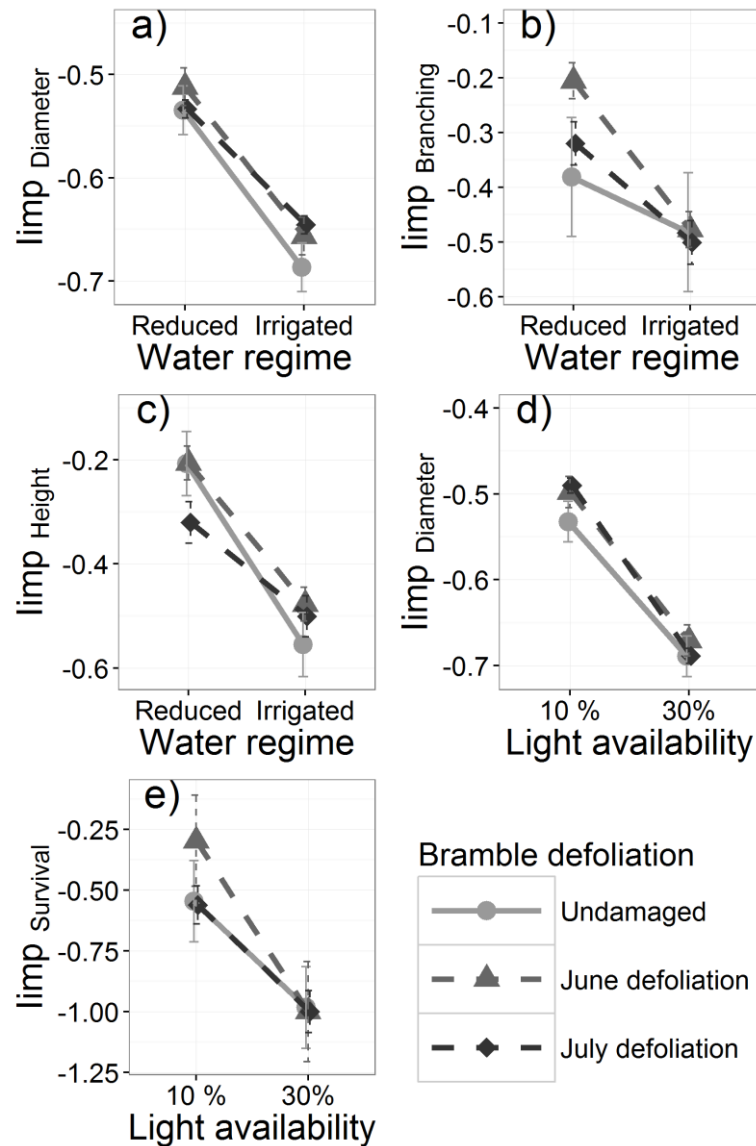


Fig. 35. Effects of (deer) defoliation on the importance of oak seedling competitive response to neighbors calculated from (a and d) diameter, (b) branching, (c) height and (e) survival, along either a water gradient (a-b-c) or a light gradient (d-e). Relationships were evaluated with linear mixed effect modeling according to defoliation mode. Error bars indicate standard errors of the mean. Results from a nursery experiment in central France with two-year-old oak seedlings in competition with bramble.

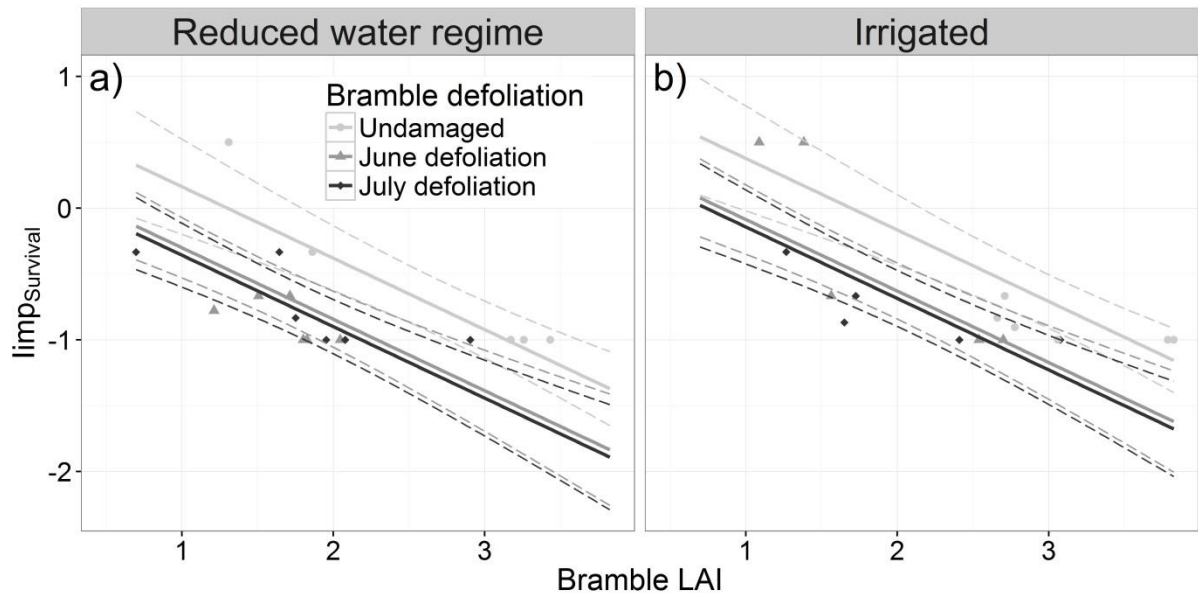


Fig. 36. Effects of (deer) defoliation on the importance of oak seedling competitive response to neighbors $limp_{Survival}$ according to annual average bramble LAI. The relationship was evaluated with linear mixed effect modeling. Solid lines indicate the mixed linear regression between the two quantitative variables and dashed lines represent the 95% confidence intervals. Results from a nursery experiment in central France with two-year-old oak seedlings in competition with bramble.

4.1.2.5 DISCUSSION

We examined the effect of two resource availabilities (light and water) on the intensity and importance of bramble competition on oak seedling performance. In accordance with H1a, our experiment revealed that the intensity of bramble competition on oak seedlings remains constant along both light and water gradients. Moreover, in agreement with H1b, the importance of competition appears to be stronger when light and water availabilities increase. We examined how (deer) defoliation on bramble thickets affect competition (intensity, importance) of bramble on oak seedlings performances along two resource gradients (light and water). In agreement with H2a, bramble defoliation caused a significant decrease in both competition intensity and importance. We found evidence that the effect depends on both the demographic parameter and the defoliation period, in agreement with H2b. However, defoliation did not change the pattern of competition intensity along the resource gradients; it remained constant regardless of defoliation mode. There was also no significant impact of deer defoliation on variations in competition importance along the gradients; however, our results suggest that the impact of bramble defoliation on competition is stronger in harsh environments with limited

water and light availability. Further studies are needed to confirm this trend. Finally, as bramble LAI increased, so did both the intensity and importance of competition; for intensity calculated from diameter increment, the effect depended on light availability (for intensity calculated from diameter increment).

We found strong evidence that competition intensity stayed constant along light and water gradients for each defoliation mode, in agreement with H1a. This result is in agreement with Tilman's theory ([1987](#)) that competition intensity remains more or less constant along a productivity gradient but that the mechanisms driving the competition change. Our results are also in agreement with other studies that have shown the same constant pattern along gradients expressing degree day sum (a measure of heating), water availability or nitrogen and nutrient availability ([Wilson and Tilman, 1991](#); [Gaucherand *et al.*, 2006](#); [Kunstler *et al.*, 2011](#)). These results are in contrast to results showing that plant-plant competition intensity increases with increasing resource availability ([Maalouf *et al.*, 2012](#)). Furthermore, in our case, competition intensity calculated from survival or height and diameter growth did not depend on resource gradients. Our results contrast with those of [Goldberg and Novoplansky \(1997\)](#) which show that competitive effect on survival but not on growth increase with increasing productivity. Differing results could be explained by differences in stress gradient length ([Pugnaire and Luque, 2001](#); [Lortie and Callaway, 2006](#)) and by the non-linear relationship between the intensity of the interaction and the stress gradient ([Maestre and Cortina, 2004](#)). Our main objective was to evaluate the effect of a disturbance such as (deer) defoliation on plant competition, not to evaluate the variation in competition along resource gradients; that is why we used a small resource gradient ([He and Bertness, 2014](#)). Conflicting definitions of stress could also be responsible ([Körner, 2003](#); [Lortie *et al.*, 2004b](#)).

Contrary to the stability we found for the intensity of competition, competition importance increased as resource availability increased. Thus, our finding was in agreement with Grime's theory which postulates that competition importance increases with resource availability ([Grime, 1977](#)). This result is also in agreement with other studies that have shown the same pattern along a nutrient fertility gradient ([Gaucherand *et al.*, 2006](#)) and with degree day sum and water availability ([Kunstler *et al.*, 2011](#)).

Few studies have analyzed changes caused by disturbances, in particular (deer) defoliation, in plant competition along resource gradients. We found that competition intensity was globally higher for oak seedlings growing under non-defoliated bramble thickets than for oak seedlings growing under defoliated bramble thickets, in terms of survival (for both June and July defoliations). The same observation was made for height growth for June defoliation

only. The differing results for height growth and survival could mainly be due to phenological differences between survival and height growth. Indeed, sessile oak seedling height growth had essentially ceased by the end of June while diameter growth continued until July and survival covered the entire growing season ([Riedacker, 1976](#); [Reich et al., 1980](#)). Furthermore, we found that competition importance concerning survival, diameter growth and branching was lower (though not significantly) for defoliated bramble than for non-defoliated bramble when resource availability was weak. This can be partly attributed to bramble growth delayed by defoliation. Indeed, the impact of defoliation on plant regrowth is higher when the resource availability is weak, according to [Maschinski and Whitham \(1989\)](#). [Danell et al. \(1991\)](#) showed that pine seedlings were more severely damaged in unproductive habitats than in more productive ones (possibly because they were less able to recover from browsing). By contrast, [Hegland et al. \(2010\)](#) found an extremely strong negative effect of grazing in resource-rich vegetation.

Furthermore, it appears that mechanical and/or chemical protection against herbivory is the main driver of competition shifts to facilitation caused by herbivory ([Graff et al., 2007](#)). There is some evidence that brambles, under certain conditions, protect tree seedlings from grazing ([Kelly, 2002](#); [Kuiters and Slim, 2003](#); [Jensen et al., 2012b](#)). However, we did not take protection into account. Moreover, we did not compare oak seedling and bramble palatability since our work focused on the effect of bramble LAI on oak seedling growth. Thus, our findings may strongly differ from findings for *in situ* experiments where deer selected the plants they consumed and where an entire plant community was involved.

We found that, competition intensity and importance significantly increased with increasing bramble LAI. This is consistent with the results from others studies where interactions were often found to be density-dependent ([Brooker and Callaghan, 1998](#)) or where plant growth decreased with increasing competitive species biomass ([Elliott and Vose, 1993](#)). For bramble LAI, we found evidence that both competition intensity and importance are modified by resource availabilities. However, if effects of competition was driven only by the reduction of LAI, relation between LAI and oak growth would be similar, which is not the case (**Fig. 36**). Thus, effects on oak seedlings go through others mechanisms than only LAI (leaf litter thickness...). We used an additive design where competitor density varied while target species density remained constant ([Williams and McCarthy, 2001](#)); the plant density in plots with and without brambles was not the same ([Loreau, 1998](#)). Thus, the competitive effect of bramble thickets on oak seedlings could be partly biased by a higher global density in the plots with bramble thickets as compared to the control plots. However, [Reader et al. \(1994\)](#) showed that competition intensity did not change in communities where the neighbors' biomass was

smaller. The wide plot-to-plot variations in bramble biomass in our experiment may explain why we found a strong correlation between bramble LAI and the intensity of bramble competition on oak seedling survival and growth. Our results would have been different if our bramble thickets had been submitted to continuous defoliation.

4.1.2.6 CONCLUSIONS

Our results support [Brooker *et al.* \(2005\)](#) who argued that competition intensity stays constant along resource gradients in agreement with [Tilman \(1987\)](#), while competition importance increases along increasing resource gradients (light and water) in agreement with [Grime \(1977\)](#). Our results further suggest that bramble defoliation causes a significant decrease in both competition intensity and importance and that this decrease varies according to performance variable (survival versus height growth) and defoliation period (June versus July). Furthermore, (deer) defoliation had no effect on the pattern of competition intensity along the resource gradients; competition intensity remained constant regardless of defoliation. We show that it is important to consider various demographic parameters related to plant phenology (height increment, diameter increment, survival, plant architecture) when trying to understand plant-plant interactions. Care must be taken not to include only the defoliation of the competitor (bramble) and to take into account oak seedling defoliation in future studies. We emphasize the importance of including disturbances such as deer defoliation when characterizing plant-plant interactions. Indeed, studying interactions among several species in semi-controlled conditions is a step toward understanding plant community composition, structure and dynamics, even though plant community dynamics *in situ* remain difficult to analyze.

4.1.2.7 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank in particular our Irstea colleagues: Dominique Ballon, Philippe Ballon, Christophe Baltzinger, Rachel Barrier, Yves Boscardin, Yann Dumas, Rémy Gobin, Catherine Menuet, Aminata NDiaye and Vincent Seigner for their field work. We also thank in particular Agnès Rocquencourt for contributing to the design and setting up of the experiment as well as participating to field work.

This work was supported by Irstea and the Conseil Régional de Centre-Val de Loire [grant number 00087494]; and the ONCFS [grant number 2013 /16 / 6171].

4.1.2.8 REFERENCES

- Balandier, P., Marquier, A., Casella, E., Kiewitt, A., Coll, L., Wehrle, L., Harmer, R., 2013. Architecture, cover and light interception by bramble (*Rubus fruticosus*): a common understorey weed in temperate forests. *Forestry* 86, 39-46.
- Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9, 191-193.
- Brooker, R., Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., Choler, P., Lortie, C.J., Michalet, R., 2005. The importance of importance. *Oikos* 109, 63-70.
- Brooker, R.W., Callaghan, T.V., 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: A model. *Oikos* 81, 196-207.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M., Anthelme, F., 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96, 18-34.
- Brooker, R.W., Scott, D., Palmer, S.C.F., Swaine, E., 2006. Transient facilitative effects of heather on Scots pine along a grazing disturbance gradient in Scottish moorland. *Journal of Ecology* 94, 637-645.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikvidze, D., Cook, B.J., 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417, 844-848.
- Callaway, R.M., Walker, L.R., 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78, 1958-1965.
- Corcket, E., Liancourt, P., Callaway, R.M., Michalet, R., 2003. The relative importance of competition for two dominant grass species as affected by environmental manipulations in the field. *Oecologia* 10, 186-194.
- Danell, K., Niemela, P., Varvikko, T., Vuorisalo, T., 1991. Moose Browsing on Scots Pine along a Gradient of Plant Productivity. *Ecology* 72, 1624-1633.
- Duncan, P., Tixier, H., Hofmann, R., 1998. Feeding strategies and the physiology of digestion in roe deer. In: Andersen, R., Duncan, P. and Linnell, JDC (eds), *The European roe deer: the biology of success*. In. Scandinavian Univ. Press., pp. 91-116.
- Elliott, K.J., Vose, J.M., 1993. Site preparation burning to improve southern Appalachian pine-hardwood stands: photosynthesis, water relations, and growth of planted *Pinus strobus* during establishment. *Canadian Journal of Forest Research* 23, 2278-2285.
- Freeman, R.S., Brody, A.K., Neefus, C.D., 2003. Flowering phenology and compensation for herbivory in *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 136, 394-401.
- Gaucherand, S., Liancourt, P., Lavorel, S., White, P.S., 2006. Importance and intensity of competition along a fertility gradient and across species. *Journal of Vegetation Science* 17, 455-464.

- Goldberg, D., Novoplansky, A., 1997. On the relative importance of competition in unproductive environments. *Journal of Ecology* 85, 409-418.
- Grace, J.B., 1995. On the measurement of plant competition intensity. *Ecology* 76, 305-308.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111, 1169-1194.
- He, Q., Bertness, M.D., 2014. Extreme stresses, niches, and positive species interactions along stress gradients. *Ecology* 95, 1437-1443.
- Hegland, S.J., Jongejans, E., Rydgren, K., 2010. Investigating the interaction between ungulate grazing and resource effects on *Vaccinium myrtillus* populations with integral projection models. *Oecologia* 163, 695-706.
- Jensen, A.M., Götmark, F., Löf, M., 2012. Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: A field experiment. *Forest Ecology and Management* 266, 187-193.
- Kelly, D.L., 2002. The regeneration of *Quercus petraea* (sessile oak) in southwest Ireland: a 25-year experimental study. *Forest Ecology and Management* 166, 207-226.
- Körner, C., 2003. Limitation and stress – always or never ? *Journal of Vegetation Science* 14, 141-143.
- Kuiters, A.T., Slim, P.A., 2003. Tree colonisation of abandoned arable land after 27 years of horse-grazing: the role of bramble as a facilitator of oak wood regeneration. *Forest Ecology and Management* 181, 239-251.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Coomes, D.A., 2011. Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology* 99, 300-312.
- Lagerström, A., Bellingham, P.J., Bonner, K.I., Wardle, D.A., 2011. The effect of simulated herbivory on growth and nutrient status of focal and neighbouring early successional woody plant species. *Oikos* 120, 1380-1392.
- Loreau, M., 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 600-602.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Kikvidze, Z., Callaway, R.M., 2004. The value of stress and limitation in an imperfect world: A reply to Körner. *Journal of Vegetation Science* 15, 577-580.
- Lortie, C.J., Callaway, R.M., 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 94, 7-16.
- Maalouf, J.-P., Le Bagousse-Pinguet, Y., Marchand, L., Touzard, B., Michalet, R., 2012. The interplay of stress and mowing disturbance for the intensity and importance of plant interactions in dry calcareous grasslands. *Annals of botany* 110, 821-828.
- Maestre, F.T., Cortina, J., 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271, S331-S333.

- Markham, J., Chanway, C., 1996. Measuring plant neighbour effects. *Functional Ecology* 10, 548-549.
- Maschinski, J., Whitham, T.G., 1989. The continuum of plant responses to herbivory: The influence of plant association, nutrient availability, and timing. *The American Naturalist* 134, 1-19.
- Mower, K.J., Townsend, T.W., Tyznik, W.J., 1997. White-tailed deer damage to experimental apple orchards in Ohio. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 25, 337-343.
- Oksanen, L., Sammul, M., Mägi, M., 2006. On the indices of plant–plant competition and their pitfalls. *Oikos* 112, 149-155.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D.a.t., Team, R.D.C., 2013. nlme: Linear and Nonlinear Mixed. Effects Models. R package version 3.1-111.
- Pugnaire, F.I., Luque, M.T., 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93, 42-49.
- R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. In. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reader, R., Wilson, S., Belcher, J., Wisheu, I., Keddy, P., Tilman, D., Morris, E., Grace, J., McGraw, J., Olff, H., 1994. Plant competition in relation to neighbor biomass: an intercontinental study with *Poa pratensis*. *Ecology* 75, 1753-1760.
- Reich, P., Teskey, R., Johnson, P., Hinckley, T., 1980. Periodic root and shoot growth in oak. *For. Sci.* 26, 590-598.
- Riedacker, A., 1976. Rythmes de croissance et de régénération des racines des végétaux ligneux. *Ann. Sci. forest.* 33, 109-138.
- Seifan, M., Seifan, T., Ariza, C., Tielbörger, K., 2010. Facilitating an importance index. *Journal of Ecology* 98, 356-361.
- Tilman, D., 1987. The importance of the mechanisms of interspecific competition. *The American Naturalist* 129, 769-774.
- Williams, A.C., McCarthy, B.C., 2001. A new index of interspecific competition for replacement and additive designs. *Ecological Research* 16, 29-40.
- Wilson, S.D., Tilman, D., 1991. Component of plant competition along an experimental gradient of Nitrogen availability. *Ecology* 72, 1050-1065.
- Wilson, S.D., Tilman, D., 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74, 599-611.

4.1.2.9 SUPPLEMENTARY MATERIAL : FIG A.37

How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients?

Lisa Laurent, Anders Mårell, Nathalie Korboulewsky, Sonia Saïd, Philippe Balandier

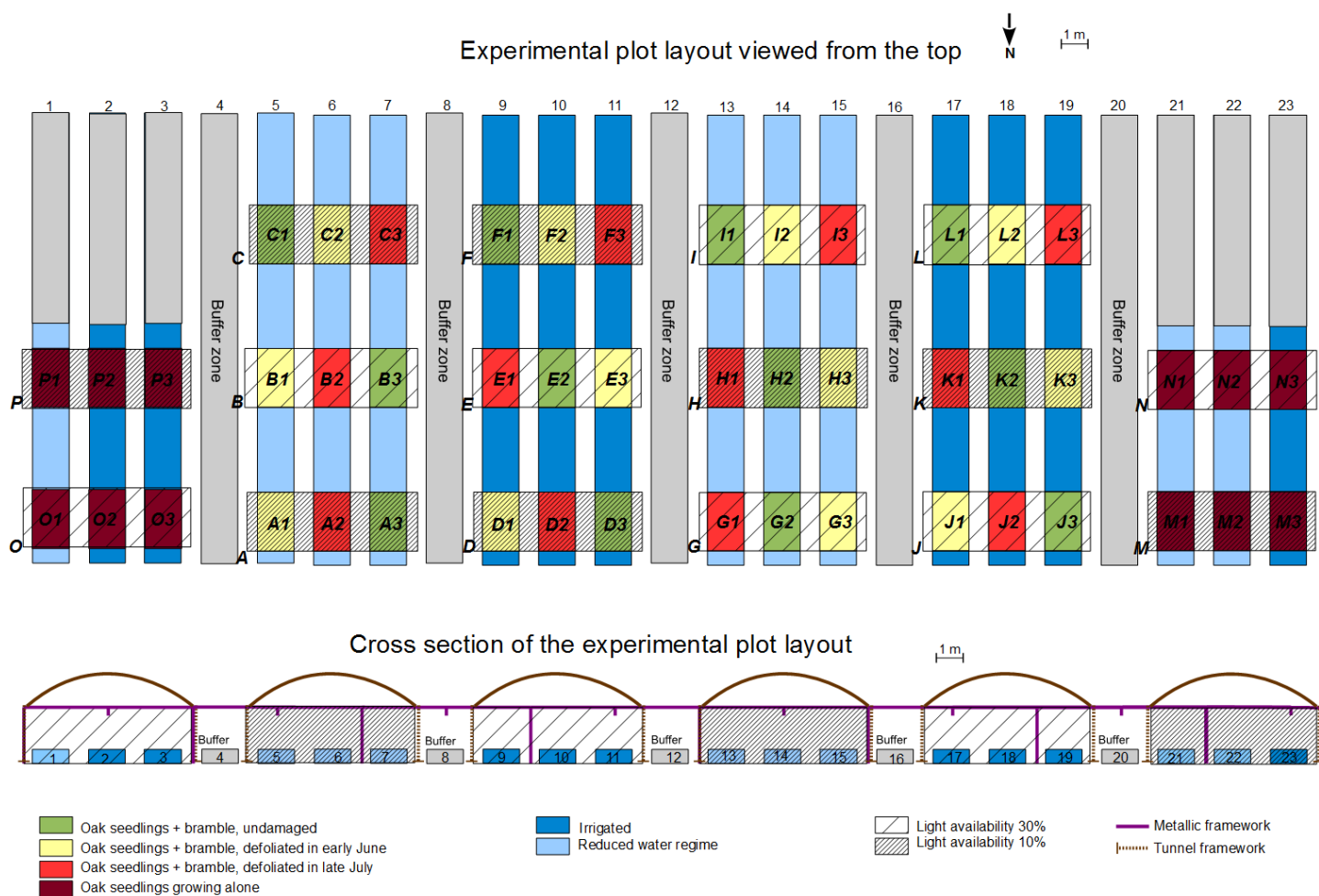


Fig. A37. Nursery experiment in central France with two-year-old oak seedlings in competition with bramble. The experiment manipulated three factors in a cross-factorial design: three bramble defoliation modes $\times$ two light availabilities $\times$ two water regimes, and a control without brambles $\times$ two light availabilities $\times$ two water regimes, thus making 16 different treatment combinations.

4.1.2.10 SUPPLEMENTARY MATERIAL : TABLE A.1

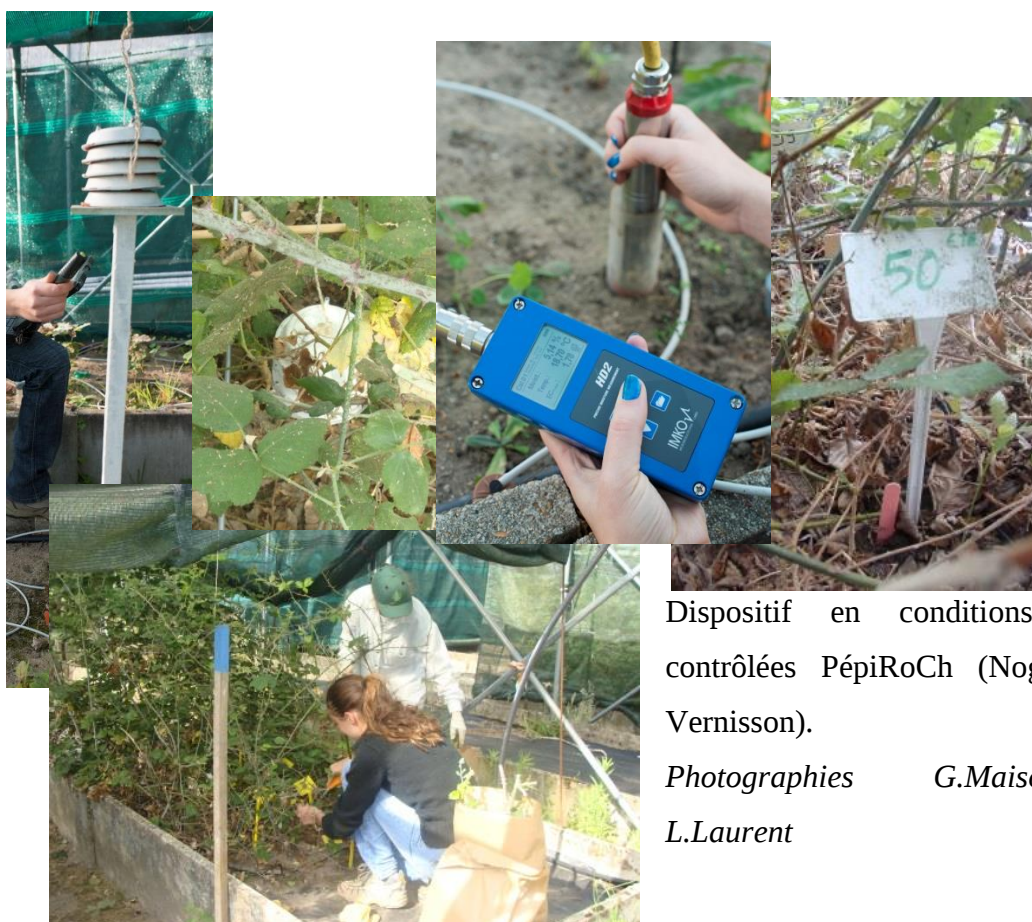
How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients?

Lisa Laurent, Anders Mårell, Nathalie Korboulewsky, Sonia Saïd, Philippe Balandier

Table A1. Summary table of annual oak seedling and bramble performance according to water regime, light availability and defoliation mode. (oak seedling diameter increment, Di; oak seedling height increment, Hi; oak seedling survival, S, oak seedling live branches, B; and bramble LAI, LAI). Mean $\pm$ SE (min, max). Results from a nursery experiment in central France with two-year-old oak seedlings in competition with bramble.

Water availability	Light availability	(Deer) defoliation	Oak seedlings				Bramble
			Di (mm)	Hi (cm)	S (%)	B	LAI (m ² .m ⁻²)
Irrigated	10%	No bramble	1.6 $\pm$ 0.1 (-0.1, 3.5)	12.5 $\pm$ 0.9 (0.7, 45.6)	96.2 $\pm$ 2.6	0.9 $\pm$ 0.1 (0, 4)	/
Irrigated	10%	Undamaged	1.1 $\pm$ 0.1 (-0.3, 2.2)	10.6 $\pm$ 1.1 (-1.1, 34)	75.9 $\pm$ 5.9	0.4 $\pm$ 0.1 (0, 4)	2.7 $\pm$ 0.03 (2.7 $\pm$ 2.8)
Irrigated	10%	June	1.1 $\pm$ 0.1 (-0.6, 2.6)	10.6 $\pm$ 0.8 (0.5, 30.2)	96.7 $\pm$ 2.3	0.4 $\pm$ 0.1 (0, 3)	1.3 $\pm$ 0.1 (1.1, 1.6)
Irrigated	10%	July	1.1 $\pm$ 0.1 (-0.2, 2.3)	9.9 $\pm$ 0.7 (-1.1, 27.2)	88.2 $\pm$ 3.9	0.4 $\pm$ 0.1 (0, 2)	1.5 $\pm$ 0.1 (1.3, 1.7)
Irrigated	30%	No bramble	2.0 $\pm$ 0.1 (0.3, 3.8)	11.32 $\pm$ 1.1 (-1.9, 53.2)	100.0 $\pm$ 00	1.2 $\pm$ 0.2 (0, 8)	/
Irrigated	30%	Undamaged	1.0 $\pm$ 0.1 (-0.1, 2.2)	10.3 $\pm$ 0.9 (0.4, 24.4)	70.7 $\pm$ 6.0	0.4 $\pm$ 0.1 (0, 4)	3.6 $\pm$ 0.2 (3.1, 3.8)
Irrigated	30%	June	1.1 $\pm$ 0.1 (-0.5, 2.8)	10.7 $\pm$ 0.9 (-0.2, 28.5)	91.4 $\pm$ 3.7	0.3 $\pm$ 0.1 (0, 3)	2.3 $\pm$ 0.3 (1.7, 2.7)
Irrigated	30%	July	1.1 $\pm$ 0.1 (-0.1, 2.8)	10.3 $\pm$ 0.9 (-1.6, 25.1)	92.3 $\pm$ 3.7	0.7 $\pm$ 0.1 (0, 3)	2.6 $\pm$ 0.2 (2.3, 3.1)
Reduced water regime	10%	No bramble	1.4 $\pm$ 0.1 (-0.7, 2.8)	9.7 $\pm$ 0.8 (-8.4, 29.8)	96.4 $\pm$ 2.5	0.7 $\pm$ 0.1 (0, 4)	/
Reduced water regime	10%	Undamaged	1.1 $\pm$ 0.1 (-1.7, 2.5)	10.0 $\pm$ 0.8 (0.3, 27.9)	80.6 $\pm$ 5.1	0.4 $\pm$ 0.1 (0, 3)	1.9 $\pm$ 0.3 (1.3, 2.6)
Reduced water regime	10%	June	1.0 $\pm$ 0.1 (-1.2, 2.6)	10.22 $\pm$ 0.8 (1.4, 25.4)	86.5 $\pm$ 4.8	0.6 $\pm$ 0.1 (0, 5)	1.5 $\pm$ 0.1 (1.2, 1.7)
Reduced water regime	10%	July	1.1 $\pm$ 0.1 (-0.2, 2.7)	9.9 $\pm$ 0.9 (0.7, 29.2)	89 $\pm$ 4.2	0.7 $\pm$ 0.1 (0, 5)	1.4 $\pm$ 0.3 (0.7, 1.7)
Reduced water regime	30%	No bramble	1.7 $\pm$ 0.1 (-0.5, 3.8)	10.0 $\pm$ 0.8 (-1.1, 27.5)	100.0 $\pm$ 00	1.2 $\pm$ 0.2 (0, 6)	/
Reduced water regime	30%	Undamaged	1.3 $\pm$ 0.1 (-0.1, 2.8)	10.7 $\pm$ 0.8 (-3, 22)	73.8 $\pm$ 5.7	0.5 $\pm$ 0.1 (0, 2)	3.3 $\pm$ 0.1 (3.2, 3.4)
Reduced water regime	30%	June	1.3 $\pm$ 0.1 (0.1, 3.3)	12.23 $\pm$ 0.9 (1.3, 29.6)	82.3 $\pm$ 4.9	0.5 $\pm$ 0.1 (0, 4)	1.9 $\pm$ 0.1 (1.8, 2.0)
Reduced water regime	30%	July	1.1 $\pm$ 0.1 (0, 2.7)	10.0 $\pm$ 1.0 (-0.6, 29.3)	84 $\pm$ 5.2	0.7 $\pm$ 0.1 (0, 3)	2.3 $\pm$ 0.3 (2.0, 2.9)

4.2 PARTIE II : EFFETS INDIRECTS DE LA CANOPEE ARBOREE ET DE LA DEFOLIATION PAR LE CHEVREUIL SUR LES PERFORMANCES DES SEMIS DE CHENE VIA LE CONTROLE DU RONCIER.



Dispositif en conditions semi-contrôlées PépiRoCh (Nogent-sur-Vernisson).

Photographies G.Maisonneuve,
L.Laurent

Article : Indirect facilitation of deer herbivory and tree canopy shading on oak seedling survival.

Laurent L., Mårell A., Coinus S., Korboulewsky N., Saïd S., Balandier P.

4.2.1 EFFETS DIRECTS ET INDIRECTS DE L'OMBRAGE PAR LA CANOPEE ARBOREE ET DE LA DEFOLIATION SUR LES SEMIS DE CHENE VIA LE CONTROLE DE LA VEGETATION INTERFERENTE : ROLE DU MICROCLIMAT ET DE LA DISPONIBILITE EN RESSOURCES

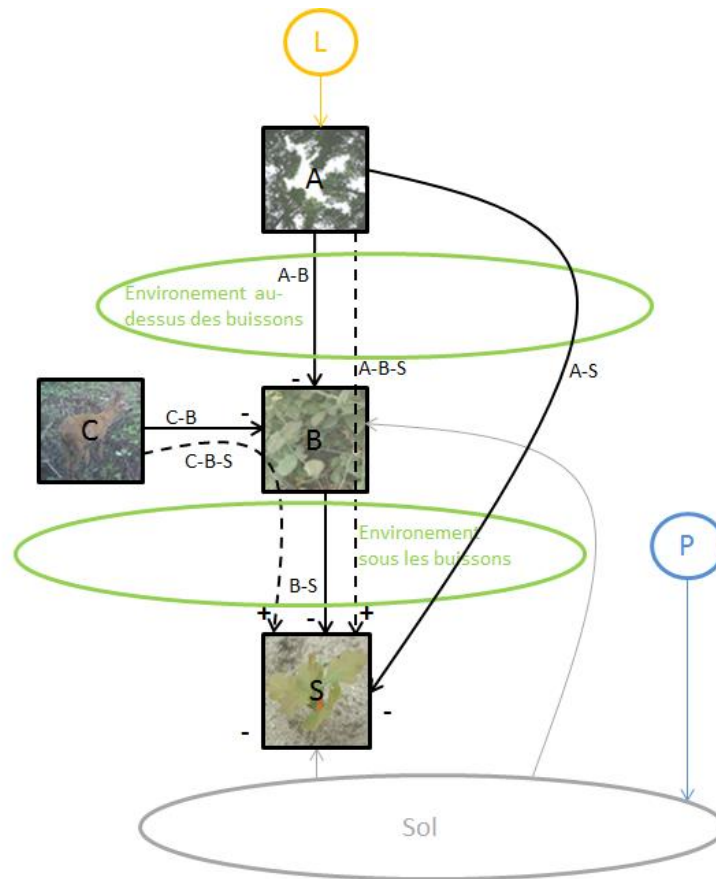


Fig. 38. Schématisation des hypothèses de la partie II. Modèle conceptuel du système complexe comportant quatre compartiments biotiques en interaction (carrés), deux ressources (cercles) et les conditions environnementales (ovales). Les quatre compartiments biotiques sont la canopée arborée (A), les cervidés (C), les buissons de ronce (B) et les semis de chêne (S). Les flèches continues représentent les effets directs entre les compartiments biotiques et les flèches discontinues représentent la facilitation indirecte de A (A-B-S) et de C (C-B-C) sur S via B. L'environnement au-dessus de la végétation de sous-bois est caractérisé par l'environnement abiotique au-dessus de B (Température, VPD) via lequel s'exercent les effets directs de T sur B. L'environnement au niveau des semis de chêne caractérise l'environnement abiotique sous B via lequel s'exercent les effets de B sur O et les effets indirects ABS et CBS. Les cercles représentent les apports de précipitation (P) et de lumière (L) extérieurs au système.

Les effets directs ont un rôle déterminant dans la structuration et la composition des communautés végétales. Depuis quelques années, les scientifiques s'intéressent également au rôle des **effets indirects**. Dans cette optique, certaines études cherchent à **séparer et quantifier les effets directs et indirects régissant les interactions complexes**. Cependant, **très peu d'études s'intéressent en parallèles aux mécanismes d'actions sous-jacents** (modification du microclimat, modification de la disponibilité en ressources, protection contre les herbivores...).

Dans cet article, nous avons à la fois (i) **séparé les effets directs et indirects** et (ii) **étudié les mécanismes sous-jacents dans un système complexe** (à quatre compartiments) **via le suivi des conditions environnementales**. Nous avons posé les hypothèses que l'effet de la canopée arborée / de l'abrouissement sur la régénération ligneuse passe à la fois par **H3a des interactions directes négatives** et **H3b des interactions indirectes positives** (via le contrôle du développement de la végétation interférente). Par ailleurs, ces effets directs et indirects s'exercent via **H4a la modification de la disponibilité en ressources** et **H4b la modification du microclimat**. L'utilisation de "*structural equation modeling*" (SEM) a permis de répondre à nos objectifs (Fig. 38).

En accord avec **H3a** et **H3b** le système complexe "ronce-chêne-chevreuil-canopée arborée" comporte **des effets directs négatifs et des effets indirects facilitatifs**. La **facilitation indirecte est susceptible d'être plus forte que la compétition indirecte ce qui amène à une résultante positive** : il y a facilitation de la survie des semis de chêne par la présence d'une canopée arborée fermée (éclairage 10%) via le contrôle du développement du roncier. Ce résultat souligne le fait que la **facilitation indirecte est sous-estimée dans les écosystèmes forestiers tempérés**. En parallèle, nous avons montré que ces effets sont modulés par les **conditions microclimatiques** (VPD, **H4b**) et par la **disponibilité en ressources** (lumière, **H4a**).

Cette approche a permis d'appréhender **la complexité du système forestier** avec des **paramètres (croissance / survie ...)** qui ne répondent pas de la même manière et qui suivent différentes trajectoires (contrôle de la lumière, contrôle du VPD, importance des réserves). De plus, la présence d'un **effet total de faible amplitude** s'explique par des phénomènes d'**annulation des différents effets**. Cette annulation est en partie due au phénomène de **compensation du roncier**. En effet, nous n'avons pas réussi à limiter le développement du roncier ni via l'éclairage ni via la défoliation (cf. Annexe 2).

Pour conclure, ces résultats montrent bien que les **SEM sont un cadre prometteur** à la compréhension des mécanismes derrière la dynamique des écosystèmes complexes.

4.2.2 *INDIRECT FACILITATION OF DEER HERBIVORY AND TREE CANOPY SHADING ON OAK SEEDLING SURVIVAL.*

Lisa Laurent^{1*}, Anders Mårell¹, Samantha Coinus¹, Nathalie Korboulewsky¹, Sonia Saïd², Philippe Balandier¹

¹ Institut national de Recherche en Sciences et technologies pour l'Environnement et l'Agriculture, UR EFNO, F-45290 Nogent-Sur-Vernisson, France.

² Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertises, Unité Cervidés-Sanglier, "Montfort", 01330 Birieux, France.

*Corresponding author: Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France. Tel: 02.38.95.03.41.

E-mail: lisa.laurent@irstea.fr

En préparation.

4.2.2.1 *ABSTRACT*

Indirect effects between organisms are common phenomena, but their role in community dynamics and ecosystem functioning is still controversial. Partly because measuring the strength of indirect effects is inherently difficult, and even more so, the disentangling of effects takes multiple pathways. We tried to overcome these hurdles by studying an experimental system simulating four interacting biotic compartments: adult trees (donor) through their shading effects, deer (donor) via defoliation of a plant competitor, bramble (transmitter) thickets as competing vegetation, and oak seedlings (recipient) as the target species. We used structural equation modeling to show that both simulated (tree) shading and (deer) defoliation indirectly affect oak seedling performance via the bramble thicket: we found evidence of an indirect facilitation from tree shading and defoliation on oak seedling survival which overrode the observed negative direct effects of shading and defoliation. All these effects were mediated by modifications of resource availability (light) and microclimatic conditions (vapor pressure deficit, VPD) above and below the bramble thicket. Moreover, our results highlight the complexity of the system; indeed, the indirect effects take different pathways for the three demographic parameters (seedling survival and height and diameter growth). The complexity was further evidenced by the presence of weak overall effects because of cancelling phenomena, partly due to compensatory growth responses of bramble in response to shading and defoliation. Our results demonstrate that indirect effects are difficult to predict because of interaction complexity, but that structural equation modeling provides a promising framework help understand the mechanisms behind multispecies dynamics.

Keywords: complex interactions, seedling recruitment; community dynamics, microclimate, resource availability

4.2.2.2 INTRODUCTION

The role of biotic interactions in determining ecosystem functioning and species assemblages is a highly controversial topic ([Maestre et al., 2010](#); [Wisz et al., 2013](#)). This is partly due to the difficulty of measuring the strength of interactions in multispecies systems ([Wootton and Emmerson, 2005](#)), in particular the significance of indirect effects acting through multiple pathways. Though controversial at the ecosystem level, there is no doubt that biological interactions affect the abundance, growth and fecundity of species, whether through direct pairwise interactions or complex interactions among several species ([Weigelt et al., 2007](#); [Jensen et al., 2012a](#); [Ligot et al., 2013](#)). The growing interest in indirect effects stems from work on food web ecology and community dynamics, which have shown that indirect effects may be as important as direct effects in structuring communities ([Schoener, 1993](#); [Menge, 1995](#)). The importance of indirect effects for community dynamics has been further emphasized by studies that have shown that indirect effects play important roles in biological invasions ([White et al., 2006](#)), pest and weed management ([Shennan, 2008](#)), restoration of degraded ecosystems ([Gómez-Aparicio, 2009](#)), species coexistence ([Brooker et al., 2008](#)) as well as in top-down and bottom-up relationships ([Kuijper et al., 2010](#)).

An indirect effect is the effect of an associate species A (donor) on a focal species B (recipient) that operates through an intermediate species C (transmitter) ([Abrams, 1995](#); [Sotomayor and Lortie, 2015](#)). If a donor species modifies the physical environment, indirect effects can be referred to as ecosystem engineering ([Crooks, 2002](#)). Indeed, donor species can modify the physical environment either by controlling the availability of resources (e.g. light, water and nutrients for plants, or food and shelter for animals) or by changing the microclimatic conditions (e.g. temperature, humidity, wind speed). In both cases, the physical alteration of abiotic factors may affect key physiological processes of transmitter and recipient species (e.g. photosynthesis for plants), which in turn affect their demographic performance (growth, survival and fecundity) ([Gómez-Aparicio et al., 2004](#)). Keeping this in mind, we focused on a system with four interacting biotic compartments: tree canopy (T), roe deer (D, *Capreolus capreolus*), bramble (B, *Rubus sect. fruticosi*) and oak seedlings (O, *Quercus petraea*) (Fig. 39).

Trees are a major determinant of resource availability and microclimatic conditions in forest systems ([Cannell et al., 1996](#)). The tree canopy decreases rainfall and light availability at ground level, reduces temperatures and increases humidity beneath it ([Souch and Souch, 1993](#); [Niinemets, 2010](#)). More specifically, the tree canopy intercepts light and thus directly modifies understory light availability ([Niinemets, 2010](#)), which in turn determines the development of

understory vegetation, including forest regeneration (Fig. 39 arrow T-B). Indeed, [Balandier et al. \(2013\)](#) showed that *Rubus fruticosus* cover increases with light. Moreover, the tree canopy modulates the vapor pressure deficit (VPD) ([Chellemi and Britton, 1992](#)), which in turn is able to modulate bramble development ([Gobin et al., 2015](#)). Understory vegetation also contributes to determining understory resource availability (light, water and nutrients) and to changing microclimatic conditions (*e.g.* air temperature and VPD) ([Collet et al., 1998](#)). However, the role of these abiotic changes on tree seedling performances is unclear. Indeed, [Collet et al. \(1998\)](#) showed that these effects (VPD, temperature and light) were not strong enough to modify sessile oak seedling growth or photosynthesis in young sessile oak plantations. In another study, however, understory vegetation competition for nutrients and water led to a strong reduction in tree seedling height growth, diameter growth and survival in a temperate environment ([Coll et al., 2003](#)).

Deer browsing is another important driver of understory vegetation structure, composition and diversity (Fig. 39 arrow D-B) ([Rooney, 2009](#); [Bradshaw and Waller, 2016](#)). By means of browsing, fraying and bark stripping, deers cause harm to forest regeneration and seedling growth ([Tremblay et al., 2007](#)) and dense deer populations may lead to biotic impoverishment and a homogenization of forest understory plant communities ([Rooney, 2009](#); [Martin et al., 2010](#)). Further, selective browsing by deer decreases the abundance and cover of palatable shrubs and trees, thereby indirectly modifying forest succession ([Kuijper et al., 2010](#); [Hidding et al., 2013](#)). Selective browsing on plants other than shrubs and trees also modifies understory plant communities, thus triggering alternative successional trajectories through indirect effects ([Augustine and McNaughton, 1998](#)).

The effects of resource availability, understory vegetation and deer browsing on tree regeneration have often been studied as isolated phenomena whereas, obviously, under natural conditions these regulators act together to give rise to complex outcomes ([Díaz-Sierra et al., 2010](#); [Song et al., 2012](#)). We are unaware of any study that simultaneously examines the outcome of such indirect effects by multiple donor species, or that has elucidated the different mechanisms involved by comparing the strength of different pathways (additive and subtractive effects). We focused on an experimental system enabling us to simulate four interacting biotic compartments: adult trees (donor) through their shading effects, roe deer (donor) through the defoliation of a plant competitor, brambles (transmitter) as competing vegetation, and oak seedlings (recipient) as the target species. A controlled cross-factorial experiment was set up with (i) two below-tree canopy light availabilities (10 and 30% of incident light), (ii) two water availabilities (normal rainfall and reduced water regime), and (iii) three bramble defoliation

levels simulating the damage caused by roe deer on bramble thickets in *in-situ* conditions (undamaged bramble, bramble defoliated in early June and bramble defoliated in late July). We determined direct and indirect causality among abiotic and biotic factors thanks to structural equation modeling (SEM) analysis. Indeed, SEM separates direct and indirect effects well ([Strauss, 1991](#); [Wootton, 1994](#)). This paper explores the following four hypotheses:

H1. Tree canopy shading and defoliation by deer directly reduce bramble growth.

H2. Increased bramble cover decreases light availability, VPD and temperature underneath the bramble thicket.

H3. The micro-environment underneath the bramble thicket modifies oak seedling diameter growth, height growth and survival of through multiple pathways.

H4. The effects on bramble LAI of tree canopy shading combined with bramble defoliation are strong enough to impact oak seedling fitness via modifications in resource availability and micro-environmental conditions.

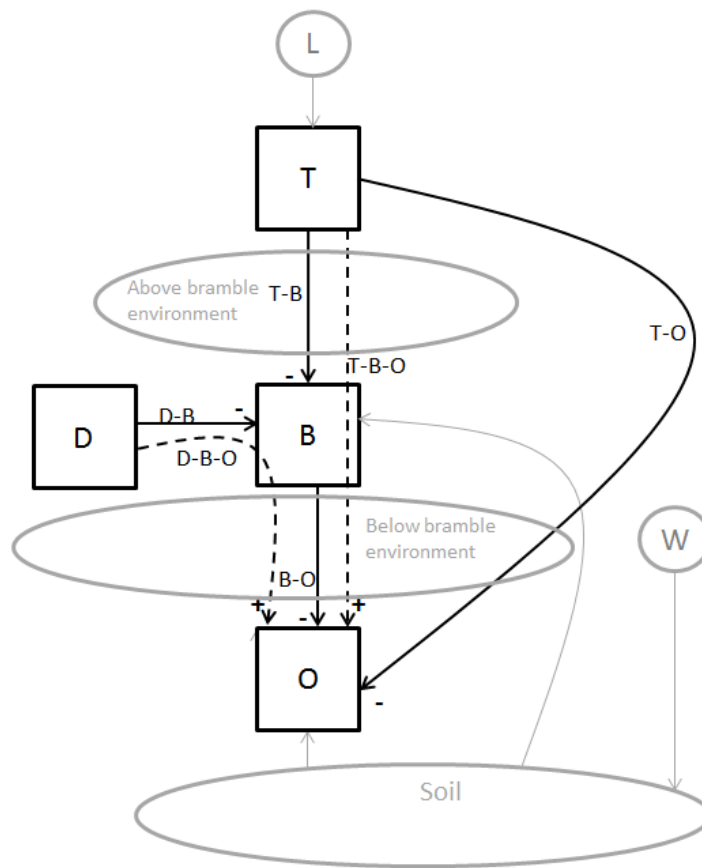


Fig. 39. Conceptual model of the dynamic system studied involving four biotic compartments (squares), two resources (circles) and three understory compartments (ovals). The four interacting biotic compartments are tree canopy (T), roe deer (D, *Capreolus capreolus*), bramble cover (B, *Rubus sect. fruticosi*) and oak seedlings (O, *Quercus petraea*). The solid black arrows represent direct effects between biotic compartments (T-B, D-B and B-O) and the dashed black arrows represent indirect facilitation of T (T-B-O) and D (D-B-O) on O via B. The environment above the bramble thicket is characterized by the abiotic environments above B (temperature, Vapor Pressure Deficit, light availability), through which direct effects between T and B (T-B) operate. The environment below the bramble thicket is characterized by the abiotic environment below B, through which direct effects between B and O (B-O) operate, as well as indirect effects between T, B and O (T –B-O) and between D, B and O (D-B-O). The circles represent the input of water (W) and light (L) external to the system. Direct negative effects of D on O (D-O) are not represented in this conceptual model as the objective of the study was to focus on the combined indirect effects of deer browsing and tree canopy on oak seedlings, and because the direct effects of deer browsing on oak seedlings are well described in the literature.

4.2.2.3 MATERIALS AND METHODS

STUDY AREA

The experiment was conducted under semi-controlled conditions in a plant nursery located at Nogent-sur-Vernisson in the center of France (47°50'06"N 2°45'40"E). The climate is oceanic with continental influences. The 44-year mean annual temperature was 11.1 ± 0.74 °C, with a mean annual precipitation of 727 ± 142 mm (local weather station data, 1970-2013). For the growing season (April-October), the corresponding annual means were 15.2 ± 0.84 °C and 419 ± 106 mm, respectively. The soil substrate was sandy (82% sand, 13% silt, 8% clay) and of moderate fertility (N_{total} : 0.71 ± 0.04 g/kg, P_{Dyer} : 0.466 ± 0.166 g/kg, CEC: 5.4 ± 1.9 meq/100g). The soil organic matter content was $2.1 \pm 0.3\%$, the pH_{water} equaled 6.1, and the C/N ratio was 16.9 ± 1.6 .

EXPERIMENTAL SETUP

The experiment combined three factors in a cross-factorial design: three bramble defoliation treatments $\times$ two light availabilities $\times$ two water regimes, giving 12 different treatment combinations. The experimental setup was replicated three times, for a total of 36 plots (2.1 m $\times$ 1.3 m) which were laid out in parallel beds oriented north-south (12 beds). For every three consecutive beds, a plastic roof was positioned to exclude rainfall and allow for lateral air flow (4 rainfall exclusion roofs). An integrated drip irrigation system allowed us to manipulate the water supply (see below for further details). Green shading nets, oriented east-west, were placed under the rainfall exclusion roofs to mimic tree canopy light interception (see below for further details). We transplanted 20 rooted stem cuttings of bramble (*Rubus sect. fruticosi*) into each plot in the middle of May 2012, then sowed 12 oak (*Quercus petraea*) acorns in a systematic 35 x 35 cm grid at the end of April 2014 (sessile oak acorns of controlled origin from a local provenance (QPE 105; from “Est Bassin Parisien”) delivered by the French National Forest Office (ONF)). A total of 432 acorns were sowed. Bramble was established two years before acorn sowing to simulate oak recruitment in established bramble thickets, as would be the case under natural conditions). The bramble cuttings originated from the “Loire Atlantique” region in France.

CONTROLLED FACTORS

Bramble defoliation

Only bramble was defoliated; we paid careful attention not to damage oak seedlings. Indeed, we wanted to study the mediated, indirect effects of bramble (the transmitter species) defoliation by a donor species (deer) on a recipient species (oak) ; we were not interested in quantifying the direct effects of deer browsing on oak seedlings as this has been largely covered by the literature (see for example; ([Gill et Beardall, 2001](#); [Stroh et al., 2008](#))). The bramble was subjected to clipping in 2013, 2014 and 2015. We performed (deer) defoliation considering only leaf removal and not saliva application while saliva has been shown to modify plant response to herbivory ([Pellissier, 2013](#)). Using a pair of scissors, we cut off (i) the leaflets at the base of all the compound leaves leaving the petiole intact, and (ii) the tip (5 cm) of all young apical shoots. This kind of clipping mimicked roe deer browsing on bramble in adjacent natural areas. We compared the response patterns among three different defoliation treatments: (i) unclipped control (bramble undamaged), (ii) early defoliation (bramble clipped in early June) and (iii) late defoliation (bramble clipped in late July). The defoliation removed approximately 95% of the leaves. Removed bramble tissue was dried (80°C) and weighed in order to measure biomass loss. The defoliation periods were used to define monitoring periods: period 1 ranged from 15-Apr-2015 to 30-May-2015 (before early defoliation); period 2 lasted from 11-Jun-2015 to 26-Aug-2015 (between early and late defoliation); and period 3 lasted from 30-Aug-2015 to 30-Sep-2015 (from late defoliation to the end of the growing season).

Tree canopy shading: Light availability

Tree canopy shading was simulated with green shading nets. Two light availabilities were obtained: (i) low light availability (10% of incident Photosynthetic Active Light (PAR)) to mimic the light below a closed canopy of adult trees, and (ii) moderate light availability (30% of incident PAR) to simulate light conditions in recently thinned oak stands. We used PAR Sensors (PAR quantum sensor SKP 215, Skye Instruments, UK) to measure the daily mean PAR underneath the shading nets at the set-up of the experiment. We used a 0.8-m-long linear ceptometer (AccuPAR, Decagon devices, USA) to monitor the PAR transmitted above and below the bramble thicket during the 2015 growing season. Data were corrected by taking into account the PAR measured in a nearby open area (50 m from the experiment) to take into account the variation in incident light. We then calculated the light availability relative to the incident light. PAR was recorded before and after each defoliation and at the end of the growing season. We used an exponential model to estimate daily light availability between two

consecutive measurement periods and averaged the daily values obtained during the four periods of interest (periods 1, 2 and 3, and the entire growing season).

Water availability: soil water content

Soil water availability was manipulated to obtain two water regimes: (i) a normal water regime, with constant irrigation throughout the growing season comparable to the seasonal average precipitation (50 mm per month), and (ii) a reduced water regime for which irrigation ceased for two months between mid-June and mid-August. Soil water availability was monitored twice a month throughout the growing season: the soil volumetric water content (SWC) was measured by Time Domain Reflectometry (TDR probe: TRIME-pico IPH). The soil relative volumetric water content was measured at 15 and 35 cm depths (two perpendicular measurements with a measurement volume of about 3000 ml): the TDR probe was inserted into polycarbonate tubes that had been installed previously in each plot (one tube per plot) and left in place for the entire experimental period.

Soil moisture becomes a limiting factor when the SWC falls below a threshold (WS_t) that no longer supports maximum photosynthesis ([Vicca et al., 2012](#)). We considered the WS_t to be a function of the permanent wilting point (SWC_{pwp}) and the maximum extractible water content (EW_{Cmax}) as follows: $WS_t = SWC_{pwp} + 0.4 \times EW_{Cmax}$. Thus, we obtained an index that integrated the duration as well as the intensity of the stress ([Granier et al., 1995](#)). We set WS_t at 5.9% by volume based on the following assumptions. (1) We considered the gravimetric soil water content at field capacity (SWC_{fc}) to be 8% by weight and the permanent wilting point SWC_{pwp} to be 3% ([Jamagne et al., 1977](#)). (2) Maximum extractible water content (EW_{Cmax}) was calculated as follows: $EW_{Cmax} = Da \times (SWC_{fc} - SWC_{pwp}) = 5.9\%$ by volume, with soil density, Da , 1.18 g. cm⁻³ (NF X 31-501) used for the weight to volume conversion.

MICROCLIMATIC CONDITIONS: AIR TEMPERATURE AND VPD

Microclimatic conditions in terms of air temperature (T_{air} , °C) and relative humidity (RH_{air} , %) were characterized above and below the bramble thicket and monitored over the entire growing period. T_{air} and RH_{air} were measured every 10 minutes with USB dataloggers (LOG32, Doctmann Electronic, Wertheim, Germany) in self-ventilated sensor shelters. Air water vapor pressure deficit (VPD, kPa) is a measure of air dryness: $VPD = P_{sat} - P_{air}$, where P_{sat} (in kPa) = $0.6112 \times \exp^{((17.62 \times T_{air}) / (T_{air} + 243.12))}$ and P_{air} (in kPa) = $P_{sat} \times RH / 100$. The higher the VPD, the lower stomatal conductance (limiting transpiration)

and photosynthesis ([Johnson et Ferrell, 1983](#)). [Day \(2000\)](#) showed that conductance and photosynthesis regulation (in *Picea rubens*) decreased in response to increasing VPD (from 2 kPa to 3.5 kPa), while [Johnson et Ferrell \(1983\)](#) showed that stomatal conductance decreased with increasing VPD between 0.5kPa and 2kPa. We therefore used the daily mean VPD measured below the bramble thicket to characterize the water stress experienced by the oak seedlings due to the microclimatic environment. For bramble, on the other hand, we characterized the water stress induced by the microclimatic environment based on a VPD threshold, 2.6kPa ($VPD_{baseline}$), above which bramble photosynthesis is negatively affected ([Gobin et al. \(2015\)](#): $VPD_{ref} = VPD - VPD_{baseline}$). Daily T_{air} and VPD mean values were estimated from data confined to an eight-hour daylight period (8:00 to 16:00) because it was during this period that the plants were actively transpiring water vapor. T_{air} and VPD were averaged and VPD_{ref} values were summed for the entire growing season, as well as for the other three monitoring periods.

DEMOGRAPHIC PARAMETERS: BRAMBLE GROWTH

Bramble leaf area index (LAI, m² leaf area per m² soil) was assessed before each defoliation period and at the end of the growing season as a proxy for general bramble development in 2013, 2014 and 2015, and because LAI is a key driver of microclimates. The LAI was estimated using a vertically projected point technique and calculated according to [Balandier et al. \(2013\)](#). In order to estimate regrowth, we assumed the LAI to be equal to 0.05 after defoliation and then recovered with an exponential rate to reach the LAI value estimated the following measuring campaign. The LAI was averaged over the entire growing season and for the three other monitoring periods.

DEMOGRAPHIC PARAMETERS: OAK SEEDLING GROWTH AND SURVIVAL

Oak seedling height (with stem stretched) and stem basal diameter (two perpendicular measurements (at 1 cm on the stem) were measured at the end of the 2014 and 2015 growing seasons. We then calculated the annual increment in height and diameter as the difference between 2014 and 2015. In addition, we recorded the number of surviving individual plants at the end of each monitoring period.

Selection of Structural Equation Modeling

[Wootton \(1994\)](#) proposed using path analysis to detect and measure the strength of indirect effects. In our study, we chose the framework of structural equation modeling to estimate direct and indirect effects between resources (light, water), microclimatic conditions (temperature, VPD), biotic factors (bramble defoliation period) and plant performance (bramble and oak growth and survival) based on a priori knowledge of the interactions assumed to occur between these variables. Piecewise SEM makes it possible to model data that struggles to meet the assumptions of classical SEM analysis (Gaussian distribution), or to incorporate spatial dependence ([Colman et al., 2014](#); [Lefcheck, 2015](#)). Indeed, to account for our nested design, rainfall exclusion roofs, shading nets and study plots were treated as random factors. We fitted our estimates with generalized linear mixed-effects models (GLMM, package lme4; [Bates et al. \(2014\)](#)) when the probability distribution associated with a dependent variable was binomial (seedling survival). Otherwise, linear mixed models (LMM, package nlme; [Pinheiro et al. \(2013\)](#)) were used. We deleted non-significant pathways until only significant interactions remained in the model ([Colman et al., 2014](#)). Standardized SEM coefficients were calculated following piecewise SEM. The SEM fit was evaluated with Shipley's test of d-separation, Fisher's C statistic (p-value <0.05 meant no SEM was missing and the model was well fitted), and the Akaike Information Criterion (AIC) ([Shipley, 2009](#)). A separate SEM was constructed for each period and each oak seedling response variable. The effect of a focal variable on a response variable was obtained by adding the values of all the pathways linking the focal variable to the response variable. A pathway value was obtained by multiplying all the coefficients along this path. All the analyses were performed with the R 3.1.0 statistical package ([R Core Team, 2014](#)).

Model justification

We constructed an *a priori* model based on prior knowledge of the system. Tree shading (10 and 30% PAR), soil water availability through water regimes (normal and moderate) and bramble defoliation (undamaged, June and July defoliations) were considered to be exogenous variables (inherent to the experimental setup). The *a priori* hypotheses with regard to (i) the microclimatic conditions above the bramble thicket, (ii) bramble thicket growth, (iii) light availability and microclimatic conditions below the bramble thicket, (iv) soil water availability belowground, and (v) oak seedling performance are summarized in Fig. 40.

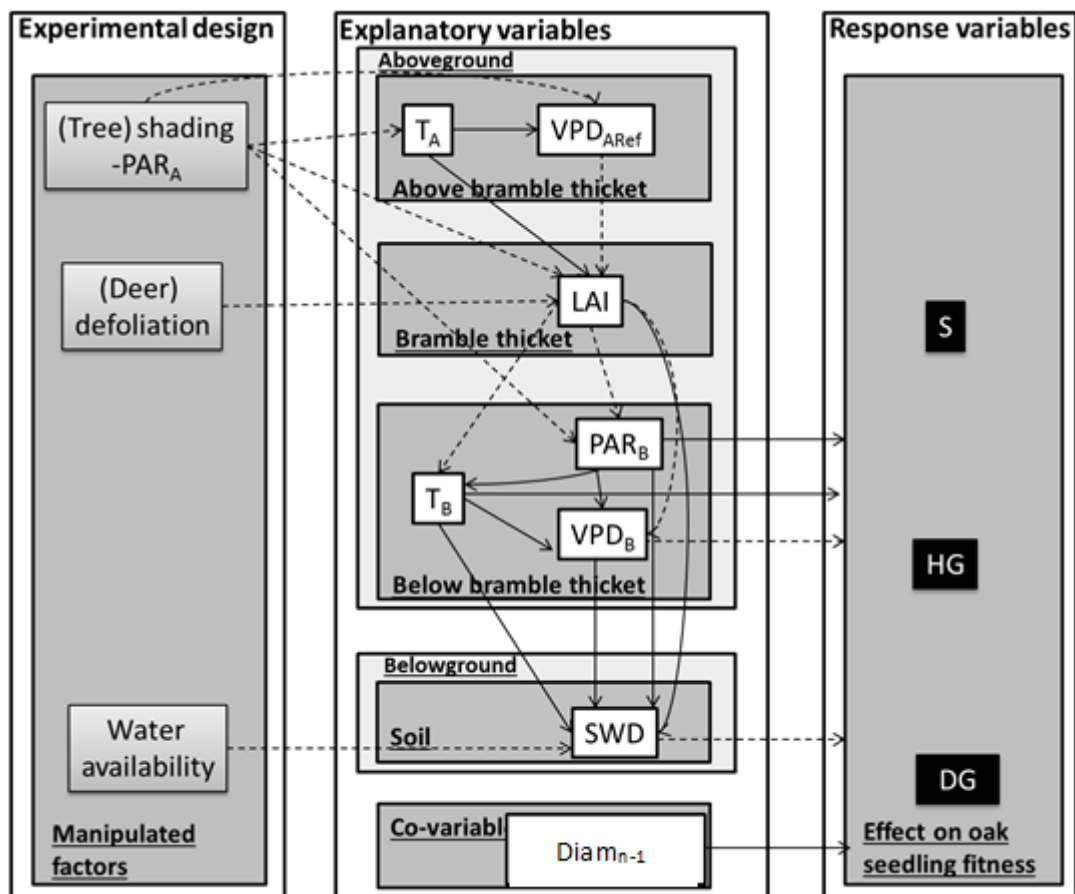


Fig. 40. *A priori* piecewise structural equation model with resource availability (light and water) and simulated deer defoliation (herbivory) of the bramble thicket as predictors of performance when seedlings are growing below the bramble thicket. Arrows indicate direction of effect. Dashed lines represent negative interaction pathways, and solid lines represent positive ones. Light availability, PAR; air temperature, T_{air}; vapor pressure deficit, VPD; Sum of VPD above 2.6 kPa, VPD_{ref}; leaf area index, LAI; soil water deficit, SWD; Diameter the previous year, Diam_{n-1}. The subscript A is used for variables recorded above the bramble thicket and B for variables recorded below.

4.2.2.4 RESULTS

The SEM diagram in Fig 41 illustrates the direction and nature of the direct effects obtained by the SEM for the entire growing season and for period 2. Causality links depended on the study period but a similar SEM structure was found for all three study periods and for the entire growing season (See Fig S.46 in supplementary material).

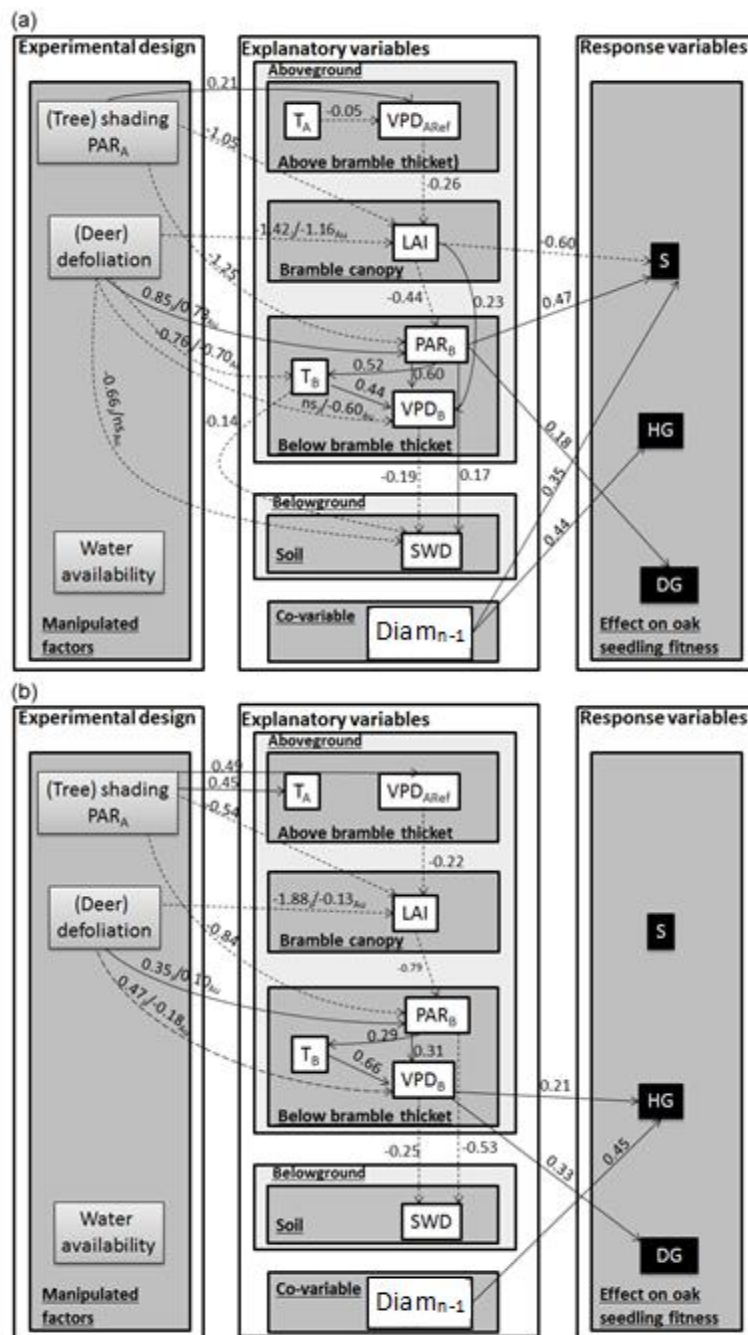


Fig. 41. Best piecewise structural equation model showing direct pathways influencing oak seedling performance for (a) the entire growing season. - Survival: Fisher's $C = 60$; $P = 0.22$; $AIC_C = 204$. Height growth: Fisher's $C = 55$; $P = 0.365$; $AIC_C = 192$. Diameter growth: Fisher's $C = 38$; $P = 0.707$; $AIC_C = 176$; and (b) period 2 (from early June to late July) - Height growth: Fisher's $C = 88$; $P = 0.132$; $AIC_C = 222$. Diameter growth: Fisher's $C = 71.44$; $P = 0.11$; $AIC_C = 205$. Arrows indicate direction of effect. We report the SEM coefficients as standardized effect sizes. Dashed lines represent negative interaction pathways ($P < 0.05$, piecewise SEM) and solid lines represent positive ones ($P < 0.05$, piecewise SEM).

MICRO-ENVIRONMENT ABOVE BRAMBLES

The mean daily PAR_A at the beginning of the study in August 2012 was $10.9 \pm 1.1\%$ and $28.3 \pm 1.1\%$ for the low and medium light availability modalities, respectively. The minimum seasonal soil water content was $7.8 \pm 0.4\%$ at 15 cm deep. Superficial drought (SWC below WS_t at 15 cm deep) started around 27-May-2015 and lasted 65 ± 8 days. Soil moisture content never fell below the WS_t for deeper measurements. The quantity of dry mass removed during the simulated defoliation campaigns (2014-2015) depended on understory light availability (LMM, p-value <0.001) and period of defoliation (LMM, p-value <0.05). Removed biomass was higher at 30% relative light (545 ± 20 g) than at 10% relative light (188.6 ± 20 g) and was higher in June (398 ± 20 g) than in July (336 ± 20 g).

BRAMBLE COVER, LAI

More than 91% (value adjusted for random effects) of the LAI variation obtained from data monitored over the entire growing season was explained by the SEM model. In accordance with our *a priori* SEM, (deer) defoliation and (tree) shading had a negative direct effect on bramble LAI for all the study periods (Fig. 43). Moreover, VPD_{ref} (sum of daily $VPD > 2.6$ KPa) above bramble thicket had a significant negative effect on bramble cover for all periods considered (Fig. 43). On the whole, defoliation most affected annual bramble LAI, followed by light, and then VPD_{Aref} (Fig. 42). Furthermore, even though LAI values at the beginning of the growing season (before June defoliation) for 2013, 2014 and 2015 were similar among the three defoliation treatments, at the end of the growing season LAI was significantly higher for undamaged bramble thickets (2.7 ± 0.1) than for bramble thicket defoliated either in June (2.4 ± 0.1) or in late July (2.3 ± 0.1). Indeed, LAI at the beginning of the growing season only depended on PAR_A and year: bramble LAI was higher at 30% PAR_A (4.4 ± 0.1) than at 10% PAR_A (2.8 ± 0.1) and was significantly higher in 2015 (4.1 ± 0.1) than in 2013 or 2014 (3.2 ± 0.1 and 3.4 ± 0.1 respectively).

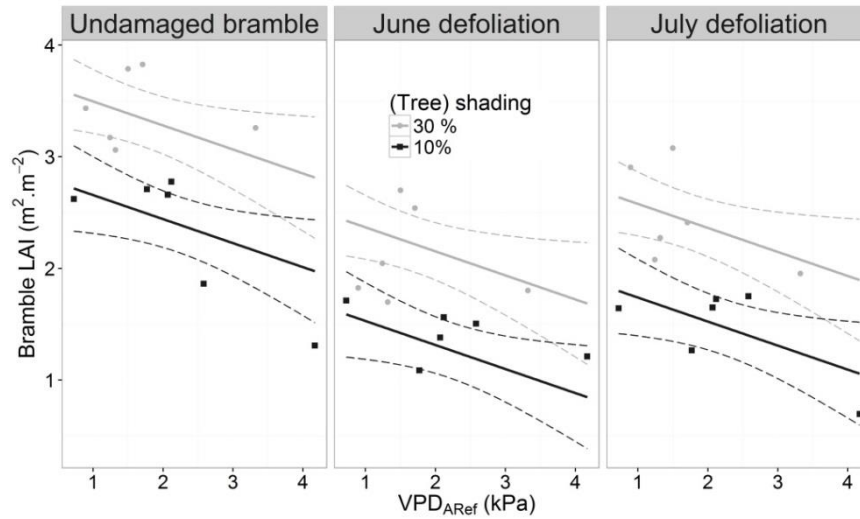


Fig. 42. Relationship between average annual bramble LAI and annual VPD_{Aref} according to (tree) shading (10% vs 30% PAR_A) and (deer) defoliation treatments (bramble undamaged, bramble defoliated in June and bramble defoliated in July). Solid lines indicate mixed linear regressions between the two quantitative variables and the dashed lines show 95% confidence intervals

MICRO-ENVIRONMENT BELOW BRAMBLES

The amplitude of bramble LAI effect on PAR_B was about twice as great as its effect on VPD_B for annual data (

Fig. 41). VPD_B was positively correlated to bramble LAI at annual level and for the first growing period but negatively correlated for the end of the growing season. The linear mixed model showed that PAR_B available for oak seedlings was significantly lower than PAR_A . Moreover, more than 66% (value adjusted for random effects) of the variation in PAR_B , obtained from data monitored over the entire growing season, was explained by the SEM model. In accordance with our *a priori* piecewise SEM, the SEM coefficient from bramble LAI to PAR_B was significantly negative (

Fig. 41 and Fig. 43) Furthermore, PAR_B was greater for brambles grown under 30% PAR ($5.6 \pm 0.3\%$) than for those in the 10% treatment ($3.3 \pm 0.3\%$). PAR_B was lower for undamaged bramble thickets ($3.4 \pm 0.2\%$) than for defoliated brambles in June or July ($4.8 \pm 0.2\%$ and $5.0 \pm 0.2\%$, respectively). Light availability below brambles at any given time

depended on the interaction between the defoliation treatment and the measurement period (Fig. 44). Indeed, after each defoliation, light availability increased (from $2.0 \pm 0.6\%$ before defoliation to $7.0 \pm 0.6\%$ after defoliation in June and from $3.6 \pm 0.6\%$ before to $7.6 \pm 0.6\%$ after defoliation in July) (Fig. 44).

During the entire growing season, VPD below bramble thicket was significantly lower than VPD_A (slope=0.85; p-value<0.001; **Table 2**). Furthermore, more than 87% (value adjusted for random effects) of VPD_B variations obtained from data over the entire growing season was explained by the SEM. In accordance with our *a priori* SEM, VPD_B (annual data) was positively correlated with light availability below bramble thicket (LMM, $VPD_B = -0.20 + 0.02 \times PAR_B$, p-value<0.05), with annual average bramble LAI (LMM, $VPD_B = -0.20 + 0.02 \times LAI$, p-value<0.05) and with temperature below bramble thicket (LMM, $VPD_B = -0.20 + 0.04 \times T_B$, p-value<0.05).

During the entire growing season, temperature below bramble thicket was significantly lower than temperature above bramble thicket (LMM, slope=0.96; p-value<0.001, table 1). SEM showed that T_B significantly depends on light availability below bramble thicket (LMM, $T_B = 16.7 + 0.2 \times PAR_B$, p-value<0.01) and defoliation treatment (negatively) (Fig. 41)).

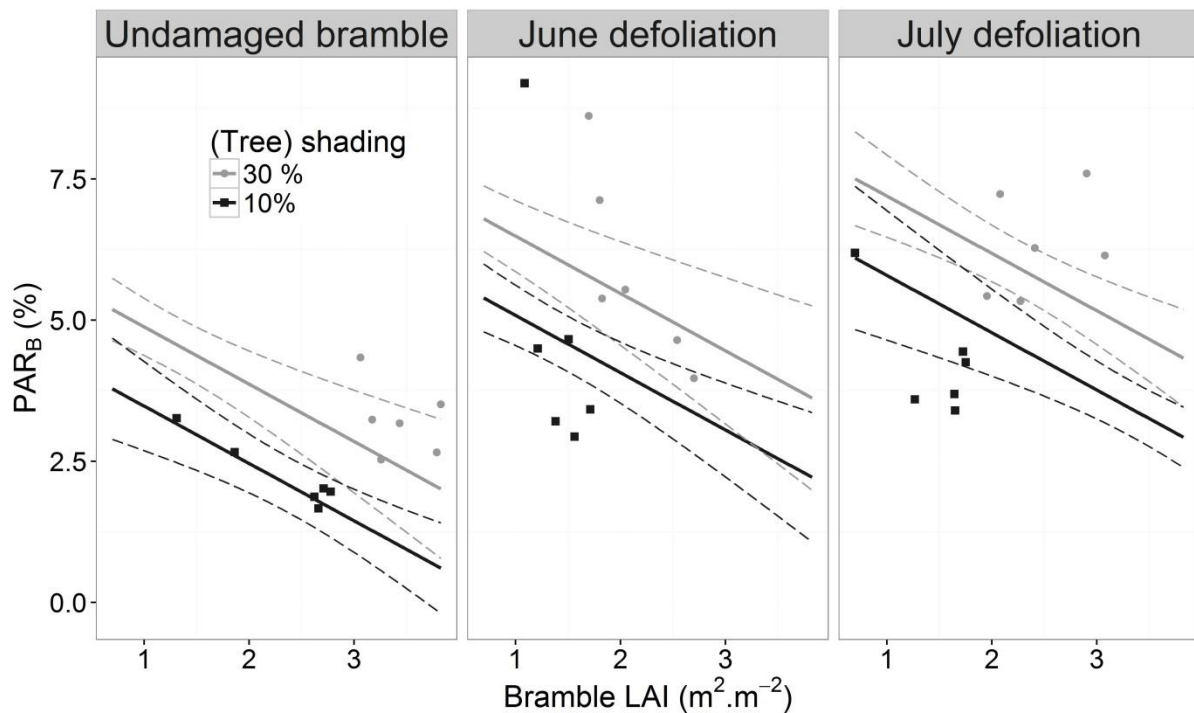


Fig. 43. PAR_B according to (tree) shading (10% vs 30%) and bramble defoliation treatment (Bramble undamaged, bramble defoliated in June and bramble defoliated in July) according to average annual bramble LAI. Solid lines indicate mixed linear regressions between the two quantitative variables and dashed lines represent 95% confidence intervals

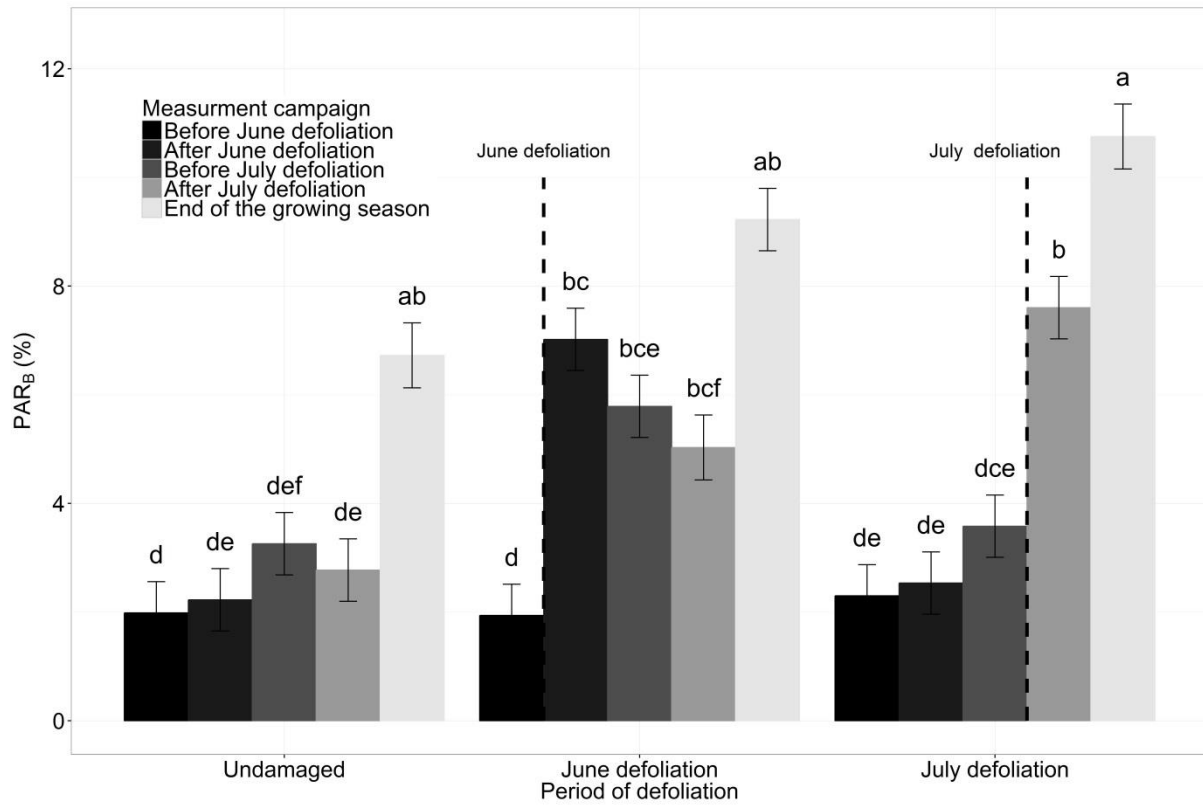


Fig. 44. PAR_B (mean $\pm$ SE) for 5 monitoring campaigns (2015) according to bramble treatment: undamaged bramble, bramble defoliated in June and bramble defoliated in late July. The relationships were evaluated using linear mixed effect modeling. Letters next to the bar plot indicate significant ($P < 0.05$) differences between treatments

Table 2. Summary table of annual abiotic and biotic environmental variables. (light availability, PAR; air temperature, T_{air} ; Growing Degree Day, GDD; vapor pressure deficit, VPD; Sum of VPD above 2.6 kPa, VPD_{Aref} ; leaf area index, LAI; soil water content, SW; soil water deficit, SWD); Mean $\pm$ SE (min, max). Deer defoliation period (undamaged, U; June defoliation, J; July defoliation, Jul).

Tree (shading)	(Deer) defoliation	Overstory						Bramble cover	
		Period	Biomass removed	PAR _A	T _A	HV _A	VPD _A	VPD _{Aref}	LAI
		(g)	(%)	(°C)	(%)	kPa	kPa	m ² .m ⁻²	
10%	U	0	8.3 ± 0.4	18.0 ± 0.2	72.3 ± 1.0	0.73 ± 0.02	2.24 ± 0.46	2.3 ± 0.2	
10%	J	219 ± 31	9.42 ± 1.2	18.0 ± 0.2	72.3 ± 1.0	0.73 ± 0.02	2.24 ± 0.46	1.4 ± 0.1	
10%	Jul	163 ± 29	8.9 ± 0.4	18.0 ± 0.2	72.3 ± 1.0	0.73 ± 0.02	2.24 ± 0.46	1.5 ± 0.2	
30%	U	0	18.9 ± 0.8	18.9 ± 0.3	71.6 ± 1.8	0.73 ± 0.04	1.67 ± 0.35	3.4 ± 0.1	
30%	J	601 ± 50	18.4 ± 0.8	18.9 ± 0.3	71.6 ± 1.8	0.73 ± 0.04	1.67 ± 0.35	2.1 ± 0.2	
30%	Jul	470 ± 32	18.3 ± 0.7	18.9 ± 0.3	71.6 ± 1.8	0.73 ± 0.04	1.67 ± 0.35	2.4 ± 0.2	

Tree (shading)	(Deer) defoliation	Belowground								
		Understory				Soil depth 15 cm		Soil depth 35 cm		
		Period	PAR _B	T _B	HV _B	VPD _B	SW	SWD	SW	SWD
			(%)	(°C)	(%)	kPa	%		%	
10%	U	2.2 ± 0.2	17.5 ± 0.2	76.6 ± 1.1	0.57 ± 0.05	10 ± 1	48 ± 19	18 ± 1	0	
10%	J	4.7 ± 1.0	17.3 ± 0.2	74.8 ± 0.9	0.62 ± 0.02	10 ± 1	31 ± 22	13 ± 1	0	
10%	Jul	4.3 ± 0.4	17.1 ± 0.2	73.3 ± 2.0	0.62 ± 0.03	7 ± 1	150 ± 48	16 ± 2	0	
30%	U	3.2 ± 0.3	16.9 ± 0.6	75.1 ± 0.5	0.60 ± 0.02	7 ± 1	175 ± 63	14 ± 1	0	
30%	J	5.9 ± 0.7	17.4 ± 0.4	74.6 ± 0.9	0.64 ± 0.04	9 ± 1	103 ± 71	14 ± 2	0	
30%	Jul	6.3 ± 0.4	17.3 ± 0.4	75.5 ± 1.1	0.61 ± 0.05	9 ± 1	77 ± 46	16 ±	0	

BELOW-GROUND SOIL CONDITIONS

In accordance with our hypotheses, SWD was positively correlated with bramble LAI and PAR_B (LMM, $SWD = 813.3 + 13.1 \times PAR_B$, p-value<0.05). Moreover, SWD was negatively affected by VPD_B (LMM, $SWD = 813.3 - 435.4 \times VPD_B$, p-value<0.05).

OAK SEEDLING PERFORMANCE

Around 14% (value adjusted for random effects) of variations in seedling diameter obtained from data recorded throughout the entire growing season were explained by the SEM. In accordance with our *a priori* SEM, oak seedling diameter growth was positively correlated to light availability below bramble but only for annual data (LMM, $DG = 0.19 + 0.03 \times PAR_B$, p-value <0.05). However, contrary to our hypothesis, diameter growth was positively correlated to VPD_B calculated for the period from June to July (LMM, $DG = -0.68 + 1.09 \times VPD_B$, p-value <0.001). Unexpectedly, SWD had no significant effect on oak diameter growth.

The SEM model explained around 22% (value adjusted for random effects) of the variation in height over the entire growing season and around 31 % for the period between June and July. In accordance with our *a priori* SEM, oak seedling height growth was positively correlated to oak diameter the previous year for all the study periods (LMM, $HG = 2.01 + 0.05 \times \text{Oak diameter the previous year}$, p-value <0.001). However, contrary to our hypothesis, height growth was positively correlated to VPD_B calculated for the period from June to July (LMM, $HG = -5.8 + 8.6 \times VPD_B$, p-value <0.01). In accordance with our *a priori* model, light availability, SWD and temperature below bramble had no direct effect on height growth.

Around 36% (value adjusted for random effects) of the variation in annual survival was explained by the SEM model for data recorded over the entire growing season. In accordance with our *a priori* SEM, oak seedling survival was positively correlated to oak diameter the previous year (GLMM, $S = 0.87 + 0.01 \times \text{Oak diameter the previous year}$, p-value <0.05) and light availability below bramble thicket (GLMM, $S = 0.87 + 0.25 \times PAR_B$, p-value <0.05). Oak seedling survival was negatively correlated with annual average bramble LAI (GLMM, $S = 0.87 - 0.77 \times LAI$, p-value <0.05). Bramble LAI and light available below bramble thicket had a similar effect in terms of amplitude, which was around twice as strong as the effect of oak diameter the previous year. Contrary to our hypothesis, SWD had no significant effect on oak survival.

STRENGTH OF INDIRECT EFFECTS

The SEM results reveal that tree canopy influenced oak seedling growth via a complex chain of interactions involving microclimatic changes brought about by the bramble thickets. (Tree) shading had a positive indirect effect on seedling diameter growth and survival (SEM, 0.09 and 0.89 respectively, Fig. 45), but the direct effect on the same parameters was negative (SEM, -0.23 and -0.59 respectively, Fig. 45).

Furthermore, the SEM analyses revealed that bramble defoliation both in June and July, have positive direct and indirect effects on oak seedling performance, both in terms of seedling diameter growth and survival. Moreover, we found that the total effect (indirect and direct effects) of defoliation on oak seedlings was stronger during the period following the defoliation treatment: for the period from June to July, the standardized coefficient was 0.46 for brambles defoliated in June, but -0.02 for brambles not yet defoliated (July defoliation).

Fig. 45. Diagram of the dynamic system involving four biotic compartments (square boxes) and one resource factor (circle). The four interacting biotic compartments are: tree canopy (T), deer (D), bramble (B) and oak seedling (O). The solid black arrows represent direct effects between biotic compartments (T-B, D-B and B-O) and the dashed black arrows represent indirect facilitation of T (T-B-O) and D (D-B-O) on O via B. Above bramble environment characterizes the abiotic environment above B (temperature, Vapor Pressure Deficit, light availability), through which the direct effect (T-B) operates. Below bramble environment characterizes the abiotic environment below B, through which the direct effect (B-O) and indirect effects (T-B-O and D-B-O) operate. The circle represents Light Availability (L). Oak seedling annual diameter growth, DG; Oak seedling survival, S. J subscript for variables recorded above bramble thicket defoliated in June and Au subscript for variables recorded above bramble thicket defoliated in July.

4.2.2.5 DISCUSSION

Community dynamics result from complex direct and indirect interactions among the living organisms themselves and their interactions with their environment. Predicting the outcome and the strength of multispecies interactions has proven difficult because of the multiple pathways involved and our lack of understanding of underlying mechanisms. In particular, the importance of positive interactions (e.g. facilitation) in relation to negative interactions (e.g. competition) remains unclear. A better understanding of how these interactions operate through modifications in the abiotic environment may improve our knowledge about the role of direct and indirect, positive and negative effects in community dynamics.

Through SEM and in agreement with H4, we simulated how donor species (trees for shading and deer for defoliation) can influence oak (recipient species) seedling growth and survival via complex chains of interactions involving changes in resource availability (PAR) and microclimatic conditions (VPD) that themselves have been influenced by bramble (transmitter species) thickets. We found strong evidence of the indirect facilitation of shading and defoliation on oak seedling survival; this facilitation actually overrode the observed negative direct effects of competition in our experimental study. Our findings illustrate that indirect effects may play important and unexpected roles in community dynamics, as has been suggested by other studies ([Wootton, 1994](#); [Menge, 1995](#); [Brooker et al., 2008](#); [Beguín et al., 2011](#)). Furthermore, it was surprising to find facilitation, since this positive effect had previously been reported mainly in harsh environments ([Maestre et al., 2010](#)), while fewer studies had shown evidence of facilitation in temperate ecosystems ([Pages, 2003](#); [Holmgren et Scheffer, 2010](#)). Indirect facilitation may be an important “hidden” phenomenon in productive and diverse temperate ecosystems where it may possibly neutralize competitive exclusion and contribute to species coexistence, as [Brooker et al. \(2008\)](#) suggested.

In accordance with our hypothesis H1, both (tree) shading and (deer) defoliation negatively affected the bramble thicket (by decreasing LAI). Moreover, severe defoliation, even though punctual, had a more intense total effect than shading on bramble LAI. These results are in agreement with other studies that have shown that deer browsing limits bramble growth ([Gill et Beardall, 2001](#)) and that *Rubus* sp. growth is determined by understory light availability ([Gaudio et al. \(2008\)](#)). However, our results also underline bramble’s strong compensatory growth capacity in response to (deer) defoliation and (tree) shading. We observed an ephemeral within-season effect of (deer) defoliation, but the LAI at the beginning of each growing season (after 3 years of repeated defoliations) was similar among defoliation treatments. This shows

that bramble is browsing-tolerant and was able to compensate for the biomass removed from year to year. Likewise, [Focardi et Tinelli \(2005\)](#) found that *Rubus ulmifolius* could even over-compensate for deer browsing. Further, we observed similar low overall seasonal values for light availability (PAR) below the bramble thicket irrespective of shading treatment. (Tree) shading and (deer) defoliation were not able to control bramble development sufficiently to strongly increase PAR_B. Indeed, in a previous study, ([Balandier et al., 2013](#)) showed that bramble tolerates deep shade and responds rapidly to even small increases in light availability (PAR) under shady conditions (5-10% light availability above the bramble thicket). Bramble compensation explain why light availability (PAR_B) for oak seedlings was similarly low (1.7-6.3%) among all treatments and much less contrasted than expected from simulated levels of (tree) shading and (deer) defoliation. This low light availability, in turn, likely explains the weak response in diameter growth and the lack of response with respect to height, shown by the oak seedlings to (tree) shading and (deer) defoliation (see below).

In agreement with H2, we found that bramble cover (LAI) modified light resource availability (PAR_B) and microclimatic conditions (T_B and VPD_B) at ground level. A great proportion of the variability was explained by these variables included in the SEM, which indicates that the model was robust and took into account the most important parameters. As we expected, a denser bramble thicket caused lower light availability (PAR_B). Indeed, bramble has a very high light extinction coefficient and is capable of developing even under dense tree canopies enough to reduce light availability on the ground to very low levels ([Balandier et al., 2013](#)). In our study, the bramble thickets also influenced microclimatic air (T_B and VPD_B) and soil (SWD) conditions. These results are similar to other studies that have shown significant modifications of microclimatic air and soil conditions by understory vegetation ([Collet et al., 1998](#); [Parker et al., 2012](#)). Concerning hypothesis H3, even though we observed modifications in light resource availability (PAR_B) and microclimatic conditions (T_B and VPD_B), not all of these changes were sufficient to induce a modification in oak seedling growth and survival. In agreement with ([Gómez-Aparicio, 2009](#)), we found a total positive effect of shading on seedling survival, but a negative effect for diameter growth. Subsequently, the SEM explained only a small part of oak seedling performance (14-36%). As previous studies have shown, sessile oak is of intermediate shade tolerance ([Ellenberg, 1996](#)), and even small changes at low light availabilities (<10% PAR) significantly increase seedling growth ([Ligot et al., 2013](#)) and survival ([Nilsen et al., 2001](#)). However, [Collet et al. \(1998\)](#) were unable to show that the light conditions modified by the understory (bramble and fern) affected sessile oak seedling growth. Contrary to diameter growth, neither light resource availability (PAR), nor microclimatic

conditions (T and VPD) had any (or only a very weak) effect on oak seedling height growth. Oak seedling height growth was best explained by initial stem diameter, as was also shown for *Pinus radiata* by [Mason et al. \(1996\)](#). We believe that this was mainly due to phenological differences between height and diameter growth. In sessile oak, height growth has essentially stopped by the end of June ([Reich et al., 1980](#)), while most of the seasonal modifications in water availability and microclimatic conditions in our study occurred in July and August. The relatively low explicative value of the SEM on oak seedling performance may also be due to soil fertility ([Minotta et Pinzauti, 1996](#)) or leaf litter ([Kostel-Hughes et al., 2005](#)), or other explanatory variables that we did not measure. For instance, we observed the presence of oak powdery mildew, a pathogen which may have led to decreased carbon uptake during the growing season ([Hajji et al., 2009](#)).

In our experiment, it is likely that the soil water deficit was too weak and too superficial to have any observable effect on oak seedling growth: only SWC recorded at 15 cm depth dropped below the deficit threshold and the seedlings had by then a sufficiently developed taproot to pump water from deeper underground.

Contrary to our *a priori* model, the direct effects of two of the manipulated factors (shading and defoliation) were retained in the SEM, where they predicted resource availability (PAR_B) and microclimatic conditions (T_B and VPD_B) below the bramble thicket (light availability, VPD and temperature). The unexpected direct effect of these manipulated factors must be interpreted with caution because we did not measure all the potentially influential variables in our system. Indeed, one or several alternative explanatory variables could be behind these spurious results, for example soil nutrient availability or litter depth. Furthermore, (tree) shading and (deer) defoliation may influence brambles through factors other than LAI, for instance, shoot/root ratio ([van der Meijden et al., 1988](#)). Indeed, browsing decreases the shoot/root ratio which could, in turn, have an impact on oak seedling growth and survival. Another explanation is that our estimation of bramble growth dynamics through LAI was imprecise or biased. Moreover, each pathway in the SEM has its own uncertainty, and if several intermediaries are involved, all the ramifications of the complete pathway may not be revealed.

To conclude, our results show that indirect species interactions such as indirect facilitation are difficult to detect, but that SEM provides a promising framework to better understand the mechanisms behind multispecies dynamics as suggested by [Strauss \(1991\)](#) and [Wootton \(1994\)](#). Our results also suggest that indirect interactions may be more common and important in temperate ecosystems than previously thought. Although direct effects from negative interactions such as competition, herbivory and predation are likely to predominate in

these ecosystems, indirect facilitation may be a relatively common “hidden” phenomenon that neutralizes or weakens negative interactions, as we have shown in our study. For a better understanding of community dynamics, we therefore propose that ecologists pay more attention to indirect effects. In particular, more attention should be given to the study of indirect facilitation even in temperate ecosystems, which could reveal unexpected roles for facilitation and give new insights to multispecies dynamics.

4.2.2.6 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank in particular our Irstea colleagues: Dominique Ballon, Philippe Ballon, Christophe Baltzinger, Rachel Barrier, Yves Boscardin, Yann Dumas, Rémy Gobin, Catherine Menuet, Aminata NDiaye and Vincent Seigner for their field work. We also thank in particular Agnès Rocquencourt for contributing to the design and setting up of the experiment as well as participating to field work. L. Laurent was funded by a PhD grant from Irstea and the Conseil Régional de Centre-Val de Loire (grant number 00087494), and through funds provided by the ONCFS (grant number 2013 /16 / 6171).

4.2.2.7 REFERENCES

- Abrams PA (1995) Implications of dynamically variable traits for identifying, classifying, and measuring direct and indirect effects in ecological communities. *American Naturalist*:112-134
- Augustine DJ, McNaughton SJ (1998) Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62:1165-1183.
- Balandier P et al. (2013) Architecture, cover and light interception by bramble (*Rubus fruticosus*): a common understorey weed in temperate forests. *Forestry* 86:39-46.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2014) lme4: Linear mixed-effects modèles using Eigen and S4. R package. version 1.0-6.
- Beguín J, Pothier D, Côté SD (2011) Deer browsing and soil disturbance induce cascading effects on plant communities: a multilevel path analysis. *Ecological Applications* 21:439-451.
- Bradshaw L, Waller DM (2016) Impacts of white-tailed deer on regional patterns of forest tree recruitment. *Forest Ecology and Management* 375:1-11
- Brooker RW et al. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96:18-34
- Cannell M, Van Noordwijk M, Ong CK (1996) The central agroforestry hypothesis: the trees must acquire resources that the crop would not otherwise acquire. *Agroforest Syst* 34:27-31
- Chellemi DO, Britton KO (1992) Influence of canopy microclimate on incidence and severity of dogwood anthracnose. *Canadian Journal of Botany* 70:1093-1096

- Coll L, Balandier P, Picon-Cochard C, Prévosto B, Curt T (2003) Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science* 60:593-600
- Collet C, Ningre F, Frochot H (1998) Modifying the microclimate around young oaks through vegetation manipulation: Effects on seedling growth and branching. *Forest Ecology and Management* 110:249-262.
- Colman N, Gordon C, Crowther M, Letnic M (2014) Lethal control of an apex predator has unintended cascading effects on forest mammal assemblages. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281
- Crooks JA (2002) Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97:153-166
- Day ME (2000) Influence of temperature and leaf-to-air vapor pressure deficit on net photosynthesis and stomatal conductance in red spruce (*Picea rubens*). *Tree Physiology* 20:57-63.
- Díaz-Sierra R, Zavala MA, Rietkerk M (2010) Positive interactions, discontinuous transitions and species coexistence in plant communities. *Theoretical Population Biology* 77:131-144.
- Ellenberg H (1996) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Funfte Auflage. Stuttgart: Eugen Ulmer 1095p.-illus.. ISBN 3825281043 Ge Icones.(Vegetation ecology in central Europe and the Alps: from an ecological, dynamic and historical viewpoint. 5th ed.) Plant records.
- Focardi S, Tinelli A (2005) Herbivory in a Mediterranean forest: browsing impact and plant compensation. *Acta Oecologica* 28:239-247.
- Gaudio N, Balandier P, Marquier A (2008) Light-dependent development of two competitive species (*Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*) colonizing gaps in temperate forest. *Annals of Forest Science* 65:104-104.
- Gill RMA, Beardall V (2001) The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74:209-218.
- Gobin R, Korboulewsky N, Dumas Y, Balandier P (2015) Transpiration of four common understorey plant species according to drought intensity in temperate forests. *Annals of Forest Science* 72:1053-1064.
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez JM, Hódar JA, Castro J, Baraza E (2004) Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14:1128-1138.
- Gómez-Aparicio L (2009) The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97:1202-1214
- Granier A, Badeau V, Breda N (1995) Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française* XLVII:59-69
- Hajji M, Dreyer E, Marçais B (2009) Impact of *Erysiphe alphitoides* on transpiration and photosynthesis in *Quercus robur* leaves. *European Journal of Plant Pathology* 125:63-72.
- Hidding B, Tremblay J-P, Côté SD (2013) A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. *Ecology* 94:2852-2860
- Holmgren M, Scheffer M (2010) Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology* 98:1269-1275

- Jamagne M, Betremieux R, Begon JC, Mori A (1977) Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. Bulletin Technique d'Information 324-325:627-641
- Jensen A, Löf M, Witzell J (2012) Effects of competition and indirect facilitation by shrubs on *Quercus robur* saplings. Plant Ecol 213:535-543.
- Johnson JD, Ferrell WK (1983) Stomatal response to vapour pressure deficit and the effect of plant water stress. Plant, Cell & Environment 6:451-456.
- Kostel-Hughes F, Young TP, Wehr JD (2005) Effects of leaf litter depth on the emergence and seedling growth of deciduous forest tree species in relation to seed size. The Journal of the Torrey Botanical Society 132:50-61.
- Kuijper DP et al. (2010) Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. Journal of Ecology 98:888-899
- Lefcheck JS (2015) piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. Methods in Ecology and Evolution
- Ligot G, Balandier P, Fayolle A, Lejeune P, Claessens H (2013) Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. Forest Ecology and Management 304:391-398.
- Maestre FT et al. (2010) Do biotic interactions modulate ecosystem functioning along stress gradients? Insights from semi-arid plant and biological soil crust communities. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 365:2057-2070
- Martin J-L, Stockton S, Allombert S, Gaston A (2010) Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction. Biol Invasions 12:353-371.
- Mason EG, South DB, Weizhong Z (1996) Performance of *Pinus radiata* in relation to seedling grade, weed control, and soil cultivation in the central North Island of New Zealand. New Zealand Journal of Forestry Science 26:173-183
- Menge BA (1995) Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. Ecological monographs 65:21-74
- Minotta G, Pinzauti S (1996) Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. Forest Ecology and Management 86:61-71.
- Niinemets Ü (2010) A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. Ecological Research 25:693-714
- Nilsen E, Clinton B, Lei T, Miller O, Semones S, Walker J (2001) Does *Rhododendron maximum* L. (*Ericaceae*) reduce the availability of resources above and belowground for canopy tree seedlings? The American Midland Naturalist 145:325-343
- Pages J-P, Michalet R (2003) A test of the indirect facilitation model in a temperate hardwood forest of the northern French Alps. Journal of Ecology 91:932-940
- Parker WC, Pitt DG, Morneau AE (2012) Influence of herbaceous and woody vegetation control on seedling microclimate, leaf gas exchange, water status, and nutrient relations of *Pinus strobus* L. seedlings planted in a shelterwood. Forest Ecology and Management 271:104-114.

- Pellissier F (2013) Early physiological responses of *Abies alba* and *Rubus fruticosus* to ungulate herbivory. *Plant Ecol* 214:127-138.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, Team RDC (2013) nlme: Linear and Nonlinear Mixed. Effects Modèles. R package version 3.1-111.
- R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reich P, Teskey R, Johnson P, Hinckley T (1980) Periodic root and shoot growth in oak. *For. Sci.* 26:590-598
- Rooney TP (2009) High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecol* 202:103-111
- Schoener TW (1993) On the relative importance of direct versus indirect effects in ecological communities. *Mutualism and community organization: behavioral, theoretical and food web approaches*. Oxford University Press, Oxford, UK:365-411
- Shennan C (2008) Biotic interactions, ecological knowledge and agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:717-739
- Shipley B (2009) Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90:363-368
- Song GZM, Yates DJ, Doley D (2012) Rain forest understorey ferns facilitate tree seedling survival under animal non-trophic stress. *Journal of Vegetation Science* 23:847-857.
- Sotomayor DA, Lortie CJ (2015) Indirect interactions in terrestrial plant communities: emerging patterns and research gaps. *Ecosphere* 6:art103.
- Souch C, Souch C (1993) The effect of trees on summertime below canopy urban climates: A case study, Bloomington, Indiana. *Journal of Arboriculture* 19:303-312
- Strauss SY (1991) Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. *Trends in Ecology & Evolution* 6:206-210
- Stroh N, Baltzinger C, Martin J-L (2008) Deer prevent western redcedar (*Thuja plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: Is there a potential for recovery? *Forest Ecology and Management* 255:3973-3979.
- Tremblay J-P, Huot J, Potvin F (2007) Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology* 44:552-562.
- van der Meijden E, Wijn M, Verkaar HJ (1988) Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos*:355-363
- Vicca S et al. (2012) Urgent need for a common metric to make precipitation manipulation experiments comparable. *New Phytologist* 195:518-522
- Weigelt A, Schumacher J, Walther T, Bartelheimer M, Steinlein T, Beyschlag W (2007) Identifying mechanisms of competition in multi-species communities. *Journal of Ecology* 95:53-64.
- White EM, Wilson JC, Clarke AR (2006) Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions* 12:443-455
- Wisz MS et al. (2013) The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88:15-30
- Wootton JT (1994) The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual review of ecology and systematics*:443-466

Wootton JT, Emmerson M (2005) Measurement of interaction strength in nature. *Annual Review of Ecology, Evolution, and systematics*:419-444

4.2.2.8 SUPPLEMENTARY MATERIAL : FIG S.41

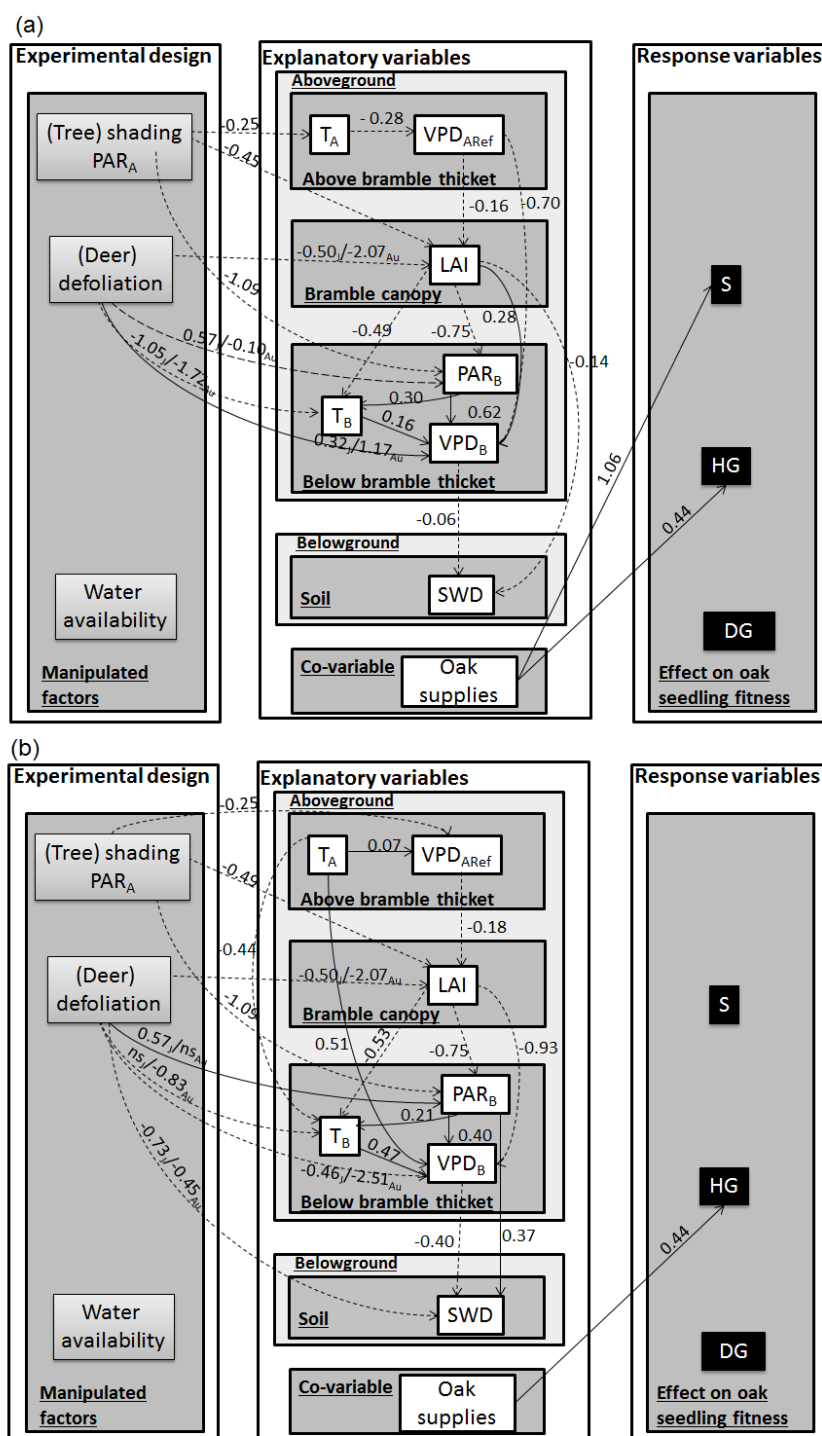


Fig S.46. Best piecewise structural equation model showing direct pathways influencing oak seedling performance for the period (a) from April to early June b) and the period from early August to late September. Arrows indicate direction of effect. We report the SEM coefficients as standardized effect sizes. Dashed lines represent negative interaction pathways ($P < 0.05$, piecewise SEM) and solid lines represent positive ones ($P < 0.05$, piecewise SEM)

4.3 PARTIE III : SUSCEPTIBILITE/RESISTANCE ASSOCIATIVE LE LONG D'UN GRADIENT DE LUMIERE ET D'ABROUTISSEMENT



Dispositif *in situ* DBRoCh (Nogent-sur-Vernisson).

Photographies issues des campagnes de piégeages photographiques



Dispositif *in situ* DBRoCh (Nogent-sur-Vernisson).

Photographies hémisphériques le long du gradient d'éclairement relatif

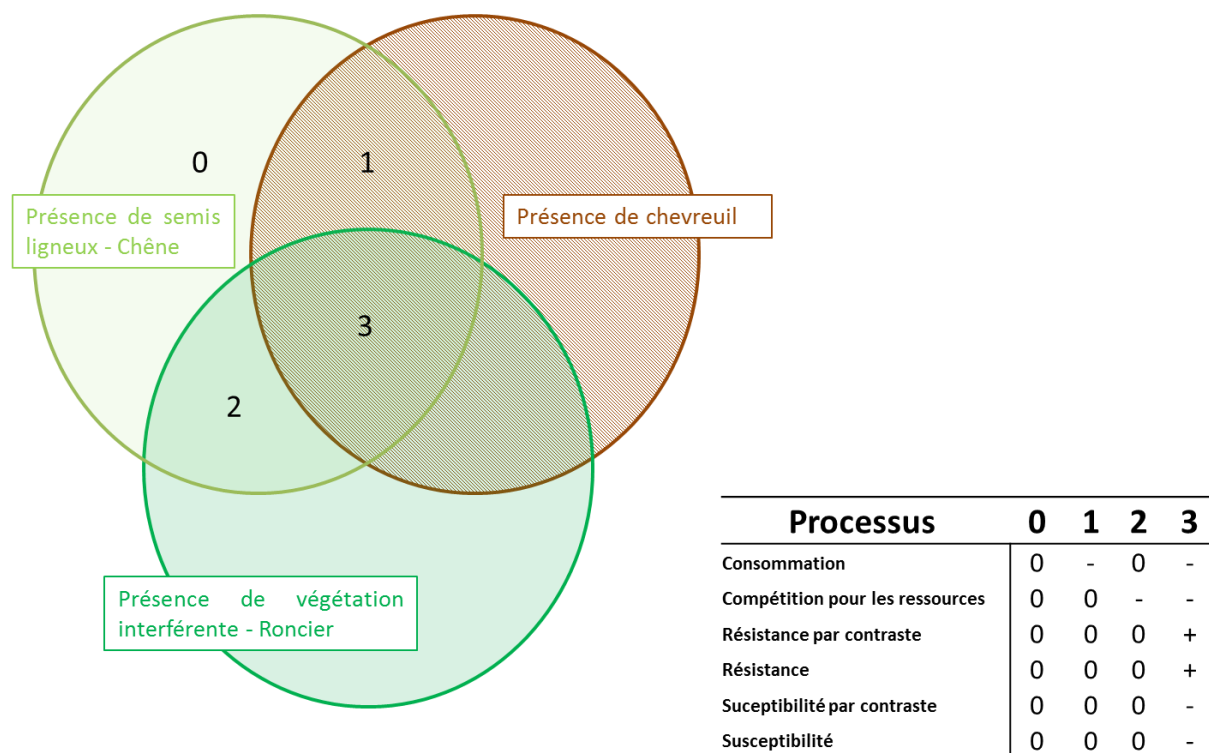
4.3.1 INTRODUCTION

Les cervidés présentent une **forte sélectivité alimentaire** qui va modifier la dynamique, la structure et la composition de la communauté végétale forestière. En effet, l'abondance des ressources ne suffit pas à expliquer l'abrutissement : la disponibilité et la qualité relative des ressources vont également avoir leur importance. Cette sélectivité s'exerce à plusieurs échelles spatio-temporelles allant du choix du territoire à prospecter jusqu'à la partie de la plante à ingérer en passant par l'appétence des végétaux en présence ([Senft et al., 1987](#)). Il y a plusieurs théories sur la manière dont les cervidés sélectionnent les plantes qu'ils consomment. Ainsi, selon la "*foraging theory*", ils vont consommer dans le but **d'optimiser les apports énergétiques par unité de temps** ([MacArthur et Pianka, 1966](#)). Ce qui implique de chercher **entre les patches** et/ou **dans les patches** les plantes qui vont être les plus bénéfiques pour eux. Les grands herbivores ont deux décisions, à deux échelles spatiales emboîtées : (i) à l'échelle de la tâche d'habitat (patch), on peut poser l'hypothèse qu'un ongulé passe plus de temps dans un patch à haute qualité puis (ii) à l'intérieur du patch il lui faut choisir quels individus abrutir. Plusieurs études vont dans le sens d'une **double sélectivité inter et intra patches** : les chevreuils passent plus de temps dans les patches à haute qualité (graminées) qu'à basse qualité (dés herbés) et consomment à l'intérieur de ces patches les individus de plus haute qualité ([Moser et al., 2006](#); [Bee et al., 2009](#); [Miller et al., 2009](#)). A l'opposé, [Bergvall et al. \(2006\)](#) ne montrent aucune différence de prospection (chez *Dama dama*) entre patches mais seulement une **sélection intra-patches** avec évitement des espèces à haute teneur en tanins dans des patches dominés par des espèces pauvres en tanins (haute qualité nutritive).

Nous nous sommes intéressés à l'association **semis de chêne / roncier** pour évaluer **l'impact de la sélectivité des chevreuils sur l'interaction entre semis de chêne et roncier**. En effet, l'association végétale chêne / ronce est une association fréquente dans les forêts tempérées françaises ; ce qui fait de l'écosystème "semis de chêne-ronce- chevreuil-canopée arborée" un système d'étude pertinent du point de vue sylvicole dans le contexte de menace de la régénération ligneuse par la surabondance des grands ongulés. A partir de la bibliographie et des processus qui vont s'exercer dans chaque combinaison de modalité, nous avons posé plusieurs hypothèses d'impacts des cervidés sur les semis de chênes (Fig. 47).

H5. La pression d'abrouissement modifie les patrons de réponse de l'interaction "semis de chêne / roncier" au gradient de lumière.

H6. En conditions naturelles, l'appétence de la ronce protège les semis de chêne de l'abrouissement par les chevreuils via un phénomène de résistance associative par contraste alors qu'en absence de chevreuil la ronce va principalement avoir un effet compétitif.



4 types de patches => hétérogénéité au sein d'un milieu

Fig. 47. Processus potentiels s'exerçant sur le système et leurs effets sur la croissance des semis de chêne dans les quatre types de patches présents sur le dispositif DBRoCh. 0 pour un effet neutre, + pour un effet positif et - pour un effet négatif.

4.3.2 MATERIEL ET METHODE

Le matériel et la méthode utilisés sont détaillés dans le chapitre 3.3.

4.3.3 RESULTATS

4.3.3.1 LE NIVEAU D'ECLAIREMENT

ECLAIREMENT DISPONIBLE SOUS LA CANOPEE ARBOREE

Si l'éclaircissement relatif n'était pas différent pour les modalités d'éclaircie en 2014, l'éclaircie de début 2015 a permis **d'obtenir trois modalités d'éclaircissement distinctes** pour les deux sites d'étude. Les deux seules modalités identiques en 2015 et 2016 sont les modalités témoins des deux sites (Fig. 48).

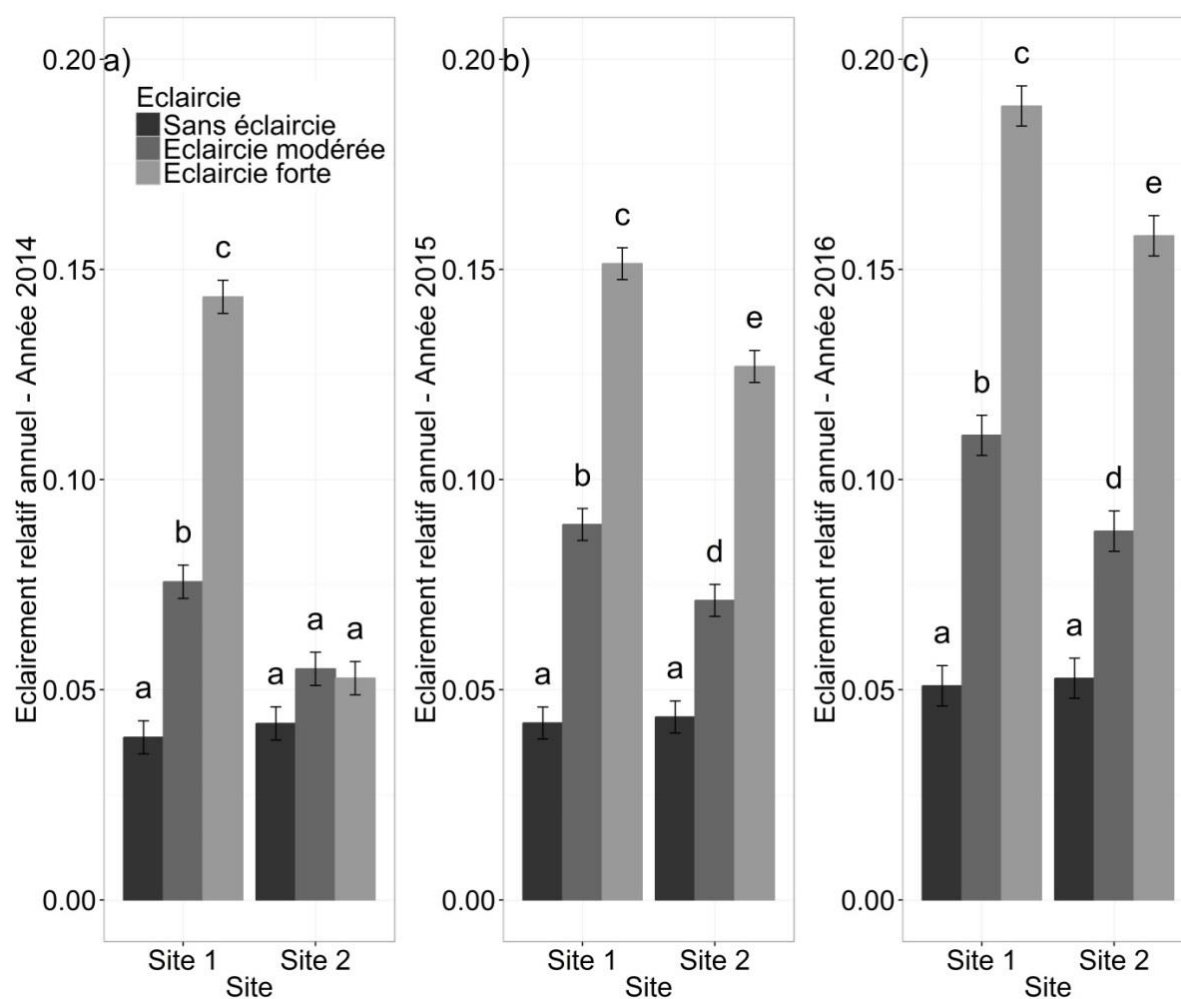


Fig. 48. Eclaircissement relatif sous la canopée arborée pour la saison de végétation a) 2014, b) 2015 et c) 2016, calculé grâce aux photographies hémisphériques (seuillées par couplage avec des capteurs PAR). Les valeurs représentent l'estimation à partir du modèle linéaire à effets mixtes le plus parcimonieux. Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5 %. Moyenne $\pm$ SE.

IMPACT DES CAGES ET DES RONCIERS SUR LA PROPORTION DE LUMIERE ARRIVANT AU NIVEAU DU SEMIS DE CHENE

Premièrement, nous avons mis en évidence l'effet de la présence d'un roncier sur la disponibilité en lumière au niveau des semis de chêne. Malgré le peu de réplicats, **la lumière transmise au niveau du sol est supérieure en absence de roncier** ($75.3 \pm 5.9 \%$) qu'en présence de roncier ($57.5 \pm 4.3\%$). Il y a une interaction **entre la modalité d'éclaircie et la pose de cage de protection contre l'herbivore** : la seule différence significative est que la lumière transmise au niveau du sol est supérieure en présence de chevreuil ($67.3 \pm 6.4\%$) par rapport à la lumière transmise en absence de chevreuil ($104.1 \pm 11.1\%$) pour les modalités témoins (Fig. 49a).

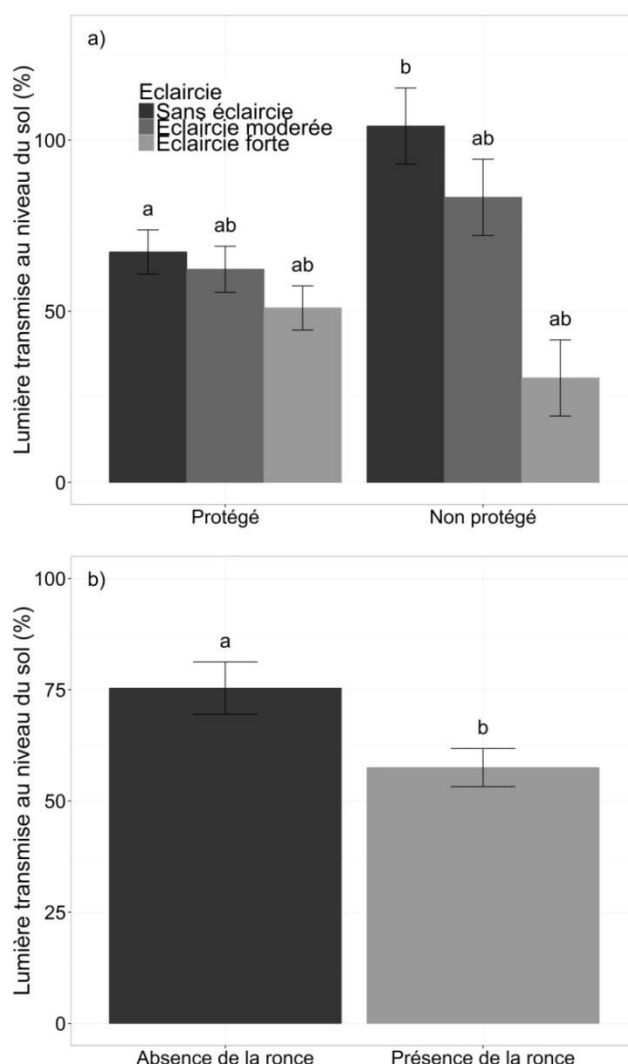


Fig. 49. Pourcentage de lumière sous canopée arborée transmise au niveau du sol. Les valeurs représentent l'estimation à partir du modèle linéaire à effets mixtes le plus parcimonieux. Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5 %. Moyenne $\pm$ SE.

4.3.3.2 LA FREQUENTATION DU DISPOSITIF PAR LES CHEVREUILS

Nous avons relevé **395 présences de chevreuil** sur l'ensemble des campagnes de mesure (Photo 9). La **fréquentation du dispositif par le chevreuil dépend à la fois (i) du site et (ii) de la période de mesure.**

(i) D'une part, la fréquentation du dispositif est **plus forte en avril** (Fig. 50.a) que pendant les autres périodes de mesure. Ensuite, elle est **plus faible en octobre 2014 que pour les campagnes suivantes** (janvier, avril et juillet 2015). Il y a eu **48 passages de chevreuil durant la campagne d'avril 2015** contre 4 en juillet 2014, 1 en octobre 2015, 19 en janvier 2015 et 28 en juillet 2015.

(ii) D'autre part, **le site 2 est significativement plus fréquenté que le site 1** (Fig. 50b). Nous avons observé **14 passages de chevreuils dans le site 1** sur l'ensemble des campagnes de mesures contre **86 passages pour le site 2.**

Les résultats obtenus pour la durée de présence des cervidés au sein de la placette sont identiques à ceux obtenus en termes de nombre de passages.

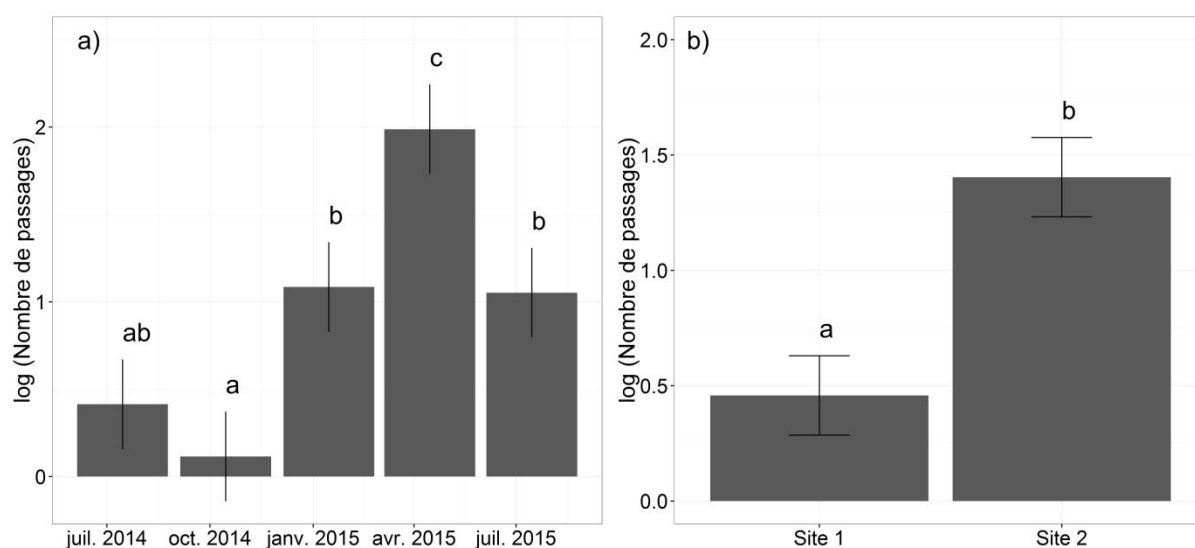


Fig. 50. Logarithme du nombre de passages de chevreuils en fonction a) de la campagne de mesure et b) du site. Les valeurs représentent l'estimation à partir du modèle linéaire à effets mixtes le plus parcimonieux. Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5 %. Moyenne $\pm$ SE.





Photo 9. Photographies issues des campagnes de suivi de fréquentation du chevreuil par pièges photographiques. Dispositif DBRoCh.

4.3.3.3 LES PERFORMANCES DU RONCIER

RECouvreMENT ET LAI DU RONCIER

Conditions initiales

En début 2014, le couvert de roncier ne dépendait que de la modalité d'éclaircie. En effet, les placeaux de la modalité d'éclaircie forte présentaient un couvert de ronce de 49 ± 5 %, contre 23 ± 5 % et 26 ± 5 % respectivement pour l'éclaircie modérée et la modalité sans éclaircie.

Recouvrement à la fin des saisons de végétation 2014, 2015 et 2016

Le recouvrement de ronce dépend de l'herbivore, de l'année et de la modalité d'éclaircie (Fig. 51). Il suffit d'une année de protection pour que la présence / absence de chevreuil ait un effet significatif. Cette différence est contre-intuitive : **le roncier a un couvert (et un LAI) plus fort en présence de cervidés** que ce soit fin 2014, fin 2015 ou fin 2016. En effet, le couvert de ronce était de $23 \pm 4\%$ pour les placeaux sans herbivore contre $36 \pm 4\%$ pour les placeaux avec chevreuils à la fin de la saison de végétation 2014 (différence non significative) et de $37 \pm 5\%$ pour les placeaux sans herbivore contre $49 \pm 5\%$ pour les placeaux avec chevreuils en fin 2015.

Pour le couvert fin 2015 et fin 2016, le modèle le plus parcimonieux retient l'**éclairage relatif** calculé à partir des photographies hémisphériques et la **présence / absence d'herbivore** (Fig. 52).

Les résultats sont moins significatifs en modélisant le LAI. Je me suis donc concentrée sur l'étude du recouvrement du roncier. En effet, pour la saison de végétation 2015, la différence entre l'éclaircie modérée et le témoin, tout comme la différence entre les placeaux protégés de l'herbivorie et les autres ne sont plus significatives si l'on s'intéresse au LAI (p-value : 0.0502). Le LAI et le recouvrement de la ronce sont fortement corrélés (r^2 de 0.73).

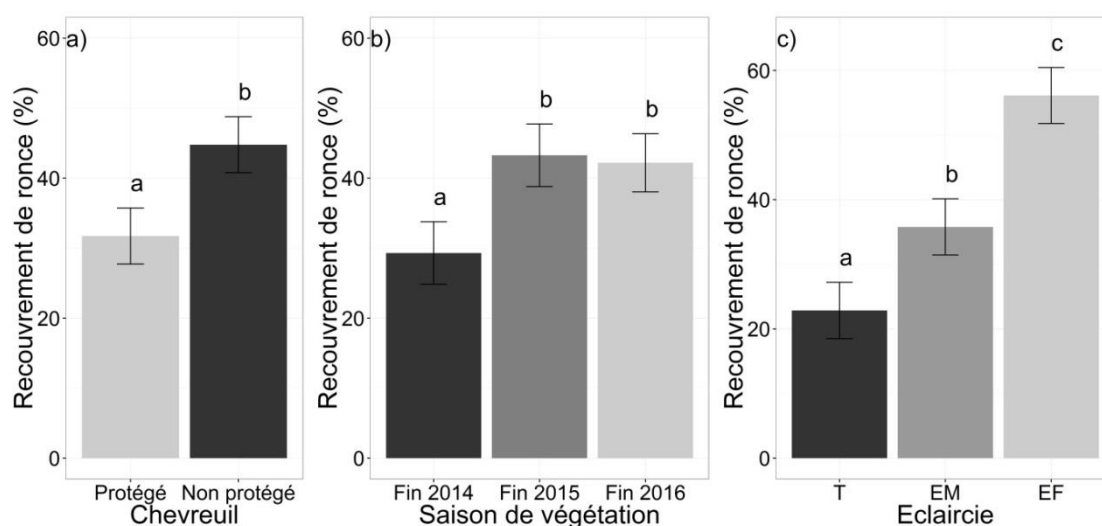


Fig. 51. Couvert de ronce dans le dispositif DBRoCh en fonction de a) l'herbivorie, b) l'année, c) la modalité d'éclaircie. Les valeurs représentent l'estimation à partir du modèle linéaire à effets mixtes le plus parcimonieux. Moyenne $\pm$ SE. Témoin sans éclaircie, T ; éclaircie modérée, EM ; éclaircie forte, EF.

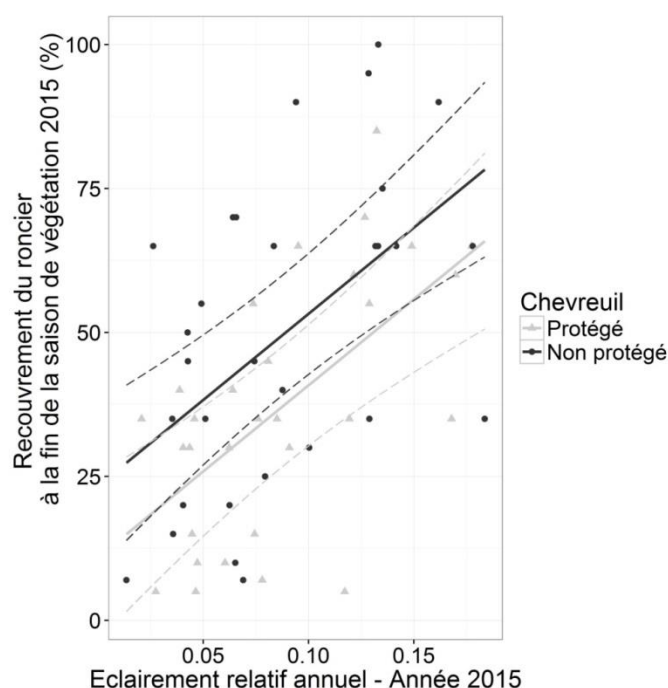


Fig. 52. Couvert de ronce mesuré à la fin de la saison de végétation 2015 en fonction de l'éclairement relatif moyen de 2015 et de la présence/absence de chevreuil. La relation a été évaluée via l'utilisation d'un modèle linéaire à effets mixtes. La ligne continue indique la régression linéaire mixte entre les deux variables quantitatives et la ligne en pointillés représente l'intervalle de confiance à 95%.

HAUTEUR DU RONCIER

La hauteur du roncier en fin 2014 ne dépendait d'aucun des facteurs contrôlés ni de l'éclairement relatif.

Par contre la **hauteur du roncier en fin de saison 2015 augmente avec l'augmentation de l'éclairement relatif** reçu au niveau de la végétation interférente (Fig. 53).

La hauteur du roncier a augmenté entre 2014 et 2015 avec une moyenne de 26 ± 2 cm pour la fin de la saison 2014 et de 42 ± 2 cm pour la fin de la saison 2015.

A la fin de la saison de végétation 2016, la **hauteur du roncier était significativement plus forte en absence de cervidés** et la hauteur du roncier **augmentait avec l'intensité de l'éclaircie** (Fig. 54).

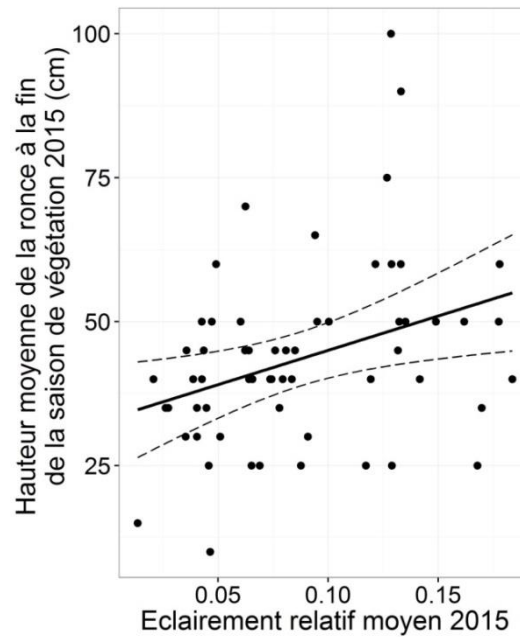


Fig. 53. Hauteur modale de la ronce en fonction de l'éclairement relatif pour l'année 2015. La relation a été évaluée via l'utilisation d'un modèle linéaire à effets mixtes. La ligne continue indique la régression linéaire mixte entre les deux variables quantitatives et la ligne en pointillés représente l'intervalle de confiance à 95%.

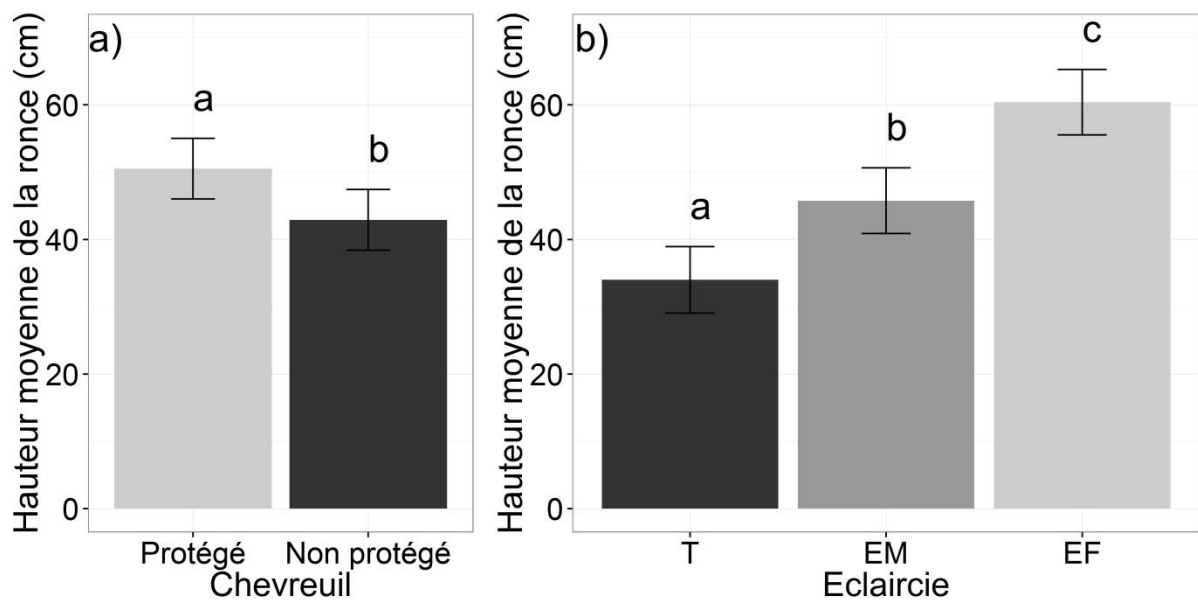


Fig. 54. Hauteur modale de la ronce en fonction de l'éclairement relatif pour l'année 2016 en fonction de a) l'herbivorie, b) la modalité d'éclaircie. Les valeurs représentent l'estimation à partir du modèle linéaire à effets mixtes le plus parcimonieux. Moyenne $\pm$ SE. Témoins sans éclaircie, T ; éclaircie modérée, EM ; éclaircie forte, EF.

TAUX D'ABROUTISSEMENT DU RONCIER

Le **taux d'abrouissement des ronciers à la sortie de l'hiver 2015 varie entre 0 % et 75 %** avec une moyenne de 12.4 ± 3.2 %. De plus, il dépend à la fois du **site et de la modalité d'éclaircie** (Fig. 55). Il est **plus fort pour le site 2 que pour le site 1** et **diminue avec l'augmentation de la disponibilité en lumière** (Fig. 55b). Cependant, le **taux d'abrouissement du roncier ne dépend pas significativement du recouvrement de la ronce**.

Concernant la mesure de l'abrouissement effectuée en septembre 2016, le taux d'abrouissement est très faible (1.3 ± 0.4 %) et le modèle retenu est le modèle nul.

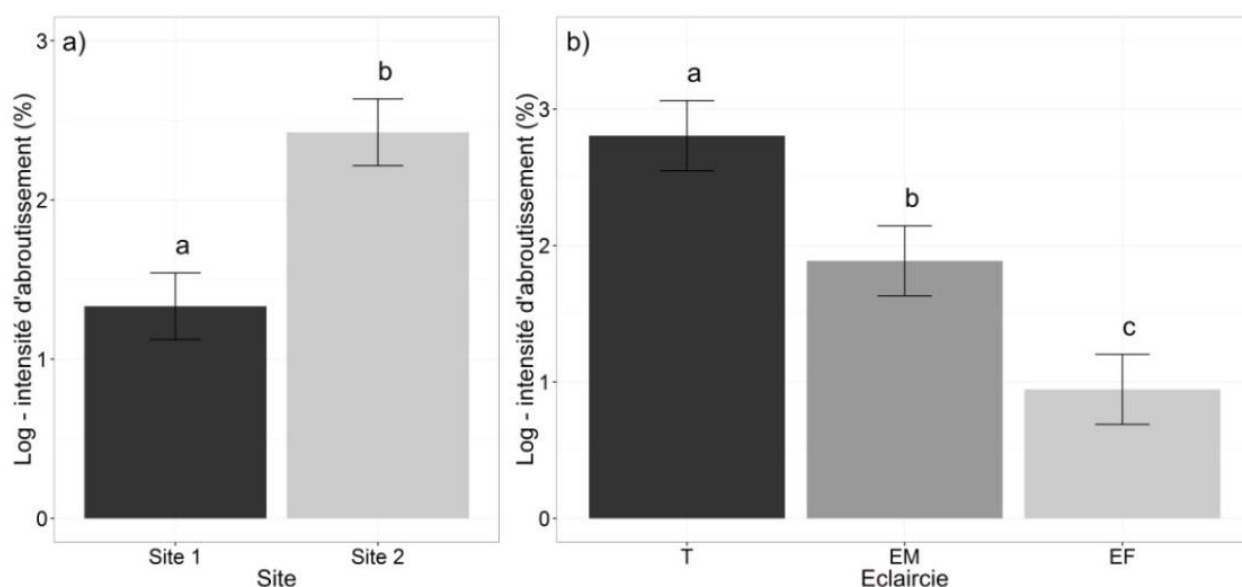


Fig. 55. Log du taux d'abrouissement des ronciers à la sortie de l'hiver 2015 en fonction a) du site, b) de la modalité d'éclaircie. Les valeurs représentent l'estimation à partir du modèle linéaire à effets mixtes le plus parcimonieux. Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5 %. Moyenne $\pm$ SE. Témoin sans éclaircie, T ; éclaircie modérée, EM ; éclaircie forte, EF.

4.3.3.4 LES PERFORMANCES DES SEMIS LIGNEUX

CROISSANCE EN DIAMETRE

Saison de végétation 2015

La **croissance en diamètre durant la saison de végétation 2015 dépend de la présence / absence de cervidés, de la modalité d'éclaircie et du désherbage de la ronce**. En effet, **en présence de chevreuil la croissance en diamètre des semis de chêne est de 0.22 ± 0.05 mm** alors qu'elle **est plus faible en absence de chevreuil (0.15 ± 0.05 mm)**. De même, la

croissance en diamètre des semis de ronce est plus faible en présence de roncier (0.15 ± 0.05 mm) qu'en absence de roncier (0.23 ± 0.05 mm). **Les chênes de l'éclaircie forte présentent une croissance en diamètre supérieure** (0.33 ± 0.05 mm) par rapport aux semis de chênes se développant en éclaircie modérée (0.13 ± 0.05 mm) ou en l'absence d'éclaircie (0.03 ± 0.05 mm). Cependant, il n'y a pas d'interaction entre les facteurs étudiés. L'ajout de l'éclairement relatif calculé à partir des photographies hémisphériques, du recouvrement et du taux d'abroustissement de la ronce en covariables, permet de montrer que **la croissance en diamètre des semis de chêne diminue avec la couverture de roncier** (Fig. 56).

Saison de végétation 2015-2016

Si l'on s'intéresse à la fois aux données de 2015 et de 2016, la croissance en diamètre (i) augmente avec l'éclairement relatif reçu au cours de la saison de végétation (coefficient : 3.14, $p\text{-value} < 0.001$), (ii) augmente avec le diamètre de l'année précédente (coefficient : 0.05, $p\text{-value} < 0.001$) et (iii) diminue avec le recouvrement du roncier (coefficient : -0.002, $p\text{-value} < 0.001$).

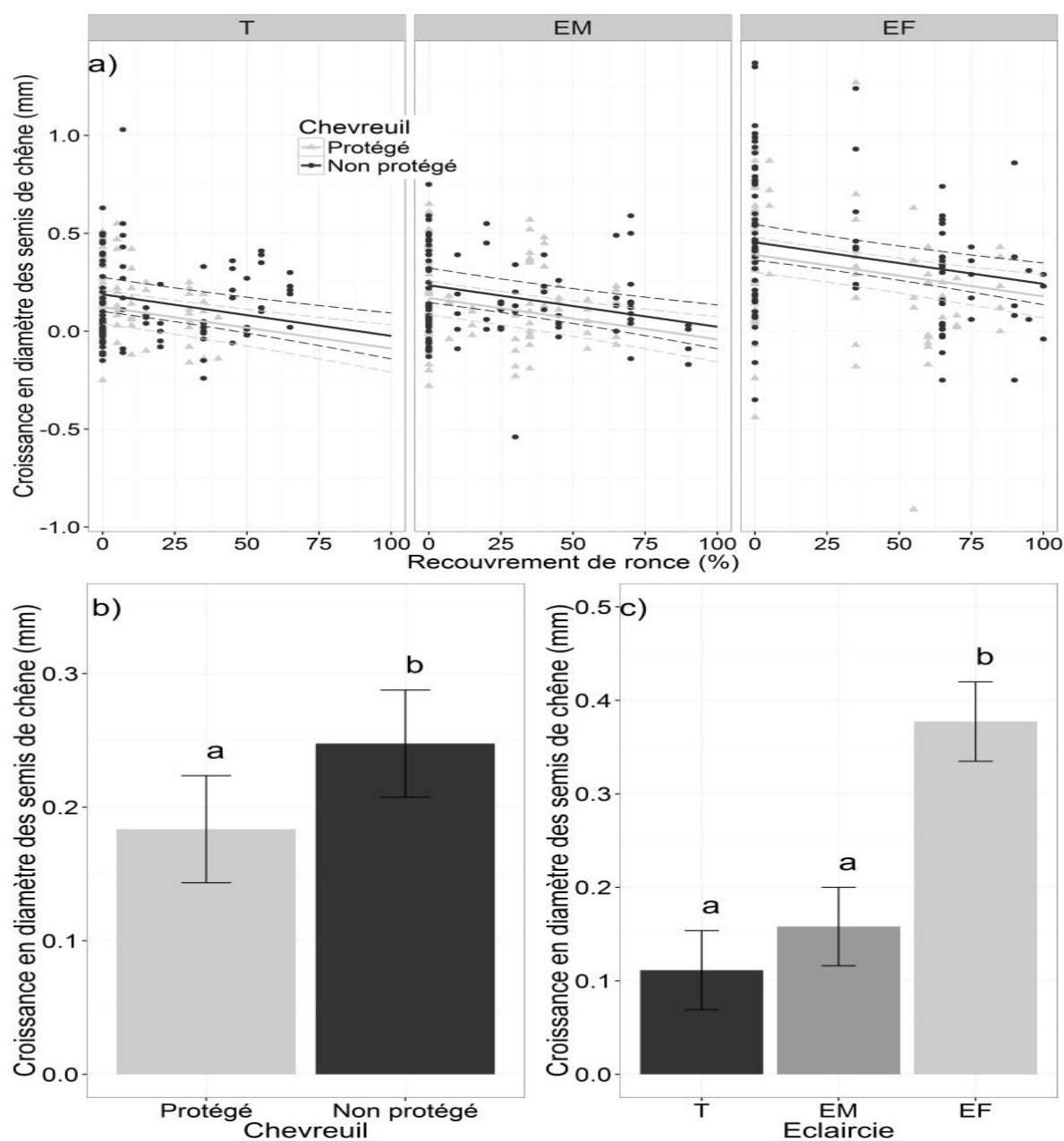


Fig. 56. Croissance en diamètre des semis de chêne en fonction a) du couvert de ronce b) de la présence d'herbivore et c) de l'intensité de l'éclaircie. Saison de végétation 2015. Les valeurs représentent l'estimation à partir du modèle linéaire à effets mixtes le plus parcimonieux. La ligne continue en a) indique la régression linéaire mixte entre les deux variables quantitatives et la ligne en pointillés représente l'intervalle de confiance à 95%. Des lettres différentes pour b) et c) indiquent une différence significative au seuil de 5 %. Moyenne $\pm$ SE. Témoin sans éclaircie, T ; éclaircie modérée, EM ; éclaircie forte, EF.

CROISSANCE EN HAUTEUR

Saison de végétation 2015

Si nous nous intéressons seulement à l'effet des modalités (éclairage / irrigation / association chêne-ronce) avec le diamètre de l'année précédente en co-variable, la croissance en hauteur des semis de ronce dépend **uniquement du diamètre de l'année précédente pour la saison de végétation 2015**.

L'ajout de l'éclairage relatif et du recouvrement de ronce en co-variables, montre que la hauteur des semis augmente significativement avec (i) l'éclairage relatif au-dessus du roncier (coefficient : 10.4, p-value < 0.05), (ii) le diamètre de début de saison (coefficient : 1.03, p-value < 0.001) et (iii) le recouvrement de ronce (coefficient : 0.01, p-value < 0.05).

Saison de végétation 2016

Les mêmes variables sont retenues en 2016 mais la croissance en hauteur des semis de chênes dépend négativement du recouvrement de la ronce.

ABROUTISSEMENT

Il y a très peu d'abroutissement de l'axe dominant des semis de chênes, que ce soit en 2015 ou en 2016. Nous avons relevé **six abroutissements de l'axe principal qui sont imputables aux chevreuils et quatre abroutissements en 2016 (sur les 600 chênes suivis)**. Sur les six abroutissements de 2015, **cinq ont été effectués en absence de roncier** et tous les abroutissements sur l'axe principal du chêne ont eu lieu en absence de ronce en 2016.

Par ailleurs, 10 abroutissements présentent des caractéristiques d'abroutissement par les rongeurs en 2015 et trois en 2016.

4.3.4 DISCUSSION ET CONCLUSION

4.3.4.1 CONDITIONS INITIALES

Nos deux sites d'études ont **des caractéristiques pédologiques proches** et peuvent être considérés comme homogènes d'un point de vue édaphique. De même, nous pouvons **considérer le dispositif comme homogène du point de vue de la végétation interférente** étant donné que l'espèce *Rubus ulmifolius* est la seule espèce de ronce présente dans nos placeaux à ma connaissance. Par ailleurs, l'éclairage au niveau de la végétation interférente n'est pas significativement différent pour les placeaux avec roncier et sans roncier et pour les placeaux avec et sans cage de protection individuelle en début 2014 et début 2015. Ainsi, le dispositif DBRoCh est équilibré en ce qui concerne la lumière reçue selon les modalités

d'intérêt. Il n'y a pas de déséquilibre initial entre (i) les modalités déherbés / enherbés ou protégés / accessibles et (ii) l'éclairement.

4.3.4.2 FREQUENTATION DU DISPOSITIF PAR LE CHEVREUIL

Nous avons mis en évidence une **différence significative de fréquentation des deux sites d'étude par le chevreuil** : le site 2 est plus fréquenté que le site 1, que ce soit concernant le nombre de passages ou la durée passée sur le site. Par ailleurs, l'hypothèse selon laquelle **l'intensité de la prospection dépend de la période de l'année est vérifiée**. En effet, nous avons une quasi-absence d'observation de chevreuil durant la période d'octobre 2014. Nous pouvons supposer que cette quasi-absence est due à la chasse. Au moment de la chasse en automne, les chevreuils sont capables de **modifier leur utilisation de l'espace et leurs habitudes alimentaires** pour se réfugier dans des zones où la végétation interférente est plus fortement développée, fournissant de nombreuses cachettes mais également une source d'alimentation (comme démontré pour le sanglier par [Thurfjell et al. \(2013\)](#) et [Saïd et al. \(2012\)](#)). La chasse entraîne surtout une réduction des déplacements ([Thurfjell et al., 2013](#)) ce qui pourrait expliquer la diminution de la détection des chevreuils durant la période de chasse. Cette hypothèse est confortée par l'analyse de la saisonnalité des prélèvements de ronce (cf. **Annexe 1**) : l'augmentation de la fréquentation du dispositif par le chevreuil en avril 2015 va de pair avec le pic de consommation des feuilles de ronce observé à cette période de l'année. De même, la diminution de la détection des chevreuils en octobre va de pair avec une diminution de la consommation des feuilles de ronce.

4.3.4.3 LES RONCIERS

Le **recouvrement du roncier augmente d'une année sur l'autre**. De plus, **le couvert de ronce augmente avec la lumière disponible sous la canopée arborée**. La disponibilité en lumière a deux effets antagonistes sur le développement de la ronce : les placeaux les plus ombragés présentent à la fois une ronce moins développée (hauteur et couvert) et un taux d'abroustissement plus fort. Ainsi, il y a une **augmentation de la pression d'herbivorie (taux de consommation) avec l'éclairement** comme mis en évidence par [Bazely et al. \(1991\)](#). L'évitement des ronciers denses (à l'échelle d'une placette) par les chevreuils pourrait expliquer un taux d'abroustissement plus faible lorsque la disponibilité en lumière est forte. Cependant il n'y a pas de lien significatif direct entre le taux d'abroustissement et le couvert de ronce au niveau du placeau.

Le taux d'abrouissement ne suffit pas à caractériser la consommation de la ronce par le chevreuil. En effet, un taux d'abrouissement plus élevé ne va pas forcément de pair avec une biomasse consommée plus élevée. L'étude de la biomasse totale consommée est une perspective d'étude intéressante.

Par ailleurs, à la fin des saisons de végétation 2015 et 2016, **le couvert de ronce est plus fort en présence qu'en absence de chevreuils**. Plusieurs explications sont possibles :

(i) La pose de la cage induit une diminution de la quantité de lumière disponible. Cette diminution pourrait expliquer la croissance moindre de la ronce en l'absence d'herbivorie (donc en présence de cage).

(ii) Lors des opérations de maintenance et de mesure du dispositif (campagne de fin de saison, désherbage...), le soulèvement des cages de protection modifie la dynamique de croissance du roncier. Les **cages de protection pyramidales de 1 m² sont peu adaptées au type de communauté végétale suivi** dans ce dispositif. En effet, la ronce utilise le marcottage comme reproduction végétative et va donc, de ce fait, "enraciner" la cage au sol dans les placeaux où la ronce est la plus développée (Photo 10). Lors des campagnes successives de désherbage et de mesure, les pieds de ronces ont été déracinés ce qui pourrait expliquer le déficit de croissance chez les ronciers se développant sous les cages. Ce résultat milite pour l'utilisation de petits enclos (de l'ordre de 100m²) lors de l'étude d'une espèce présentant les mêmes caractéristiques reproductives que la ronce (lors de suivi sur plusieurs années de végétation).

(iii) Il est également possible qu'il y ait un effet de surcompensation (qui serait plus marqué que dans le dispositif en conditions semi-contrôlées).

(iv) Ce résultat peut également s'expliquer par les modifications microclimatiques causées par le roncier (cf. Article II).



Photo 10. La cage de protection est recouverte par le roncier en 2016. Méthodologie inadaptée aux mesures successives et à l'entretien du désherbage (autres espèces que ronces) sans abimer les tiges de ronce (déracinage, section...).

4.3.4.4 LES SEMIS LIGNEUX

Les **semis de chêne sont peu abroustis** par les chevreuils sur notre dispositif. De plus, la majorité des semis de chêne non abroustis ne se trouvaient pas sous la protection des ronciers (cinq semis sur les six abroustis). Ces résultats sont en accord avec ceux de [Storms et al. \(2008\)](#) et de [Moser et al. \(2006\)](#) qui ont montré **que le chevreuil sélectionne les patchs ayant une disponibilité élevée en ronce**. D'après [Storms et al. \(2008\)](#) et [Moser et al. \(2006\)](#), le chevreuil choisirait **les patchs avec présence de ronce (appétente) en délaissant les patchs contenant uniquement des semis de chênes**. Ce choix expliquerait le **faible taux d'abroustissement causé par les chevreuils sur le dispositif DBRoCh** et la quasi absence d'abroustissement sur les semis de chêne se développant sans roncier. Cette hypothèse est confortée par la présence d'un fort abroustissement sur les ronciers par les cervidés dans notre dispositif d'étude *in situ* en 2015. En parallèle, de nombreuses études ont mis en évidence le fait que sous certaines conditions, les ronces peuvent protéger les semis de l'abroustissement par les cervidés ([Kelly, 2002](#); [Kuiters et Slim, 2003](#); [Jensen et al., 2012b](#)). Dans ce sens, après l'ouverture accidentelle d'une clôture, 49 % des semis exposés à l'abroustissement ont été consommées dans les zones désherbées contre 11 % dans les zones où la végétation de sous-bois a été conservée intacte ([Kelly, 2002](#)). De même, la probabilité qu'un semis soit consommé est de 20 % plus faible s'il

se développe sous la protection d'arbustes ([Jensen et al., 2012b](#)). Les résultats obtenus nous amènent à penser que **la capacité d'accueil du dispositif DBRoCh est très élevée par rapport à sa fréquentation par le chevreuil (cf. chapitre 2.3.5)**. Les chevreuils ne consommeraient pas les semis ligneux (peu appétants) étant donné l'abondance de ressources alternatives. Ceci expliquerait la faible consommation des semis de chêne par les cervidés, que ces derniers soient ou non protégés de par la ronce. Cependant, l'abrouissement sur les semis est relevé uniquement à la fin de chaque saison de végétation. Un suivi **temporel plus régulier** peut être indispensable pour relever les abrouissements secondaires (les tiges consommées peuvent tomber après avoir séché).

Ensuite, la croissance en diamètre des chênes est plus faible dans les placeaux protégés que dans ceux non protégés ; en l'absence de cage la croissance en diamètre des semis de chêne est plus forte. Cependant, **l'effet de la présence / absence de chevreuil va de pair avec l'effet de la présence / absence de cage de protection individuelle**. Le fait que ce soit **surtout le diamètre et pas la hauteur qui soit influencé par la présence / absence de cervidés nous amène à penser que la différence n'est pas majoritairement imputable à un effet direct de l'abrouissement sur les semis**. Les cages influencent le développement de la ronce (tiges déracinées, sectionnées) et modifient sûrement l'environnement microclimatique et la disponibilité en ressources. De plus le faible taux d'abrouissement de chevreuil sur les semis de chêne (environ 1%) renforce l'idée que cette différence en termes de croissance en diamètre, n'est pas due à un effet direct de l'abrouissement par les chevreuils. Par ailleurs, la croissance **en diamètre des semis de chêne est négativement reliée au recouvrement de la ronce**, ce qui souligne l'effet majoritairement compétiteur de la ronce sur les semis de chêne.

4.4 PARTIE IV : RESULTATS COMMUNAUTE DEPENDANTS DES INTERACTIONS ENTRE SEMIS LIGNEUX, VEGETATION INTERFERENTE ET CERVIDES SUR LA DYNAMIQUE DE RECRUTEMENT DES LIGNEUX



Contrôle du site 1 et exclos du site 2 du dispositif de la RNCFS de La Petite Pierre (67)

Photographies A.Mårell



Article : Understory vegetation dynamics and tree regeneration as affected by deer herbivory in temperate hardwood forests.

Laurent L., Mårell A., Balandier P., Holveck H., Saïd S.

4.4.1 RESULTATS COMMUNAUTE DEPENDANTS DES INTERACTIONS ENTRE SEMIS LIGNEUX, VEGETATION INTERFERENTE ET CERVIDES SUR LA DYNAMIQUE DE RECRUTEMENT DES LIGNEUX.

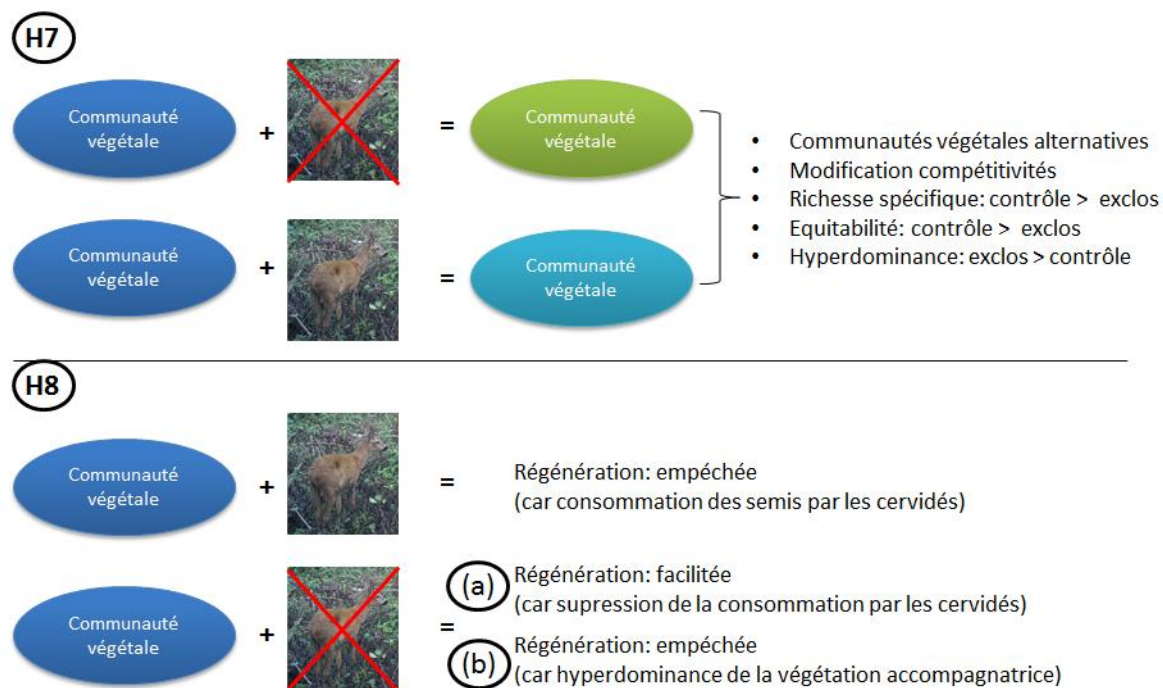


Fig. 57. Schématisation des hypothèses de la partie IV. Réponses de la communauté végétale à la suppression de la pression d'abrouissement dans le dispositif *in situ* de la RNCFS de la Petite-Pierre (67).

La **compétition avec la végétation interférente** et l'**abrouissement par les cervidés** sont deux des principales menaces qui pèsent sur la **régénération ligneuse** dans les forêts tempérées françaises. S'intéresser à l'interaction entre ces deux menaces est crucial dans la compréhension des causes de l'**insuffisance du renouvellement forestier** dans de nombreuses régions françaises.

Ainsi, nous avons suivi la **dynamique à moyen terme** (i) de la **régénération ligneuse** (composition, structure) et (ii) de la **communauté végétale** (composition, structure) grâce à un dispositif de type enclos / exclos. Nous avons posé l'hypothèse que la **suppression de la pression d'abrouissement va amener à des changements de compétitivité des espèces** en présence et conduire à une communauté végétale alternative à moyen terme, **moins diversifiée**

avec **hyperdominance d'une espèce opportuniste** (H7). Par ailleurs, la suppression de la pression d'abrouissement a des effets contradictoires sur la dynamique de la régénération ligneuse. Premièrement, elle facilite le recrutement et l'installation des semis ligneux en supprimant la consommation de ces-derniers (H8a). A l'opposé, via l'**augmentation de la compétition par la végétation interférente** qui n'est plus contrôlée par les grands ongulés, elle empêche le recrutement et l'installation des semis ligneux (H8b).

Grâce à cette expérimentation *in situ*, nous avons pu montrer qu'il n'y a **pas de réponse universelle des communautés végétales à la pose d'enclos** (Fig. 57). La compétition avec la végétation interférente et l'abrouissement par les cervidés peuvent tout deux modifier **les trajectoires des communautés végétales** et mener à des **communautés végétales alternatives** en accord avec H7. En parallèle, il y a **une diminution de la richesse et de la diversité** suite à la pose d'enclos. Dans les deux sites, la communauté tend progressivement à être **dominée par une espèce fortement compétitrice qui était contrôlée par les cervidés** auparavant (régénération de hêtre pour le site 1 et ronce pour le site 2). Ceci confirme la pertinence de notre hypothèse H7. Un **patron général** émerge de cette étude : **la suppression de la pression d'abrouissement** va tendre à aller vers la **domination de la communauté végétale par une espèce tolérante au broutement, tolérante à l'ombre et à croissance rapide par le biais d'une stratégie de type "sit and wait"**. De plus, ce travail souligne le fait que la compétition avec la végétation interférente et l'abrouissement par les cervidés peuvent tous les deux être des obstacles à la régénération ligneuse. Si la pose d'enclos est susceptible de favoriser l'établissement et la croissance des semis ligneux comme dans le site 1, cette amélioration est **restreinte à une espèce tolérante à l'ombre et à l'abrouissement** : le hêtre (alors qu'il ne s'agit pas de l'espèce d'intérêt dans ce peuplement qui est le chêne). Au contraire, dans le site 2 la pose d'enclos n'a pas favorisé le recrutement ligneux mais a favorisé la croissance de la végétation interférente (particulièrement de la ronce) au détriment du développement des semis ligneux. Ainsi, l'impact de l'abrouissement sur l'interaction entre végétation interférente et semis ligneux est fortement contexte dépendant. Cette étude appuie l'idée que **les gestions qui se focalisent sur une unique pression** (ex : abrouissement ou compétition avec la végétation interférente) **en ignorant les autres pressions qui s'exercent sur le système ne sont pas capables de maintenir des populations d'espèces cibles au sein de la communauté végétale**.

4.4.2 UNDERSTORY VEGETATION DYNAMICS AND TREE REGENERATION AS AFFECTED BY DEER HERBIVORY IN TEMPERATE HARDWOOD FORESTS.

Lisa Laurent^{1*}, Anders Mårell¹, Philippe Balandier¹, Hubert Holveck², Sonia Saïd³

¹ Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture, UR EFNO, F-45290 Nogent-Sur-Vernisson, France.

² Office National des Forêts, 1, rue Person, BP 20132 67703 Saverne, France.

³ Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertises, Unité Cervidés-Sanglier, "Montfort", 01330 Birieux, France.

*Corresponding author : Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France. Tel: 02.38.95.03.41. E-mail: lisa.laurent@irstea.fr

Article soumis au journal Iforest le 2 août 2016. En révision mineure

4.4.2.1 ABSTRACT

Plant competition and deer browsing are two main factors which limit tree recruitment. We examined natural tree-recruitment processes under continuous tree cover management. Changes in plant communities and tree regeneration were monitored over an eight-year period at two different sites in a temperate hardwood forest in the North-East of France. We used paired control (unfenced area, free access to deer) and exclosure (fenced area, excluding deer) plots at both sites. Shade-tolerant browsing-tolerant opportunistic species (beech, *Fagus sylvatica*, at site 1 and bramble, *Rubus spp.*, at site 2) were present in low numbers at the beginning of the study. We found that these species used a sit and wait strategy; waiting for opportunities to proliferate (thinning and deer exclusion). In the exclosure at site 2, bramble proliferated enough during the first two growing seasons to prevent tree recruitment, while in the exclosure at site 1, beech progressed more slowly. Thus, fencing encouraged beech sapling and bramble growth, and this growth in turn was detrimental to the richness and diversity of the plant community. The two study cases presented show that both plant competition and deer browsing can be problematic for tree recruitment. Our results further suggest that, excluding deer is not sufficient to enhance the growth of browse sensitive and moderately shade tolerant tree species such as oaks (*Quercus petraea* and *Q. robur*).

Keywords: Understory vegetation; Plant interaction; Competition; Browsing; Forest regeneration; *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, Exclosure.

4.4.2.2 INTRODUCTION

The recruitment of vigorous, high-quality trees in sufficient quantity to ensure forest regeneration is a major issue in forestry ([Chaar et al., 1997](#)). Forest renewal can be accomplished either through artificial (seeding or planting) or natural regeneration. The latter approach conforms with the basic principles of close-to-nature forest management (CNFM) ([Schütz, 1999](#)) and continuous-cover forestry (CCF) ([Pommerening et Murphy, 2004](#)), two concepts that attempt to reconcile wood production and other ecosystem services ([Gamborg et Larsen, 2003](#)). Selective thinning is a basic technique in such forestry approaches, and ensures that young trees have enough light for proper growth, while limiting the development of a dense competitive understory ([Bertin et al., 2011](#)). Indeed, strong competition from surrounding vegetation is a major obstacle to successful natural regeneration ([Balandier et al., 2006](#)) and can affect seed germination, seedling establishment, and sapling growth and survival ([Davis et al., 1999](#); [Fotelli et al., 2002](#)).

Deer populations in recent decades have increased exponentially in numerous regions of the Northern Hemisphere ([Apollonio et al., 2010](#)); locally, forest managers are facing increasingly challenging situations for forest regeneration due to the impact of browsing, fraying and bark stripping on the growth and survival of commercially important tree species ([Olesen et Madsen, 2008](#); [Gill et Morgan, 2010](#)). Furthermore, deer exclusion by fencing is expensive and is not likely to be a universally appropriate tool to prevent deer damage. For example, [Wasem et Häne \(2008\)](#) reported that excluding deer did not enhance tree recruitment because understory competition from bramble increased in the enclosure due to a lack of browsing. This type of strategy has been referred to as the "sit and wait" strategy ([Greenberg et al., 2001](#)). This strategy (as opposed to the "actively searching" strategy) was originally applied to predators waiting for opportunities to execute a quick surprise attack. [Greenberg et al. \(2001\)](#) applied this theory to plants. They found that a non-indigenous species (*Celastrus orbiculatus* Thunb.) in North America was able to take root and persist in undisturbed sites, then benefit from a disturbance (canopy opening) to suddenly proliferate and prevent tree recruitment. Species that are resistant or tolerant to browsing (e.g. through high growth rate, stored reserves, chemical or mechanical defenses) can have a head start over other species. Deer can modify the relative competitive ability of certain plants within a plant community. Indeed, differences in palatability and abundance between two competing species may give one species a competitive advantage over the other ([Moser et al., 2006](#)). Contrary to competition, indirect facilitation of target tree species occurs if deer reduces the growth of highly competitive palatable species of little or no value to forest managers. Furthermore, indirect facilitation may also occur when

neighboring vegetation creates a physical barrier around palatable target species, thus protecting them from deer browsing ([Perea et Gil, 2014](#)).

In our study, we assessed the impact of high densities of roe deer (*Capreolus capreolus*) and red deer (*Cervus elaphus*) on vegetation dynamics and tree recruitment. We used eight years of vegetation monitoring data from paired control-exclosure plots under continuous canopy cover in two temperate broadleaved forest sites in the North-East of France. Specifically, we tested whether deer browsing affected tree-understory vegetation interactions. Finally, we attempted to clarify the role of understory vegetation competition and browsing pressure and their interactions to help orient future forest management in the context of CNFM/CCF.

4.4.2.3 MATERIALS AND METHODS

STUDY AREA

We set up a paired control-exclosure field experiment in the National Hunting and Wildlife Reserve (NHWR) of “La Petite Pierre”, a 27-km² forested area located in the Vosges Mountains in North-Eastern France (48.5° N, 7°E). The mean elevation is around 300 meters. The climate is continental with oceanic influences; winters are relatively mild and summers are cool (mean January and mean July temperatures are 1.3 ± 0.9 and $19.4 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$, respectively - Météo France data from the Phalsbourg weather station, 10 km from La Petite Pierre). The mean rainfall during the study period (2005-2013) was 866 ± 43 mm per year. Poor acidic soils lie on sandstone bedrock and vegetation is of poor nutritive quality. The set-up was located on two different sites whose characteristics are shown in Table 1. Soil type was brunisol and humus ranged from oligo-mull to hemi-moder.

Table 3. Description of the two beech-oak forest sites: forest characteristics and treatments 2005-2016.

		No. of subplots ^a	Slope ^a (%)	Basal area ^a (m ² .ha ⁻¹)	Dominant diameter class (cm)	Natura 2000 Habitat	Thinning regime
Site 1	Exclosure	21 (6)	12	24	47.5 - 67.5	<i>Milio – fagetum and mercurario – abietum</i>	81m ³ /ha removed every 6 years
	Control	21 (14)	22	24			
Site 2	Exclosure	30 (30)	2	14	27.5 - 47.5	<i>Luzulo - fagetum</i>	68m ³ /ha removed every 8 years
	Control	60 (40)	4	23			

^aStatus at the beginning of the study - 2005 for site 1 and - 2006 for site 2. The number of subplots at the end of the study in 2014 are shown in brackets. The forest station in the two sites is "sessiliflorous oak woodland on low acidic soils". Trees were about 100 - 110 years old in 2005 for both sites.

DEER POPULATIONS

Roe deer and red deer are the main large herbivores, while large predators are absent from the study area. Deer populations are mainly regulated by hunting. To estimate red deer populations, spotlight counts were carried out following [Garel et al. \(2010\)](#) and roe deer populations were monitored by the pedestrian kilometric index according to [Vincent et al. \(1991\)](#). We expressed the count in terms of number of deer per km to account for differences in road length. Population densities (ind/km²) of red deer were estimated by the relationship between spotlight counts and Capture-Mark-Recapture (CMR) data following the methodology given by [Garel et al. \(2010\)](#) (Table 2). Unfortunately, no equivalent method exist to allow for reliable estimates of roe deer population densities in the study area.

Table 4. Yearly dynamics of the mean number of roe deer (pedestrian kilometric index according to [Vincent et al. \(1991\)](#)) and red deer (spotlight counts according to [Garel et al. \(2010\)](#)) observed per kilometer.

	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014
Roe deer	0.33	0.32	0.43	0.34	0.30	0.37	0.20	0.24	0.15	0.15
Red deer	0.65	0.65	0.73	0.79	0.72	1.1	0.85	0.72	0.71	1.1

EXPERIMENTAL SETUP

Paired control-exclosure plots were used excluding deer by fencing in one plot (fenced plot, hereafter “exclosure”) while the other plot was left open to natural deer browsing (unfenced plot, hereafter “control plot”). Experiments were set up in mature beech/oak forests at two different sites (about 2.2 km apart). One pair of control-exclosure plots was established in the winter of 2005 at site 1 (1.6 ha) and in the winter of 2006 at site 2 (1.5 ha). We systematically assigned 21 circular subplots (4 m²) in each of the control and exclosure plots at site 1; and, at site 2, 60 and 30 circular subplots (4 m²) in the control and exclosure plots, respectively. The average distance between subplots was 17.3 ± 2.1 m and 54.7 ± 21.3 m at site 1 and 2, respectively. Fences were approximately 2.3 m tall and were maintained throughout the course of the study. At both sites, thinning was undertaken before the set-up of the experiment (Table. 1).

DATA COLLECTION

Plant cover (expressed as the relative area covered by a species in percentage) of all vascular plant species was estimated with the Braun-Blanquet 7-grade cover-abundance scale ([Braun-Blanquet, 1932](#)). In addition, young trees were identified at species level and categorized as seedlings (height ≤ 15 cm) or saplings ($15 \text{ cm} < \text{saplings} \leq 3 \text{ m}$). We also estimated density and mean height for saplings only (by species) in each subplot. These measurements were used to compare establishment and growth for the five target tree species: beech (*Fagus sylvatica*), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*), hornbeam (*Carpinus betulus*), sessile (*Quercus petraea*) and pedunculate oak (*Q. robur*). We combined the two oak species into a single category (hereafter “oak”) since considerable hybridization between sessile and pedunculate oaks prevented us from distinguishing these two species. We collected data between May 15 and June 15 every two years from 2006 to 2014 (with one additional survey in 2005 for site 1 only). In addition, we used the Braun-Blanquet 7-grade cover-abundance scale to estimate overall plant cover at each subplot for three vegetation layers: tree layer (woody vegetation >2.0 m), shrub layer (woody vegetation 2.0-0.5 m) and herbaceous layer (<0.5 m; woody and non woody plant species).

CALCULATION AND STATISTICAL ANALYSES

We assumed the spatial distribution of individual plants to be independent and estimated the overall plant cover following [Fischer \(2015\)](#). Community diversity was estimated using three diversity indices calculated by taking into account all species in the botanical surveys:

species richness (S), the Shannon index (H')([Shannon et Weaver, 1949](#)) and Pielou's equitability (J)([Pielou, 1966](#)).

Then, we chose to focus on the most common tree and plant species. We therefore excluded all rare species and retained only the species recorded with a cover of more than 2.5 % in more than 5 % of the subplots of at least one site. Thus, we restricted our analyses to the four target tree species previously mentioned (beech, sycamore maple, hornbeam and oak) and 21 understory plant species (See **Table S.5** in supplementary material). The understory vegetation dynamics differed between the two sites as shown by non-metric multidimensional scaling (NMDS, [Oksanen et al. \(2016\)](#)); we therefore performed separate analyses for each site. We acknowledge that the statistical inferences from this work have some limitations due, in part, to pseudo-replication *sensu* [Hurlbert \(1984\)](#). Our study should therefore be taken as a comparison between two contrasting case studies. To avoid possible over-estimates in our results, we applied more conservative non-parametric tests (Wilcoxon tests, Kruskal-Wallis rank tests) rather than parametric tests and we made a restrictive use of p-values. [Dunn \(1964\)](#) a posteriori multiple comparisons test were conducted on data that varied significantly from year to year. Seedling and sapling density, sapling height and diversity index were all analyzed in the same manner. Semi-variograms were performed in order to assess the presence of any patterns of spatial auto-correlation of response variables among subplots. All the analyses were performed using the R 3.1.0 statistical package ([R Core Team, 2014](#)).

4.4.2.4 RESULTS

DEER POPULATIONS

In our study area, the mean number of deer observed per kilometer was 0.32 ± 0.005 (mean $\pm$ standard error of the mean) for roe deer and 0.80 ± 0.08 for red deer corresponding to an average of 39.6 ± 11.2 (minimum: 14.5; maximum: 105.6) red deer per km² ([Garel et al., 2010](#)). This is probably an overestimate of the overall yearly mean for local populations because migrating animals that did not live year round in the reserve were undoubtedly also counted. However, [Dumont et al. \(2005\)](#) showed that the risk of damage on broad-leaved seedlings was high at a density of 15 hinds per km².

COMPOSITION AND DIVERSITY OF THE VEGETAL COMMUNITY

Plant community composition was consistently different between site 1 and site 2 and consistently evolved over time inside the exclosure plots (See **Fig. S.64b** in supplementary material).

We recorded 90 different plant species: 69 at site 1 and 68 at site 2. Forty seven species were common to both sites. At site 1, species richness at the beginning of the experiment was lower in control plot (3.9 ± 0.5 species; mean $\pm$ se) than in exclosure (8.3 ± 0.4 species), but from 2010 to 2014 richness had become similar between control and exclosure plot (about 3.7 species in 2014 -**Fig. 58**). It took five years to obtain a significant decrease in species richness in the exclosure plot at site 1. At site 2, species richness was consistently lower in control (6.1 ± 0.4 species) than in exclosure (7.5 ± 0.4 species) at the beginning of the experiment; then from 2012 to 2014, the situation reversed to consistently greater richness in control (2014: 4.5 ± 0.4 species) than in exclosure (2014: 2.9 ± 0.2 species). In site 2, Pielou's equitability was similar between control and exclosure plots at the beginning of the experiment (about 0.3). Furthermore, Pielou's equitability consistently increased in control plot (2014: 0.37 ± 0.02) and consistently decreased in exclosure (2014: 0.15 ± 0.02) from 2008 to 2014. For site 2, results are consistent with NMDS results (See **Fig. S.64b** in supplementary material): plant communities followed different trajectories in control and exclosure plots. Plant communities shifted toward a more complex community structure in controls and toward a simpler community structure inside exclosure (**Fig. 58**).

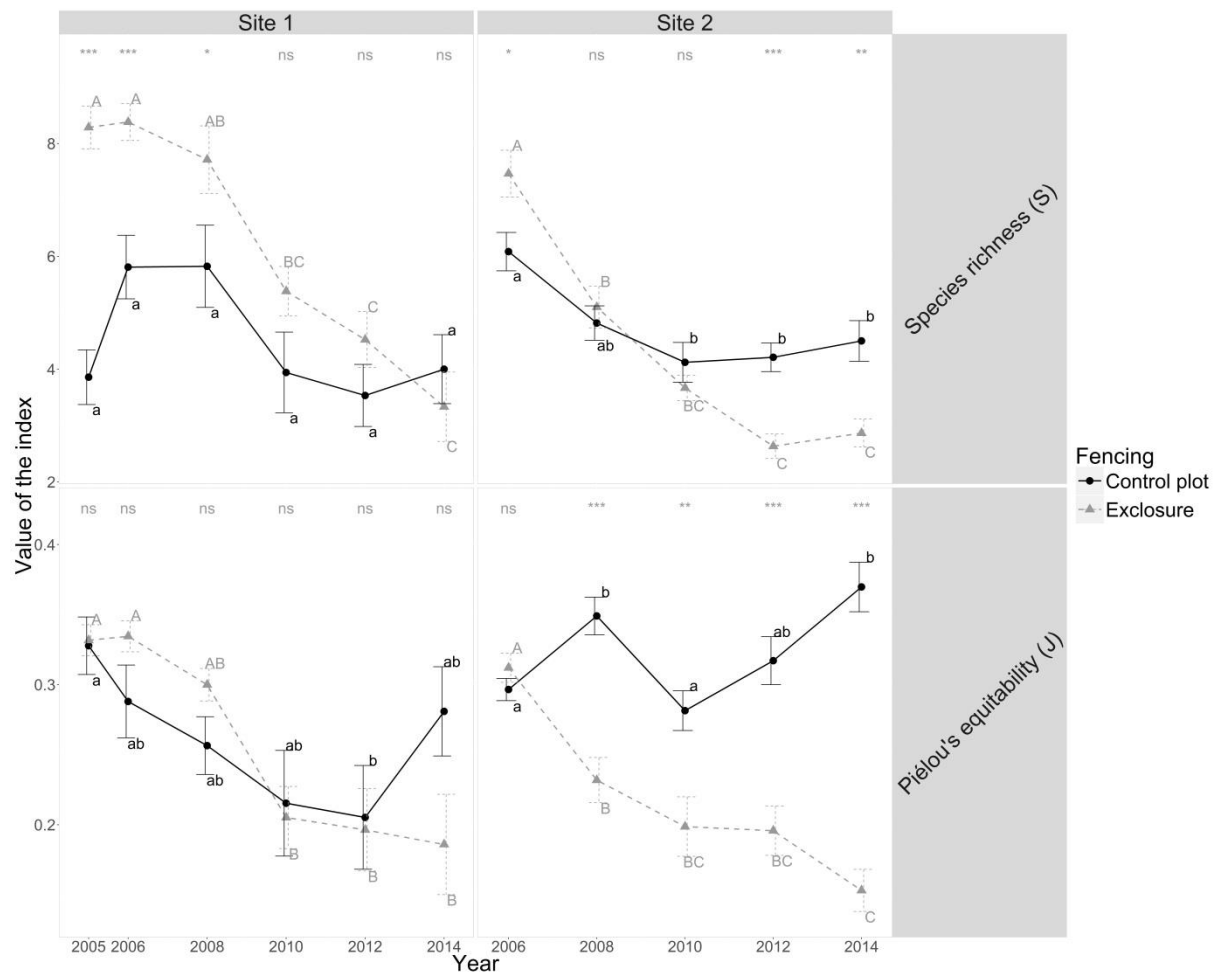


Fig. 58. Yearly diversity index values. Yearly diversity index values in the presence of deer (control plot - solid line) and in the absence of deer (exclosure plot - dotted line) for sites 1 and 2 from 2005 to 2014. Error bars indicate standard errors of the mean. Wilcoxon tests were used to estimate differences between control and exclosure plots at each given year; the results of the tests are displayed at the top of each panel: ns = non-significant; * = p-value<0.05; ** = p-value<0.01; *** = p-value<0.001. Letters next to points indicate differences between successive years at a 5% probability (Kruskal-Wallis): lower and upper case letters for control and exclosure plots, respectively.

Average tree canopy cover was significantly greater (**Fig. 59**) in the control plot than in the exclosure at site 1 in 2006, 2008 and 2014; while no difference was observed between the control and exclosure plots the other years (2005 beginning of the experiment and 2010). At site 2, average tree canopy cover was significantly greater in the control plot than in the exclosure in 2006 and 2008 (**Fig. 59**). At both sites, shrub cover remained the same between control and exclosure plots at the beginning of the experiment (2006 – 2008), then became lower in the control plot from 2010 onwards (**Fig. 59**). Herbaceous cover showed different patterns at the two sites. At site 1, herbaceous plant cover decreased from 62.6 ± 4.8 % to 39.2 ± 15.3 % in the exclosure, reaching levels similar to those in the control plot (about 20 %) from 2012 onwards. At site 2, the herbaceous cover was greater in the exclosure (**Fig. 59**) and remained constant at about 72.8 ± 1.4 % compared to the control where it remained at about 30.5 ± 1.4 % throughout the study period.

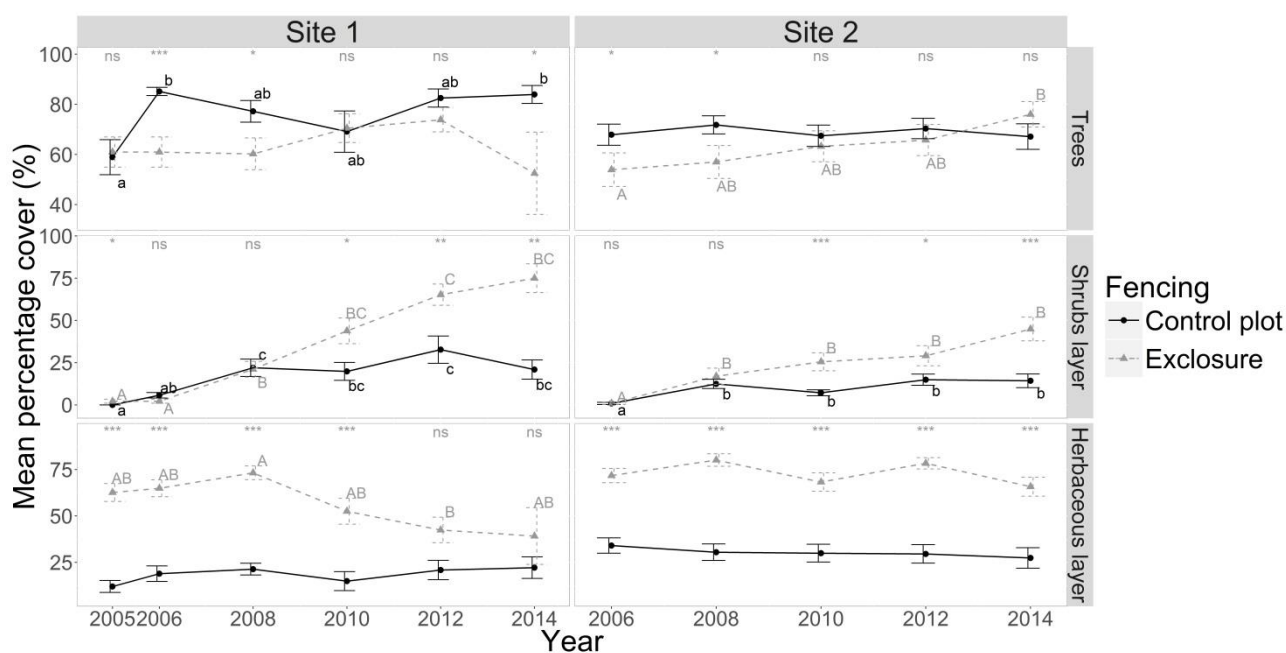


Fig. 59. Yearly vegetation dynamics by layer. Yearly dynamics in plant cover (%) for tree, shrub and herbaceous layers in the presence of deer (control plot - solid line) and in the absence of deer (exclosure plot - dotted line) for sites 1 and 2 from 2005 to 2014. Error bars indicate standard errors of the mean. Wilcoxon tests were used to estimate differences between control and exclosure plots at each given year; the results of the tests are displayed at the top of each panel: ns = non-significant; * = p-value<0.05; ** = p-value<0.01; *** = p-value<0.001. Letters next to points indicate differences between successive years at a 5 % probability (Kruskal-Wallis): lower and upper case letters for control and exclosure plots, respectively.

SITE 1: BEECH-DOMINATED UNDERSTORY

The exclusion of deer at site 1 resulted in a steady increase in beech cover from $21.3 \pm 2.7\%$ in 2005 to $75 \pm 8.5\%$ in 2014, while the progress in the control plot, though significant, was less pronounced (**Fig. 60**). It took five years to obtain a significant increase in beech cover in the exclosure plot against nine years in the control plot.

At site 1, tree recruitment was dominated by beech sapling dynamics ; seedling and sapling densities of oak, sycamore maple and hornbeam (in decreasing order) were low - even negligible from a silvicultural point of view - in both control and exclosure plots (**Fig. 61** and **Fig. 62**). Average beech sapling density was consistently about 2.5 times lower in the control plot than in the exclosure, and remained stable over time (**Fig. 62**), with on average about 5.6 ± 0.2 beech saplings per square meter (**Fig. 63**). Beech sapling height increased from 29 ± 5 cm in 2006 to 138 ± 32 cm in 2012 in the control plot, and from 19 ± 2 cm in 2005 to 164 ± 19 cm in 2012 in the exclosure. In the exclosure, the herbaceous understory cover varied greatly over time for all three functional groups (forbs, graminoids and *Rubus* spp.) as opposed to the control plot where the herbaceous understory cover remained stable throughout the study period (**Fig. 60**). Graminoids showed a strong and rapid increase after fencing ($35.8 \pm 3.4\%$ in 2006), but then progressively disappeared over time to reach 0% in 2014. Forbs dropped from 20% in 2005-2006, becoming completely absent by 2014 (**Fig. 60**). Bramble (*Rubus* spp.) showed the same general pattern, though the decrease was slightly delayed with maximum cover reached in 2008 (**Fig. 60**).

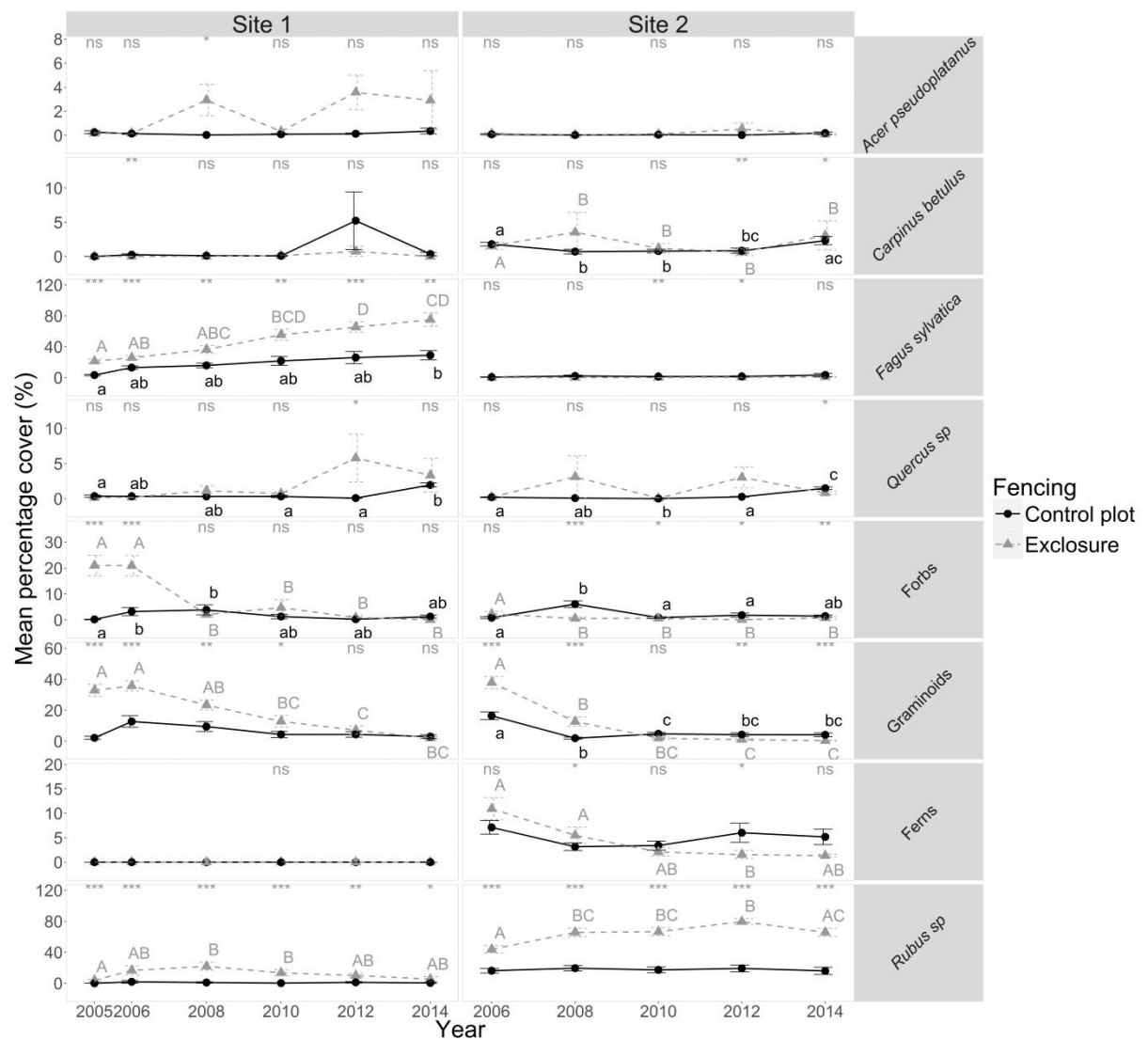


Fig. 60. Yearly dynamics in the cover of functional groups and main tree and herbaceous species. Yearly dynamics in the cover (%) for the main tree, shrub and herbaceous understory species in the presence of deer (control plot - solid line) and in the absence of deer (exclosure plot - dotted line) for sites 1 and 2 from 2005 to 2014. Only species with a frequency greater than 2.5% in at least 5% of the sampled subplots at site 1 or 2 were considered. Note the different scales on the y axes. Error bars indicate standard errors of the mean. Wilcoxon tests were used to estimate differences between control and exclosure plots at each given year; the results of the tests are displayed at the top of each panel: ns = non-significant; * = p-value < 0.05; ** = p-value < 0.01; *** = p-value < 0.001. Letters next to points indicate differences between successive years at a 5% probability (Kruskal-Wallis): lower and upper case letters for control and exclosure plots, respectively.

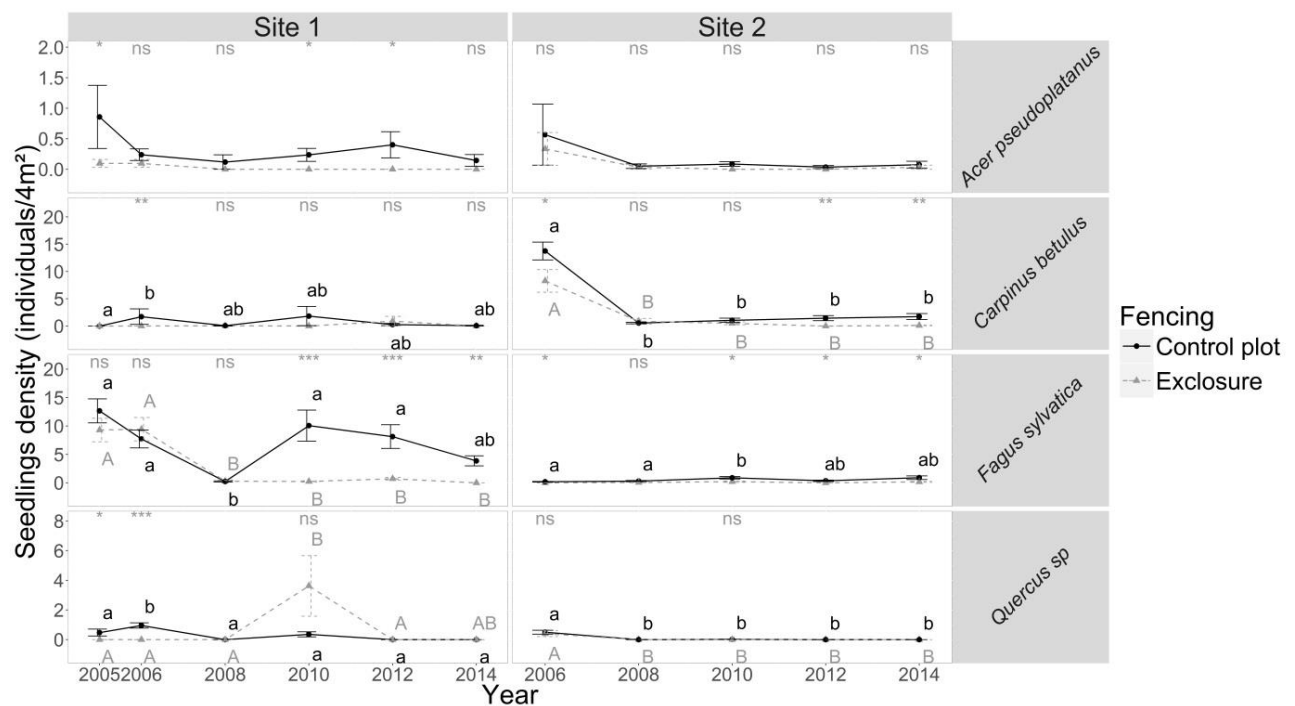


Fig. 61. Yearly dynamics in tree seedling density. Yearly dynamics in seedling (<15 cm) density (number of seedlings per 4 m²) for the four target tree species in the presence of deer (control plot - dotted line) and in their absence (exclosure plot - solid line) for sites 1 and 2 from 2005 to 2014. Note the different scales on the y axes. Error bars indicate $\pm$ standard errors of the mean. Wilcoxon tests were used to estimate differences between control and exclosure plots at each given year; the results of the tests are displayed at the top of each panel: ns = non-significant; * = p-value<0.05; ** = p-value<0.01; *** = p-value<0.001. Letters next to points indicate differences between successive years at a 5% probability (Kruskal-Wallis): lower and upper case letters for control and exclosure plots, respectively.

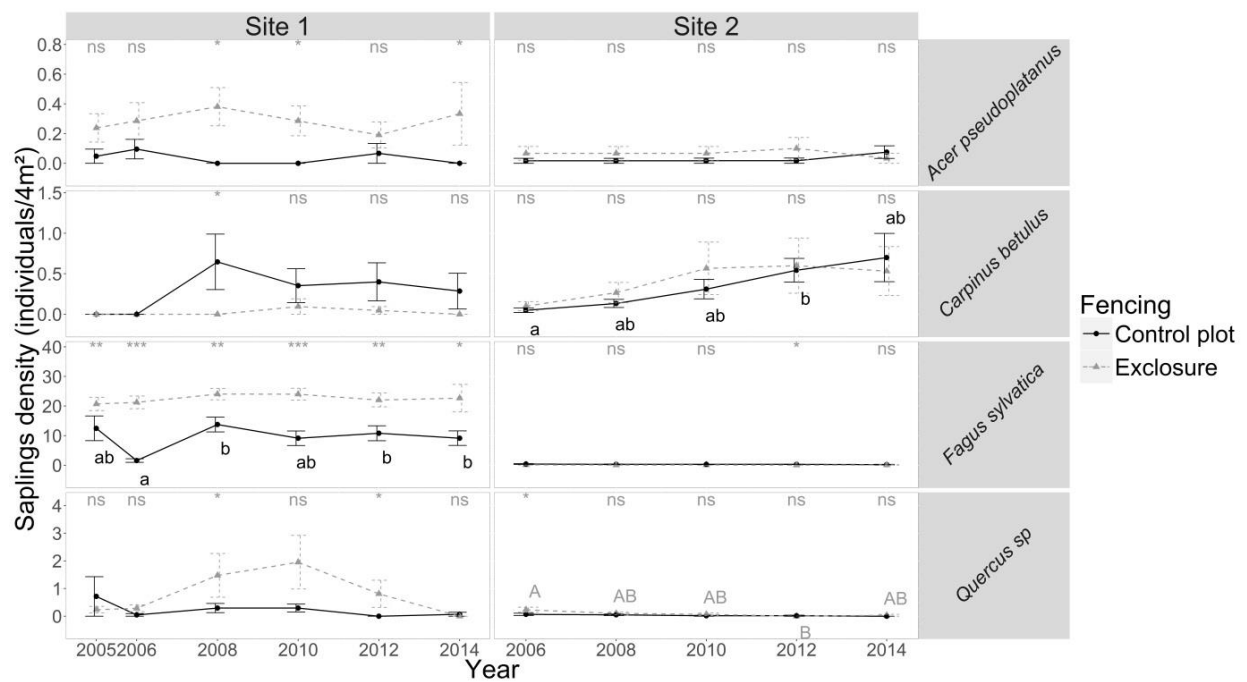


Fig. 62. Yearly dynamics in tree sapling density. Yearly dynamics in sapling density (number of saplings per 4 m²) for the four target tree species in the presence of deer (control plot - dotted line) and in the absence of deer (exclosure plot - solid line) for sites 1 and 2 from 2005 to 2014. Note the different scales on the y-axes. Error bars indicate standard errors of the mean. Wilcoxon tests were used to estimate differences between control and exclosure plots at each given year; the results of the tests are displayed at the top of each panel: ns = non-significant; * = p-value<0.05; ** = p-value<0.01; *** = p-value<0.001. Letters next to points indicate differences between successive years at a 5% probability (Kruskal-Wallis): lower and upper case letters for control and exclosure plots, respectively.

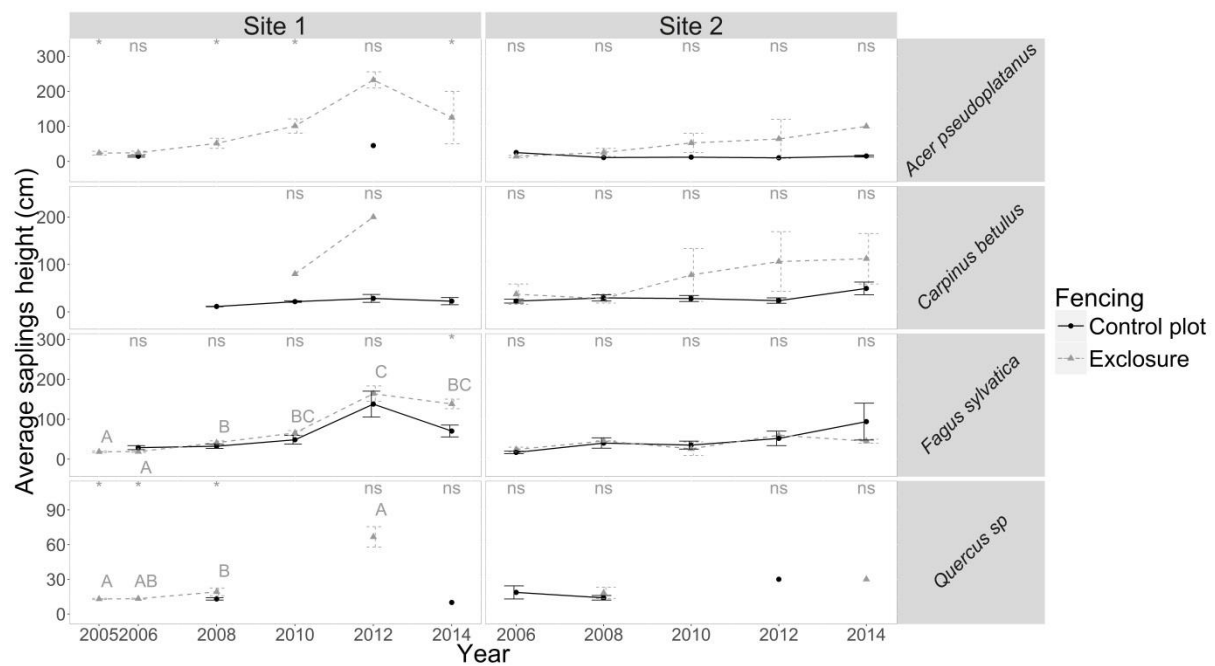


Fig. 63. Yearly dynamics in the average height of tree saplings. Yearly dynamics in the average height (cm) of saplings ($15\text{ cm} < \text{saplings} < 3\text{m}$) for the four target tree species in the presence of deer (control plot - dotted line) and in their absence (exclosure plot - solid line) for sites 1 and 2 from 2005 to 2014. Note the different scales on the y axes. Error bars indicate standard errors of the mean. Wilcoxon tests were used to estimate differences between control and exclosure plots at each given year; the results of the tests are displayed at the top of each panel: ns = non-significant; * = $p\text{-value} < 0.05$; ** = $p\text{-value} < 0.01$; *** = $p\text{-value} < 0.001$. Letters next to points indicate differences between successive years at a 5% probability (Kruskal-Wallis): lower and upper case letters for control and exclosure plots, respectively.

SITE 2 RUBUS-DOMINATED UNDERSTORY

The exclusion of deer at site 2 did not result in an increase in cover for any of the four target tree species (**Fig. 60**). At site 2, tree recruitment was low (even negligible from a silvicultural point of view) throughout the study period for all four target species. Beech and oak seedlings and saplings were virtually absent. Hornbeam (and to a lesser extent sycamore maple) seedlings and saplings were present in significant numbers during the first field campaign in 2006, but in spite of this, their densities had already dropped to near-zero values by the following field campaign in 2008. Densities for these two species then remained low throughout the remainder of the study period (**Fig. 61**). Sapling height did not differ between control and exclosure plots for any of the target tree species, although sycamore maple and hornbeam saplings tended to be taller in the exclosure than in the control plot (**Fig. 63**).

In site 2, bramble was the most frequent and abundant type of vegetation in the understory; it occurred in almost all the exclosure subplots at a mean cover of about $64.3 \pm 2.3\%$ overall. After fencing, bramble cover increased consistently from $43.8 \pm 4.7\%$ in 2005 to $65.8 \pm 5.1\%$ in 2014 in the exclosure plot (**Fig. 60**) while bramble cover remained stable (at about 18 %) throughout the study period in the control plot. Two plant species disappeared in the exclosure plot over time: raspberry decreased from about $18.3 \pm 3.9\%$ cover in 2006 to $0.1 \pm 0.1\%$ in 2014; and *Carex remota* from about $17.4 \pm 3.0\%$ in 2006 to $0.2 \pm 0.1\%$ in 2014. The cover of forbs was consistently low and greater in the control plot (**Fig. 60**), while the abundant cover of graminoids and ferns dropped dramatically during the first two to six years, and switched from being more abundant to less abundant in the exclosure plot compared to the control plot.

4.4.2.5 DISCUSSION

In this paper, we attempt to shed new light on tree-plant-deer interactions by comparing two case studies which portray contrasting examples of understory tree recruitment dynamics in the absence and presence of deer. The results demonstrate in both cases the importance of plant competition and deer browsing as obstacles to forest regeneration under continuous canopy cover. Fencing improved beech sapling (site 1) or bramble (site 2) growth and this reduced tree recruitment of other species and the richness and diversity of the overall plant community.

DEER EXCLUSION FAVORS NATURAL BEECH REGENERATION

We observed that fencing consistently favored beech in site 1. These results are consistent with other studies on the effect of protection from browsing on tree recruitment: browsing reduced the sapling height of beeches ([Olesen et Madsen, 2008](#)) and other species both under a mature canopy ([Stroh et al., 2008](#)) and in clearcuts ([Bergquist et al., 2009](#)). [Leonardsson et al. \(2015\)](#) showed that, after ten growing seasons, exclosures favored oak regeneration by reducing ungulate browsing: some oak saplings reached a height of more than 130 cm in exclosures, but never in the presence of deer. As seen in our control plot, beeches are able to root, survive and grow under a mature canopy with heavy browsing pressure (mean height growth of about 15 cm per year between 2005 and 2012 in the control at site 1). This growth rate is more than double the one observed by [Olesen et Madsen \(2008\)](#) in fenced areas (mean height growth in their study was about 7cm per year over 8 years). It is therefore likely that excluding deer in our study favored the pre-existing beech seedlings (advanced regeneration). Advanced regeneration allowed the species to dominate the plant community after fencing. This resembles what [Greenberg et al. \(2001\)](#) called the "sit and wait" strategy.

OPPORTUNISTIC, FAST-GROWING UNDERSTORY SPECIES PREVENT TREE RECRUITMENT IN THE ABSENCE OF DEER

We observed that fencing favored the growth and dominance of bramble at site 2. The role of deer in controlling bramble and ground cover growth is consistent with Kirby's (2001) results and excluding deer can bring about explosive growth in bramble thickets (Kuiters et al., 2002). Indeed, deer are known to control understory cover (Gill et al., 2001). Bramble is more adapted to shady environments and to disturbance (tolerant/resistant to browsing) than was first thought (Balandier et al., 2013). Bramble responded rapidly to deer exclusion by becoming hyper-dominant in the exclosure plot within two years after fencing. At our site, bramble thickets and herbaceous species managed to persist in the presence of deer, but did not thrive under browsing. As soon as the fencing was installed, their cover increased. Bramble is known to be a strong competitor for resource acquisition (Fotelli et al., 2001; Balandier et al., 2006; Balandier et al., 2013) and in agreement with Fotelli et al. (2002), Dodet et al. (2011) and Wasem et al. (2008) we showed that under high bramble cover, the establishment, growth and survival of tree seedlings and saplings were weak. This is also consistent with a study performed by Harmer et al. (2007) on oak advanced regeneration after six years at a fenced site: the final number of saplings could be predicted from the initial bramble cover. In addition in fenced areas, the taller shrubby understory may provide more hiding places than in open microhabitats for small herbivores or rodents that feed on tree seeds or young seedlings.

The fact that total basal area at the beginning of our experiment was significantly lower on exclosure plot ($p < 0.05\%$) could lead to misinterpretation of our results. The higher shrubs and herbaceous cover in the exclosure compared to control could be due to the deer exclusion or to differences in light availability. However, we assumed that light availability at ground level was similar in control and exclosure and that the difference in dynamics would not be explained by tree cover or basal area. Indeed, Ellenberg's ecological indicator values (weighted by the relative cover) for light (modified by Julve (1998)) showed no difference in light availability between control plot and exclosure plots at the beginning of the experiment (See Fig. S.65 in supplementary material). Furthermore, differences observed between control and exclosure plots (cover, number of saplings, etc.) after the first year of the experiment, could have resulted from either the plots being different at the set-up of the experiment or from a rapid response of very dynamic species such as bramble directly after thinning events and before the first measurements. Differences in forest stand characteristics could also explain the differences observed between plant community dynamics at the two sites (more acidic soil pH in site 1,

lower tree diameters and higher light availability at site 2). These stand characteristics could partly be the reason for the dominance of beech at site 1 and bramble at site 2.

MODIFICATION IN PLANT DIVERSITY

Concomitantly with the increase in beech cover, many herbaceous species disappeared in site 1. This may be explained by a decrease in light-demanding species as competition for light (and possibly other resources) increased. Deer obviously had an impact on the changes in plant community patterns: in the absence of deer, the community became dominated by beech and species diversity strongly decreased. The competitive ability of beech saplings was detrimental to plant community richness and diversity ([Boulanger, 2010](#)). Similarly, [Hegland *et al.* \(2013\)](#) found that high deer densities positively affected species richness of low-growing herbaceous plants. Although diversity indices were calculated at the alpha-level and not at the gamma-level, we remain cautious about these results as the results were possibly influenced by subplot number. Indeed, at site 1, the number of subplots was similar between control and exclosure plots ($n=21$), but it differed at site 2 ($n=60$ and 30 for control and exclosure plot respectively). Moreover, the number of subplots varied over time. This could account for some of the observed changes given that we did not account for this bias in the analyses other than using a fixed subplot size and calculating the indices at the subplot level (alpha). However, the results are likely to be relatively robust as no clear spatial pattern was found using semi-variograms. We should also bear in mind that exclosure experiments inform about the recovery of a plant community after release from browsing, and do not provide information about the community that would have occurred without the presence of deer ([Mårell *et al.*, 2012](#)).

In our study, the increase in bramble cover was paired with a decrease in forb, graminoid and fern cover within 2 years in site 2. A dense grassy understory sometimes interferes with seedling development by reducing the number of favorable microsites for germination, emergence, growth and survival, as shown by [Davis *et al.* \(1999\)](#). So, as [Marquis \(1981\)](#) underlines, species like bramble, which reduce strongly competitive species like graminoids, ferns and forbs, can indirectly improve tree regeneration by reducing competition for resources. However, this contradicts the results in our study since a denser bramble cover was detrimental to tree regeneration. See comments above for cautiousness relative to the interpretation of results on diversity indices. Furthermore, in our study, graminoids and ferns benefitted from browsing pressure; this has also been found in other studies ([Rooney, 2001](#); [Hegland *et al.*, 2013](#)). However, as shown by [Bellingham *et al.* \(2016\)](#), at lower deer densities, results should

be more contrasted. Maintaining deer populations at relatively low level should favor both community diversity and sapling growth.

CONCLUSION AND IMPLICATIONS FOR MANAGEMENT

Thanks to these two concomitant eight-year experiments, we showed that fencing was able to improve beech regeneration and growth at site 1. However, fencing combined with the initial thinning were not sufficient to assure the regeneration of the other target tree species, in particular oak, and hence did not allow the forest manager to direct wood production towards preferred tree species other than beech.

Furthermore, removing deer browsing by fencing was not enough to favor tree recruitment at site 2, where bramble was largely present before the enclosure, and whose subsequent explosion suppressed other herbaceous understory species. A general pattern emerges from these two case studies: shade-tolerant, browsing-tolerant, opportunistic species with a “sit and wait” strategy came to dominate the community in the enclosure. Future management practices should no longer consider understory competition and deer browsing as two independent problems, nor should fencing be seen as a universal tool to mitigate deer impact on tree recruitment. Forest managers should pay particular attention to the presence of strong plant competitors and adapt their management accordingly.

4.4.2.6 ACKNOWLEDGEMENTS

We especially thank Philippe Hum (ONF), Jean-Luc Hamann (ONCFS) and their students for field work. We thank François Klein (ONCFS) and Jean-Pierre Tremblay for their advice. We also thank Y. Dumas (Irstea) for his helpful assistance in 2016 data collection (soil). We thank Yoan Paillet for rereading. L. Laurent was funded by a PhD grant from Irstea and the Conseil Régional de Centre-Val de Loire (grant number 00087494) and through funds provided by the ONCFS (grant number 2013 /16 / 6171).

4.4.2.7 REFERENCES

- Apollonio, M., Andersen, R., Putman, R., 2010. European ungulates and their management in the 21st century. Cambridge University Press, New-York, pp. 604.
- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79, 3-27.

- Balandier, P., Marquier, A., Casella, E., Kiewitt, A., Coll, L., Wehrle, L., Harmer, R., 2013. Architecture, cover and light interception by bramble (*Rubus fruticosus*): a common understorey weed in temperate forests. *Forestry* 86, 39-46.
- Bellingham, P.J., Richardson, S.J., Mason, N.W.H., Veltman, C.J., Allen, R.B., Allen, W.J., Barker, R.J., Forsyth, D.M., Nicol, S.J., Ramsey, D.S.L., 2016. Introduced deer at low densities do not inhibit the regeneration of a dominant tree. *Forest Ecology and Management* 364, 70-76.
- Bergquist, J., Löf, M., Örlander, G., 2009. Effects of roe deer browsing and site preparation on performance of planted broadleaved and conifer seedlings when using temporary fences. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24, 308-317.
- Bertin, S., Palmroth, S., Kim, H.S., Perks, M.P., Mencuccini, M., Oren, R., 2011. Modelling understorey light for seedling regeneration in continuous cover forestry canopies. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 84, 397-409.
- Boulanger, V., 2010. Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales : influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt [Herbivory pressure and dynamics of plant communities: short- and medium-term influence of cervid populations on the diversity of plant communities in forests]. PhD thesis, Nancy - Henri Poincaré, pp. 289.
- Braun-Blanquet, J., 1932. Plant sociology. The study of plant communities. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York and London, pp. 476.
- Chaar, H., Colin, F., Collet, C., 1997. Effects of environmental factors on the shoot development of *Quercus petraea* seedlings. A methodological approach. *Forest Ecology and Management* 97, 119-131.
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T., Muermann, C., 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecol* 145, 341-350.
- Dodet, M., Collet, C., Frochot, H., Wehrle, L., 2011. Tree regeneration and plant species diversity responses to vegetation control following a major windthrow in mixed broadleaved stands. *Eur J Forest Res* 130, 41-53.
- Dumont, B., Renaud, P.-C., Morellet, N., Mallet, C., Anglard, F., Verheyden-Tixier, H., 2005. Seasonal variations of red deer selectivity on a mixed forest edge. *Animal Research* 54, 369-381.
- Dunn, O.J., 1964. Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics* 6, 241-252.
- Fischer, H.S., 2015. On the combination of species cover values from different vegetation layers. *Applied Vegetation Science* 18, 169-170.
- Fotelli, M.N., Geßler, A., Peuke, A.D., Rennenberg, H., 2001. Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and $\delta^{13}\text{C}$ composition. *New Phytologist* 151, 427-435.
- Fotelli, M.N., Rennenberg, H., Geßler, A., 2002. Effects of drought on the competitive interference of an early successional species (*Rubus fruticosus*) on *Fagus sylvatica* L. seedlings: ^{15}N uptake and partitioning, responses of amino acids and other N compounds. *Plant Biology* 4, 311-320.
- Gamborg, C., Larsen, J.B., 2003. 'Back to nature'—a sustainable future for forestry? *Forest Ecology and Management* 179, 559-571.

- Garel, M., Bonenfant, C., Hamann, J.-L., Klein, F., Gaillard, J.-M., 2010. Are abundance indices derived from spotlight counts reliable to monitor red deer *Cervus elaphus* populations? *Wildlife Biology* 16, 77-84.
- Gill, R., Morgan, G., 2010. The effects of varying deer density on natural regeneration in woodlands in lowland Britain. *Forestry* 83, 53-63.
- Gill, R.M.A., Beardall, V., 2001. The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74, 209-218.
- Greenberg, C.H., Smith, L.M., Levey, D.J., 2001. Fruit fate, seed germination and growth of an invasive vine—an experimental test of ‘sit and wait’ strategy. *Biol Invasions* 3, 363-372.
- Harmer, R., Morgan, G., 2007. Development of *Quercus robur* advance regeneration following canopy reduction in an oak woodland. *Forestry* 80, 137-149.
- Hegland, S.J., Lilleeng, M.S., Moe, S.R., 2013. Old-growth forest floor richness increases with red deer herbivory intensity. *Forest Ecology and Management* 310, 267-274.
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54, 187-211.
- Julve, P., 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France [Botanical, ecological and chorological index of the flora of France]. Web site [online 6 february 2017] URL: <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>
- Kirby, K.J., 2001. The impact of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. *Forestry* 74, 219-229.
- Kuiters, A.T., Slim, P.A., 2002. Regeneration of mixed deciduous forest in a Dutch forest-heathland, following a reduction of ungulate densities. *Biological Conservation* 105, 65-74.
- Leonardsson, J., Lof, M., Gotmark, F., 2015. Exclosures can favour natural regeneration of oak after conservation-oriented thinning in mixed forests in Sweden: A 10-year study. *Forest Ecology and Management* 354, 1-9.
- Mârell, A., Ballon, P., Hamard, J.P., Boulanger, V., 2012. Les dispositifs de type enclos-exclos : des outils au service de la gestion et de la recherche [Enclosure-exclosure: tools for management and research]. *Revue Forestière Française* 64, 139-150.
- Marquis, D.A., 1981. Effect of deer browsing on timber production in Allegheny hardwood forests of northwestern Pennsylvania. *Research Paper NE-475*, pp10.
- Moser, B., Schütz, M., Hindenlang, K.E., 2006. Importance of alternative food resources for browsing by roe deer on deciduous trees: The role of food availability and species quality. *Forest Ecology and Management* 226, 248-255.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., H. Stevens, M.H., Wagner, H., 2016. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olesen, C.R., Madsen, P., 2008. The impact of roe deer (*Capreolus capreolus*), seedbed, light and seed fall on natural beech (*Fagus sylvatica*) regeneration. *Forest Ecology and Management* 255, 3962-3972.
- Perea, R., Gil, L., 2014. Shrubs facilitating seedling performance in ungulate-dominated systems: biotic versus abiotic mechanisms of plant facilitation. *Eur J Forest Res* 133, 525-534.

- Pielou, E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of theoretical biology* 13, 131-144.
- Pommerening, A., Murphy, S., 2004. A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. *Forestry* 77, 27-44.
- R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. In. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rooney, T.P., 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry* 74, 201-208.
- Schütz, J., 1999. Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* 72, 359-366.
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. The mathematical theory of communication University of Illinois Press, Urbana, pp. 132.
- Stroh, N., Baltzinger, C., Martin, J.-L., 2008. Deer prevent western redcedar (*Thuja plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: Is there a potential for recovery? *Forest Ecology and Management* 255, 3973-3979.
- Vincent, J.-P., Gaillard, J.-M., Bideau, E., 1991. Kilometric index as biological indicator for monitoring forest roe deer populations. *Acta theriologica* 36, 315-328.
- Wasem, U., Häne, K., 2008. Souris, chevreuils et ronces influencent les chênes pédonculés régénérés naturellement [Mice, deer and brambles influence the naturally regenerated pedunculate oak]. *Forêt Entreprise* 61, 8-10.

4.4.2.8 ADDITIONAL DATA FILES

Table S.5. Summary table of herbaceous species presence/ abundance according to site and herbivorie modality. Species with a cover of more than 2.5 per cent in more than 5 per cent of the subplots of at least one site. Mean abundance (%) $\pm$ SE (frequency in %), all years taken together. Results from an in situ experiment over an eight-year period at two different sites in a temperate hardwood forest in the North-East of France (“La petite Pierre”). We used paired control (unfenced area, free access to deer) and exclosure (fenced area, excluding deer) plots at both sites.

Species	Plant function group	Site 1		Site 2	
		control	exclosure	control	exclosure
<i>Agrostis stolonifera</i>	graminoids	0.4 $\pm$ 0.2 (4.8)	1.9 $\pm$ 0.7 (10.8)	0 $\pm$ 0 (0.7)	0 $\pm$ 0 (0)
<i>Athyrium filix-femina</i>	ferns	0 $\pm$ 0 (0)	0 $\pm$ 0 (0)	1 $\pm$ 0.2 (14.9)	0.4 $\pm$ 0.2 (6.7)
<i>Carex remota</i>	graminoids	1.6 $\pm$ 0.5 (15.2)	4.5 $\pm$ 0.7 (40.5)	3.7 $\pm$ 0.6 (32.4)	5.3 $\pm$ 0.9 (34.7)
<i>Carex sylvatica</i>	graminoids	0 $\pm$ 0 (3.8)	4.6 $\pm$ 0.9 (37.8)	0.4 $\pm$ 0.1 (13.5)	0.6 $\pm$ 0.2 (8.7)
<i>Digitalis purpurea</i>	forbs	0.7 $\pm$ 0.3 (7.6)	2 $\pm$ 0.5 (16.2)	0.1 $\pm$ 0.1 (1.1)	0 $\pm$ 0 (0)
<i>Dryopteris carthusiana</i>	ferns	0 $\pm$ 0 (0)	0 $\pm$ 0 (0.9)	0.9 $\pm$ 0.2 (16.7)	1.2 $\pm$ 0.3 (19.3)
<i>Dryopteris dilatata</i>	ferns	0 $\pm$ 0 (0)	0 $\pm$ 0 (0)	1 $\pm$ 0.2 (14.2)	0.3 $\pm$ 0.1 (7.3)
<i>Dryopteris dilatata</i>	ferns	0 $\pm$ 0 (0)	0 $\pm$ 0 (0)	1 $\pm$ 0.2 (14.2)	0.3 $\pm$ 0.1 (7.3)
<i>Dryopteris dilatata</i>	ferns	0 $\pm$ 0 (0)	0 $\pm$ 0 (0)	1 $\pm$ 0.2 (14.2)	0.3 $\pm$ 0.1 (7.3)
<i>Dryopteris dilatata</i>	ferns	0 $\pm$ 0 (0)	0 $\pm$ 0 (0)	1 $\pm$ 0.2 (14.2)	0.3 $\pm$ 0.1 (7.3)
<i>Dryopteris filix-mas</i>	ferns	0 $\pm$ 0 (0)	0 $\pm$ 0 (0)	2.2 $\pm$ 0.5 (20.4)	2.4 $\pm$ 0.5 (27.3)
<i>Epilobium angustifolium</i>	forbs	0 $\pm$ 0 (0)	1.7 $\pm$ 0.7 (16.2)	0 $\pm$ 0 (0)	0 $\pm$ 0 (0)
<i>Festuca altissima</i>	graminoids	0.8 $\pm$ 0.3 (12.4)	1 $\pm$ 0.3 (12.6)	0 $\pm$ 0 (1.5)	0.3 $\pm$ 0.2 (4)
<i>Festuca sylvatica</i>	graminoids	0.8 $\pm$ 0.3 (9.5)	5.9 $\pm$ 0.9 (44.1)	0 $\pm$ 0 (1.5)	0 $\pm$ 0 (1.3)
<i>Galeopsis tetrahit</i>	forbs	0.9 $\pm$ 0.3 (46.7)	4.6 $\pm$ 1.1 (45)	0.3 $\pm$ 0 (23.3)	0.3 $\pm$ 0.1 (7.3)
<i>Juncus effusus</i>	graminoids	0 $\pm$ 0 (0)	0.3 $\pm$ 0.2 (4.5)	2.1 $\pm$ 0.4 (22.5)	5.5 $\pm$ 1 (33.3)
<i>Lamium galeobdolon</i>	forbs	0 $\pm$ 0 (2.9)	0 $\pm$ 0 (0)	1.3 $\pm$ 0.3 (8)	0 $\pm$ 0 (0)
<i>Luzula luzuloides</i>	graminoids	2.3 $\pm$ 0.5 (53.3)	4 $\pm$ 0.7 (32.4)	0.3 $\pm$ 0.1 (7.6)	0 $\pm$ 0 (4)
<i>Milium effusum</i>	graminoids	0.2 $\pm$ 0.1 (4.8)	1.4 $\pm$ 0.4 (17.1)	0.1 $\pm$ 0.1 (4.4)	0.1 $\pm$ 0.1 (6)
<i>Mycelis muralis</i>	forbs	0.1 $\pm$ 0 (5.7)	1.8 $\pm$ 0.4 (37.8)	0 $\pm$ 0 (0)	0 $\pm$ 0 (0.7)
<i>Oxalis acetosella</i>	forbs	0 $\pm$ 0 (1)	0 $\pm$ 0 (0.9)	0.7 $\pm$ 0.2 (9.8)	0.6 $\pm$ 0.2 (8)
<i>Poa nemoralis</i>	graminoids	0.6 $\pm$ 0.3 (9.5)	0.8 $\pm$ 0.3 (9)	0.3 $\pm$ 0.1 (3.3)	0.1 $\pm$ 0.1 (2.7)
<i>Rubus idaeus</i>	rubus	0.5 $\pm$ 0.4 (3.8)	6.5 $\pm$ 1.4 (39.6)	2.5 $\pm$ 0.4 (24)	8.9 $\pm$ 1.2 (48)
<i>Rubus sect. fruticosi</i>	rubus	0.2 $\pm$ 0.1 (6.7)	6.7 $\pm$ 1.4 (46.8)	16.3 $\pm$ 1.6 (51.6)	60.5 $\pm$ 2.5 (98)

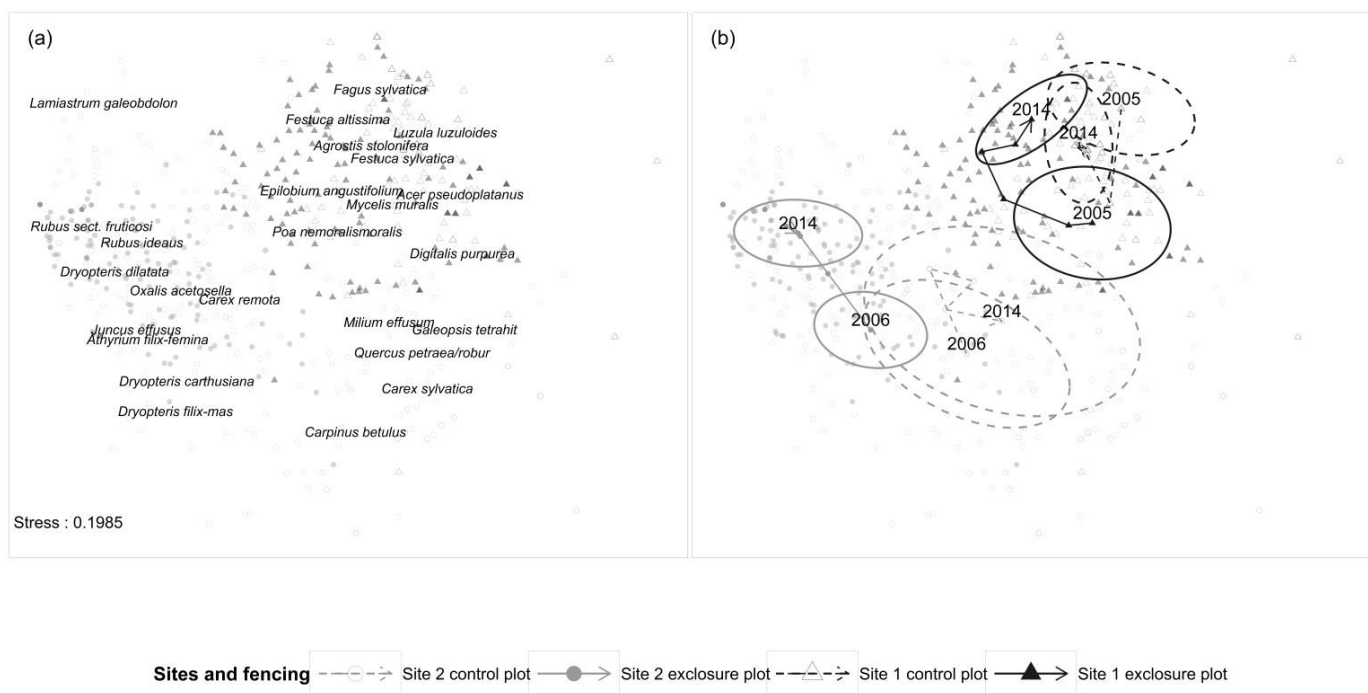


Fig. S.64. Evolution of plant community. NMDS ordination of plant community cover recorded in the presence of deer (control plots - dotted line) and in the absence of deer (exclosures - solid line) for sites 1 and 2 from 2005 to 2014. a) Species centroid plots. b) Ellipse per year for Site/Fencing.

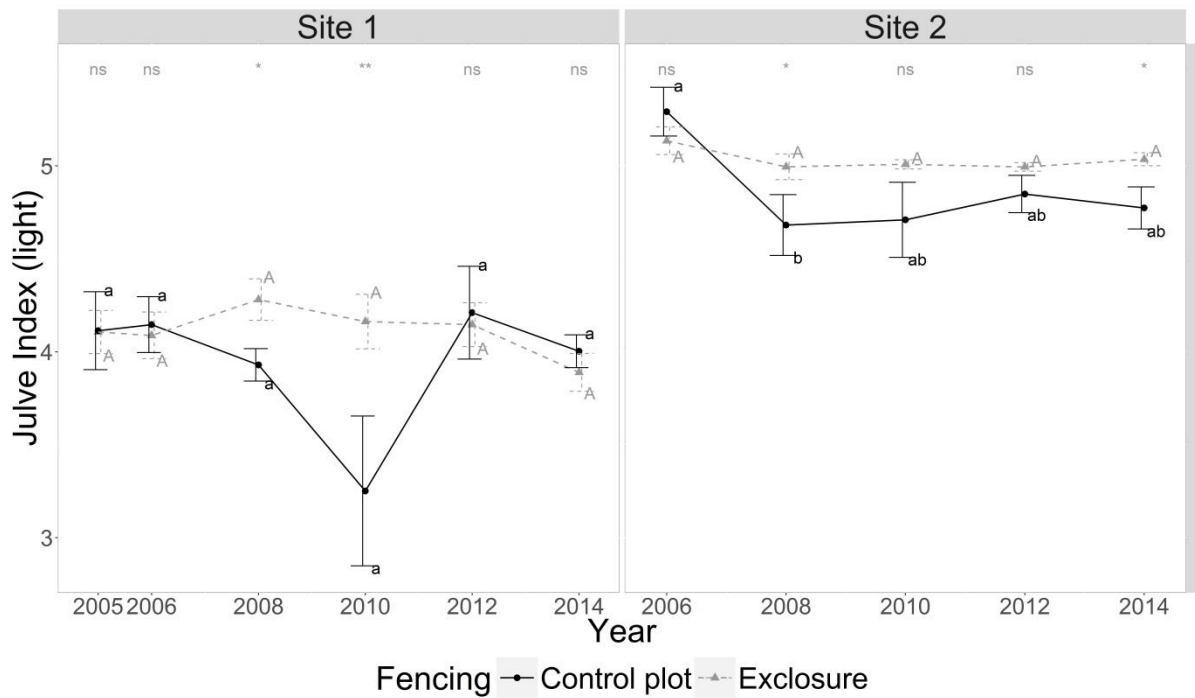


Fig. S.65. Julve light index of plant community. Julve light index of plant community for sites 1 and 2 from 2005 to 2014. Error bars indicate standard errors of the mean. Wilcoxon tests were used to estimate differences between control and enclosure plots at each given year; the results of the tests are displayed at the top of each panel: ns = non-significant; * = p-value<0.05; ** = p-value<0.01; *** = p-value<0.001. Letters next to points indicate differences between successive years at a 5% probability (Kruskal-Wallis): lower and upper case letters for control and enclosure plots, respectively.

5 CHAPITRE V : DISCUSSION GENERALE, IMPLICATIONS ET PERSPECTIVES



Dans un premier temps, je **rappellerai les hypothèses de travail** ainsi que les réponses qui y ont été apportées. Ensuite, je développerai **les originalités des approches** utilisées dans le cadre de ma thèse, en insistant sur leurs apports par rapport aux approches utilisées dans le passé. **Les principaux résultats** seront ensuite rappelés avant d'être **discutés et remis en perspective**. Je soulignerai **l'importance de considérer les interactions multiples dans la compréhension des communautés végétales** et sur les **facteurs à prendre en compte pour bien intégrer les interactions écologiques multiples dans les théories "classiques"**. Je m'intéresserai également aux **perspectives d'utilisation de mes résultats en matière de gestion forestière**. Enfin, je discuterai de l'utilisation potentielle des avancées faites au cours de ce travail de thèse dans le **cadre des changements globaux et des changements de pratiques**.

5.1 RAPPEL DES HYPOTHESES DE TRAVAIL : APPORTS D'UNE APPROCHE ECOSYSTEMIQUE A L'ETUDE DE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTES VEGETALES FORESTIERES

H1. L'intensité et l'importance des interactions plante-plante varient le long des gradients de disponibilité en ressources. => **Validée Article I, chapitre 4.1**

(a) L'intensité de l'interaction semis de chêne / roncier reste constante le long des gradients de disponibilité en ressources. => **Validée Article I, chapitre 4.1**

(b) L'importance de l'interaction semis de chêne / roncier augmente le long des gradients de disponibilité en ressources. => **Validée Article I, chapitre 4.1**

H2. La défoliation de la ronce modifie les patrons de réponses de l'interaction semis de chêne / roncier au gradient de disponibilité en ressources :

(a) La défoliation diminue l'intensité / l'importance de la compétition. => **Validée Article I, chapitre 4.1**

(b) L'effet de la défoliation dépend du **paramètre étudié** (croissance, survie...) et de la **période de défoliation**. => **Validée Article I, chapitre 4.1**

H3. L'effet de la canopée arborée / de l'abrouissement sur la régénération ligneuse passe à la fois par :

(a) des interactions directes négatives. => **Validée Article II, chapitre 4.2**

(b) des interactions indirectes positives via le contrôle du développement de la végétation interférente. => **Validée Article II, chapitre 4.2**

H4. Ces effets directs et indirects s'exercent, au moins en partie via :

(a) la modification de la disponibilité en ressources. => **Validée Article II, chapitre 4.2**

(b) la modification du microclimat. => **Validée Article II, chapitre 4.2**

H5. La pression d'abrouissement modifie les patrons de réponses de l'interaction semis de chêne / roncier au gradient de lumière due à la canopée arborée adulte en conditions naturelles.

=> **Non validée chapitre 4.3**

H6. En conditions naturelles, l'appétence de la ronce va protéger les semis de chêne de l'abrouissement par les chevreuils via un phénomène de résistance associative par contraste alors qu'en absence de chevreuil la ronce va principalement avoir un effet compétitif.

=> **Validée partiellement chapitre 4.3.**

H7. Au sein d'une communauté végétale complexe, la suppression de la pression d'abrouissement va amener à des changements de compétitivité des espèces en présence et conduire à une communauté végétale alternative à moyen terme, moins diversifiée avec hyperdominance d'une espèce opportuniste. => **Validée Article III, chapitre 4.4**

H8. La suppression de la pression d'abrouissement dans une communauté végétale complexe a des effets contradictoires sur la dynamique de la régénération ligneuse.

(a) via la suppression de l'abrouissement des semis ligneux, elle facilite à la fois le recrutement et l'installation des semis ligneux. => **Validée Article III, chapitre 4.4**

(b) via l'augmentation de la compétition par la végétation interférente qui n'est plus contrôlée par les grands ongulés, elle empêche le recrutement et l'installation de ces derniers.

=> **Validée Article III, chapitre 4.4**

5.2 ORIGINALITÉ DES APPROCHES UTILISÉES

L'objectif de ce travail était d'apporter une contribution aux connaissances incomplètes sur les interactions écologiques multiples et leurs impacts sur la dynamique forestière (notamment sur la dynamique de régénération des ligneux d'intérêt sylvicole). L'une des principales forces de ce travail est **le choix des quatre compartiments biotiques végétaux étudiés qui vont de la strate arborescente à la strate de la régénération ligneuse en passant par la végétation interférente. Ce choix permet d'appréhender l'écosystème forestier entier de façon très simplifiée.** Par ailleurs, l'originalité de cette thèse est due aux différents angles d'approches qui ont été choisis pour aborder le rôle des interactions écologiques multiples dans la structuration et la composition de la communauté végétale.

(i) En effet, si la modulation des interactions entre plantes le long des gradients de ressources a été longuement étudiée, **la modification du devenir de ces interactions le long des gradients de ressources par les grands herbivores reste à explorer.**

(ii) Les études antérieures **se sont intéressées : (1) soit aux mécanismes sous-jacents à une interaction simple entre deux compartiments** (exemple : effet de la végétation de sous-bois sur la régénération ligneuse via les changements microclimatiques), **(2) soit aux interactions complexes mais sans étudier les mécanismes** impliqués. Le travail présenté ici **combine les deux approches en étudiant les mécanismes sous-jacents à une interaction complexe entre quatre compartiments biotiques grâce à une analyse SEM.**

(iii) De plus, la prise **en compte de la sélectivité alimentaire du chevreuil** dans la modulation des interactions entre la régénération ligneuse d'intérêt et la végétation interférente est un passage obligé pour **l'évaluation des pratiques de gestion et la prédiction de l'évolution des communautés végétales en relation avec le changement climatique.** L'utilisation de **dispositifs *in situ*** est un moyen souvent utilisé pour prendre en compte la sélectivité alimentaire.

(iv) Pour finir, l'étude de la dynamique forestière à l'échelle d'une communauté végétale **à moyen-terme (8 ans)** complète la vision des interactions complexes plante- plante-cervidé en ajoutant à la dimension *in situ*, **une approche communautaire et surtout une dimension temporelle qui permet de compléter les résultats de mon travail de thèse.**

5.3 SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX RESULTATS OBTENUS : LE RÔLE DES INTERACTIONS ÉCOLOGIQUES MULTIPLES DANS LA DYNAMIQUE FORESTIÈRE

La **défoliation de la végétation interférente par le chevreuil** modifie les patrons de réponses de l'interaction semis de chêne / roncier au gradient de disponibilité en ressources. D'une part, **elle diminue l'intensité et l'importance de la compétition**. Ensuite, nous avons observé une tendance : **l'effet de la défoliation de la ronce sur l'importance de la compétition semble d'autant plus fort que la disponibilité en ressources est faible**. Cependant, l'effet n'est pas significatif, **ainsi cette tendance reste à confirmer dans le cadre d'études futures**.

Dans le but d'appréhender les mécanismes modifiant ces patrons de réponses, nous sommes ensuite allés à une échelle d'étude plus fine en utilisant la variation des variables environnementales susceptibles d'être modifiées par les compartiments biotiques en présence (température, VPD, disponibilité en lumière, disponibilité en eau). Cette deuxième approche a permis de montrer que **l'effet de la canopée arborée et de la défoliation des ronciers sur la régénération ligneuse passe à la fois par des effets directs négatifs (compétition directe) et des effets indirects positifs (facilitation indirecte)** via le contrôle du développement de la végétation interférente. **La facilitation indirecte de la canopée arborée sur les semis de chêne via le contrôle du roncier surpasse la compétition directe** pour amener à une résultante positive sur la survie des semis de chêne ce qui est en contradiction avec l'hypothèse que la facilitation a seulement un effet atténuateur de l'effet direct compétiteur ([Miller, 1994](#)). **La facilitation indirecte est donc sous-estimée en forêt tempérée**. En parallèle, nous avons souligné l'importance de **la modification de la disponibilité en ressources et de la modification du microclimat** (que ce soit au-dessus ou en dessous de la ronce) dans le contrôle des interactions complexes. Ainsi, **l'effet de certaines espèces sur leur environnement peut être significativement suffisant pour induire une modification des performances des autres plantes** présentes.

Un des principaux intérêts de ce travail est qu'il souligne **la complexité d'un système d'étude à quatre compartiments** avec :

(i) une **variation le long des gradients de disponibilité en ressources dépendante à la fois de la nature du gradient de ressources, de la période de défoliation et du paramètre démographique** (survie, croissance en hauteur, croissance en diamètre, architecture).

(ii) des **effets indirects s'exerçant via des variables intermédiaires différentes** (déficit de pression de vapeur d'eau et/ou disponibilité en lumière) et **des périodes différentes pour des paramètres différents.**

(iii) de **faibles effets totaux** dus à des phénomènes **d'annulation entre les effets directs négatifs et les effets indirects positifs** expliqués en partie par la réponse **compensatoire de la ronce à la défoliation** dans notre système d'étude.

(iv) **l'interconnexion** de l'ensemble des paramètres suivis.

Ainsi, la compréhension des mécanismes régissant les interactions entre quatre compartiments biotiques (canopée arborée, végétation interférente, semis ligneux et cervidés) est **un début dans la compréhension de la formation d'une communauté végétale** mais reste **insuffisante pour permettre la prédiction de la dynamique à l'échelle d'une communauté en condition *in situ*.** Au sein d'une communauté végétale complexe, ces processus de facilitation indirecte, de compétition directe, de modifications environnementales, de modulation par les cervidés vont être des filtres expliquant la communauté végétale présente dans un milieu donné. Comme nous l'avons vu, la suppression de la **pression d'abrouissement va amener à des changements de compétitivité des espèces** en présence. Ces changements de compétitivité vont conduire à **une communauté végétale alternative à moyen terme (2-5 ans), moins diversifiée avec hyperdominance d'une espèce opportuniste en absence de cervidés.** La suppression de la pression d'abrouissement dans une communauté végétale complexe **a des effets contradictoires et difficilement prévisibles sur la dynamique de la régénération ligneuse** en raison des nombreuses forces impliquées. Ainsi, (i) via la suppression de l'abrouissement des semis ligneux, la mise en défens facilite le recrutement et l'installation des semis mais (ii) via l'augmentation de la compétition par la végétation interférente qui n'est plus contrôlée par les grands ongulés, la mise en défens empêche le recrutement et l'installation des semis ligneux. **La résultante est fortement contexte dépendante** et il ne semble **pas y avoir de réponse universelle à la pose d'enclos de protection.** Cette réponse pourrait être fortement liée à la végétation en présence (régénération déjà installée) avant la perturbation ou avant la suppression de la perturbation (pose d'enclos). Ainsi, **la disponibilité en lumière et la pression d'abrouissement semblent être des leviers permettant d'atteindre différents objectifs sylvo-cynégétique** via le contrôle de la végétation de sous-bois dans le contexte des changements globaux.

Les résultats présentés dans ma thèse soulignent l'importance de prendre en compte de nombreux facteurs pour pouvoir **intégrer les interactions écologiques multiples dans les**

théories visant à expliquer la présence d'une communauté végétale en forêt tempérée comme :

- (i) la modification des patrons de réponses des interactions entre plantes le long des gradients de ressources par les cervidés,**
- (ii) les interactions indirectes et la facilitation,**
- (iii) les paramètres démographiques et la dynamique de réponse des plantes à une perturbation en relation avec la phénologie de ces-dernières,**
- (iv) la réponse à long terme.**

5.4 VERS UNE CONSIDERATION DES INTERACTIONS INDIRECTES, DE LA FACILITATION ET DE LA MODULATION PAR LES HERBIVORES DANS L'ETUDE DE LA COMPOSITION ET DE LA STRUCTURATION DE LA COMMUNAUTE VEGETALE.

Une communauté végétale est caractérisée par l'association d'espèces végétales à un instant et un endroit donné. Cependant, à une échelle plus fine, un ensemble d'interactions directes et indirectes, positives et négatives vont moduler la survie, la croissance et la reproduction des individus, conditionnant le maintien et la dynamique de chaque espèce au sein de la communauté. La compréhension des mécanismes régissant les interactions entre quatre compartiments biotiques (canopée arborée, végétation interférente, semis ligneux et cervidés) est un début dans la compréhension de la formation d'une communauté végétale mais reste insuffisante pour permettre la prédiction de la dynamique à l'échelle d'une communauté en condition *in situ*. Compléter l'approche individualiste par une approche interactionnelle est une direction de recherche proposée par [Lortie et al. \(2004a\)](#) pour mieux appréhender les théories concernant les communautés végétales (Fig. 66). [Lortie et al. \(2004a\)](#) proposent de prendre en compte (i) les interactions entre plantes d'une part et (ii) l'effet direct de l'abrutissement d'autre part, comme filtres pour expliquer la communauté végétale en présence. Les résultats présentés dans le cadre de ma thèse appuient l'idée qu'il est en effet incontournable de mieux intégrer les concepts de compétition / facilitation dans les théories sur les communautés végétales : les performances des semis ligneux sont modifiées par la présence de végétation interférente dans l'ensemble des études que j'ai menées. Ces résultats sont en accord avec de nombreux autres résultats qui soulignent que les espèces interférentes prélèvent les ressources au détriment de l'espèce arborescente d'intérêt sylvicole (cf. la revue de [Balandier et al. \(2006\)](#)). Cependant, ma thèse a surtout mis en évidence que la prise en compte des interactions plante-plante n'est pas suffisante pour expliquer les communautés végétales en présence. L'ajout de l'effet des cervidés sur les interactions entre plantes permettra de compléter la vision de [Lortie et al. \(2004a\)](#). En effet, la prise en compte des interactions indirectes est nécessaire étant donné l'impact non négligeable que la facilitation indirecte peut avoir dans notre système d'étude "canopée arborée-ronce-semis de chêne-chevreuil". Ainsi, la dynamique, la composition et la structure des communautés végétales ne peuvent pas être décrites par une simple somme d'effets directs s'exerçant entre les organismes deux à deux ([Weigelt et al., 2007](#); [Seifan et al., 2010](#)).

Si mon travail de thèse souligne l'importance des interactions écologiques multiples, notamment des interactions plante-plante-herbivore, l'étape suivante est de s'intéresser à **où, pourquoi et comment les différents processus sont importants dans la structuration des écosystèmes forestiers**. De plus, si les approches utilisées dans ma thèse apportent des réponses quant au rôle possible des interactions dans la structuration de l'écosystème forestier, la généralisation au niveau d'un écosystème entier reste à étudier ([Walther et al., 2002](#)). Pour cela, il va falloir étudier plusieurs types de perturbation (les feux, l'abroustissement, le parasitisme, le chablis) dans des conditions environnementales variées et pour des associations plante-plante différentes et de plus en plus complexes.

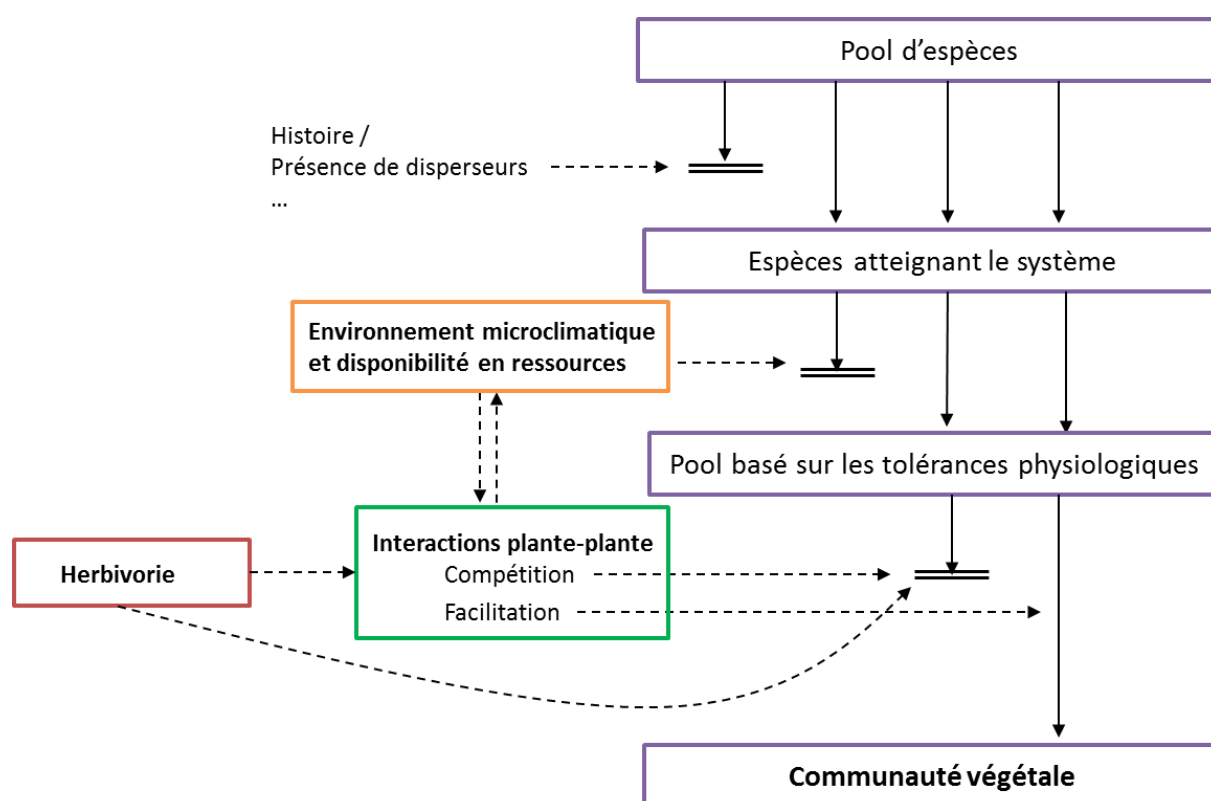


Fig. 66. Les principaux filtres et processus structurant une communauté végétale prenant en compte les interactions plante-plante, la modulation par les herbivores et les effets indirects (schéma modifié d'après [Lortie et al. \(2004a\)](#)).

5.5 FACTEURS A CONSIDERER POUR UNE MEILLEURE PRISE EN COMPTE DES INTERACTIONS ECOLOGIQUES MULTIPLES DANS LA DYNAMIQUE DES SYSTEMES FORESTIERS

5.5.1 ETENDRE L'AMPLITUDE DES GRADIENTS ABIOTIQUES

Dans ce travail, le gradient de lumière étudié (DBRoCh et PépiRoCh) varie entre moins de 5 % et 30 % de lumière disponible pour la végétation interférente. Cette dernière (roncier) intercepte la lumière pour ne laisser qu'entre 1 et 15 % de lumière disponible pour les semis de chêne (Fig. 67). Dans ces deux dispositifs, la disponibilité en lumière est bien inférieure à l'optimum de croissance des chênes qui est à 20 % de lumière disponible ([Ligot et al., 2014](#)). Nous observons cependant que **la ronce a un effet beaucoup plus fort en matière d'interception lumineuse en conditions semis-contrôlées qu'en conditions *in situ***. Cette observation va dans le sens d'une divergence potentielle de fertilité entre les deux dispositifs et/ou d'une dynamique temporelle marquée (PépiRoCh suivi sur 5 ans et DBRoCh suivi sur 3 ans). Ceci pourrait également s'expliquer par la **brièveté de la simulation de défoliation** dans le dispositif pépiRoCh en comparaison avec l'abroustissement plus continu subi en conditions *in situ* et/ou (ii) par un fort effet de la salive des cervidés.

De nombreux auteurs ont souligné qu'une des principales limites de l'étude de l'effet des gradients de stress sur les performances des plantes est que **l'amplitude du gradient de stress n'est pas suffisamment étendue** ([Tielborger et Kadmon, 2000](#); [Pugnaire et Luque, 2001](#)). Ce travail présente les mêmes écueils car nous nous situons dans une gamme très restreinte de disponibilité en eau et en lumière ne permettant pas de préciser si la relation entre l'interaction et la disponibilité en ressources est linéaire ou gaussienne avec un optimum intermédiaire ([Maestre et Cortina, 2004](#)). Ici, il faut garder à l'esprit que l'objectif de ce travail n'était pas d'étudier l'effet des gradients de ressources sur les performances mais de **se concentrer sur la modulation des interactions entre plantes par les herbivores. Mais étendre le gradient de ressources étudié reste incontournable pour mieux comprendre l'interaction entre les gradients de ressources et le gradient d'abroustissement**. Dans cette optique, il serait intéressant de simuler un plus fort gradient de disponibilité en lumière et surtout de disponibilité en eau. En effet, le suivi du stress hydrique grâce à des mesures de potentiel hydrique de base dans le dispositif pépiRoCh a mis en évidence que **ni les ronciers ni les semis de chênes n'ont été très fortement stressés à moyen terme, même si les chênes ont atteint un potentiel de base maximum de -27 bars (-16.5 bars pour la ronce)**.

Les gradients d'abrouissements sur lesquels nous avons travaillé sont également très restreints : il y a deux modalités d'abrouissement dans le dispositif DBRoCh et dans le dispositif enclos / exclos de la RNCFS de "La Petite-Pierre" et trois modalités d'abrouissement dans le dispositif pépiRoCh. Cependant, étendre le gradient d'abrouissement est complexe en conditions *in situ* car il est difficile de connaître la densité des cervidés : les études ont souvent seulement deux modalités : présence de cervidés (densité inconnue) et absence de cervidé (densité égale à 0). L'utilisation d'enclos dans lesquels la densité de cervidé est fixée et connue est une solution pour étendre le gradient d'abrouissement étudié. La pose d'enclos (densité égale à 0) à l'intérieur d'autres enclos de très grande taille (avec une densité réduite par rapport à la population du reste du massif) est une autre possibilité pour obtenir un gradient plus fort. Cependant, ce type de dispositif est très onéreux.

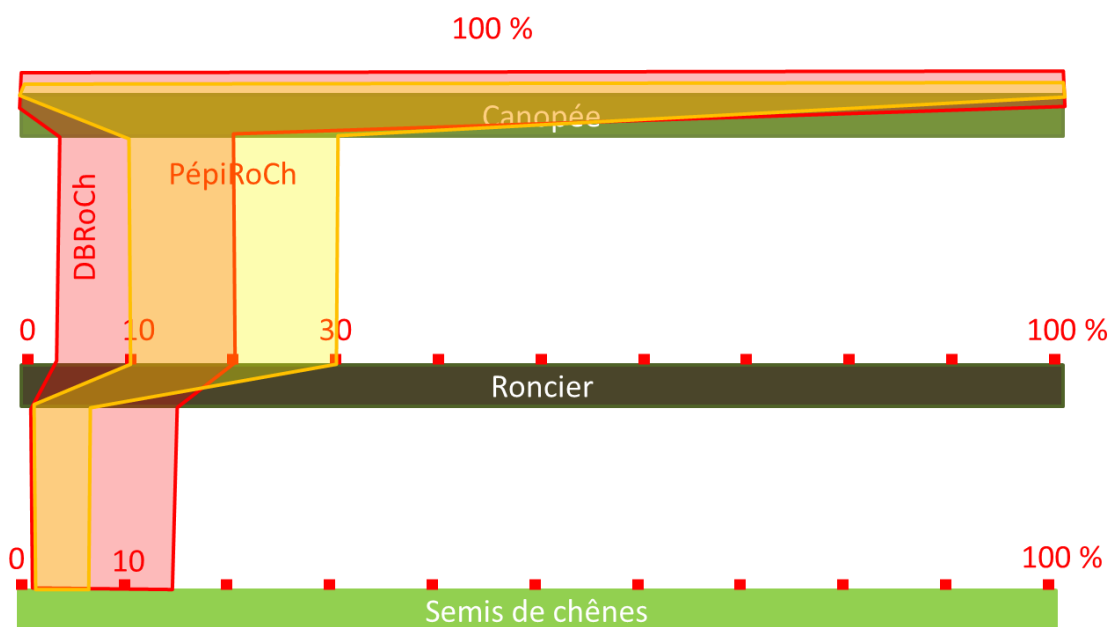


Fig. 67. Disponibilité en lumière sur les dispositifs PépiRoCh et DBRoCh. 100%, pour le rayonnement incident au-dessus de la canopée arborée. Rouge pour le gradient de lumière du dispositif PépiRoCh et jaune pour celui du dispositif DBRoCh.

5.5.2 *SEPARER LES MECANISMES EN ŒUVRE : UN MOYEN COMPLEXE MAIS INCONTOURNABLE POUR MIEUX COMPRENDRE LES INTERACTIONS PLANTE-PLANTE-HERBIVORE*

La séparation des effets positifs / négatifs, directs / indirects passe par l'étude des mécanismes sous-jacents comme nous l'avons fait grâce au SEM (Article II). Cependant, **séparer les différents types d'interaction au niveau des mécanismes d'action est un**

exercice difficile. Par exemple, **la compétition par exploitation des ressources communes est difficile à étudier sans affecter d'autres composantes que la disponibilité en ressources** car tous les composants sont fortement liés. La disponibilité en ressources influence fortement le développement des micro-organismes, le développement des pathogènes et la consommation par les herbivores (DBRoCh : abrouissement plus fort si disponibilité en lumière plus forte...). L'importance d'appréhender les interactions entre plantes via **l'étude des mécanismes impliqués en simultané** et d'autant plus importante que, en pratique, l'étude de plusieurs mécanismes simultanément est rare ([Ellison et Houston, 1958](#)).

5.5.3 *PRECISER LES DIVERGENCES ET IMPRECISIONS DES DEFINITIONS DES CONCEPTS SOUS-JACENTS DES INTERACTIONS PLANTE-PLANTE-HERBIVORE*

La difficulté d'avoir une définition stable **des notions comme "la compétition", "le stress" ou encore "la productivité"** complexifie l'assimilation de la bibliographie concernant les interactions entre plantes. En effet, comme il a été souligné tout au long de "l'état de l'art", la clarification et surtout l'uniformisation de l'utilisation de ces termes sont indispensables pour créer un **cadre de réflexion théorique**. Par exemple, les résultats peuvent être différents si l'on se place dans le cadre de compétition symétrique ou de la compétition asymétrique ([Zhang et al., 2013](#)). Cependant, dans notre système d'étude ronce-chêne, pouvoir se placer dans le cadre de la compétition **asymétrique/symétrique aurait nécessité l'étude des performances du roncier en l'absence de semis de chêne** (vision 1, **Fig. 8**) ou **le suivi de l'absorption des ressources** pour observer si la quantité prélevée est proportionnelle à la taille de la plante (vision 2, **Fig. 8**). Il faut garder en mémoire ces différences de type d'interaction lors de la comparaison des différentes études sur les interactions plante-plante.

La redéfinition des gradients considérés dans les cadres théoriques tels que le "gradient de stress", le "gradient de productivité", le "gradient altitudinal", permettra de faciliter le recoupement des différentes théories pour définir un cadre de recherche plus précis. Ceci permettrait ensuite l'utilisation des théories classiques dans des cadres plus appliqués comme ceux des changements globaux. A mon sens, ces problèmes de définitions présentent deux grandes limites : (i) selon les auteurs, les termes comme "gradient altitudinal", "gradient de stress", "gradient de productivité" ne représentent pas les mêmes variables environnementales ce qui explique les divergences de résultats et (ii) ces définitions sont trop générales pour constituer un cadre théorique rigoureux.

5.5.4 *SEPARER L'EFFET DE LA REPONSE*

Grâce au dispositif en conditions semi-contrôlées, nous avons mis en évidence le rôle significatif des modifications environnementales (climatiques et disponibilité en ressources) sur les performances des plantes. De même, nous avons étudié l'effet des conditions environnementales sur les performances des plantes ce qui nous a permis de souligner l'importance de séparer l'effet et la réponse des plantes à l'environnement. La ronce a donc à la fois une **forte réponse et une forte action compétitive**. Cependant, selon [Keddy et al. \(1994\)](#), l'effet compétitif tend à être constant entre les espèces quel que soit l'environnement alors que la réponse dépend de l'environnement et du type de voisin. Travailler sur cette différenciation entre l'effet et la réponse semble essentiel à une meilleure compréhension des interactions entre plantes et au passage de la théorie à la mise en place de pratiques de gestion. Effets et réponses sont difficilement dissociables d'après [Goldberg \(1990\)](#) mais la **séparation de l'effet et de la réponse d'une plante à un gradient pourrait passer par l'étude des traits d'effet et des traits de réponse** ([Keddy, 1992](#)).

5.5.5 *PRENDRE EN COMPTE DES PARAMETRES MULTIPLES*

Croissance, survie et reproduction sont les trois paramètres de la fitness qui vont expliquer la présence / abondance au sein d'une communauté végétale donnée. Ces paramètres ne vont **pas répondre de manière identique à une perturbation ou un stress** donné, comme nous l'avons montré dans les articles I et II. Dans ce sens, [Berkowitz et al. \(1995\)](#) montrent que, dans tous les cas qu'ils ont étudiés, la croissance des semis est inhibée par la présence de végétation de sous-bois mais que, dans certains cas, la survie des semis est facilitée par la présence de la végétation de sous-bois. De plus, l'article II souligne que l'effet d'une perturbation / d'un stress s'exerce **via différents intermédiaires** selon les paramètres considérés (croissance, survie, architecture). Ainsi, pour **pouvoir comprendre** (dans un premier temps) puis **prédire** (dans un second temps) **la composition, la structure et la dynamique d'une communauté végétale**, il faut prendre en compte l'**ensemble des paramètres composant la fitness**. En effet, la croissance seule des espèces ne suffit pas à expliquer la communauté végétale en présence : il faut également considérer leur capacité de survie et de reproduction.

5.5.6 PRENDRE EN COMPTE L'ASPECT TEMPOREL

Si la dynamique à court terme est bien étudiée (à l'échelle d'une saison de végétation), **la dynamique à moyen terme (> 5ans), la dynamique à long terme (> 20ans) et la dynamique à très court terme (à l'intérieur d'une saison de végétation)** sont, à mon sens, **sous-étudiées**.

5.5.6.1 DE LA DYNAMIQUE A COURT TERME A LA DYNAMIQUE A LONG TERME

L'effet d'une espèce sur une autre dépend fortement du stade de vie. Dans ce sens, [Brooker et al. \(2006\)](#) montrent que la bruyère a eu un effet facilitateur sur les jeunes arbres en réduisant la probabilité d'abrutissement. Cependant, sur le long terme la protection contre l'abrutissement ne donne pas de gain en termes de biomasse : l'effet compétitif de la bruyère dépasse les bénéfices de la protection ([Brooker et al., 2006](#)). Ainsi **l'interaction doit être suivie dans le moyen et long termes car des basculements sont souvent mis en évidence** grâce à des études à long terme. Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes focalisés sur les premières années de croissance des semis ligneux. Cependant, il est possible que, sur du plus long terme, les jeunes chênes aient un effet compétiteur plus fort que celui du roncier causé par le développement du houppier et du système racinaire pivotant plus profond. Ces résultats militent (i) contre la mise en place **d'études statiques et (ii) en faveur de la mise en place d'études dynamiques comme celle menée dans la RNCFS de la Petite Pierre (Article III)**. La poursuite de l'expérimentation pépiRoCh sur du moyen terme (5 ans) pourrait permettre de mettre en évidence un basculement de compétitivité.

5.5.6.2 LA PHENOLOGIE : UN PARAMETRE SOUS-ESTIME DANS LES INTERACTIONS PLANTE-PLANTE-HERBIVORE

Les interactions entre plante sont très **dépendantes de l'échelle temporelle que ce soit à l'échelle d'un cycle de rotation, à l'échelle de la saison de végétation ou à une échelle encore plus fine**. La prise en compte de la phénologie dans l'étude des interactions plante-plante-herbivore est très peu rencontrée dans la littérature. Cependant, **les variables explicatives** (disponibilité en lumière, disponibilité en eau, défoliation) ont un effet **différent selon les paramètres démographiques (survie, croissance...)** qui pourrait s'expliquer par **une différence en termes de phénologie (Article I et Article II)**. [Yang et Rudolf \(2010\)](#) vont dans ce sens en développant **une approche qui intègre la phénologie et l'ontogénie pour l'étude du timing des interactions entre espèces** (plante-insecte). En effet, la prise en compte

de la phénologie est d'autant plus importante que **le timing des dommages causés par les cervidés conditionne la réponse des plantes à l'abrouissement** (compensation) et peut être à l'origine d'un retard phénologique : "phenological time-lag" ([Mower et al., 1997](#); [Freeman et al., 2003](#)). Un **suivi plus fréquent** (par exemple mensuel) de la modification des performances des plantes (croissance en hauteur, survie, croissance en diamètre...) **au cours de la saison de végétation** pourrait être approprié et permettre de préciser pourquoi les différents paramètres démographiques répondent différemment via l'étude des différences phénologiques. Par exemple, ce suivi fréquent permettrait de confirmer que l'intensité de la compétition en termes de diamètre est diminuée par la défoliation de juin mais pas par celle de juillet car la croissance en diamètre est finie en juillet. Ceci est d'autant plus vrai que nous avons mis en évidence **un décalage de phénologie des semis de chêne en fonction de la défoliation du roncier dans le dispositif pépiRoCh de l'ordre de la semaine** (date où les semis atteignent le stade avec des feuilles matures). Ce décalage phénologique pourrait (i) **être compensé dans la suite de la saison de végétation** ou (ii) être **responsable d'un déficit de croissance**. Un **suivi plus régulier** au cours de la saison de végétation aurait permis de répondre à ces questions.

5.5.6.3 DYNAMIQUE DE REPONSES

Lors de l'étude de l'impact d'une perturbation sur une interaction plante-plante, il est intéressant de prendre en compte **la dynamique de réponse de la plante à la perturbation**. Est-ce que la plante a une réponse chimique et / ou mécanique induite à la perturbation ? Est-ce qu'elle est capable de tolérer la perturbation ? En combien de temps la plante a compensé la perte de tissus foliaire ? La réponse à ces questions peut expliquer la dynamique d'une interaction entre plante. Pour cela, il faudra étudier les modifications allométriques, mécaniques et chimiques des plantes suite à la perturbation (surface foliaire, nombre d'épines, composition chimique, LAI) (cf. Annexe 2). Les dynamiques temporelles en termes de **consommation de matériel végétal par les cervidés** (cf. Annexe 1), en termes de **réponse du roncier à la perturbation** (cf. Annexe 2) et en termes de **développement des plantes** sont cruciales pour **comprendre la dynamique forestière**.

5.5.6.4 COMPLEMENTARITE ENTRE L'ECHELLE TEMPORELLE ET SPATIALE.

L'étude sur la saisonnalité des prélèvements de ronce présentée en Annexe 1 souligne bien **l'interaction potentielle entre les patrons spatiaux et temporels** dans la dynamique forestière. En effet, **le patron temporel que nous avons mis en évidence pourrait être la**

réponse à un patron spatial de la sélection de l'habitat par le chevreuil qui évoluerait au cours de l'année. Ces observations soulignent l'importance d'**étudier les échelles spatiales et temporelles conjointement** pour comprendre et moduler les interactions entre plantes dans une optique de gestion forestière optimisée.

5.5.7 *DIFFERENCE ENTRE SIMULATION DE DEFOLIATION ET ABROUTISSEMENT*

La plus importante conséquence de **la défoliation est la perte de tissu foliaire** ([Baldwin, 1990](#)). Cependant, un certain nombre d'études se sont penchées sur les limites de l'extrapolation des résultats obtenus via la simulation de défoliation. Ces études démontrent que l'abroustissement et la simulation de défoliation n'ont pas les mêmes conséquences sur les végétaux ([Freeman et al., 2003](#); [Pellissier, 2013](#)). Par exemple, [Pellissier \(2013\)](#) souligne que l'abroustissement réel ne se caractérise pas uniquement par la défoliation mais également par un dépôt de salive. En effet, il met en évidence l'impact de la salive sur la photosynthèse et la survie de *Rubus fruticosus* et *Abies alba*. Cependant, la quantité de salive utilisée par [Pellissier \(2013\)](#) pour traiter 45 à 50 feuilles de ronce est de 100 ml ce qui n'est pas **extrapolable aux ronciers de l'expérimentation pépiRoCh** en termes de faisabilité car cela nécessiterait une trop grande quantité de salive.

5.6 DU SYSTEME SIMPLIFIE AU SYSTEME COMPLEXE

Comme je l'ai souligné précédemment, l'étude **d'un système passe obligatoirement par une simplification de ce système** ([Defosse, 2012](#)). De l'étude des performances d'une espèce seule, à l'étude d'une communauté en passant par l'interaction entre deux espèces, la complexification du système étudié permet progressivement une meilleure compréhension des communautés végétales. Cependant, **représenter un système dans l'entière de sa complexité reste utopique**. Aussi, est-il incontournable de **bien représenter cette complexité, tout en limitant le nombre de variables suivies**. Dans cette optique et dans le cadre de ma thèse, nous avons suivi **quatre compartiments biotiques en interaction que l'on considère comme représentatifs d'un système forestier complexe**. Cependant, il est évident que toutes les pressions biotiques qui s'exercent sur notre système n'ont pas été prises en compte : d'autres espèces animales interagissent avec les cervidés pour la structuration des communautés végétales ; c'est le cas notamment **de la microfaune du sol, des rongeurs, des oiseaux et insectes herbivores** ([Fletcher *et al.*, 2001](#); [Stinchcombe et Rausher, 2002](#); [Barrett et Stiling, 2007](#)). La prise en compte **des rongeurs** pourrait être l'étape suivante étant donné la présence de traces d'abrutissement par **les rongeurs sur les semis de chêne dans le dispositif DBRoCh**. De plus, la forte présence de pathogènes comme l'oïdium dans le dispositif PépiRoCh milite également pour une meilleure **prise en compte des pathogènes**. La complexification de l'écosystème d'étude pourrait également consister en l'ajout d'une troisième espèce végétale, une graminée par exemple.

5.7 LE ROLE DES INTERACTIONS PLANTE-PLANTE-HERBIVORE : LES IMPLICATIONS EN GESTION FORESTIERE

5.7.1 IMPLICATIONS EN MATIERE DE GESTION FORESTIERE

La végétation interférente n'a **pas montré d'effet facilitateur** quel que soit le dispositif d'étude. Ce résultat nous amène à penser que **la végétation interférente a surtout un rôle compétitif** et que le principal enjeu de gestion va être de la contrôler. **La disponibilité en lumière et la pression d'abrouissement** sont des leviers permettant d'atteindre différents objectifs sylvo-cynégétiques via le contrôle de l'effet de la végétation de sous-bois sur les semis ligneux (**Fig. 68**). Cependant, ma thèse montre que le contrôle de la ronce de façon indirecte est très difficile par le biais de la canopée arborée et encore plus par le biais de l'abrouissement (cf. compensation de la ronce dans le dispositif pépiRoCh, Annexe 2). J'ai montré, que le contrôle **de la végétation de sous-bois pour faciliter le développement de la régénération ligneuse est difficile à comprendre, de par les nombreuses et complexes interactions**. La facilitation indirecte est **tout de même prometteuse** car la canopée arborée et les cervidés sont capables de **favoriser indirectement la survie des semis de chênes** dans certaines conditions via le contrôle de la végétation interférente (cf. Article II). Cependant, cet effet de facilitation indirecte est difficile à gérer pour le gestionnaire forestier. La pression d'abrouissement ne doit être (i) ni trop forte car dans ce cas les semis ligneux sont consommés (contrôle du site 1 de l'expérimentation à la RNCFS de la Petite Pierre) (ii) ni trop faible causant une explosion de la végétation interférente (à l'intérieur de l'exclos du site 2 de l'expérimentation à la RNCFS de la Petite Pierre). La détermination de **ce seuil est site-dépendant** et nécessite à la fois un **suivi attentif** des parcelles forestières concernées et un **ajustement dynamique**. Le gestionnaire a une fenêtre réduite d'équilibre densité de chevreuil / ombrage / végétation interférente pour faciliter le renouvellement forestier.

Ma thèse renforce l'idée que les **gestionnaires doivent utiliser des stratégies complémentaires et ne pas se concentrer sur une pression unique pour permettre la pérennité des écosystèmes forestiers et notamment pour permettre une régénération suffisante**. Il faudrait trouver une méthode de gestion permettant de **contrôler à la fois l'abrouissement et le développement de la végétation interférente** (cf. Article III). L'utilisation d'**enclos temporaires** pourrait permettre (i) de **réduire la pression d'abrouissement lors d'une période où l'espèce cible est plus sensible** tout en (ii) **permettant le contrôle de la végétation interférente par les cervidés lorsque l'espèce cible**

est moins sensible. Ainsi, l'enclos temporaire serait imperméable durant la saison de végétation mais perméable durant la période de dormance. Ce découpage semble pertinent au vu (i) du **pic estival de consommation des ligneux** à cause de leur qualité nutritionnelle élevée ([Moser et al., 2006](#)) et (ii) de **l'effet moindre d'un abrouissement hivernal** sur les semis ligneux ([Mower et al., 1997](#)). D'un point de vue pratique, la surface de l'enclos doit être suffisamment restreinte pour ne pas enfermer d'animaux lors de la fermeture de l'enclos et suffisamment grande pour avoir une signification écologique. L'efficacité de cette pratique de gestion dépend fortement des espèces en présence et serait sûrement plus efficace si les périodes de sensibilité à l'abrouissement de la régénération ligneuse et de la végétation interférente sont distinctes dans le temps. Ceci est d'autant plus vrai pour des espèces comme la ronce qui ont une forte tolérance à la défoliation. Il semble incontournable **d'adapter le niveau de protection à la pression subie par le milieu.** Lorsque la pression est forte, il faudrait peut-être privilégier des enclos permanents classiques avec désherbage mécanique de la végétation interférente. Si la pression est inférieure à la capacité d'accueil, il est possible d'utiliser des enclos temporaires. La pause d'enclos reste onéreuse et l'ouverture saisonnière nécessite un entretien supplémentaire. L'évaluation de tels enclos est nécessaire avant de pouvoir conseiller leur mise en place.

Le contrôle de la lumière disponible au niveau du sous-bois via la canopée arborée a guidé les pratiques sylvicoles depuis des années. Cependant, [Willis et al. \(2016\)](#) montrent que la production potentielle de graine et le substrat exercent une plus longue influence sur la diversité des semis ligneux que la disponibilité en lumière après récolte (Michigan). Ce résultat récent milite pour une plus forte prise en compte de la dynamique de fructification dans la gestion sylvicole. La prise en compte des années de forte fructification des semenciers pourrait expliquer la réussite de la régénération ligneuse après la pose d'enclos si celle-ci coïncide avec une année à forte fructification. Ceci est d'autant plus important que certaines espèces interférentes, telle que la ronce, **présentent une réponse rapide à la suppression de l'abrouissement par les cervidés ce qui n'est pas le cas de semis ligneux** (Article III). Dans cette optique, la plantation / le semis de ligneux est une possibilité à ne pas écarter pour pallier au manque de régénération ligneuse naturelle.

Une autre piste à développer est le **choix de l'espèce ligneuse cible.** Dans le dispositif de la RNCFS de La Petite-Pierre, le chêne (espèce cible) n'a pas réussi à se régénérer quelles que soient les conditions, alors que dans certains sites la régénération du hêtre est possible.

La gestion d'une parcelle en régénération est complexe car le recrutement des ligneux est fortement dépendant de la disponibilité en ressources alternatives pour les cervidés au sein

de la parcelle mais également dans le paysage autour. Il est possible **d'augmenter la capacité d'accueil des cervidés en créant et/ou maintenant des milieux ouverts favorisant le développement de la végétation interférente** : maintien des prairies forestières, mise en place de cloisonnements, favorisation des trouées et éclaircies, ou encore maintien des taillis.

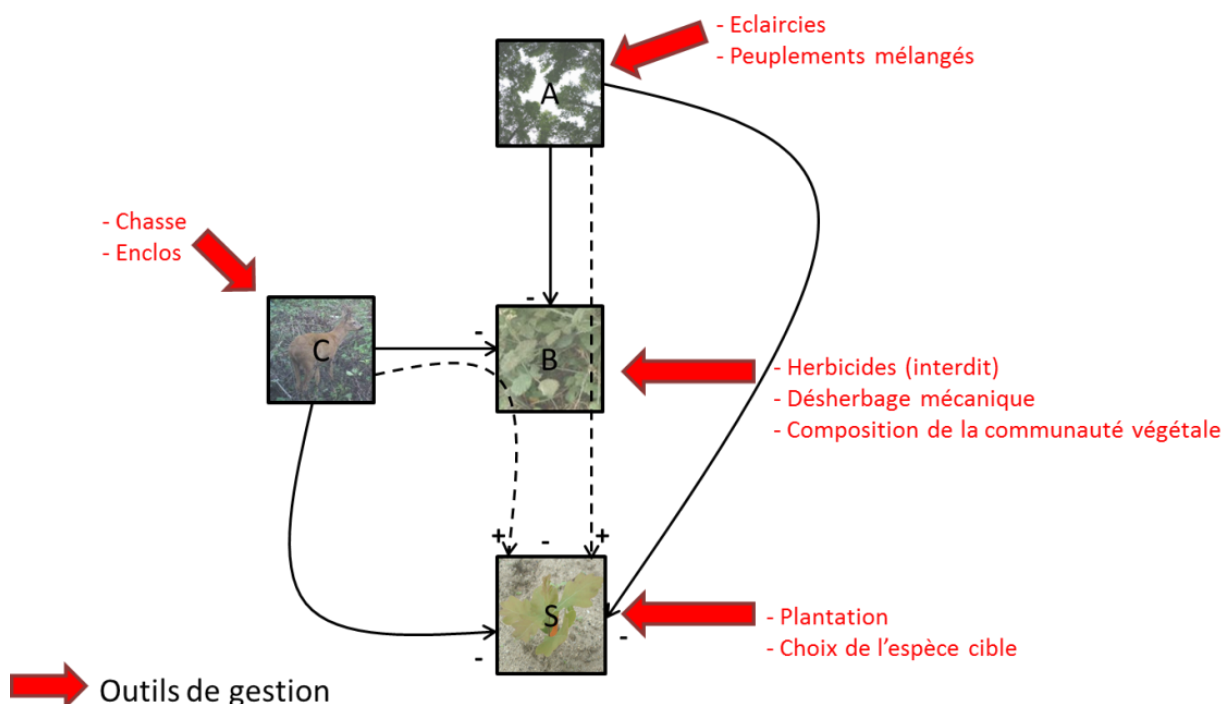


Fig. 68. Les outils de gestion possibles dans notre écosystème d'étude. A, canopée arborée ; B, buisson de ronce ; S, semis de chêne ; C, chevreuil.

5.7.2 DANS LE CONTEXTE DU CHANGEMENT CLIMATIQUE GLOBAL.

J'ai ensuite cherché à mettre en perspective l'ensemble des résultats pour les **replacer dans le cadre du changement climatique global**. [Tylianakis et al. \(2008\)](#) soulignent dans leur article que, pour prédire l'impact du changement climatique sur les communautés et les dynamiques des écosystèmes, le plus grand challenge est de déterminer **comment l'environnement va modifier la direction et l'amplitude des effets du changement climatique sur les interactions biotiques**. De même, [Harvey et Malcicka \(2015\)](#) soulignent l'importance d'étudier **les interactions multi-trophiques en soulignant notamment les effets de cascade potentiels causés par le changement climatique**. Une meilleure **prise en compte de la phénologie des interactions** dans le choix de gestion à mettre en place pour limiter les impacts du changement climatique est d'autant plus cruciale que le **changement climatique a été montré comme influençant la phénologie des espèces** ([Visser et Both, 2005](#); [Parmesan,](#)

[2006](#)) et le **timing des interactions** entre espèces ([Yang et Rudolf, 2010](#)) (voir [Cleland et al. \(2007\)](#) pour un résumé). En effet, les espèces vont avoir une réponse différente à l'intérieur d'une communauté donnée, ce qui va modifier le timing des interactions. Un exemple de changement phénologique majeur est l'allongement de la saison de végétation dans l'hémisphère nord ([White et al., 1999](#)).

Dans le contexte du changement climatique, **la facilitation indirecte pourrait prendre plus d'importance dans la dynamique des communautés végétales en forêts tempérées et limiter l'augmentation de la compétition directe**. En effet, si l'intensité et l'importance de la facilitation indirecte augmentent avec l'intensité du stress subi (par exemple, avec l'augmentation de température due au changement climatique), l'utilisation de la canopée arborée ou des cervidés pour faciliter la régénération via le contrôle de la végétation de sous-bois est une alternative à développer.

La prise en compte des interactions biotiques multiples est incontournable pour produire des prédictions robustes des impacts des changements globaux sur les écosystèmes forestiers. Les pratiques que peuvent mettre en place les gestionnaires avec pour objectif de minimiser l'impact des changements globaux sur le développement des peuplements, ne pourront se développer et être optimisées que par une meilleure connaissance des facteurs influençant la dynamique de leur système forestier.

6 CHAPITRE VI : CONCLUSION GENERALE

La compréhension des mécanismes régissant les interactions **entre quatre compartiments biotiques** (canopée arborée, végétation interférente, semis ligneux et cervidés) **est un début** dans la compréhension de la formation d'une communauté végétale mais reste **insuffisante pour permettre la prédiction de la dynamique à l'échelle d'une communauté en condition *in situ***. Cette prédiction est un outil indispensable pour définir des pratiques de gestion pérennes en réponse aux changements globaux que sont la surabondance de cervidés et le changement climatique.

Les résultats présentés dans ma thèse soulignent l'importance de la prise en compte **des interactions indirectes et de la facilitation** dans les théories visant à expliquer la présence d'une communauté végétale, y compris dans les forêts tempérées. En effet, nous avons mis en évidence l'impact non négligeable qu'elles peuvent avoir sur les performances des plantes (facilitation indirecte supérieure à l'effet compétitif direct pour la survie des semis). De plus, **l'abrouissement par les cervidés est capable de modifier les interactions entre plantes, que ce soit à l'échelle de notre système à quatre compartiments** (diminution de l'intensité et de l'importance de la compétition) **ou à l'échelle d'une communauté entière** (hyperdominance d'une espèce, baisse de la diversité, végétation alternative en absence de cervidés). Ainsi, la modulation des interactions plante-plante par les herbivores n'est pas négligeable pour mieux comprendre les communautés végétales. Cette thèse souligne aussi l'importance de la **prise en compte de paramètres variés et complémentaires** : la survie, la croissance et la reproduction sont trois composantes de la fitness qui ne peuvent être dissociés si l'on veut pouvoir expliquer la communauté en présence. L'étude de plusieurs paramètres **est d'autant plus importante que ces derniers ne dépendent pas des mêmes variables et qu'ils peuvent même répondre de façon opposée** (facilitation versus compétition). L'étude des variations intra-saisonnières prenant en compte à la fois **la phénologie des plantes et la dynamique de réponse des plantes à un stress ou une perturbation (compensation) permettra, dans le futur, de mieux comprendre la réponse des communautés végétales**. S'intéresser à **une échelle de temps plus longue** pourrait aussi être déterminant dans la compréhension de la dynamique des communautés végétales car il a été montré que les interactions peuvent dépendre du stade de vie des individus.

Pour finir, si l'étude de l'effet des interactions écologiques multiples est cruciale dans la compréhension de la dynamique forestière dans le cadre des changements globaux, le cadre théorique et les approches à mettre en œuvre pour appréhender une communauté végétale dans sa complexité restent encore à préciser.

En résumé

Pour mieux appréhender les interactions écologiques multiples s'exerçant au sein d'une communauté végétale, nous avons identifié plusieurs pistes prioritaires à partir des résultats obtenus dans le cadre de ma thèse :

Aspects théoriques

- **Ajouter les interactions indirectes dans les théories actuelles (même en forêt tempérée)**
- **Mieux décrire les conditions abiotiques et biotiques dans lesquelles on élabore une théorie**
- **Homogénéiser la terminologie (compétition asymétrique / compétition symétrique)**

Aspects pratiques

- **Séparer et quantifier les effets directs et indirects**
- **Passer par la séparation des mécanismes sous-jacents**
- **Tenir compte de la modulation des interactions entre plantes par les ongulés le long des gradients de ressources**
- **Etudier des paramètres différents (croissance, survie) en interaction avec la phénologie**
- **Considérer l'interaction entre la variation spatiale et la variation temporelle**
- **Privilégier les études à long terme**
- **Considérer la dynamique de réponses à une perturbation**

Implications en gestion

- **Contrôler la végétation interférente par le biais d'interactions indirectes pour faciliter la régénération forestière (abroutissement, canopée) => Difficile à gérer pour le gestionnaire**
- **Utiliser des stratégies complémentaires (contrôle de l'abroutissement et de la végétation interférente)**
- **Adapter le choix des essences forestières cibles (tolérantes au broutement et/ou à l'ombre)**

7 REFERENCES

- Abbas, F., Merlet, J., Morellet, N., Verheyden, H., Hewison, A.J.M., Cargnelutti, B., Angibault, J.M., Picot, D., Rames, J.L., Lourtet, B., Aulagnier, S., Daufresne, T., 2012. Roe deer may markedly alter forest nitrogen and phosphorus budgets across Europe. *Oikos* 121, 1271-1278.
- Abrams, P.A., 1995. Implications of dynamically variable traits for identifying, classifying, and measuring direct and indirect effects in ecological communities. *American Naturalist*, 112-134.
- Agrawal, A.A., Konno, K., 2009. Latex: A model for understanding mechanisms, ecology, and evolution of plant defense against herbivory. In, *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, pp. 311-331.
- Alberti, J., Escapa, M., Iribarne, O., Silliman, B., Bertness, M., 2008. Crab herbivory regulates plant facilitative and competitive processes in Argentinean marshes. *Ecology* 89, 155-164.
- Ammer, C., 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management* 88, 43-53.
- Anderson, R.C., 1994. Height of white-flowered *Trillium* (*Trillium Grandiflorum*) as an index of deer browsing intensity. *Ecological Applications* 4, 104-109.
- Apollonio, M., Andersen, R., Putman, R., 2010. European ungulates and their management in the 21st century. Cambridge University Press, New-York.
- Armas, C., Pugnaire, F.I., 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology* 93, 978-989.
- Augustine, D.J., McNaughton, S.J., 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62, 1165-1183.
- Balandier, P., 2004. Etude des interactions arbre - végétation herbacée ou arbustive : compétition pour les ressources du milieu et conséquences en termes de gestion. Rapport d'habilitation à diriger des recherches. In, p. 180.
- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79, 3-27.
- Balandier, P., Marquier, A., Casella, E., Kiewitt, A., Coll, L., Wehrle, L., Harmer, R., 2013. Architecture, cover and light interception by bramble (*Rubus fruticosus*): a common understorey weed in temperate forests. *Forestry* 86, 39-46.
- Baldwin, I.T., 1990. Herbivory simulations in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution* 5, 91-93.
- Barancekova, M., Krojerova-Prokesova, J., Sustr, P., Heurich, M., 2010. Annual changes in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) diet in the Bohemian Forest, Czech Republic/Germany. *Eur. J. Wildl. Res.* 56, 327-333.
- Baraza, E., Zamora, R., Hódar, J.A., 2010. Species-specific responses of tree saplings to herbivory in contrasting light environments: An experimental approach. *Ecoscience* 17, 156-165.

- Barrett, M.A., Stiling, P., 2007. Relationships among Key deer, insect herbivores, and plant quality. *Ecological Research* 22, 268-273.
- Bartoń, K., 2013. {MuMIn}: multi-model inference, {R} package version 1.9.13.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package. version 1.0-6.
- Bazely, D.R., Myers, J.H., Dasilva, K.B., 1991. The response of numbers of bramble prickles to herbivory and depressed resource availability. *Oikos* 61, 327-336.
- Bee, J.N., Tanentzap, A.J., Lee, W.G., Lavers, R.B., Mark, A.F., Mills, J.A., Coomes, D.A., 2009. The benefits of being in a bad neighbourhood: plant community composition influences red deer foraging decisions. *Oikos* 118, 18-24.
- Beguin, J., Pothier, D., Côté, S.D., 2011. Deer browsing and soil disturbance induce cascading effects on plant communities: a multilevel path analysis. *Ecological Applications* 21, 439-451.
- Bellingham, P.J., Richardson, S.J., Mason, N.W.H., Veltman, C.J., Allen, R.B., Allen, W.J., Barker, R.J., Forsyth, D.M., Nicol, S.J., Ramsey, D.S.L., 2016. Introduced deer at low densities do not inhibit the regeneration of a dominant tree. *Forest Ecology and Management* 364, 70-76.
- Bergquist, J., Löf, M., Örlander, G., 2009. Effects of roe deer browsing and site preparation on performance of planted broadleaved and conifer seedlings when using temporary fences. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24, 308-317.
- Bergquist, J., Örlander, G., 1998. Browsing damage by roe deer on Norway spruce seedlings planted on clearcuts of different ages: 2. Effect of seedling vigour. *Forest Ecology and Management* 105, 295-302.
- Bergvall, U.A., Rautio, P., Kesti, K., Tuomi, J., Olof, L., 2006. Associational effects of plant defences in relation to within- and between-patch food choice by a mammalian herbivore: Neighbour contrast susceptibility and defence. *Oecologia* 147, 253-260.
- Berkowitz, A.R., Canham, C.D., Kelly, V.R., 1995. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76, 1156-1168.
- Bertin, S., Palmroth, S., Kim, H.S., Perks, M.P., Mencuccini, M., Oren, R., 2011. Modelling understorey light for seedling regeneration in continuous cover forestry canopies. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 84, 397-409.
- Bertness, M.D., 1989. Intraspecific competition and facilitation in a northern acorn barnacle population. *Ecology* 70, 257-268.
- Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9, 191-193.
- Bertness, M.D., Shumway, S.W., 1993. Competition and facilitation in marsh plants. *The American Naturalist* 142, 718-724.
- Boisvenue, C., Running, S.W., 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity—evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12, 862-882.

- Bonanomi, G., Stinca, A., Chirico, G.B., Ciaschetti, G., Saracino, A., Incerti, G., 2016. Cushion plant morphology controls biogenic capability and facilitation effects of *Silene acaulis* along an elevation gradient. *Functional Ecology* 30, 1216-1226.
- Bonfil, C., 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85, 79-87.
- Boulanger, V., 2010. Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales : influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt. Nancy - Henri Poincaré, pp. 289.
- Boulanger, V., Baltzinger, C., Saïd, S., Ballon, P., Ningre, F., Picard, J.-F., Dupouey, J.-L., 2011. Deer-mediated expansion of a rare plant species. *Plant Ecol* 212, 307-314.
- Bradshaw, L., Waller, D.M., 2016. Impacts of white-tailed deer on regional patterns of forest tree recruitment. *Forest Ecology and Management* 375, 1-11.
- Braun-Blanquet, J., 1932. Plant sociology. The study of plant communities. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York and London.
- Brooker, R., Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., Choler, P., Lortie, C.J., Michalet, R., 2005. The importance of importance. *Oikos* 109, 63-70.
- Brooker, R.W., Callaghan, T.V., 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: A model. *Oikos* 81, 196-207.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M., Anthelme, F., 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96, 18-34.
- Brooker, R.W., Scott, D., Palmer, S.C.F., Swaine, E., 2006. Transient facilitative effects of heather on Scots pine along a grazing disturbance gradient in Scottish moorland. *Journal of Ecology* 94, 637-645.
- Brown, J.H., Kodric-Brown, A., 1979. Convergence, competition, and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated flowers. *Ecology* 60, 1022-1035.
- Brudvig, L.A., Asbjornsen, H., 2008. Patterns of oak regeneration in a Midwestern savanna restoration experiment. *Forest Ecology and Management* 255, 3019-3025.
- Brudvig, L.A., Asbjornsen, H., 2009. Dynamics and determinants of *Quercus alba* seedling success following savanna encroachment and restoration. *Forest Ecology and Management* 257, 876-884.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 119-125.
- Callaway, R.M., 1995. Positive interactions among plants. *Bot. Rev* 61, 306-349.
- Callaway, R.M., 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112, 143-149.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D., Cook, B.J., 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417, 844-848.

- Callaway, R.M., King, L., 1996. Temperature-driven variation in substrate oxygenation and the balance of competition and facilitation. *Ecology* 77, 1189-1195.
- Callaway, R.M., Nadkarni, N.M., Mahall, B.E., 1991. Facilitation and interference of *Quercus Douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* 72, 1484-1499.
- Cannell, M., Van Noordwijk, M., Ong, C.K., 1996. The central agroforestry hypothesis: the trees must acquire resources that the crop would not otherwise acquire. *Agroforest Syst* 34, 27-31.
- Case, T.J., Bender, E.A., 1981. Testing for higher order interactions. *The American Naturalist* 118, 920-929.
- Caughley, G., 1981. Overpopulation. Problems in management of locally abundant wild mammals 1, 7-20.
- Chaar, H., Colin, F., 1999. Développement en hauteur des régénérations de chêne sessile. *Revue Forestière Française* LI, 341-354.
- Chaar, H., Colin, F., Collet, C., 1997. Effects of environmental factors on the shoot development of *Quercus petraea* seedlings. A methodological approach. *Forest Ecology and Management* 97, 119-131.
- Chapin, F.S., Walker, L.R., Fastie, C.L., Sharman, L.C., 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* 64, 149-175.
- Chellemi, D.O., Britton, K.O., 1992. Influence of canopy microclimate on incidence and severity of dogwood anthracnose. *Canadian Journal of Botany* 70, 1093-1096.
- Chevrier, T., Saïd, S., Widmer, O., Hamard, J.-P., Saint-Andrieux, C., Gaillard, J.-M., 2012. The oak browsing index correlates linearly with roe deer density: a new indicator for deer management? *Eur. J. Wildl. Res.* 58, 17-22.
- Choler, P., Michalet, R., Callaway, R.M., 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82, 3295-3308.
- Christie, P., Newman, E.I., Campbell, R., 1978. The influence of neighbouring grassland plants on each others' endomycorrhizas and root-surface microorganisms. *Soil Biology and Biochemistry* 10, 521-527.
- Cleland, E.E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H.A., Schwartz, M.D., 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in ecology & evolution* 22, 357-365.
- Coley, P.D., Bryant, J.P., Chapin, F.S., 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230, 895-899.
- Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., Prévosto, B., Curt, T., 2003. Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science* 60, 593-600.
- Collet, C., Colin, F., Bernier, F., 1997. Height growth, shoot elongation and branch development of young *Quercus petraea* grown under different levels of resource availability. *Ann. For. Sci.* 54, 65-81.
- Collet, C., Ningre, F., Frochot, H., 1998. Modifying the microclimate around young oaks through vegetation manipulation: Effects on seedling growth and branching. *Forest Ecology and Management* 110, 249-262.
- Connell, J.H., 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist* 122, 661-696.

- Connell, J.H., 1990. Apparent versus 'real' competition in plants. *Perspectives on plant competition* 2, 9-23.
- Cortina, J., Maestre, F.T., 2005. Plant effects on soils in drylands: implications for community dynamics and ecosystem restoration. In, *Tree species effects on soils: implications for global change*. Springer, pp. 85-118.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., Waller, D.M., 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 113-147.
- Crooks, J.A., 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97, 153-166.
- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty, S., Neilson, R.P., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C., Lugo, A.E., Peterson, C.J., Simberloff, D., Swanson, F.J., Stocks, B.J., Michael Wotton, B., 2001. Climate change and forest disturbances. *BioScience* 51, 723-734.
- Daleo, P., Iribarne, O., 2009. Beyond competition: the stress-gradient hypothesis tested in plant-herbivore interactions. *Ecology* 90, 2368-2374.
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T., Muermann, C., 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecol* 145, 341-350.
- Day, M.E., 2000. Influence of temperature and leaf-to-air vapor pressure deficit on net photosynthesis and stomatal conductance in red spruce (*Picea rubens*). *Tree Physiology* 20, 57-63.
- Defosse, E., 2012. Effets des interactions biotiques sur la régénération des forêts le long de gradients climatiques. In. Grenoble.
- del Moral, R., Muller, C.H., 1970. The allelopathic effects of *Eucalyptus camaldulensis*. *American Midland Naturalist* 83, 254-282.
- Demment, M.W., Soest, P.J.V., 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *The American Naturalist* 125, 641-672.
- Díaz-Sierra, R., Zavala, M.A., Rietkerk, M., 2010. Positive interactions, discontinuous transitions and species coexistence in plant communities. *Theoretical Population Biology* 77, 131-144.
- Dodet, M., Collet, C., Frochet, H., Wehrén, L., 2011. Tree regeneration and plant species diversity responses to vegetation control following a major windthrow in mixed broadleaved stands. *Eur J Forest Res* 130, 41-53.
- Doutreloux, J., 1981. Dégâts de cervidés dans le massif landais - Description et estimation. *Revue Forestière Française* XXXIII, 61-78.
- Dufresne, M., Bradley, R.L., Tremblay, J.-P., Poulin, M., Pellerin, S., 2009. Clearcutting and deer browsing intensity interact in controlling nitrification rates in forest floor. *Ecoscience* 16, 361-368.
- Dumont, B., Renaud, P.-C., Morellet, N., Mallet, C., Anglard, F., Verheyden-Tixier, H., 2005. Seasonal variations of red deer selectivity on a mixed forest edge. *Animal Research* 54, 369-381.

- Duncan, A.J., Hartley, S.E., Iason, G.R., 1994. The effect of monoterpene concentrations in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) on the browsing behaviour of red deer (*Cervus elaphus*). *Canadian Journal of Zoology* 72, 1715-1720.
- Dunn, O.J., 1964. Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics* 6, 241-252.
- Ellenberg, H., 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Fünfte Auflage. Stuttgart: Eugen Ulmer 1095p.-illus.. ISBN 3825281043 Ge Icones.(Vegetation ecology in central Europe and the Alps: from an ecological, dynamic and historical viewpoint. 5th ed.) Plant records. Geog 1.
- Elliott, K.J., Vose, J.M., 1993. Site preparation burning to improve southern Appalachian pine–hardwood stands: photosynthesis, water relations, and growth of planted *Pinus strobus* during establishment. *Canadian Journal of Forest Research* 23, 2278-2285.
- Ellison, L., Houston, W.R., 1958. Production of herbaceous vegetation in openings and under canopies of western aspen. *Ecology* 39, 337-345.
- Fernandez, C., Voiriot, S., Mévy, J.-P., Vila, B., Ormeño, E., Dupouyet, S., Bousquet-Mélou, A., 2008. Regeneration failure of *Pinus halepensis* Mill.: The role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters. *Forest Ecology and Management* 255, 2928-2936.
- Fischer, H.S., 2015. On the combination of species cover values from different vegetation layers. *Applied Vegetation Science* 18, 169-170.
- Fletcher, J.D., Shipley, L.A., McShea, W.J., Shumway, D.L., 2001. Wildlife herbivory and rare plants: the effects of white-tailed deer, rodents, and insects on growth and survival of Turk's cap lily. *Biological Conservation* 101, 229-238.
- Focardi, S., Tinelli, A., 2005. Herbivory in a Mediterranean forest: browsing impact and plant compensation. *Acta Oecologica* 28, 239-247.
- Fotelli, M.N., Geßler, A., Peuke, A.D., Rennenberg, H., 2001. Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and $\delta^{13}\text{C}$ composition. *New Phytologist* 151, 427-435.
- Fotelli, M.N., Rennenberg, H., Geßler, A., 2002. Effects of drought on the competitive interference of an early successional species (*Rubus fruticosus*) on *Fagus sylvatica* L. seedlings: ^{15}N uptake and partitioning, responses of amino acids and other N compounds. *Plant Biology* 4, 311-320.
- Freeman, R.S., Brody, A.K., Neefus, C.D., 2003. Flowering phenology and compensation for herbivory in *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 136, 394-401.
- Fujiki, D., Kishimoto, Y., Sakata, H., 2010. Assessing decline in physical structure of deciduous hardwood forest stands under sika deer grazing using shrub-layer vegetation cover. *Journal of Forest Research* 15, 140-144.
- Fuller, R.J., Gill, R.M.A., 2001. Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry* 74, 193-199.

- Gaillard, J.-M., Mark Hewison, A.J., Klein, F., Plard, F., Douhard, M., Davison, R., Bonenfant, C., 2013. How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. *Ecology Letters* 16, 48-57.
- Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A., Toigo, C., 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 367.
- Gamborg, C., Larsen, J.B., 2003. 'Back to nature'—a sustainable future for forestry? *Forest Ecology and Management* 179, 559-571.
- Garel, M., Bonenfant, C., Hamann, J.-L., Klein, F., Gaillard, J.-M., 2010. Are abundance indices derived from spotlight counts reliable to monitor red deer *Cervus elaphus* populations? *Wildlife Biology* 16, 77-84.
- Gaucherand, S., Liancourt, P., Lavorel, S., White, P.S., 2006. Importance and intensity of competition along a fertility gradient and across species. *Journal of Vegetation Science* 17, 455-464.
- Gaudio, N., Balandier, P., Marquier, A., 2008. Light-dependent development of two competitive species (*Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*) colonizing gaps in temperate forest. *Annals of Forest Science* 65, 104-104.
- Gibson, D., Bazely, D., Shore, J., 1993. Responses of brambles, *Rubus vestitus*, to herbivory. *Oecologia* 95, 454-457.
- Gill, R., Morgan, G., 2010. The effects of varying deer density on natural regeneration in woodlands in lowland Britain. *Forestry* 83, 53-63.
- Gill, R.M.A., Beardall, V., 2001. The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74, 209-218.
- Gobin, R., Korboulewsky, N., Dumas, Y., Balandier, P., 2015. Transpiration of four common understorey plant species according to drought intensity in temperate forests. *Annals of Forest Science* 72, 1053-1064.
- Goldberg, D., Novoplansky, A., 1997. On the relative importance of competition in unproductive environments. *Journal of Ecology* 85, 409-418.
- Goldberg, D.E., 1990. Components of resource competition in plant communities. *Perspectives on plant competition*, 27-49.
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F., Zamora, R., Luis Quero, J., 2005. Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography* 28, 757-768.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., Baraza, E., 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14, 1128-1138.
- Gómez-Aparicio, L., 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97, 1202-1214.
- Götmark, F., Schott, K.M., Jensen, A.M., 2010. Factors influencing presence-absence of oak (*Quercus spp.*) seedlings after conservation-oriented partial cutting of high forests in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 26, 136-145.

- Götmarm, F.G., Berglund, A., Wiklander, K., 2005. Browsing damage on broadleaved trees in semi-natural temperate forest in Sweden, with a focus on oak regeneration. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20, 223-234.
- Grace, J.B., 1995. On the measurement of plant competition intensity. *Ecology* 76, 305-308.
- Grace, J.B., Tilman, D., 1990. Perspectives on plant competition. Blackburn press, Caldwell, Etats Unis.
- Granier, A., Badeau, V., Breda, N., 1995. Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française XLVII*, 59-69.
- Greenberg, C.H., Smith, L.M., Levey, D.J., 2001. Fruit fate, seed germination and growth of an invasive vine—an experimental test of ‘sit and wait’ strategy. *Biol Invasions* 3, 363-372.
- Greenwood, R.M., Atkinson, I.A.E., 1977. Evolution of divaricating plants in New Zealand in relation to *Moa* browsing. *Proceedings (New Zealand Ecological Society)* 24, 21-33.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111, 1169-1194.
- Haase, P., Pugnaire, F.I., Clark, S.C., Incoll, L.D., 1997. Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 8, 627-634.
- Hajji, M., Dreyer, E., Marçais, B., 2009. Impact of *Erysiphe alphitoides* on transpiration and photosynthesis in *Quercus robur* leaves. *European Journal of Plant Pathology* 125, 63-72.
- Hamard, J.P., 2008. Impact des abrouissements de cervidés sur les régénérations naturelles de chênes - Développement d'un outil de diagnostic et d'aide à la gestion sylvicole de ces peuplements. In.
- Hamard, J.P., Ballon, P., 2011. Dégâts de cervidés en forêt : de nouvelles méthodes de diagnostic au service des gestionnaires. *Forêt - entreprise* 197, 60-64.
- Hamard, J.P., Ballon, P., Mesochina, P., 2003. Application d'une nouvelle méthode d'évaluation des dégâts de cervidés en forêt : vers un diagnostic de leur impact sylvicole. *Ingénieries* n°35, 75-87.
- Hamilton, J.G., Zangerl, A.R., DeLucia, E.H., Berenbaum, M.R., 2001. The carbon–nutrient balance hypothesis: its rise and fall. *Ecology Letters* 4, 86-95.
- Harmer, R., 1992. The incidence of recurrent flushing and its effect on branch production in *Quercus-Petraea*(Matt) Liebl growing in southern england. *Annales Des Sciences Forestieres* 49, 589-597.
- Harmer, R., 2001. The effect of plant competition and simulated summer browsing by deer on tree regeneration. *Journal of Applied Ecology* 38, 1094-1103.
- Harmer, R., Morgan, G., 2007. Development of *Quercus robur* advance regeneration following canopy reduction in an oak woodland. *Forestry* 80, 137-149.
- Harper, J., 1989. The value of a leaf. *Oecologia* 80, 53-58.
- Harvey, M., Malcicka, M., 2015. Climate change, range shifts, and multitrophic interactions. *Biodiversity in Ecosystems—Linking Structure and Function InTech*. Rijeka, Croatia.
- Hawkes, C.V., Sullivan, J.J., 2001. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology* 82, 2045-2058.

- Hegland, S.J., Jongejans, E., Rydgren, K., 2010. Investigating the interaction between ungulate grazing and resource effects on *Vaccinium myrtillus* populations with integral projection models. *Oecologia* 163, 695-706.
- Hegland, S.J., Lilleeng, M.S., Moe, S.R., 2013. Old-growth forest floor richness increases with red deer herbivory intensity. *Forest Ecology and Management* 310, 267-274.
- Heinken, T., Raudnitschka, D., 2002. Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwiss. Cent.bl.* 121, 179-194.
- Hermes, D.A., Mattson, W.J., 1992. The dilemma of plants - to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67, 283-335.
- Hidding, B., Tremblay, J.-P., Côté, S.D., 2013. A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. *Ecology* 94, 2852-2860.
- Hilbert, D., Swift, D., Detling, J., Dyer, M., 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51, 14-18.
- Hoffmann, G., 1977. Les dégâts causés aux peuplements par les cervidés. *Revue Forestière Française* XXIX, 131-135.
- Holmgren, M., Scheffer, M., 2010. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology* 98, 1269-1275.
- Holzapfel, C., Mahall, B.E., 1999. Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80, 1747-1761.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50, 346-363.
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54, 187-211.
- Jacobson, A.R., Provenza, A., Achaz von, H., Bassano, B., Festa-Bianchet, M., 2004. Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology* 85, 1598-1610.
- Jamagne, M., Betremieux, R., Begon, J.C., Mori, A., 1977. Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. *Bulletin Technique d'Information* 324-325, 627-641.
- Jensen, A., Löf, M., Witzell, J., 2012a. Effects of competition and indirect facilitation by shrubs on *Quercus robur* saplings. *Plant Ecol* 213, 535-543.
- Jensen, A.M., Götmark, F., Löf, M., 2012b. Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: A field experiment. *Forest Ecology and Management* 266, 187-193.
- Johnson, J.D., Ferrell, W.K., 1983. Stomatal response to vapour pressure deficit and the effect of plant water stress. *Plant, Cell & Environment* 6, 451-456.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78, 1946-1957.
- Jones, P.D., Mann, M.E., 2004. Climate over past millennia. *Reviews of Geophysics* 42.

- Julve, P., 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. In.
- Kawai, T., Tokeshi, M., 2004. Variable modes of facilitation in the upper intertidal: goose barnacles and mussels. *Marine Ecology Progress Series* 272, 203-213.
- Kawai, T., Tokeshi, M., 2007. Testing the facilitation-competition paradigm under the stress-gradient hypothesis: decoupling multiple stress factors. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274, 2503-2508.
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
- Keddy, P.A., Twolan-Strutt, L., Wisheu, I.C., 1994. Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments? *Journal of Ecology*, 635-643.
- Kellman, M., Kading, M., 1992. Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. *Journal of Vegetation Science* 3, 679-688.
- Kelly, D.L., 2002. The regeneration of *Quercus petraea* (sessile oak) in southwest Ireland: a 25-year experimental study. *Forest Ecology and Management* 166, 207-226.
- Kimball, B.A., Russell, J.H., Ott, P.K., 2012. Phytochemical variation within a single plant species influences foraging behavior of deer. *Oikos* 121, 743-751.
- Kirby, K.J., 2001. The impact of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. *Forestry* 74, 219-229.
- Koh, S., Bazely, D.R., Tanentzap, A.J., Voigt, D.R., Da Silva, E., 2010. *Trillium grandiflorum* height is an indicator of white-tailed deer density at local and regional scales. *Forest Ecology and Management* 259, 1472-1479.
- Körner, C., 2003. Limitation and stress – always or never ? *Journal of Vegetation Science* 14, 141-143.
- Körner, C., 2004. Individuals have limitations, not communities — A response to Marrs, Weiher and Lortie et al. *Journal of Vegetation Science* 15, 581-582.
- Kostel-Hughes, F., Young, T.P., Wehr, J.D., 2005. Effects of leaf litter depth on the emergence and seedling growth of deciduous forest tree species in relation to seed size. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 132, 50-61.
- Kuijper, D.P., Cromsigt, J.P., Jędrzejewska, B., Miścicki, S., Churski, M., Jędrzejewski, W., Kweczlich, I., 2010. Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Ecology* 98, 888-899.
- Kuiters, A.T., Slim, P.A., 2002. Regeneration of mixed deciduous forest in a Dutch forest-heathland, following a reduction of ungulate densities. *Biological Conservation* 105, 65-74.
- Kuiters, A.T., Slim, P.A., 2003. Tree colonisation of abandoned arable land after 27 years of horse-grazing: the role of bramble as a facilitator of oak wood regeneration. *Forest Ecology and Management* 181, 239-251.
- Kullberg, Y., Welander, N.T., 2003. Effects of simulated winter browsing and drought on growth of *Quercus robur* L. seedlings during establishment. *Forest Ecology and Management* 173, 125-133.

- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Coomes, D.A., 2011. Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology* 99, 300-312.
- Lagerström, A., Bellingham, P.J., Bonner, K.I., Wardle, D.A., 2011. The effect of simulated herbivory on growth and nutrient status of focal and neighbouring early successional woody plant species. *Oikos* 120, 1380-1392.
- Landergott, U., Gugerli, F., Hoebee, S.E., Finkeldey, R., Holderegger, R., 2012. Effects of seed mass on seedling height and competition in European white oaks. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207, 721-725.
- Lavery, T., 1992. Plant interactions for pollinator visits: a test of the magnet species effect. *Oecologia* 89, 502-508.
- Lefcheck, J.S., 2015. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Lenth, R.V., Hervé, M., 2015. lsmeans: Least-Squares Means. In.
- Leonardsson, J., Lof, M., Gotmark, F., 2015. Exclosures can favour natural regeneration of oak after conservation-oriented thinning in mixed forests in Sweden: A 10-year study. *Forest Ecology and Management* 354, 1-9.
- Liancourt, P., Callaway, R.M., Michalet, R., 2005. Stress tolerance and competitive response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86, 1611-1618.
- Ligot, G., Balandier, P., Courbaud, B., Jonard, M., Kneeshaw, D., Claessens, H., 2014. Managing understory light to maintain a mixture of species with different shade tolerance. *Forest Ecology and Management* 327, 189-200.
- Ligot, G., Balandier, P., Fayolle, A., Lejeune, P., Claessens, H., 2013. Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. *Forest Ecology and Management* 304, 391-398.
- Loreau, M., 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 600-602.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2004a. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433-438.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Kikvidze, Z., Callaway, R.M., 2004b. The value of stress and limitation in an imperfect world: A reply to Körner. *Journal of Vegetation Science* 15, 577-580.
- Lortie, C.J., Callaway, R.M., 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 94, 7-16.
- Maalouf, J.-P., Le Bagousse-Pinguet, Y., Marchand, L., Touzard, B., Michalet, R., 2012. The interplay of stress and mowing disturbance for the intensity and importance of plant interactions in dry calcareous grasslands. *Annals of botany* 110, 821-828.

- MacArthur, R.H., Pianka, E.R., 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100, 603-609.
- Maestre, F.T., Bautista, S., Cortina, J., 2003. Positive, negative and net effects in grass-shrub interactions in mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84, 3186-3197.
- Maestre, F.T., Bowker, M.A., Escolar, C., Puche, M.D., Soliveres, S., Maltez-Mouro, S., García-Palacios, P., Castillo-Monroy, A.P., Martínez, I., Escudero, A., 2010. Do biotic interactions modulate ecosystem functioning along stress gradients? Insights from semi-arid plant and biological soil crust communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365, 2057-2070.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C.J., 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97, 199-205.
- Maestre, F.T., Cortina, J., 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271, S331-S333.
- Maizeret, C., Bidet, F., Boutin, J.-M., Carlino, J.-P., 1991. Influence de la composition chimique des végétaux sur les choix alimentaires des chevreuils.
- Manasse, R., Howe, H., 1983. Competition for dispersal agents among tropical trees: influences of neighbors. *Oecologia* 59, 185-190.
- Mârell, A., Ballon, P., Hamard, J.P., Boulanger, V., 2012. Les dispositifs de type enclos-exclos : des outils au service de la gestion et de la recherche. *Revue Forestière Française* 64, 139-150.
- Markham, J., Chanway, C., 1996. Measuring plant neighbour effects. *Functional Ecology* 10, 548-549.
- Marquis, D.A., 1981. Effect of deer browsing on timber production in Allegheny hardwood forests of northwestern Pennsylvania. 475.
- Martin, J.-L., Stockton, S., Allombert, S., Gaston, A., 2010. Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction. *Biol Invasions* 12, 353-371.
- Maschinski, J., Whitham, T.G., 1989. The continuum of plant responses to herbivory: The influence of plant association, nutrient availability, and timing. *The American Naturalist* 134, 1-19.
- Mason, E.G., South, D.B., Weizhong, Z., 1996. Performance of *Pinus radiata* in relation to seedling grade, weed control, and soil cultivation in the central North Island of New Zealand. *New Zealand Journal of Forestry Science* 26, 173-183.
- McAuliffe, J., 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64, 319-321.
- McCullough, D.R., 1979. The George Reserve deer herd: population ecology of a K-selected species [Michigan].
- McNaughton, S.J., 1979. Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* 113, 691-703.
- Menge, B.A., 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecological monographs* 65, 21-74.

- Michalet, R., Bagousse-Pinguet, L., Maalouf, J.P., Lortie, C.J., 2014. Two alternatives to the stress-gradient hypothesis at the edge of life: the collapse of facilitation and the switch from facilitation to competition. *Journal of Vegetation Science* 25, 609-613.
- Miller, A.M., McArthur, C., Smethurst, P.J., 2009. Spatial scale and opportunities for choice influence browsing and associational refuges of focal plants. *Journal of Animal Ecology* 78, 1134-1142.
- Minotta, G., Pinzauti, S., 1996. Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management* 86, 61-71.
- Morellet, N., Champely, S., Gaillard, J.-M., Ballon, P., Boscardin, Y., 2001. The browsing index: new tool uses browsing pressure to monitor deer populations. *Wildlife Society Bulletin*, 1243-1252.
- Moser, B., Schütz, M., Hindenlang, K.E., 2006. Importance of alternative food resources for browsing by roe deer on deciduous trees: The role of food availability and species quality. *Forest Ecology and Management* 226, 248-255.
- Mower, K.J., Townsend, T.W., Tyznik, W.J., 1997. White-tailed deer damage to experimental apple orchards in Ohio. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 25, 337-343.
- Muller, C.H., Hanawalt, R.B., McPherson, J.K., 1968. Allelopathic control of herb growth in the fire cycle of California chaparral. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 95, 225-231.
- Niinemets, Ü., 2010. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research* 25, 693-714.
- Nilsen, E., Clinton, B., Lei, T., Miller, O., Semones, S., Walker, J., 2001. Does *Rhododendron maximum* L.(*Ericaceae*) reduce the availability of resources above and belowground for canopy tree seedlings? *The American Midland Naturalist* 145, 325-343.
- Núñez-Farfán, J., Fornoni, J., Valverde, P.L., 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 541-566.
- Odermatt, O., Rüegg, D., 2010. Gérer d'emblée le cerf par la chasse. *La Forêt* 63, 18-21.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., H. Stevens, M.H., Wagner, H., 2016. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Oksanen, L., Sammul, M., Mägi, M., 2006. On the indices of plant–plant competition and their pitfalls. *Oikos* 112, 149-155.
- Olesen, C.R., Madsen, P., 2008. The impact of roe deer (*Capreolus capreolus*), seedbed, light and seed fall on natural beech (*Fagus sylvatica*) regeneration. *Forest Ecology and Management* 255, 3962-3972.
- Oloff, H., Pegtel, D., Van Groenendael, J., Bakker, J., 1994. Germination strategies during grassland succession. *Journal of Ecology*, 69-77.
- Olofsson, J., Moen, J., Oksanen, L., 1999. On the balance between positive and negative plant interactions in harsh environments. *Oikos* 86, 539-543.
- Pages, J-L.,Michalet, R., 2003. A test of the indirect facilitation model in a temperate hardwood forest of the northern French Alps. *Journal of Ecology* 91, 932-940.

- Painter, R.H., 1958. Resistance of plants to insects. *Annual review of entomology* 3, 267-290.
- Parker, W.C., Pitt, D.G., Morneau, A.E., 2012. Influence of herbaceous and woody vegetation control on seedling microclimate, leaf gas exchange, water status, and nutrient relations of *Pinus strobus* L. seedlings planted in a shelterwood. *Forest Ecology and Management* 271, 104-114.
- Parnes, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 637-669.
- Patty, L., Halloy, S.R., Hiltbrunner, E., Körner, C., 2010. Biomass allocation in herbaceous plants under grazing impact in the high semi-arid Andes. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205, 695-703.
- Pellerin, M., Picard, M., Saïd, S., Baubet, E., Baltzinger, C., 2016. Complementary endozoochorous long-distance seed dispersal by three native herbivorous ungulates in Europe. *Basic and Applied Ecology* 17, 321-332.
- Pellerin, M., Saïd, S., Richard, E., Hamann, J.L., Dubois-Coli, C., Hum, P., 2010. Impact of deer on temperate forest vegetation and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. *Forest Ecology and Management* 260, 429-437.
- Pellissier, F., 2013. Early physiological responses of *Abies alba* and *Rubus fruticosus* to ungulate herbivory. *Plant Ecol* 214, 127-138.
- Pennings, S.C., Selig, E.R., Houser, L.T., Bertness, M.D., 2003. Geographic variation in positive and negative interactions among salt marsh plants. *Ecology* 84, 1527-1538.
- Perea, R., Gil, L., 2014. Shrubs facilitating seedling performance in ungulate-dominated systems: biotic versus abiotic mechanisms of plant facilitation. *Eur J Forest Res* 133, 525-534.
- Pfaff, E., Saint Andrieux, C., 2008. Le développement récent du cerf élaphe en France. In. Office National de la Chasse et de la faune Sauvage, France, p. 9.
- Picard, J.F., 1976. Les goûts alimentaires des cervidés et leurs conséquences - Premières conclusions sur deux années d'expérimentation. *Revue Forestière Française* XXVIII, 107-114.
- Picard, M., Baltzinger, C., 2012. Hitch-hiking in the wild: should seeds rely on ungulates? *Plant Ecology and Evolution* 145, 24-30.
- Pielou, E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of theoretical biology* 13, 131-144.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D.a.t., Team, R.D.C., 2013. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-111.
- Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, A., Douhard, M., Klein, F., Delorme, D., Warnant, C., Bonenfant, C., 2015. The influence of birth date via body mass on individual fitness in a long-lived mammal. *Ecology* 96, 1516-1528.
- Pommerening, A., Murphy, S., 2004. A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. *Forestry* 77, 27-44.

- Prévosto, B., Monnier, Y., Ripert, C., Fernandez, C., 2012. To what extent do time, species identity and selected plant response variables influence woody plant interactions? *Journal of Applied Ecology* 49, 1344-1355.
- Pugnaire, F.I., Luque, M.T., 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93, 42-49.
- R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. In. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reader, R., Wilson, S., Belcher, J., Wisheu, I., Keddy, P., Tilman, D., Morris, E., Grace, J., McGraw, J., Olf, H., 1994. Plant competition in relation to neighbor biomass: an intercontinental study with *Poa pratensis*. *Ecology* 75, 1753-1760.
- Reich, P., Teskey, R., Johnson, P., Hinckley, T., 1980. Periodic root and shoot growth in oak. *For. Sci.* 26, 590-598.
- Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderklein, D.W., Buschena, 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.
- Reukema, D.L., 1965. Seasonal progress of radial growth of Douglas-fir, western redcedar and red alder.
- Rice, E.L., 1984. Allelopathy. Academic press.
- Riedacker, A., 1976. Rythmes de croissance et de régénération des racines des végétaux ligneux. *Ann. Sci. forest.* 33, 109-138.
- Rooney, T.P., 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry* 74, 201-208.
- Rooney, T.P., 2009. High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecol* 202, 103-111.
- Rooney, T.P., Waller, D.M., 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 181, 165-176.
- Rosenthal, J.P., Kotanen, P.M., 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 9, 145-148.
- Saïd, S., Tolon, V., Brandt, S., Baubet, E., 2012. Sex effect on habitat selection in response to hunting disturbance: the study of wild boar. *Eur. J. Wildl. Res.* 58, 107-115.
- Scheffer, M., van Nes, E.H., 2006. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 6230-6235.
- Schoener, T.W., 1993. On the relative importance of direct versus indirect effects in ecological communities. *Mutualism and community organization: behavioral, theoretical and food web approaches*. Oxford University Press, Oxford, UK, 365-411.
- Schütz, J., 1999. Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* 72, 359-366.
- Seifan, M., Seifan, T., Ariza, C., Tielbörger, K., 2010. Facilitating an importance index. *Journal of Ecology* 98, 356-361.

- Senft, R.L., Coughenour, M.B., Bailey, D.W., Rittenhouse, L.R., Sala, O.E., Swift, D.M., 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* 37, 789-799.
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. The mathematical theory of communication University of Illinois Press, Urbana.
- Shaw, M.W., 1968. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus Petraea*) in north Wales: II. Acorn losses and germination under field conditions. *Journal of Ecology* 56, 647-660.
- Shennan, C., 2008. Biotic interactions, ecological knowledge and agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 717-739.
- Shipley, B., 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology* 90, 363-368.
- Singer, F.J., Schoenecker, K.A., 2003. Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management* 181, 189-204.
- Song, G.Z.M., Yates, D.J., Doley, D., 2012. Rain forest understorey ferns facilitate tree seedling survival under animal non-trophic stress. *Journal of Vegetation Science* 23, 847-857.
- Sotomayor, D.A., Lortie, C.J., 2015. Indirect interactions in terrestrial plant communities: emerging patterns and research gaps. *Ecosphere* 6, art103.
- Souch, C., Souch, C., 1993. The effect of trees on summertime below canopy urban climates: A case study, Bloomington, Indiana. *Journal of Arboriculture* 19, 303-312.
- Southwood, T., 1987. Plant variety and its interaction with herbivorous insects. *Series entomologica*.
- Stachowicz, J.J., 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51, 235-246.
- Steenberg, J.W.N., Duinker, P.N., Bush, P.G., 2011. Exploring adaptation to climate change in the forests of central Nova Scotia, Canada. *Forest Ecology and Management* 262, 2316-2327.
- Stinchcombe, J.R., Rausher, M.D., 2002. The evolution of tolerance to deer herbivory: modifications caused by the abundance of insect herbivores. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 269, 1241-1246.
- Storms, D., Aubry, P., Hamann, J.L., Said, S., Fritz, H., Saint-Andrieux, C., Klein, F., 2008. Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer *Cervus elaphus* and roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology* 14, 237-250.
- Storms, D., Said, S., Fritz, H., Hamann, J.L., Saint-Andrieux, C., Klein, F., 2006. Influence of hurricane Lothar on red and roe deer winter diets in the Northern Vosges, France. *Forest Ecology and Management* 237, 164-169.
- Strauss, S.Y., 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. *Trends in Ecology & Evolution* 6, 206-210.
- Stroh, N., Baltzinger, C., Martin, J.-L., 2008. Deer prevent western redcedar (*Thuja plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: Is there a potential for recovery? *Forest Ecology and Management* 255, 3973-3979.

- Sweetapple, P.J., Nugent, G., 2004. Seedling ratios: a simple method for assessing ungulate impacts on forest understories. *Wildlife Society Bulletin* 32, 137-147.
- Taylor, D.R., Aarssen, L.W., Loehle, C., 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos* 58, 239-250.
- Tewksbury, J., Lloyd, J., 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127, 425-434.
- Thomson, J.D., 1978. Effects of stand composition on insect visitation in two-species mixtures of *hieracium*. *American Midland Naturalist* 100, 431-440.
- Thurfjell, H., Spong, G., Ericsson, G., 2013. Effects of hunting on wild boar *Sus scrofa* behaviour. *Wildlife Biology* 19, 87-93.
- Tielborger, K., Kadmon, R., 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81, 1544-1553.
- Tilman, D., 1987. The importance of the mechanisms of interspecific competition. *The American Naturalist* 129, 769-774.
- Tilman, D., 1990. Constraints and tradeoffs: Toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58, 3-15.
- Tison, J.-M., De Foucault, B., 2014. *Flora Gallica: Flore de France*.
- Tixier, H., Duncan, P., 1996. Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets.
- Tixier, H., Duncan, P., Scehovic, J., Yant, A., Gleizes, M., Lila, M., 1997. Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *Journal of Zoology* 242, 229-245.
- Tremblay, J.-P., Huot, J., Potvin, F., 2007. Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology* 44, 552-562.
- Tripathi, R.S., Khan, M.L., 1990. Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical Wet Hill Forest. *Oikos* 57, 289-296.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J., Wardle, D.A., 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters* 11, 1351-1363.
- Uytvanck, J., Milotic, T., Hoffmann, M., 2010. Interaction between large herbivore activities, vegetation structure, and flooding affects tree seedling emergence. *Plant Ecol* 206, 173-184.
- van der Meijden, E., Wijn, M., Verkaar, H.J., 1988. Defence and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos*, 355-363.
- Vicca, S., Gilgen, A., Camino Serrano, M., Dreesen, F., Dukes, J., Estiarte, M., Gray, S., Guidolotti, G., Hoepfner, S., Leakey, A., 2012. Urgent need for a common metric to make precipitation manipulation experiments comparable. *New Phytologist* 195, 518-522.
- Vincent, J.-P., Gaillard, J.-M., Bideau, E., 1991. Kilometric index as biological indicator for monitoring forest roe deer populations. *Acta theriologica* 36, 315-328.

- Visser, M.E., Both, C., 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 272, 2561-2569.
- Vourc'h, G., Martin, J.-L., Duncan, P., Escarré, J., Clausen, T.P., 2001. Defensive adaptations of *Thuja plicata* to ungulate browsing: A comparative study between Mainland and Island populations. *Oecologia* 126, 84-93.
- Walker, D.A., 1987. Height and growth rings of *Salix lanatasp. richardsonii* along the coastal temperature gradient of northern Alaska. *Canadian Journal of Botany* 65, 988.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395.
- Wasem, U., Häne, K., 2008. Souris, chevreuils et ronces influencent les chênes pédonculés régénérés naturellement. *Forêt Entreprise* 61, 8-10.
- Waterman, P., Ross, J.M., McKey, D., 1984. Factors affecting levels of some phenolic compounds, digestibility, and nitrogen content of the mature leaves of *Barteria fistulosa* (Passifloraceae). *J Chem Ecol* 10, 387-401.
- Weigelt, A., Schumacher, J., Walther, T., Bartelheimer, M., Steinlein, T., Beyschlag, W., 2007. Identifying mechanisms of competition in multi-species communities. *Journal of Ecology* 95, 53-64.
- Weiner, J., 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution* 5, 360-364.
- White, E.M., Wilson, J.C., Clarke, A.R., 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions* 12, 443-455.
- White, M., Running, S., Thornton, P., 1999. The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest. *International Journal of Biometeorology* 42, 139-145.
- Whittingham, J., Read, D., 1982. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. *New Phytologist* 90, 277-284.
- Williams, A.C., McCarthy, B.C., 2001. A new index of interspecific competition for replacement and additive designs. *Ecological Research* 16, 29-40.
- Willis, J.L., Walters, M.B., Farinosi, E., 2016. Local seed source availability limits young seedling populations for some species more than other factors in northern hardwood forests. *For. Sci.* 62, 440-448.
- Wilson, S.D., Tilman, D., 1991. Component of plant competition along an experimental gradient of Nitrogen availability. *Ecology* 72, 1050-1065.
- Wilson, S.D., Tilman, D., 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74, 599-611.
- Wise, M.J., Abrahamson, W.G., 2005. Beyond the compensatory continuum: Environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos* 109, 417-428.
- Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.A., Guisan, A., 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and

- realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88, 15-30.
- Wootton, J.T., 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual review of ecology and systematics*, 443-466.
- Wootton, J.T., 2002. Indirect effects in complex ecosystems: recent progress and future challenges. *Journal of Sea Research* 48, 157-172.
- Wootton, J.T., Emmerson, M., 2005. Measurement of interaction strength in nature. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 419-444.
- Yang, L.H., Rudolf, V., 2010. Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. *Ecology letters* 13, 1-10.
- Zhang, J., Cheng, G., Yu, F., Kräuchi, N., Li, M.H., 2008. Intensity and importance of competition for a grass (*Festuca rubra*) and a legume (*Trifolium pratense*) vary with environmental changes. *Journal of integrative plant biology* 50, 1570-1579.
- Zhang, W.P., Jia, X., Damgaard, C., Morris, E.C., Bai, Y.Y., Pan, S., Wang, G.X., 2013. The interplay between above-and below-ground plant–plant interactions along an environmental gradient: insights from two-layer zone-of-influence models. *Oikos* 122, 1147-1156.

8 ANNEXE 1 : ETUDE DE LA SAISONNALITE DES PRELEVEMENTS DE RONCE PAR LE CHEVREUIL *IN SITU*



Dispositif *in situ* d'étude de la saisonnalité des prélèvements de ronce.

Photographies issues des campagnes de piégeage photographique

8.1 CONTEXTE ET OBJECTIFS

De nombreuses études s'intéressent à la composition du régime alimentaire des cervidés à partir de l'étude des contenus stomacaux ([Storms et al., 2006](#)). Ainsi, **la ronce est fortement présente dans le régime alimentaire du chevreuil**. Cependant, à ma connaissance, la caractérisation de la variation saisonnière de la consommation de la ronce via l'évaluation des dommages subis par le roncier n'est pas développée dans la littérature. Ainsi, l'objectif de cette expérimentation est de mettre en évidence une différence de prélèvement de la ronce par le chevreuil au cours d'une **saison de végétation** grâce à l'étude des dommages causés par le chevreuil sur le roncier. Ce suivi de la saisonnalité des dommages sur les ronces causés par les chevreuils a été mise en place pour confirmer la **pertinence du choix des périodes de défoliation des ronciers dans l'expérimentation en conditions semi-contrôlées PépiRoCh** (début juin et fin juillet). A partir de la bibliographie sur la composition du régime alimentaire du chevreuil et de sa variation saisonnière, nous avons posé les hypothèses suivantes ([Tixier et Duncan, 1996](#); [Storms et al., 2008](#); [Barancekova et al., 2010](#)) :

Ha1 La ronce est **consommée toute l'année** ; c'est une espèce de base du régime alimentaire du chevreuil.

Ha2 La ronce est **plus fortement consommée en automne / hiver**, lorsque les ressources alimentaires alternatives sont rares et que l'appétence de la ronce est plus forte.

Ha3 La ronce est **plus faiblement consommée au printemps / été** car il y a diminution de l'appétence des ronces avec l'apparition de ressources alternatives plus appétentes telles que les dicotylédones et les graminées.

8.2 MATÉRIEL ET MÉTHODE

8.2.1 SITE D'ETUDE

Ce dispositif est localisé au sein de la modalité témoin du site 2 ("Haut de la montagne") du dispositif DBRoCh (2.45 E, 47.50 N - cf. chapitre 5.3 et 6.3). Cette placette a été choisie car il s'agit de la placette **la plus fortement fréquentée** par le chevreuil d'après les suivis par pièges photographiques. De plus, **les souches de ronces sont facilement identifiables** sur cette placette.

8.2.2 MISE EN PLACE DU DISPOSITIF ET RECOLTE DES DONNEES

Ce dispositif a été installé en automne 2014 (13/10/2014) : 30 souches de ronce ont été marquées le long d'un parcours facilement carrossable. Nous avons ainsi délimité trente sections sur les tiges de l'année grâce à deux morceaux de ruban adhésif. **Ces sections contenaient cinq feuilles consécutives non endommagées.** Un **suivi mensuel** a été effectué dans le but de relever le devenir des cinq feuilles et de noter un éventuel **abroutissement de l'extrémité des tiges** (Fig. 69). 30 nouvelles souches ont été marquées le 03/03/2015 dans le but de remplacer les feuilles déjà consommées. A partir de l'été 2015, nous avons également suivi les nouvelles tiges provenant de chaque souche suivie depuis l'automne 2014 ainsi que les tiges secondaires se développant sur notre section principale (Fig. 69). Pendant les deux premiers mois suivant le débourrement de l'année 2015, la présence **d'abroutissement sur les nouvelles pousses** a été relevée (pousses se développant à partir de la souche ou à partir de la tige principale). Dès qu'une pousse a développé plus de 8 feuilles, nous l'avons marqué et suivi selon la même méthode que celle des tiges sorties en 2014. Les **hauteurs maximales et minimales de chaque section de tige** ont été mesurées le 30/03/2015 pour les canes de 2014 et le 10/11/2015 pour les pousses de 2015.

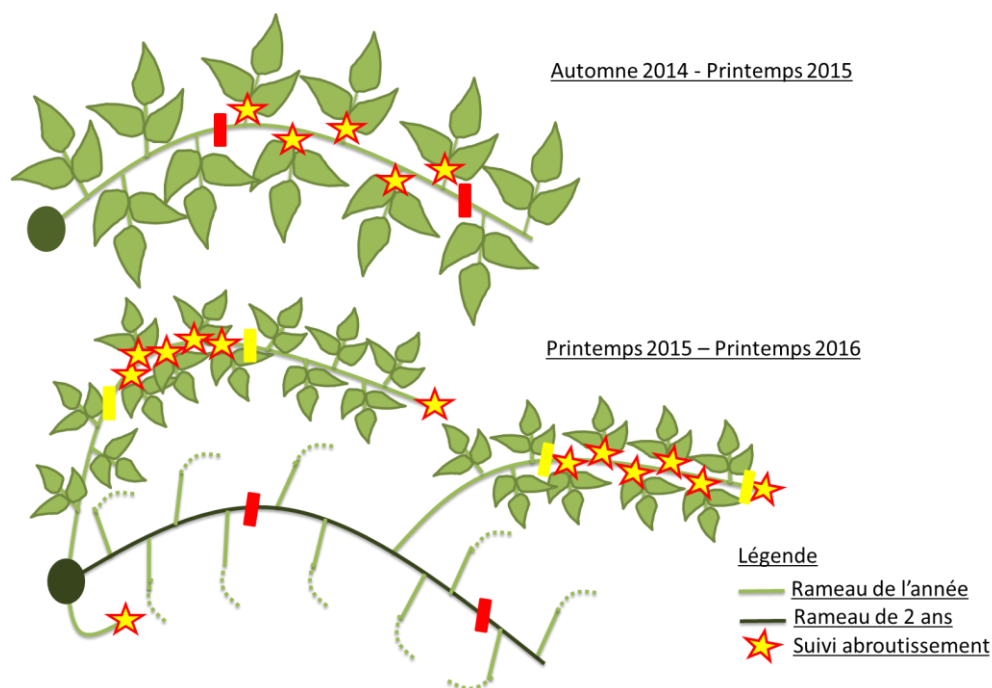


Fig. 69. Schéma de la méthodologie de suivi pour caractériser la variation saisonnière des prélèvements de ronce par le chevreuil. a) Mesures mises en place en automne 2014, b) mesures mises en place suite au débourrement 2015.

8.2.3 METHODE D'ANALYSE DES DONNEES

De manière à simplifier l'analyse des données, les feuilles sont séparées en cinq catégories (**Fig. 70**):

- (i) les feuilles **indemnes**,
- (ii) les feuilles **consommées entièrement** (reste seulement le pétiole),
- (iii) les feuilles **partiellement consommées**,
- (iv) les feuilles **déjà partiellement consommées lors d'une campagne précédente qui ont été consommées lors de la campagne de mesure**,
- (v) les feuilles **disparues**.

Nous avons utilisé une modélisation linéaire généralisée à effets mixtes (glmer) pour expliquer la consommation des feuilles par le chevreuil (distribution binomiale) avec comme variable explicative la date et comme covariables la hauteur moyenne et l'origine de la tige (souche/ tige principal). Le design du dispositif a été pris en compte avec des effets aléatoires emboîtés (souche / tige / feuille). Les abrouissements sur les jeunes pousses ont été comptabilisés par souche puis également modélisés via un modèle linéaire généralisé à effets mixtes.

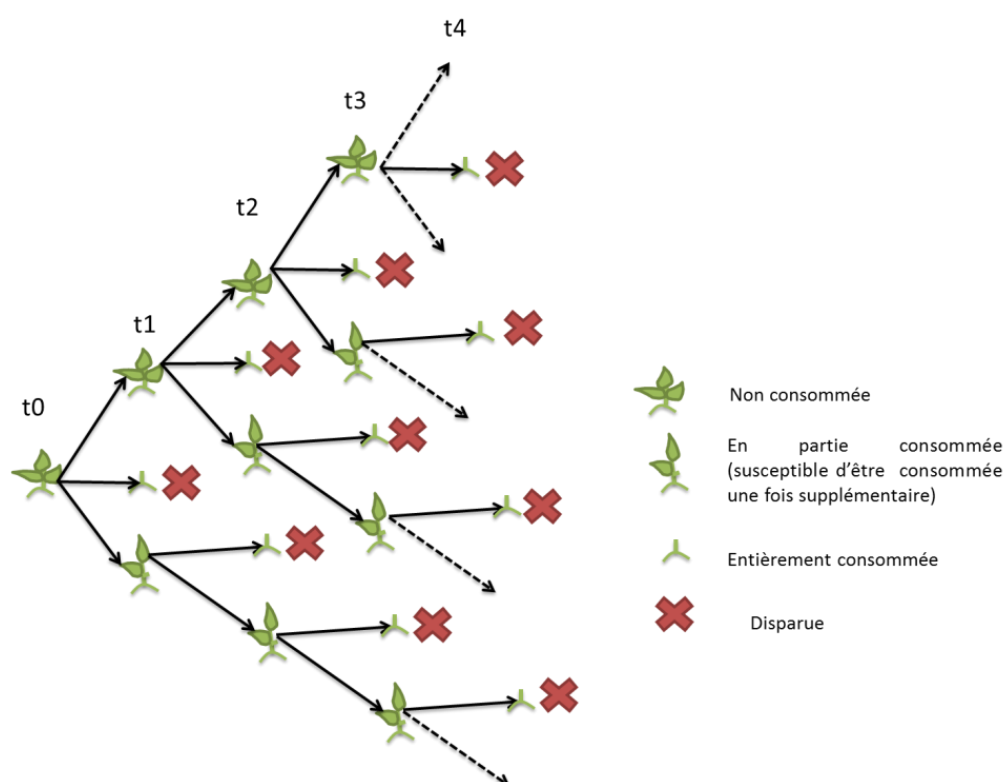


Fig. 70. Modèle conceptuel du devenir des feuilles lors de l'étude de la dynamique saisonnière de la consommation des feuilles de ronce par les cervidés dans le dispositif *in situ* DBRoCh.

8.3 RÉSULTATS

Concernant l'abroustissement des feuilles de roncier, le modèle le plus parcimonieux n'a retenu que **la date de la campagne de mesure** : il n'y a **pas d'effet significatif ni de l'origine de la tige ni de la hauteur de la tige**. Par ailleurs, il y a une forte augmentation de la consommation des feuilles de ronce 2014 entre décembre 2014 et avril 2015, suivi d'une stagnation entre avril et mai 2015 puis d'une forte diminution de la consommation des feuilles 2014 entre mai et juillet 2015 pour atteindre un faible pourcentage d'abroustissement constant en été et automne 2015 (Fig. 71). En parallèle, au début du mois de juin, les jeunes pousses de l'année 2015 présentent de fortes traces d'abroustissement (21.8 ± 2.6 % contre 1 ± 2.5 % en début mai). En complément, **la première fois qu'une tige est abroustie, plus de la moitié des feuilles de cette tige est consommée** (51.2 ± 3.9 %).

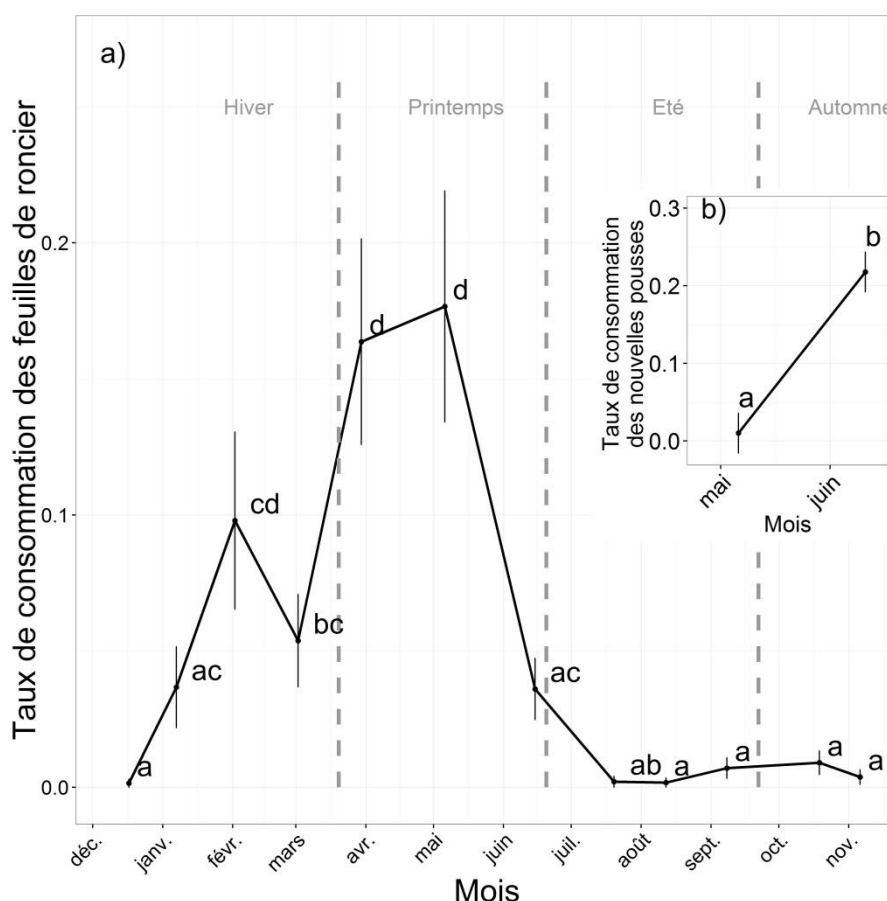


Fig. 71. Evolution de la consommation de la ronce au cours de la saison de végétation 2015. a) Le taux de consommation des feuilles de ronce (consommation de niveau 1 : consommation d'une feuille qui était indemne la campagne de mesure précédente) et b) le taux de consommation des jeunes pousses. Valeurs issues du modèle linéaire généralisé à effets mixtes (distribution binomiale) avec effets aléatoires emboîtés (souche/tige/feuille). Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5 %. Moyenne $\pm$ SE.

8.4 DISCUSSION ET CONCLUSION

En accord avec Ha1, la ronce est **consommée tout au long de l'année**. Cependant, il y a un **patron annuel très marqué**. En effet, il y a une forte différence saisonnière de consommation des feuilles qui va partiellement dans le sens des hypothèses Ha2 et Ha3 formulées à priori. En accord avec l'hypothèse Ha2, **les feuilles de ronce sont fortement consommées l'hiver** (mi-janvier à mi-mars). Cependant, elles sont **encore plus fortement consommées au printemps** (mi-mars à mi-juin) en contradiction avec l'hypothèse Ha3 qui prédisait l'utilisation de ressources alternatives plus appétantes (de type graminées/dicotylédones). Ensuite, l'abrouissement **des anciennes feuilles** (feuilles de 2014) **diminue en mai au profit de l'abrouissement des nouvelles pousses** (pousses 2015). C'est à cette période que l'on observe un basculement dans la consommation des ronciers par les chevreuils, délaissant les feuilles 2014 sénescentes pour aller progressivement vers un abrouissement des feuilles 2015 en passant par la consommation des jeunes pousses (ramifications secondaires et nouvelles tiges partant de la souche).

Le chevreuil est granivore et frugivore ce qui peut en partie expliquer ce patron de consommation. **En effet, les chevreuils préfèrent les graines et en particulier les glands, ce qui expliquerait la baisse de la consommation de la ronce à la période où les glands sont fortement** disponibles après la glandée ([Tixier et Duncan, 1996](#)).

Ensuite, **le patron temporel que nous avons mis en évidence peut être la réponse d'un patron spatial** de la sélection de l'habitat par le chevreuil qui évoluerait au cours de l'année. Par exemple, la proximité de zones agricoles peut expliquer la baisse de consommation de la ronce par le biais d'une **consommation de nourriture alternative d'origine agricole**. Ce dispositif a été implanté dans un peuplement très ombragé avec une végétation de sous-bois très peu dense qui ne fournit pas assez de refuges pour la période de chasse. En effet, au moment de la chasse, en automne, les cervidés sont capables de **modifier leur utilisation de l'espace et leurs habitudes alimentaires pour se réfugier dans des zones où la végétation interférente est plus fortement développée, fournissant de ce fait de nombreuses cachettes et une source d'alimentation** (comme démontré pour le sanglier par [Thurfjell et al. \(2013\)](#)). De plus, la chasse entraîne une réduction des déplacements ([Thurfjell et al., 2013](#)). Cette hypothèse est confortée par **l'absence de photographie de chevreuil durant la campagne de piégeage photographique d'octobre sur l'ensemble du dispositif DBRoCh**. La présence d'un patron spatial en interaction avec le patron temporel est rendu possible par la **forte hétérogénéité de notre région d'étude d'un point de vue usage du sol et type de**

peuplement. Ainsi, même si la chasse a été interdite autour de ce dispositif d'étude, ces résultats sont difficilement généralisables sans s'assurer de l'absence d'une interaction entre le patron spatial et le patron temporel.

Cette étude montre que la défoliation **du mois de juin dans le dispositif PépiRoCh est plus appropriée que celle de fin juillet.** En effet, la simulation de fin juillet semble moins représentative des conditions naturelles, même si elle permet de différencier les mécanismes à l'œuvre du point de vue de la dynamique de croissance des semis de chêne. Une défoliation plus tôt dans la saison de végétation (en mai) semble plus cohérente avec les pics d'abrouissement trouvés en conditions naturelles à proximité du dispositif PépiRoCh.

9 ANNEXE 2 : REPONSE DU RONCIER A LA DEFOLIATION PAR LE CHEVREUIL LE LONG DES GRADIENTS DE RESSOURCES



Dispositif en conditions semi-contrôlées (Nogent-sur-Vernisson).

Photographies L.Laurent

9.1 CONTEXTE ET OBJECTIFS

L'abroutissement par les cervidés a souvent un impact négatif sur la fitness des plantes **en menaçant la survie et la reproduction mais également en induisant des modifications structurales, architecturales, physiologiques ou encore phénologiques**. Cependant, malgré leur sédentarité, les plantes ne sont pas sans possibilité de défense contre l'abroutissement. (i) Elles peuvent **éviter la consommation dans le temps ou l'espace**. (ii) Elles peuvent résister pour **éviter d'être endommagées**. La défense peut être soit chimique (via la synthèse de molécules diminuant l'appétence, agissant comme répulsif ou diminuant la digestibilité) soit mécanique (via la production d'épines). (iii) Elles peuvent **tolérer la prédation** par les herbivores en compensant la perte de fitness causée par l'abroutissement ([Painter, 1958](#); [Rosenthal et Kotanen, 1994](#)). En parallèle de leur réponse **constitutive** qui est permanente et fixée génétiquement lors de l'ontogénèse, les plantes sont susceptibles d'avoir une réponse **induite ; réponse produite en réaction au dommage causé par l'herbivore pour éviter ou réduire la quantité de dommages** ([Núñez-Farfán et al., 2007](#)).

L'objectif de cette Annexe 2 est d'étudier **la réponse induite du roncier à la défoliation** dans le dispositif pépiRoCh. Nous avons posé l'hypothèse que la défoliation induit à la fois un mécanisme de résistance mécanique via **l'induction de la production d'épine (Hb1)**, une résistance chimique en induisant la **production de composés polyphénoliques (Hb2)** et une tolérance via la **compensation de la perte de tissus aérien (Hb3)**. Pour finir, nous posons l'hypothèse **Hb4** que la réponse du roncier à la défoliation **est dépendante du niveau de ressources** (disponibilité en lumière et en eau) ([Waterman et al., 1984](#); [Coley et al., 1985](#); [Bazely et al., 1991](#)). Dans un **environnement plus productif**, le mécanisme de **tolérance est plus marqué car les tissus détruits par la défoliation peuvent être remplacés plus rapidement** et à moindre coût. A l'opposé, dans les **environnements peu productifs**, la **défoliation induit surtout une résistance physique et/ou chimique** chez le roncier.

9.2 MATERIEL ET METHODE ADDITIONNELS : PEPIROCH

9.2.1 MODIFICATION DE L'ALLOMETRIE FOLIAIRE

Nous avons évalué l'évolution de la morphologie des feuilles de ronces suite à la défoliation grâce au prélèvement de 10 feuilles par PU, réparties sur un gradient de tailles. Ces feuilles doivent être des feuilles de l'année, matures (qui ont atteint leur taille définitive et sont coriaces), non endommagées, non sénescentes. La longueur maximale de la feuille (pétiole + foliole), le nombre de folioles, la longueur du pétiole sont déterminés directement au double décimètre en juin 2014, août 2014, juin 2015 et juillet 2015. **La surface foliaire** (état frais) de chaque feuille **est déterminée grâce au logiciel WinFolia** (400dpi). La biomasse foliaire sèche (pétiole + folioles et pétiole seul) est ensuite obtenue par pesée après passage à l'étuve 24h à 60°C. Nous pouvons ensuite calculer la SLA (Specific Leaf Area) : $SLA(cm^2.g^{-1}) = \frac{Surface\ foliaire\ (en\ cm^2)}{Masse\ sèche(en\ g)}$.

Le pétiole est inclus dans le calcul de la SLA en considérant qu'il fait intégralement partie de la feuille (système vasculaire, rôle de support).

9.2.2 ALLOCATION A LA DEFENSE MECANIQUE : LES EPINES

Nous avons **dénombré les épines** présentes sur les feuilles de ronces, à l'œil nu, pour les deux campagnes de mesure de 2015 : avant la première campagne de défoliation (juin) et avant la deuxième campagne de défoliation (juillet). Nous avons effectué un dénombrement séparé pour le pétiole et pour l'ensemble de la feuille.

9.2.3 ALLOCATION A LA DEFENSE CHIMIQUE : PRODUCTION DE COMPOSES PHENOLIQUES

De manière à pouvoir mesurer la réponse chimique des ronciers nous avons analysé **la composition des feuilles de roncier**. Pour cela, il a fallu 100 feuilles de ronce par PU : des feuilles (i) matures (tailles définitives et coriaces), (ii) de l'année (formées au début de la saison de végétation en cours), (iii) saines (non endommagées, sans parasite ni signe de consommation par un phytophage), (iv) non sénescentes, ne présentant aucun signe de vieillissement (nécrose, jaunissement) (v) sur le milieu des axes. Les échantillons sont séchés à l'étuve à 35°C pendant 48h puis envoyés pour analyse au laboratoire SAS / Aurea (45 160 ARDON) pour analyse de la **concentration en composés phénoliques** (en mg.l⁻¹). Les échantillons de septembre 2015 ont été congelés avant d'être séchés. Pour des raisons de compromis intérêt / budget, nous

n'avons envoyé pour analyse que les phénols de juin 2014 et ceux de juin et septembre 2015. En parallèle de la mesure de la concentration en composés phénolique, nous avons étudié la concentration **en acide gallique** - par g de MS, la **concentration en azote Dumas** : Norme NF EN 13040 (en %) et la **concentration en carbone total** : Norme NF EN 13040 (en %). Nous avons ensuite pu calculer l'indice C/N : plus le rapport C/N est fort, plus le tissu foliaire est riche en carbone.

9.2.4 METHODE D'ANALYSE DES DONNEES

L'évolution des caractéristiques foliaires après défoliation du roncier a été modélisée grâce à des **modèles linéaires à effets mixtes** (nlme, ([Pinheiro et al., 2013](#))). Nous avons utilisé des effets aléatoires emboîtés pour prendre en compte le design expérimental du dispositif PépiRoCh (tunnel/ombrière/PU). Nous avons utilisé le critère "Akaike information criterium" corrigé (AICc) pour classer les modèles. **Le modèle le plus parcimonieux** (différence d'AICc inférieur à 2 et le moins de paramètres) a été retenu parmi les modèles des **effets simples et des interactions entre deux variables** (disponibilités en eau x disponibilités en lumière x périodes de défoliation x campagnes de mesure) (seuil de 0.05).

9.3 RÉSULTATS

9.3.1 DEFENSE MECANIQUE

Le nombre d'épines par unité de surface dépend à la fois de la surface de la feuille et de la disponibilité en lumière (Fig. 72). Le passage par des données moyennées par PU permet de remplir les conditions d'application des modèles linéaires. Le modèle le plus parcimonieux retient **l'effet de la période de mesure et de l'éclairement théorique** mais **pas de la modalité de défoliation** sur le nombre d'épines par unité de surface (Fig. 73). Ainsi, il y a significativement **plus d'épines par unité de surface en juillet qu'en juin** (p-value < 0.001). Il y a également significativement **plus d'épines par unité de surface à 10 % d'éclairement qu'à 30 % d'éclairement relatif** (p-value < 0.05).

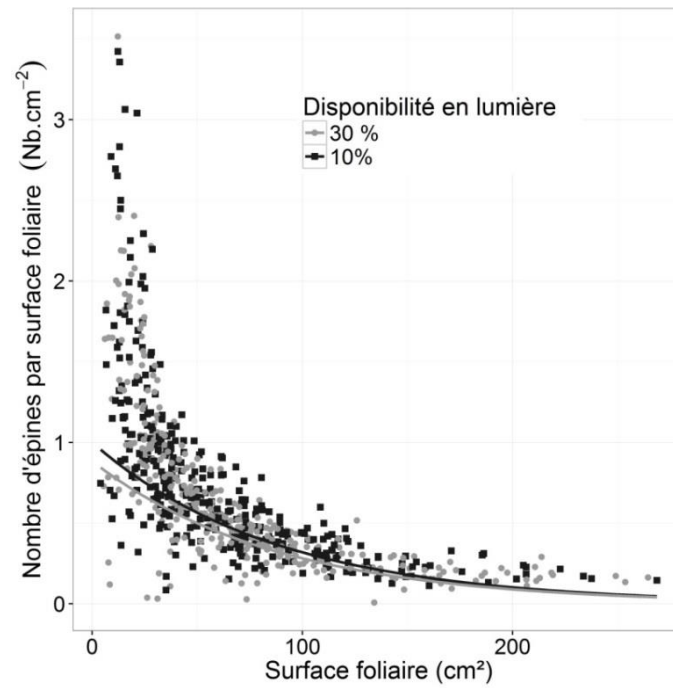


Fig. 72. Evolution du nombre d'épines de ronce par unité de surface foliaire en fonction de la surface foliaire et de la disponibilité en lumière. Modélisation exponentielle via l'utilisation de modèles linéaires à effets mixtes. Valeurs estimées d'après le modèle le plus parcimonieux.

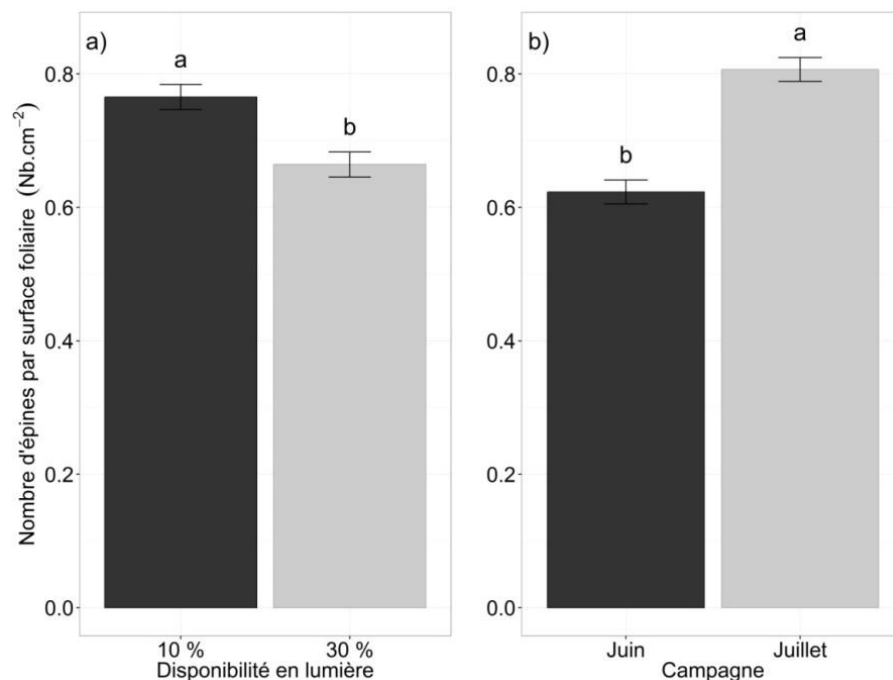


Fig. 73. Evolution du nombre d'épines de ronce par unité de surface foliaire en fonction de a) la disponibilité en lumière et b) la campagne de mesure. Valeurs estimées d'après le modèle le plus parcimonieux. Moyenne $\pm$ SE. Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5 %.

9.3.2 DEFENSE CHIMIQUE

La **concentration en phénol** dépend de la **période de mesure**, elle est significativement **plus faible à la fin de la saison de végétation 2015** ($11.5 \pm 0.5 \text{ mg.l}^{-1}$) par rapport à la concentration en **fin de saison 2014 et en début de saison 2015** ($21.9 \pm 0.5 \text{ mg.l}^{-1}$ et $21.0 \pm 0.5 \text{ mg.l}^{-1}$ respectivement) (Table 6).

Pour 2014, la concentration en composés phénoliques à la fin de la saison de végétation était significativement supérieure à 30 % d'éclairement relatif par rapport à 10 % d'éclairement relatif (Fig. 74a). De plus, **la teneur en phénol est significativement plus faible pour les ronciers ayant subi une défoliation en juin par rapport aux autres ronciers** (Fig. 74b).

Concernant l'année de végétation 2015, la concentration en phénols **au début de la saison de végétation 2015 ne dépend d'aucun des facteurs étudiés** alors qu'à la fin de la saison de végétation 2015, **la teneur en phénols est significativement plus faible lorsque le roncier est irrigué** (Fig. 74c).

Table 6. Concentration en phénol des feuilles de roncier en fonction de la date de récolte, de la disponibilité en eau, de la disponibilité en lumière et de la période de défoliation. Valeurs pour les modalités irriguées (Irr), avec une disponibilité en eau réduite (Der), non défoliées (ND), défoliées en juin (D Juin) ou défoliées en juillet (D Juillet).

Eau	Lumière	Défoliation	Phénols (mg.l^{-1})		
			sept-2014	juin-2015	sept-2015
Irr	10	ND	20.0 ± 0.5 (19.2, 21.0)	21.0 ± 0.9 (19.6, 22.6)	10.6 ± 0.5 (9.9, 11.6)
Irr	10	D Juin	19.6 ± 0.6 (18.7, 20.7)	21.9 ± 0.2 (21.4, 22.2)	10.8 ± 0.8 (9.2, 11.9)
Irr	10	D Juillet	20.9 ± 0.4 (20.4, 21.8)	19.9 ± 1.1 (18.0, 21.9)	11.2 ± 0.4 (10.6, 11.9)
Irr	30	ND	25.0 ± 0.6 (23.8, 26.0)	19.9 ± 0.4 (19, 20.5)	10.4 ± 0.4 (9.7, 10.9)
Irr	30	D Juin	23.6 ± 1.0 (21.7, 25.0)	21.4 ± 0.6 (20.5, 22.4)	10.7 ± 0.4 (9.9, 11.3)
Irr	30	D Juillet	24.7 ± 0.1 (24.6, 24.8)	16.0 ± 2.5 (13, 20.9)	10.6 ± 0.4 (9.9, 11.1)
Der	10	ND	20.8 ± 1.3 (18.3, 22.7)	22.3 ± 1.3 (19.9, 24.5)	13.5 ± 1.6 (11.5, 16.7)
Der	10	D Juin	19.6 ± 1.3 (17.2, 21.7)	22.4 ± 2.0 (18.7, 25.6)	12.6 ± 1.2 (11.2, 15.0)
Der	10	D Juillet	20.1 ± 1.4 (17.4, 22.4)	22.6 ± 1.7 (19.3, 25.0)	13.0 ± 1.4 (10.7, 15.4)
Der	30	ND	23.4 ± 0.6 (22.2, 24.2)	21.5 ± 0.4 (20.7, 22.2)	11.2 ± 0.2 (10.9, 11.6)
Der	30	D Juin	22.2 ± 0.5 (21.5, 23.1)	21.9 ± 1.7 (18.6, 23.7)	12.6 ± 0.9 (11.2, 14.2)
Der	30	D Juillet	23.9 ± 1.1 (21.7, 25.4)	21.6 ± 0.4 (21, 22.3)	11.4 ± 0.4 (10.9, 12.1)

Il n'y a pas d'effet significatif d'aucun de nos facteurs d'étude sur le ratio Carbone sur Azote (C/ N) (**Table 7**).

Table 7. Valeurs du rapport C/N des feuilles de roncier en fonction de la date de récolte, de la disponibilité en eau, de la disponibilité en lumière et de la période de défoliation. Valeurs pour les modalités irriguées (Irr), avec une disponibilité en eau réduite(DER), non défoliées (ND), défoliées en juin (D Juin) ou défoliées en juillet (D Juillet).

Eau	Lumière	Défoliation	C/N		
			sept-2014	juin-2015	sept-2015
Irr	10	ND	18.4 ± 0.8 (17.3, 20.0)	15.8 ± 0.3 (15.3, 16.2)	16.0 ± 0.9 (14.1, 17.1)
Irr	10	D Juin	18.7 ± 0.7 (18.0, 20.2)	15.5 ± 0.3 (15.0, 16.0)	15.0 ± 1.5 (11.9, 16.9)
Irr	10	D Juillet	18.1 ± 1.0 (16.2, 19.6)	15.6 ± 0.4 (15.2, 16.3)	15.6 ± 0.8 (14.2, 17.1)
Irr	30	ND	20.0 ± 0.8 (19.1, 21.6)	15.4 ± 0.4 (14.8, 16.1)	15.9 ± 0.8 (14.5, 17.1)
Irr	30	D Juin	19.1 ± 0.5 (18.3, 20.0)	15.2 ± 0.08 (15.1, 15.4)	14.2 ± 0.5 (13.3, 15.1)
Irr	30	D Juillet	17.8 ± 1.7 (15.0, 20.7)	16.3 ± 0.9 (15.0, 18.0)	16.5 ± 1.6 (13.5, 19.0)
Der	10	ND	18.5 ± 1.5 (16.3, 21.2)	16.0 ± 0.7 (14.7, 17.1)	17.2 ± 0.2 (16.9, 17.7)
Der	10	D Juin	16.8 ± 0.6 (15.6, 17.7)	16.1 ± 0.7 (15.0, 17.3)	17.8 ± 0.8 (16.1, 18.8)
Der	10	D Juillet	18.4 ± 2.1 (16.1, 22.7)	15.9 ± 0.5 (15.1, 16.7)	17.13 ± 0.11 (16.9, 17.3)
Der	30	ND	18.6 ± 0.7 (17.3, 19.3)	15.5 ± 0.4 (14.7, 16.0)	17.0 ± 0.1 (16.8, 17.2)
Der	30	D Juin	19.5 ± 0.5 (18.6, 20.4)	15.7 ± 0.6 (14.6, 16.7)	17.4 ± 1.3 (14.8, 19.3)
Der	30	D Juillet	16.9 ± 0.2 (16.5, 17.2)	15.5 ± 0.2 (15.3, 15.9)	16.7 ± 0.7 (15.3, 17.7)

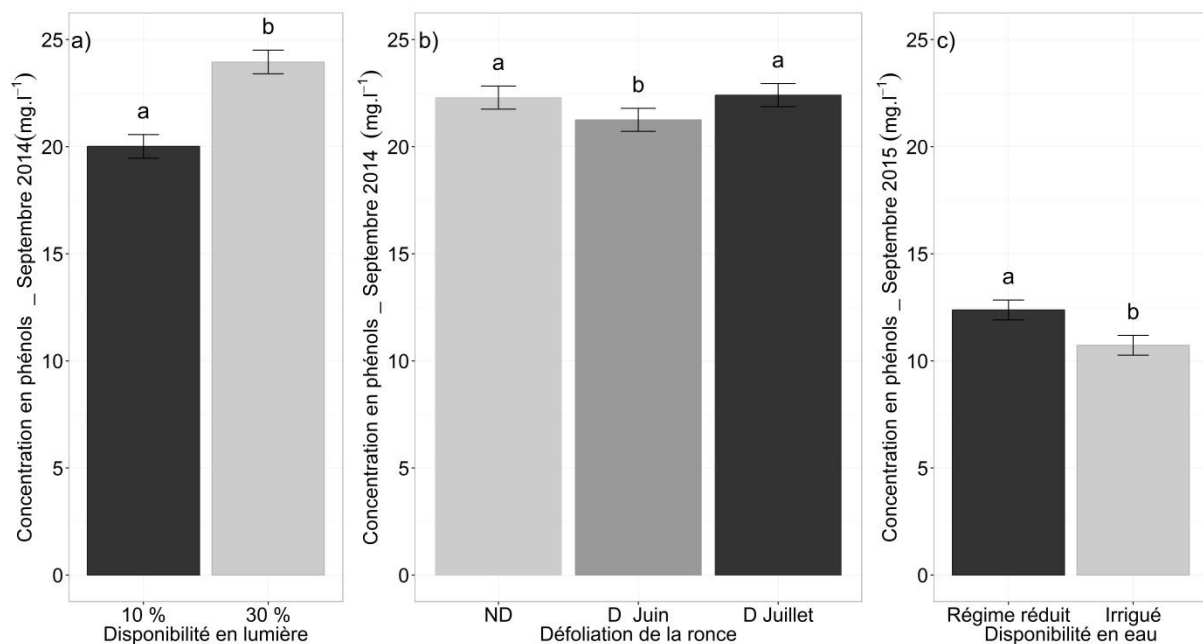


Fig. 74. Concentration en phénols des feuilles de ronces en fonction de a) la disponibilité en lumière pour la campagne de septembre 2014, b) la période de défoliation pour la campagne de septembre 2014 et c) la disponibilité en eau pour la campagne de septembre 2015. ND pour les ronciers non défoliés, D Juin pour les ronciers défoliés en juin et D Juillet pour les ronciers défoliés en fin juillet. Moyenne $\pm$ SE. Valeurs estimées à partir des modèles linéaires mixtes les plus parcimonieux. Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5 %.

9.3.3 TOLERANCE : MODIFICATION DE L'ALLOMETRIE FOLIAIRE

Les données de SLA ont subi une transformation logarithmique de manière à respecter les conditions d'utilisation du modèle linéaire mixte. Pour les deux saisons de végétation le patron de réponse de la SLA aux variables d'intérêt est identique (Fig. 75). Les deux espèces présentes dans le dispositif ont une SLA significativement différente : ***Rubus questieri* a une SLA significativement supérieure à celle de *Rubus ulmifolius*** (p -value < 0.001). Par ailleurs, les ronciers qui ont été défoliés en juin présentent une SLA significativement plus forte que les ronciers non défoliés durant la campagne de juillet. La **défoliation de juin a induit en juillet une augmentation de la SLA**. L'augmentation de SLA se traduit par une augmentation de la surface foliaire pour une masse de feuille donnée.

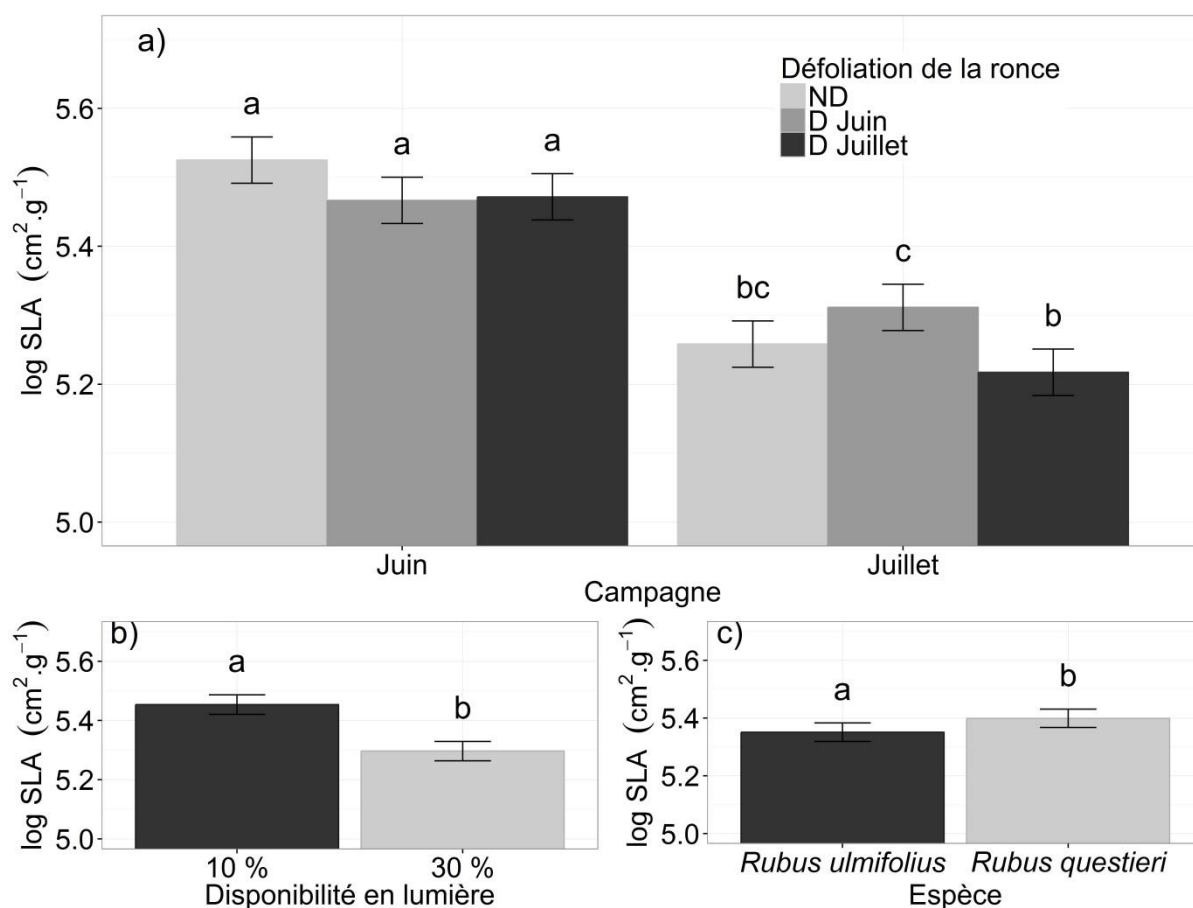


Fig. 75. Log de la SLA (Surface foliaire spécifique) de la ronce en fonction de a) l'interaction entre la modalité de défoliation et la campagne de mesure, b) la disponibilité en lumière et c) l'espèce pour la saison de végétation 2015. ND pour les ronciers non défoliés, D Juin pour les ronciers défoliés en juin et D Juillet pour les ronciers défoliés en fin juillet. Moyenne $\pm$ SE. Valeurs estimées à partir du modèle linéaire mixte le plus parcimonieux. Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5 %.

9.3.4 COMPENSATION DU RONCIER D'UNE ANNEE SUR L'AUTRE

Le LAI au début de chaque saison de végétation dépend de la disponibilité en lumière et de l'année de la campagne mais ne dépend pas de la modalité de défoliation (Fig. 76 et Fig. 77a). Le LAI est significativement supérieur pour les ronciers se développant à 30 % d'éclairement relatif. Par ailleurs, si l'on s'intéresse à le LAI avant la simulation de défoliation tardive et à la fin de la saison de végétation, on voit que la défoliation induit une diminution du LAI pour les modalités où les ronciers ont été défoliés, ce qui n'est plus le cas en début de saison (Fig. 77b et Fig. 77c). Ainsi, le roncier compense le LAI qu'il a perdu lors de la défoliation d'une année sur l'autre.

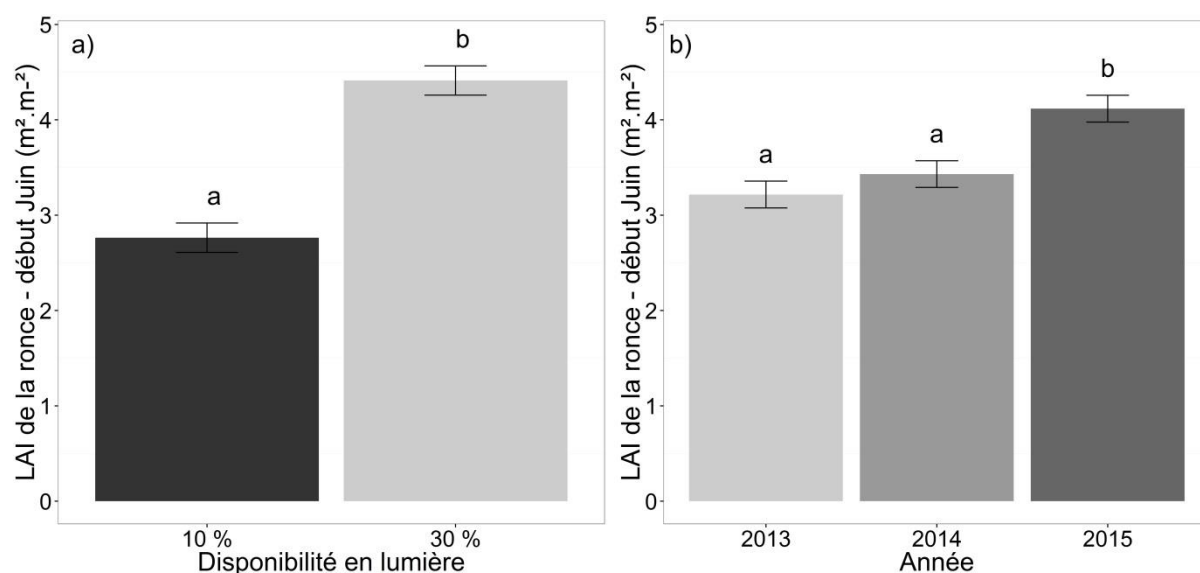


Fig. 76. LAI au début de chaque saison de végétation en fonction de a) la disponibilité en lumière et b) l'année de mesure. Moyenne $\pm$ SE. Valeurs estimées à partir du modèle linéaire mixte le plus parcimonieux. Des lettres différentes représentent des valeurs significativement différentes au seuil de 5%. Leaf Area Index (LAI) = $0.096 \times \text{contacts} + 0.256$, $r^2=0.85$ ([Balandier et al., 2013](#)).

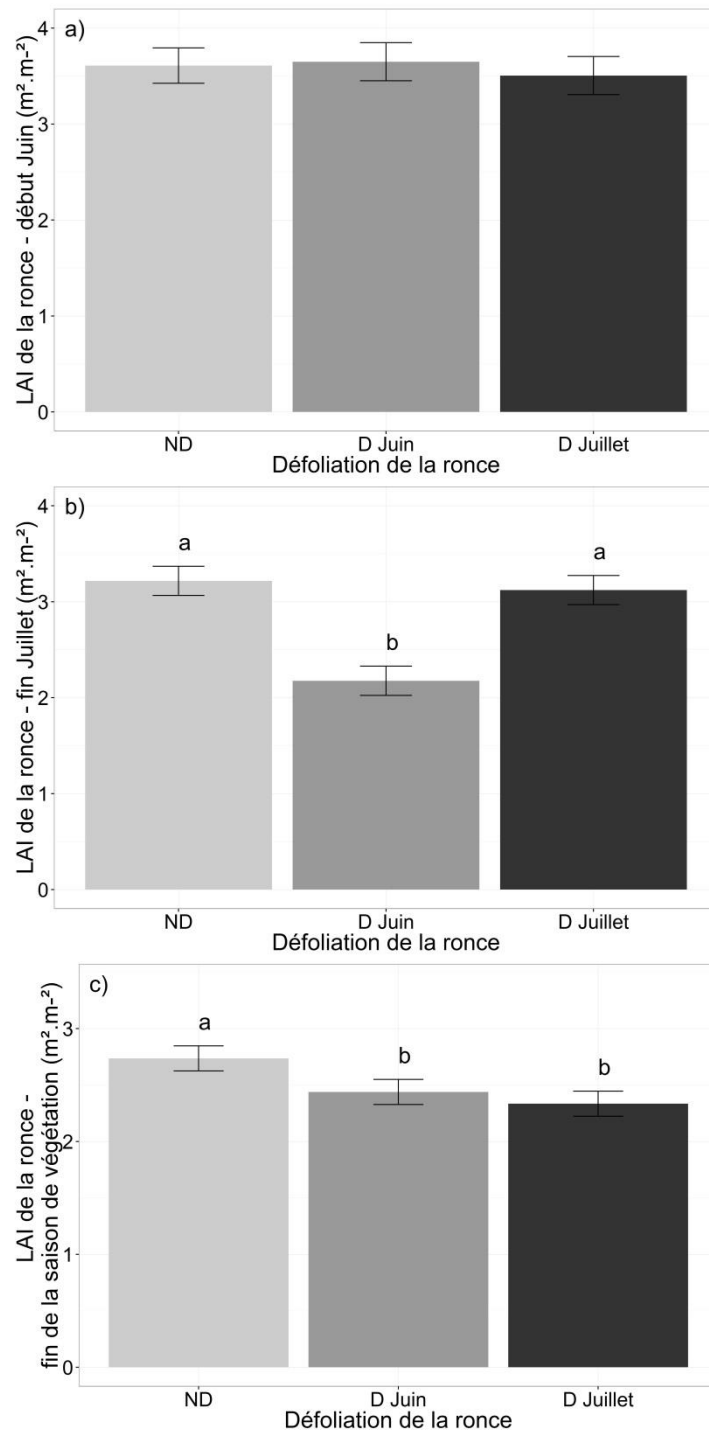


Fig. 77. Illustration de la compensation du roncier suite à défoliation. Moyenne $\pm$ SE. Valeurs estimées à partir du modèle linéaire mixte le plus parcimonieux. Des lettres différentes représentent des valeurs significativement différentes au seuil de 5%. Leaf Area Index (LAI) = $0.096 \times \text{contacts} + 0.256$, $r^2=0.85$ (Balandier *et al.*, 2013).

Nous avons également modélisé la **dynamique de réponse du roncier à la défoliation** grâce à un suivi temporel de l'interception lumineuse par le roncier (régression linéaire à effet simple avec modélisation exponentielle) (Fig. 77). La modélisation exponentielle de la réponse du roncier à la défoliation durant les 45 jours suivant la défoliation semble adaptée : le r^2 ajusté est en moyenne de 0.81 (avec seulement 5 PU sur 36 qui ont un $r^2 < 0.5$).

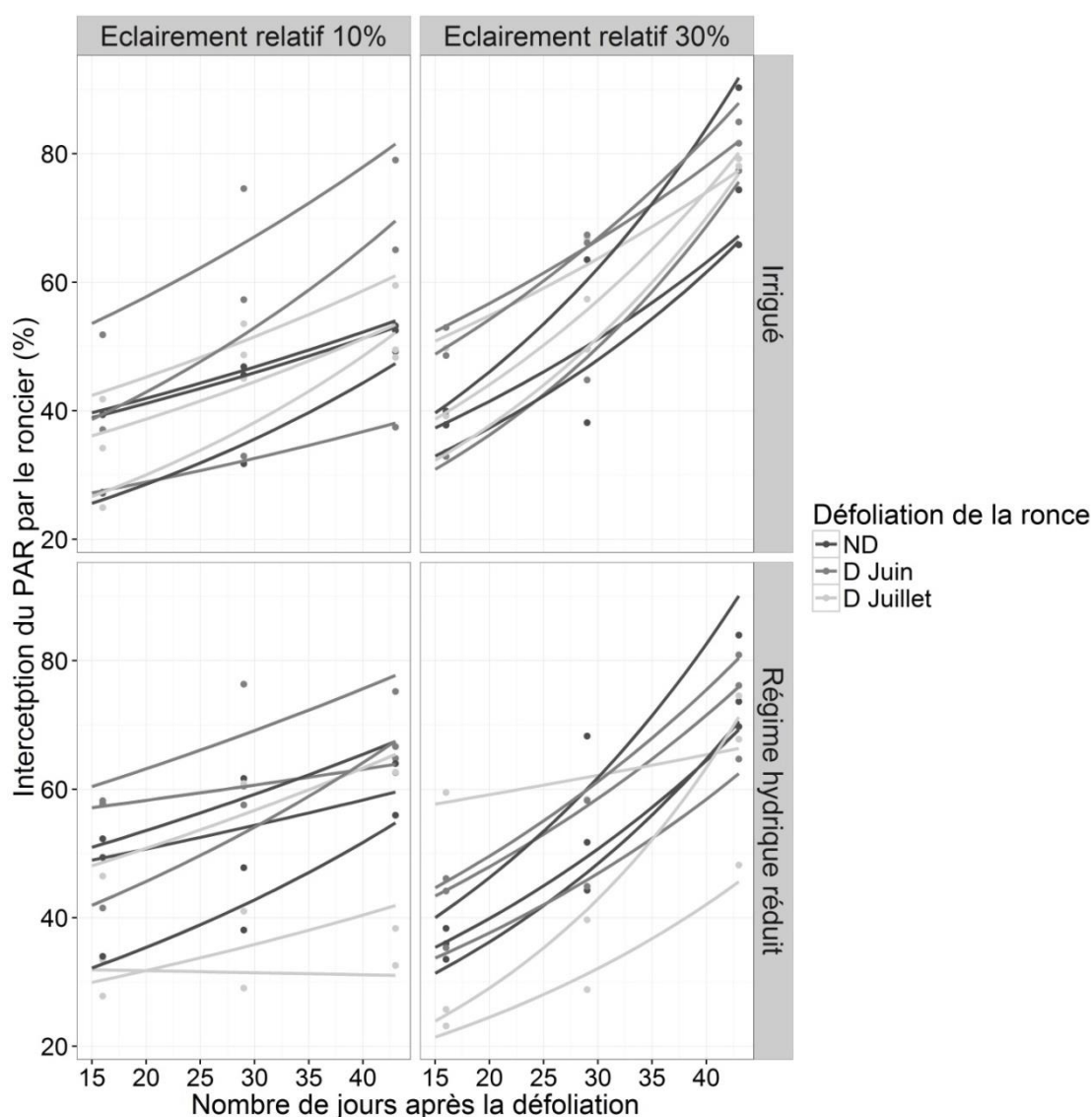


Fig. 78. Evolution de l'interception du PAR par le roncier après la défoliation de début juin 2016 (tous les ronciers sont coupés à 50 cm de hauteur). Modélisation linéaire ; modèle exponentiel. ND pour les ronciers non défoliés, D Juin pour les ronciers défoliés en juin et D Juillet pour les ronciers défoliés en juillet.

9.4 DISCUSSION ET CONCLUSION

Le nombre d'épines par unité de surface foliaire est **plus fort lors de la campagne de mesure de juillet par rapport à la campagne de mesure de juin**. Cependant, il n'y a **pas d'effet significatif de la défoliation de juin** sur le nombre d'épines par unité de surface en fin juillet. Ce qui est en accord avec [Gibson et al. \(1993\)](#) qui met en évidence **l'absence d'induction de la production d'épines de ronces (*Rubus vestitus*) par l'herbivorie**. Cependant, l'absence d'effet de la simulation d'herbivorie peut venir du fait que les ronciers qui n'ont pas subi la simulation de défoliation en juin ont tout de même **subit une taille** (maintien à l'intérieur du périmètre de la PU). En effet, **l'augmentation du nombre d'épines en juillet pourrait être une réponse à la taille subie en juin**.

Le nombre d'épines est supérieur lorsque la disponibilité en lumière est faible. Ces résultats vont dans le sens d'une **allocation aux défenses mécaniques supérieure lorsque la disponibilité en ressources est faible**. Dans ce sens, le modèle du "taux de croissance" propose que l'investissement défensif augmente à mesure que le potentiel de croissance diminue (productivité du milieu diminue) ([Coley et al., 1985](#)). Ces résultats sont en désaccord avec ceux de [Bazely et al. \(1991\)](#) qui ne montrent pas d'effet significatif de la lumière sur les épines. Cependant, il a étudié les épines se développant sur les tiges de ronces alors que nous nous sommes intéressés aux épines foliaires.

Si la taille des ronciers semble induire une augmentation de la résistance mécanique via l'augmentation de la densité des épines foliaires, elle n'induit pas de défense chimique. En effet, la concentration en phénols est indépendante de la campagne de mesure. Cependant, la **concentration en phénols foliaires est supérieure lorsque la disponibilité en lumière est forte**. Ces résultats sont en accord avec ceux de [Waterman et al. \(1984\)](#) qui montrent que les **feuilles se développant à la lumière contiennent plus de phénols ce qui les rend moins digestibles**. Une disponibilité en lumière élevée peut également impliquer une activité photosynthétique trop forte pour la quantité d'azote disponible. Une fois utilisé dans la synthèse de métabolites primaires des carbohydrates, le carbone ne peut être utilisé que pour synthétiser des molécules sans Azote comme les tannins et les phénols ("*carbon-nutrient balance hypothesis*"). Ainsi, si la disponibilité en azote est faible, la plante va pouvoir produire des composés phénoliques. A l'opposé, si la disponibilité en azote est forte elle va prioritairement synthétiser des métabolites de défenses à base d'azote et se focaliser sur la croissance (qui est prioritaire) ([Hamilton et al., 2001](#)). Cependant, d'autres théories s'attendent à des résultats de nature opposée ; c'est le cas de la "*resource availability hypothesis*" qui propose que les plantes

se développant dans des environnements peu productifs (faible disponibilité en lumière) doivent investir proportionnellement plus de ressources dans les défenses chimiques anti-herbivores. Nous avons mesuré la **teneur en composés phénoliques totaux** or il est fortement possible qu'il y ait des **compensations entre les différents composés phénoliques** : à teneur totale identique, certains composés phénoliques peuvent augmenter suite à la défoliation alors que d'autres diminuent ce qui pourrait expliquer l'absence de réponse chimique induite de la ronce à la défoliation. Par ailleurs, la concentration en composés phénoliques dépend (1) de la synthèse des composés phénoliques mais (2) également de la synthèse de tous les autres composés. Si le changement de synthèse des composés phénoliques va de pair avec les changements d'autres composés ou encore avec un changement de SLA cela pourrait expliquer que l'on ne puisse pas détecter de résistance chimique induite ([Hamilton et al., 2001](#)). Le suivi des composés phénoliques totaux n'est peut-être pas adapté, car trop général. L'étude de la **composition en terpènes** aurait pu être une alternative intéressante ([Duncan et al., 1994](#); [Kimball et al., 2012](#)). En effet, il a été montré que les semis de *Thuja plicata* se développant en absence de cervidés présentaient des concentrations de mono-terpènes foliaires plus faibles que ceux se développant en présence de cervidés ([Vourc'h et al., 2001](#)).

En complément de la résistance mécanique induite par la taille, **la défoliation du roncier induit une forte tolérance**. En effet, la perte de tissus végétal par défoliation a été compensée d'une année sur l'autre. Ces résultats sont en accord avec de nombreuses études mettant en évidence **une stimulation de la productivité des tissus végétaux abrutis** ([McNaughton, 1979](#); [Kullberg et Welander, 2003](#)). Cependant, nous n'avons pas mis en évidence d'effet de la disponibilité en ressources (lumière et eau) sur le phénomène de compensation : le roncier compense la défoliation d'une année sur l'autre quelles que soient la disponibilité en eau et la disponibilité en lumière. Les résultats concernant l'effet de la disponibilité en ressources sur la tolérance des espèces à l'abrutissement sont très hétérogènes. Certains démontrent que les **tissus détruits par l'herbivorie peuvent être remplacés plus rapidement et à moindre coût dans les environnement plus productifs** et que **la capacité à tolérer l'herbivorie est plus faible dans des milieux non favorables avec des disponibilités en ressources faibles** limitant les possibilités de recroissance après endommagement : "*compensatory-continuum hypothesis*" ([Maschinski et Whitham, 1989](#); [Baraza et al., 2010](#)). D'autres, à l'inverse, montrent une recroissance supérieure des ligneux et dicotylédones dans les environnements avec une faible disponibilité en ressources ([Hawkes et Sullivan, 2001](#)). [Hilbert et al. \(1981\)](#) posent l'hypothèse que, dans des environnements pauvres, les plantes présentent un taux de croissance inférieur à leur taux de croissance optimal, ce qui permet une

recroissance supérieure à celle permise dans les milieux plus riches où les plantes sont proches de leur taux de croissance potentiel maximum "*Grazing optimization hypothesis*". Cette divergence peut s'expliquer en partie par l'amplitude du **gradient de ressources** étudié, par le **groupement fonctionnel** concerné ou encore par la **nature de la ressource limitante** ([Hawkes et Sullivan, 2001](#); [Wise et Abrahamson, 2005](#)). Après avoir été défoliée, la ronce **alloue plus de ressources à la création de surface foliaire qu'à la création de masse**. Cette réponse peut expliquer le phénomène de compensation en termes de LAI que nous avons relevé. Il est possible que **la compensation en termes de biomasse ne soit pas aussi marquée**. Cependant, nous n'avons pas effectué de mesure de la biomasse totale du roncier car il s'agit d'une mesure destructive. Le paramètre que nous avons choisi (LAI) pour caractériser la compensation par rapport à celui choisi par d'autres études (biomasse) pourrait participer à la divergence de résultats. La compensation s'explique en partie par une augmentation significative **de la SLA (pétiole + folioles)**. Cependant, certains auteurs considèrent que le pétiole a pour principale fonction le positionnement spatiale et le support hydraulique de la feuille alors que les folioles ont un rôle d'interception de la lumière et d'assimilation du carbone et ne prennent pas en compte le pétiole dans la mesure de SLA ([Patty et al., 2010](#)). Ainsi, la prise en compte du pétiole peu réduire fortement la SLA et expliquer les divergences entre études.

Par ailleurs, si la plus importante conséquence de la défoliation est la perte de tissu foliaire ([Baldwin, 1990](#)), un certain nombre d'études se penchant sur les limites de l'extrapolation des résultats obtenus via la simulation de défoliation comme celle effectuée dans le dispositif pépiRoCh soulignent le fait que l'abroustissement se caractérise également par un **dépôt de salive** qui va influencer la réponse des plantes ([Pellissier, 2013](#)). L'absence d'effet de la disponibilité en ressources dans notre étude pourrait en partie s'expliquer par le fait qu'il s'agisse de simulation de défoliation sans prise en compte de l'effet de la salive. Cependant, la quantité de salive utilisée par [Pellissier \(2013\)](#) pour traiter 45 à 50 feuilles de ronce est de 100 ml ce qui n'est pas extrapolable aux ronciers de l'expérimentation pépiRoCh d'un point de vue pratique.

La présence d'un phénomène de compensation de la perte de biomasse foliaire confirme bien que **la défoliation a un effet restreint dans le temps**. De plus, la **simulation de défoliation brève que nous avons appliquée peut expliquer les divergences avec les résultats obtenus sur des ronciers *in situ* subissant une défoliation plus continue**. Dans le cas d'une défoliation brève, les ronciers n'ont pas la possibilité d'atteindre une compensation menant à une disparition de l'effet de la défoliation à la mi-saison de végétation suivante. La tolérance du roncier à la défoliation le long des gradients de ressources pourrait également

s'estomper sur le long terme avec l'épuisement progressif des ressources édaphiques. Cette observation milite pour un **suivi à long terme de l'effet de la défoliation**.

Les plantes allouent des ressources à la fois à la résistance et à la tolérance de l'abrutissement. La subsistance d'une plante est un compromis entre sa croissance et sa défense ([Herms et Mattson, 1992](#)). Alors que **la tolérance va avoir un effet positif sur le taux de croissance** (à partir de méristèmes non endommagés), **la résistance implique un coût métabolique** au détriment de la croissance. Dans le cadre de cette étude, nous avons mis en **évidence la forte tolérance de la ronce à l'abrutissement** car elle va compenser la perte de tissus foliaire d'une année sur l'autre via la stimulation de la croissance aérienne (en termes de LAI). Cette compensation s'explique en partie par une augmentation significative **de la SLA** suite à la défoliation. Par ailleurs, la défoliation du roncier n'induit **ni défense physique ni défense chimique de la ronce** en désaccord avec Hb2 et Hb3. Cependant **l'augmentation de la densité d'épine au cours de la saison de végétation pourrait être la réponse à la taille systématique** visant à contrôler le développement des ronciers. Dans un contexte où **l'herbivorie est forte, uniforme et exercée par des individus non sélectifs comme c'est le cas dans notre expérimentation, la tolérance semble être privilégiée par rapport à la défense**, en accord avec les résultats de [Rosenthal et Kotanen \(1994\)](#). De plus, la morphologie des plantes répond à l'abrutissement : dans certains cas on observe une adaptation des semis à la consommation par les grands herbivores : ils vont modifier leur patron de ramification de manière à avoir une canopée plus dense donc plus difficilement pénétrable par les cervidés (*Pinus spinosa*) ([Greenwood et Atkinson, 1977](#)). L'étude de **l'architecture du roncier** est une piste à suivre pour mieux appréhender la réponse du roncier à l'abrutissement.

Apports d'une approche écosystémique à l'étude de la dynamique des communautés végétales forestières : vers une prise en compte des interactions écologiques multiples

- Résumé -

Un des principaux challenges pour prédire la composition, la structure et la dynamique des communautés végétales est de déterminer comment l'environnement biotique et abiotique va modifier la direction et l'amplitude des interactions entre plantes. L'objectif de ma thèse est de mettre en évidence le rôle prépondérant des interactions complexes (impliquant plus de deux compartiments biotiques) dans la dynamique forestière et plus particulièrement dans la dynamique de régénération des ligneux d'intérêt sylvicole tel que le chêne sessile. Les résultats soulignent l'importance de prendre en compte : (i) l'effet des cervidés sur les patrons de réponses des interactions entre plantes le long des gradients de ressources, (ii) les interactions indirectes et notamment la facilitation indirecte, (iii) des paramètres démographiques différents en relation avec la phénologie des espèces en présence, (iv) la séparation des mécanismes sous-jacents à une interaction écologique multiple via un suivi des conditions environnementales. Ainsi, ma thèse appuie l'idée que les gestions se focalisant sur une unique pression et ignorant les autres pressions ne sont pas capables de maintenir des populations d'espèces cibles car elles ne tiennent pas compte des interactions multiples. Ceci souligne l'importance d'utiliser des stratégies complémentaires pour permettre la pérennité des écosystèmes forestiers et notamment une régénération suffisante dans le cadre des changements globaux que sont le changement climatique et la surabondance de cervidés.

Mots clés : Interactions complexes, communautés végétales, régénération, abrouissement, facilitation indirecte, microclimat, disponibilité en eau, disponibilité en lumière, *Capreolus capreolus*, *Quercus petraea*; *Rubus sect. fruticosi*

Contribution of an ecosystem approach to forest plant community dynamics: towards the consideration of multiple interactions.

- Summary -

One of the main challenges to predict vegetation dynamics and plant community composition is to identify how biotic and abiotic factors modify the nature and magnitude of plant-plant interactions. The objective of my thesis is to highlight the leading role of multiple interactions (involving more than two biotic compartments) in forest understory dynamics and more specifically regeneration dynamics of target species such as sessile oak. The results emphasize the importance of: (i) effects of deer on response patterns of plant-plant interactions along resource gradients, (ii) indirect interactions, in particular indirect facilitation, (iii) demographic parameters in relation to species phenology, (iv) distinguishing among underlying mechanisms of multiple interactions thanks to environmental monitoring. Thus, my thesis supports the idea that management practices focusing on a single pressure, while ignoring others, are unable to conserve populations of target species because they don't consider multiple interactions. This highlights the importance to use complementary management strategies to achieve sustainability in the context of global changes (climatic change and deer overabundance).

Keywords: complex interactions, plant community, regeneration, browsing, indirect facilitation, microclimate, water availability, light availability, *Capreolus capreolus*, *Quercus petraea*; *Rubus sect. fruticosi*