

NNT : 2020AGPT0003

## Doctorat AgroParisTech

# THÈSE

Pour obtenir le grade de docteur délivré par

## L'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (AgroParisTech)

**Spécialité : Biologie et écologie des forêts et des agrosystèmes**

*Présentée et soutenue publiquement par*

**Jean-Charles MIQUEL**

Le 17 Décembre 2020

## **Modélisation des effets de la compétition interspécifique et des pratiques sylvicoles sur la croissance de jeunes plants forestiers.**

Directrice de thèse : **Catherine COLLET**

Co-encadrement de la thèse : **Mathieu FORTIN**

### Jury

**M. Philippe BALANDIER**, DR, INRAE, Nogent sur Vernisson

**M. Bernard PRÉVOSTO**, ICPEF (HDR), INRAE, Aix en Provence

**Mme Catherine COLLET**, CR (HDR), INRAE, UMR Silva, Nancy

**M. Mathieu FORTIN**, Chercheur scientifique (HDR), Natural Resources Canada, Ottawa

Président & Rapporteur

Rapporteur & Examineur

Directrice de thèse

Co-directeur de thèse



## Remerciements

*Merci à **Catherine Collet** et **Mathieu Fortin** pour m'avoir appris la discipline.*

*Merci à **Julien Sainte-Marie** pour m'avoir appris l'abnégation.*

*Enfin je dédie ce manuscrit aux deux femmes de ma vie :*

*À ma femme **Claire** pour m'avoir appris la patience,*

*Et à ma fille, **Évelyne**, pour m'avoir appris le courage.*

## Table des matières

<b>Remerciements</b> .....	<b>II</b>
<b>État de l'art</b> .....	<b>1</b>
<b>I. Introduction à la sylviculture</b> .....	<b>1</b>
<b>II. Régénération naturelle et plantation</b> .....	<b>2</b>
II.1. La régénération naturelle.....	2
II.2. La plantation.....	3
<b>III. La phase juvénile : définition et implications</b> .....	<b>8</b>
<b>IV. La végétation compétitrice</b> .....	<b>10</b>
IV.1. Les différentes interactions régissant le monde végétal.....	10
IV.2. La compétition .....	10
<b>V. Notion de période critique</b> .....	<b>16</b>
<b>VI. La modélisation en foresterie</b> .....	<b>18</b>
VI.1. Le modèle comme outil d'aide à la prise de décision .....	18
VI.2. Les modèles juvéniles.....	19
VI.3. Les différentes approches de modélisation en foresterie.....	25
VI.4. Modèles phénoménologiques.....	28
VI.5. Modèles écophysiologicals .....	29
VI.6. Modèles hybrides .....	31
<b>VII. Objectifs de l'étude</b> .....	<b>35</b>
<b>Chapitre 1 : Modélisation de la croissance juvénile de plusieurs essences cultivées selon différents traitements de préparation du site</b> .....	<b>39</b>
<b>I. Introduction</b> .....	<b>40</b>
I.1. La préparation de site .....	40
I.2. Objectif du chapitre.....	47
<b>II. Matériels et méthodes</b> .....	<b>50</b>
II.1. Sélection et organisation des données de croissance.....	50
II.2. Définition du modèle et analyses statistiques .....	54
<b>III. Résultats</b> .....	<b>57</b>

III.1. Résultats de diamètre .....	57
III.2. Résultats de hauteur .....	61
III.3. Résultats spécifiques pour le Chêne.....	65
III.4. Résultats spécifiques pour le Douglas.....	65
III.5. Résultats spécifiques pour l'Épicéa .....	66
III.6. Résultats spécifiques pour le Pin laricio.....	66
III.7. Résultats spécifiques pour le Pin sylvestre.....	66
III.8. Résultats spécifiques pour le Peuplier.....	67
<b>IV. Discussion.....</b>	<b>68</b>
<b>V. Conclusions.....</b>	<b>71</b>
<b>VI. Annexes du Chapitre 1 .....</b>	<b>73</b>
 <i>Chapitre 2 : Étude de l'impact de la compétition en eau et en lumière exercée par la fougère aigle sur la croissance de semis de pin sylvestre à travers la conception d'un modèle de croissance hybride .....</i>	 <i>80</i>
<b>I. État de l'art et objectifs de l'étude.....</b>	<b>81</b>
I.1. La compétition pour les ressources .....	81
I.2. Conséquences en termes de modélisation de la croissance.....	84
I.3. La compétition hydrique.....	85
I.4. La compétition pour la lumière .....	88
I.5. Le Pin sylvestre ( <i>Pinus sylvestris</i> ).....	91
I.6. La fougère aigle ( <i>Pteridium aquilinum</i> ) .....	94
I.7. Rappel des enjeux de l'étude .....	106
<b>II. Matériel et méthodes.....</b>	<b>108</b>
II.1. Description du site expérimental.....	108
II.2. Protocole de mesure, d'acquisition et de traitement des données .....	119
II.3. Modélisation de la croissance .....	126
II.4. Intégration de la compétition dans le modèle de croissance .....	131
II.5. Simulation sur l'année par Monte-Carlo .....	134
<b>III. Résultats.....</b>	<b>135</b>
III.1. Données récoltées sur la campagne de mesure 2018.....	135
III.2. Modèle de croissance.....	153

III.3. Modèle composé.....	157
III.4. Influence de la compétition.....	166
III.5. Projection du modèle de croissance sur 2018 et 2019.....	170
<b>IV. Discussion.....</b>	<b>173</b>
IV.1. Problématique et originalité du travail.....	173
IV.2. Discussion autour du choc de transplantation.....	175
IV.3. Résultats dendrométriques.....	177
IV.4. Modèle de croissance.....	177
IV.5. Modèle étendu.....	182
<b>V. Bilan et perspectives.....</b>	<b>185</b>
<b>VI. Annexes du Chapitre 2.....</b>	<b>188</b>
<i>Conclusion générale.....</i>	<i>190</i>
<i>Bibliographie.....</i>	<i>192</i>

Figure 1. Schéma d'une plantation commerciale mettant en lumière les différentes interventions sylvicoles au cours de la rotation. <a href="https://mfrpointel.blogspot.com/2011/01/la-sylviculture.html">https://mfrpointel.blogspot.com/2011/01/la-sylviculture.html</a> .....	4
Figure 2. Courbe de croissance en hauteur (ligne rouge) en fonction des différents stades de développement (Figure tirée de Xu et al. 2016).....	8
Figure 3. Exemple idéalisé de régression simultanée du point de changement utilisé pour décrire les courbes sans mauvaises herbes et infestées de mauvaises herbes avec des composants clés de la période critique. CP est la période critique (2,5 ans dans l'exemple), TEI est le moment de l'interférence égale (survenant dans l'année 2 dans l'exemple), y1 est le volume de 10 ans pour le traitement infesté de mauvaises herbes de 5 ans, y2 est le Volume sur 10 ans pour les 5 ans de traitement sans mauvaises herbes, xi1 est le point de la courbe infestée de mauvaises herbes où la croissance du volume diminue, xi2 est le point de la courbe infestée de mauvaises herbes où la croissance du volume cesse de décroître, et xf1 et xf2 sont les points sur la courbe sans mauvaises herbes où la croissance du volume commence et cesse d'augmenter, respectivement (Figure tirée de Wagner et Robinson 2006).....	17
Figure 4. Diagrammes schématiques des différentes approches de modélisation adoptées par les chercheurs en gestion de la végétation (Figure tirée de Mason et Dzierzon 2006). .....	26
Figure 5. Diagramme du modèle 3P-G (Landsberg et Waring 1997) mettant en avant le principe d'efficacité d'utilisation de la lumière. ....	33
Figure 6. Schéma représentant le système d'étude. ....	35
Figure 7. Schéma représentant le système d'étude avec la définition du premier objectif mettant en relation l'impact des préparations de site sur la croissance des semis. ....	36
Figure 8. Schéma représentant le système d'étude avec la définition du second objectif décrivant les différentes relations entre niveau de ressource, végétation compétitrice et semis. ....	37
Figure 9. Cartes des différents dispositifs expérimentaux : localisation, essences et mesures disponibles. ....	51

Figure 10. Diamètre à hauteur de poitrine du chêne, épicéa et peuplier cultivés selon différentes méthodes de préparation du site (Am : amendement ; Fe : fertilisation ; He : herbicide ; Hf : fertilisation hybride ; Hh : herbicide hybride ; Me : mécanique ; C : témoin) : valeurs prédites et intervalles de confiance à 95%. Les valeurs moyennes des traitements ont été comparées à 5, 10, 15 et 20 ans à l'aide d'un test Monte-Carlo à intervalles de confiance à 95% : les valeurs moyennes suivies de la même lettre ne diffèrent pas significativement à la date du test. Les échelles X et Y diffèrent selon les graphiques.....59

Figure 11. Hauteur totale du Chêne, Douglas, Épicéa, Pin laricio et Pin sylvestre cultivés selon différentes méthodes de préparation du site (Am : amendement ; Fe : fertilisation ; He : herbicide ; Hf : fertilisation hybride ; Hh : herbicide hybride ; Me : mécanique ; C : témoin) : valeurs prédites et intervalles de confiance à 95%. Les valeurs moyennes des traitements ont été comparées à 5, 10, 15 et 20 ans à l'aide d'un test Monte-Carlo à intervalles de confiance à 95% : les valeurs moyennes suivies de la même lettre ne diffèrent pas significativement à la date du test. Les échelles X et Y diffèrent selon les graphiques.....63

Figure 12. Aire de répartition européenne du pin sylvestre (Figure tirée de Caudullo et al. 2017 ).....92

Figure 13. Aire de répartition européenne de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006).....95

Figure 14. Morphologie générale de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006). (a) lame de fronde; (b) rachis; (c) pavillon; (d) stipe; (e) nectaire; (f) crozier à poils; g) primordium foliaire porté sur la pousse courte; (h) l'apex des pousses; (i) ligne latérale; (j) racines pétiolaires; (k) racines; (l) rhizome; (m) pinnule; (n) nervure médiane du pavillon; (o) pinnulette; (p) nervure médiane de la pinnule; (q) surface inférieure de la pinnule montrant le coenosorus continu autour de la marge; (r) surface supérieure; (s) surface inférieure; (t) sporange mature; (u) indusium; (v) sporange après décharge de spores; (w) faux indusium: montrant (x) le primordium de la fronde; (y) bourgeon abaxial et (z) bourgeon adaxial. ....97

Figure 15. Cycle de vie général de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006). (a) Surface inférieure d'une feuille fertile (ici une pinulette) montrant le seul sore marginal

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

..... 99

Figure 16. Développement des rhizomes dans la propagation de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006). (a) avant la formation de la feuille, l'axe des pousses est dirigé vers le haut, la phyllotaxie est en spirale et une seule racine se pose sous chaque feuille ; (b) l'apex de la pousse bifurque ; (c) chaque sommet se plie latéralement, tourne vers le bas, puis (d) la tige se bifurque à nouveau et pénètre dans le sol pour former les rhizomes, et à ce moment, les premières frondes portées par les rhizomes apparaissent comme de jeunes croziers. .... 100

Figure 17. (a) Diagramme du cycle de régénération de la Fougère aigle et (b) changements associés dans la litière et dans le comportement des pousses à travers ce cycle dans un podzol à Lakenheath Warren (Suffolk) ; noir = vivant; blanc = mort (Figures tirées de Marrs et Watt 2006)..... 101

Figure 18. Parcelle cadastrale du dispositif expérimental. .... 108

Figure 19. Photo du site de Fontaine d'Olive lors de la prospection le 13 janvier 2017..... 109

Figure 20. Site de Fontaine d'Olive après piquetage le 11 mars 2017. .... 112

Figure 21. Modalités après installation sur le site de Fontaine d'Olive le 11 mars 2017. À gauche la modalité <b>L<sub>50</sub> inc</b> et à droite la modalité <b>L<sub>1</sub> sf</b> .....	113
Figure 22. Site de Fontaine d'Olive modalité <b>L<sub>1</sub> sf</b> . Ligne de plantation des pins sylvestres et des capteurs en mai 2018.....	114
Figure 23. Site de Fontaine d'Olive modalité <b>L<sub>1</sub> af</b> . Fougère exclue de la ligne de plantation en mai 2018.....	115
Figure 24. Plan GPS des différents éléments du site de Forêt de Fontaine d'Olive.....	116
Figure 25: Schéma d'implantation des capteurs sur le dispositif de Forêt de Fontaine d'Olive. ....	118
Figure 26. Illustration des trois indicateurs écophysologiques de sécheresse édaphique. 1°Duré du stress hydrique, 2°intégral du stress hydrique et 3° intensité du stress hydrique. Source : <a href="https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/fiche/indicateurs-de-secheresse">https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/fiche/indicateurs-de-secheresse</a> .....	124
Figure 27. Illustration des effets du réducteur d'humidité (abscisse) en fonction du déficit moyen (ordonnées).....	129
Figure 28. Illustration des effets du réducteur de température (abscisse) en fonction de la température en °C (ordonnées). ....	130
Figure 29. Diamètre moyen des pins sylvestres pour les différentes modalités sur la campagne de mesure 2018. ....	135
Figure 30. Hauteur moyenne des pins sylvestre pour les différentes modalités sur la campagne de mesure 2018. ....	138
Figure 31. Volume calculé moyen des pins sylvestres pour les différentes modalités sur la campagne de mesure 2018.....	140
Figure 32. Hauteur moyenne de la fougère aigle sur la campagne de mesure 2018.....	143
Figure 33. Diagramme ombro-climatique relevé sur le site de Fontaine d'Olive en 2018. La ligne noire représente la date de plantation des pins sylvestre. ....	144

Figure 34. REW moyennes pour chaque modalité sur la saison de végétation 2018. La ligne noire représente la date de plantation des pins sylvestres. La ligne rouge représente la limite théorique de stress hydrique fixée à 0.4 .....	145
Figure 35. Intégrale du REW moyen calculée en fin de saison de végétation 2018 pour chaque modalité sur le site de Fontaine d'Olive.....	146
Figure 36. Relevés de mesures de la lumière incidente moyenne ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ ) pour la modalité herbicide (volet a). Proportion de lumière par rapport à la référence herbicide (volets b à f) Les trois hauteurs considérées sont 120cm en vert, 80 cm en jaune et 40 cm en rouge. Les modalités présentées sont (b) témoin ; (c) L <sub>50</sub> incliné ; (d) L <sub>50</sub> droit ; (e) L <sub>1</sub> sans filet et (f) L <sub>1</sub> avec filets. La ligne noire représente la date de plantation des plants de pin sylvestre.....	150
Figure 37. Quantité de lumière ( $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) calculée en fin de saison de végétation 2018 pour chaque modalité sur le site de Fontaine d'Olive.....	151
Figure 38. Prédiction du modèle de croissance du volume général en fonction de la quantité de Lumière (Lux.int en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.....	155
Figure 39. Prédiction du modèle de croissance du volume général en fonction de la quantité de Lumière (Lux.int en $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) par modalité sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.....	156
Figure 40. Prédiction du modèle de croissance du volume général en fonction du jour de végétation par modalité sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.....	157
Figure 41. Quantité de Lumière (exprimée en $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) en fonction du temps sur le site expérimental. La courbe verte représente notre herbicide sans compétition, la courbe jaune représente la modalité 50cm piquets inclinées, la courbe bleu clair représente notre modalité 1m sans filets, la courbe bleu sombre représente notre modalité 1m avec filets, la courbe orange représente notre modalité 50cm piquets droits et la courbe rouge représente notre modalité témoin.....	157

Figure 42. Valeurs du paramètre $\alpha$ issues de la modélisation de la lumière en fonction de la distance à la fougère.....	159
Figure 43. Valeurs du paramètre $\beta$ issues de la modélisation de la lumière en fonction de la distance à la fougère.....	160
Figure 44. Somme REW en fonction du temps sur le site expérimental. La courbe verte représente notre herbicide sans compétition, la courbe jaune représente la modalité 50cm piquets inclinées, la courbe bleu clair représente notre modalité 1m sans filets, la courbe bleu sombre représente notre modalité 1m avec filets, la courbe orange représente notre modalité 50cm piquets droits et la courbe rouge représente notre modalité témoin.....	161
Figure 45. Valeurs du paramètre $\alpha$ issues de la modélisation du REW en fonction de la distance à la fougère.....	162
Figure 46. Valeurs du paramètre $\beta$ issues de la modélisation du REW en fonction de la distance à la fougère.....	162
Figure 47. Prédiction du modèle étendu du volume général en fonction de la quantité de Lumière (Lux.int en $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.....	164
Figure 48. Prédiction du modèle étendu du volume général en fonction de la quantité de Lumière (Lux.int en $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) par modalité sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.....	165
Figure 49. Prédiction du modèle étendu du volume général en fonction du jour de végétation par modalité sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.....	165
Figure 50. Pourcentage de perte de la Quantité de Lumière totale en fin de saison de végétation en fonction de la distance à la fougère aigle en cm.....	166
Figure 51. Pourcentage de perte de la somme REW totale en fin de saison de végétation en fonction de la distance à la fougère aigle en cm.....	168

Figure 52. Pourcentage de perte de volume en fin de saison de végétation en fonction de la distance à la fougère aigle en cm. ....	169
Figure 53. Perte de volume au cours de la saison de végétation pour quatre modalités. HE = herbicide, distance à la fougère 100cm ; <b>L<sub>1</sub> sf</b> = L <sub>1</sub> sans filet, distance à la fougère 50cm ; <b>L<sub>50</sub> dro</b> = L <sub>50</sub> piquets droits, distance à la fougère 25cm et TEM=témoin, distance à la fougère 10cm. ....	169
Figure 54. Prédiction du modèle de croissance du volume général sur deux saisons de végétation en fonction du jour de végétation par modalité sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo. ..	172
Figure 55. Schéma des différentes interactions pour le modèle de croissance et le modèle étendu. ....	174
Figure 56. Schéma de la conception pour le modèle de croissance représentant l'interception de la lumière incidente (I) et de l'eau du sol (REW) par la fougère aigle et l'impact de cette compétition sur la croissance. ....	179

Table 1. Résumé des attributs prédits par les types de modèles génériques de gestion de la végétation (Tableau tiré de Mason et Dzierzon 2006 ).	28
Table 2. Diamètre des semis prédits à différents âges (moyenne et intervalles de confiance de 0,95).	60
Table 3. Hauteurs des semis prédites à différents âges (moyenne et intervalles de confiance de 0,95).	64
Table 4. Matrice des compétitions théoriques sur le site de Forêt de Fontaine d'Olive.	111
Table 5. Diamètres moyens pour le pin sylvestre en fonction de la modalité sur la saison de végétation 2018.	136
Table 6. Estimation du diamètre (cm) en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.	136
Table 7. Comparaison des modalités deux à deux sur le diamètre en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.	137
Table 8. Hauteurs moyennes pour le pin sylvestre en fonction de la modalité sur la saison de végétation 2018.	138
Table 9. Estimation de la hauteur (cm) en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.	139
Table 10. Comparaison des modalités deux à deux sur la hauteur en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.	139
Table 11. Volumes moyens pour le pin sylvestre en fonction de la modalité sur le site de Fontaine d'Olive sur la saison de végétation 2018.	141
Table 12. Estimation du volume (cm <sup>3</sup> ) en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.	141

Table 13. Comparaison des modalités deux à deux sur le volume en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.....	142
Table 14. Hauteurs moyennes pour la fougère aigle en fonction de la modalité sur le site de Fontaine d'Olive sur la saison de végétation 2018.....	143
Table 15. REW moyens en fonction de la modalité sur le site de Fontaine d'Olive sur la saison de végétation 2018. Les valeurs en rouge se situent en dessous de notre limite de 0,4 et témoignent d'un stress hydrique. ....	145
Table 16. Estimation de la somme de REW en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05. ....	146
Table 17. Comparaison des modalités deux à deux sur la somme de REW en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.....	147
Table 18. Quantité de lumière ( $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) depuis la plantation en fonction de la modalité sur le site de Fontaine d'Olive sur la saison de végétation 2018. ....	151
Table 19. Estimation de la quantité de lumière ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.....	152
Table 20. Comparaison des modalités deux à deux sur la quantité de lumière en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.....	153
Table 21. Performances statistiques des différents modèles initiaux en fonction de l'intégration des réducteurs d'humidité et de température. ....	154
Table 22. Estimations des paramètres du modèle de croissance de la croissance en volume par rapport à la Quantité de Lumière sur la saison de végétation (Cf. Équation 8). Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05. ....	154

Table 23. Comparaison des prédictions du modèle de croissance de volume (cm <sup>3</sup> ) pour les différentes modalités et pour le volume général en fin de saison de végétation par rapport au jeu de données (moyennes et intervalles de confiance de 0,95). .....	155
Table 24. Estimations des pentes et des interceptes pour les paramètres $\alpha$ et $\beta$ en fonction de la distance à la fougère (cm) issues du modèle de lumière. Modèles sans les valeurs de la modalité L <sub>50</sub> inc pour les paramètres $\alpha$ et $\beta$ . Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.....	158
Table 25. Estimations des paramètres du modèle de lumière prédisant la Quantité de Lumière en fonction du jour de végétation (Cf. Équation 14). Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.....	159
Table 26. Estimations des pentes et des interceptes pour les paramètres $\alpha$ et $\beta$ en fonction de la distance à la fougère (cm) issues du modèle de lumière. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.....	160
Table 27. Estimations des paramètres du modèle d'eau prédisant la somme de REW en fonction du jour de végétation (Cf. Équation 15). Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.....	161
Table 28. Au-dessus, estimations de la pente et de l'intercepte pour le paramètre $\alpha$ en fonction de la distance à la fougère (cm) issues du modèle d'eau. En-dessous, estimation des paramètres de l'équation polynomiale de paramètre $\beta$ issu du modèle d'eau en fonction de la distance à la fougère en cm. Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05.....	163
Table 29. Estimations des paramètres du modèle étendu de la croissance en volume par rapport à la Quantité de Lumière sur la saison de végétation (Cf. Équation 8). Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : p <0,001 ; ** : p <0,01 ; * : p <0,05. ....	163
Table 30. Comparaison des prédictions du modèle étendu de volume (cm <sup>3</sup> ) pour les différentes modalités et pour le volume général en fin de saison de végétation par rapport au jeu de données (moyennes et intervalles de confiance de 0,95). .....	164

Table 31. Pourcentage de perte de la somme totale de lumière en fin de saison de végétation en fonction de la distance du plant vis à vis de la fougère. ....	167
Table 32. Pourcentage de perte de la somme totale de REW en fin de saison de végétation en fonction de la distance du plant vis à vis de la fougère. ....	168
Table 33. Perte de volume en fin de saison de végétation en fonction de la distance du semis vis-à-vis de la fougère. ....	170
Table 34. Performances statistiques des différents modèles initiaux en fonction de l'intégration des réducteurs d'humidité et de température. ....	170
Table 35. Estimations des paramètres du modèle de croissance de la croissance en volume par rapport à la Quantité de Lumière sur la saison de végétation (Cf. Équation 8). Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : $p < 0,001$ ; ** : $p < 0,01$ ; * : $p < 0,05$ . ....	171
Table 36. Comparaison des prédictions du modèle de croissance de volume ( $\text{cm}^3$ ) pour les différentes modalités et pour le volume général en fin de saison de végétation par rapport au jeu de données (moyennes et intervalles de confiance de 0,95). ....	172

Équation 1. Modèle de croissance exponentielle adapté à la période juvénile (Clark 1983)...	54
Équation 2. Adaptation du modèle sélectionné pour l'ajustement aléatoire multi-niveaux. ....	55
Équation 3. Équation du calcul de volume utilisée pour le Pin sylvestre.....	119
Équation 4. Équation de correction de la mesures brute TDR en fonction de la température au moment du relevé.....	122
Équation 5. Équation de conversion de la mesure de TDR corrigée vers une mesure en eau du sol. ....	122
Équation 6. Équation du calcul pour le REW.....	123
Équation 7. Modèle de croissance exponentielle adapté à la période juvénile (Clark 1983) et modifiée dans le modèle PULSE de Mason et al. (2007).....	127
Équation 8. Adaptation du modèle sélectionné pour l'ajustement aléatoire multi-niveaux. ..	128
Équation 9. Équation du réducteur d'humidité du sol pour le modèle hybride.....	128
Équation 10. Équation du déficit moyen au temps M. ....	129
Équation 11. Équation du réducteur de température pour le modèle hybride. ....	129
Équation 12. Équation du modèle hybride de type potentiel/réducteur. ....	130
Équation 13. Adaptation du modèle hybride de type potentiel/réducteur pour l'ajustement multiniveau. ....	131
Équation 14. Équation de Mitscherlich modélisant la compétition exercée par la fougère aigle sur la ressource en lumière.....	132
Équation 15. Régression polynomiale modélisant la compétition exercée par la fougère aigle sur la ressource en eau. ....	133

Annexe 1. Estimations des paramètres des modèles de croissance en diamètre (Cf. Équation 2). Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : $p < 0,001$ ; ** : $p < 0,01$ ; * : $p < 0,05$ .....	74
Annexe 2. Estimations des paramètres des modèles de croissance en hauteur (Cf. Équation 2). Les étoiles indiquent les valeurs p : *** : $p < 0,001$ ; ** : $p < 0,01$ ; * : $p < 0,05$ .....	75
Annexe 3. Tableau des correspondances entre les traitements et les types de traitement.....	76
Annexe 4. Tableau de métadonnées de diamètre à hauteur de poitrine (cm) montrant la moyenne et l'écart type de chaque type de traitement par espèce et classe d'âge. ....	77
Annexe 5. Tableau de métadonnées de hauteur totale (cm) montrant la moyenne et l'écart type de chaque type de traitement par espèce et classe d'âge.....	78
Annexe 6. Échantillon d'étude par espèce d'arbre et par site expérimental : nombre total d'arbres mesurés en hauteur ( $N_{\text{obs H}}$ ) et en diamètre ( $N_{\text{obs C}}$ ) en cm ; nombre de parcelles expérimentales pour chaque type de traitement (fertilisation, herbicide, fertilisation hybride, herbicide hybride, mécanique, témoin). ....	79
Annexe 7. Détermination de la capacité aux champs du sol du site expérimental de Fontaine d'Olive.....	189

# État de l'art

## I. Introduction à la sylviculture

Les forêts fournissent de nombreux services écosystémiques à travers le monde (Kozłowski 2002) sur les plans économiques (produits issus de l'exploitation forestière), sociaux (paysages ornementaux) ou environnementaux (une régulation du climat, de l'hydrologie, du cycle minéral, de l'érosion des sols ; de la création d'habitats fauniques ou encore de la purification de l'air et de l'eau) (Chapin III et al. 1998; Kozłowski 2002). Malheureusement, ces biens et services sont menacés par un large éventail de facteurs biotiques et abiotiques tels que les perturbations des forêts dues à une récolte excessive, les insectes, les maladies, la sécheresse, les inondations, la pollution, le feu et le compactage du sol (Kozłowski 2000). La conservation de la biodiversité forestière et sa gestion pour une utilisation écologiquement durable de ses ressources sont devenues des enjeux d'importance mondiale (Lindenmayer et al. 2008).

## II. Régénération naturelle et plantation

### II.1. La régénération naturelle

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

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

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

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

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

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

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

## II.2. La plantation

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

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

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

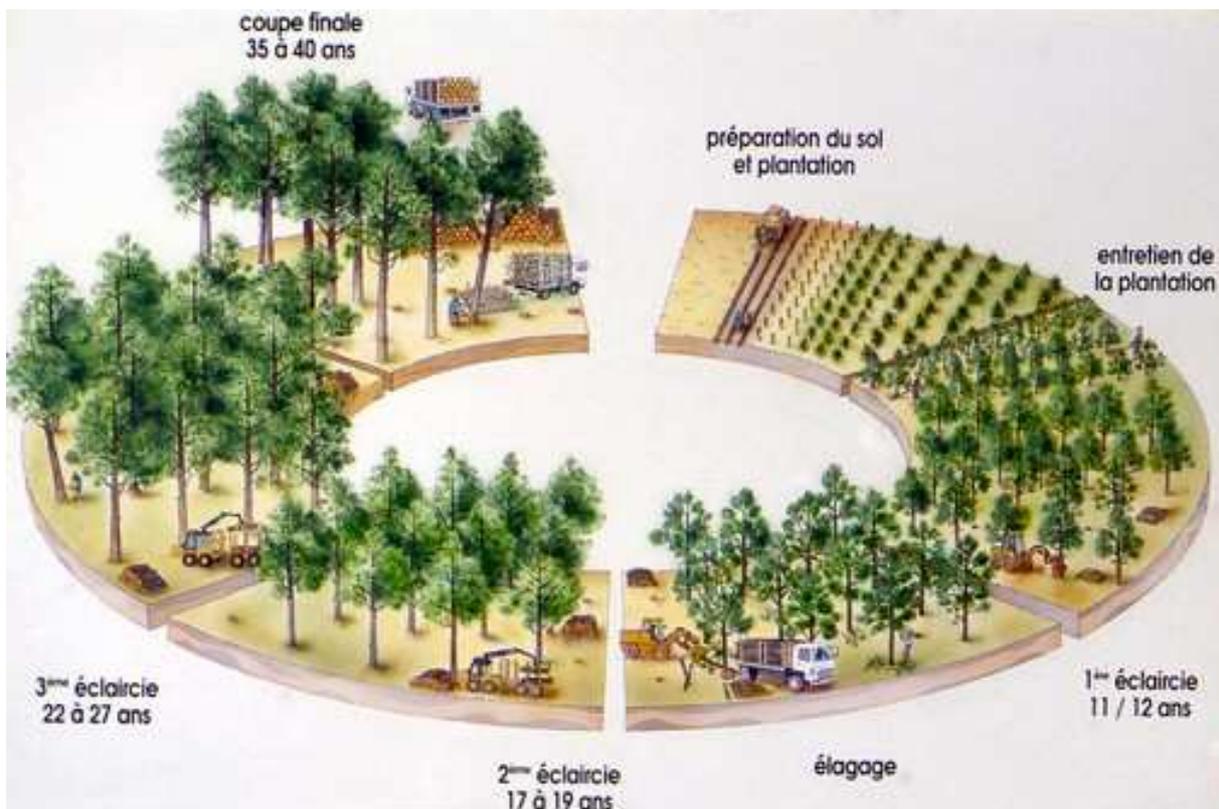


Figure 1. Schéma d'une plantation commerciale mettant en lumière les différentes interventions sylvicoles au cours de la rotation. <https://mfrpointel.blogspot.com/2011/01/la-sylviculture.html>

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

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

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

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

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

Les rendements d'une plantation sont dépendants de facteurs multiples, notamment la disponibilité en ressources et leur efficacité d'utilisation par les arbres qui sont à leur tour dépendants de l'environnement de la plante et de ses interactions avec ce dernier (Pallardy 2010; Akers et al. 2013). Ces facteurs environnementaux incluent la quantité et la qualité de la lumière, la température de l'air et du sol, la concentration en CO<sub>2</sub>, l'humidité et les nutriments (Sage et Monson 1999; Moore et al. 2004; Pallardy 2010) retrouvés dans (Albaugh et al. 2014).

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

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

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

### III. La phase juvénile : définition et implications

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

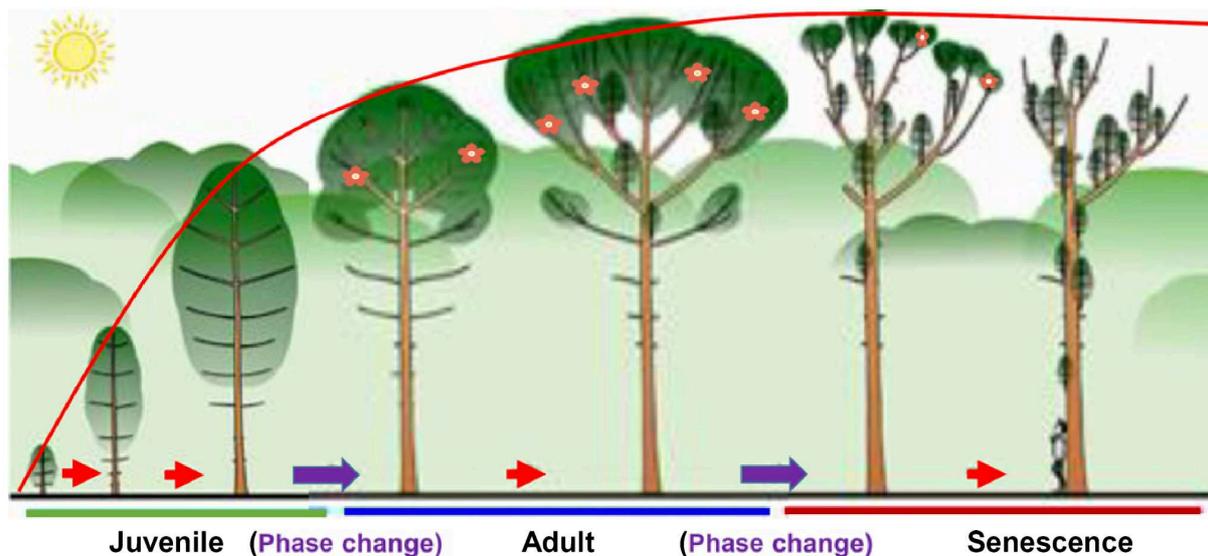


Figure 2. Courbe de croissance en hauteur (ligne rouge) en fonction des différents stades de développement (Figure tirée de Xu et al. 2016).

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

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

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

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

## IV. La végétation compétitrice

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

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

### IV.2. La compétition

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## V. Notion de période critique

Selon Wagner et al., (2006) un accroissement substantiel du volume de production de bois par la gestion de la compétition compétitrice a été étudié pour une large variété de types de forêts et de conditions autour du globe. Wagner & Robinson (2006) présentent le fait que si les gains de rendements (entre 30 et 500%) ont couramment été étudiés suite au contrôle de la végétation, la durée optimale de ce contrôle requise pour atteindre le rendement souhaité n'est pas clairement identifiée. La connaissance de cette durée optimale pourrait pourtant permettre de réduire les coûts de production pour les gestionnaires, qui ne feraient pas d'entretien superflus et de limiter l'utilisation d'herbicides ou d'action mécaniques.

Cette notion fut développée pour la première fois dans les années 60 en agriculture pour affiner les stratégies de gestion (Nieto et al. 1968; Zimdahl 1988) et peut être étendue aux écosystèmes forestiers pour quantifier l'influence temporelle de la compétition interspécifique dans les jeunes peuplements. Dans le contexte agricole, cette période, qui représente la durée durant laquelle la compétition doit être régulée afin d'éviter une perte significative de rendement, est de quelques semaines après émergence (Hewson et Roberts 1973; Hall et al. 1992; Woolley et al. 1993). Ce processus a été intégré aux pratiques forestières récemment (Wagner et al. 1996, 1999; Adams et al. 2003) et est d'importance pour une stratégie de gestion intégrée (Wagner 1994).

Sur le principe, la période critique (CP) a deux composantes (Weaver et Tan 1983). La première, décrite par une courbe de croissance sans compétition, représente la durée durant laquelle le contrôle doit être maintenu après la plantation pour prévenir une perte de rendement. La seconde, décrite par une courbe de croissance avec compétition, représente la durée durant laquelle la végétation compétitrice coexiste avec la culture avant qu'elle n'interfère avec sa croissance et ne réduise le rendement. Cette CP est déterminée par une distance linéaire entre les points où les rendements décroissent significativement au niveau de la courbe de croissance avec compétition et les niveaux de rendement de la courbe de croissance sans compétition. Autrement dit, c'est la période de temps entre le moment où la compétition commence à réduire les rendements et celui où des contrôles supplémentaires de la végétation n'ont plus de réels

effets significatifs. Le point d'intersection entre les deux courbes identifie le temps d'interférence égal (TEI) où les pertes de rendement dues à la compétition interspécifique sont égales sous les deux régimes (Cf. Figure 3 **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

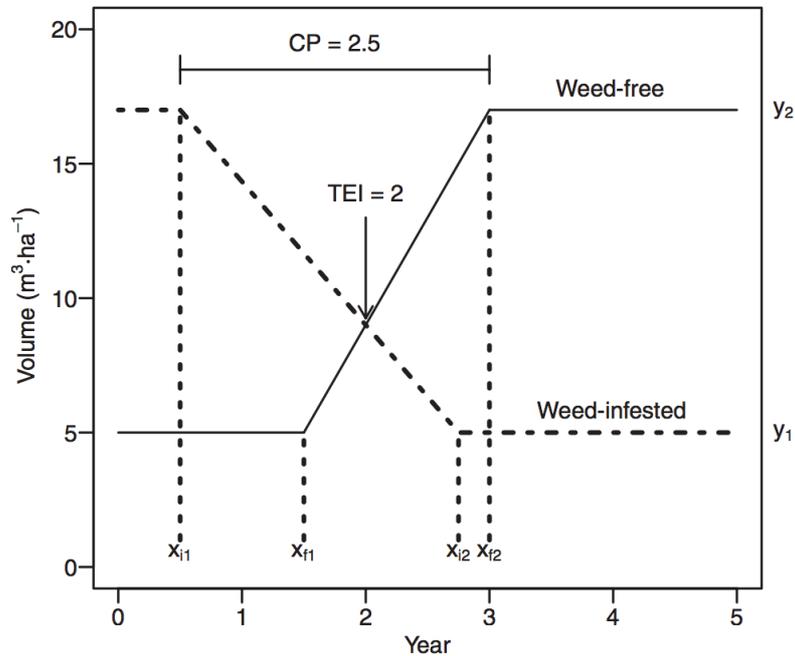


Figure 3. Exemple idéalisé de régression simultanée du point de changement utilisé pour décrire les courbes sans mauvaises herbes et infestées de mauvaises herbes avec des composants clés de la période critique. CP est la période critique (2,5 ans dans l'exemple), TEI est le moment de l'interférence égale (survenant dans l'année 2 dans l'exemple),  $y_1$  est le volume de 10 ans pour le traitement infesté de mauvaises herbes de 5 ans,  $y_2$  est le Volume sur 10 ans pour les 5 ans de traitement sans mauvaises herbes,  $x_{i1}$  est le point de la courbe infestée de mauvaises herbes où la croissance du volume diminue,  $x_{i2}$  est le point de la courbe infestée de mauvaises herbes où la croissance du volume cesse de décroître, et  $x_{f1}$  et  $x_{f2}$  sont les points sur la courbe sans mauvaises herbes où la croissance du volume commence et cesse d'augmenter, respectivement (Figure tirée de Wagner et Robinson 2006).

## VI. La modélisation en foresterie

### VI.1. Le modèle comme outil d'aide à la prise de décision

Les écosystèmes forestiers font face à deux forces sociétales qui s'opposent avec d'une part une demande en bois qui s'accroît et de l'autre une demande à ce que la forêt joue son rôle vital socio-économique et soit gérée de façon durable. Les questions sur les politiques forestières, qui en résultent ont mené à deux approches de modélisation différentes (Fontes et al. 2010) :

1. **Economique** : Quel type de stratégie sylvicole dois-je adopter pour atteindre un certain but ? Quelle quantité de bois et quelle qualité de bois ? Quelles espèces, hybrides, clones et substituts dois-je planter ? Comment est-il possible, sur le long terme, de maintenir le couvert forestier, le puits de carbone associé et la production de bois ? Comment cette biomasse sera utilisée ? → modèles de croissance dendrométriques avec un accent sur les effets globaux des forçages environnementaux (Seynave et al. 2005, 2008; Bontemps et Bouriaud 2013).
2. **Environnementale** : Quels effets l'espèce cultivée et le type de gestion forestière peuvent avoir sur la fertilité des sols, la matière organique et la dynamique des sols ? Quels effets ont les changements environnementaux sur les interactions sol-plantes ? → modèles écophysologiques et/ou biogéochimiques (Saint-André et al. 2014).

Les modèles de rendements et de croissance sont d'importants outils d'aide à la décision pour la gestion forestière (Westfall et al. 2004). Ces modèles doivent avoir la possibilité de prendre en compte les effets des pratiques forestières actuelles et futures. Au cours des dernières décennies, la pratique forestière dans certaines régions du globe a vu le développement de pratiques de gestion plus intensives dans les plantations forestières (Albaugh et al. 1998; Martin et Jokela 2004). Cette intensification des pratiques concerne tout particulièrement la préparation de la plantation et les premières saisons de croissance (Morris et al. 1993; Nilsson et Allen 2003). En effet, les processus de croissance et mortalité durant cette période jouent un rôle majeur dans la détermination de la durée de révolution, la structure et le rendement final du peuplement (Nilsson et Albrektson 1994).

Pour Amateis et al.,(1997) l'importance de l'obtention de prédictions précises sur la survie en plantation est bien connue des acteurs de la foresterie. La précision des modèles doit éviter de donner des mauvaises prédictions qui entraîneraient une perte financière pour l'exploitant. Pour répondre à cet objectif, des modèles spécifiques aux régions bioclimatiques ont été créés afin d'assurer une certaine homogénéité biologique. Les modèles ainsi obtenus ont été basés sur des fonctions de type sigmoïde similaires à celles développées par Von-Bertalanffy et Richards (Von Bertalanffy 1957; Richards 1959).

Dans leur article Mason & Dzierzon, (2006), suggèrent que les outils d'aide à la décision destinés aux gestionnaires de la forêt ne sont pas toujours adaptés car ils ne prennent pas en compte les effets de la végétation herbacée sur la croissance et l'acquisition de ressources par les semis. Une prise en compte des effets de la gestion de cette végétation à travers des modèles plus complexes devrait produire des modèles possédant une meilleure précision générale pour les prises de décision.

Les gestionnaires de plantations forestières ont besoin de comprendre la dynamique de terrains qui comprennent diverses essences plantées. Cette planification se conçoit souvent à partir d'une approche « top-down » à quatre niveaux de considération selon Westerling, (1992). Ainsi, il y a la planification « stratégique » (50-100 ans), la planification « long-terme » (10-15 ans), la planification « sur plusieurs années » (3-5 ans) et la planification « opérationnelle » (jusqu'à 1 an). De nombreuses décisions de gestion de la végétation s'inscriraient dans le cadre d'une planification opérationnelle et pluriannuelle mais il peut être approprié d'inclure des options de gestion de la végétation dans la planification à long terme ou stratégique dans certains cas. Les outils utilisés pour ce genre de planifications incluent les simulateurs de terrain (García 1981; Allison 1992), les optimisateurs de programmation linéaire (García et al. 1989; García 1990) et les systèmes d'information géographique (GISs) (Westerling 1992).

## VI.2. Les modèles juvéniles

### VI.2.1. Les différentes carences dans l'offre de modélisation actuelle

Faire des estimations pour le développement futur des forêts est d'une grande importance à la fois comme outil de gestion et de planification, mais aussi pour évaluer

différentes options sylvicoles (Fahlvik et Nyström 2006). Les modèles individuels sont couramment utilisés en foresterie pour soutenir la prise de décision. Parce qu'ils tiennent compte du sort de chaque individu, ces modèles sont flexibles et peuvent simuler le développement de la structure du peuplement sous certains traitements sylvicoles (Fahlvik et Nyström 2006). Ils sont utilisés dans la gestion et la planification, mais aussi comme outil de recherche pour l'évaluation et la comparaison de différentes stratégies de gestion (Fahlvik et Nyström 2006).

Ces simulateurs sont basés sur des modèles décrivant la croissance des arbres, et la plupart des modèles de croissance existants se concentrent sur des peuplements avancés, avec une hauteur dominante de 5 à 10 m jusqu'à la coupe finale (Hynynen et al. 2002; Andreassen et Tomter 2003; Lexerod et Eid 2005; Huuskonen et Miina 2007) mais seuls quelques-uns intègrent les stades des jeunes arbres et des semis (Chapagain et al. 2014). La période juvénile est l'étape la plus mal connue et la plus difficile à prédire dans les modèles de croissance en raison du grand nombre de facteurs qui affectent la croissance (Huuskonen et Miina 2007). Le nombre de tiges et la distribution des tailles peuvent changer rapidement pendant le développement du peuplement et dépendent de nombreux facteurs, y compris les opérations de gestion (Huuskonen et Miina 2007).

En France, les modèles individuels existants couvrent un large éventail d'espèces. Fagacées (Le Moguédec et Dhôte 2012) et Mathilde (Fortin et al. 2019; Fortin et Manso 2019) ont tous deux été calibrés sur des peuplements de chênes ou de hêtres âgés d'au moins 30 ans. Forceeps (Morin et al. 2020) est un modèle conçu pour plusieurs espèces. Il comprend le stade juvénile, mais les paramètres associés à ce stade sont basés sur la littérature. SimCoP (Ottorini 1995; Pulkkinen et al. 2014) prédit la croissance des sapins de Douglas. A notre connaissance, il a été testé sur des arbres d'au moins 4m de haut. Le modèle Oakpine (Perot et al. 2010) traite des peuplements mixtes de chêne sessile et de pin sylvestre, mais là encore, il a été adapté aux peuplements intermédiaires et matures. Samsara2 (Courbaud et al. 2015) simule la croissance de peuplements mixtes d'épicéas et de sapins, mais il a été adapté aux zones montagneuses.

## VI.2.2. L'apport des modèles juvéniles

Les modèles juvéniles sont moins bien représentés (Avila 1993) bien qu'ils soient nécessaires pour une compréhension complète de toute la phase de développement et par extension, pour la planification des traitements sylvicoles pour les jeunes plants (Zhang et al. 1996). Les modèles de croissance juvénile sont utiles comme outils de gestion et de planification pour prédire la production des peuplements et pour comparer les différentes options sylvicoles (Fahlvik et Nyström 2006).

Il y a relativement peu d'études pour les jeunes arbres et les semis, appelés juvéniles (définis comme une plante  $> / = 30\text{cm}$  de hauteur et  $< 10\text{cm}$  de circonférence de la tige à  $10\text{cm}$  au-dessus de la surface du sol) (Chapagain et al. 2014) à cause de la difficulté pour les modéliser. En effet, la prédiction du développement des peuplements juvéniles à l'aide de modèles d'arbres individuels est difficile en raison du grand nombre de facteurs qui affectent la croissance et la mortalité des arbres individuels dans un jeune peuplement. Ainsi, la modélisation au niveau du peuplement est une approche appropriée (Huuskonen et Miina 2007).

La croissance des juvéniles étant sensible à l'environnement et aux pratiques d'établissement des plantations, la modélisation doit identifier les principales variables et prédire les réponses de croissance sur différents sites et différentes opérations sylvicoles (Zhao 1999). En foresterie, la préparation du site est utilisée pour créer des conditions optimales pour la survie et la croissance des semis (Löf et al. 2012). En conséquence, lorsque différentes pratiques sont envisagées, les modèles existants doivent souvent être révisés (Fahlvik et Nyström 2006). Les efforts de modélisation spécifiques au développement des jeunes plantations ont fourni un moyen de simuler le développement précoce des peuplements (Ritchie et Powers 1993; Knowe et al. 2005). Cependant, la dynamique de la végétation concurrente reste une faiblesse de ces simulateurs. La plupart des recherches sur la préparation du site et la performance des plantations ont été menées en utilisant quelques espèces d'arbres résineux (Löf et al. 2012) même si certains grands feuillus peuvent être inclus (Hann et Larsen 1991; Hann et Hanus 2002).

Des modèles empiriques de croissance juvénile d'une grande variété de conifères et de feuillus sont actuellement disponibles, principalement en Amérique du Nord, en Europe du

Nord et en Nouvelle-Zélande (Belli et Ek 1988; Payendeh 1988; Knowe et al. 1997; Huuskonen et Miina 2007). Cependant, l'impact de la concurrence herbacée est généralement ignoré dans ces simulateurs (Ritchie et Hamann 2006). Par conséquent, lorsque des pratiques alternatives sont envisagées, le modèle existant doit souvent être révisé (Fahlvik et Nyström 2006).

Des modèles de croissance et de survie des plantations de conifères en Amérique du Nord ont été développés pour différentes espèces d'arbres, l'âge des semis au moment de la plantation, la préparation du site et les traitements sylvicoles (Westfall et al. 2004; Newton et Cole 2006; South et Miller 2007).

En Nouvelle-Zélande, un modèle de croissance pour *Pinus radiata* D. Don a été développé (Mason 1992; Mason et al. 1997) et des analyses de variance pour les coefficients d'équations créés avec une régression non linéaire pour chaque graphique individuel ont été utilisées pour identifier les variables importantes. Plus récemment, des modèles empiriques de croissance juvénile de *Pinus radiata* ont été construits pour les sites humides (Mason et al. 1997; Mason 2001) et les sites secs (Zhao 1999). Bien que simple à paramétrer, cet empirisme implique que ces modèles sont limités à leur propre applicabilité et à leur capacité à élucider les mécanismes de croissance.

En Europe, la modélisation de la croissance et des rendements s'est concentrée sur les peuplements avancés des pays nordiques. Les modèles juvéniles ont été créés principalement sur des conifères et en étudiant des variables telles que la densité (Huuskonen et Miina 2007). Les progrès réalisés par les pays nordiques sur la question ont fourni de bonnes pistes quant à la manière de modéliser la croissance des plantations juvéniles, mais les conditions forestières de ces pays les orientent naturellement vers les conifères et le bouleau, et la croissance juvénile des espèces feuillues a été en partie laissée de côté (Drössler et al. 2014; Holmström et al. 2017, 2018; Hjelm et al. 2019; Nilsson et al. 2019). Dans les principaux simulateurs de croissance utilisés en Suède, le passage des modèles de peuplements jeunes aux modèles de peuplements établis se fait normalement à une hauteur moyenne de peuplement de 7 à 8m (Lundström et Söderberg 1996).

Récemment, des méthodes plus avancées sur le plan statistique ont été utilisées pour modéliser la croissance des juvéniles de Pin taeda (Hall et Bailey 2001) et de pin d'Elliotte

(Fang et al. 2001; Hall et Clutter 2004) avec des modèles à effets mixtes non linéaires à plusieurs niveaux pour incorporer les effets des traitements sylvicoles, de la préparation du site et de la libération de la concurrence.

Plusieurs simulateurs de croissance et de rendement ont été largement acceptés. Ces modèles visent généralement à simuler le développement de structures de peuplements spécifiques ou à souligner l'effet de certains traitements (Fahlvik et Nyström 2006). Les modèles de croissance en hauteur sont particulièrement importants pour prédire le développement des semis et des jeunes arbres. Les modèles de croissance du diamètre ne peuvent pas être appliqués tant que la population principale d'arbres n'a pas dépassé la hauteur de poitrine (1,3m), et dans la pratique, la transition de la hauteur de modélisation à la croissance en diamètre est reportée jusqu'à ce que la plupart des arbres ait atteint un diamètre seuil valide pour le modèle appliqué (Fahlvik et Nyström 2006). La question de la relation entre la croissance juvénile et les modèles de croissance plus anciens s'est posée depuis la création des modèles de croissance juvénile. Mason et al. (1997) ont montré la performance prédictive et la différence entre IGM (un modèle de croissance juvénile) et PPM88 (un modèle de croissance plus ancien) avec des données provenant d'une forêt. Lier les deux modèles en douceur peut être utile mais compliqué en raison de la différence entre les sources de données, les formes de modèles et les variables incluses dans les modèles (Zhao 1999). Les conditions nécessaires aux connexions fluides entre les modèles sont d'atteindre la même valeur de prédiction et la même dérivée aux points de connexion pour les courbes juvéniles et les courbes plus anciennes. L'alternative est probablement de formuler une équation par morceaux compatible et d'obtenir simultanément des estimations de paramètres pour la croissance juvénile et la croissance plus ancienne pendant le processus d'ajustement (Zhao 1999).

### **VI.2.3. La nécessité d'intégrer les préparations de sites sylvicoles aux modèles juvéniles**

Pour Zhang et al., (1996), beaucoup de modèles ont été créés (Stage 1973; Ek et Monserud 1974; Burkhart et al. 1987; Amateis et al. 1989; Huang et Titus 1995) mais se sont traditionnellement attachés à décrire la croissance une fois la canopée refermée quand la

compétition entre arbres est évaluée comme étant la plus significative. En comparaison, la modélisation des stades juvéniles n'a pas été aussi développée (Avila 1993) alors qu'il y a un véritable besoin de ces modèles pour pouvoir prétendre à une meilleure compréhension de l'ensemble du processus de développement des arbres et pour pouvoir correctement programmer les interventions sylvicoles (Zhang et al. 1996).

L'établissement et les traitements d'entretien peuvent avoir des effets variables sur le développement à long terme et le rendement des plantations. En effet, plusieurs études ont mentionné des réponses différentes à certains types de traitements. Par exemple, South et Miller (2007) ont constaté que l'utilisation d'herbicides était favorable à l'augmentation du volume du Pin taeda alors que son utilisation était défavorable aux essences de feuillus observées. De même, Thiffault et al. (2010) ont noté que, contrairement au pin gris et à l'épinette noire, l'utilisation d'herbicides n'avait aucun effet sur le mélèze. De plus, dans cette même étude, les auteurs notent également qu'en ce qui concerne l'utilisation des engrais, seule l'épinette noire a répondu favorablement. Pour Mason et Milne (1999), l'utilisation d'engrais a eu des effets aléatoires selon les sites considérés. Pour atténuer ces effets, des traitements combinés sont souvent utilisés pour augmenter le rendement (Munson et Timmer 1995; Otsamo et al. 1995; Nilsson et Allen 2003; Löff et al. 2006). Il est donc important de relier les espèces cultivées au type de traitement à utiliser.

Il peut être difficile de prévoir la réponse des semis à long terme, même si des effets positifs immédiats sont observés (Löff et al. 2012; Buitrago et al. 2015; Aleksandrowicz-Trzcińska et al. 2017). Différents types de réponses à long terme aux traitements sylvicoles précoces ont été documentés (Hughes et al. 1979; Morris et Lowery 1988): toutes les courbes de croissance sont spécifiques au traitement, et les différences initiales de croissance des arbres observées entre les traitements peuvent rester stables, augmenter, disparaître ou même s'inverser sur de longues périodes. Il est donc nécessaire de modéliser la réponse des semis sur l'ensemble du profil de croissance des juvéniles et d'éviter de conclure sur l'efficacité du traitement en se basant uniquement sur la réponse initiale des semis (Nilsson et Allen 2003). Ces caractéristiques de croissance sont représentées dans la littérature par le concept de type de réponse. Quatre types de réponses à long terme aux traitements sylvicoles pendant la phase

juvénile ont été décrits dans la littérature (Hughes et al. 1979; Morris et Lowery 1988). Ces types de réponses montrent une pente et des formes de courbes spécifiques qui font qu'une courbe spécifique au traitement, au fil des ans, traverse la courbe de contrôle et inversent ainsi l'ordre absolu d'efficacité du traitement. Il est donc impératif de conserver la majeure partie du profil de croissance juvénile afin d'éviter de prendre trop rapidement des décisions sur l'efficacité d'un type de traitement (Nilsson et Allen 2003). Il est aussi important de relier les espèces cultivées au type de traitement à utiliser.

### VI.3. Les différentes approches de modélisation en foresterie

Les modèles de croissance initiaux représentent la croissance et le rendement des arbres en réponse à des pratiques de culture, depuis la plantation jusqu'à la fermeture de la canopée. En effet, comme nous l'avons évoqué dans la partie sur la période juvénile, la croissance des arbres en période juvénile est d'avantage conditionnée par la compétition interspécifique. Une fois la taille critique dépassée, les arbres se libèrent alors de la compétition avec la végétation compétitrice et la compétition intraspécifique devient alors prédominante. Lier des modèles adultes et juvéniles n'a pas été concluant (Mason 1996, 2001; Mason et al. 1997; Mason et Milne 1999). En effet, si un modèle de croissance et de rendement adulte était construit avec l'utilisation de données provenant de modèles de croissances juvéniles initiaux, même si les plants sont établis avec les mêmes préparations de site et la même gestion de la végétation dans les deux modèles, les projections de ce nouveau modèle ne seront alors que du bruit.

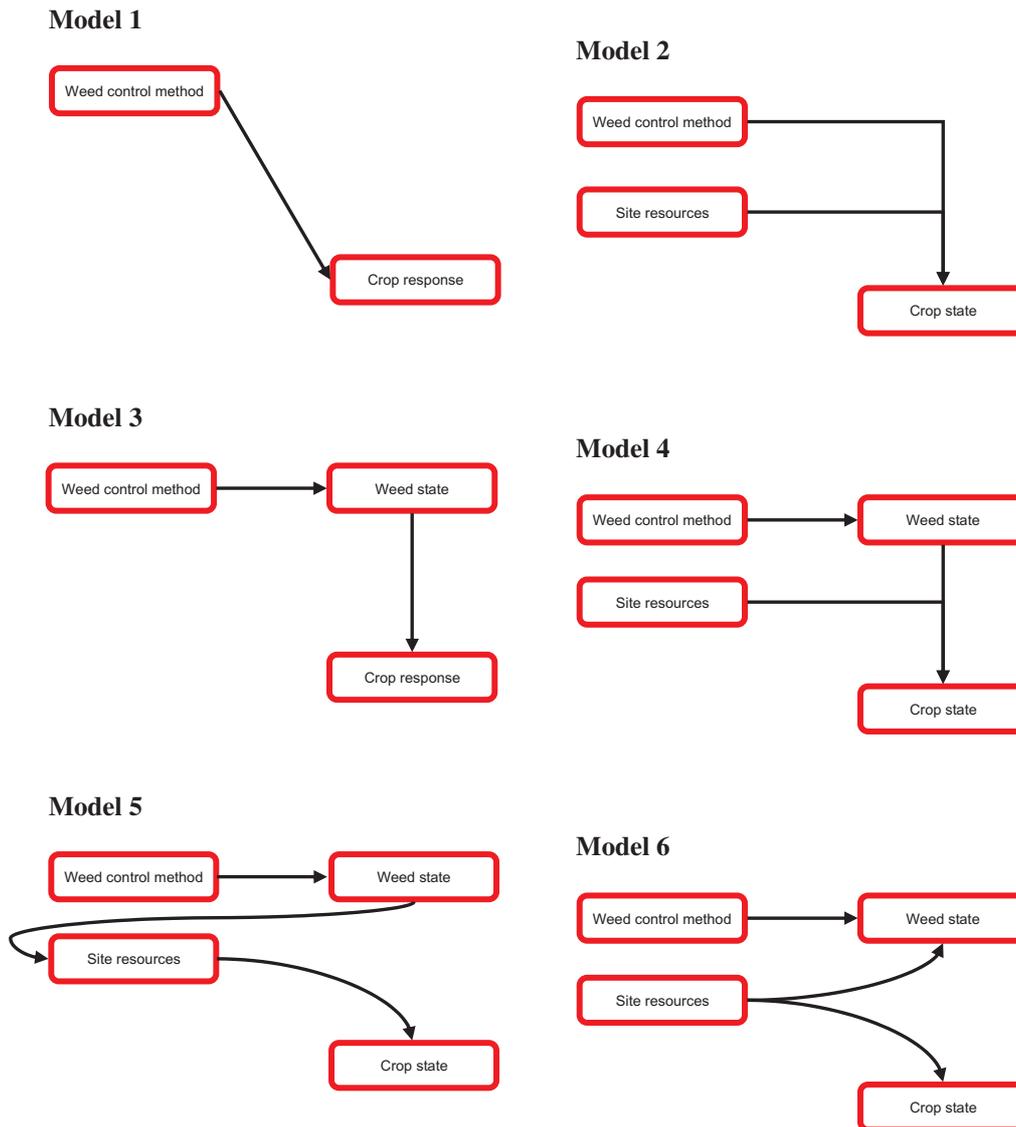


Figure 4. Diagrammes schématiques des différentes approches de modélisation adoptées par les chercheurs en gestion de la végétation (Figure tirée de Mason et Dzierzon 2006).

Selon Mason et Dzierzon (2006), plusieurs types de modèles peuvent se distinguer et sont mentionnés dans la Figure 4. La palette s'étend de la simple représentation de la technique de contrôle et de son effet sur les plantes (modèle 1) au modèle de la dynamique en ressources du site utilisées par les plantes qui constituent l'écosystème (modèle 6). Entre les deux, nous avons le modèle 2 représentant les interactions entre les ressources du site et les méthodes de contrôle de ce site influençant les changements sur l'état de la culture. Le modèle 3, où les contrôles de la végétation herbacée sont comparés, dans leurs effets relatifs, sur la végétation herbacée et les effets conséquents sur l'état de la culture sont évalués. Le modèle 4, qui est une combinaison des modèles 2, 3 et 5, et qui fonctionne comme le modèle 3, représente les effets

de la végétation herbacée sur les ressources du site, permettant une estimation des ressources disponibles pour la plante en culture.

Certains de ces types de modèles contiennent des hypothèses implicites assez restrictives. Cannell et Grace (1993) ont distingué la concurrence unilatérale, où une seule espèce est affectée, et la concurrence symétrique qui affecte les deux espèces suggérant que la concurrence pour la lumière pourrait être le premier cas tandis que la concurrence pour les nutriments ou l'eau serait le second. Les modèles de types 3 et 5 impliquent une concurrence unilatérale uniquement car ils ne tiennent pas compte des effets des arbres sur les mauvaises herbes.

L'analyse de la période critique (Wagner et al. 1999) trouve son intérêt pour modéliser implicitement la dynamique des cultures et des mauvaises herbes. La lutte contre ces dernières est mise en œuvre pour différentes périodes dans différentes parcelles qui peuvent être laissées pendant un certain nombre d'années avant le début du contrôle. Toutefois, cette analyse implique également les effets des cultures sur les mauvaises herbes car lorsque la culture d'arbres a dominé un site, la lutte contre les mauvaises herbes sera moins efficace. On pourrait dire qu'il s'agit d'une version à très basse résolution du modèle 6.

Les modèles impliquant des indices de compétition sont généralement de type 3 ou 4. La réponse à la compétition est souvent non linéaire et les chercheurs créent donc des mesures de la végétation compétitrice à proximité des plantes cultivées afin de prédire leur croissance (Comeau et al. 1993; Lauer et al. 1993; Wagner et Radosevich 1998; Glover et Quicke 1999; Richardson et al. 1999; Ter-Mikaelian et al. 1999). Burton (1993) a effectivement résumé leurs limites comme des mesures statiques de la concurrence : les relations avec la végétation compétitrice changent avec le temps, les cultures réagissent en fonction des environnements, les mauvaises herbes sont affectées par les semis, et enfin les mauvaises herbes limitent la croissance sans la déterminer.

Les modèles généralisables devraient prendre en compte les relations dynamiques entre les mauvaises herbes et les plantes cultivées, et un moyen d'adapter les modèles d'indice de concurrence au modèle de type 5 ou 6 a été décrit par Richardson et al. (1999). Les modèles

mécanistes de concurrence sont généralement de type 6, mais ils peuvent être excessivement compliqués et donc difficiles à utiliser.

Model	Growth and (or) yield of trees	Growth and (or) yield of weeds	Resources used by trees	Resources used by weeds
1	×			
2	×		×	
3	×	×		
4	×	×	×	
5	×		×	×
6	×	×	×	×

*Table 1. Résumé des attributs prédits par les types de modèles génériques de gestion de la végétation (Tableau tiré de Mason et Dzierzon 2006).*

## VI.4. Modèles phénoménologiques

Les modèles de croissance et de rendements ont été utilisés largement par les gestionnaires de plantations pour la prise de décision et la planification (Mason et Dzierzon 2006; Mason et al. 2011; Marsden et al. 2012). Ces fonctions prédisent la croissance et par extension, la biomasse marchande basée sur les données acquises sur les précédentes performances du site exploité ainsi que d'une espèce voire d'un clone très spécifique (Clutter 1963; Tomé et al. 2006; Nambiar 2008).

Ces modèles utilisent des équations sigmoïdes et, malgré leur simplicité, ils fournissent des prédictions précises de la croissance lorsque les conditions actuelles et futures sont identiques (Battaglia et al. 1999; Mason et Dzierzon 2006). Malgré tout, ces modèles sont très abstraits sur les processus de développement des peuplements dans le temps (Mason et Dzierzon 2006).

En effet, d'un point de vue physiologique, la croissance dépend des apports de ressources telles que le rayonnement solaire, l'eau, les nutriments et la température ambiante. Les modèles de croissance utilisés en foresterie utilisent le temps (l'âge du peuplement) pour représenter les apports cumulatifs de ressources de croissance sur un site donné (Mason et al. 2011).

C'est pourquoi les prédictions de croissance de ces modèles vis-à-vis de nouveaux sites sont très incertaines (Bikindou et al. 2012), compromettant leur utilité si les conditions

d'application ne sont pas strictement respectées. Par conséquent, bon nombre des problèmes potentiels associés à l'application des modèles de croissance traditionnels impliquent de caractériser avec précision comment les conditions du site affecteront la qualité et le rendement du bois sur la période d'une rotation (Battaglia et al. 1999).

## VI.5. Modèles écophysiologicals

En parallèle, les modèles basés sur des principes écophysiologicals fonctionnent avec des données climatiques dans la gamme des facteurs intégrés par le modèle et, pour chaque facteur, dans la gamme des valeurs prises en compte pour calibrer ce dernier. L'inclusion explicite de ces ressources de croissance conduit à des modèles plus complexes qui représentent des processus de croissance à un niveau de résolution plus élevé. (Mason et al. 2011).

Les modèles de croissance basés sur les processus représentent les processus d'acquisition et de respiration du carbone avec plus réalisme et de détails (Battaglia et al. 1999). Ils peuvent prendre en compte les variations entre sites ainsi que les caractéristiques du sol et du climat et sont théoriquement transposables à de nouveaux sites analogues (Marsden et al. 2012).

Durant les dernières décennies, beaucoup de modèles écophysiologicals se sont attachés à décrire les relations entre la croissance des arbres et les variables climatiques (Kirschbaum et Watt 2011). La complexité de ces modèles s'étend de simples modèles d'utilisation de la lumière (Monteith et Moss 1977) aux modèles les plus complexes qui lient les circulations de carbone, d'eau et d'azote à travers les arbres et le sol (Running et Coughlan 1988; Kellomäki et Väisänen 1997; Kirschbaum 1999; Battaglia et al. 2004).

Toutefois, ces modèles ne sont pas très utilisés en gestion forestière car ils ont une certaine tendance à magnifier les erreurs et requièrent souvent une large gamme de paramètres, qui sont parfois difficiles à évaluer (Mäkelä et al. 2000). En effet, l'invariance est particulièrement importante pour ce genre de modèle car elle garantit que les modèles ne souffrent pas d'erreurs composées puisque les résultats d'une simulation sont utilisés comme points de départ pour les simulations ultérieures (Mason et Dzierzon 2006). Cependant, plus un modèle est compliqué, plus il est susceptible d'être biaisé en raison d'erreurs dans les sous-

modèles et des multiples itérations d'un modèle composé. Par ailleurs, des modèles physiologiques extrêmement complexes peuvent être trop lourds pour prédire avec précision les processus de croissance au niveau des peuplements forestiers (Mason et Dzierzon 2006; Mason et al. 2011). Pour être exploités, ces modèles doivent correspondre aux données de productivité, or la plupart d'entre eux sont paramétrés au niveau local, voire régional (Coughenour et Chen 1997; Hasenauer et al. 1999; Sabaté et al. 2002; Grant et al. 2003; Magnani et al. 2004; Simioni et al. 2008), ce qui rend l'extrapolation problématique (Kirschbaum et Watt 2011).

Par ailleurs, les processus impliqués dans la partition de la biomasse sont souvent représentés de manière très simplifiée. Ceci est dû au fait que notre compréhension des processus de coordination est limitée (par exemple, Cannell 1985; Cannell et Dewar 1994). La mauvaise gestion du partage de la biomasse dans les modèles basés sur les processus a considérablement limité leur utilité pour prédire la dynamique de croissance, en particulier des peuplements qui ont été éclaircis ou élagués. À ce jour, le rôle majeur des modèles basés sur les processus a été soit de développer des relations de réponses de peuplements à long terme (Dewar et McMurtrie 1996; Murty et al. 1996), soit d'expliquer les réponses à court terme en utilisant des données détaillées sur les sites et les arbres (Nygren et al. 1996).

Des progrès considérables ont été accomplis pour améliorer les systèmes de croissance et de rendement avec des variables qui remplacent les facteurs influençant la croissance (Mason et al. 1997; Woollons et al. 1997; Methol 2001). Les paramètres asymptotiques, les paramètres de forme ou parfois les deux sont représentés comme des fonctions linéaires de ces variables de substitution (Mason et al. 2011). Bien que ces approches puissent améliorer les ajustements des modèles aux données brutes, elles ne représentent pas explicitement une utilisation de la lumière (Zon 1917).

Landsberg et Waring (1997) décrivent la construction d'un système de croissance mécaniste, qui représente explicitement l'utilisation de la lumière, appelé le modèle 3-PG qui peut être classé dans la classe générale des modèles « d'efficacité d'utilisation des rayonnements ». Les conditions microclimatiques locales modifient la croissance des cultures en facilitant l'utilisation de la lumière. Le modèle 3-PG a suscité beaucoup d'intérêt, mais il

présente quelques caractéristiques que les modélisateurs forestiers essaient généralement d'éviter. Il n'est pas invariant et possède de nombreux paramètres estimés. De plus, le modèle est hautement récursif et des erreurs peuvent donc se propager lorsque des variables dépendantes, issues de la simulation d'un mois, sont utilisées comme variables indépendantes au cours du mois suivant (Mason et al. 2011). Selon Mason et al. (2011) il est clair qu'il vaut la peine d'explorer quelque chose entre la croissance traditionnelle et 3-PG. L'approche présente des caractéristiques intéressantes, mais elle peut être encore trop compliquée pour être comparée favorablement à un modèle de croissance et de rendement bien construit.

## VI.6. Modèles hybrides

Des modèles simples, mais qui sont plus représentatifs des conditions de sites et de climat ont très vite été nécessaires. Korzukhin et al. (1995) mettent en avant la manifestation du besoin d'estimations quantitatives des effets sur la performance des cultures des stratégies alternatives. En effet, les auteurs mettent l'accent sur cette double nécessité avec la planification de la récolte qui nécessite des estimations du rendement, tandis que des modèles sensibles à la taille et à l'éclaircie sont nécessaires pour les décisions relatives à l'entretien. Ainsi, les chercheurs se sont efforcés de fournir aux gestionnaires des moyens d'ajuster les modèles de croissance et de rendement pour tenir compte des effets des mauvaises herbes et du contrôle des mauvaises herbes observés dans leurs expériences (Mason et Dzierzon 2006).

Bien souvent, les modèles de croissance utilisent le concept d'indice de site pour donner un peu plus de robustesse (Ford et Bassow 1989). Pour une espèce donnée, la croissance peut être exprimée comme une fonction de l'âge, un indice du site et du statut compétitif de l'arbre (Clutter et al. 1983; Burkhart et al. 1987; Amateis et al. 1989; Avery et Burkhart 1994). Selon Zhang et al., (1996), des trois facteurs de modélisation, le statut compétitif de l'arbre est le plus difficile à mesurer quantitativement. L'indice de site est une mesure du potentiel de croissance d'un site, souvent exprimé comme la hauteur attendue d'une forêt à un âge donné. Ce concept suppose implicitement que les forêts suivent une évolution temporelle prévisible de la croissance déterminée par une seule mesure de la qualité du site et que des relations spécifiques

et invariantes existent entre le peuplement des tiges, la hauteur, le diamètre et le volume (Ford et Bassow 1989).

De nombreuses tentatives ont été faites pour déduire la qualité du site à partir de facteurs biophysiques du site (Hunter et Gibson 1984; Monserud 1984; Carter et Klinka 1990; Rayner 1992; Battaglia et al. 1999), toutefois, sauf lorsqu'un facteur est d'une importance primordiale dans l'explication de la variation inter-sites ou interannuelle de la croissance (Snowdon et Waring 1991), les tentatives de prédire la qualité du site à l'aide d'un seul facteur climatique ou pédologique se sont généralement avérées infructueuses (Rayner 1992). Le développement d'indices utiles et robustes combinant des informations sur les caractéristiques climatiques et pédologiques s'est avéré plus efficace bien que pas toujours facile (Battaglia et al. 1999). En effet, la réponse de la croissance aux facteurs environnementaux peut être très non linéaire et les formes de ces relations peuvent être difficiles à prévoir sans une expérimentation physiologique détaillée (Battaglia et al. 1999).

Dans son étude, Mason (2013), établit le parallèle sur des modèles de croissance qui seraient bâtis sur une base fonctionnelle. Si les modèles traditionnels de croissance représentent l'application de méthodes statistiques à de grands ensembles de données, les modèles écophysologiques sont censés représenter des processus de croissance sous-jacents. Un modèle qui se situe entre ces extrêmes est appelé un modèle «hybride» (Mason et Dzierzon 2006). Ces modèles «hybrides», qui incluent certains éléments de détail physiologique reposent fortement sur des relations allométriques et pourraient en théorie être ajustés aux données dendrométriques (Mason et al. 2011).

Pour marier la sensibilité des modèles basés sur des processus détaillés avec la précision, l'efficacité et l'applicabilité pratique des modèles de croissance, nous devons conserver les meilleurs aspects de chacun en évitant toute forme de récursivité et en permettant suffisamment de complications pour que l'impact des cultures et du changement climatique sur la croissance des forêts y soit représentés (Mason et Dzierzon 2006; Mason et al. 2011). L'« hybridation » des modèles est préconisée comme le moyen le plus rapide de fournir aux aménagistes forestiers des informations précises sur la croissance des forêts (Rayner et Turner 1990; Candy 1997).

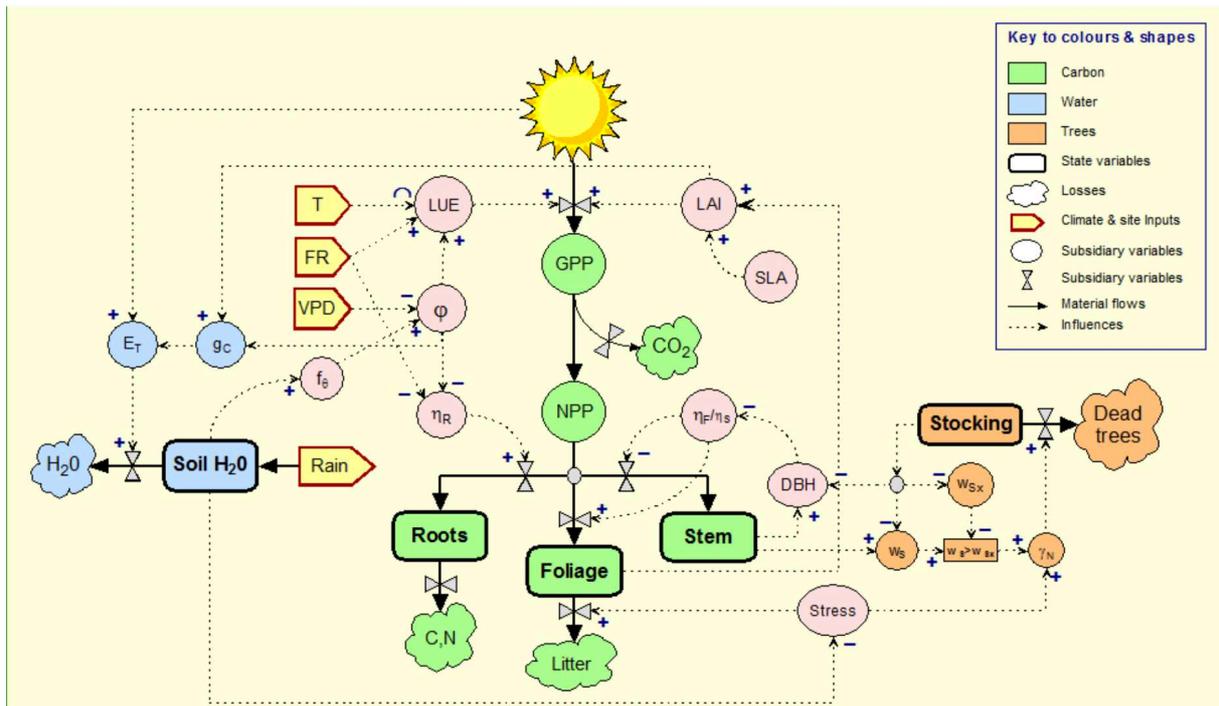


Figure 5. Diagramme du modèle 3P-G (Landsberg et Waring 1997) mettant en avant le principe d'efficacité d'utilisation de la lumière.

L'efficacité d'utilisation des rayonnements (Monteith 1972; Monteith et Moss 1977) est le principal mécanisme utilisé pour modéliser la croissance dans les modèles hybrides (Cf. Figure 5). En effet, l'utilisation des rayonnements est généralement le processus le plus affecté lorsque les cultures arboricoles subissent la concurrence des mauvaises herbes (Mason 2013). La concurrence directe pour la lumière influence clairement la quantité de lumière interceptée (Chan et Walstad 1987; Morris et Macdonald 1991; Burton 1993; Comeau et al. 1993; Richardson et al. 1999). Bien qu'il y ait une variation dans la forme de l'indice de compétition, le plus souvent une mesure de l'abondance des mauvaises herbes dans un voisinage fixe et la hauteur relative des mauvaises herbes par rapport à l'arbre focal est incorporée (Burton 1993; Richardson et al. 1996, 1999). La concurrence pour l'eau influe sur l'efficacité d'utilisation des rayonnements (Watt et al. 2003a, 2007; Mason et al. 2007), tout comme les limitations nutritionnelles (Bown et al. 2007) et les déficits de pression de vapeur élevés. Si les réductions observées de l'efficacité d'utilisation des rayonnements peuvent être injectées dans des modèles hybrides qui s'étendent au-delà de la phase d'établissement (Mason et al. 2011), alors il peut

être possible d'utiliser de tels modèles pour estimer les gains des traitements de préparation de site (Mason 2013).

## VII. Objectifs de l'étude

Cette étude a pour but d'amener des éléments de réponse sur les facteurs influençant la croissance juvénile des semis en plantation. Nous pouvons ainsi représenter notre environnement de croissance comme un système complexe et multifactoriel où les ressources du milieu, la végétation compétitrice et les semis sont en constantes interactions (Cf. Figure 6).

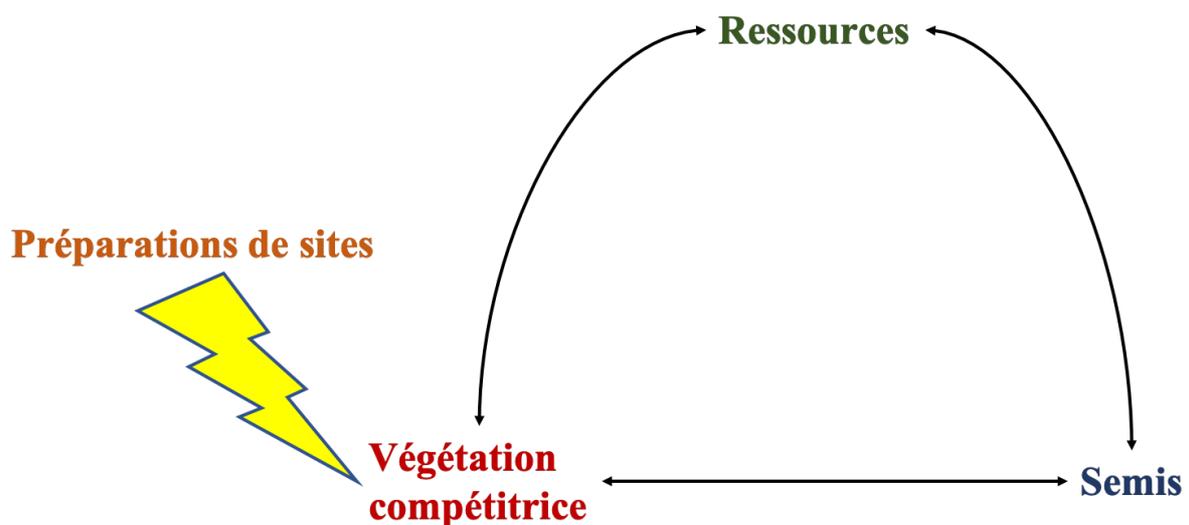


Figure 6. Schéma représentant le système d'étude.

Comme nous l'avons vu, la végétation herbacée, par l'intermédiaire de la compétition, a un fort impact sur le développement des semis. Afin de maximiser la production des plantations forestières, les professionnels du secteur emploient et développent différentes techniques de préparation du site afin de dégager le plant de cette compétition pour lui assurer les meilleures chances de survie et de croissance. Toutefois, les implications de telles pratiques sont souvent difficiles à estimer et il est nécessaire d'en constater les effets sur plusieurs années (Cf. Figure 7).

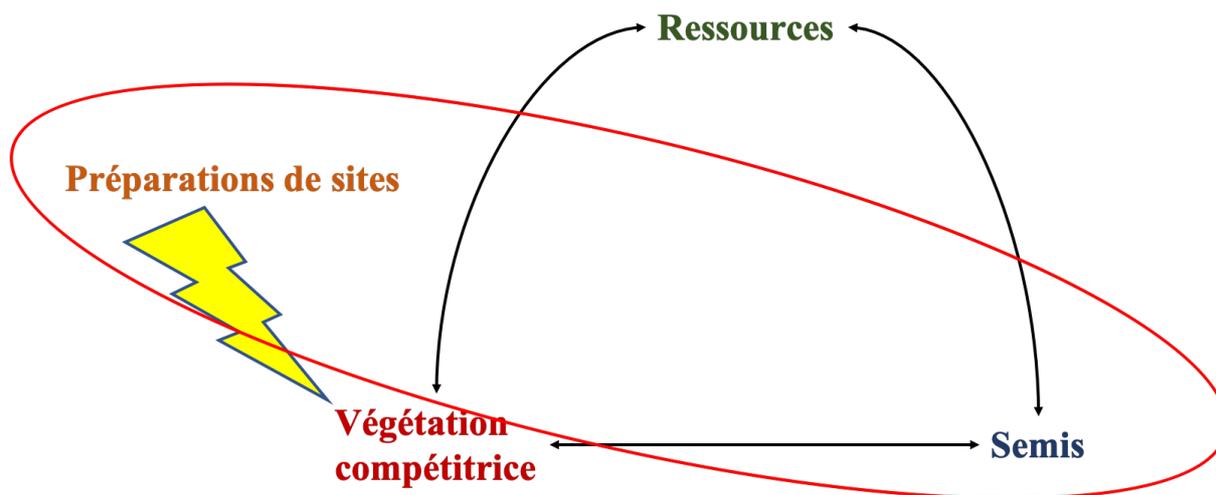


Figure 7. Schéma représentant le système d'étude avec la définition du premier objectif mettant en relation l'impact des préparations de site sur la croissance des semis.

Les préparations de site, par leur action de contrôle sur la végétation compétitrice, ont un impact sur tout le système. Bien souvent, la suppression de cette compétition a pour effet, entre autres, de maximiser le taux de ressources disponibles pour le semis ce qui se traduira par une meilleure croissance et par extension une productivité et une survie accrue sur la parcelle.

**Dans cette première partie nous faisons les hypothèses que :**

- 1. Les préparations de site ont un impact favorable sur la croissance des semis ;**
- 2. Que certains « types » de traitements sont plus favorables que d'autre ;**
- 3. Pour un même traitement la réponse est espèce dépendante.**

Pour répondre à cet objectif, nous avons constitué une base de données regroupant des expérimentations conduites en France sur la croissance juvénile de plusieurs essences commerciales cultivées selon différents traitements de préparation du site . Cette base de données référence plusieurs essences qui sont : chêne sessile, chêne pédonculé, peuplier, douglas, épicéa, pin laricio et pin sylvestre. Les différents itinéraires sylvicoles testés ont été regroupés en grandes catégories qui sont : préparation mécanisée, herbicide, fertilisation, amendement, traitements combinés, témoin sans intervention. Sur l'ensemble des profils fournis, par soucis de cohérence avec le sujet et d'homogénéité, seule la phase de croissance juvénile a été conservée.

Pour modéliser la croissance juvénile nous avons privilégié des modèles non linéaires de type exponentiel et mixtes en considérant le type de traitement comme un effet fixe (Objectif 1).

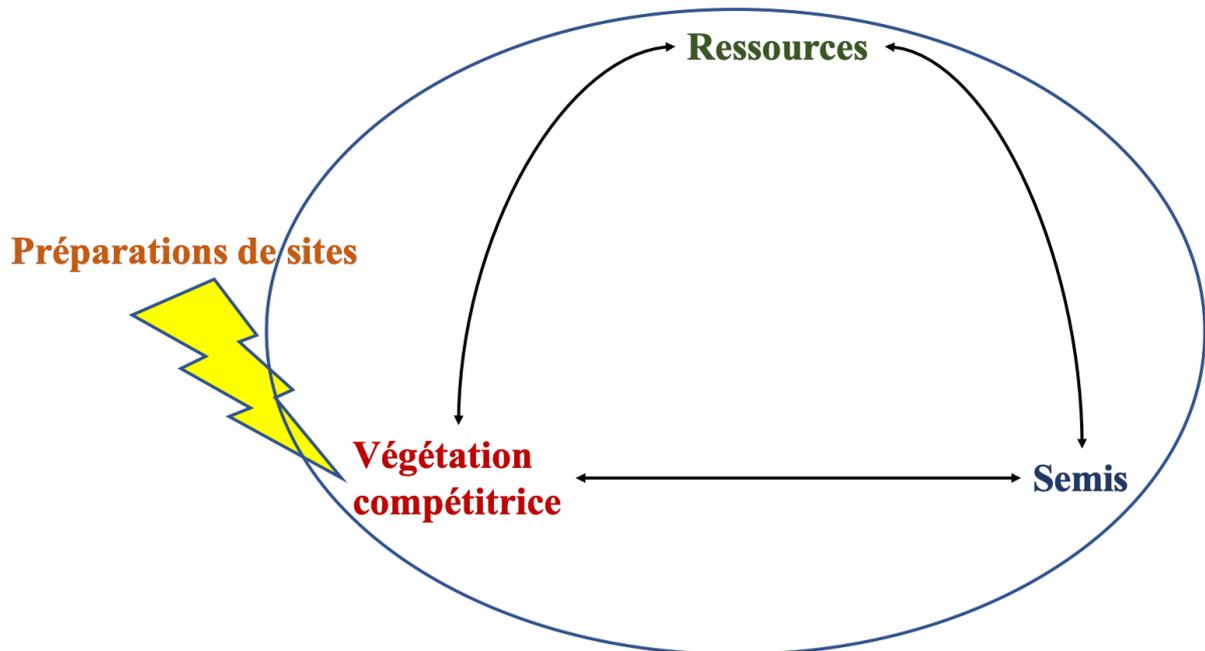


Figure 8. Schéma représentant le système d'étude avec la définition du second objectif décrivant les différentes relations entre niveau de ressource, végétation compétitrice et semis.

**Dans un second temps, nous nous intéresserons plus spécifiquement à la nature des relations entre ressources, végétation compétitrice et semis (Cf. Figure 8). Dans cette seconde partie, nous faisons les hypothèses suivantes :**

- 1. L'impact de la végétation compétitrice sur le niveau de ressources disponibles augmente avec l'intensité de la compétition ;**
- 2. Cet impact se traduit négativement sur la croissance des semis ;**
- 3. L'impact sur la croissance dépend du type de ressource.**

Pour répondre à cet objectif, un dispositif expérimental a été établi en Forêt de Fontaine d'Olive (51) où des semis de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) sont soumis à différentes intensités de compétitions croisées eau et lumière avec la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*). Les campagnes de mesure menées en 2018 et 2019 devront servir à mettre en relation les variables dendrométriques et climatiques collectées sur le terrain.

Tester nos hypothèses s'effectuera à travers une démarche en trois phases :

1. Étudier la croissance des semis de pin sylvestre en fonction du niveau de ressource observé. Création d'un modèle de croissance hybride (type potentiel réducteur) en fonction des ressources (Objectif 2.1).
2. Étudier le niveau de ressource observé en fonction des différents niveaux d'intensité de compétition croisés eau et lumière. Création de modèles de compétition pour les ressources (Objectif 2.2).
3. Étudier l'impact des différentes intensités de compétition sur la croissance des semis de pin sylvestre. Construction d'un modèle liant intensité de compétition et croissance sur la base des deux réalisations précédentes (Objectif 2.3).

**La combinaison de nos deux parties offre une démarche complémentaire. En effet, le premier chapitre s'attache à observer l'évolution des croissances juvéniles sous différents protocoles de préparation de site à un niveau pluriannuel. Le second chapitre rentre plus en profondeur car il explore la nature de la compétition entre fougère aigle et pin sylvestre à un niveau intra-annuel. La synthèse de ces deux approches devra nous permettre, par l'étude des différents impacts des traitements sylvicoles d'une part, et par l'observation des effets de la compétition sur les ressources et la croissance d'autre part, d'améliorer notre compréhension des mécanismes de la croissance juvénile en plantation et de proposer des pistes de réflexion pour optimiser cette dernière.**

Enfin, la mortalité, bien que composante essentielle de la réussite d'une plantation forestière, ne sera pas traitée ici. En effet, les données collectées dans nos deux parties ne sont pas suffisantes pour traiter ce processus.

Chapitre 1 : Modélisation de la croissance  
juvénile de plusieurs essences cultivées selon  
différents traitements de préparation du site

# I. Introduction

## I.1. La préparation de site

### I.1.1. Introduction aux préparations de sites

En foresterie, des méthodes de préparation du site sont utilisées pour créer des conditions optimales de germination (Löf et al. 2012; Aleksandrowicz-Trzcińska et al. 2017) principalement en limitant la compétition par les espèces concurrentes pour la lumière, pour l'eau et les nutriments (Nilsson et Örlander 1999).

De nombreuses recherches ont montré que le processus de régénération dépend de facteurs tels que la compétition herbacée, les attaques de ravageurs ou de microsites (Peterson et Pickett 1990; Brang 1998; Senn et Schönenberger 2001; Senn et al. 2002; Kupferschmid-Albisetti 2003; Rammig et al. 2007). La compétition pour les éléments nutritifs du sol, l'humidité ou la lumière peut être importante et cette dernière peut affecter considérablement la croissance des semis (Elliot et White 1987; Lauer et al. 1993; Nambiar et Sands 1993). De nombreuses études de gestion forestière montrent que la compétition interspécifique est de plus en plus influente avec le temps (Harrington et al. 1991) en réduisant la croissance en diamètre dans les premières années (Knowe et al. 2005).

La nécessité de réussir la plantation a conduit au développement d'un large éventail de méthodes de préparation du site qui pourraient être regroupées dans les catégories suivantes : amendements du sol, fertilisation, herbicides et mécanique mais aussi le génie écologique, les plantes de couverture et le bio-contrôle. Ces différentes stratégies ont souvent été combinées au fil du temps dans les forêts aménagées du monde entier (Munson et Timmer 1995; Nilsson et Allen 2003; Löf et al. 2006).

L'impact de la préparation du site sur la germination, la survie et la croissance des semis peut varier selon les conditions climatiques, le type de site ou les espèces d'arbres cultivées (Munson et Timmer 1995; Mäkitalo 1999; MacKenzie et al. 2005; Thiffault et al. 2010; Löf et al. 2012; Wallertz et Malmqvist 2013; Thiffault et Hébert 2017). Cependant, il est généralement admis que la productivité des jeunes plantations forestières est positivement corrélée à l'intensité de

la gestion (Thiffault et al. 2004; Löf et al. 2012; Bilodeau-Gauthier et al. 2013; Paquette et Messier 2013; Furtado et al. 2016).

Plusieurs études ont mentionné des réponses différentes à certains types de traitements. L'établissement et les traitements d'entretien peuvent avoir des effets variables sur le développement à long terme et le rendement des plantations. Ces caractéristiques de croissance sont représentées dans la littérature par le concept de réponses de croissance de type 1 et 2 (Snowdon et Warring 1984). Une réponse de croissance de type 1 se produit lorsque le traitement de l'établissement, ou plus généralement le traitement sylvicole, réduit le temps nécessaire au peuplement pour atteindre un stade de maturité donné. La réponse de type 2 est obtenue lorsqu'un gain proportionnel en augmentation de volume est obtenu tout au long de la période de rotation (Mason 2004; Cortini et al. 2010). Par conséquent, il est nécessaire de prendre en compte les espèces d'arbres, le site et l'intensité de gestion lors de l'analyse des impacts des traitements sylvicoles sur la croissance des semis.

Dans leur étude, Nilsson et Allen (2003) raffinent le concept et décrivent quatre types de réponses référencées par la bibliographie (Hughes et al. 1979; Morris et Lowery 1988) :

- **La réponse de type A**, qui se produit lorsque les gains de croissance sur les zones traitées continuent d'augmenter tout au long de la rotation ;
- **La réponse de type B**, qui se produit lorsque les gains de croissance réalisés au début de la rotation sont maintenus mais ne continuent pas d'augmenter après une période de réponse initiale ;
- **La réponse de type C**, qui se produit lorsque les gains de croissance précoces sont perdus par la suite ;
- **La réponse de type D**, qui se produit lorsque la croissance précoce sur les zones traitées tombe en dessous des niveaux observés sur les zones non traitées.

En règle générale, la réduction de l'abondance de la végétation herbacée concurrente ou l'amélioration à court terme du volume d'enracinement entraînera une réponse de type B (Sutton 1995; Nilsson et Örlander 1999) et dans le cas de la suppression de la compétition de la strate arborée cette réponse sera de type A (Glover et Zutter 1993; Zutter et Miller 1998; Cain 1999).

Toutefois, un traitement impliquant l'élimination d'éléments nutritifs provoquera une réponse de type C ou de type D (Nilsson et Allen 2003). Les auteurs alertent toutefois sur le caractère changeant de la réponse qui sera, pour un même type de traitement, variable en fonction des caractéristiques du site et de la manière dont les procédés de régénération sont appliqués.

### **I.1.2. Les engrais**

En ce qui concerne les engrais, les effets observés sont généralement positifs sur la productivité, la hauteur ou le LAI (Otsamo et al. 1995; Mason et Milne 1999; Borders et al. 2004; Laclau et al. 2008; Zhao et al. 2011; Akers et al. 2013). L'application d'engrais peut entraîner une augmentation à court ou à long terme de la disponibilité des éléments nutritifs et par extension une croissance accrue des semis en fonction de l'élément, des taux d'application et des caractéristiques du site (Nilsson et Allen 2003). Traditionnellement, la fertilisation au phosphore sur les sols déficients entraîne généralement une augmentation à long terme de la disponibilité de P, à l'origine de l'augmentation du rendement tout au long de la croissance (Ballard 1972; Pritchett et Comerford 1982; Gent Jr et al. 1986), tandis que la fertilisation azotée conduit souvent à une augmentation du rendement plus limitée dans le temps (Hynynen et al. 1998).

Néanmoins, les effets peuvent varier considérablement selon le site (Mason et Milne 1999), la composition et la diversité de la végétation du sous-étage (Thomas et al. 1999) car les engrais peuvent bénéficier aux espèces interférentes. Cette prolifération rapide du cortège floristique est en général la cause d'une diminution de la teneur en humidité du sol, ce qui peut parfois expliquer des problèmes croissants malgré la fertilisation (Allen et Lein 1998; Martin et Jokela 2004; Furtado et al. 2016). Il est donc courant de combiner l'utilisation d'engrais avec des méthodes de contrôle de la végétation pour observer un effet positif comme ce fut le cas pour Nilsson et Allen (2003) avec le Pin taeda.

### **I.1.3. Les amendements**

L'amendement du sol vise à améliorer les propriétés biologiques (C organique, microflore, microfaune), chimiques (nutriments, capacité d'échange cationique, pH) et physiques (structure, perméabilité, capacité de rétention d'eau) du sol (Bastian et Ryan 1986;

Sauerbeck 1987), mais n'a généralement qu'un faible impact sur la croissance des semis. Par exemple, Querejeta et al. (1998) ont montré une augmentation de la quantité de matière organique du sol ainsi qu'une augmentation de la survie de *Pinus halepensis*. Une recherche approfondie de cette équipe mettra en évidence d'autres effets tels que l'augmentation de la taille des agrégats du sol, qui est une source de meilleure rétention d'eau (Querejeta et al. 2000) pour cette espèce dans le même contexte.

Cette technique est particulièrement indiquée pour tirer le maximum de la symbiose mycorhizienne, qui est un facteur important dans l'établissement des plantules dans les zones dégradées (Roldán et Albaladejo 1994; Querejeta et al. 1998). Outre d'autres effets bénéfiques, cette association augmente l'absorption des nutriments (Roldán et Albaladejo 1994; Querejeta et al. 1998), facilite le transport de l'eau vers les racines des plantes (Duddridge et al. 1980; Parke et al. 1983) et agit comme un mécanisme de défense contre les organismes pathogènes. L'utilisation de mycorhizes et d'amendements dans le reboisement des zones dégradées a été largement étudiée et son efficacité a été démontrée (Marx 1975; Valdes 1985).

Les effets des amendements sont par nature persistants et, dans leur étude, Querejeta et al. (2000) soulignent la durabilité des effets dans le temps puisque des traces de ces derniers ont été trouvées dans l'eau du sol 4 ans après l'application lors de l'excavation des échantillons. Querejeta et al. (1998) est l'un des rares exemples cependant où la survie des semis de *Pinus halepensis* (Mill.) a augmenté après amendement du sol. Ceci explique pourquoi certains auteurs considèrent que des modifications de cette pratique sont nécessaires pour maintenir un niveau élevé de développement des cultures (Borders et al. 2004).

#### **I.1.4. Les herbicides et leur controverse**

L'utilisation d'herbicides est justifiée par la nécessité de contrôler la végétation concurrente (Örlander et al. 1990; Willoughby et al. 2010; McCarthy et al. 2011). Efficaces et peu coûteux (Löf et al. 2006), les herbicides sont souvent considérés comme la méthode la plus économique (George et Brennan 2002). La littérature mentionne généralement des augmentations de volume, de hauteur ou de survie (Wagner et al. 2006; South et Miller 2007; Thiffault et al. 2010; Youngblood et al. 2011) des plantes en diminuant la compétition aux

jeunes stades (South et Miller 2007). Elle mentionne également une disponibilité accrue de l'eau grâce à une réduction de l'absorption de la végétation herbacée (Hosseini Bai et al. 2014).

Néanmoins, leur efficacité sur une large gamme de plantes herbacées vivaces ou annuelles est contrebalancée par une possible contamination de l'eau du sol (Löf et al. 2006; Willoughby et al. 2010). Même si l'utilisation d'herbicide est aujourd'hui fortement critiquée par le public (Löf et al. 2006; Willoughby et al. 2010; McCarthy et al. 2011), elle a souvent été utilisée dans le passé pour lutter contre la végétation concurrente (Willoughby et al. 2010; McCarthy et al. 2011; Hosseini Bai et al. 2014). Ce risque environnemental explique pourquoi l'utilisation d'herbicides est considérée par le public comme nocive pour la gestion des écosystèmes au même titre que la coupe à blanc (Löf et al. 2006; McCarthy et al. 2011).

### **I.1.5. Les alternatives mécaniques**

Dans un contexte de méthodes chimiques interdites (Willoughby et al. 2010; Thiffault et Roy 2011; Dassot et Collet 2015), des méthodes de préparation mécanique des sites (MSP) se sont développées. L'impact des méthodes non chimiques ne semble pas avoir été bien étudié, mais il est généralement admis qu'elles sont moins dommageables que les méthodes chimiques (Willoughby et al. 2010). Pourtant, les MSP impliquent généralement des machines lourdes (Örlander et al. 1990), ce qui peut être problématique dans les écosystèmes où les perturbations et les tassements doivent être minimisés (Harvey et Brais 2002; Ampoorter et al. 2011; Löf et al. 2012).

La plupart des recherches à ce jour sur la MSP et la performance des plantations ont été menées à l'aide de quelques espèces d'arbres résineux (Löf et al. 2012). L'impact de la MSP sur la germination, la survie et la croissance des semis peut varier en fonction des conditions climatiques, du type de site ou des espèces d'arbres cultivées (Munson et Timmer 1995; Mäkitalo 1999; MacKenzie et al. 2005; Thiffault et al. 2010; Löf et al. 2012; Wallertz et Malmqvist 2013; Thiffault et Hébert 2017). La préparation mécanique du site améliore souvent la survie et la croissance des semis (Nambiar et Sands 1993). Cependant, si l'on n'utilise pas des méthodes intensives avec beaucoup de perturbations, c'est un outil plutôt inefficace pour contrôler la végétation concurrente. En effet, les MSP impliquent le plus souvent une exposition

de sol minéral après l'enlèvement de sol organique ou le mélange des deux (Sutton 1993; MacKenzie et al. 2005).

Cette intervention a pour effet d'altérer les caractéristiques physiques du sol telles que la teneur en humidité du sol, l'aération, la température ou la granulométrie, ainsi que ses propriétés chimiques telles que la teneur en matière organique, la disponibilité des nutriments ou le pH (Archibold et al. 2000; Heiskanen et al. 2007; Piirainen et al. 2007). En outre, la plupart des MSP peuvent être à l'origine de l'érosion du sol lorsque la technique est inadaptée au site et / ou au climat (Löf et al. 1998; Alcázar et al. 2002). Des méthodes telles que la scarification, la mise en butte et le sous-solage entraînent également de multiples interactions sur les propriétés physiques et chimiques du sol qui affectent les performances des plantes, et il peut donc être difficile de déterminer la relation de cause à effet réelle de toute réponse positive des semis (Wagner et al. 2006; McCarthy et al. 2011; Löf et al. 2012; Buitrago et al. 2015; Aleksandrowicz-Trzcńska et al. 2017).

Les MSP ont par exemple un fort impact sur le cycle de C par plusieurs mécanismes (McLaughlin et al. 2000; Post et Kwon 2000; Bernoux et al. 2006) que cela soit par :

- a) Cassage des agrégats du sol qui protègent la matière organique du sol de la décomposition ;
- b) Stimulation court terme de l'activité microbienne à travers une aération améliorée ;
- c) Mixage de résidus frais dans le sol.

La perturbation mécanique du sol peut également avoir un effet sur la dynamique du C par modification du microclimat de surface du sol et par extension de sa teneur en eau et de sa température (Mallik et Hu 1997; Pérez-Batallón et al. 2001). L'amélioration des flux de CO<sub>2</sub> après action mécanique sur les sols a été démontrée pour un large panel de sols et de conditions climatiques à court-terme (Scala et al. 2005) ou à moyen-terme (Mallik et Hu 1997) par mesure de respiration du sol. En règle générale, les effets de la perturbation du sol sur les flux de CO<sub>2</sub> sont fortement dépendants du climat, de la texture du sol et des stocks de C initiaux (Post et Kwon 2000; Six et al. 2002). Dans leur étude, Nouvellon et al., (2008), n'ont pas constaté de différence vis-à-vis de ces flux après traitement mécanique des sols sur sol tropical sableux (i.e.

savane) et ont même remarqué une croissance juvénile supérieure, probablement due à la diminution de la résistance du sol à la pénétration et à un meilleur enracinement des semis.

Quand le transfert de gaz est limité, le métabolisme des racines et de la communauté microbienne symbiotique résulte en une concentration plus élevée de dioxyde de carbone. Au fur et à mesure que les phases liquides et gazeuses s'équilibrent, un accroissement de la quantité de CO<sub>2</sub> dissoute réagit avec l'eau et génère une élévation d'acide carbonique. Si le pH n'est pas trop bas, une fraction de cet acide carbonique se dissocie conduisant à la formation d'ions H<sup>+</sup> et de bicarbonate. La hausse brutale de l'activité ionique de H<sup>+</sup> provoque une désorption de cations échangeables (Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> et K<sup>+</sup>) dans la solution du sol. Quand l'eau descend le long de la colonne du sol, ces cations sont lessivés à travers les horizons successifs avec les ions bicarbonates mobiles pour équilibrer les charges du sol. L'ensemble de ce processus est décrit par McColl & Cole (1968).

Par ailleurs, l'accumulation de dioxyde de carbone entraîne un appauvrissement du sol en oxygène. Les premiers microsites à devenir anoxiques sont généralement ceux avec de larges agrégats en profondeur. Avec la chute du taux d'oxygène, le potentiel d'oxydo-réduction chute également. Dans la course à la respiration anaérobie par les communautés hétérotrophes, obligatoire ou facultative, un grand nombre de nutriments sous forme minérale peuvent servir d'accepteurs d'électrons finaux affectant dramatiquement le statut nutritionnel du sol. En conséquence, la dénitrification ainsi que la réduction du manganèse et du fer et la réduction du sulfate se produisent en général juste après la chute du potentiel d'oxydo-réduction (Bohn et al. 1985).

En raison des problèmes environnementaux consécutifs aux opérations causées par de vastes zones de perturbation du sol, les MSP ont eu une assez mauvaise réputation. Pour ces raisons, les MSP sont considérées comme des outils plutôt faibles pour le contrôle de la végétation par rapport à d'autres techniques de préparation du site (Löf et al. 2012).

## I.2. Objectif du chapitre

Pour Mason et Dzierzon (2006), les modèles de croissance et de rendement sont très vagues sur les processus de développement dans le temps et sont principalement utilisés pour la prise de décision et la planification sylvicoles. En effet, les gestionnaires de plantations forestières voient souvent le monde différemment des scientifiques qui étudient la gestion de la végétation, et cette différence se reflète dans les types de modèles que chacun préfère. Les gestionnaires de plantations forestières, bien que souvent très intéressés par les systèmes écologiques, sont souvent tenus de gérer des budgets et les investissements, tandis que les scientifiques sont généralement motivés par de nouvelles découvertes sur le comportement des plantes.

Pour Weiskittel et al. (2011), la pratique de la foresterie est principalement centrée sur la sélection et l'application du meilleur ensemble de traitements sylvicoles nécessaires pour atteindre les objectifs du propriétaire foncier et de la société. Par conséquent, l'une des principales utilisations des modèles de croissance et de rendement des forêts consiste à projeter les conséquences à long terme de ces diverses décisions sylvicoles au niveau des peuplements, particulièrement s'il s'agit de plantation (Mason et Dzierzon 2006). Il s'agit d'une utilisation importante des modèles car l'installation et la maintenance des essais sur le terrain à long terme sont coûteuses et prennent du temps. De plus, toutes les combinaisons de traitements ne peuvent pas être reproduites à travers le paysage. La recherche d'un système sylvicole optimal dépend donc souvent des projections obtenues à partir d'un modèle de croissance. Les entreprises de produits forestiers peuvent prendre des décisions financières importantes sur la base des résultats d'un modèle de croissance unique (Weiskittel et al. 2011).

Nos objectifs pour ce chapitre sont donc de plusieurs natures. Dans un premier temps, nous devons solliciter nos partenaires pour collecter et assembler des données de croissance juvéniles qui renseignent différents parcours sylvicoles et dont la densité de plantation est faible pour pouvoir s'affranchir de la compétition intraspécifique. La base de données assemblée, les analyses effectuées dans un second temps devront permettre de tester les hypothèses suivantes :

1. Quel est l'impact des différents types de préparation de site sur la croissance des semis ?

2. Existe-t-il des préparations de site plus performantes que d'autres en termes de croissance des semis ?
3. Pour une même préparation de site, la réponse de croissance des semis est-elle espèce – dépendante ?

La croissance des arbres peut être définie comme l'augmentation des dimensions d'un arbre individuel au fil du temps (Weiskittel et al. 2011). Les dimensions les plus couramment mesurées sont la hauteur et le diamètre, car ce sont des mesures pratiques qui sont fortement corrélées avec le volume et la biomasse du bois (Bowman et al. 2013). Les modèles de croissance au cours de la durée de vie d'un arbre varient en fonction de la dimension mesurée. Alors que les schémas de croissance varient selon les espèces d'arbres et les conditions de croissance (Héroult et al. 2011), en général, la hauteur augmente rapidement quand un arbre est jeune, mais tend à se stabiliser lorsqu'un arbre atteint la maturité et l'augmentation de la hauteur peut approcher zéro. Le diamètre de la tige augmente relativement régulièrement au cours de la durée de vie d'un arbre (Hann et Larsen 1991; Héroult et al. 2011; Weiskittel et al. 2011). Dans le cadre de la modélisation juvénile, des équations exponentielles distinctes ont été ajustées pour différentes combinaisons d'espèces, de type de stock et de stockage (Mason 2001).

Pour intégrer la préparation de site au modèle, il faut considérer que les réponses des peuplements au traitement produisent à la fois un effet direct et un effet indirect (Miller et Tarrant 1983; Auchmoody 1985). Ici, l'effet direct sera défini comme la différence entre l'accroissement entre une parcelle traitée et une parcelle non traitée qui possède des attributs structurels d'arbre et / ou de parcelle identiques. Trouver des parcelles non traitées ou des arbres avec des attributs structurels identiques peut être un défi (Duzan et al. 1982), et les différences entre les attributs structurels des parcelles non traitées et traitées peuvent masquer les effets d'un traitement (Wells et al. 1976).

Trois approches sont couramment utilisées pour représenter les traitements sylvicoles dans les modèles de peuplements (Weiskittel et al. 2011) :

1. Ajuster des équations séparées pour les parcelles traitées et non-traitées ;

2. Ajuster une équation unique qui incorpore des variables prédictives pour le traitement aux ensembles des données qu'il s'agisse de parcelle traitée ou non ;
3. Ajuster une équation avec un modificateur de traitement qui est soit un multiplicateur soit un additif d'une équation non traitée développée séparément.

Les trois méthodes ont utilisé soit des techniques de régression linéaire appliquées à une linéarisation log – log de la forme de modèle non linéaire sous-jacente, soit des techniques de régression non linéaire, pour estimer les paramètres des équations (Weiskittel et al. 2011).

Pour Weiskittel et al. (2011), ce qui caractérise la seconde approche, c'est de pouvoir être exécutée d'une manière qui confond non seulement les effets directs et indirects des traitements, mais aussi la réponse au traitement et la réponse non traitée, de sorte que la séparation des divers éléments de la réponse devient impossible. Les auteurs attirent toutefois l'attention sur le fait que la seconde approche peut également produire une composante de l'équation qui sert de modificateur de traitement multiplicatif ou additif. Si tel est le cas, la deuxième méthode estime simultanément les paramètres à la fois pour la partie arbre / peuplement non traitée de l'équation et pour le modificateur de traitement.

Par ailleurs, des problèmes dans la matrice de corrélation des variables prédictives se répercutent également sur les modèles non linéaires (Seber et Wild 2003), et une mauvaise spécification des formes de modèles non linéaires peut également conduire à des prédictions biaisées et incohérentes (Kmenta 1997; Ritz et Streibig 2008). Par conséquent, l'estimation simultanée des paramètres à la fois d'une équation non traitée et d'un modificateur de traitement peut être considérée comme réussie si elle conduit à une équation qui partitionne avec précision la réponse globale de l'attribut dans la partie à la fois due et non due au traitement. Une partition réussie se traduira par un modificateur qui caractérise l'effet direct du traitement (Weiskittel et al. 2011).

## II. Matériels et méthodes

### II.1. Sélection et organisation des données de croissance

De nombreux essais de préparation du site ont été réalisés en France. Nous avons rassemblé les données de certaines de ces expériences afin de créer une base de données comprenant des données d'expériences où des mesures répétées de la hauteur ou du diamètre des arbres individuels à hauteur de poitrine ont été prises au cours des vingt premières années après la plantation. Ces données couvraient une période allant des années 1960 à nos jours, qui reflétaient un grand nombre de traitements, dont certains ne sont plus utilisés.

La base de données comprenait sept espèces réparties sur 23 sites différents et 89 traitements (voir Figure 9). Parmi les sept espèces, trois étaient à feuilles caduques : le peuplier (*Populus spp.* Voir matériel supplémentaire pour plus de précision), le chêne pédonculé (*Quercus robur L.*) et le chêne sessile (*Quercus petraea Liebl.*), quatre étaient des conifères : le douglas (*Pseudotsuga menziesii Franco*), le pin laricio (*Pinus nigra var. corsicana Hyl.*), le pin sylvestre (*Pinus sylvestris L.*) et l'épicéa (*Picea abies L.*). Étant donné que les deux espèces de chênes présentent des profils de croissance similaires au cours de leurs périodes juvéniles (Parelle et al. 2007; Annighöfer et al. 2015; Collet et al. 2017), elles ont été regroupées sous l'étiquette *Quercus spp.* pour l'analyse. Trente-six origines génétiques différentes du Douglas ont été utilisées dans les expériences.

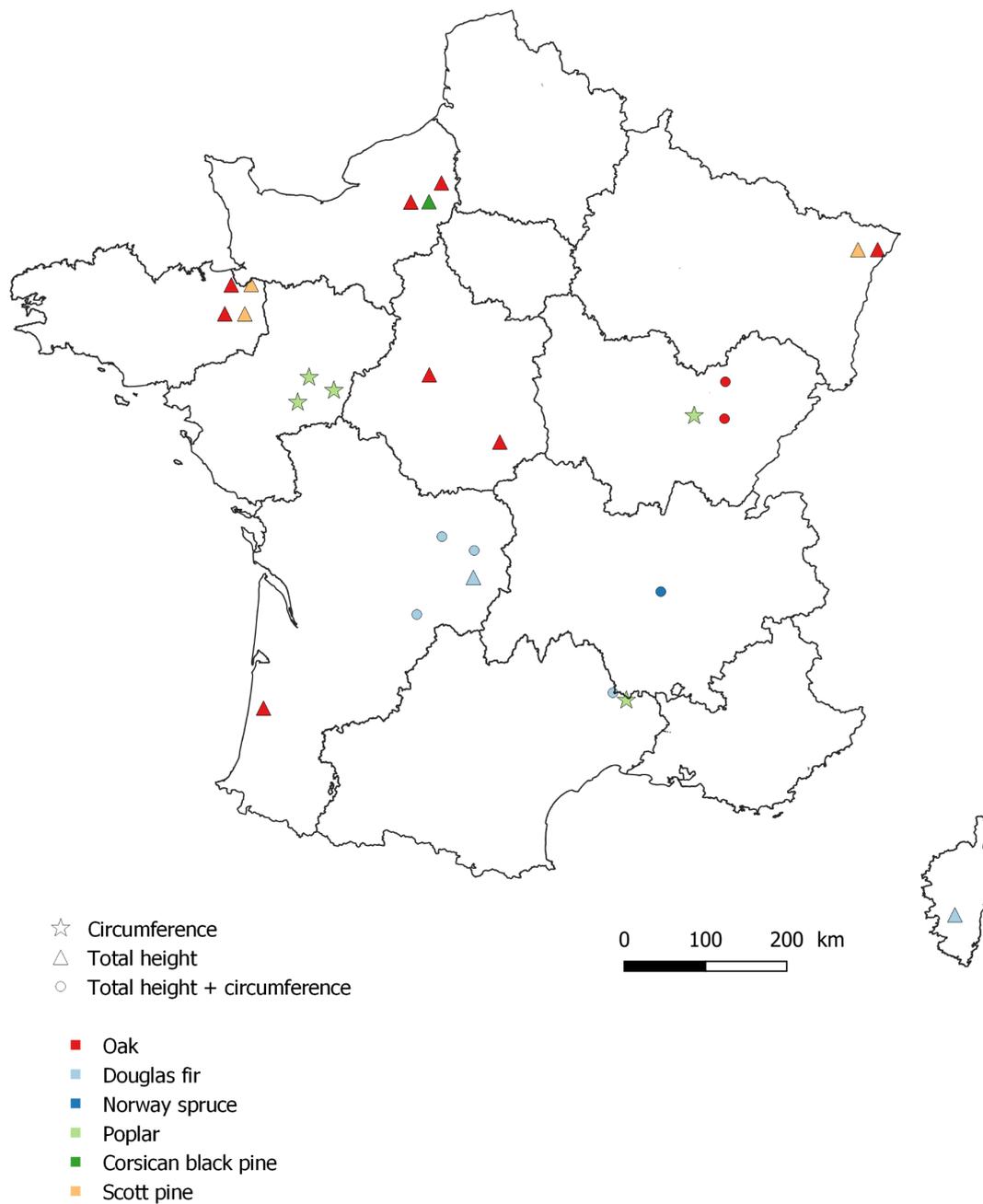


Figure 9. Cartes des différents dispositifs expérimentaux : localisation, essences et mesures disponibles.

Une grande variété de traitements a été testée à travers les différentes expériences. Les méthodes ont été regroupées en sept principaux types de préparation du site appliqués pendant la période juvénile (voir Annexe 3):

- 1) Les traitements mécaniques font référence à la préparation du site à l'aide d'outils mécaniques pour réduire les contraintes du sol ou pour contrôler la végétation concurrente, quel que soit le type d'outil utilisé, l'année et la saison des opérations.
- 2) Les traitements de fertilisation représentent l'utilisation d'engrais indépendamment de leur concentration ou de la période d'application.
- 3) Les traitements herbicides représentent l'utilisation d'herbicides indépendamment de leur matière active, de leur concentration ou de la période d'application.
- 4) Les traitements de fertilisation hybrides combinant des méthodes mécaniques et de fertilisation.
- 5) Les traitements aux herbicides hybrides combinant des méthodes mécaniques et herbicides.
- 6) Les traitements d'amendement sans considération de leur matière active, de leur concentration ou de leur période d'application.
- 7) Les traitements témoins ont indiqué l'absence de toute intervention.

Pour éviter toute confusion, nous désignerons désormais ces sept catégories comme des types de préparation de site. Chaque type comprenait des méthodes connues pour différer par l'intensité de leur effet sur la performance des semis. Cependant, compte tenu du nombre d'observations dans la base de données, il n'a pas été possible de créer une typologie plus détaillée des traitements de préparation du site.

Dans toutes les expériences, les traitements ont été appliqués au niveau de la parcelle, chaque parcelle contenant entre 52 et 2551 arbres (voir Annexe 4 et Annexe 5). Le nombre de

traitements par site variait entre 2 et 8, et le nombre de répétitions pour chaque traitement, entre 1 et 3. Dans la plupart des expériences, les parcelles étaient regroupées en blocs.

La base de données a fourni des mesures répétées de la hauteur totale de l'arbre (cm) et du diamètre à hauteur de poitrine (cm). Cependant, la hauteur et le diamètre n'ont pas été mesurés sur tous les sites et beaucoup d'entre eux n'ont fourni que des données de hauteur ou de diamètre (voir Annexe 6). Sur les sites où la hauteur et le diamètre étaient mesurés, ils n'étaient pas toujours mesurés en même temps. Certains sites ont montré des mesures de hauteur pendant les premières années et des mesures de diamètre par la suite. La mortalité des arbres n'a pas été prise en compte dans l'analyse. Les hauteurs et les diamètres des plants morts à un moment donné au cours de l'expérience n'ont pas été écartés. Ils ont été intégrés dans l'analyse jusqu'à la mort des plants.

La durée de la période de surveillance variait également d'une expérience à l'autre (voir Annexe 6). Puisque l'étude s'est concentrée sur la période de croissance initiale suivant la plantation, nous avons conservé les mesures prises dans les 20 premières années après la plantation et avons écarté les autres. Une première série de modèles sigmoïdes a été adaptée aux profils de croissance complets ce qui nous a permis de les couper au point d'inflexion de la courbe. La limite d'âge que nous avons obtenue a été comparée et validée avec celles décrites dans la littérature (Clark 1983). Le rejet des mesures effectuées plus de 20 ans après la plantation a permis de ne conserver que la phase de croissance exponentielle, qui correspond à la période juvénile pour toutes les espèces étudiées.

Pour évaluer l'impact de la limite d'âge, nous avons comparé les régressions effectuées en utilisant des limites d'âge de 10 et 15 ans et nous n'avons observé aucune différence significative dans les paramètres de régression. Un seuil de 20 ans semblait le meilleur compromis entre la durée de la période d'étude (des périodes plus longues auraient apporté plus d'informations) et le nombre de données disponibles pour l'étude (des périodes plus courtes auraient permis d'intégrer plus de jeux de données dans l'étude).

## II.2. Définition du modèle et analyses statistiques

Il y avait une grande variabilité dans la base de données en raison de la diversité des contextes sylvicoles, des sols et des techniques de préparation du site. Par exemple, le chêne était en grande partie surreprésenté avec un grand nombre de sites alors que le pin n'a été trouvé que sur un seul site. De plus, les différents types de préparation de site n'étaient pas nécessairement répétés d'un site à l'autre et d'une espèce à l'autre. En conséquence, il était impossible d'ajuster un modèle unique qui aurait englobé toutes les espèces, et nous avons ajusté un modèle pour chaque espèce indépendamment.

La base de données était déséquilibrée entre les espèces, les sites et les traitements, et certaines combinaisons site x espèces n'étaient représentées que dans un seul site.

Nous avons adapté des modèles de puissance aux premières années de croissance individuelle des semis. Certains modèles ont été construits pour inclure les effets des facteurs environnementaux et des activités de gestion sur les cultures juvéniles (Mason et al. 1997; Mason 2001) et ont de meilleures propriétés du point de vue des mensurations. Cependant, l'abstraction de ces approches limite leur capacité à représenter un système hautement dynamique avec une végétation concurrente changeante et des influences microclimatiques. Ainsi, nous choisissons cette forme de modèle pour le potentiel de modélisation qu'elle offre et que nous souhaitons conserver dans le second chapitre pour établir un fil conducteur sur l'étude. Ce type de modèle est tiré de la littérature (Clark 1983). Il est souvent utilisé pour représenter le rendement des arbres juvéniles (Mason et al. 1997, 2007; Mason 2001; McKay et Mason 2001) et peut être exprimé comme suit :

$$Y_t = Y_0 + \alpha t^\beta + \varepsilon$$

*Équation 1. Modèle de croissance exponentielle adapté à la période juvénile (Clark 1983).*

où  $Y_0$  correspond aux valeurs initiales des variables dendrométriques  $Y$  (hauteur ou diamètre de l'arbre),  $t$  est le temps écoulé depuis la plantation (années),  $Y_t$  est le  $Y$  observé au temps  $t$ ,  $\alpha$  et  $\beta$  sont les paramètres du modèle à estimer et  $\varepsilon$  est un terme d'erreur résiduel. Dans des études antérieures, il a été démontré que les paramètres du modèle étaient liés de manière linéaire au site, à la gestion de la végétation, à la préparation du site et aux effets sur la qualité des semis.

Le modèle montré dans l'Équation 1 permet une baisse du taux de croissance relative qui se produit à mesure que les arbres juvéniles grandissent (Kironko et Mason 2003).

La structure hiérarchique de la base de données, c'est-à-dire des arbres imbriqués dans des parcelles, imbriqués dans des blocs, imbriqués dans des sites, a probablement abouti à des données auto-corrélées et à une violation de l'hypothèse d'indépendance. L'utilisation de techniques statistiques traditionnelles fondées sur les estimateurs des moindres carrés conduit à un niveau de signification biaisé des effets fixes lorsque l'hypothèse d'indépendance ne tient pas (Gregoire et al. 1995). L'approche du modèle à effets mixtes (à la fois aléatoires et fixes) permet d'assouplir l'hypothèse d'indépendance, par la spécification d'effets aléatoires dans le modèle.

Différents niveaux d'effets aléatoires ont été testés dans le modèle : arbre, parcelle, bloc et site. Les critères d'information Akaike et Bayésien (Pinheiro 2000 p.84) ont été utilisés pour sélectionner les modèles qui correspondaient le mieux aux données. En plus des critères, des corrélations empiriques ont été calculées sur les résidus normalisés pour identifier les corrélations persistantes résiduelles, qui ne seraient pas expliquées par les effets aléatoires (Fortin et al. 2008).

Le modèle générique, ajusté séparément pour la hauteur ou le diamètre, résultant de ce processus de sélection pourrait être exprimé comme suit :

$$y_{(t)ijkl} = y_{0ijkl} + (\alpha_s + b_{i,1} + b_{ij,1} + b_{ijk,1} + b_{ijkl,1}) t_{ijkl}^{\beta_s + b_{i,2} + b_{ij,2} + b_{ijk,2} + b_{ijkl,2}} + \varepsilon_{ijkl}$$

Équation 2. Adaptation du modèle sélectionné pour l'ajustement aléatoire multi-niveaux.

où  $y_{(t)ijkl}$  est la hauteur ou le diamètre de l'arbre pris sur l'arbre  $l$  de la parcelle  $k$  du bloc  $j$  du site  $i$  et;  $t_{ijkl}$  est l'âge de l'arbre (an);  $\alpha_s$  et  $\beta_s$  sont les paramètres d'effets fixes;  $b_{x,i}$ ,  $b_{x,ij}$ ,  $b_{x,ijk}$  et  $b_{x,ijkl}$  (où  $x = 1$  ou  $2$ ) sont des effets aléatoires de site, de bloc, de parcelle et d'arbre, respectivement; et  $\varepsilon_{ijkl}$  est le terme d'erreur résiduel. Chaque niveau d'effets aléatoires est en fait représenté par un vecteur de deux effets aléatoires, par ex.  $b_i = (b_{i,1}, b_{i,2})^T$ . On suppose que ces vecteurs d'effets aléatoires suivent des distributions normales bivariées avec une moyenne de 0 et une variance à estimer. De même, le terme d'erreur résiduelle  $\varepsilon_{ijkl}$  est supposé suivre une distribution normale multivariée avec une moyenne de 0 et une variance-covariance  $R$ . Les tests

préliminaires incluait des effets aléatoires de bloc, mais le processus de sélection du modèle a révélé qu'il n'était pas significatif et que ce niveau d'effets aléatoires était retiré des analyses ultérieures.

Sur la base de simulations de Monte-Carlo, nous avons réalisé des t-tests pour discriminer les types de traitement à 5, 10 et 15 ans. Les différences perçues comme très significatives se reflètent dans les chiffres par des intervalles de confiance non chevauchants entre deux types de traitements. Des intervalles de confiance et des comparaisons entre différents traitements à différentes dates cibles ont été obtenus à l'aide de simulations de Monte Carlo.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec R (version 3.3.2, R Core Team, 2016). Les modèles mixtes non linéaires ont été ajustés à l'aide du package nlme ver. N 3.1-131 (Pinheiro et al. 2019).

### III. Résultats

Les résultats sont présentés par espèce. Les prévisions de diamètre et de hauteur sont présentées dans les Figure 10 et Figure 11. Les Table 2 et Table 3 présentent les résultats des modèles par espèce et traitement. Les valeurs des estimations de paramètres obtenues à partir des modèles sont présentées en Annexe 1 et Annexe 2.

Nous procéderons à l'analyse de ces résultats en deux temps en commentant d'abord les résultats généraux issus des différents modèles de diamètre et de hauteur. Par la suite, nous étudierons au cas par cas plus en détail les différentes essences présentes dans nos analyses.

#### III.1. Résultats de diamètre

Les résultats de diamètre présentés respectivement dans la Figure 10 et la Table 2 présentent les estimations de l'évolution des variables dendrométriques de diamètre pour trois essences au cours du temps. Ces données doivent néanmoins être abordées avec la plus grande prudence en raison d'un déséquilibre des données entre les essences et dans les traitements.

En effet, dans le cas d'étude du chêne, les amendements n'étaient présents que sur un seul des sites de notre base de données, là où tous les autres traitements étaient répliqués sur plusieurs sites. Ce constat doit être également fait pour le peuplier, où le traitement témoin n'était présent que sur un seul site contrairement aux autres. Dans de tels cas de figure, il n'est pas possible de différencier les effets liés aux types de traitement et les effets liés aux sites. Par ailleurs, ce déséquilibre dans les données peut être la source de la marge d'erreur anormalement élevée de ces courbes.

Dans le cas de l'épicéa, nous n'avons à notre disposition qu'un seul site renseignant des valeurs de diamètre. Dans cette optique, il ne nous est également pas possible de faire une interprétation robuste car, sans réplication, le modèle ne peut faire la part des effets liés au traitement et des effets liés au site.

Toutefois, en prenant bien soin de considérer les courbes qui ne présentent pas ces problèmes, il est possible de mettre en avant le fait que, dans le cas du chêne comme dans celui du peuplier, les traitements de type herbicide et de type mécanique semblent avoir la même

efficacité. En effet, la Figure 10 met en avant que les intervalles de confiance de ces deux types de traitement se chevauchent fortement (cas du peuplier) voire totalement (cas du chêne). Ces observations sont confirmées par la Table 2 où les valeurs estimées de diamètre pour le chêne sont très proches en termes d'estimation moyenne à tous les âges de référence. Dans le cas du peuplier la différence de diamètre à 5 ans entre les traitements mécaniques (12,5 cm) et les traitements herbicides (13,3 cm) est minime et les intervalles de confiance se chevauchent largement.

En définitive, bien que déséquilibrées, ces données nous ont permis de tirer un premier enseignement de ces analyses. Si l'on considère la variable dendrométrique de diamètre et sur le seul critère de performance, nous n'avons pu établir aucune différence significative entre les techniques utilisant les herbicides et celles mettant en œuvre une mécanisation du site.

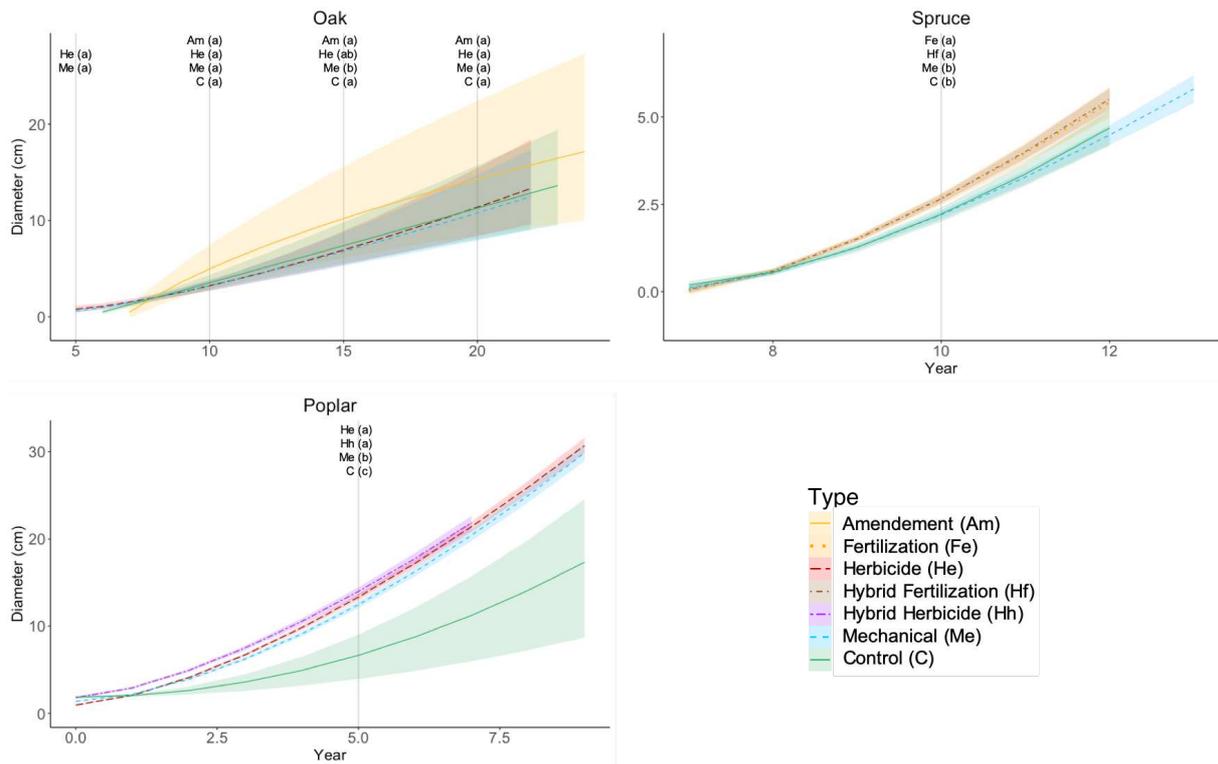


Figure 10. Diamètre à hauteur de poitrine du chêne, épicéa et peuplier cultivés selon différentes méthodes de préparation du site (Am : amendement ; Fe : fertilisation ; He : herbicide ; Hf : fertilisation hybride ; Hh : herbicide hybride ; Me : mécanique ; C : témoin) : valeurs prédites et intervalles de confiance à 95%. Les valeurs moyennes des traitements ont été comparées à 5, 10, 15 et 20 ans à l'aide d'un test Monte-Carlo à intervalles de confiance à 95% : les valeurs moyennes suivies de la même lettre ne diffèrent pas significativement à la date du test. Les échelles X et Y diffèrent selon les graphiques.

Espèces	Traitement	Age	Diamètre prédit (cm)		
			Inf	Moyenne	Sup
Chêne sessile et pédonculé	Amendement	10	2.9	5.0	7.5
		15	6.1	10.2	15.6
		20	8.4	14.3	22.3
	Herbicide	10	2.7	3.2	3.8
		15	5.4	6.9	8.9
		20	8.4	11.4	15.4
	Mécanique	10	2.8	3.2	3.8
		15	5.3	6.8	8.8
		20	7.9	10.8	14.7
	Témoin	10	2.8	3.5	4.4
		15	5.5	7.4	9.8
		20	8.0	11.3	15.7
Épicéa	Fertilisation	10	5.0	5.4	5.9
	Hybride Fertilisation	10	5.2	5.5	5.8
	Mécanique	10	4.2	4.5	4.8
	Témoin	10	4.2	4.7	5.2
Peuplier	Herbicide	5	13.0	13.3	13.7
	Hybride Herbicide	5	13.5	14.0	14.5
	Mécanique	5	12.1	12.5	12.9
	Témoin	5	4.0	6.7	9.0

Table 2. Diamètre des semis prédits à différents âges (moyenne et intervalles de confiance de 0,95).

## III.2. Résultats de hauteur

Les résultats de hauteur présentés respectivement dans la Figure 11 et la Table 3 présentent les estimations de l'évolution des variables dendrométriques de hauteur pour 5 espèces au cours du temps. Dans l'ensemble, hormis pour l'épicéa, qui ne se base que sur un seul site et le douglas, qui n'a pas de répétition de chaque type de traitement sur tous les sites, les résultats de hauteurs présentent des simulations plus fiables. Nous baserons donc notre interprétation des résultats sur l'ensemble des essences à l'exception du douglas qui, ne présentant qu'un seul site, ne permet pas de distinguer les effets de site des effets de traitement. Les différents graphiques présentés dans la Figure 11 nous permet d'établir 4 grandes observations.

**En premier** nous pouvons voir que, exception faite des traitements de type amendements dans les dernières années, les techniques de préparation du sol quelles qu'elles soient sont supérieures au traitement témoin. Si l'on regarde les intervalles de confiance présentés en Figure 11, nous pouvons voir que hormis pour l'épicéa, l'écart est significatif à partir de 5 ans.

**En second**, les résultats présentés par la simulation de hauteur sur le chêne dans la Figure 11 nous montre que les traitements de type amendement sont performante à 5 ans (seconde meilleure courbe), supplantés par les traitements de type herbicide et de type mécanique à 10 ans et comparables au témoin à 20 ans. En étudiant plus spécifiquement la Table 3, nous pouvons constater que les estimations de hauteur pour le chêne à 20 ans sont d'à peu près 10m pour les traitements de type amendements, contre 9,85m pour les traitements de type témoin. Les bornes supérieures et inférieures des intervalles de confiance constatés pour ces deux traitements sont tout à fait comparables à cet âge.

**En troisième**, pour les essences qui présentent à la fois les traitements de types mécaniques et de type herbicide tel que c'est le cas pour le chêne, le pin laricio et le pin sylvestre, nous pouvons remarquer que les performances sont identiques. En effet, la Figure 11 et la Table 3 présentent des estimations de hauteur et des intervalles de confiance tout à fait comparables pour ces deux types de traitements, quel que soit l'âge considéré.

Enfin, pour les essences telles que le chêne ou l'épicéa, les traitements mixtes sont les plus performants. En effet, la Figure 11 et la Table 3 nous montrent que ces traitements constituent systématiquement les meilleures estimations de valeurs aux âges où ils sont comparés étant soit très significativement supérieures aux autres types de traitements (cas du chêne) ou égales par les traitements les plus performants sur les essences considérées (cas de l'épicéa avec les traitements de type amendement).

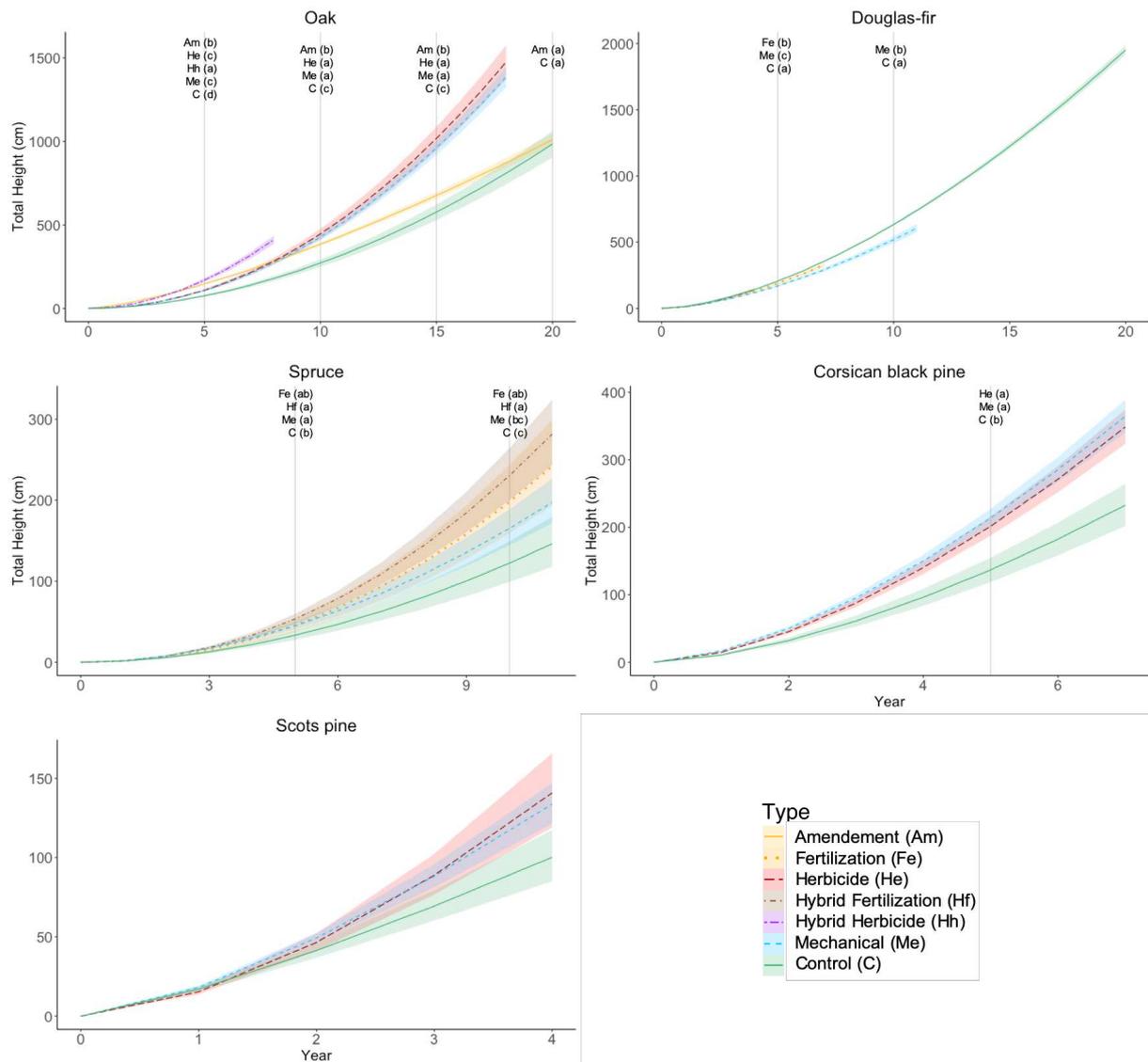


Figure 11. Hauteur totale du Chêne, Douglas, Épicéa, Pin laricio et Pin sylvestre cultivés selon différentes méthodes de préparation du site (Am : amendement ; Fe : fertilisation ; He : herbicide ; Hf : fertilisation hybride ; Hh : herbicide hybride ; Me : mécanique ; C : témoin) : valeurs prédites et intervalles de confiance à 95%. Les valeurs moyennes des traitements ont été comparées à 5, 10, 15 et 20 ans à l'aide d'un test Monte-Carlo à intervalles de confiance à 95% : les valeurs moyennes suivies de la même lettre ne diffèrent pas significativement à la date du test. Les échelles X et Y diffèrent selon les graphiques.

Espèces	Traitement	Age	Hauteur prédite (cm)		
			Inf	Moyenne	Sup
Chêne sessile et pédonculé	Amendement	5	144	147	149
		10	375	385	395
		15	656	677	698
		20	975	1010	1047
	Herbicide	5	101	109	117
		10	415	447	477
		15	948	1019	1088
	Hybride Herbicide	5	157	169	180
		5	102	107	112
	Mécanique	10	410	428	446
		15	921	962	1003
		5	68	75	81
	Témoin	10	249	272	294
15		529	577	623	
20		904	985	1063	
Douglas	Fertilisation	5	179	188	197
	Mécanique	5	161	170	178
		10	494	520	545
	Témoin	5	203	206	208
		10	624	634	643
		15	1204	1224	1245
	20	1919	1953	1989	
Épicéa	Fertilisation	5	38	46	54
		10	159	198	243
	Hybride Fertilisation	5	47	53	60
		10	200	230	264
	Mécanique	5	41	45	50
		10	144	165	189
	Témoin	5	28	33	39
10		99	122	149	
Pin laricio	Herbicide	5	188	202	216
	Mécanique	5	201	214	227
	Témoin	5	119	137	155
Pin sylvestre	Herbicide	4	119	141	166
	Mécanique	4	121	134	147
	Témoin	4	85	100	117

Table 3. Hauteurs des semis prédites à différents âges (moyenne et intervalles de confiance de 0,95).

### III.3. Résultats spécifiques pour le Chêne

Chez le chêne, le type herbicide hybride a montré la meilleure croissance en hauteur dans les premières années (environ 169cm à 5 ans, Figure 11 et Table 3). Cependant, nous ne pouvions pas nous prononcer davantage sur ce type de traitement car les données pour ce traitement ne dépassaient pas cet âge. Le type d'amendement était efficace au départ avec 147cm à 5 ans contre 109, 107 et 75cm pour les traitements herbicides, mécaniques et témoins, respectivement (Table 3). Après 10 ans, l'amendement a été surpassé par des traitements utilisant des herbicides ou des alternatives mécaniques (385, 447, 428 et 272cm pour l'amendement, l'herbicide, la mécanique et le contrôle, respectivement). À 20 ans, les données n'étaient disponibles que pour l'amendement et le contrôle, et les deux types étaient comparables (1010 et 985cm pour l'amendement et le contrôle, respectivement).

La croissance du diamètre des arbres a montré le même schéma observé pour la croissance en hauteur sur toute la période d'étude (Figure 10 et Table 2). Cependant, les différences entre les types de traitements étaient rarement significatives (Table 2). Le modèle a montré une phase plateau pour l'amendement tandis que d'autres traitements ont montré une croissance exponentielle.

Les effets de l'amendement sur la croissance du chêne sont difficiles à interpréter car un seul site était disponible et il n'a pas été possible de démêler les effets du site et du traitement.

### III.4. Résultats spécifiques pour le Douglas

La croissance en hauteur du Douglas était meilleure dans le cas du témoin par rapport aux traitements (à l'âge de 5 ans, 206, 188 et 170cm dans le témoin, la fertilisation et le traitement mécanique, respectivement; à l'âge de 10 ans, 634 et 520cm dans le témoin et le traitement mécanique, respectivement, Figure 11 et Table 3). Le modèle de croissance du diamètre du Douglas n'a montré aucune différence significative entre les traitements, mais la puissance des analyses a été réduite par la petite taille de l'échantillon.

Les données pour le Douglas étaient très déséquilibrées : seulement deux sites avec fertilisation et un site avec traitement mécanique ou hybride, alors qu'un traitement témoin a été réalisé dans tous les sites. À l'exception du témoin, l'effet du type de traitement n'a pas pu

être différencié de l'effet du site. De plus, le traitement hybride n'avait été mesuré que pendant 7 ans, ce qui limitait la comparaison avec d'autres traitements.

### III.5. Résultats spécifiques pour l'Épicéa

Pour l'épicéa, les trois types de préparation du site ont montré des hauteurs supérieures au témoin, mais ne différaient pas significativement les uns des autres, cinq ans après la plantation (33, 46, 53 et 45cm pour le contrôle, la fertilisation, la fertilisation hybride et le traitement mécanique, respectivement, Figure 11 et Table 3). A l'âge de 10 ans, le traitement mécanique (165cm) était intermédiaire entre le témoin (122cm) et la fertilisation ou fertilisation hybride (198 et 230cm, respectivement). Des observations similaires ont été faites pour le diamètre, sauf que le contrôle était similaire au traitement mécanique (Figure 10 et Table 2), avec respectivement 4,5, 4,7, 5,4 et 5,5cm pour les traitements mécanique, contrôle, fertilisation et fertilisation hybride. Notons que cette espèce n'a pas bien performé par rapport aux autres espèces. Cela pourrait s'expliquer par le fait que nous n'avions qu'un seul site et que les performances des semis sur ce site étaient inférieures à la moyenne.

### III.6. Résultats spécifiques pour le Pin laricio

Pour le pin laricio, seules les mesures de hauteur étaient disponibles. Les deux types de préparation du site ont eu un effet positif sur la croissance des semis. À l'âge de 5 ans, ils étaient supérieurs au témoin (202, 214 et 136cm pour les traitements herbicides, mécaniques et témoins, respectivement, Figure 11 et Table 3). Les deux types de traitements n'étaient pas statistiquement différents.

### III.7. Résultats spécifiques pour le Pin sylvestre

Pour le pin sylvestre, seules les mesures de hauteur étaient disponibles, et pour une très courte période de temps. Tant l'herbicide que le type mécanique ont eu un effet positif sur les semis, et les plantes traitées étaient supérieures au témoin. Le traitement mécanique était différent du témoin dès la deuxième année (18 et 17cm respectivement, Figure 11 et Table 3) et le type de traitement herbicide était différent du témoin dès la troisième année (46 et 41cm)

(Figure 11 et Table 3). Cependant, les types mécaniques et herbicides ne diffèrent jamais significativement (respectivement 133 et 140cm) quatre ans après la plantation (Figure 11 et Table 3).

### III.8. Résultats spécifiques pour le Peuplier

Pour le peuplier, seuls les diamètres étaient disponibles. Les trois types de traitements de préparation du site étaient significativement différents du témoin. Cinq ans après la plantation, les diamètres moyens prévus ont été estimés à 6,7, 12,5, 13,3 et 14cm respectivement pour le contrôle, la mécanique, les herbicides, les hybrides et les herbicides (Figure 10 et Table 2). Il faut souligner que le traitement témoin n'était présent que dans un seul site pour le peuplier.

## IV. Discussion

**Cette étude est la première à croiser, dans une seule base de données, un grand nombre d'espèces couramment cultivées selon plusieurs types de traitements de préparation et leurs effets sur la croissance des plants afin d'identifier leurs performances générales.** Dans cette étude, un grand nombre de traitements de préparation de sites ont été regroupés, ce qui a permis de présenter un large éventail de réponses pour plusieurs espèces d'arbres couramment plantées en France. Des modèles de croissance en diamètre et en hauteur pour la phase juvénile ont été produits. Notre approche de modélisation n'a pas pu pleinement tenir compte de certaines limites de l'ensemble de données disponibles tel que le déséquilibre des données, et il faut être prudent lors de l'interprétation des résultats des modèles pour les données qui ont peu de réplifications de sites.

À l'exception du Douglas, **les traitements de préparation du site ont largement amélioré la croissance des semis par rapport au contrôle et l'effet positif s'est accru avec le temps.** Ce résultat inattendu pour le Douglas était très probablement lié au déséquilibre des données, qui empêchait de dissocier le traitement des effets du site pour plusieurs traitements. Dans l'ensemble, les traitements combinés ont montré les meilleures performances, quelles que soient l'espèce et la variable de réponse, ce qui est généralement en accord avec la littérature précédente (Munson et Timmer 1995; Nilsson et Allen 2003; Löf et al. 2006; Olykan et al. 2008; Furtado et al. 2016).

Il est probable que l'efficacité des traitements mixtes dépende de la complémentarité des traitements. D'une part, les traitements mécaniques, comme le labour, ont la capacité de lever plusieurs contraintes liées au sol ou à la végétation (Youngblood et al. 2011; Aleksandrowicz-Trzecińska et al. 2017; Thiffault et Hébert 2017), et les traitements herbicides visent à réduire la végétation voisine. Les deux types de traitements ne sont pas conçus pour augmenter la teneur en éléments nutritifs du sol, et les opérations mécaniques peuvent même induire des pertes de matière organique et provoquer des fuites d'éléments nutritifs (MacDonald et al. 1998; Piirainen et al. 2007). D'autre part, la fertilisation améliore la teneur en éléments nutritifs du sol, mais elle peut induire une concurrence plus forte de la végétation voisine. En conséquence, la

combinaison de la fertilisation et de la préparation chimique ou mécanique du site fournit une méthode complète, qui est meilleure que n'importe quelle méthode unique.

Les semis ont montré des performances similaires dans les traitements chimiques et mécaniques, pour toutes les espèces où les deux traitements ont pu être comparés. Les deux traitements visent principalement à contrôler la concurrence de la végétation voisine, ce qui est essentiel pendant les premières années après la plantation (Örlander et al. 1990; Löff et al. 2006; Pinna et al. 2012), il n'est donc pas étonnant qu'ils montrent des performances comparables. Le coût financier de l'opération et les impacts environnementaux restent les principales différences entre les deux types de traitements, le traitement mécanique étant souvent plus coûteux mais considéré comme ayant un impact environnemental moindre (Löff et al. 2006; Hosseini Bai et al. 2014).

Nos données, à l'exception de l'épicéa qui sous-performe par rapport aux tables de croissance standard, ont confirmé les observations générales sur la croissance de chaque espèce. Il était évident que les essences de pin poussaient plus vite que le Douglas, qui avait une croissance plus rapide que les chênes.

La mortalité n'a pas été prise en compte dans cette étude. La survie des semis pendant la phase d'établissement dépend de nombreux facteurs liés au site et à la sylviculture et peut présenter de fortes variations interannuelles. La modélisation de la réponse de survie des semis plantés aux premiers traitements sylvicoles nécessite un nombre beaucoup plus élevé de sites répliqués que ce qui était disponible pour la présente étude (Calama et al. 2017). Les modèles intégrant la survie des semis pourraient présenter différentes perspectives.

En effet, les résultats de hauteur pour le chêne présentent des estimations similaires des traitements de type amendement et des traitements de type témoin à 20 ans. Toutefois, si la hauteur moyenne est comparable, aucune étude n'est faite sur la mortalité. Comme le montrent clairement les résultats présentés dans la Figure 11 et la Table 3, les résultats des traitements de types amendement montrent, dans les premières années, des hauteurs nettement supérieures au témoin, n'étant surclassé que par les traitements hybrides. Ce gain de hauteur précoce peut, par effet de dégagement de la végétation compétitrice, augmenter le taux de survie pour ces traitements. Considérant ce paramètre, la production des parcelles ayant été amendées, bien

qu'ayant la même hauteur moyenne à 20 ans, pourraient avoir un meilleur rendement du fait de leur survie supérieure.

Enfin, la souplesse de la fonction puissance a permis d'ajuster les modèles aux données, pour toutes les espèces et tous les traitements, suite aux travaux antérieurs de Belli et Ek (1988); Mason (2001); McKay et Mason (2001). Les modèles peuvent être utilisés pour estimer la croissance initiale de l'espèce en fonction d'une gamme d'opérations sylvicoles. Ils fournissent des fonctions de croissance qui complètent les modèles de croissance existants, qui se concentrent généralement sur le stade de maturité et n'intègrent pas les premiers stades de développement. Ces fonctions peuvent également être reparamétrées pour tout contexte particulier défini par des conditions de site spécifiques ou par de nouvelles méthodes de préparation de site.

## V. Conclusions

Notre base de données, bien que limitée et déséquilibrée sur certaines essences, nous a permis de mettre en évidence plusieurs conséquences des préparations de site sur la croissance juvénile des semis en plantation.

**Dans un premier temps, nous avons pu constater que les préparations de sites avaient globalement un effet positif sur la croissance juvénile des semis.** Cet impact se traduit notamment par une augmentation significative de la hauteur et du diamètre de la tige dès les premières années qui suivent la plantation.

**Dans un second temps, nous pouvons également observer grâce à cette étude que les performances des traitements herbicides et mécaniques étaient similaires.** Sur le seul critère des résultats obtenus en plantation il ne nous est pas possible de discriminer ces deux types de traitements. **L'intégration d'autres variables telles que l'impact environnemental ou l'investissement financier nécessaire à leur mise en place sont nécessaires pour progresser dans cette analyse.** Toutefois, dans un contexte d'évolution des pratiques avec le retrait progressif des produits phytosanitaires en forêt, nous pouvons tout de même dire que les méthodes de type mécaniques représentent une alternative sérieuse aux méthodes herbicides et qu'elles offrent des performances similaires pour l'ensemble des espèces étudiées dans ce projet.

Par ailleurs, leur combinaison au sein de traitements hybrides amène un gain de productivité par rapport à des traitements simples. La complémentarité des traitements visant à supprimer la végétation compétitrice (herbicides et mécaniques) et ceux visant à augmenter le niveau de ressources (fertilisation) ou à optimiser leur cycle (amendements) présentent les meilleures performances sur chacune des essences où cela a été mis en place. La mise en place de telles pratiques devrait être systématiquement considérée et des perspectives intéressantes peuvent naître de la mise en place de telles méthodes. En effet, plusieurs travaux (Diaz et al. 1994; Hallsby 1995; Querejeta et al. 1998) ont développé l'incorporation de rémanents d'exploitation au sein de plantations donnant à l'aspect de production une dimension écologique liée au recyclage et à la valorisation des déchets.

Les effets des traitements de type fertilisation sont variables selon les espèces. Avec des essences à croissance lente, comme le chêne dans notre étude, l'effet bénéfique de ce type de traitement n'était plus observé après 20 ans. Passé ce point, la croissance des arbres sous ce type de traitement montre une forte inflexion de la courbe. **En revanche, pour les espèces à croissance rapide, comme l'épicéa dans notre étude, les gains ont été substantiels et les effets ont persisté dans le temps.**

**Plusieurs perspectives pourraient compléter cette étude telles que l'étude de la survie et la prise en compte du type de sol par exemple.** En effet, l'intégration de plus de données permettant de prendre en compte la mortalité dans notre simulation pourrait nous permettre d'appréhender plus complètement la réussite de la plantation. Des traitements qui sont comparables au témoin en fin d'étude mais qui montrent une croissance supérieure en hauteur et en diamètre dans les premières années de croissance, **comme** cela a été les cas pour les traitements de type amendement chez le chêne, pourraient mettre en lumière un meilleur taux de survie des semis. Cette meilleure survie traduirait une meilleure productivité de ces parcelles, malgré des performances jugées comme similaires avec nos modèles actuels.

De plus, une base de données plus équilibrée pourrait permettre des analyses conjointes au lieu de produire des analyses pour chaque espèce. Une analyse conjointe pour toutes les essences nous permettrait d'établir de meilleures interprétations sur les effets généraux des différents types de traitements et offrirait un complément d'étude intéressant à celles spécifiques à une seule essence.

## VI. Annexes du Chapitre 1

Espèces	Nombre d'observations	Traitement	Estimation des paramètres		
			$\hat{Y}_0$	$\hat{\alpha}$	$\hat{\beta}$
Chêne sessile et pédonculé	7048	Fertilisation	-6.544***	4.840***	0.539***
		Herbicide	0.827***	0.275***	1.347***
		Mécanique	0.635***	0.357***	1.236***
		Témoin	-0.201	0.725***	1.020***
Épicéa	4169	Fertilisation	0.022	0.564***	1.403***
		Hybride Fertilisation	0.060	0.531***	1.447***
		Mécanique	0.104*	0.429***	1.443***
		Témoin	0.190**	0.366***	1.559***
Peuplier	5254	Herbicide	0.944***	1.124***	1.491***
		Hybride Herbicide	1.800***	1.121***	1.482***
		Mécanique	1.351***	0.843***	1.603***
		Témoin	1.848***	0.195*	1.990***

Annexe 1. Estimations des paramètres des modèles de croissance en diamètre (Cf. Équation 2). Les étoiles indiquent les valeurs  $p$  : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

Espèces	Nombre d'observations	Traitement	Estimation des paramètres	
			$\hat{\alpha}$	$\hat{\beta}$
Chêne sessile et pédonculé	60029	Fertilisation	15.584***	1.392514***
		Herbicide	4.140***	2.032963***
		Hybride Herbicide	7.938***	1.899550***
		Mécanique	4.297***	1.998210***
		Témoin	3.766***	1.858156***
Douglas	29472	Fertilisation	13.196***	1.651801***
		Hybride Fertilisation	11.365***	1.817243***
		Mécanique	12.687***	1.612249***
		Témoin	15.058***	1.624116***
Épicéa	26713	Fertilisation	1.510***	2.117149***
		Hybride Fertilisation	1.795***	2.108293***
		Mécanique	2.201***	1.875253***
		Témoin	1.619***	1.878081***
Pin laricio	836	Hybride Herbicide	27.857***	1.401489***
		Mécanique	28.791***	1.361728***
Pin sylvestre	5165	Herbicide	14.657***	1.629***
		Mécanique	16.7***	1.584***
		Témoin	10.796***	1.578***

Annexe 2. Estimations des paramètres des modèles de croissance en hauteur (Cf. Équation 2). Les étoiles indiquent les valeurs  $p$  : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

Types	Fertilisation	Fertilisation ; Fertilisation du sol ; Fertilisation localisée ; Fertilisations de fond et localisées ; Amendement phosphatique de calcium et fertilisation ; Calcaire magnésien 15 tonnes ; Calcaire magnésien 7 tonnes ; Chaux vive 15 tonnes ; Chaux vive 7 tonnes ; Silice amorphe 15 tonnes ; Silice amorphe 7 tonnes.
	Herbicide	Herbicide localisé ; Herbicide ; Herbicide pendant 4 ans ; Herbicide pendant 6 ans ; Herbicide tous les deux ans ; Herbicide chaque année ; Ligne chimique ; Préparation chimique sans entretien.
	Hybride Fertilisation	Travail du sol en ligne et fertilisation ; Travail systémique du sol et fertilisation ; Travail du sol et fertilisation.
	Hybride Herbicide	Décompacteur et herbicide 4 ans ; Désherbage et herbicide ; Sarclage et herbicide ; Préparation chimique et mécanique sans maintenance ; Préparation chimique et mécanique avec maintenance ; Préparation chimique avec entretien ; Travail du sol en profondeur et 4 ans d'herbicide ; Déblaiement et herbicide.
	Mécanique	Covercrop pendant 4 ans ; Covercrop pendant 8 ans ; Travail du sol et petites plantes ; Covercrop ; Préparation mécanique sans entretien ; 3B ; Labour ; Travail du sol en ligne ; Entretien ; Herse ; Scarificateur réversible ; Travail du sol et Covercrop pendant 4 ans ; Travail du sol systématique ; Fourreau ligneux ; Scarification avec des disques ; Covercrop local ; Travail du sol et Covercrop pendant 8 ans ; Sarclage tous les deux ans ; Ligne épurée ; Dégagement ; Covercrop pendant 6 ans ; Travail du sol et grandes plantes ; Désherber chaque année ; Préparation mécanique avec maintenance ; Récupération de sol.
	Témoin	

Annexe 3. Tableau des correspondances entre les traitements et les types de traitement.

Espèces	Age	N <sub>obs</sub>	Type			
			Chimique	Hybride	Mécanique	Témoin
Chêne sessile et pédonculé	0-5	1784	11 (3)	NA	12 (3)	12 (3)
	6-10	1895	22 (6)	NA	27 (6)	24 (8)
	11-15	862	46 (7)	NA	47 (7)	46 (9)
	16-20	453	45 (9)	NA	43 (7)	45 (8)
Douglas	0-5	1384	18 (3)	NA	9 (2)	32 (8)
	6-10	188	NA	NA	34 (6)	29 (5)
	11-15	550	NA	NA	NA	66 (8)
Épicéa	0-5	2188	15 (2)	16 (3)	14 (3)	15 (3)
	6-10	4	NA	NA	19 (2)	NA
Peuplier	0-5	812	41 (11)	45 (9)	36 (13)	21 (4)
	6-10	805	73 (11)	65 (10)	66 (9)	54 (9)

*Annexe 4. Tableau de métadonnées de diamètre à hauteur de poitrine (cm) montrant la moyenne et l'écart type de chaque type de traitement par espèce et classe d'âge.*

Espèces	Age	N <sub>obs</sub>	Type			
			Chimique	Hybride	Mécanique	Témoin
Chêne sessile et pédonculé	0-5	14365	195 (69)	116 (42)	222 (100)	197 (84)
	6-10	4395	394 (86)	386 (79)	313 (87)	335 (96)
	11-15	1840	614 (143)	NA	723 (113)	502 (179)
	16-20	630	1106 (190)	NA	1209 (97)	934 (295)
Douglas	0-5	6130	225 (48)	195 (68)	176 (60)	245 (87)
	6-10	3715	355 (74)	NA	293 (92)	652 (114)
	11-15	1295	NA	NA	490 (142)	430 (189)
	16-20	870	NA	NA	NA	743 (236)
Épicéa	0-5	2551	62 (12)	67 (15)	60 (18)	50 (14)
	6-10	2462	203 (43)	232 (60)	172 (64)	134 (53)
	11-15	2458	253 (54)	283 (67)	206 (77)	162 (68)
Pin laricio	0-5	1397	149 (38)	NA	160 (30)	101 (32)
	6-10	618	336 (73)	NA	347 (54)	237 (62)
Pin sylvestre	0-5	5502	160 (43)	NA	154 (47)	118 (42)

*Annexe 5. Tableau de métadonnées de hauteur totale (cm) montrant la moyenne et l'écart type de chaque type de traitement par espèce et classe d'âge.*

Espèces	Site	Age max	N <sub>obs</sub> H	N <sub>obs</sub> C	Fertilisation	Herbicide	Traitement			
							Hybride Fe	Hybride He	Mécanique	Témoin
Chêne sessile et pédonculé	Bellevaire	18	1412	1254	-	1 ; 1	-	-	3 ; 3	1 ; 1
	Bord Louviers	7	1440	0	-	3 ; 0	-	-	12 ; 0	3 ; 0
	Chaux	20	1301	1174	6 ; 6	-	-	-	-	1 ; 1
	Escource	2	1438	0	-	3 ; 0	-	-	9 ; 0	3 ; 0
	Haguenau 150	4	1725	0	-	2 ; 0	-	-	8 ; 0	2 ; 0
	Haguenau 32	5	1251	0	-	3 ; 0	-	-	6 ; 0	2 ; 0
	Haguenau 35	5	1252	0	-	3 ; 0	-	-	6 ; 0	2 ; 0
	Lyons	35	1680	0	-	1 ; 0	-	3 ; 0	3 ; 0	1 ; 0
	Rennes	4	1455	0	-	3 ; 0	-	-	12 ; 0	3 ; 0
	Villecartier	4	1359	0	-	3 ; 0	-	-	12 ; 0	3 ; 0
	Vouzon	8	52	0	-	-	-	-	2 ; 0	
Douglas	Bachelierie	19	960	879	-	-	-	-	-	15 ; 15
	Billanges	30	600	448	9 ; 9	-	-	-	-	3 ; 3
	Bonnefond	4	609	0	2 ; 0	-	2 ; 0	-	2 ; 0	2 ; 0
	Homol	23	1727	559	-	-	-	-	-	28 ; 28
	Pineta	23	1455	0	-	-	-	-	-	28 ; 0
	Senoueix	25	779	236	-	-	-	-	4 ; 4	4 ; 4
Épicéa	Malleval	48	2551	2188	3 ; 3	-	6 ; 6	-	6 ; 6	3 ; 3
Pin laricio	Bord Louvier	7	1397	0	-	3 ; 0	-	-	12 ; 0	3 ; 0
Pin sylvestre	Haguenau 150	4	865	0	-	2 ; 0	-	-	8 ; 0	2 ; 0
	Haguenau 32	5	943	0	-	3 ; 0	-	-	6 ; 0	2 ; 0
	Haguenau 35	5	867	0	-	3 ; 0	-	-	6 ; 0	2 ; 0
	Rennes	4	1462	0	-	3 ; 0	-	-	12 ; 0	3 ; 0
	Villecartier	4	1365	0	-	3 ; 0	-	-	12 ; 0	3 ; 0
Peuplier	Beaulieu	17	0	129	-	0 ; 3	-	0 ; 6	-	-
	Echigey	18	0	180	-	0 ; 3	-	-	0 ; 3	0 ; 3
	Longue	16	0	180	-	0 ; 4	-	0 ; 2	0 ; 4	-
	St. Victor	16	0	143	-	-	-	-	0 ; 12	-
	Villevêque	18	0	180	-	0 ; 6	-	-	0 ; 6	-

Annexe 6. Échantillon d'étude par espèce d'arbre et par site expérimental : nombre total d'arbres mesurés en hauteur ( $N_{obs} H$ ) et en diamètre ( $N_{obs} C$ ) en cm ; nombre de parcelles expérimentales pour chaque type de traitement (fertilisation, herbicide, fertilisation hybride, herbicide hybride, mécanique, témoin).

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

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

## I.1. La compétition pour les ressources

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## I.2 Conséquences en termes de modélisation de la croissance

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

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

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

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

## I.3. La compétition hydrique

### I.3.1 Introduction

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

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

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

### **I.3.2. Impact des épisodes de sécheresse**

#### **I.3.2.1. Impact au niveau physiologique**

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

#### **I.3.2.2. Impact au niveau individuel**

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

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

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

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

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

### **I.3.2.3. Impact au niveau du peuplement**

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

## **I.4. La compétition pour la lumière**

### **I.4.1. Généralités**

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

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

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

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

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

#### **I.4.2. Concept de tolérance à l'ombre**

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

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

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

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

### **1.4.3. Réponse des semis à la ressource de lumière**

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

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

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

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

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

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

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

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

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

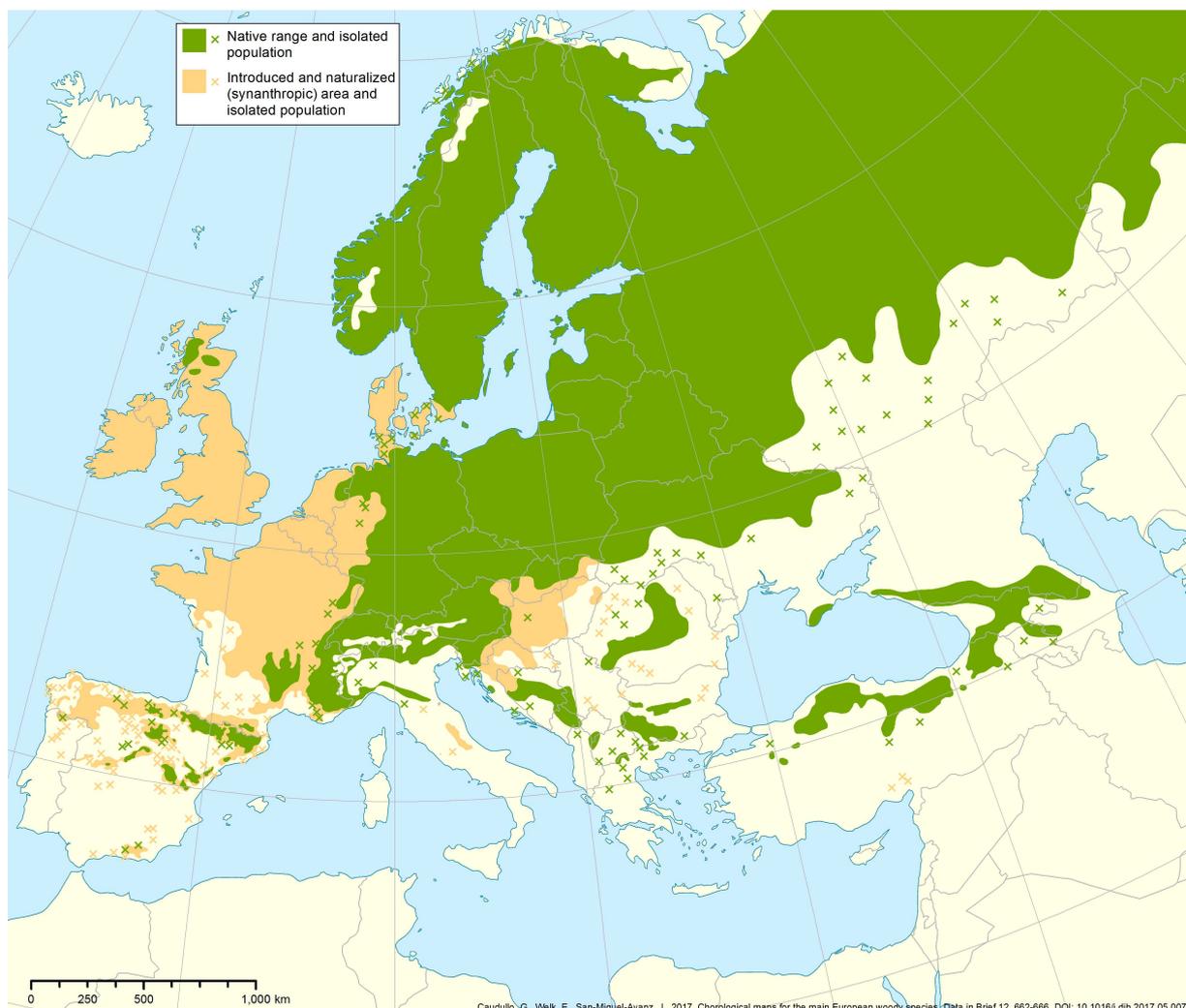


Figure 12. Aire de répartition européenne du pin sylvestre (Figure tirée de Caudullo et al. 2017).

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

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

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

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

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

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

### I.6.1. Introduction

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

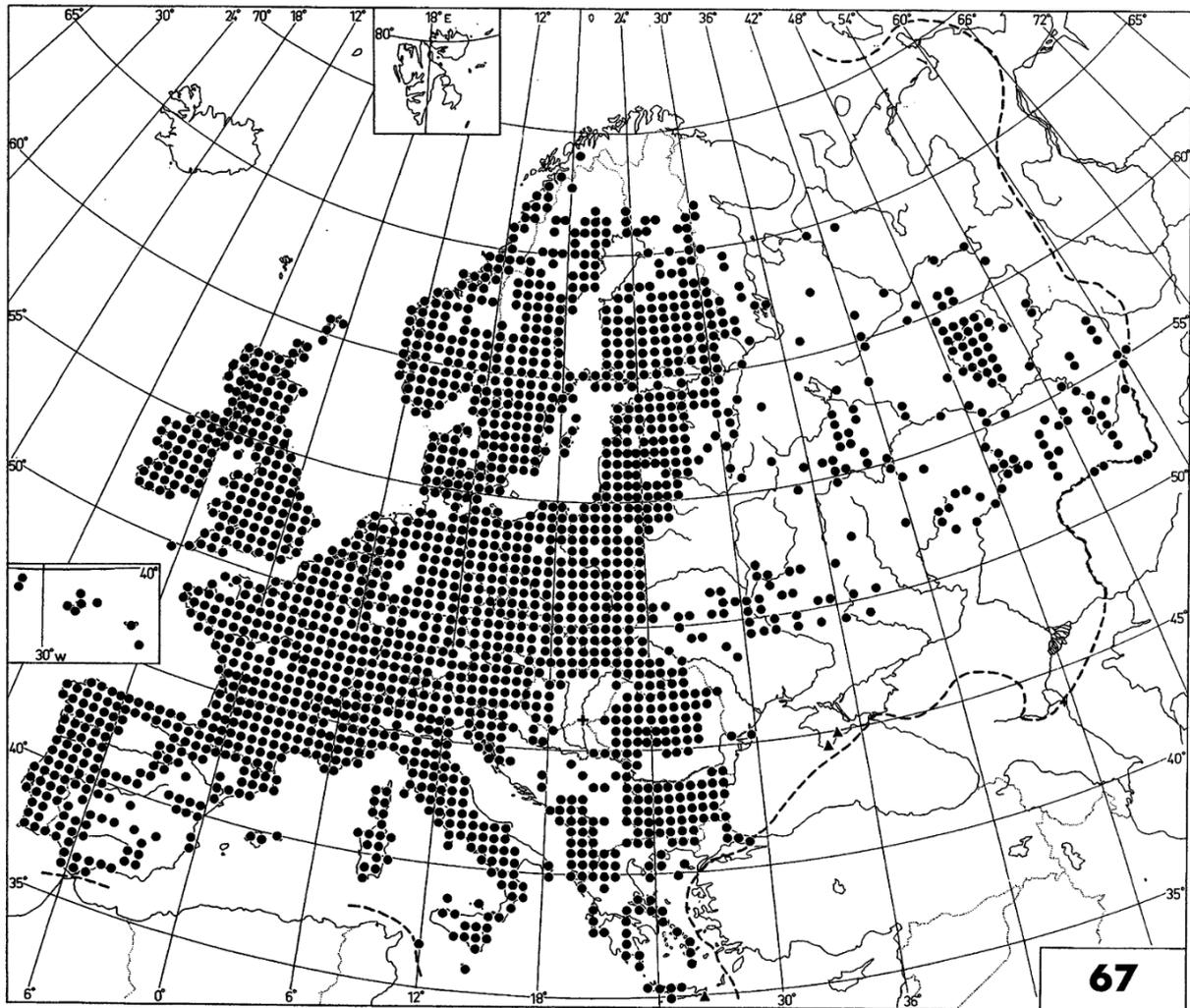


Figure 13. Aire de répartition européenne de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006).

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

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

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

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

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

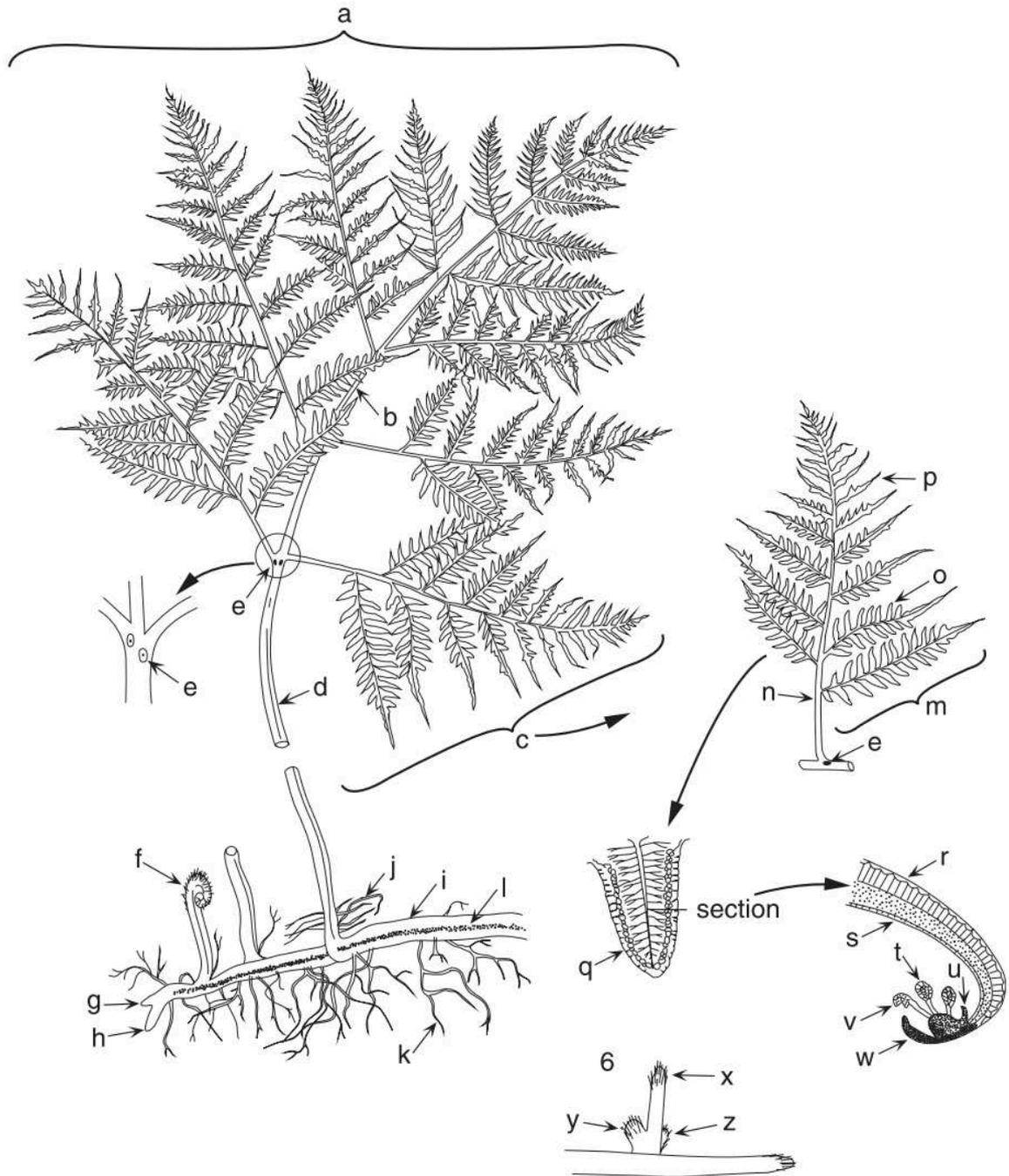


Figure 14. Morphologie générale de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006). (a) lame de fronde; (b) rachis; (c) pavillon; (d) stipe; (e) nectaire; (f) crozier à poils; (g) primordium foliaire porté sur la pousse courte; (h) l'apex des pousses; (i) ligne latérale; (j) racines pétiolaires;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

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

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

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

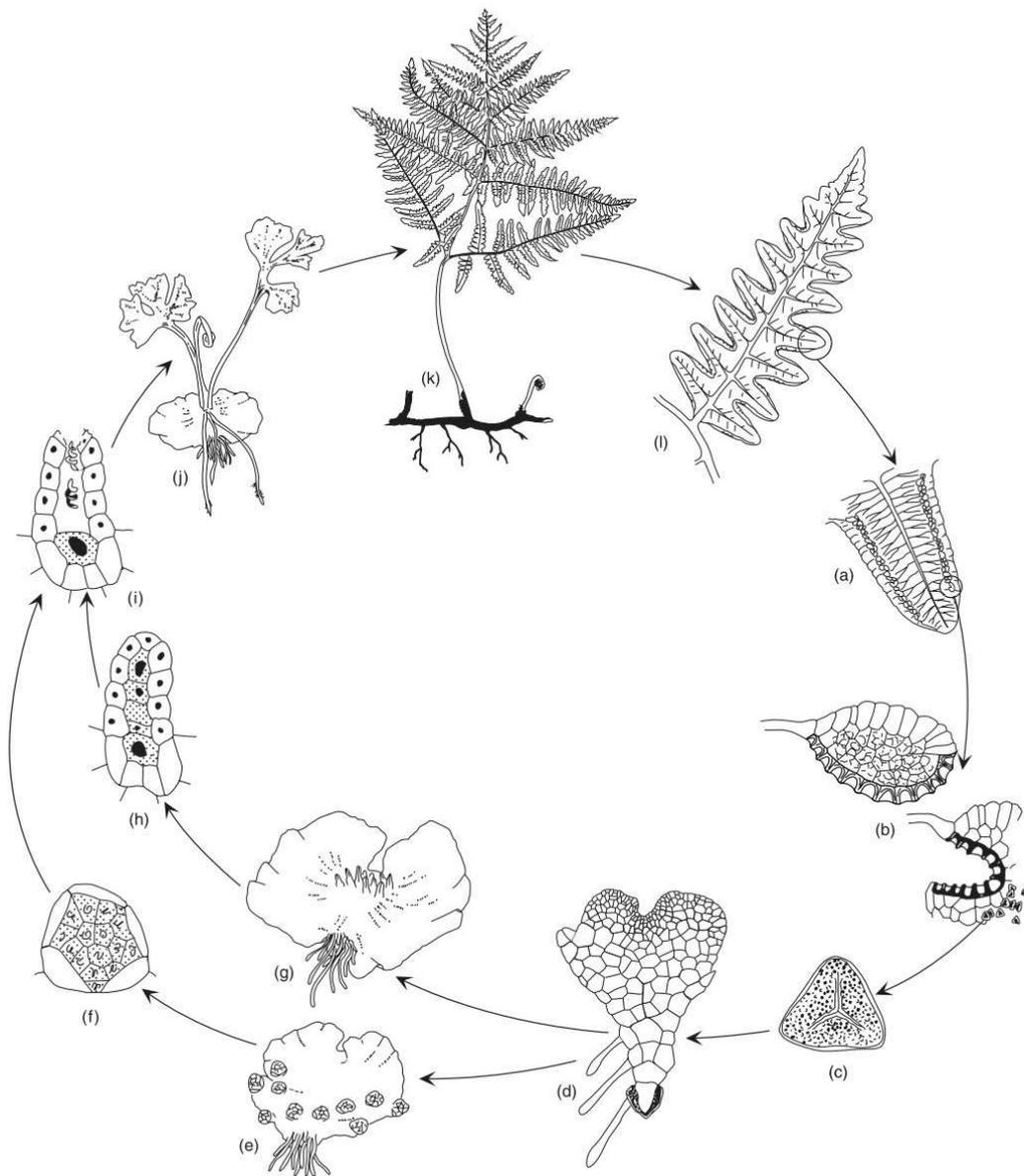


Figure 15. Cycle de vie général de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006). (a) Surface inférieure d'une feuille fertile (ici une pinnette) montrant le seul sore marginal continu (coenosorus). (b) Sporange mature (ci-dessus) et sporange après libération de spores (ci-dessous). (c) Spore,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

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

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

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

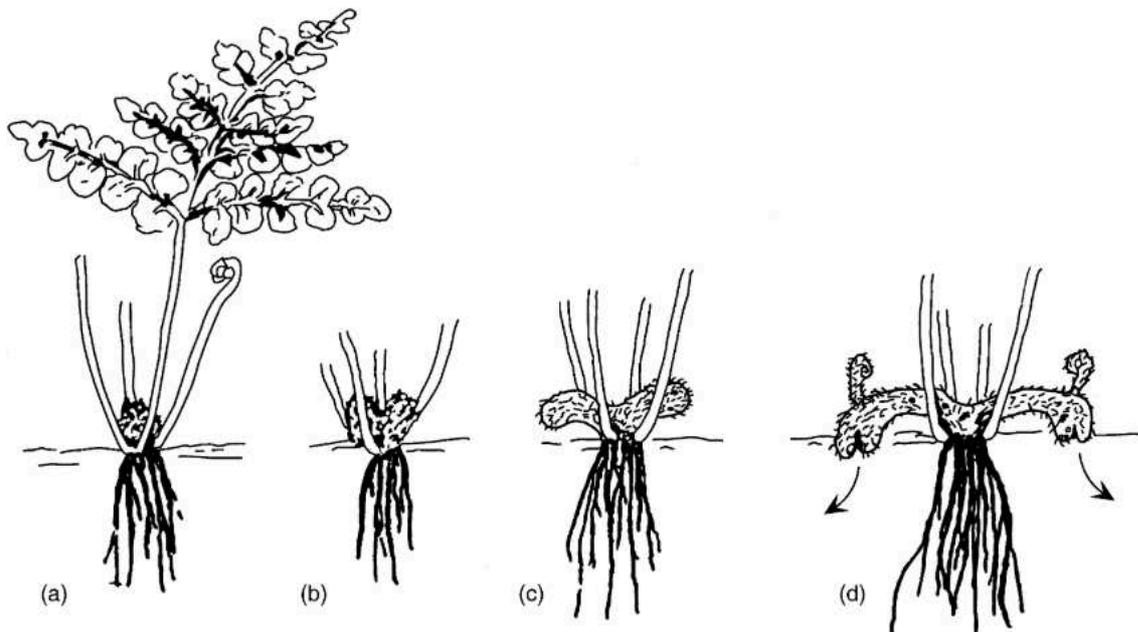


Figure 16. Développement des rhizomes dans la propagation de la Fougère aigle (Figure tirée de Marrs et Watt 2006). (a) avant la formation de la feuille, l'axe des pousses est dirigé vers le haut, la phyllotaxie est en spirale et une seule racine se pose sous chaque feuille ; (b) l'apex de la pousse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

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

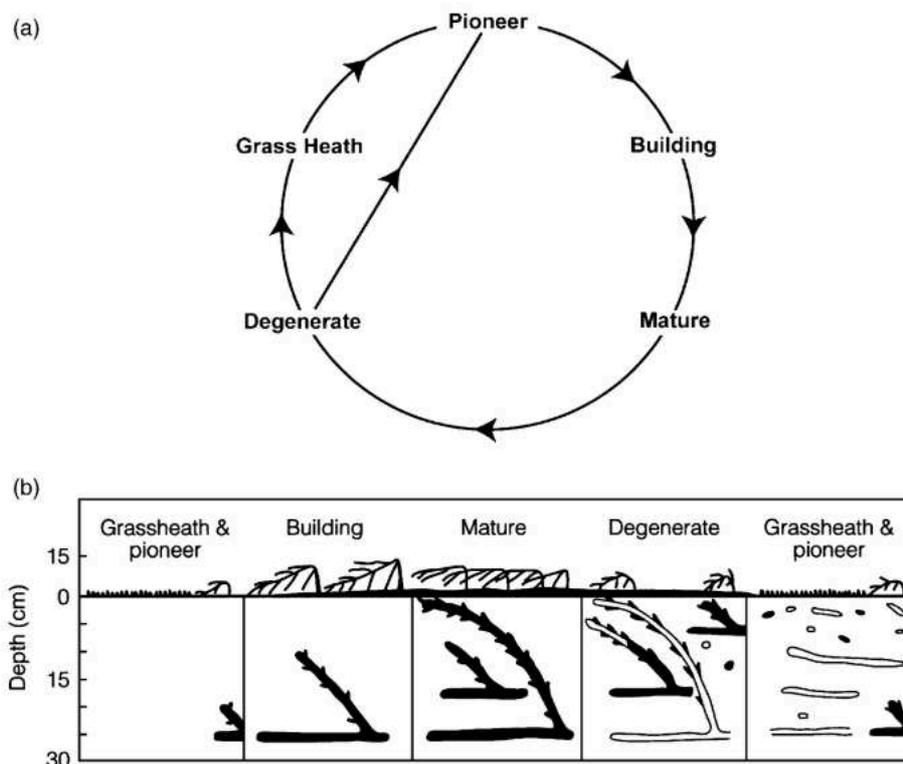


Figure 17. (a) Diagramme du cycle de régénération de la Fougère aigle et (b) changements associés dans la litière et dans le comportement des pousses à travers ce cycle dans un podzol à Lakenheath Warren (Suffolk) ; noir = vivant; blanc = mort (Figures tirées de Marrs et Watt 2006).

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

#### **I.6.3.1. Généralités**

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

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

Comme nous l'avons vu en introduction générale, *Pteridium aquilinum*, comme beaucoup d'espèce herbacée, a davantage d'impact sur la compétition vis-à-vis de la lumière (Frochot et al. 2002). Malgré tout, le développement d'un fort maillage de rhizome (Marrs et Watt 2006) en profondeur lui permet d'absorber des quantités importantes d'eau et de nutriments dans les sols (Morris et al. 1993; Thevathasan et al. 2000; Fotelli et al. 2001, 2002), réduisant ainsi la croissance des semis.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## I.7. Rappel des enjeux de l'étude

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

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

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

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

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

## II. Matériel et méthodes

### II.1. Description du site expérimental

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

Latitude : 49,062862

Longitude : 4,934546

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

Surface expérimentale clôturée : 1 hectare

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

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

Verrières – 51800 – Champagne – France.

Altitude : Pente très faible.

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

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

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



Figure 18. Parcelle cadastrale du dispositif expérimental.

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

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

### II.1.3. Installation du dispositif

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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



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

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



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



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

## II.1.4. Plans du dispositif

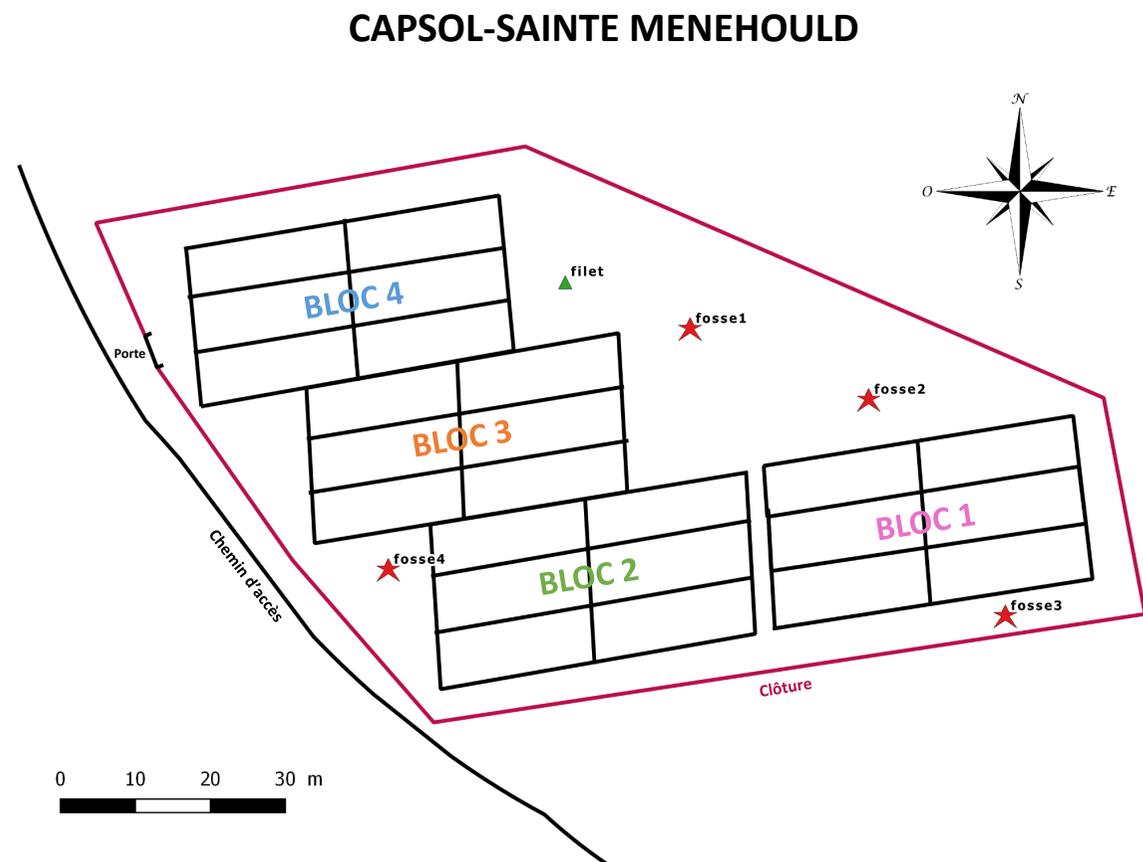
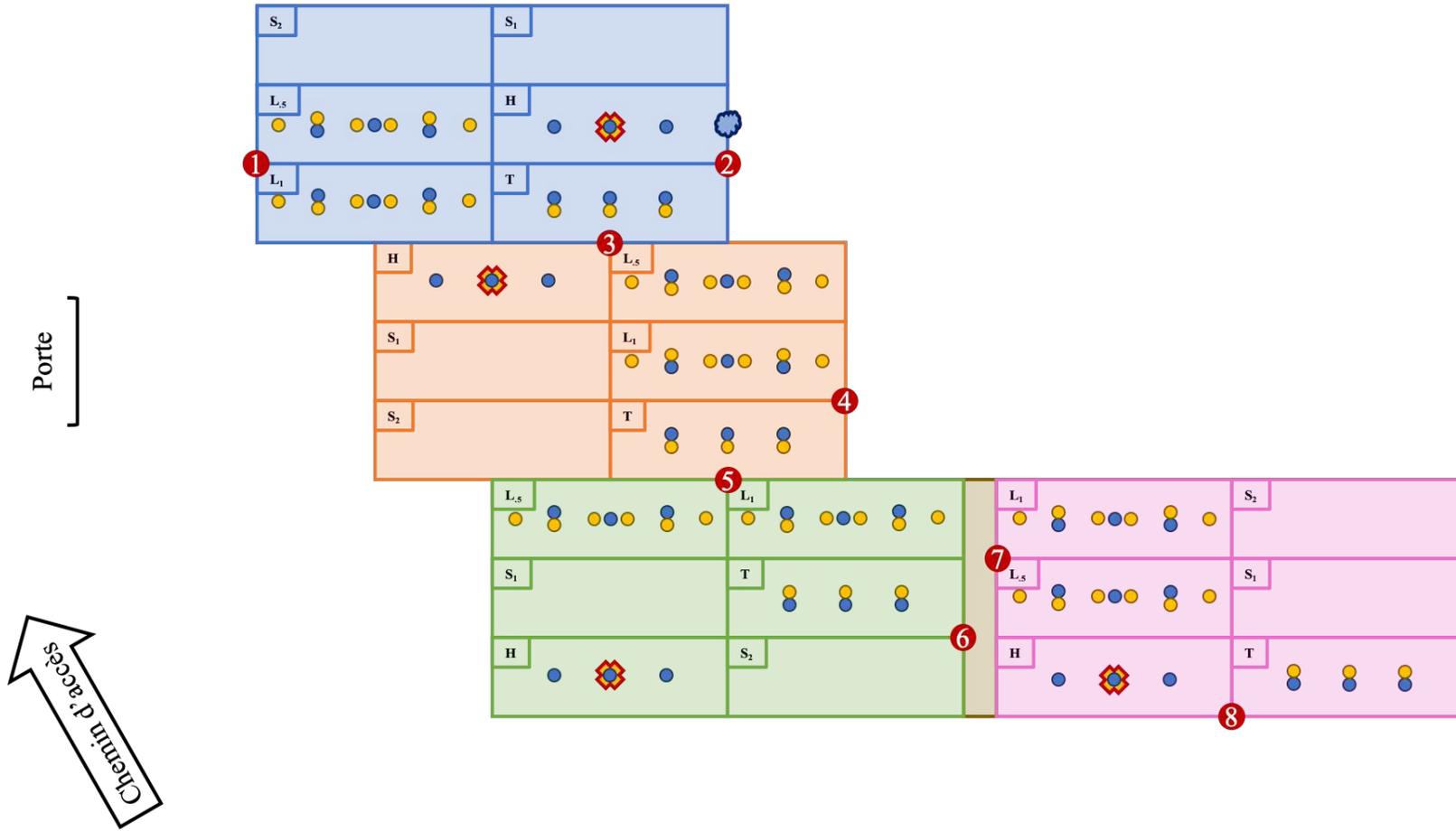
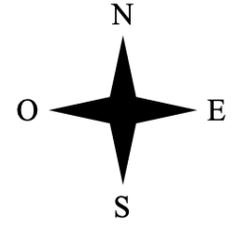


Figure 24. Plan GPS des différents éléments du site de Forêt de Fontaine d'Olive.



 Centrale

 Capteur de lumière ponctuel

 Pluviomètre

 Capteur de lumière linéaire

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

## Légende

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### II.2.3. Relevés des données climatiques

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

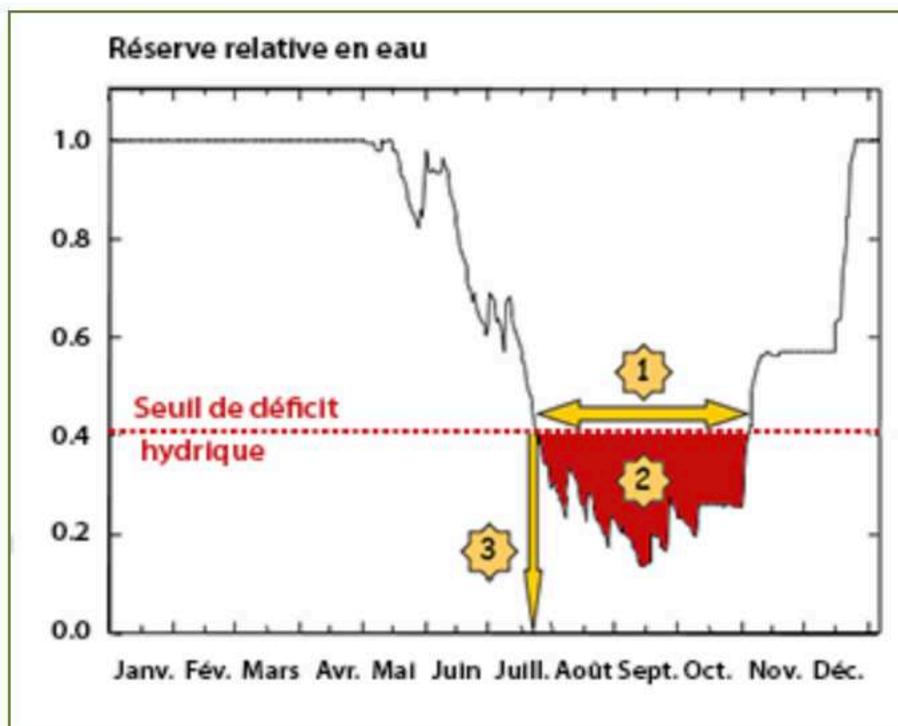


Figure 26. Illustration des trois indicateurs écophysiologiques de sécheresse édaphique. 1°Duré du stress hydrique, 2°intégral du stress hydrique et 3° intensité du stress hydrique. Source : <https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/fiche/indicateurs-de-secheresse>.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## II.3. Modélisation de la croissance

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

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

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

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

### II.3.1. Définition du modèle de base

Comme en première partie, nous avons adapté des modèles de puissance à la première année de croissance individuelle des plants (Clark 1983). Toutefois, nous avons utilisé la modification décrite dans le modèle PULSE de Mason et al. (2007) et substitué la variable de temps par la quantité de lumière cumulée. Le modèle peut être exprimé comme suit :

$$Y_t = Y_0 + \alpha \left( \frac{\psi(t)}{10^9} \right)^\beta + \varepsilon$$

*Équation 7. Modèle de croissance exponentielle adapté à la période juvénile (Clark 1983) et modifiée dans le modèle PULSE de Mason et al. (2007).*

où  $Y_0$  correspond au volume initial de l'arbre,  $\psi(t)$  est la quantité de lumière reçue par l'arbre depuis le début de la saison de végétation jusqu'au moment  $t$  de la mesure,  $Y_t$  est le volume de l'arbre au temps  $t$ ,  $\alpha$  et  $\beta$  sont les paramètres du modèle à estimer et  $\varepsilon$  est un terme d'erreur résiduel. La quantité de lumière est divisée par  $10^9$  afin que le modèle puisse converger correctement.

La structure hiérarchique de la base de données, c'est-à-dire des arbres imbriqués dans des parcelles unitaires, eux-mêmes imbriqués dans des blocs, a probablement abouti à des données auto-corrélées et à une violation de l'hypothèse d'indépendance. L'utilisation de techniques statistiques traditionnelles, fondées sur les estimateurs des moindres carrés conduit à un niveau de signification biaisé des effets fixes lorsque l'hypothèse d'indépendance ne tient pas (Gregoire et al. 1995). L'approche du modèle à effets mixtes (à la fois aléatoires et fixes) permet d'assouplir l'hypothèse d'indépendance, par la spécification d'effets aléatoires dans le modèle.

Différents niveaux d'effets aléatoires ont été testés dans le modèle : arbre, parcelle unitaire et bloc. Les critères d'information Akaike et Bayésien (Pinheiro 2000, p.84) ont été utilisés pour sélectionner les modèles qui correspondaient le mieux aux données. En plus des critères, des corrélations empiriques ont été calculées sur les résidus normalisés pour identifier les corrélations persistantes résiduelles qui ne seraient pas expliquées par les effets aléatoires (Fortin et al. 2008).

Le modèle générique, ajusté pour le volume, résultant de ce processus de sélection pourrait être exprimé comme suit :

$$y_{(t)ijk} = y_{0ijk} + (\alpha_s + b_{i,1} + b_{ij,1} + b_{ijk,1}) \left( \frac{\psi(t)}{10^9} \right)_{ikl}^{\beta_s + b_{i,2} + b_{ij,2} + b_{ijk,2}} + \varepsilon_{ijk}$$

Équation 8. Adaptation du modèle sélectionné pour l'ajustement aléatoire multi-niveaux.

où  $y_{(t)ijk}$  est le volume de l'arbre pris sur l'arbre  $k$  de la parcelle  $j$  du bloc  $i$  ;  $\psi(t)$  est la quantité de lumière depuis le début de la saison de végétation jusqu'au moment de la mesure ;  $\alpha_s$  et  $\beta_s$  sont les paramètres d'effets fixes;  $b_{x,i}$ ,  $b_{x,ij}$ ,  $b_{x,ijk}$  (où  $x = 1$  ou  $2$ ) sont des effets aléatoires de bloc, de parcelle unitaire et d'arbre, respectivement ; et  $\varepsilon_{ijk}$  est le terme d'erreur résiduel. Chaque niveau d'effets aléatoires est en fait représenté par un vecteur de deux effets aléatoires, par ex.  $b_i = (b_{i,1}, b_{i,2})^T$ . On suppose que ces vecteurs d'effets aléatoires suivent des distributions normales bivariées avec une moyenne de 0 et une variance à estimer. De même, le terme d'erreur résiduelle  $\varepsilon_{ijk}$  est supposé suivre une distribution normale multivariée avec une moyenne de 0 et une variance-covariance  $R$ .

Cette relation va constituer notre courbe de croissance potentielle pour le modèle hybride potentiel réducteur.

### II.3. 2. Construction du réducteur d'humidité

Le réducteur d'humidité est formulé en prenant en compte le déficit hydrique moyen depuis le début de la saison de végétation. Une parcelle est considérée en déficit si son REW est inférieur à une limite de 0,4. L'équation du réducteur peut s'écrire de la manière suivante :

$$f_D(REW) = \frac{0,4 - \bar{d}_M}{0,4}$$

Équation 9. Équation du réducteur d'humidité du sol pour le modèle hybride.

avec  $f_D(REW)$  le réducteur lié à l'humidité du sol au mois  $M$  et  $\bar{d}_M$  le déficit moyen depuis le début de la saison de végétation au temps  $t$ . Le déficit moyen au temps  $t$  peut se calculer de la manière suivante :

$$\bar{d}_M = \sum_{m=1}^M \frac{\bar{d}_m * N_{jour_m}}{N_{jour_{total}}}$$

Équation 10. Équation du déficit moyen au temps M.

avec  $d_m$  le déficit moyen mensuel,  $N_{\text{jour } m}$  le nombre de jours dans le mois  $m$  et  $N_{\text{jour total}}$ , le nombre de jours depuis le début de la saison de végétation jusqu'à la fin du mois  $M$  (Cf. Figure 27).

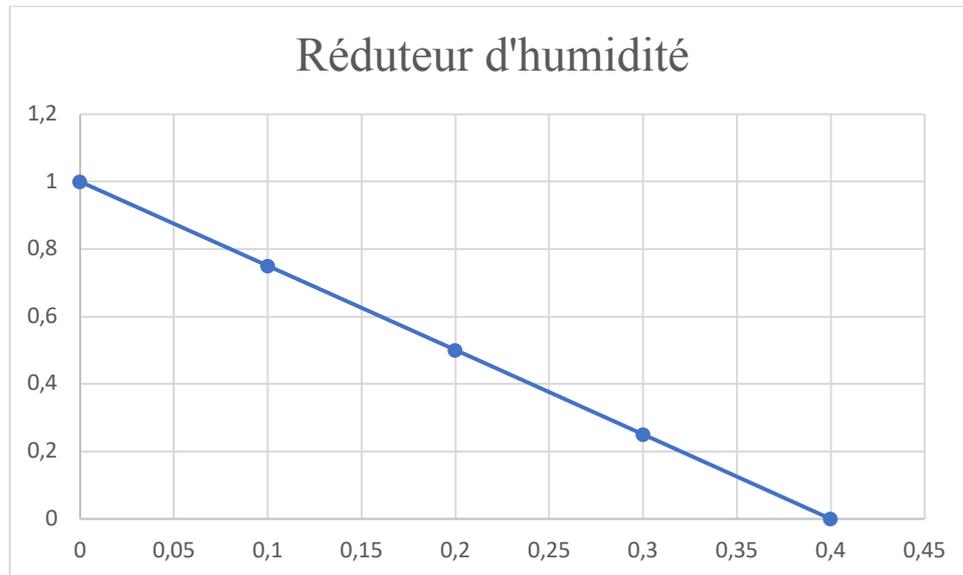


Figure 27. Illustration des effets du réducteur d'humidité (abscisse) en fonction du déficit moyen (ordonnées).

### II.3. 3. Construction du réducteur de température

Le réducteur de température est identique à celui défini dans le modèle 3PG (Landsberg et Waring 1997). Ce dernier est basé sur les températures minimale, optimale et maximale pour la photosynthèse mentionnées par (Lewis et al. 1999). On note  $T$  la température moyenne de l'air depuis le début de la saison de végétation jusqu'au temps  $t$  et l'équation du réducteur s'écrit de la façon suivante :

$$f_T(\bar{T}) = \left( \frac{\bar{T} - T_{\min}}{T_{\text{opt}} - T_{\min}} \right) \left( \frac{T_{\max} - \bar{T}}{T_{\max} - T_{\text{opt}}} \right)^{\left( \frac{T_{\max} - T_{\text{opt}}}{T_{\text{opt}} - T_{\min}} \right)}$$

Équation 11. Équation du réducteur de température pour le modèle hybride.

pour  $T$  compris entre  $T_{\min}$  et  $T_{\max}$  et vaut zéro sinon; avec  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$  et  $T_{\max}$  les températures minimale, optimale et maximale pour la production photosynthétique nette (respectivement -2°C, 20°C et 40°C (Lewis et al. 1999)). Ce modificateur est identique à celui utilisé dans le modèle 3-PG. Il est basé sur les températures minimale, optimale et maximale pour la

photosynthèse (Cf. Figure 28). Les valeurs données en référence sont tirées de Lewis et al. (1999) et correspondent à la réponse lumineuse photosynthétique chez le Douglas.

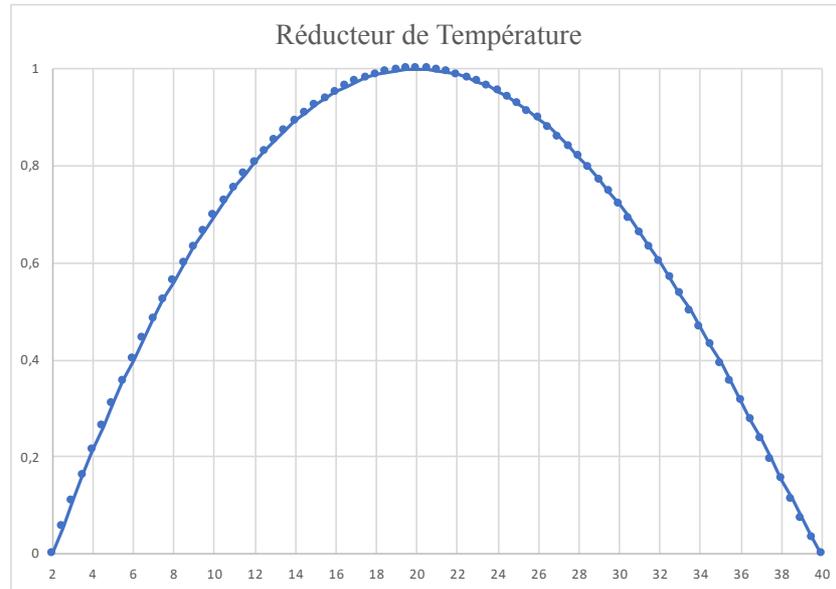


Figure 28. Illustration des effets du réducteur de température (abscisse) en fonction de la température en °C (ordonnées).

### II.3. 4. Définition du modèle hybride de type potentiel/réducteur

Le modèle de base définissant la courbe de croissance potentielle, nous pouvons la réduire avec les deux réducteurs décrits précédemment selon l'équation suivante :

$$Y_t = Y_0 + \alpha \left( \frac{\psi(t)}{10^9} \right)^\beta * f_D * f_T + \varepsilon$$

Équation 12. Équation du modèle hybride de type potentiel/réducteur.

où  $Y_0$  correspond aux valeurs initiales des variables dendrométriques  $Y$  (volume de l'arbre),  $\psi(t)$  est la quantité de lumière depuis le début de la saison de végétation jusqu'au moment  $t$  de la mesure,  $Y_t$  est le  $Y$  observé au temps  $t$ ,  $\alpha$  et  $\beta$  sont les paramètres du modèle à estimer,  $f_D$  le réducteur de stress hydrique (0-1),  $f_T$  le réducteur de température (0-1) et  $\varepsilon$  est un terme d'erreur résiduel.

Le modèle générique, ajusté séparément pour la hauteur ou le diamètre, résultant de ce processus de sélection pourrait être exprimé comme suit :

$$y_{(t)ijk} = y_{0ijk} + (\alpha_s + b_{i,1} + b_{ij,1} + b_{ijk,1}) \left( \frac{\psi(t)}{10^9} \right)_{ikl}^{\beta_s + b_{i,2} + b_{ij,2} + b_{ijk,2}} * f_D * f_T + \varepsilon_{ijk}$$

*Équation 13. Adaptation du modèle hybride de type potentiel/réducteur pour l'ajustement multiniveau.*

où  $y_{(t)ijk}$  est le volume de l'arbre pris sur l'arbre  $k$  de la parcelle  $j$  du bloc  $i$  et;  $\psi(t)$  est la quantité de lumière depuis le début de la saison de végétation jusqu'au moment  $t$  de la mesure;  $\alpha_s$  et  $\beta_s$  sont les paramètres d'effets fixes;  $b_{x, i}$ ,  $b_{x, ij}$ ,  $b_{x, ijk}$  (où  $x = 1$  ou  $2$ ) sont des effets aléatoires de bloc, de parcelle unitaire et d'arbre, respectivement;  $f_D$  le réducteur de déficit (0-1),  $f_T$  le réducteur de température (0-1) et  $\varepsilon_{ijk}$  est le terme d'erreur résiduel. Chaque niveau d'effets aléatoires est en fait représenté par un vecteur de deux effets aléatoires, par ex.  $b_i = (b_{i, 1}, b_{i, 2})^T$ . On suppose que ces vecteurs d'effets aléatoires suivent des distributions normales bivariées avec une moyenne de 0 et une variance à estimer. De même, le terme d'erreur résiduelle  $\varepsilon_{ijk}$  est supposé suivre une distribution normale multivariée avec une moyenne de 0 et une variance-covariance  $R$ .

## II.4. Intégration de la compétition dans le modèle de croissance

### II.4. 1. Présentation des données et impact sur la modélisation

Dans notre modélisation, les données qui constituent nos variables d'entrée, sont des produits des différentes modalités au sein du site expérimental. Par conséquent, elles sont déjà la résultante de la compétition pour la lumière et pour l'eau. Ainsi, pour exprimer les variables climatiques en fonction de la compétition à notre modèle, nous devons partir des modalités de « référence ».

Dans cette section, nous faisons l'hypothèse que la compétition exercée par la fougère aigle sur les ressources peut être modélisée. Considérant que les modalités expriment chacune un niveau de compétition, en modélisant l'évolution de la ressource en fonction du temps à travers des modèles à effets mixtes, nous pourrions capter la part d'influence de la compétition sur la ressource considérée pour chaque modalité.

Les valeurs ainsi estimées pour nos modalités traduiraient donc un niveau plus ou moins intense de compétition qu'il serait possible de mettre en relation avec une variable simple représentant cette compétition. Nous pourrions alors, en fonction de cette variable, reconstituer un profil type d'eau et de lumière qui serait dépendant du niveau de compétition en fonction du temps.

L'objectif de cette démarche est de pouvoir, à terme, établir des courbes mettant en relation la compétition et la part de ressources interceptée par cette dernière ainsi que la perte de production qui lui est associée.

## II.4. 2. Estimation de la compétition pour la lumière

La quantité de lumière sur la saison de végétation variant grandement d'une modalité à l'autre, un modèle visant à estimer la compétition a été ajusté. Dans le jeu de données, les sommes de lumière ne sont calculées que sur la période de végétation, leur donnant une forme de croissance asymptotique. Pour confirmer cet effet et faciliter la modélisation, nous avons assigné en dernière valeur la première quantité de lumière du profil météorologique de 2019. Plusieurs formes de modèles ont été testées comme des formes polynomiales par exemple. Toutefois, ces dernières présentaient trop de corrélation entre leurs différents paramètres et n'ont donc pas été retenues. Sur cette base, une équation de régression de Mitscherlich, qui était notre meilleure option, a été ajustée :

$$\Psi(t)_{ijk} / 10e9 = (\alpha_s + b_{i,1} + b_{ij,1} + b_{ijk,1}) - (\beta_s + b_{i,2} + b_{ij,2} + b_{ijk,2}) * k_{ijk}^{t_{ijk}} + \varepsilon_{ijk}$$

*Équation 14. Équation de Mitscherlich modélisant la compétition exercée par la fougère aigle sur la ressource en lumière.*

où  $\Psi(t)_{ijk}$  est la quantité de lumière depuis le début de la saison de végétation jusqu'au moment de la mesure prise sur l'arbre k de la parcelle j du bloc i ;  $\alpha_s$  et  $\beta_s$  sont les paramètres d'effets fixes ;  $b_{x,i}$ ,  $b_{x,ij}$ ,  $b_{x,ijk}$  (où  $x = 1$  ou  $2$ ) sont des effets aléatoires de bloc, de parcelle unitaire et d'arbre, respectivement ;  $k$  est un paramètre fixe et  $t_{ijk}$  est le jour de végétation. Chaque niveau d'effets aléatoires est en fait représenté par un vecteur de deux effets aléatoires, par ex.  $b_i = (b_{i,1}, b_{i,2})^T$ . On suppose que ces vecteurs d'effets aléatoires suivent des distributions normales bivariées avec une moyenne de 0 et une variance à estimer. De même, le terme d'erreur résiduelle  $\varepsilon_{ijk}$  est supposé suivre une distribution normale multivariée avec une moyenne de 0 et une variance-covariance R.

Les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  étant estimés avec un effet fixe pour chaque modalité, il est donc possible de récupérer ces estimations pour leur associer une variable de distance vis-à-vis de la

fougère et qui correspond à la modalité, estimations sur lesquelles nous pouvons ajuster une simple régression linéaire polynomiale de type  $a*x^2 + b*x + c$ .

### II.4. 3. Intégration de la compétition pour l'eau

La somme de REW sur la saison de végétation variant grandement d'une modalité à l'autre, un modèle visant à estimer la compétition a été ajusté. Dans le jeu de données, les sommes de REW ne sont calculées que sur la période de végétation, leur donnant une forme de croissance asymptotique. Plusieurs options de modélisation ont été envisagées. Toutefois, la forme polynomiale, qui était la plus simple, nous donnait des résultats tout à fait satisfaisants. Nous avons donc choisi de conserver cette forme. Sur cette base, une équation de régression de type polynomiale a été ajustée :

$$\sum_{ijk} REW(t) = (\alpha_s + b_{i,1} + b_{ij,1} + b_{ijk,1}) * t_{ijk}^2 + (\beta_s + b_{i,2} + b_{ij,2} + b_{ijk,2}) * t_{ijk} + \gamma_{ijk}$$

*Équation 15. Régression polynomiale modélisant la compétition exercée par la fougère aigle sur la ressource en eau.*

où  $\sum_{ijk} REW(t)$  est la somme de REW depuis le début de la saison de végétation jusqu'au moment de la mesure prise sur l'arbre  $k$  de la parcelle  $j$  du bloc  $i$ ;  $\alpha_s$  et  $\beta_s$  sont les paramètres d'effets fixes ;  $b_{x,i}$ ,  $b_{x,ij}$ ,  $b_{x,ijk}$  (où  $x = 1$  ou  $2$ ) sont des effets aléatoires de bloc, de parcelle unitaire et d'arbre, respectivement ;  $\gamma$  est un paramètre fixe et  $t_{ijk}$  est le jour de végétation. Chaque niveau d'effets aléatoires est en fait représenté par un vecteur de deux effets aléatoires, par ex.  $b_i = (b_{i,1}, b_{i,2})^T$ . On suppose que ces vecteurs d'effets aléatoires suivent des distributions normales bivariées avec une moyenne de 0 et une variance à estimer. De même, le terme d'erreur résiduelle  $\epsilon_{ijk}$  est supposé suivre une distribution normale multivariée avec une moyenne de 0 et une variance-covariance  $R$ .

Les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  étant estimés avec un effet fixe pour chaque modalité, il est donc possible de récupérer ces estimations pour leur associer une variable de distance vis-à-vis de la fougère et qui correspond à la modalité, estimations sur lesquelles nous pouvons ajuster une simple régression linéaire polynomiale de type  $a*x^2 + b*x + c$ .

## II.4. 4. Intégration de la compétition

A travers les modalités, la modélisation de la compétition pour les ressources devrait nous permettre, à partir de variables potentielles issues des données de nos modalités herbicides sans compétition, de reconstituer les profils eau/lumière de l'ensemble de nos plants en fonction de la distance vis-à-vis de la fougère aigle.

En effet, le modèle ressource/lumière nous permettra d'établir, à partir du profil de référence, un nouveau profil « pondéré » par la compétition en fonction de la distance de la fougère. Le modèle ressource/eau quant à lui nous permettra de reconstituer un profil « pondéré » de la ressource en eau, qui sera la condition pour obtenir un profil de déficit et par extension notre réducteur de déficit hydrique.

Durant cette étape, nous réestimerons les paramètres de croissance  $\alpha$  et  $\beta$  et retesterons les effets liés à la modalité à cause de l'effet produit par la moyennisation des variables d'entrée, qui nous font perdre en variabilité. Cette étape nous permettrait de confirmer que l'eau et la lumière sont bien les deux seules variables nécessaires à la modélisation de la croissance et qu'il ne subsiste aucun effet caché, que seul un effet fixe sur la modalité pourrait expliquer.

## II.5. Simulation sur l'année par Monte-Carlo

Les projections de nos modèles se feront, comme en partie 1, sur la base de réalisation Monte-Carlo. Chaque arbre sera simulé 1000 fois et l'ensemble des réalisations sera analysé, soit collectivement pour permettre une estimation générale sur le site, soit groupées en modalité pour mettre en évidence l'impact des différents niveaux de compétition croisés au sein du site expérimental. Des intervalles de confiance et des comparaisons entre différents traitements à différentes dates cibles ont été obtenus à l'aide de simulations de Monte Carlo.

### III. Résultats

#### III.1. Données récoltées sur la campagne de mesure 2018

##### III.1.1. Croissance du pin sylvestre

###### III.1.1.1. Diamètre

Les résultats sur la campagne de mesure 2018 montrent que le diamètre s'accorde avec le gradient théorique de compétition imaginé pour le site de Fontaine d'Olive (Cf. Table 4). Nous pouvons observer, en fin de saison de végétation, une valeur pour les modalités **herbicides** (1,57cm de diamètre) sensiblement plus élevée que pour les autres modalités (respectivement 0,92, 1,04, 0,79, 0,87, 0,72 cm de diamètre pour les modalités **L1 af**, **L1 sf**, **L50 dro**, **L50 inc** et **témoins**) montrant un fort impact de la compétition (Cf. Table 6 et Table 7). En effet, nous pouvons observer entre autres que les modalités **herbicides** se détachent des autres modalités tôt dans la saison de végétation à partir de mi-Juin. Par ailleurs, pour les modalités avec compétition, les résultats mettent en évidence une augmentation du taux de croissance à partir du premier tiers d'Août (Cf. Figure 29 et Table 5).

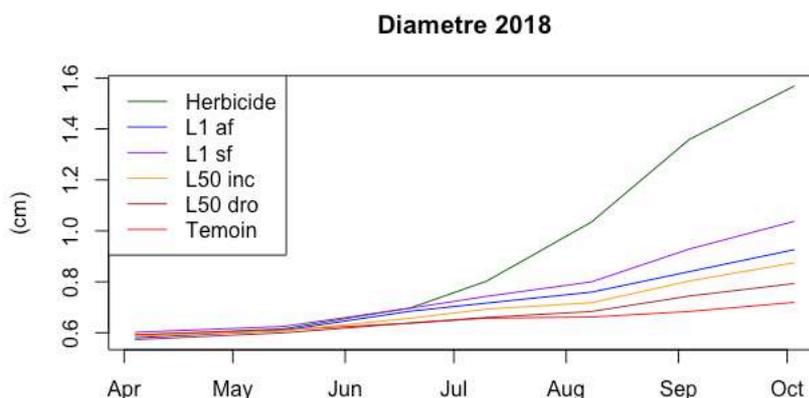


Figure 29. Diamètre moyen des pins sylvestres pour les différentes modalités sur la campagne de mesure 2018.

Diamètre (cm) sur la saison de végétation 2018

Date	4-avr.	15-mai	19-juin	10-juil.	8-août	4-sept.	3-oct.	
Jours de Végétation	94	135	170	191	220	247	276	
Modalités	HE	0,59	0,62	0,70	0,80	1,03	1,36	1,57
	L <sub>1</sub> <i>af</i>	0,58	0,61	0,68	0,72	0,76	0,84	0,93
	L <sub>1</sub> <i>sf</i>	0,60	0,62	0,70	0,74	0,80	0,93	1,04
	L <sub>50</sub> <i>dro</i>	0,57	0,60	0,64	0,66	0,68	0,74	0,79
	L <sub>50</sub> <i>inc</i>	0,59	0,61	0,66	0,69	0,72	0,80	0,87
	TEM	0,59	0,61	0,64	0,66	0,66	0,68	0,72

Table 5. Diamètres moyens pour le pin sylvestre en fonction de la modalité sur la saison de végétation 2018.

Diamètre (cm) 2018

Modalités	Estimations	Erreur std	t value	p.value
HE	1,57	0,02	75,06	<2E-16 ***
L <sub>1</sub> <i>af</i>	0,92	0,03	26,81	<2E-16 ***
L <sub>1</sub> <i>sf</i>	1,04	0,03	29,88	<2E-16 ***
L <sub>50</sub> <i>dro</i>	0,79	0,03	24,37	<2E-16 ***
L <sub>50</sub> <i>inc</i>	0,87	0,04	24,31	<2E-16 ***
TEM	0,72	0,03	25,90	<2E-16 ***

Table 6. Estimation du diamètre (cm) en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

### Diamètre (cm) 2018

Modalités	t	df	p.value	
HE - L <sub>1</sub> <i>af</i>	16,19	72,60	<2E-16	***
HE - L <sub>1</sub> <i>sf</i>	11,69	57,82	<2E-16	***
HE - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	22,87	104,46	<2E-16	***
HE - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	16,71	62,83	<2E-16	***
HE - TEM	25,56	122,87	<2E-16	***
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>1</sub> <i>sf</i>	-2,54	54,69	1,39E-02	*
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	3,25	52,88	2,02E-03	**
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	0,90	54,42	3,70E-01	
L <sub>1</sub> <i>af</i> - TEM	5,26	53,12	2,67E-06	***
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	5,69	45,44	8,71E-07	***
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	3,31	53,42	1,69E-03	**
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - TEM	7,46	44,63	2,21E-09	***
L <sub>50</sub> <i>dro</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	-2,11	46,77	4,06E-02	*
L <sub>50</sub> <i>dro</i> - TEM	2,42	72,50	1,79E-02	*
L <sub>50</sub> <i>inc</i> - TEM	4,02	46,35	2,10E-04	***

Table 7. Comparaison des modalités deux à deux sur le diamètre en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

#### III.1.1.2. Hauteur

Les résultats sur la campagne de mesure 2018 montrent donc que la hauteur totale ne s'accorde pas avec le gradient théorique de compétition imaginé pour le site de Fontaine d'Olive (Cf. Table 4). En effet, les résultats mettent en avant plusieurs faits intéressants. En premier, nous remarquons que les modalités herbicides ne présentent pas les meilleures hauteurs totales en moyenne sur le site avant septembre, date à laquelle elles dépassent les modalités L<sub>1</sub> *sf*. Par ailleurs, nous pouvons observer que les modalités témoins ont une hauteur moyenne supérieure aux modalités L<sub>50</sub> confondues (Cf. Figure 30 et Table 8). En fin de saison de végétation, les hauteurs constatées sont respectivement 67,34, 64,73, 66,38, 60,21, 63,33 et

64,20cm de hauteur pour les modalités **herbicides**, **L<sub>1</sub> af**, **L<sub>1</sub> sf**, **L<sub>50</sub> dro**, **L<sub>50</sub> inc** et **témoins** (Cf. Table 9 et Table 10).

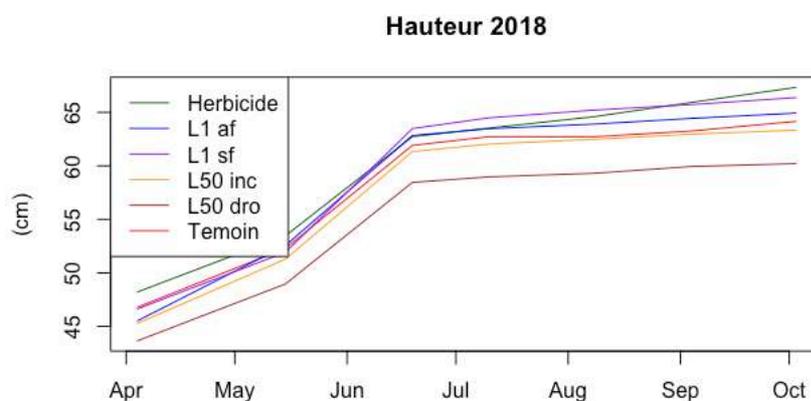


Figure 30. Hauteur moyenne des pins sylvestre pour les différentes modalités sur la campagne de mesure 2018.

Hauteur (cm) sur la saison de végétation 2018

Date	4-avr.	15-mai	19-juin	10-juil.	8-août	4-sept.	3-oct.
Jours de Végétation	94	135	170	191	220	247	276
HE	48,20	53,48	62,73	63,53	64,59	65,93	67,34
L <sub>1</sub> af	45,50	52,57	62,83	63,47	63,90	64,43	64,93
L <sub>1</sub> sf	46,62	51,93	63,48	64,48	65,21	65,72	66,38
L <sub>50</sub> dro	43,64	48,97	58,45	58,97	59,30	59,94	60,21
L <sub>50</sub> inc	45,26	51,30	61,33	62,04	62,48	62,96	63,33
TEM	46,78	52,30	61,91	62,72	62,72	63,26	64,16

Table 8. Hauteurs moyennes pour le pin sylvestre en fonction de la modalité sur la saison de végétation 2018.

Hauteur (cm) 2018

Modalités	Estimations	Erreur std	t value	p.value
HE	67,34	0,74	91,37	<2E-16 ***
L <sub>1</sub> <i>af</i>	64,73	1,20	53,79	<2E-16 ***
L <sub>1</sub> <i>sf</i>	66,38	1,22	54,23	<2E-16 ***
L <sub>50</sub> <i>dro</i>	60,21	1,15	52,47	<2E-16 ***
L <sub>50</sub> <i>inc</i>	63,33	1,27	49,92	<2E-16 ***
TEM	64,20	0,98	65,33	<2E-16 ***

Table 9. Estimation de la hauteur (cm) en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

Hauteur (cm) 2018

Modalités	t	df	p.value
HE - L <sub>1</sub> <i>af</i>	1,82	54,58	7,39E-02
HE - L <sub>1</sub> <i>sf</i>	0,72	58,33	4,75E-01
HE - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	4,68	55,43	1,89E-05 ***
HE - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	2,56	44,03	1,40E-02 *
HE - TEM	2,84	111,72	5,38E-03 **
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>1</sub> <i>sf</i>	-1,02	56,60	3,14E-01
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	2,54	60,91	1,36E-02 *
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	0,77	53,31	4,44E-01
L <sub>1</sub> <i>af</i> - TEM	0,37	52,93	7,12E-01
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	3,62	59,14	6,06E-04 ***
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	1,75	50,61	8,61E-02
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - TEM	1,62	55,55	1,10E-01
L <sub>50</sub> <i>dro</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	-1,65	56,88	1,04E-01
L <sub>50</sub> <i>dro</i> - TEM	-2,61	54,21	1,18E-02 *
L <sub>50</sub> <i>inc</i> - TEM	-0,55	43,55	5,84E-01

Table 10. Comparaison des modalités deux à deux sur la hauteur en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

### III.1.1.3. Volume

Les résultats sur la campagne de mesure 2018 montrent que le volume calculé s'accorde avec le gradient théorique de compétition imaginé pour le site de Fontaine d'Olive (Cf. Table 4). Nous pouvons observer en fin de saison de végétation une valeur pour les modalités **herbicides** ( $44,97\text{cm}^3$  de volume) sensiblement plus élevée que pour les autres modalités (respectivement  $14,79$ ,  $19,74$ ,  $10,39$ ,  $13,39$  et  $9,12\text{cm}^3$  de volume pour les modalités **L1 af**, **L1 sf**, **L50 dro**, **L50 inc** et **témoins**) montrant un fort impact de la compétition (Cf. Table 12 et Table 13). Les observations sont tout à fait comparables aux résultats de diamètres moyens présentés plus haut (Cf. Figure 31 et Table 11).

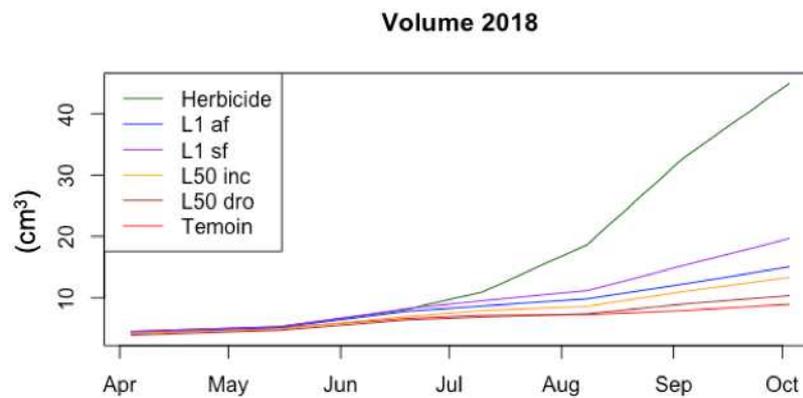


Figure 31. Volume calculé moyen des pins sylvestres pour les différentes modalités sur la campagne de mesure 2018.

Volume (cm<sup>3</sup>) sur la saison de végétation 2018

Date	4-avr.	15-mai	19-juin	10-juil.	8-août	4-sept.	3-oct.	
Jours de Végétation	94	135	170	191	220	247	276	
Modalité	HE	4,52	5,32	8,11	10,93	18,64	32,92	44,94
	L <sub>1</sub> <i>af</i>	4,13	5,17	7,83	8,67	9,82	12,30	15,05
	L <sub>1</sub> <i>sf</i>	4,51	5,30	8,23	9,51	11,19	15,32	19,69
	L <sub>50</sub> <i>dro</i>	3,89	4,69	6,41	6,92	7,46	9,00	10,36
	L <sub>50</sub> <i>inc</i>	4,19	4,88	7,01	7,96	8,62	11,06	13,37
	TEM	4,37	5,09	6,68	7,21	7,31	7,98	8,95

Table 11. Volumes moyens pour le pin sylvestre en fonction de la modalité sur le site de Fontaine d'Olive sur la saison de végétation 2018.

Volume (cm<sup>3</sup>) 2018

Modalités	Estimations	Erreur std	t value	p.value
HE	44,97	1,12	40,07	<2E-16 ***
L <sub>1</sub> <i>af</i>	14,79	1,83	8,07	3,45e-14 ***
L <sub>1</sub> <i>sf</i>	19,74	1,86	10,59	<2E-16 ***
L <sub>50</sub> <i>dro</i>	10,39	1,75	5,95	9.67e-09 ***
L <sub>50</sub> <i>inc</i>	13,39	1,93	6,93	3,90e-11 ***
TEM	9,12	1,50	6,10	4,37e-09 ***

Table 12. Estimation du volume (cm<sup>3</sup>) en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : \*\*\* : p < 0,001 ; \*\* : p < 0,01 ; \* : p < 0,05.

### Volume (cm<sup>3</sup>) 2018

Modalités	t	df	p.value	
HE - L <sub>1</sub> <i>af</i>	14,60	106,81	<2E-16	***
HE - L <sub>1</sub> <i>sf</i>	10,87	89,44	<2E-16	***
HE - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	18,61	101,85	<2E-16	***
HE - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	15,39	103,16	<2E-16	***
HE - TEM	19,56	100,09	<2E-16	***
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>1</sub> <i>sf</i>	-2,54	52,02	1,42E-02	*
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	3,21	49,28	2,32E-03	**
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	0,86	54,95	3,91E-01	
L <sub>1</sub> <i>af</i> - TEM	4,25	47,33	9,92E-05	***
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	5,41	39,70	3,24E-06	***
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	3,28	50,17	1,88E-03	**
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - TEM	6,25	37,94	2,62E-07	***
L <sub>50</sub> <i>dro</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	-2,23	45,47	3,10E-02	*
L <sub>50</sub> <i>dro</i> - TEM	1,30	71,15	1,98E-01	
L <sub>50</sub> <i>inc</i> - TEM	3,26	43,48	2,19E-03	**

Table 13. Comparaison des modalités deux à deux sur le volume en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

### III.1.2. Croissance de la fougère aigle

Les résultats de mesures de hauteur de la fougère aigle sur le site de Fontaine d'Olive nous montrent que la fougère débute fortement sa croissance à partir de Mai pour atteindre très rapidement un plateau sur le second tiers du mois de Juin (203,5cm de hauteur  $\pm$  56cm). Ce statut perdure jusqu'au premier tiers de Juillet, date à laquelle la fougère décroît lentement sur le site jusque vers début Octobre (Cf. Figure 32 et Table 14). En 2018, la fougère était uniforme sur le site. La densité moyenne relevée était de 25 frondes par m<sup>2</sup> pour un LAI moyen de 12,9.

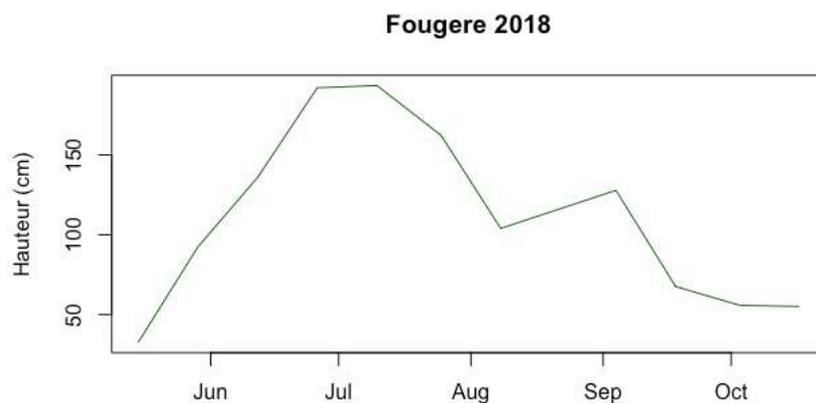


Figure 32. Hauteur moyenne de la fougère aigle sur la campagne de mesure 2018.

Saison de végétation 2018

Date	Jour de végétation	Hauteur (cm)
15-mai	135	18,78
29-mai	149	92,35
12-juin	163	168,11
26-juin	177	203,50
10-juil.	191	200,63
25-juil.	206	173,86
8-août	220	134,53
4-sept.	247	177,50
18-sept.	261	64,84
3-oct.	276	55,78
17-oct.	290	65,31

Table 14. Hauteurs moyennes pour la fougère aigle en fonction de la modalité sur le site de Fontaine d'Olive sur la saison de végétation 2018.

### III.1.3. Mesures climatiques

#### III.1.3.1. Pluviométrie et température moyenne de l'année 2018

La Figure 33 nous montre que la saison de végétation 2018 a été régulièrement sujette à des épisodes pluvieux. On peut observer malgré tout une diminution de ces épisodes entre Juin et Août, couplée à une forte température moyenne journalière pouvant expliquer des épisodes de sécheresse constatés sur le terrain.

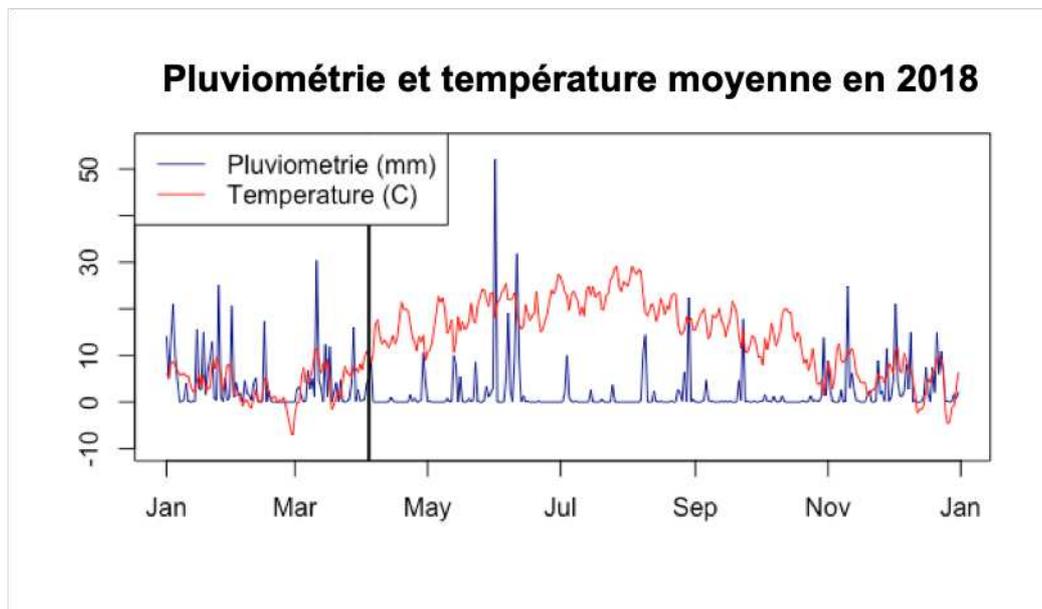


Figure 33. Diagramme ombro-climatique relevé sur le site de Fontaine d'Olive en 2018. La ligne noire représente la date de plantation des pins sylvestre.

#### III.1.3.2. Eau du sol

La Figure 34, montrant les relevés de données climatiques des teneurs de REW moyennes sur le site de Fontaine d'Olive sur la saison de végétation 2018, nous montre que les modalités avec compétition sont en déficit à partir du mois de Juillet pour les modalités **témoins** (0,36 de REW moyen) et à mi-Juillet pour les modalités **L<sub>1</sub>** et **L<sub>50</sub>** (0,29, 0,29, 0,19 et 0,20 respectivement pour les modalités **L<sub>1</sub> af**, **L<sub>1</sub> sf**, **L<sub>50</sub> dro** et **L<sub>50</sub> inc**) (Cf. Table 15). Par ailleurs, les modalités avec compétition restent en déficit jusqu'à la fin de la saison de végétation.

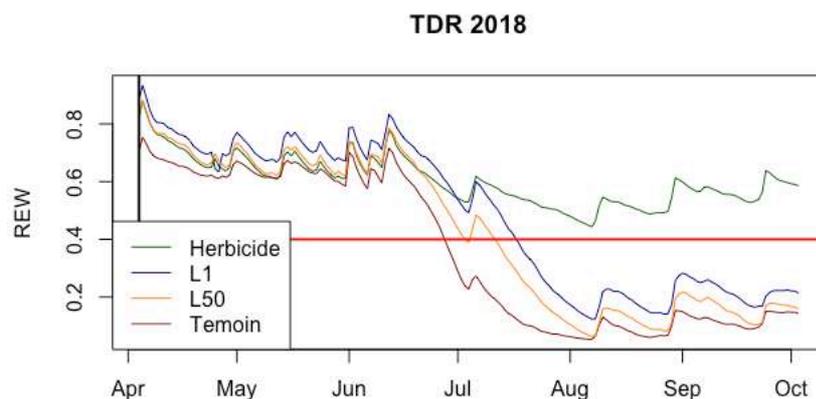


Figure 34. REW moyennes pour chaque modalité sur la saison de végétation 2018. La ligne noire représente la date de plantation des pins sylvestres. La ligne rouge représente la limite théorique de stress hydrique fixée à 0,4

		REW moyen 2018					
Date		15-mai	19-juin	10-juil.	8-août	4-sept.	3-oct.
Jours de Végétation		135	170	191	220	247	276
Modalités	HE	0,69	0,67	0,59	0,51	0,53	0,57
	L <sub>1</sub> <i>af</i>	0,74	0,74	0,60	0,29	0,20	0,22
	L <sub>1</sub> <i>sf</i>	0,74	0,74	0,60	0,29	0,20	0,22
	L <sub>50</sub> <i>dro</i>	0,70	0,68	0,50	0,19	0,14	0,15
	L <sub>50</sub> <i>inc</i>	0,71	0,69	0,50	0,20	0,14	0,16
	TEM	0,64	0,63	0,36	0,10	0,10	0,12

Table 15. REW moyens en fonction de la modalité sur le site de Fontaine d'Olive sur la saison de végétation 2018. Les valeurs en rouge se situent en dessous de notre limite de 0,4 et témoignent d'un stress hydrique.

La Figure 35, qui représente les intégrales de REW moyen en fin de saison de végétation pour chaque modalité, nous montre que le gradient théorique de compétition au niveau de la teneur en eau du sol est bien respecté (Cf. Table 4). En effet, nous pouvons voir que les modalités herbicides montrent les meilleurs résultats suivis dans l'ordre des modalités L<sub>1</sub>, des modalités L<sub>50</sub> et des modalités témoin. La Table 16 et la Table 17 nous montrent que l'**herbicide** avec somme de REW de 3,57 est statistiquement supérieur au deux modalités L<sub>1</sub> *af* et L<sub>1</sub> *sf* qui ont toutes deux 2,79. Les modalités L<sub>50</sub> *dro* et L<sub>50</sub> *inc* sont en dessous des

modalités L<sub>1</sub> avec 2,36 et 2,40 de somme de REW respectivement mais devant le **témoin** qui a une somme de REW de 1,94 en fin de saison de végétation.

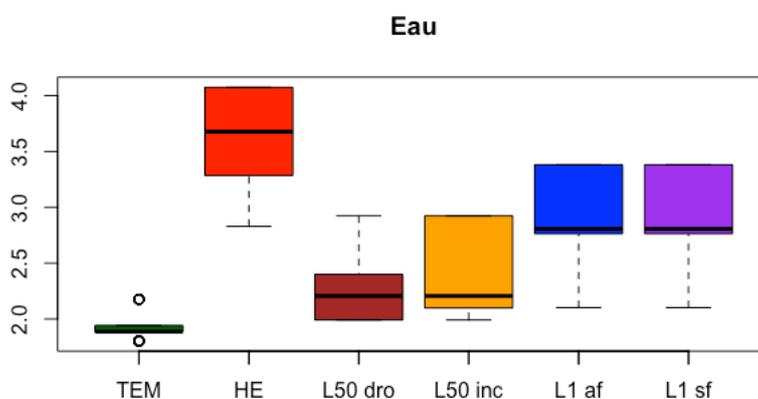


Figure 35. Intégrale du REW moyen calculée en fin de saison de végétation 2018 pour chaque modalité sur le site de Fontaine d'Olive.

#### Somme REW 2018

Modalités	Estimations	Erreur std	t value	p.value
HE	3,57	0,05	75,26	<2E-16 ***
L <sub>1</sub> af	2,79	0,08	35,95	<2E-16 ***
L <sub>1</sub> sf	2,79	0,08	35,36	<2E-16 ***
L <sub>50</sub> dro	2,36	0,07	31,98	<2E-16 ***
L <sub>50</sub> inc	2,40	0,08	29,37	<2E-16 ***
TEM	1,94	0,06	30,71	<2E-16 ***

Table 16. Estimation de la somme de REW en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : \*\*\* : p < 0,001 ; \*\* : p < 0,01 ; \* : p < 0,05.

La somme de REW présente plusieurs avantages pour notre étude. En plus de permettre la reconstitution des profils de déficit nécessaires pour notre réducteur d'humidité, elle permet également de mettre en évidence un effet de la compétition, même quand le semis n'est pas en déficit hydrique.

Somme REW 2018

Modalités	t	df	p.value	
HE - L <sub>1</sub> <i>af</i>	7,65	59,76	2,02E-10	***
HE - L <sub>1</sub> <i>sf</i>	7,46	55,92	6,01E-10	***
HE - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	14,15	88,28	<2E-16	***
HE - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	12,58	63,71	<2E-16	***
HE - TEM	25,99	96,02	<2E-16	***
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>1</sub> <i>sf</i>	-0,01	56,85	9,95E-01	
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	4,07	54,33	1,53E-04	***
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	3,50	54,47	9,26E-04	***
L <sub>1</sub> <i>af</i> - TEM	9,77	32,38	3,52E-11	***
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	3,99	51,75	2,11E-04	***
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	3,44	52,82	1,14E-03	**
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - TEM	9,47	31,05	1,15E-10	***
L <sub>50</sub> <i>dro</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	-0,38	54,33	7,03E-01	
L <sub>50</sub> <i>dro</i> - TEM	6,48	38,93	1,11E-07	***
L <sub>50</sub> <i>inc</i> - TEM	6,11	30,14	1,02E-06	***

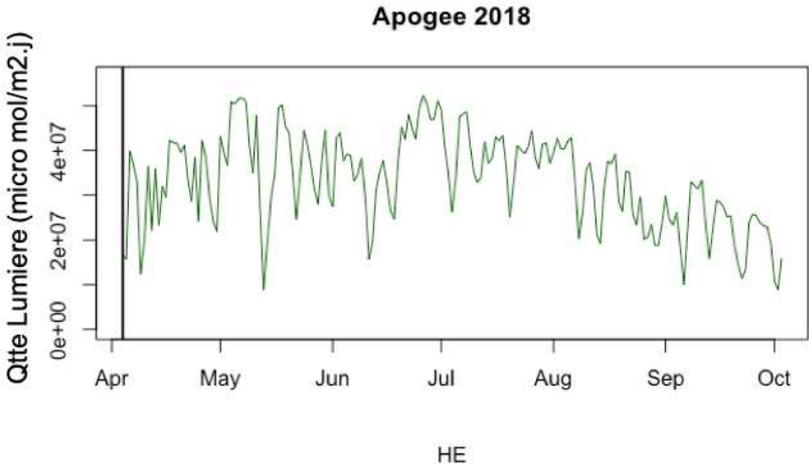
Table 17. Comparaison des modalités deux à deux sur la somme de REW en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

### III.1.3.3. Lumière incidente

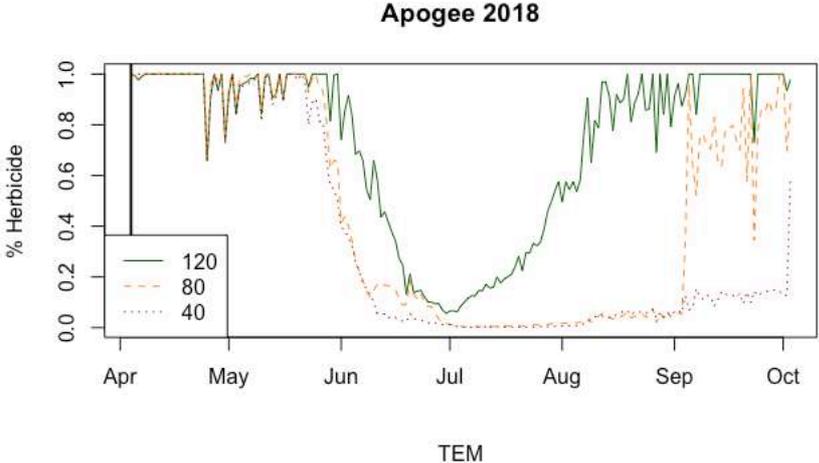
Les résultats des relevés de lumière incidente sur la saison de végétation 2018 mettent clairement l'accent sur l'impact de la compétition exercée par la fougère aigle. Sur la Figure 36, nous pouvons voir que la fougère impacte les *maxima* des quantités de lumières perçues, comme c'est le cas pour les modalités **témoins** (volet b). Plus spécifiquement les modalités témoins (volet b) rendent compte d'une dépréciation importante entre Juin et Août quelle que soit la hauteur de capteur considérée. De plus, cela met en avant l'importance de la hauteur puisque les trois hauteurs « rattrapent » le profil de lumière a des dates très différentes. En effet, à la hauteur de 120cm le profil sera similaire au profil herbicide aux alentours d'Août alors qu'il faudra attendre Septembre et Octobre pour les hauteurs de 80cm et 40cm respectivement.

Cet effet sera constaté de façon plus ou moins prononcée sur chaque modalité avec compétition. Par ailleurs, que l'on considère les modalités L50 (volets c et d) ou L1 (volets e et f) on peut voir une légère dépréciation, qui débute entre Juin et Juillet au moment où la fougère est à son paroxysme (Cf. Figure 32).

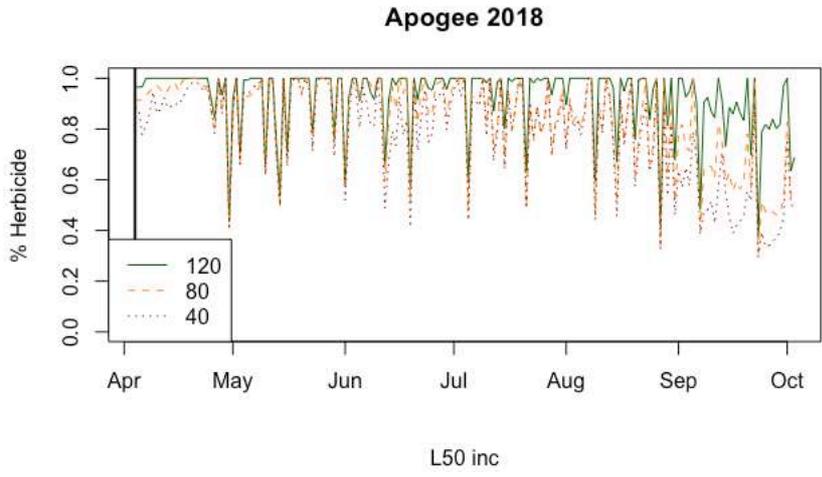
(a)



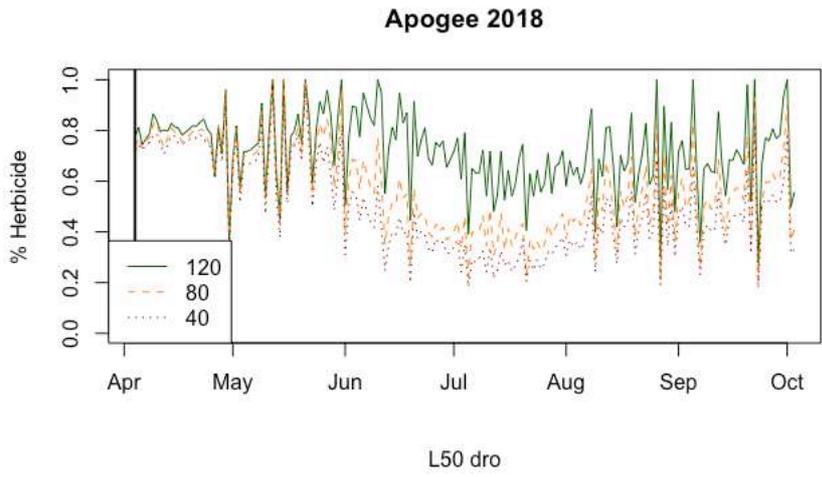
(b)



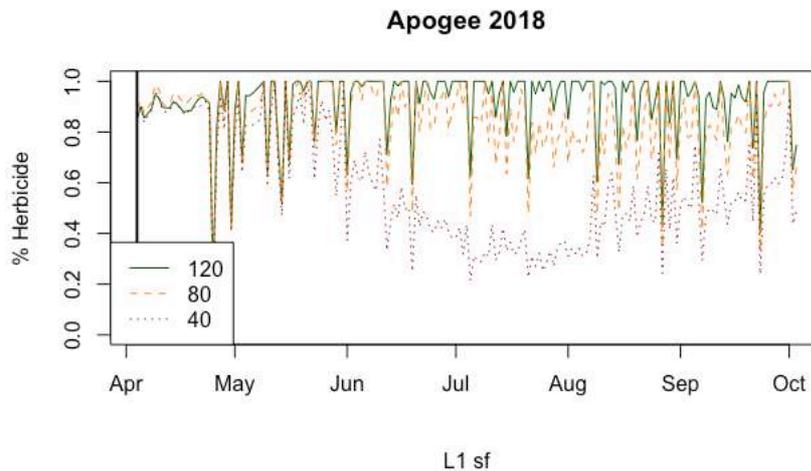
(c)



(d)



(e)



(f)

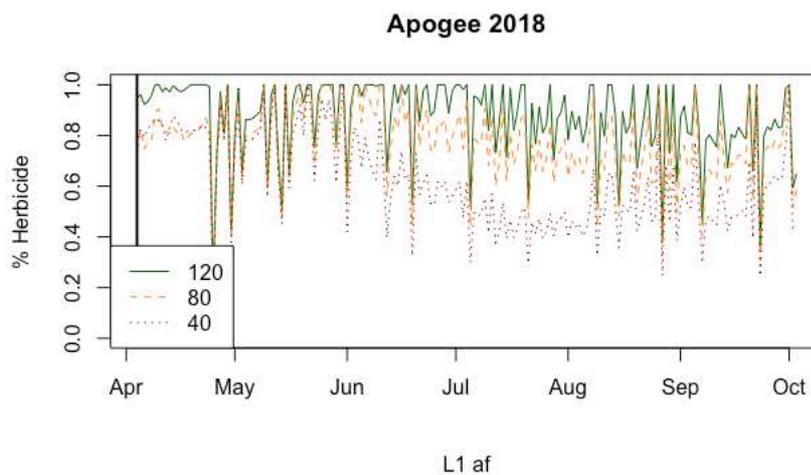


Figure 36. Relevés de mesures de la lumière incidente moyenne ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ ) pour la modalité herbicide (volet a). Proportion de lumière par rapport à la référence herbicide (volets b à f) Les trois hauteurs considérées sont 120cm en vert, 80 cm en jaune et 40 cm en rouge. Les modalités présentées sont (b) témoin ; (c)  $L_{50}$  incliné ; (d)  $L_{50}$  droit ; (e)  $L_1$  sans filet et (f)  $L_1$  avec filets. La ligne noire représente la date de plantation des plants de pin sylvestre.

La Table 18 nous montre qu'en fin de saison de végétation, l'impact de la compétition est très marqué. En effet, alors que les modalités **herbicides** ont une quantité de lumière de  $6,07\text{E}+09 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , les modalités avec compétition ont quant à elles  $4,38 \text{E}+09$ ,  $4,58 \text{E}+09$ ,  $3,20 \text{E}+09$ , et  $2,48 \text{E}+09 \mu\text{mol.m}^{-2}$  pour les modalités  $L_1$  *af*,  $L_1$  *sf*,  $L_{50}$  *dro* et **témoins** respectivement. Nous pouvons aussi voir le profil élevé des modalités  $L_{50}$  *inc* puisque ces dernières donnent la seconde meilleure quantité de lumière en fin de saison de végétation avec  $5,21 \text{E}+09 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Cf. Table 19 et Table 20).

Quantité de lumière ( $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) 2018

Date	15-mai	19-juin	10-juil.	8-août	4-sept.	3-oct.	
Jours de Végétation	135	170	191	220	247	276	
Modalités	HE	1,41E+09	2,65E+09	3,57E+09	4,68E+09	5,43E+09	6,07E+09
	L <sub>1</sub> <i>af</i>	1,13E+09	2,18E+09	2,83E+09	3,50E+09	3,97E+09	4,38E+09
	L <sub>1</sub> <i>sf</i>	1,21E+09	2,27E+09	2,92E+09	3,60E+09	4,11E+09	4,58E+09
	L <sub>50</sub> <i>dro</i>	1,02E+09	1,77E+09	2,11E+09	2,51E+09	2,87E+09	3,20E+09
	L <sub>50</sub> <i>inc</i>	1,31E+09	2,47E+09	3,32E+09	4,27E+09	4,86E+09	5,21E+09
	TEM	1,41E+09	2,08E+09	2,11E+09	2,12E+09	2,16E+09	2,48E+09

Table 18. Quantité de lumière ( $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) depuis la plantation en fonction de la modalité sur le site de Fontaine d'Olive sur la saison de végétation 2018.

La Figure 37, qui représente la quantité de lumière moyenne perçue pour chaque modalité en fin de saison de végétation 2018, nous montre que le gradient théorique de compétition de lumière n'est pas respecté (Cf. Table 4). En effet les modalités **L<sub>50</sub> inc**, qui devraient se situer entre les modalités **L<sub>1</sub>** et les modalités **L<sub>50</sub> dro**, se situent en réalité entre les modalités **L<sub>1</sub>** et les modalités **herbicides**. Cette information sera à prendre en compte dans le traitement ultérieur des données.

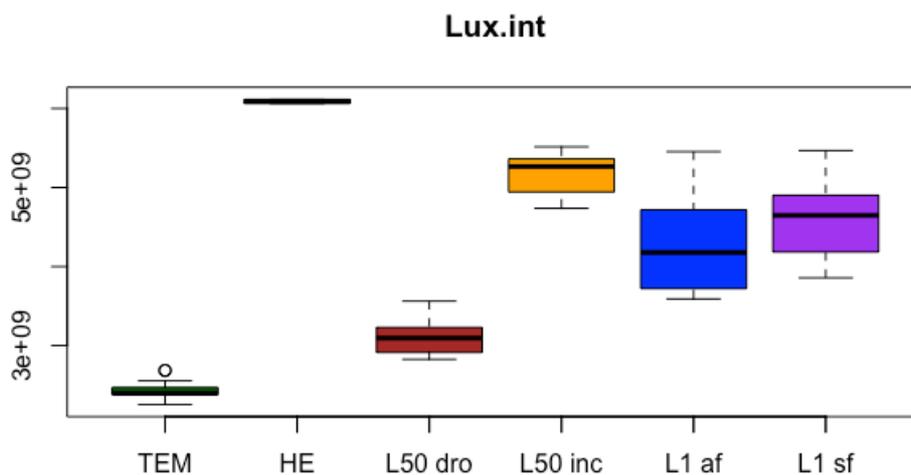


Figure 37. Quantité de lumière ( $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) calculée en fin de saison de végétation 2018 pour chaque modalité sur le site de Fontaine d'Olive.

Quantité de lumière ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) 2018

Modalités	Estimations	Erreur std	t value	p.value
HE	6,07E+09	3,61E+07	168,21	<2E-16 ***
L <sub>1</sub> <i>af</i>	4,38E+09	5,89E+07	74,39	<2E-16 ***
L <sub>1</sub> <i>sf</i>	4,58E+09	5,99E+07	76,46	<2E-16 ***
L <sub>50</sub> <i>dro</i>	3,20E+09	5,61E+07	57,02	<2E-16 ***
L <sub>50</sub> <i>inc</i>	5,21E+09	6,21E+07	83,95	<2E-16 ***
TEM	2,48E+09	4,81E+07	51,67	<2E-16 ***

Table 19. Estimation de la quantité de lumière ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs p : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

Quantité de lumière ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) 2018

Modalités	t	df	p.value	
HE - L <sub>1</sub> <i>af</i>	13,60	29,12	3,83E-14	***
HE - L <sub>1</sub> <i>sf</i>	19,53	28,30	<2E-16	***
HE - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	53,50	32,69	<2E-16	***
HE - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	16,80	26,62	1,08E-15	***
HE - TEM	117,88	47,03	<2E-16	***
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>1</sub> <i>sf</i>	-1,37	47,90	1,78E-01	
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	8,75	39,50	8,63E-11	***
L <sub>1</sub> <i>af</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	-6,21	38,30	2,85E-07	***
L <sub>1</sub> <i>af</i> - TEM	14,89	32,41	4,73E-16	***
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - L <sub>50</sub> <i>dro</i>	14,86	51,44	<2E-16	***
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	-6,92	48,15	9,47E-09	***
L <sub>1</sub> <i>sf</i> - TEM	25,68	36,78	<2E-16	***
L <sub>50</sub> <i>dro</i> - L <sub>50</sub> <i>inc</i>	-27,37	57,84	<2E-16	***
L <sub>50</sub> <i>dro</i> - TEM	11,74	51,60	3,43E-16	***
L <sub>50</sub> <i>inc</i> - TEM	46,43	44,14	<2E-16	***

Table 20. Comparaison des modalités deux à deux sur la quantité de lumière en fin de saison de végétation 2018. Les étoiles indiquent les valeurs  $p$  : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

## III.2. Modèle de croissance

Du point de vue performances statistiques, notre modèle avec les deux réducteurs d'humidité et de température n'est pas celui qui explique le mieux la variabilité observée (Cf. Table 21). En effet, le modèle sans réducteur est celui qui a montré les meilleures performances générales.

	AIC	BIC
Modèle lumière	6547,66	6635,129
Modèle lumière + réducteur d'humidité	6692,854	6780,323
Modèle lumière + réducteur d'humidité + réducteur de température	6699,945	6787,414

Table 21. Performances statistiques des différents modèles initiaux en fonction de l'intégration des réducteurs d'humidité et de température.

L'ajustement des paramètres de notre modèle de croissance a montré une bonne convergence sur l'ensemble des ajustements pour les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  (Cf. Table 22).

Modalités	Modèle de croissance	
	AIC 6547,66	BIC 6635,129
	$\alpha$	$\beta$
HE	0,066403 ***	3,522449 ***
L <sub>1</sub> af	0,996868 ***	1,449454 ***
L <sub>1</sub> sf	0,316811 ***	2,437125 ***
L <sub>50</sub> dro	0,813792 ***	1,698111 ***
L <sub>50</sub> inc	0,385182 ***	1,789299 ***
TEM	0,523901 ***	2,178987 ***

Table 22. Estimations des paramètres du modèle de croissance de la croissance en volume par rapport à la Quantité de Lumière sur la saison de végétation (Cf. Équation 8). Les étoiles indiquent les valeurs p : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

Dans l'ensemble, les prédictions réalisées par Monte-Carlo en fin de saison de végétation de notre modèle de croissance sont cohérentes avec les données observées dans notre jeu de données 2018 (Cf. Table 23 et Figure 38). En effet, que l'on considère une prédiction générale pour l'ensemble des arbres du site ou que l'on regarde plus spécifiquement modalité par modalité, nous observons que les prédictions sont très proches des moyennes observées et

que les écarts de confiance donnés par le modèle sont dans la gamme de la variabilité observée sur nos données.

Modalités	Modèle de croissance			Jeu de données 2018		
	Inf	Pred	Sup	Inf	Moy	Sup
HE	32,16	42,36	54,70	25,38	44,29	71,86
L <sub>1</sub> af	7,85	10,30	13,51	7,95	12,72	17,62
L <sub>1</sub> sf	10,00	14,71	21,23	8,15	19,74	35,71
L <sub>50</sub> dro	5,85	7,80	10,93	4,23	9,69	15,65
L <sub>50</sub> inc	5,38	9,46	13,21	5,23	12,78	22,15
TEM	4,64	6,76	10,15	4,95	7,94	10,77
Prédiction générale	5,40	20,87	51,11	5,18	23,26	63,15

Table 23. Comparaison des prédictions du modèle de croissance de volume (cm<sup>3</sup>) pour les différentes modalités et pour le volume général en fin de saison de végétation par rapport au jeu de données (moyennes et intervalles de confiance de 0,95).

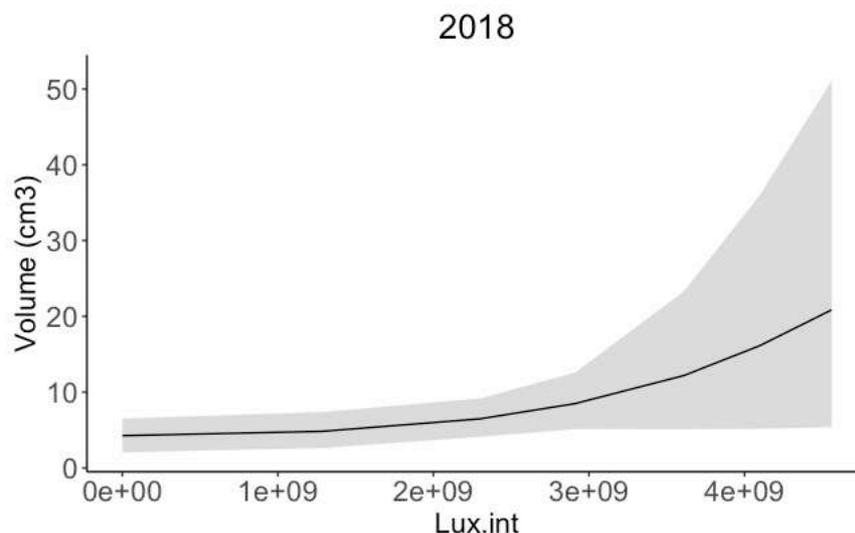


Figure 38. Prédiction du modèle de croissance du volume général en fonction de la quantité de Lumière (Lux.int en  $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.

Nous pouvons observer sur la Figure 39 le gradient de lumière résultant des différentes modalités. Nous pouvons remarquer que la seule Quantité de Lumière ne permet pas de garantir un meilleur volume en fin de saison de végétation. Comme nous pouvons le voir sur le

graphique, la modalité L<sub>50 inc</sub>, qui bénéficie de la seconde meilleure Quantité de Lumière sur la saison de végétation 2018, ne donne pas le meilleur volume après la modalité herbicide.

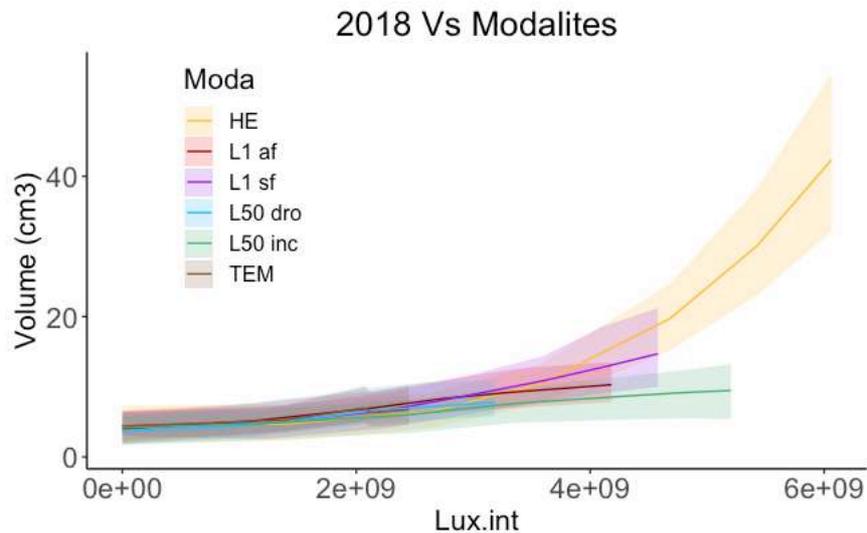


Figure 39. Prédiction du modèle de croissance du volume général en fonction de la quantité de Lumière (Lux.int en  $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) par modalité sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.

La Figure 40 nous montre un dégagelement de la modalité herbicide, qui survient à partir de la moitié de la saison de végétation avec un volume final qui est le double de celui observé dans la meilleure modalité avec compétition (Cf. Table 23). Par ailleurs, la Figure 39 et la Figure 40 nous montrent que les projections liées aux parcelles témoins diminuent en milieu de saison de végétation pour augmenter de nouveau en fin de saison. Cela peut s'expliquer par le fait qu'une très forte mortalité a été constatée dès la fin de première année de croissance puisque nous avons relevé 50 % de mortalité. Par ailleurs, la fougère aigle a exercé une forte contrainte mécanique au moment où ses frondes se sont couchées en brisant la cime de certains de nos semis dans ces modalités. Le regain de croissance observé à partir de fin septembre pour les semis peut s'expliquer par le déclin entre août et septembre de la fougère.

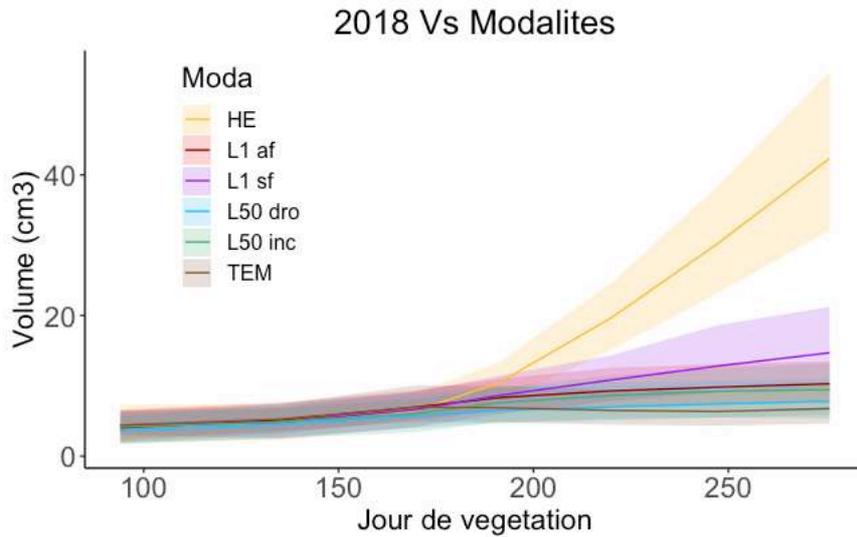


Figure 40. Prédiction du modèle de croissance du volume général en fonction du jour de végétation par modalité sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.

### III.3. Modèle composé

#### III.3.1. Modèle de lumière

##### III.3.1.1. Cas particulier de la modalité L<sub>50 inc</sub>

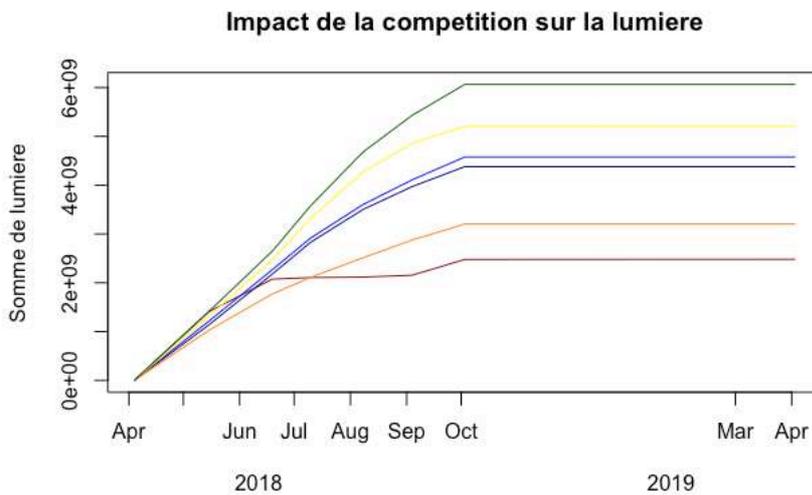


Figure 41. Quantité de Lumière (exprimée en  $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) en fonction du temps sur le site expérimental. La courbe verte représente notre herbicide sans compétition, la courbe jaune représente la modalité 50cm piquets inclinées, la courbe bleu clair représente notre modalité 1m sans filets, la courbe bleu sombre représente notre modalité 1m avec filets, la courbe orange représente notre modalité 50cm piquets droits et la courbe rouge représente notre modalité témoin.

L'écartement à 30° des piquets qui constituent la modalité **L<sub>50 inc</sub>**, nous donne une Quantité de Lumière sur la saison de végétation, supérieure aux estimations faites lors de l'installation du site expérimental, probablement dû à un volume aérien disponible plus important. En effet, nous pouvons constater sur la Figure 37, la Figure 39 et la Figure 41 que les quantités de lumières des modalités **L<sub>50 inc</sub>** sont en moyenne entre celles des modalités herbicides et celles des modalités **L<sub>1 af</sub>** et **L<sub>1 sf</sub>** qui ont pourtant un écartement plus grand.

Dans un premier temps, les premières régressions des paramètres de l'équation de lumière alpha et beta ont été faites sans les valeurs de cette modalité (Cf. Table 24).

Modèles sans L <sub>50 inc</sub>	Pente	Intercepte	R <sup>2</sup>
Paramètre $\alpha$	0,0039879 **	0,2594813 **	0,9662
Paramètre $\beta$	0,013103 **	0,645282 **	0,9581

Table 24. Estimations des pentes et des interceptes pour les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  en fonction de la distance à la fougère (cm) issues du modèle de lumière. Modèles sans les valeurs de la modalité L<sub>50 inc</sub> pour les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$ . Les étoiles indiquent les valeurs p : \*\*\* : p < 0,001 ; \*\* : p < 0,01 ; \* : p < 0,05.

Sur la base de ces premières modélisations, les valeurs de distance équivalentes pour la lumière calculée pour les modalités **L<sub>50 inc</sub>** sont respectivement 76,31cm pour l'équation sur le paramètre  $\alpha$  et 75,45 cm pour l'équations sur le paramètre  $\beta$ . Pour la suite du processus, nous considérerons donc la distance pour la modalité **L<sub>50 inc</sub>** de 50cm pour tous les résultats liés au REW et de 75cm pour tous les résultats liés à la quantité de Lumière.

### III.3.1.2. Résultats

Le modèle de lumière a montré de bonnes performances générales. Pour nous affranchir de la trop grande corrélation entre les paramètres et éviter les *minima* locaux lors de la convergence du modèle, nous avons choisi de fixer le paramètre k dans l'équation. Les estimations pour les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  sont significatifs (Cf. Table 25).

Modalités	$\alpha$	Lux	
		$\beta$	K
HE	0,6496413 ***	1,9244275 ***	0,989443
L <sub>1</sub> <i>af</i>	0,4727282 ***	1,3657944 ***	
L <sub>1</sub> <i>sf</i>	0,5026277 ***	1,4557389 ***	
L <sub>50</sub> <i>dro</i>	0,3506984 ***	0,9925891 ***	
L <sub>50</sub> <i>inc</i>	0,5781867 ***	1,6940169 ***	
TEM	0,2986998 ***	0,7495814 ***	

Table 25. Estimations des paramètres du modèle de lumière prédisant la Quantité de Lumière en fonction du jour de végétation (Cf. Équation 14). Les étoiles indiquent les valeurs  $p$  : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

Nous pouvons observer, à travers les projections des estimations des paramètres alpha et beta, une forte relation avec la distance du plant à la fougère (variable exprimée en cm) (Cf. Figure 42 et Figure 43). L'ajustement de modèles linéaires pour ces deux paramètres en fonction de la distance a donné de très bonnes performances avec des  $R^2$  de 0,9711 et 0,9676 respectivement et des estimations des pentes et des interceptes significatifs (Cf. Table 26).

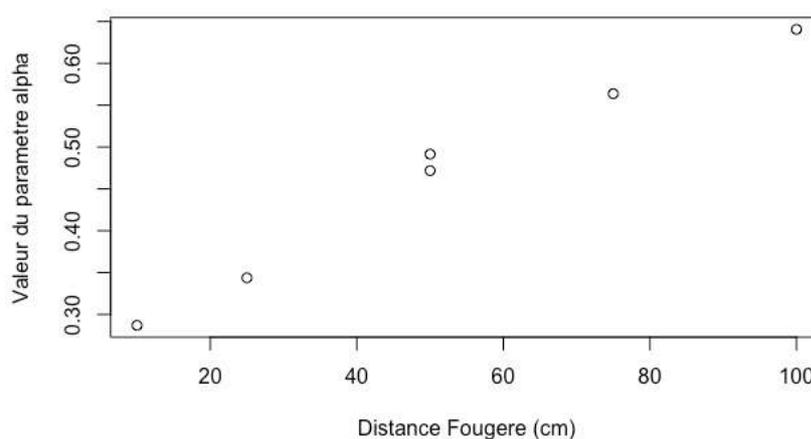


Figure 42. Valeurs du paramètre  $\alpha$  issues de la modélisation de la lumière en fonction de la distance à la fougère.

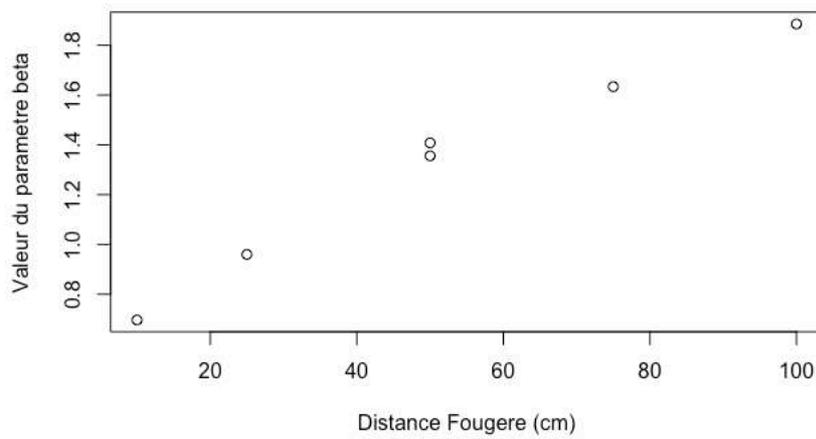


Figure 43. Valeurs du paramètre  $\beta$  issues de la modélisation de la lumière en fonction de la distance à la fougère.

	Pente	Intercepte	R <sup>2</sup>
Paramètre $\alpha$	0,0040250 ***	0,2674745 ***	0,9711
Paramètre $\beta$	0,013151 ***	0,684240 ***	0,9676

Table 26. Estimations des pentes et des interceptes pour les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  en fonction de la distance à la fougère (cm) issues du modèle de lumière. Les étoiles indiquent les valeurs  $p$  : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

### III.3.2. Modèle d'eau

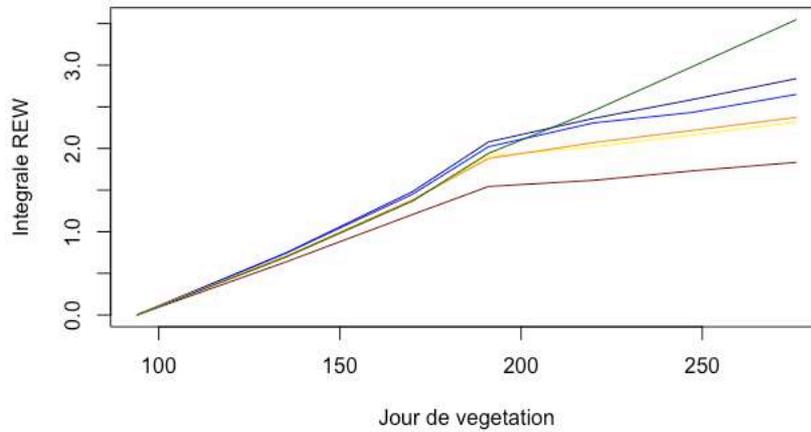


Figure 44. Somme REW en fonction du temps sur le site expérimental. La courbe verte représente notre herbicide sans concurrence, la courbe jaune représente la modalité 50cm piquets inclinés, la courbe bleu clair représente notre modalité 1m sans filets, la courbe bleu sombre représente notre modalité 1m avec filets, la courbe orange représente notre modalité 50cm piquets droits et la courbe rouge représente notre modalité témoin.

Le modèle d'eau a montré de bonnes performances générales. Pour nous affranchir de la trop grande corrélation entre les paramètres et éviter les minima locaux lors de la convergence du modèle, nous avons choisi de fixer le paramètre  $\gamma$  dans l'équation. Les estimations pour les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  sont significatifs (Cf. Table 27).

Modalités	$\alpha$	Aqua	
		$\beta$	$\gamma$
HE	0,0000143 ***	0,0254807 ***	-2,4387184
L <sub>1</sub> <i>af</i>	0,0000375 ***	0,0296599 ***	
L <sub>1</sub> <i>sf</i>	0,0000396 ***	0,0295635 ***	
L <sub>50</sub> <i>dro</i>	0,0000472 ***	0,0306965 ***	
L <sub>50</sub> <i>inc</i>	0,0000477 ***	0,0305547 ***	
TEM	0,0000551 ***	0,0307099 ***	

Table 27. Estimations des paramètres du modèle d'eau prédisant la somme de REW en fonction du jour de végétation (Cf. Équation 15). Les étoiles indiquent les valeurs  $p$  : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

Nous pouvons observer, à travers les projections des estimations des paramètres A et B, une forte relation avec la distance du plant à la fougère (variable exprimée en cm) (Cf. Figure 45 et Figure 46). L'ajustement d'un modèle linéaire pour le paramètre  $\alpha$  et d'un modèle polynomial pour le paramètre  $\beta$  ont donné de très bonnes performances avec des  $R^2$  de 0,9902 et 0,9979 (Cf. Table 28).

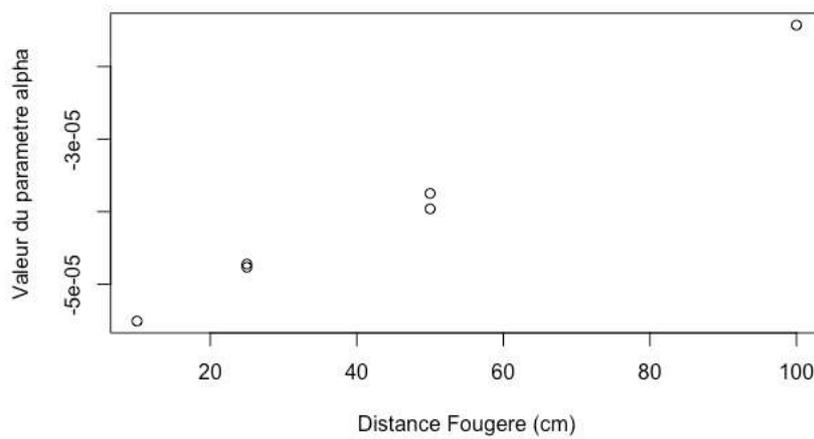


Figure 45. Valeurs du paramètre  $\alpha$  issues de la modélisation du REW en fonction de la distance à la fougère.

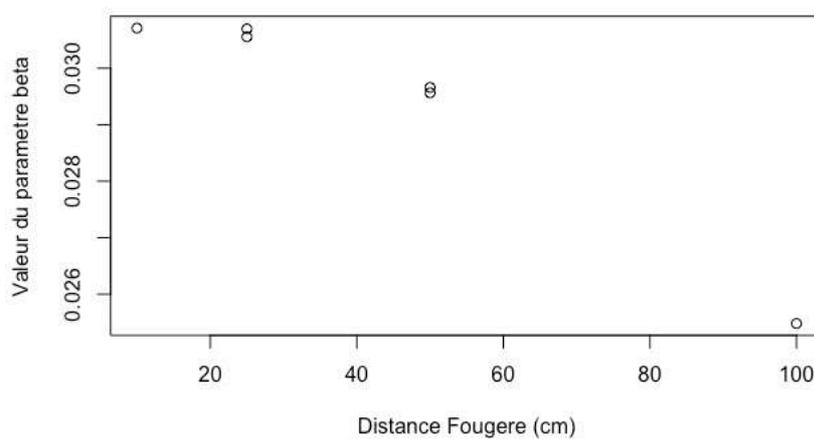


Figure 46. Valeurs du paramètre  $\beta$  issues de la modélisation du REW en fonction de la distance à la fougère.

	Pente	Intercepte	R <sup>2</sup>	
Paramètre $\alpha$	4,432e-7 ***	-5,943e-5 ***	0,9902	
	A	B	C	R <sup>2</sup>
Paramètre $\beta$	-6,144e-7 ***	8,79E-06	3,074e-2 ***	0,9979

Table 28. Au-dessus, estimations de la pente et de l'intercepte pour le paramètre  $\alpha$  en fonction de la distance à la fougère (cm) issues du modèle d'eau. En-dessous, estimation des paramètres de l'équation polynomiale de paramètre  $\beta$  issu du modèle d'eau en fonction de la distance à la fougère en cm. Les étoiles indiquent les valeurs  $p$  : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

### III.3.3. Résultats du modèle composé

L'ajustement des paramètres de notre modèle étendu a montré une bonne convergence sur l'ensemble des ajustements pour les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  (Cf. Table 29).

Modalités	Modèle étendu	
	AIC 6478,402	BIC 6565,87
	$\alpha$	$\beta$
HE	0,002243 ***	5,673109 ***
L <sub>1</sub> <i>af</i>	0,481760 ***	2,086141 ***
L <sub>1</sub> <i>sf</i>	0,071653 ***	3,820167 ***
L <sub>50</sub> <i>dro</i>	0,384364 ***	2,382591 ***
L <sub>50</sub> <i>inc</i>	0,105486 ***	2,756773 ***
TEM	1,002177 ***	1,330766 ***

Table 29. Estimations des paramètres du modèle étendu de la croissance en volume par rapport à la Quantité de Lumière sur la saison de végétation (Cf. Équation 8). Les étoiles indiquent les valeurs  $p$  : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

Dans l'ensemble, les prédictions réalisées par Monte-Carlo en fin de saison de végétation de notre modèle étendu sont cohérentes avec les données observées dans notre jeu de données 2018 (Cf. Table 30 et Figure 47). En effet, que l'on considère une prédiction générale pour l'ensemble des arbres du site ou que l'on regarde plus spécifiquement modalité par modalité, nous observons que les prédictions sont très proches des moyennes observées et

que les écarts de confiance donnés par le modèle sont dans la gamme de la variabilité observée sur nos données.

Modalités	Modèle étendu			Jeu de données 2018		
	Inf	Pred	Sup	Inf	Moy	Sup
HE	32,80	40,56	49,42	25,38	44,29	71,86
L <sub>1</sub> <i>af</i>	8,61	11,04	13,89	7,95	12,72	17,62
L <sub>1</sub> <i>sf</i>	12,69	15,62	20,24	8,15	19,74	35,71
L <sub>50</sub> <i>dro</i>	5,45	7,35	10,26	4,23	9,69	15,65
L <sub>50</sub> <i>inc</i>	6,81	9,27	11,65	5,23	12,78	22,15
TEM	4,49	6,38	8,86	4,95	7,94	10,77
Prédiction générale	5,25	20,29	46,93	5,18	23,26	63,15

Table 30. Comparaison des prédictions du modèle étendu de volume (cm<sup>3</sup>) pour les différentes modalités et pour le volume général en fin de saison de végétation par rapport au jeu de données (moyennes et intervalles de confiance de 0,95).

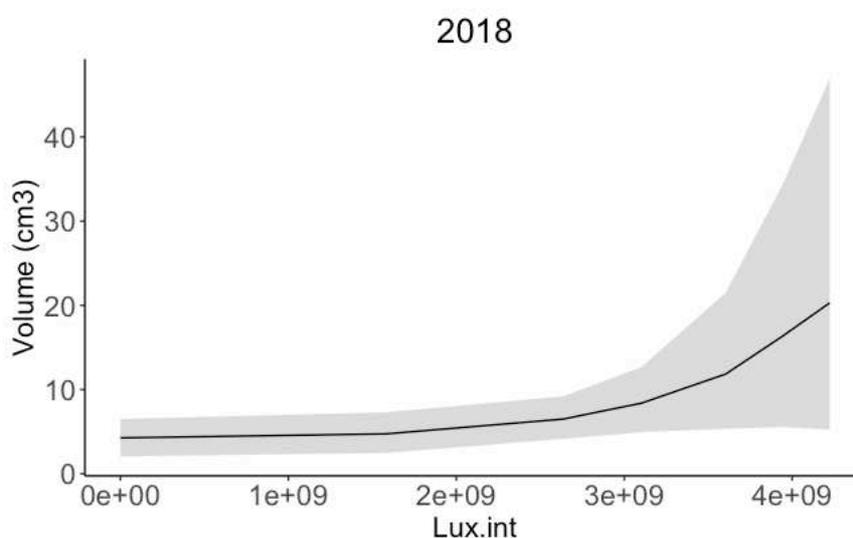


Figure 47. Prédiction du modèle étendu du volume général en fonction de la quantité de Lumière (Lux.int en  $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.

La Figure 48 et la Figure 49 nous montrent des prédictions de notre modèle étendu tout à fait comparables à celles du modèle de croissance. Nous pouvons constater une variabilité plus restreinte pour chaque modalité, ce qui était attendu, puisque chaque semis s'est vu attribuer un profil type en fonction de la distance de ce dernier avec la fougère. Le jeu de

données du modèle étendu n'a donc pas la variabilité pour les ressources que peut montrer le jeu de données pour le modèle de croissance.

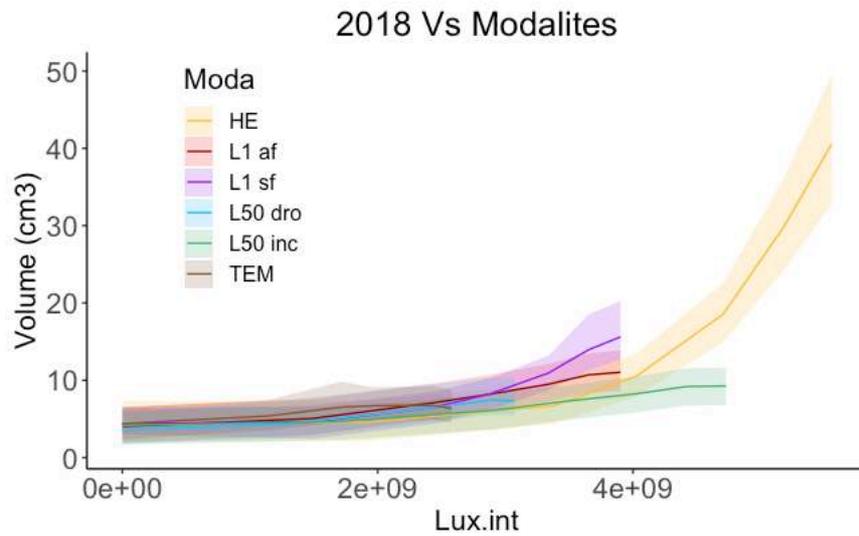


Figure 48. Prédiction du modèle étendu du volume général en fonction de la quantité de Lumière (Lux.int en  $\mu\text{mol.m}^{-2}$ ) par modalité sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.

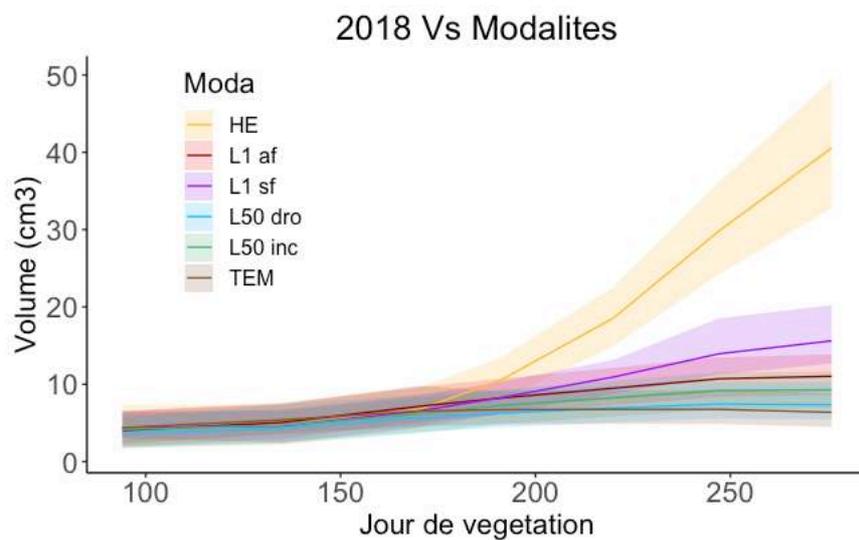


Figure 49. Prédiction du modèle étendu du volume général en fonction du jour de végétation par modalité sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.

## III.4. Influence de la compétition

### III.4.1. Influence de la compétition sur la lumière

L'extrapolation de notre modèle de lumière nous montre une relation linéaire entre la distance du semis vis-à-vis de la fougère et la perte sur la Quantité de Lumière en fin de saison de végétation (Cf. Figure 50). La Table 31 nous montre par exemple que, pour une distance de 50cm du semis par rapport à la fougère, nous pouvons observer une perte d'à peu près 30% de la Quantité de Lumière totale en fin de saison de végétation.

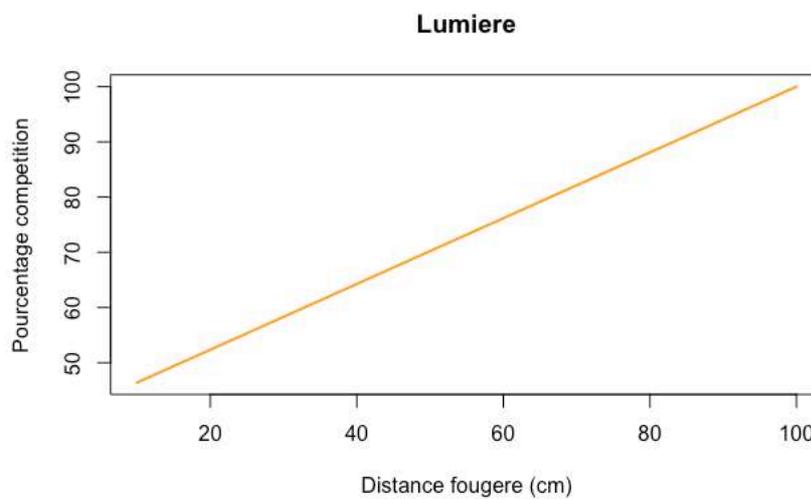


Figure 50. Pourcentage de perte de la Quantité de Lumière totale en fin de saison de végétation en fonction de la distance à la fougère aigle en cm.

Distance (cm)	% Lumière	Distance (cm)	% Lumière
10	46,40	60	76,18
15	49,38	65	79,15
20	52,35	70	82,13
25	55,33	75	85,11
30	58,31	80	88,09
35	61,29	85	91,07
40	64,27	90	94,04
45	67,24	95	97,02
50	70,22	100	100
55	73,20		

Table 31. Pourcentage de perte de la somme totale de lumière en fin de saison de végétation en fonction de la distance du plant vis à vis de la fougère.

### III.4.2. Influence de la compétition sur l'eau

L'extrapolation de notre modèle d'eau nous montre une relation asymptotique entre la distance du semis vis-à-vis de la fougère et la perte sur la somme de REW en fin de saison de végétation (Cf. Figure 51). La Table 32 nous montre par exemple que, pour une distance de 50cm du semis par rapport à la fougère, nous pouvons observer une perte d'à peu près 16% de la Quantité de Lumière totale en fin de saison de végétation.

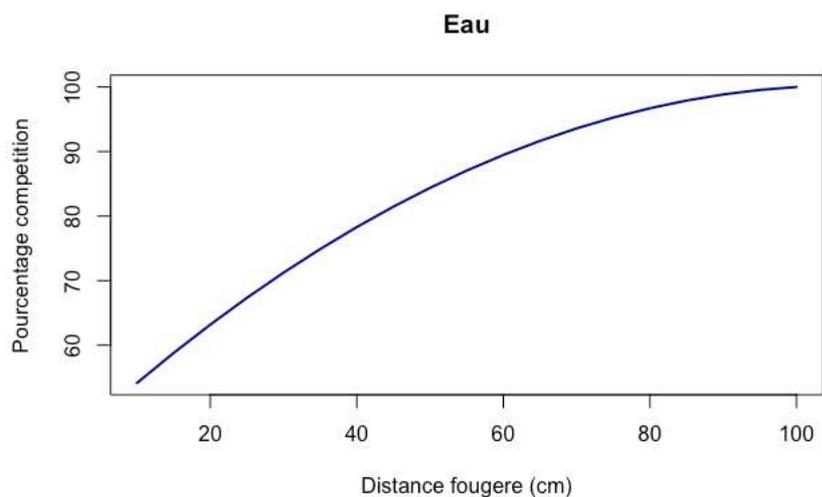


Figure 51. Pourcentage de perte de la somme REW totale en fin de saison de végétation en fonction de la distance à la fougère aigle en cm.

Distance (cm)	% REW	Distance (cm)	% REW
10	54,15	60	89,48
15	58,79	65	91,65
20	63,18	70	93,59
25	67,33	75	95,27
30	71,23	80	96,71
35	74,89	85	97,90
40	78,30	90	98,85
45	81,46	95	99,55
50	84,38	100	100
55	87,05		

Table 32. Pourcentage de perte de la somme totale de REW en fin de saison de végétation en fonction de la distance du plant vis à vis de la fougère.

### III.4.3. Influence de la compétition sur la croissance

Nous pouvons constater, avec la Figure 52, un fort impact de la compétition sur le volume final en fin de saison de végétation. La Figure 53 nous montre une forte inflexion des courbes pour les modalités avec différents niveaux de compétition au moment où la fougère

commence à se développer sur le site (Cf. Figure 32). Cette compétition se traduit par une forte réduction du volume final. En effet, considérant notre exemple d'un plant à 50cm de la fougère aigle, nous avons pu observer dans les sections précédentes une perte de l'ordre de 30% de la quantité de Lumière totale et 16% de la somme de REW totale qui se traduisent par une perte de volume final en fin de saison de végétation de l'ordre de 60% du volume final (Cf. Table 33).

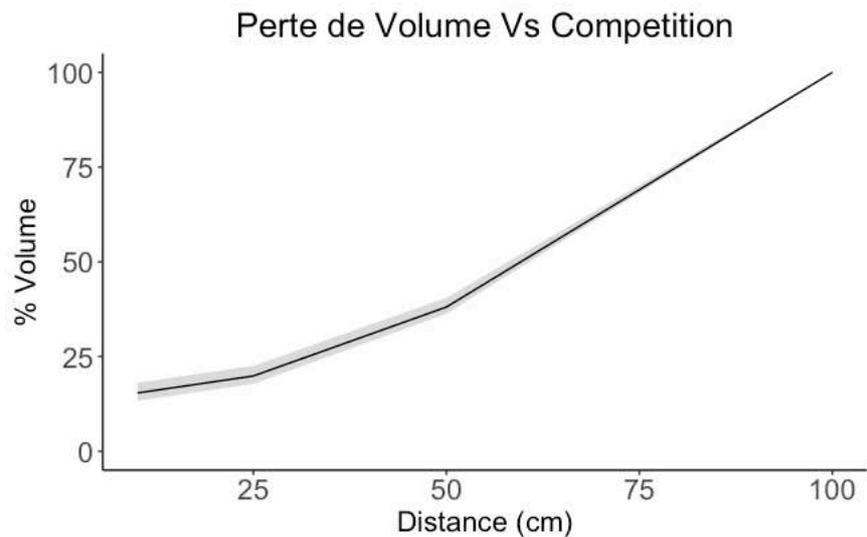


Figure 52. Pourcentage de perte de volume en fin de saison de végétation en fonction de la distance à la fougère aigle en cm.

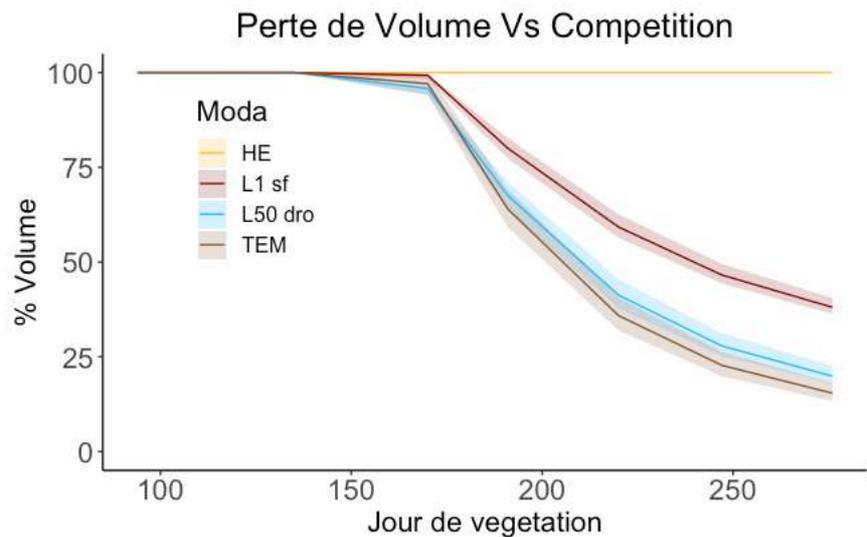


Figure 53. Perte de volume au cours de la saison de végétation pour quatre modalités. HE = herbicide, distance à la fougère 100cm ; L1 sf = L1 sans filet, distance à la fougère 50cm ; L50 dro= L50 piquets droits, distance à la fougère 25cm et TEM=témoin, distance à la fougère 10cm.

Distance (cm)	% Volume
100	100,00%
50	41,52%
25	23,95%
10	21,30%

Table 33. Perte de volume en fin de saison de végétation en fonction de la distance du semis vis-à-vis de la fougère.

### III.5. Projection du modèle de croissance sur 2018 et 2019

Projeté sur les années 2018 et 2019, le modèle ayant montré la meilleure performance est le modèle de lumière pondéré par le réducteur d'humidité (Cf. Table 34).

	AIC	BIC
Modèle lumière	33 213,66	33 314,58
Modèle lumière + réducteur d'humidité	33 189,09	33 290,01
Modèle lumière + réducteur d'humidité + réducteur de température	33 384,35	33 485,27

Table 34. Performances statistiques des différents modèles initiaux en fonction de l'intégration des réducteurs d'humidité et de température.

L'ajustement des paramètres de notre modèle de croissance a montré une bonne convergence sur l'ensemble des ajustements pour les paramètres  $\alpha$  et  $\beta$  (Cf. Table 35).

Modalités	Modèle de croissance	
	AIC 33 189,09	BIC 33 290,01
	$\alpha$	$\beta$
HE	0,3905951 ***	2,8311812 ***
L <sub>1</sub> <i>af</i>	0,6416745 ***	2,5485714 ***
L <sub>1</sub> <i>sf</i>	1,2856762 ***	2,3003646 ***
L <sub>50</sub> <i>dro</i>	0,8336210 ***	2,6705548 ***
L <sub>50</sub> <i>inc</i>	0,3262107 ***	2,6732079 ***
TEM	0,5347093 *	2,4175701 ***

Table 35. Estimations des paramètres du modèle de croissance de la croissance en volume par rapport à la Quantité de Lumière sur la saison de végétation (Cf. Équation 8). Les étoiles indiquent les valeurs  $p$  : \*\*\* :  $p < 0,001$  ; \*\* :  $p < 0,01$  ; \* :  $p < 0,05$ .

Dans l'ensemble, les prédictions réalisées par Monte-Carlo en fin de saison de végétation de notre modèle de croissance sont cohérentes avec les données observées dans notre jeu de données 2019 (Cf. Table 36 et Figure 54). En effet, que l'on considère une prédiction générale pour l'ensemble des arbres du site ou que l'on regarde plus spécifiquement modalité par modalité, nous observons que les prédictions sont très proches des moyennes observées et que les écarts de confiance donnés par le modèle sont dans la gamme de la variabilité observée sur nos données.

Modalités	Modèle de croissance			Jeu de données 2019		
	Inf	Pred	Sup	Inf	Moy	Sup
HE	247,26	423,05	653,06	239,50	427,58	638,40
L <sub>1</sub> af	69,27	126,56	222,08	44,51	135,40	246,99
L <sub>1</sub> sf	106,71	174,73	264,01	70,57	186,72	328,10
L <sub>50</sub> dro	43,79	69,18	105,67	11,26	76,24	157,67
L <sub>50</sub> inc	56,28	111,69	184,51	28,46	120,73	243,03
TEM	8,12	17,15	24,49	7,24	18,44	35,22
Prédiction générale	14,20	206,33	577,51	10,13	212,70	604,12

Table 36. Comparaison des prédictions du modèle de croissance de volume (cm<sup>3</sup>) pour les différentes modalités et pour le volume général en fin de saison de végétation par rapport au jeu de données (moyennes et intervalles de confiance de 0,95).

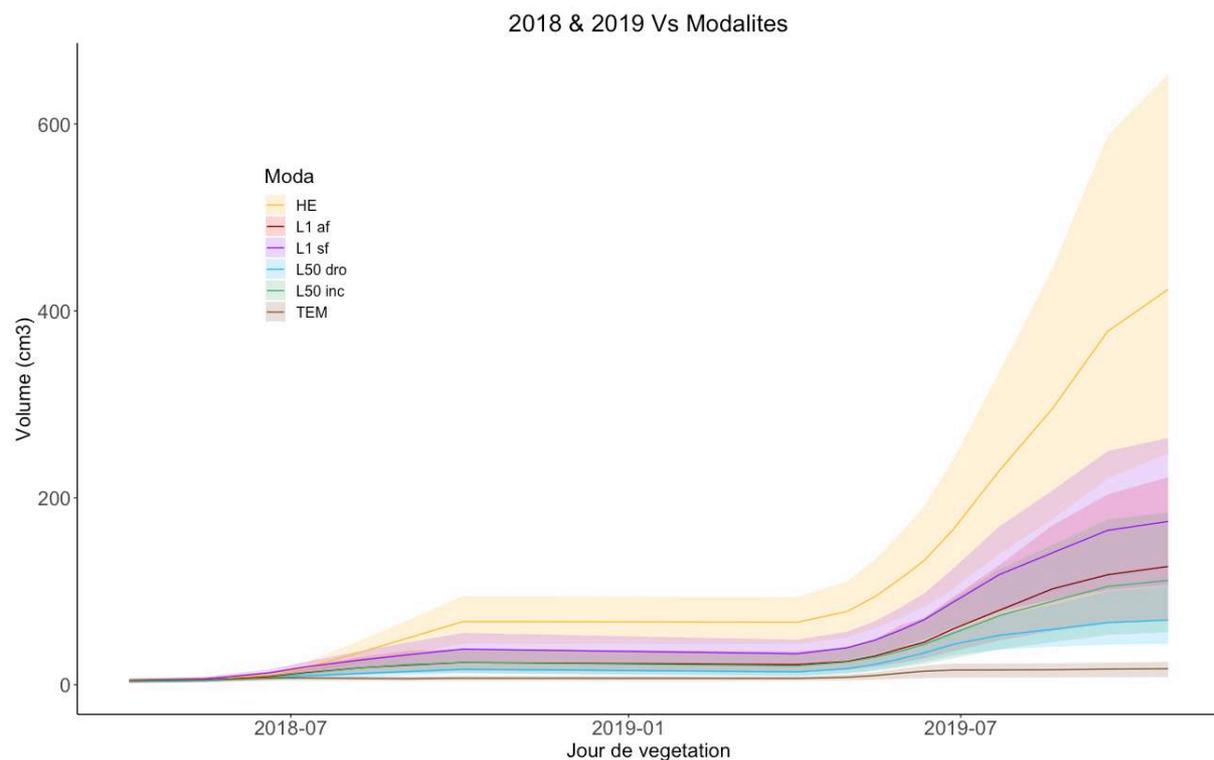


Figure 54. Prédiction du modèle de croissance du volume général sur deux saisons de végétation en fonction du jour de végétation par modalité sur le site expérimental de Fontaine d'Olive. Les valeurs prédites et intervalles de confiance à 95% obtenus par Monte-Carlo.

## IV. Discussion

### IV.1. Problématique et originalité du travail

Dans les plantations, les opérations sylvicoles effectuées dans les jeunes stades ont pour but de maximiser la production et la survie des semis en libérant le plant de contraintes telles que la compétition. En zone ouverte après une coupe à blanc, la végétation compétitrice comme la fougère aigle colonise rapidement l'espace (Tilman 1988; Ricard et Messier 1996; Gaudio et al. 2008) et consomme une part importante des ressources du milieu (Shropshire et al. 2001). La compréhension des processus de compétition pour les ressources d'eau et de lumière nécessite de décorrélérer les deux compétitions afin d'en isoler les effets.

**Le travail présenté dans cette partie s'inscrit dans une démarche globale d'étude de la période juvénile. Cette période, encore mal connue des modélisateurs, doit prendre en compte un grand nombre de paramètres tels que la compétition ou la préparation du site pour prédire avec fiabilité la croissance et la production. Les changements apportés grâce au contrôle de la végétation concurrente nécessitent des modèles qui y sont sensibles et, dans une certaine mesure, représentent les processus impliqués dans les réponses des cultures à ces changements (Mason et al. 2007).** D'ordinaire, les modèles physiologiques, qui pourraient être utilisés pour représenter ces processus, sont complexes (Mcmurtrie et Wolf 1983) et exigent généralement que les utilisateurs spécifient de nombreux coefficients et fournissent des mesures locales de variables qui peuvent être difficiles ou coûteuses à obtenir (Mason et al. 2007). De plus, leurs structures récursives ont tendance à magnifier les erreurs. Cette surcomplexité des modèles physiologiques d'une part et l'insuffisance des modèles phénoménologique traditionnels pour représenter les effets de la gestion des sites d'autre part (Mason et al. 1997; Mason 2004) ont conduit au développement de modèles « hybrides ».

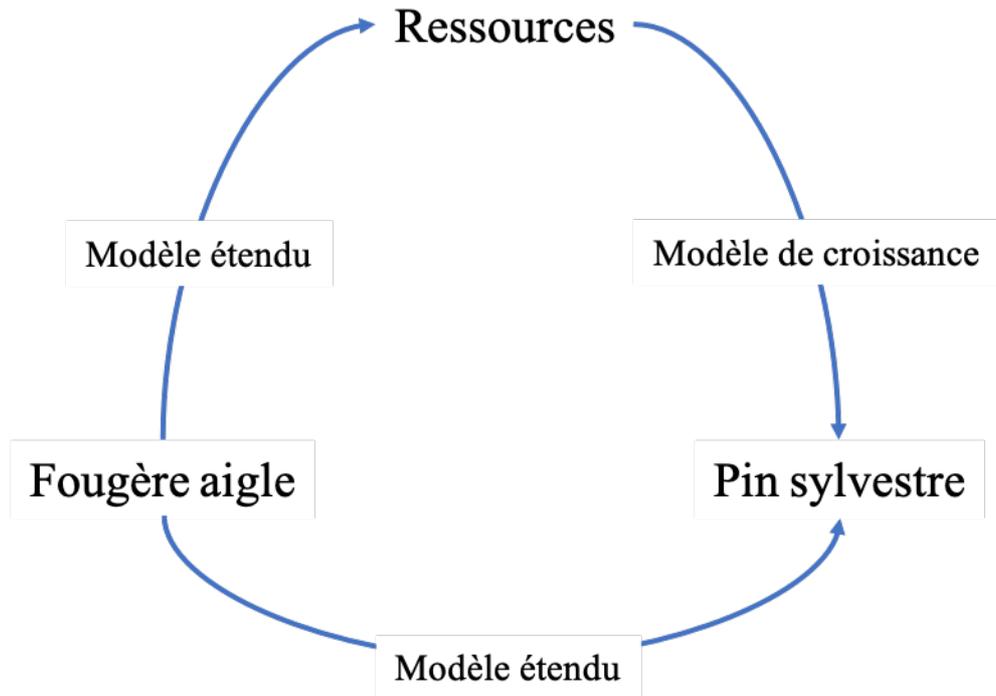


Figure 55. Schéma des différentes interactions pour le modèle de croissance et le modèle étendu.

La problématique des interactions positives ou négatives entre la végétation compétitrice et les jeunes arbres n'est pas nouvelle (Ouden 1997; Norberg et al. 2001; Hancock et al. 2005; Brooker et al. 2006; Picon-Cochard et al. 2006). Toutefois, ce travail présente la double originalité de proposer un modèle hybride de croissance simple qui ne nécessite qu'un faible nombre de paramètres. De plus, il présente également l'avantage de donner, à travers un second modèle étendu et vis-à-vis d'une mesure facile à récolter pour le gestionnaire une quantification précise de l'impact de la compétition de la fougère sur la croissance du pin sylvestre (Figure 55). En effet, le but ici n'est pas d'affecter un indice de compétition lié à la présence plus ou moins prononcée de la végétation compétitrice comme cela est souvent fait dans ce genre de modèles (Richardson et al. 1999; Watt et al. 2003b, 2004, 2007; Kimberley et Richardson 2004; Mason et al. 2007) mais bien d'estimer la part de ressources consommée par la fougère. Par ailleurs, la variable de distance du plant vis-à-vis de la compétition est souvent au cœur des préparations du sol, mécaniques en particulier, qui vont offrir une certaine largeur de couloir pour la ligne de plantation après le passage d'outils spécifiques.

## IV.2. Discussion autour du choc de transplantation

Le choc de transplantation est utilisé pour décrire les effets négatifs sur la croissance et la survie lorsque le matériel élevé en pépinière est planté dans un nouvel environnement (Close et al. 2005) et peut être un obstacle grave pour les efforts de restauration. Un semis en état de choc se caractérise entre autres par un retard de croissance, un brunissement ou une perte d'aiguilles, un arrêt de croissance, voire la mort (Rietveld 1989; Burdett 1990; Struve et Joly 1992; Haase et Rose 1993). Cet état est admis par défaut jusqu'à ce que le semis atteigne un taux de croissance qu'il aurait atteint s'il n'avait pas été transplanté (Mullin 1963). Cette condition de détresse est due à des blessures, à un épuisement et entraîne une altération des fonctions. Par la suite, on assiste à un processus de récupération et à une période d'adaptation à un nouvel environnement (Rietveld 1989).

Les chercheurs ont généralement indiqué que la capacité du système racinaire à absorber l'eau dans un nouveau site est un facteur important (Mullin 1963; Rietveld 1989). En effet, les sites sur lesquels les semis sont transplantés peuvent englober un large éventail de conditions climatiques et édaphiques. Après le repiquage, un plant doit récupérer de tout dommage, rétablir le contact racine-sol et reprendre l'absorption d'eau et de nutriments dans un nouvel environnement (Rietveld 1989; Haase et Rose 1993). Pendant cette période d'ajustement, la plantule continue de transpirer, ce qui entraîne une situation de stress de sécheresse physiologique (Rietveld 1989). Ainsi, la principale cause de choc de transplantation est le déficit hydrique dû à une absorption limitée de l'eau lors de la plantation en raison d'une altération temporaire de la fonction racinaire des plantules ou d'un mauvais contact initial racine-sol (Burdett et al. 1984; Burdett 1990).

Ce phénomène est principalement déclenché par la perte du système racinaire résultant de la récolte à racines nues ou en boule et en jute (Struve 2009). Il a été démontré que les semis avec un plus grand volume racinaire initial ont un potentiel de croissance des racines plus élevé (Carlson 1986), ont tendance à mieux tolérer le choc de transplantation au fil du temps (Haase et Rose 1993), et peuvent avoir des taux de croissance précoce plus rapides (Rose et al. 1991a, 1991b; Jacobs et al. 2005). De plus, la morphologie du système racinaire expliquait en partie le

succès de l'établissement de certaines espèces de feuillus à feuilles caduques (Struve 1990; Jacobs et al. 2005).

Il existe deux types de régénération des racines: l'allongement des extrémités des racines existantes et l'initiation des racines adventives et leur allongement ultérieur (Stone et Schubert 1959). La survie initiale des semis dépend de l'allongement des racines existantes, qui est indépendant de la saison de l'année et se produit chaque fois que l'humidité et la température du sol le permettent. L'établissement dépend de l'initiation et de l'allongement des nouvelles racines, qui se limite principalement à la fin de l'hiver et au début du printemps, même lorsque l'humidité et les températures du sol sont non limitatives (Struve 2009).

La taille des semis a été impliquée comme un facteur important de choc de transplantation dans la mesure où la survie et la croissance ont tendance à augmenter avec la taille des semis (Dobbs 1976; Zaerr et Lavender 1976). Les dommages au système racinaire pendant les procédures de levage et de manipulation peuvent également être un facteur important (Mullin 1963; DeYoe 1986; Tabbush 1986). Les preuves suggèrent que le choc de transplantation peut limiter la productivité des premières plantations (Vyse 1981) et cette croissance lente, combinée à l'état de stress d'un plant choc, peut entraîner un âge de rotation des peuplements plus long et même l'échec de la plantation, en particulier en présence de végétation concurrente (Haase et Rose 1993).

Dans notre expérimentation la question du choc de transplantation est légitime. En effet, le fait que les semis aient été plantés la même année que celle qui est analysée dans cette étude peut soulever un doute sur leur interprétation. La plantation de semis de pin âgés permet d'atténuer cet effet de choc.

Malgré tout, comme nous l'avons vu plus haut, le déficit hydrique peut augmenter cet effet de choc sur les semis. Cet état de fait n'est toutefois pas contraire à notre expérimentation et fait partie intégrante de nos résultats. En effet, le choc de transplantation accentué par le déficit hydrique causé par la végétation concurrente peut se répercuter sur la croissance et la survie. Bien que nous ne soyons pas capables de préciser exactement quelle est la part du choc de transplantation dans ces deux processus, son impact est agrégé dans nos données. Par conséquent, cette situation est représentative des situations auxquelles sont confrontés les

gestionnaires en présence de végétation compétitrice puisque ces résultats traduisent la croissance des semis au bout de la première année de culture.

### IV.3. Résultats dendrométriques.

Les Figure 29 et Figure 30 nous montrent que les croissances en hauteur et en diamètre se font à des moments différents, ce qui est en accord avec la bibliographie (par exemple, Dougherty et al. 1994). Par ailleurs, la Figure 29 montre un impact de la compétition très fort sur le diamètre alors que ce dernier est plus nuancé pour la hauteur. Comme vu précédemment, la compétition pour la lumière montre souvent un effet négatif plus prononcé sur la croissance en diamètre que sur la croissance en hauteur (Jobidon 2000; Picon-Cochard et al. 2006). Nos résultats semblent donc confirmer cette observation.

### IV.4. Modèle de croissance

#### IV.4.1. Choix du modèle

Les analyses des données sur les espèces et les habitats sont une base importante pour notre compréhension de l'écologie des espèces et pour la gestion de l'environnement (Guisan et Zimmermann 2000). Les écologues s'efforcent souvent d'identifier des modèles qui capturent l'essence d'un système complexe, expliquant la distribution observée permettant une prédiction. Pour répondre à cet objectif, la collecte de données le plus souvent observationnelles (c'est-à-dire que la variance de l'ensemble de données n'a pas été générée par une manipulation expérimentale), rend difficile la détermination du ou des facteurs causaux qui expliquent le mieux les réponses observées. De telles situations limitent souvent la possibilité scientifique à décrire le système et à identifier des modèles cohérents avec le phénomène observé (Whittingham et al. 2006).

Récemment, il y a eu une tendance croissante à utiliser le Critère d'Information d'Akaike (AIC) dans la sélection de modèles (Rushton et al. 2004). L'AIC fournit un moyen d'équilibrer les objectifs contradictoires de simplicité et de qualité d'ajustement (Forster et Sober 1994; Johnson et Omland 2004) et aide à identifier le modèle le plus parcimonieux d'un ensemble (Rushton et al. 2004). Bien que la primauté scientifique d'un principe de parcimonie

soit sans fondement clair (Guthery et al. 2005), il arrive généralement que les modèles parcimonieux contiennent également moins de bruit et aient une plus grande robustesse (Ginzburg et Jensen 2004). Pour cette raison, la recherche est généralement orientée vers l'identification d'un modèle relativement parcimonieux qui est en général en accord avec les données observées.

Selon Rushton et al. (2004), la caractéristique la plus évidente de cette approche comparative est qu'elle conduit à l'identification des meilleurs modèles parmi une suite de modèles. Pourtant, selon lui, l'inférence et la prédiction ne doivent pas nécessairement être basées sur le meilleur modèle. En effet, lorsqu'il existe plusieurs bons modèles alternatifs, ceux-ci devraient être utilisés pour l'inférence et la prédiction à l'aide d'approches de moyenne des modèles.

Enfin, et surtout, le choix du meilleur modèle dépend de la structure du système à l'étude (Reineking et Schröder 2006). Cette décision repose sur plusieurs critères et non pas sur l'optimisation d'un unique critère statistique. Par exemple les approches théoriques de l'information (AIC et BIC) ne doivent pas être utilisées sans critique. La connaissance du système étudié permet de formuler des modèles écologiquement significatifs et puissants, cependant de tels modèles pourraient être exclus par une approche purement basée sur la théorie de l'information (Rushton et al. 2004). Par ailleurs, Eberhardt (2003) souligne que la sélection doit également être basée sur des statistiques comme le  $R^2$ , qui fournissent une mesure plus « globale » de la façon dont le bon modèle explique les données. Il soutient également que ce développement *a priori* des modèles n'est pas toujours facile sans une exploration préliminaire des données. Ainsi, la meilleure modélisation dépend des objectifs spécifiques de l'étude.

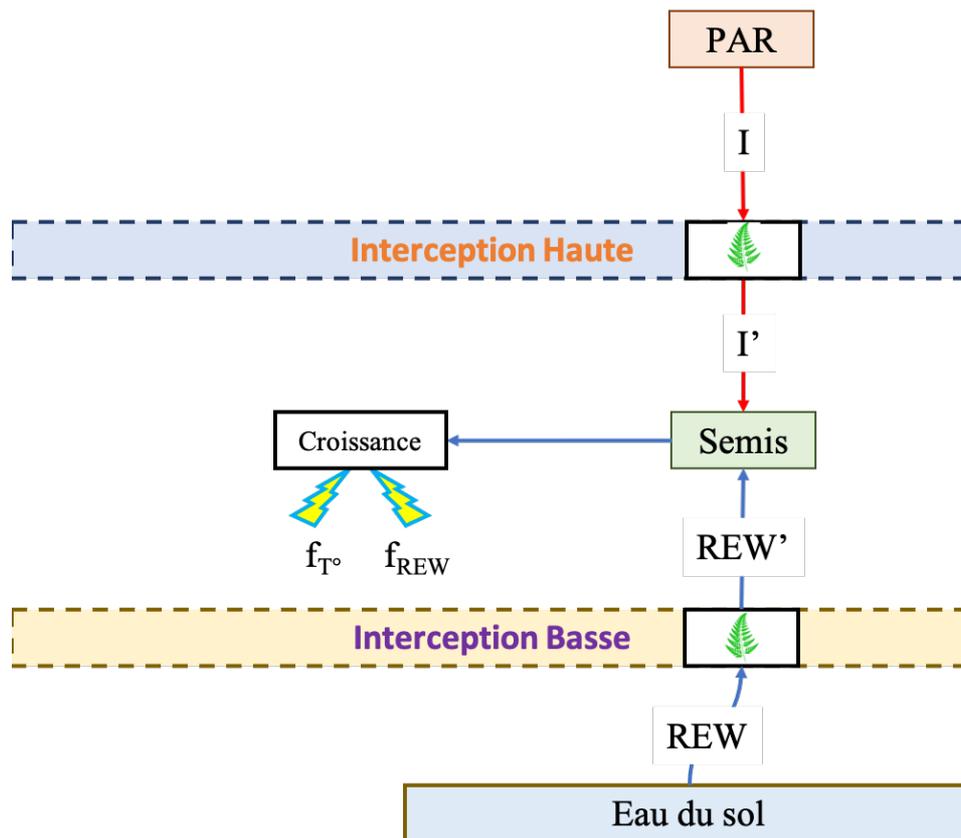


Figure 56. Schéma de la conception pour le modèle de croissance représentant l'interception de la lumière incidente ( $I$ ) et de l'eau du sol ( $REW$ ) par la fougère aigle et l'impact de cette compétition sur la croissance.

Nous sommes ici dans un cas de figure complexe. Pour l'année 2018, le meilleur modèle est très nettement celui sans réducteurs ne nous laissant que peu de place pour l'interprétation sur le choix des modèles. Projeté sur les années 2018 et 2019, le meilleur modèle est celui avec le réducteur d'humidité, également de façon très nette.

Il existe une différence fondamentale entre les deux saisons de végétation 2018 et 2019. En effet, contrairement à ce qui peut être observé en 2018, où les modalités sans compétition (Herbicides) n'étaient pas en déficit hydrique, on remarque qu'en 2019, toutes les modalités sont en déficit au cours de la période. Cette différence peut être la cause du gain d'importance de notre réducteur d'humidité pour la seconde saison de végétation.

Ce constat est par ailleurs renforcé par un autre point. En effet, nous pouvons observer sur les courbes des différentes modalités, présentées en Figure 39, qu'une somme de lumière plus importante ne traduit pas généralement une production de volume plus importante. Si l'on s'attache par exemple au cas de la modalité  $L_{50} inc$ , qui contre nos estimations préalables

possède la seconde meilleure somme de lumière sur la saison de végétation 2018, nous pouvons remarquer que son volume en fin de saison est inférieur en moyenne à la modalité  $L_1 sf$ , qui possède pourtant une somme de lumière moindre. Cela étaye l'hypothèse selon laquelle la seule somme de lumière ne suffit pas à expliquer correctement la croissance au cours de l'année et que d'autres paramètres influencent la croissance. Nous sommes donc face d'une double perspective dont les directions ne sont pas nécessairement incompatibles. Dans un premier cas, la solution serait de multiplier les saisons de végétation pour mettre l'emphase sur les différents réducteurs. Dans le second cas, il faudrait réévaluer le réducteur pour le rendre plus sensible afin qu'il puisse capter une variabilité en plus de celle expliquée par la lumière.

Ce résultat constitue une piste très intéressante car il suggère que le modèle, bien que prometteur, n'est pas tout à fait optimisé. En effet, la mise en évidence de notre réducteur d'humidité avec la deuxième année laisse supposer que ce dernier ne parviendrait à capter de la variabilité qu'avec une année supplémentaire. Dans cette optique, nous pouvons émettre l'hypothèse que le réducteur lié à la température, dont les effets sur la croissance peuvent se répercuter sur de plus longues périodes, ne sera significatif qu'avec des années de végétation supplémentaires.

#### **IV.4.2. Résultats du modèle**

La Figure 39 et la Figure 40 mettent clairement en évidence que les modalités herbicides sans compétition se détachent nettement des autres modalités avec compétition. Sur notre saison de végétation 2018, la différence la plus fondamentale entre les modalités herbicides et les autres est que ces dernières sont les seules à ne quasiment pas être en déficit hydrique sur la saison de végétation 2018 (Cf. Figure 34).

Il est tout à fait concevable que l'eau soit un facteur très limitant sur notre site expérimental, qui possède peu de profondeur de sol (20-25cm). En cela, cette supposition est tout à fait cohérente avec la littérature qui précise que le pin sylvestre met en place une stratégie d'évitement de la sécheresse par une fermeture immédiate des stomates (Irvine et al. 1998). Le fort déficit en eau peut ainsi occasionner un arrêt complet de sa croissance radiale lorsque les conditions sont trop difficiles (Merlin et al. 2015). Cette variable pourrait donc être une cause

probable de ce qui peut être observé sur certaines modalités qui, bénéficiant de fortes sommes de lumière, ne produisent que peu de volume sur la saison de végétation comme c'est le cas pour la modalité *L<sub>50 inc.</sub>*

Le modèle décrit une croissance de type exponentielle à une seule phase. Or, nos données sur les modalités témoin tendent à montrer deux phases bien distinctes sur lesquelles le modèle tente de s'ajuster. Cette forme particulière n'a cependant aucun impact sur la cohérence entre le volume final prédit et celui observé dans les données. Si on considère la Figure 39 et la Figure 40, nous pouvons voir que le modèle présente des courbes qui fluctuent. Avec la Figure 29 et la Figure 30, nous pouvons voir que cette modalité en particulier se caractérise par deux points : en premier, elle dispose d'une croissance en hauteur supérieure à la modalité *L<sub>50 dro</sub>* qui possède pourtant une somme de lumière supérieure tout en ayant une croissance en diamètre inférieure à cette dernière. En second, nous pouvons voir plus précisément sur la Figure 29, la Figure 30 et la Figure 31 que les modalités herbicides rentrent dans une deuxième phase de croissance entre août et septembre.

L'effet positif de la lumière sur le pin sylvestre a été largement démontré, notamment en ce qui concerne le stade semis (Mason 2004). La littérature a déjà mis en avant la stratégie de « shade-avoidance » du Pin sylvestre (Aphalo et al. 1999; De Chantal et al. 2003; Dehlin et al. 2004; Gaudio 2010), qui priorise sa croissance en hauteur pour acquérir potentiellement plus de lumière. En cela, nos observations sur les données de hauteur pour les modalités témoin sont donc cohérentes avec ce que la bibliographie a déjà pu mettre en avant. Par ailleurs, comme le soulignent Jach et Ceulemans (1999), les croissances en hauteur et en diamètre de semis de pin sylvestre débutent mi-avril et terminent respectivement fin mai et mi- août. Cette observation n'est que partiellement vérifiée sur notre site expérimental puisque nous constatons une croissance qui s'étend jusque mi-octobre. Toutefois, sur notre site, la fougère est complètement mature en juin – juillet (Cf. Figure 32) ce qui est confirmé par d'autres observations (par exemple Taylor et al. 2001; Marrs et Watt 2006). En cela, il est cohérent d'observer une seconde phase de croissance une fois que la fougère a fortement décliné sur le site. Par ailleurs, la forte mortalité de ces modalités ainsi que les dégâts mécaniques occasionnés par la chute de la fougère ont généré une diminution du volume moyen au cours de la saison de végétation.

## IV.5. Modèle étendu

### IV.5.1. Influence de la fougère sur la lumière

La Figure 50 met en avant un fort effet de la distance du plant à la fougère. En effet, nous pouvons observer une diminution de la somme de lumière sur la saison de végétation proportionnelle à la distance du semis vis-à-vis de la fougère. La littérature a toujours reconnu le fort impact que peut avoir la fougère sur la disponibilité de cette ressource. En effet, l'aspect morphologique foliaire permet à la fougère aigle de concurrencer efficacement cette ressource (Balandier et al. 2006a). Ainsi, Gaudio (2010) pointait dans son étude que la fougère aigle interceptait une proportion significativement plus élevée de lumière incidente que d'autres espèces herbacées invasives (par exemple *Molinia caerulea* & *Caluna vulgaris*) et qu'une densité aussi faible que 10 morceaux de rhizome par m<sup>2</sup> était suffisante pour produire une couverture presque maximale. D'autre part, Gliessman et Muller (1978) ont signalé que le niveau d'interception de la lumière dans une trouée forestière, caractérisé par une couverture de *Pteridium*, est de 52%. Nos résultats semblent donc cohérents avec la littérature.

Il faut noter cependant que le modèle ne traduit qu'un état de fait pour la saison de végétation 2018. En effet, ce fort impact traduit le rapport de compétition pour la première année de végétation et nous pouvons penser qu'à travers la croissance d'une part et les différentes stratégies d'évitement de l'ombre décrite plus haut d'autre part, ce rapport sera amené à évoluer avec les années pour devenir de plus en plus favorable aux pins.

### IV.5.2. Influence de la fougère sur l'eau

Le fort impact de la fougère aigle sur la ressource en eau est bien documenté. Outre ses besoins physiologiques de base, il est décrit que les effets de cette activité invasive lui sont également attribuables du fait de la perte par transpiration (Pitman et Pitman 1986). Roberts et al. (1980) ont examiné les taux de transpiration de la fougère sous une forêt de pins dans l'Est de l'Angleterre et ont constaté que la fougère représentait 20 à 25% de la transpiration totale (Williams et al. 1987). A cela, il faut ajouter les effets d'interception car il a été relevé que les quantités d'eau interceptées par la canopée de fougère sont importantes (49% Ford et Deans

(1978)) éliminant ainsi de grandes quantités de cette ressource de la phase terrestre du cycle hydrologique. L'ensemble de ces caractères explique les effets parfois considérables de la fougère sur la ressource hydrique disponible, pouvant parfois même réduire l'apport d'eau dans les bassins versants infestés (Williams et al. 1987).

Nos résultats traduisent ces observations, puisque nous pouvons constater avec la Figure 51 que l'impact de la fougère aigle en fonction de sa distance vis-à-vis du semis est non-linéaire et s'accroît au fur et à mesure que la distance diminue. Considérant l'exemple d'une distance de 50cm qui caractérise entre autres nos modalités  $L_1 af$  et  $L_1 sf$  dont les niveaux de compétitions hydriques sont les moins sévères, nous observons grâce à la Table 32 que l'impact sur la somme de REW total est déjà de l'ordre de 16%. Cet impact sur la ressource hydrique est d'autant plus important que, dans notre cas, le sol dispose d'une faible réserve utile. Cette compétition fait clairement la discrimination entre les modalités herbicides, n'étant jamais véritablement en déficit, et les autres modalités qui tombent rapidement en déficit tôt dans la saison de végétation.

#### **IV.5.3. Réponse du pin sylvestre**

La Figure 52, la Figure 53 ainsi que la Table 33 montrent un fort impact de la compétition sur les ressources et sur la croissance des semis de pin sylvestre. Cette relation non linéaire de type asymptotique traduit un impact fort de la compétition pour de faibles distances entre plant et la fougère aigle. La période d'établissement des semis après l'abattage coïncide souvent avec la période de couverture maximale des fougères (Tolhurst et Burgman 1994), qui forment fréquemment un couvert végétal dense et uniforme excluant les autres végétaux (Dolling 1996).

Dans son expérience, Gaudio et al. (2011) a pu observer que *Pteridium* a induit une perte de diamètre des pins sylvestres de 38%. Notre expérimentation a pu mettre en évidence que des semis de pins sylvestres plantés à même la fougère voyaient leur production de volume réduire de 78% au cours de la première saison de végétation. Par ailleurs, ces résultats sont à considérer avec d'autres observations, qui ne sont pas prises en compte par le modèle. En effet, la littérature pointe souvent du doigt le niveau de mortalité élevé observé après 1 an (par

exemple Steijlen et al. 1995; Zackrisson et al. 1995). Après 4 ans, la mortalité était presque complète et cela est également conforme aux résultats de Hörnberg (1995). Nos données corroborent cette affirmation puisque dans les modalités témoin, nous avons pu constater à la fin de la première saison de végétation un taux de mortalité de près de 50%. Par ailleurs, les survivants faisaient face à d'autres contraintes bien spécifiques puisque lors du déclin de la fougère sur le site, la déformation des tiges de fougère avait un fort impact mécanique, couchant ou cassant les semis. Ainsi, en l'absence de traitement, la forte compétition par la fougère jette un sérieux doute sur le potentiel des semis de pins sylvestre à s'établir naturellement.

## V. Bilan et perspectives

En intégrant le processus de compétition au niveau des ressources et non pas à travers un indice de compétition lié à la végétation compétitrice, comme cela est souvent fait (Richardson et al. 1999; Watt et al. 2003b, 2004, 2007; Kimberley et Richardson 2004; Mason et al. 2007), notre modèle a permis d'estimer la part de ressources consommée par la fougère.

**Une telle approche permet de réduire ainsi le nombre de paramètres à intégrer dans le modèle de croissance et d'être plus proche des processus de compétition.**

Nos analyses ont montré des réponses à la compétition vis-à-vis des ressources en eau et en lumière très différentes. En effet, si la compétition sur la lumière est proportionnelle à la distance, la réponse de la compétition pour l'eau est non-linéaire. Par ailleurs, si l'eau et la lumière sont tous deux des facteurs limitants, nous avons pu mettre en évidence sur notre site un effet plus limitant de la ressource en eau, qui se répercutait fortement dans les modalités avec compétition. Cette relation peut toutefois être reconsidérée dans le cas d'un site avec une plus grande réserve utile en eau, car il a déjà été démontré que la compétition hydrique de la végétation compétitrice s'accroît avec les sites à faible réserve utile (Baker 1973).

La forte captation des ressources du milieu se traduit également de manière très concrète par un retard de croissance prononcé. En effet, la compétition croissante sur les ressources d'eau et de lumière en fonction de la distance a une répercussion forte et immédiate sur la production du volume du pin sylvestre sur la saison de végétation. Avec des productions pouvant être plus faibles (jusqu'à 78%), la suppression de la fougère à travers des pratiques de préparation mécanique de site est fortement recommandée après une coupe à blanc (Löf et al. 2012), principalement pour limiter la concurrence pour la lumière et l'eau (Nilsson et Örlander 1999).

Toutefois, si la compétition exercée par la fougère se traduit de manière très directe à travers les ressources d'eau et de lumière, elle se traduit également à d'autres niveaux comme la compétition sur les nutriments (Nilsson et Örlander 1999) ou à travers des mécanismes mécaniques (Rebollo et al. 2001; Jensen et Gutekunst 2003; Rotundo et Aguiar 2005) et allélopathiques (Steijlen et al. 1995; Jäderlund et al. 1998) pouvant limiter la germination des graines et la croissance des plantules. Cet autre aspect de la compétition n'est pas intégré dans

le modèle actuel et constitue une faiblesse de l'analyse. En effet, les données pointent également la forte mortalité dans les modalités témoins qui atteint 50% à la fin de la première saison de végétation. Notons cependant que l'analyse de tous ces processus risquerait de nous éloigner de la définition du modèle hybride type potentiel réducteur, qui était l'objectif de ce travail en faisant tendre le modèle vers une version plus fonctionnelle avec tous les inconvénients que cela représente et qui ont été abordés précédemment.

Par ailleurs, intégrer des années supplémentaires dans l'analyse constituerait une perspective intéressante. En effet, en focalisant notre étude sur la première saison de végétation, nous mettons l'accent sur les réponses immédiates, comme c'est le cas pour la lumière. Considérer l'étude sur plusieurs années de végétation pourrait donner plus d'importance à d'autres types de facteurs comme l'eau (cas de l'année 2019) ou la température par exemple.

Par ailleurs, l'état actuel du modèle décrit un rapport de force entre le pin et la fougère amené à évoluer au fil des années. Si l'on considère par exemple la réponse de la compétition sur la lumière il est certain que la forme de notre courbe de réponse est dépendante du ratio de hauteur entre la fougère d'un côté et les semis de l'autre. Dans son étude, Gaudio (2010) considérait la compétition exercée par la fougère sur la lumière à travers une relation de Beer-Lambert. Selon ce principe, le ratio de hauteur étant de plus en plus favorable au pin sylvestre au fil des ans, il est donc fort probable que les effets de la compétition sur la lumière s'atténuent pour finalement disparaître quand le pin sylvestre aura dépassé une hauteur critique suffisante pour s'affranchir de la compétition. Cela pourrait donc mettre l'accent sur d'autres mécanismes qui prendraient alors plus d'importance au fur et à mesure que la compétition en lumière diminue.

Enfin, pour garantir le succès d'une plantation, la suppression de la fougère aigle devrait donc être systématique. Cependant la gestion forestière se caractérise notamment par des contraintes vis-à-vis de l'évolution de ses pratiques. **En effet, comme nous l'avons vu en première partie, l'interdiction de l'usage des herbicides en forêt met en avant les alternatives mécaniques pour gérer ce problème.** Toutefois, la mise en œuvre de ces méthodes représente pour les gestionnaires un surcoût important par rapport aux méthodes chimiques. Comme nous l'a démontré la première partie, sur les seules performances

techniques, les méthodes mécaniques sont équivalentes aux méthodes herbicides, générant un gain de volume important dès le stade juvénile pouvant justifier de faire un investissement supplémentaire.

## VI. Annexes du Chapitre 2

Fosse	Date de pesée	Poids colonne <sub>vide</sub>	Poids sol <sub>sec</sub>	Poids sol <sub>humide</sub>	Poids eau	Teneur en eau <sub>massique</sub>	Moy teneur en eau <sub>massique</sub>	Teneur en eau <sub>volumique</sub>	Moy teneur en eau <sub>volumique</sub>	75% C.Champs	Masse <sub>eau</sub>
1	24/10/2017	1206,3	5898,1	9794,8	2690,4	45,61%	46,10%	0,438466005	0,44153807	0,331153552	2031,9
2	24/10/2017	1205,4	5880,4	9774,6	2688,8	45,72%		0,438205246			
3	25/10/2017	1207,7	5841,2	9784,1	2735,2	46,83%		0,445767252			
4	27/10/2017	1205,8	5890,3	9818,7	2722,6	46,22%		0,443713776			
<b>Remarques:</b>											
1	Il faut 5,89kg par colonne pour une hauteur de 50 cm (et diamètre 12,5cm)										
2	Le fond des tubes 4 et 5 est percé et recouvert d'un morceau de géotextile										

*Annexe 7. Détermination de la capacité aux champs du sol du site expérimental de Fontaine d'Olive.*

# Conclusion générale

Nos deux chapitres nous offrent des perspectives intéressantes et complémentaires. Nous avons utilisé une même approche de modélisation pour deux problématiques fondées sur des bases temporelles contrastées. En effet, le premier chapitre nous donne des résultats sur une base pluriannuelle avec une résolution au niveau de l'année et nous permet d'étudier les effets des pratiques sylvicoles sur le long terme. De manière complémentaire, l'approche développée dans le deuxième chapitre nous permet d'étudier plus finement les mécanismes de compétition avec une résolution intra-annuelle.

Le lien entre nos deux chapitres est également technique. Des modèles analogues à ceux développés en chapitre 2 ont déjà été projetés sur plusieurs années. C'est le cas pour le modèle PULSE développé par Mason et al. (2007), qui a servi de base conceptuelle. Toutefois, ces modèles présentent des réducteurs climatiques complexes parfois hors de portée des gestionnaires. Le chapitre 2 pose les bases d'une piste de réflexion intéressante : intégrer des réducteurs plus proches de la dendrométrie, du type végétation et de la distance entre l'espèce objectif et la végétation compétitrice. Ces réducteurs peuvent être perçus comme une agrégation de plusieurs types de réducteurs dont des réducteurs climatiques et auraient l'avantage de pouvoir être facilement accessibles aux gestionnaires forestiers. Nous pourrions donc concevoir avec ces différents enseignements des modèles analogues à ceux développés dans le chapitre 1 mais dont la construction bénéficierait du retour d'expérience acquis en chapitre 2. Ces modèles de croissances juvéniles exprimeraient la croissance des semis en fonction du temps, éventuellement substituable par la somme de lumière absorbée, et pondérée par un réducteur de distance entre l'espèce objectif et la végétation compétitrice.

Par ailleurs, nos deux chapitres convergent, par des moyens différents à la même conclusion. La végétation interférente constituant un obstacle majeur à l'établissement et à la croissance des semis, la mise en place de préparation de site devra être prise en considération pour éviter tout échec de plantation ou de perte de croissance des plants durant la phase juvénile. Comme nous avons pu le voir, les alternatives mécaniques peuvent constituer, sur le

seul critère de la performance, une solution de substitution viable aux produits phytosanitaires, bientôt bannis des traitements sylvicoles. En combinaison avec des fertilisants ou des amendements, ces traitements mécaniques donnent des taux de croissance largement supérieurs aux parcelles non traitées.

# Bibliographie

- Adams, P. R., C. L. Beadle, N. J. Mendham, et P. J. Smethurst. 2003. The impact of timing and duration of grass control on growth of a young *Eucalyptus globulus* Labill. plantation. *New For.* 26(2):147-165 Available online at: <http://link.springer.com/10.1023/A:1024490707175>; last consulté le janvier 31, 2017.
- Aerts, R., R. G. A. Boot, et P. J. M. Van Der Aart. 1991. The relation between above-and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia.* 87(4):551-559 Available online at: <http://link.springer.com/10.1007/BF00320419>; last consulté le juillet 25, 2017.
- Aizen, M. A., et W. A. Patterson. 1990. Acorn Size and Geographical Range in the North American Oaks (*Quercus* L.). *J. Biogeogr.* 17(3):327-332.
- Akers, M. K., M. Kane, D. Zhao, R. O. Teskey, et R. F. Daniels. 2013. Effects of planting density and cultural intensity on stand and crown attributes of mid-rotation loblolly pine plantations. *For. Ecol. Manage.* 310:468-475 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.062>.
- Albaugh, J. M., J. C. Domec, C. A. Maier, E. B. Sucre, Z. H. Leggett, et J. S. King. 2014. Gas exchange and stand-level estimates of water use and gross primary productivity in an experimental pine and switchgrass intercrop forestry system on the Lower Coastal Plain of North Carolina, U.S.A. *Agric. For. Meteorol.* 192-193:27-40 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.02.013>.
- Albaugh, T. J., H. L. Allen, P. M. Dougherty, L. W. Kress, et J. S. King. 1998. Leaf Area and Above- and Belowground Growth Responses of Loblolly Pine to Nutrient and Water Additions. *For. Sci.* 44(2):317-328.
- Alcázar, J., R. L. Rothwell, et P. M. Woodard. 2002. Soil Disturbance and the Potential for Erosion After Mechanical Site Preparation. *North. J. Appl. For.* 19(1):5-13.
- Aleksandrowicz-Trzcińska, M., S. Drozdowski, Z. Wołczyk, K. Bielak, et H. Żybura. 2017. Effects of Reforestation and Site Preparation Methods on Early Growth and Survival of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in South-Eastern Poland. *Forests.* 8(11):421 Available online at: <http://www.mdpi.com/1999-4907/8/11/421>.
- Allen, C. D., D. D. Breshears, et N. G. McDowell. 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere.* 6(8):1-55.
- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. G. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259(4):660-684.
- Allen, H. L., et S. Lein. 1998. Effects of site preparation, early fertilization, and weed control on 14-year old loblolly pine. *South. Weed Sci. Soc.* 51:104-110.
- Allison, B. J. 1992. Reasonable reporting requirement: possibilities for intensively managed plantations for early harvest. P. 39-44 in *In Integrated decision-making in planning and control of forest operations*, Whyte, A.G.D. (éd.). University of Canterbury, Christchurch, New Zealand.
- Alonso-Amelot, M. E., M. Pérez-Mena, M. P. Calcagno, R. Jaimes-Espinoza, et U. Castillo. 1992. Ontogenic variation of biologically active metabolites of *Pteridium aquilinum* (L. Kuhn) pteriosins A and B, and ptaquiloside in a bracken population of the tropical andes. *J. Chem. Ecol.* 18(8):1405-1420.
- Alonso-Amelot, M. E., et S. Rodulfo-Baechler. 1996. Comparative spatial distribution, size, biomass and growth rate of two varieties of bracken fern (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn)

- in a neotropical montane habitat. *Kluwer Acad. Publ.* 125:137-147.
- Amateis, R. L., H. E. Burkhart, et J. Liu. 1997. Modeling survival in juvenile and mature loblolly pine plantations. *For. Ecol. Manage.* 90(1):51-58.
- Amateis, R. L., H. E. Burkhart, et T. A. Walsh. 1989. Diameter Increment and Survival Equations for Loblolly Pine Trees Growing in Thinned and Unthinned Plantations on Cutover, Site-Prepared Lands. *South. J. Appl. For.* 13(4):170-174.
- Ameztegui, A., A. Cabon, M. De Cáceres, et L. Coll. 2017. Managing stand density to enhance the adaptability of Scots pine stands to climate change: A modelling approach. *Ecol. Modell.* 356:141-150 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.04.006>.
- Ammer, C. 2003. Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Ann. For. Sci.* 60:163-171.
- Ampoorter, E., A. De Schrijver, P. De Frenne, M. Hermy, et K. Verheyen. 2011. Experimental assessment of ecological restoration options for compacted forest soils. *Ecol. Eng.* 37(11):1734-1746 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.07.007>.
- Anderegg, W. R. L., C. Schwalm, F. Biondi, J. J. Camarero, G. Koch, M. Litvak, K. Ogle, et al. 2015. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science (80- )*. 349(6247):528-532.
- Andreassen, K., et S. M. Tomter. 2003. Basal area growth models for individual trees of Norway spruce, Scots pine, birch and other broadleaves in Norway. *For. Ecol. Manage.* 180(1-3):11-24.
- Annighöfer, P., P. Beckschäfer, T. Vor, et C. Ammer. 2015. Regeneration patterns of European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) in dependence of environment and neighborhood. *PLoS One*. 10(8):1-16.
- Aphalo, P. J., C. L. Ballare, et A. L. Scopel. 1999. Plant-plant signalling, the shade-avoidance response and competition. *J. Exp. Bot.* 50(340):1629-1634 Available online at: <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/50.340.1629>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Aranda, I., F. Pardo, L. Gil, et J. A. Pardos. 2004. Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. *Acta Oecologica*. 25(3):187-195.
- Archibold, O. W., C. Acton, et E. A. Ripley. 2000. Effect of site preparation on soil properties and vegetation cover, and the growth and survival of white spruce (*Picea glauca*) seedlings, in Saskatchewan. *For. Ecol. Manage.* 131(1):127-141 Available online at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112799002054>; last consulté le décembre 21, 2016.
- Auchmoody, L. R. 1985. Evaluating growth responses to fertilization. *Can. J. For. Res.* 15:877-880.
- Austin, M. P., et M. J. Gaywood. 1994. Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. *J. Veg. Sci.* 5(4):473-482.
- Avery, T. E., et H. E. Burkhart. 1994. *Forest Measurement, 4th edn.* McGraw-Hill. McGraw-Hill (éd.) New York. 408 p.
- Avila, O. B. 1993. Modeling Growth dynamics of juvenile loblolly pine plantations. Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg. 176 p.
- Bailey, J. D., C. Mayrsohn, P. S. Doescher, E. St. Pierre, et J. C. Tappeiner II. 1998. Understorey vegetation in old and young Douglas-fir forests of western Oregon. *For. Ecol. Manage.* 112(3):289-302.
- Baize, D., et B. Jabiol. 1995. *Guide pour la description des sols.* INRA Editi. Quae. 379 p.
- Baker, J. B. 1973. Intensive Cultural Practices Increase Growth of Juvenile Slash Pine in

- Florida Sandhills. *For. Sci.* 19(3):197-202.
- Bakker, M. R., L. Augusto, et D. L. Achat. 2006. Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. *Plant Soil.* 286(1-2):37-51.
- Balandier, P., C. Collet, J. H. Miller, P. E. E. Reynolds, et S. M. Zedaker. 2006a. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry.* 79(1 SPEC. ISS.):3-27 Available online at: <https://academic.oup.com/forestry/article-lookup/doi/10.1093/forestry/cpi056>; last consulté le février 20, 2017.
- Balandier, P., H. Sinoquet, E. Frak, R. Giuliani, M. Vandame, S. Descamps, L. Coll, B. Adam, B. Prévosto, et T. Curt. 2007. Six-year time course of light-use efficiency, carbon gain and growth of beech saplings (*Fagus sylvatica*) planted under a Scots pine (*Pinus sylvestris*) shelterwood. *Tree Physiol.* 27(8):1073-1082.
- Balandier, P., G. Sonohat, H. Sinoquet, C. Varlet-Grancher, et Y. Dumas. 2006b. Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understorey of even-aged oak (*Quercus petraea*, *Q. robur*) stands. *Trees - Struct. Funct.* 20(3):363-370.
- Ballard, R. 1972. Influence of a heavy phosphate dressing and subsequent radiata pine response on the properties of a riverhead clay soil. *New Zeal. J. For. Sci.* 2(2):202-216 Available online at: [http://www.scionresearch.com/\\_data/assets/pdf\\_file/0004/30793/NZJFS221972BALLARD202\\_216.pdf](http://www.scionresearch.com/_data/assets/pdf_file/0004/30793/NZJFS221972BALLARD202_216.pdf).
- Ballard, T. M. 2000. Impacts of forest management on northern forest soils. *For. Ecol. Manage.* 133(1):37-42.
- Ballaré, C. L. 1999. Keeping up with the neighbours: Phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends Plant Sci.* 4(3):97-102.
- Balneaves, J. M., et A. R. McCord. 1990. Gorse control - a trying experience at Ashley Forest. *FRI Bull.* 155(28):150-156.
- Barbéro, M., R. Loisel, P. Quézel, D. M. Richardson, et F. Romane. 1998. Pines of the Mediterranean basin. P. 153-170. in *Ecology and biogeography of Pinus.*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Baskin, C. C., et J. M. Baskin. 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination.* Academic Press, London, UK. 666 p.
- Bassett, J. R. 1964. Tree Growth as Affected by Soil Moisture Availability. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 28(3):436-438.
- Bastian, R. K., et J. A. Ryan. 1986. Design and management of successful land application systems. *Util. Treat. Dispos. waste L.* :217-234.
- Battaglia, M., et P. Sands. 1997. Modelling site productivity of *Eucalyptus globulus* in response to climatic and site factors. *Aust. J. Plant Physiol.* 24(6):831-850.
- Battaglia, M., P. J. Sands, et S. G. Candy. 1999. Hybrid growth model to predict height and volume growth in young *Eucalyptus globulus* plantations. *For. Ecol. Manage.* 120(1-3):193-201.
- Battaglia, M., P. J. Sands, D. White, et D. Mummery. 2004. CABALA: a linked carbon, water and nitrogen model of forest growth for silvicultural decision support. *For. Ecol. Manage.* 193(1):251-282.
- Bauhus, J., P. Van der Meer, et M. Kanninen. 2010. *Ecosystem Goods and Services from Plantation Forests.* Bauhus, J., P. Van der Meer, et M. Kanninen (éd.) EarthScan, London, UK. 272 p.
- Bazin, G., G. Larrere, F. X. De Montard, M. Lafarge, et P. Loiseau. 1983. *Système agraire et pratiques paysannes dans les Monts Domes.*

- Bazzaz, F. A. 1990. Plant – plant interactions in successional environments. P. 239-263 in *Perspectives on Plant Competition.*, Grace, J.B., et D. Tilman (éd.). Academic Press, San-Diego, California 92101.
- Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in Changing Environments. Linking Physiological, Population, and Community Ecology.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Behera, N., et U. Sahani. 2003. Soil microbial biomass and activity in response to Eucalyptus plantation and natural regeneration on tropical soil. *For. Ecol. Manage.* 174(1-3):1-11.
- Bell, F. W., J. Parton, N. Stocker, D. Joyce, D. Reid, M. Wester, A. Stinson, G. Kayahara, et B. Towill. 2008. Developing a silvicultural framework and definitions for use in forest management planning and practice. *For. Chron.* 84(5):678-693.
- Belli, K. L., et A. R. Ek. 1988. Growth and Survival Modeling for Planted Conifers in the Great Lakes Region. *For. Sci.* 34(2):458-473.
- Bellot, J., J. M. Ortiz De Urbina, A. Bonet, et J. R. Sánchez. 2002. The effects of treeshelters on the growth of *Quercus coccifera* L. seedlings in a semiarid environment. *Forestry.* 75(1):89-106.
- Berkowitz, A. R., C. D. Canham, et V. R. Kelly. 1995. Competition vs. Facilitation of Tree Seedling Growth and Survival in Early Successional Communities. *Ecology.* 76(4):1156-1168.
- Bernoux, M., C. C. Cerri, C. E. P. Cerri, M. S. Neto, A. Metay, A.-S. Perrin, E. Scopel, et al. 2006. Cropping systems, carbon sequestration and erosion in Brazil, a review. *Agron. Sustain. Dev.* 26(1):1-8.
- Von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Q. Rev. Biol.* 32(3):217-231 Available online at: [https://www.jstor.org/stable/2815257?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](https://www.jstor.org/stable/2815257?seq=1#page_scan_tab_contents); last consulté le janvier 10, 2017.
- Biggin, P. 1982. Forestry and bracken. *Proc. R. Soc. Edinburgh.* 81(1-2):19-27.
- Bikindou, F. D. A., H. Y. Gomat, P. Deleporte, J.-P. Bouillet, R. Moukini, Y. Mbedi, E. Ngouaka, et al. 2012. Are NIR spectra useful for predicting site indices in sandy soils under Eucalyptus stands in Republic of Congo? *For. Ecol. Manage.* 266:126-137.
- Bilodeau-Gauthier, S., D. Paré, C. Messier, et N. Bélanger. 2013. Root production of hybrid poplars and nitrogen mineralization improve following mounding of boreal Podzols. *Can. J. For. Res.* 43(12):1092-1103 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjfr-2013-0338>.
- Biring, B. S., P. G. Comeau, et P. Fielder. 2003. Long-term effects of vegetation control treatments for release of Engelmann spruce from a mixed-shrub community in Southern British Columbia. *Ann. For. Sci.* 60(7):681-690 Available online at: <http://www.edpsciences.org/10.1051/forest:2003062>; last consulté le février 6, 2017.
- Bloom, A. J., F. S. Chapin III, et H. A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants - An economic Analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16:363-392.
- Bohn, H. L., B. L. McNeal, et G. A. O'Connor. 1985. *Soil Chemistry.* Inc., J.W.& S. (éd.) Wiley, New York. 341 p.
- Bolstad, P. V., et H. L. Allen. 1987. Height and Diameter Growth Response in Loblolly Pine Stands Following Fertilization. *For. Sci.* 33(3):644-653.
- Bontemps, J.-D., et O. Bouriaud. 2013. Predictive approaches to forest site productivity: recent trends, challenges and future perspectives. *Forestry.* 87(1):109-128.
- Boosma, D. B., et I. R. Hunter. 1990. Effects of water, nutrients and their interactions on tree growth, and plantation forest management practices in Australasia: A review. *For. Ecol. Manage.* 30(1-4):455-476.
- Borders, B. E., et R. L. Bailey. 2001. Loblolly Pine-Pushing the Limits of Growth. *South. J. Appl. For.* 25(2):69-74 Available online at:

- <http://www.ingentaconnect.com/content/saf/sjaf/2001/00000025/00000002/art00003>.
- Borders, B. E., R. E. Will, D. Markewitz, A. Clark, R. Hendrick, R. O. Teskey, et Y. Zhang. 2004. Effect of complete competition control and annual fertilization on stem growth and canopy relations for a chronosequence of loblolly pine plantations in the lower coastal plain of Georgia. *For. Ecol. Manage.* 192(1):21-37.
- Boucher, J.-F., S. Wetzler, et A. D. Munson. 1998. Leaf level response of planted eastern white pine (*Pinus strobus* L.) seven years after intensive silvicultural treatments. *For. Ecol. Manage.* 107(1-3):291-307.
- Bowman, D. M. J. S., R. J. W. Brienen, E. Gloor, O. L. Phillips, et L. D. Prior. 2013. Detecting trends in tree growth: Not so simple. *Trends Plant Sci.* 18(1):11-17 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2012.08.005>.
- Braid, K. W. 1959. *Bracken: a review of the literature*. Mimeo Publication. 69 p.
- Brand, D. G. 1986. A competition index for predicting the vigour of planted Douglas-fir in southwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.* 16(1):23-29 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x86-005>; last consulté le janvier 11, 2017.
- Brang, P. 1998. Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. *Can. J. For. Res.* 28(4):626-639.
- Bréda, N., R. Huc, A. Granier, et E. Dreyer. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63:625-644.
- Brockhoff, E. G., H. Jactel, J. A. Parrotta, C. P. Quine, et J. Sayer. 2008. Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? *Biodivers. Conserv.* 17(5):925-951.
- Brooker, R. W., D. Scott, S. C. F. Palmer, et E. Swaine. 2006. Transient facilitative effects of heather on Scots pine along a grazing disturbance gradient in Scottish moorland. *J. Ecol.* 94(3):637-645.
- Budyko, M. I. 1974. *Climate and Life*. Miller, D.H. (éd.) Academic Press, Inc., New York, NY. 526 p.
- Buitrago, M., A. Paquette, N. Thiffault, N. Bélanger, et C. Messier. 2015. Early performance of planted hybrid larch: effects of mechanical site preparation and planting depth. *New For.* 46(3):319-337.
- Burdett, A. N. 1990. Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock. *Can. J. For. Res.* 20:415-427.
- Burdett, A. N., L. J. Herring, et C. F. Thompson. 1984. Early growth of planted spruce. *Can. J. For. Res.* 14:644-651.
- Burge, M. N., et R. C. Kirkwood. 1992. The control of bracken. *Crit. Rev. Biotechnol.* 12(4):299-333.
- Burkhart, H. E., K. D. Farrar, R. L. Amateis, et R. F. Daniels. 1987. *Simulation of individual tree growth and stand development in loblolly pine plantations on cutover, site-prepared areas*. 51 p.
- Burton, P. J. 1993. Some limitations inherent to static indices of plant competition. *Can. J. For. Res.* 23:2141-2152.
- Bussotti, F., et M. Pollastrini. 2017. Traditional and novel indicators of climate change impacts on european forest trees. *Forests.* 8(4):1-12.
- Cain, M. D. 1999. Woody and herbaceous competition effects on stand dynamics and growth of 13-year-old natural, precommercially thinned loblolly and shortleaf pines. *Can. J. For. Res.* 29(7):947-959.
- Calama, R., R. Manso, M. E. Lucas-borja, J. M. Espelta, M. Piqué, F. Bravo, et C. Peso. 2017. Natural regeneration in Iberian pines : A review of dynamic processes and proposals for management. *For. Syst.* 26(2):1-20.

- Callaghan, T. V., R. Scott, et H. A. Whittaker. 1981. *The yield, development and chemical composition of some fast-growing indigenous and naturalised British plant species in relation to management as energy crops.*
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61(4):306-349.
- Callaway, R. M., et L. R. Walker. 1997. ScholarWorks at University of Montana Competition and Facilitation : a Synthetic Approach to Interactions in Plant Communities Let us know how access to this document benefits you . *Ecology.* 78(7):1958-1965.
- Candy, S. G. 1997. Growth and yield models for Eucalyptus nitens plantations in Tasmania and New Zealand. *Tasforests.* 9(42):167-194.
- Cannell, M. G. R. 1985. Dry matter partitioning in tree crops. P. 160-193 in *Attributes of trees as crop plants*, Cannell, M.G.R., et J.E. Jackson (éd.).
- Cannell, M. G. R., et R. C. Dewar. 1994. Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling. *Adv. Ecol. Res.* 25(7):59-104.
- Cannell, M. G. R., et J. Grace. 1993. Competition for light: detection, measurement, and quantification. *Can. J. For. Res.* 23:1969-1979.
- Carlson, W. C. 1986. Root system considerations in the quality of loblolly pine seedlings. *South. J. Appl. For.* 10(2):87-92.
- Carnicer, J., M. Coll, M. Ninyerola, X. Pons, G. Sánchez, et J. Peñuelas. 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108(4):1474-1478.
- Carter, R. E., et K. Klinka. 1990. Relationships between growing-season soil water-deficit, mineralizable soil nitrogen and site index of coastal Douglas fir. *For. Ecol. Manage.* 30(1-4):301-311.
- Carter, R. E., et K. Klinka. 1992. Variation in shade tolerance of Douglas fir, western hemlock, and western red cedar in coastal British Columbia. *For. Ecol. Manage.* 55(1-4):87-105.
- Casper, B. B., et R. B. Jackson. 1997. Plant competition underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28(1):545-570 Available online at: <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.545>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Catovsky, S., et F. A. Bazzaz. 2002. Feedbacks between canopy composition and seedling regeneration in mixed conifer broad-leaved forests. *Oikos.* 98(3):403-420.
- Caudullo, G., E. Welk, et J. San-Miguel-Ayanz. 2017. Chorological maps for the main European woody species. *Data Br.* 12:662-666 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.dib.2017.05.007>.
- Chan, S. S., et J. D. Walstad. 1987. Correlations Between Overtopping Vegetation and Development of Douglas-Fir Saplings in the Oregon Coast Range. *West. J. Appl. For.* 2(4):117-119.
- De Chantal, M., K. Leinonen, T. Kuuluvainen, et A. Cescatti. 2003. Early response of Pinus sylvestris and Picea abies seedlings to an experimental canopy gap in a boreal spruce forest. *For. Ecol. Manage.* 176(1-3):321-336 Available online at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378112702002736>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Chapagain, T. R., R. P. Sharma, et S. K. Bhandari. 2014. Modeling above-ground biomass for three tropical tree species at their juvenile stage. *Forest Sci. Technol.* 10(2):51-60 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1080/21580103.2013.834277>.
- Chapin III, F. S. 1991. Integrated responses of plants to stress. *Bioscience.* 41(1):29-36.
- Chapin III, F. S., A. J. Bloom, C. B. Field, et R. H. Waring. 1987. Plant Responses to Multiple Environmental Factors. *Bioscience.* 37(1):49-57.
- Chapin III, F. S., O. E. Sala, I. C. Burke, J. Phillip Grime, D. U. Hooper, W. K. Lauenroth, A. Lombard, et al. 1998. Ecosystem consequences of changing biodiversity. *Bioscience.*

48(1):45-52.

- Chaves, M. M., J. P. Maroco, et J. S. Pereira. 2003. Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30(3):239-264.
- Chen, L.-Z., et D. K. Lindley. 1981. Primary production, decomposition and nutrient cycling in a bracken grassland ecosystem. (80):1-66 Available online at: <http://nora.nerc.ac.uk/6810/1/R&D080.pdf>.
- Clark, J. R. R. 1983. Age-related change in trees. *J. Arboric.* 9(8):201-205.
- Clark, J. S., L. Iverson, C. W. Woodall, C. D. Allen, D. M. Bell, D. C. Bragg, A. W. D'Amato, et al. 2016. The impacts of increasing drought on forest dynamics, structure, and biodiversity in the United States. *Glob. Chang. Biol.* 22(7):2329-2352.
- Clason, T. R. R. 1994. Impact of intraspecific competition on growth and financial development of loblolly pine plantations. *New For.* 8(92):6370 Available online at: <http://link.springer.com/10.1007/BF00025368>; last consulted le janvier 16, 2017.
- Close, D. C., C. L. Beadle, et P. H. Brown. 2005. The physiological basis of containerised tree seedling 'transplant shock': A review. *Aust. For.* 68(2):112-120.
- Clutter, J. L. 1963. Compatible Growth and Yield Models for Loblolly Pine. *For. Sci.* 9(3):354-371.
- Clutter, J. L., J. C. Fortson, L. V. Pienaar, G. H. Brister, et R. L. Bailey. 1983. *Timber management: a quantitative approach*. John Wiley and Sons, Inc., New York. 333 p.
- Cole, D. W., et S. P. Gessel. 1965. Movement of elements through a forest soil as influenced by tree removal and fertilizer additions. P. 95-104 in *Proceedings of the North American Forest Soils Conference on Forest-soil relationships in North America*, C.T. Youngberg (éd.). Oregon State University Press, Corvallis, Ore.
- Cole, E. C., et M. Newton. 1986. Nutrient, moisture, and light relations in 5-year-old Douglas-fir plantations under variable competition. *Can. J. For. Res.* 16:727-732.
- Cole, E. C., A. Youngblood, et M. Newton. 2003. Effects of competing vegetation on juvenile white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) growth in Alaska. *Ann. For. Sci.* 60(7):573-583 Available online at: <http://www.edpsciences.org/10.1051/forest:2003049>; last consulted le février 6, 2017.
- Coll, L., P. Balandier, et C. Picon-Cochard. 2004. Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings to grass-induced belowground competition. *Tree Physiol.* 24(1):45-54.
- Coll, L., P. Balandier, C. Picon-Cochard, B. Prévosto, et T. Curt. 2003. Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Ann. For. Sci.* 60(7):593-600.
- Collet, C., R. Manso, et I. Barbeito. 2017. Coexistence, association and competitive ability of *Quercus petraea* and *Quercus robur* seedlings in naturally regenerated mixed stands. *For. Ecol. Manage.* 390:36-46 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.021>.
- Comeau, P. G., T. F. Braumandl, et C.-Y. Xie. 1993. Effects of overtopping vegetation on light availability and growth of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) seedlings. *Can. J. For. Res.* 23:2044-2048.
- Connell, J. H. 1990. Apparent versus "real" competition in plants. P. 9-26 in *Perspectives on plant competition*, Academic Press, Inc., San-Diego, California 92101.
- Connell, J. H. 1989. Some Processes Affecting the Species Composition in Forest Gaps. *Ecology.* 70(3):560-562.
- Connell, J. H., et R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *Am. Nat.* 111(982):1119-1144 Available online at: <http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/283241>; last consulted le juillet 13, 2017.

- Coomes, D. A., et P. J. Grubb. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecol. Monogr.* 70(2):171-207 Available online at: [http://doi.wiley.com/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0171:IORCIF\]2.0.CO;2](http://doi.wiley.com/10.1890/0012-9615(2000)070[0171:IORCIF]2.0.CO;2); last consulté le juillet 13, 2017.
- Cooper-Driver, G. 1976. Chemotaxonomy and phytochemical ecology of bracken. *Bot. J. Linn. Soc.* 73(1-3):35-46.
- Cooper-Driver, G. 1990. Defense Strategies in Bracken, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77(2):281-286.
- Cooper-Driver, G., S. Finch, T. Swain, et E. Bernays. 1977. Seasonal variation in secondary plant compounds in relation to the palatability of *Pteridium aquilinum*. *Biochem. Syst. Ecol.* 5(3):177-183.
- Cortini, F., P. G. Comeau, J. O. Boateng, et L. Bedford. 2010. Yield implications of site preparation treatments for lodgepole pine and white spruce in northern British Columbia. *Forests.* 1(1):25-48.
- Coughenour, M. B., et D. X. Chen. 1997. Assessment of grassland ecosystem responses to atmospheric change using linked plant-soil process models. *Ecol. Appl.* 7(3):802-827 Available online at: [http://doi.wiley.com/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[0802:AOGERT\]2.0.CO;2](http://doi.wiley.com/10.1890/1051-0761(1997)007[0802:AOGERT]2.0.CO;2); last consulté le janvier 12, 2017.
- Courbaud, B., V. Lafond, G. Lagarrigues, G. Vieilledent, T. Cordonnier, F. Jabot, et F. de Coligny. 2015. Applying ecological model evaluation: Lessons learned with the forest dynamics model Samsara2. *Ecol. Modell.* 314:1-14 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.039>.
- Creighton, J. L., B. R. Zutter, G. R. Glover, et D. H. Gjerstad. 1987. Planted Pine Growth and Survival Responses to Herbaceous Vegetation Control, Treatment Duration, and Herbicide Application Technique. *South. J. Appl. For.* 11(4):223-227.
- Crow, T. R. 1992. Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings. *Oecologia.* 91(2):192-200.
- Curt, T., L. Coll, B. Prévosto, P. Balandier, et G. Kunstler. 2005. Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition Thomas. *Ann. For. Sci.* 62:51-60.
- Dalla-Tea, F., et E. J. Jokela. 1991. Needlefall, canopy light interception, and productivity of young intensively managed slash and loblolly pine stands. *For. Sci.* 37(5):1298-1313.
- Dassot, M., et C. Collet. 2015. Manipulating seed availability, plant competition and litter accumulation by soil preparation and canopy opening to ensure regeneration success in temperate low-mountain forest stands. *Eur. J. For. Res.* 134(2):247-259.
- Davis, M. A., K. J. Wrage, et P. B. Reich. 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: Support for a theory of resource supply and demand. *J. Ecol.* 86(4):652-661.
- Davis, M. A., K. J. Wrage, P. B. Reich, M. G. Tjoelker, T. Schaeffer, et C. Muermann. 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecol.* 145(2):341-350.
- Dehlin, H., M.-C. Nilsson, D. A. Wardle, et A. Shevtsova. 2004. Effects of shading and humus fertility on growth, competition, and ectomycorrhizal colonization of boreal forest tree seedlings. *Can. J. For. Res.* 34(12):2573-2586 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x04-143>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Dekker-Robertson, D. L., et W. J. Libby. 1998. American forest policy-global ethical tradeoffs. *Bioscience.* 48(6):471-477.
- Dewar, R. C., et R. E. McMurtrie. 1996. Sustainable stemwood yield in relation to the nitrogen balance of forest plantations: A model analysis. *Tree Physiol.* 16(1-2):173-182.

- DeWit, J. N., et T. A. Terry. 1983. *Site preparation effects on early loblolly pine growth hardwood competition, and soil physical properties*. 40-47 p.
- DeYoe, D. R. 1986. *Guidelines for handling seeds and seedlings to ensure vigorous stock*. 25 p. Available online at: <https://ir.library.oregonstate.edu/downloads/gt54kn907>.
- Diaz, E., A. Roldán, A. Lax, et J. Albaladejo. 1994. Formation of stable aggregates in degraded soil by amendment with urban refuse and peat. *Geoderma*. 63(3-4):277-288.
- Díaz-Zorita, M., G. A. Duarte, et J. H. Grove. 2002. A review of no-till systems and soil management for sustainable crop production in the subhumid and semiarid Pampas of Argentina. *Soil Tillage Res.* 65(1):1-18.
- Dobbs, R. C. 1976. *Effect of Initial Mass of White Spruce Lodgepole Pine Planting Stock on Field Performance in the British Columbia Interior*. 15 p.
- Dolling, A. H. U. 1996. Interference of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) seedling establishment. *For. Ecol. Manage.* 88:227-235.
- Dolling, A. H. U., O. Zackrisson, et M.-C. Nilsson. 1994. Seasonal variation in phytotoxicity of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn). *J. Chem. Ecol.* 20(12):3163-3172.
- Doorenbos, J. 1965. Juvenile and adult phases in woody plants. P. 1222-1223 in *Differentiation and Development*,.
- Dougherty, P. M., D. Whitehead, et J. M. Vose. 1994. Environmental Influences on the phenology of pine. *Ecol. Bull.* 43(January 1994):64-75.
- Dreyer, E., C. Collet, P. Montpied, et H. Sinoquet. 2005. Caractérisation de la tolérance à l'ombrage des jeunes semis de Hêtre et comparaison avec les essences associées. *Rev. For. Française*. 57(2):175-188.
- Drössler, L., U. Nilsson, et L. Lundqvist. 2014. Simulated transformation of even-aged Norway spruce stands to multi-layered forests: An experiment to explore the potential of tree size differentiation. *Forestry*. 87(2):239-248.
- Dubois, M. R., A. H. Chappelka, E. Robbins, G. Somers, et K. Baker. 2000. Tree shelters and weed control: Effects on protection, survival and growth of cherrybark oak seedlings planted on a cutover site. *New For.* 20(2):105-118.
- Duddridge, J. A., A. Malibari, et D. J. Read. 1980. Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature*. 287(October):834-836.
- Dumas, Y. 2002. Que savons-nous de la Fougère aigle ? *Rev. For. Française*. (4):357 Available online at: <http://hdl.handle.net/2042/4927>; last consulté le février 17, 2017.
- Dunham, K. M. 1991. Comparative Effects of *Acacia albida* and *Kigelia africana* Trees on Soil Characteristics in Zambezi Riverine Woodlands. *J. Trop. Ecol.* 7(2):215-220.
- Duzan, H. W., H. L. Allen, et R. Ballard. 1982. Predicting Fertilizer Response in Established Loblolly Pine Plantations With Basal Area and Site Index. *South. J. Appl. For.* 6(1):15-19.
- Eagleson, P. S., et T. E. Tellers. 1982a. Ecological Optimality in Water-Limited Natural Soil-Vegetation Systems 2. Tests and Applications. *Water Resour. Res.* 18(2):341-354.
- Eagleson, P. S., et T. E. Tellers. 1982b. Ecological optimality in water-limited natural soil-vegetation systems: 1. Theory and Hypothesis. *Water Resour. Res.* 18(2):325-340.
- Eberhardt, L. L. 2003. What Should We Do about Hypothesis Testing? *J. Wildl. Manage.* 67(2):241-247.
- Edwards, M. B. 1990. Evaluation of Six Site-Preparation Treatments on Growth and Survival of Loblolly Pine in the Georgia Piedmont. P. 147-154 in Memphis, Tennessee.
- Ek, A. R., et R. A. Monserud. 1974. *FOREST: a computer model for simulating the growth and reproduction of mixed species forest stands*. Madison.
- Elkin, C., A. Giuggiola, A. Rigling, et H. Bugmann. 2015. Short- and long-term efficacy of forest thinning to mitigate drought impacts in mountain forests in the European Alps. *Ecol.*

- Appl.* 25(4):1083-1098.
- Elliot, K. J., et A. S. White. 1987. Competitive effects of various grasses and forbs on Ponderosa pine seedlings. *For. Sci.* 33(2):356-366.
- Elliott, K. J., et J. M. Vose. 1995. Evaluation of the Competitive Environment for White Pine (*Pinus strobus* L.) Seedlings Planted on Prescribed Burn Sites in the Southern Appalachians. *For. Sci.* 41(3):513-530.
- Evans, G. R., A. H. Nordmeyer, et C. M. Kelland. 1990. Biomass and nutrient pools of bracken growing under radiata pine, Nelson, New Zealand. *AIAS Occas. Publ.* 40(23):187-196.
- Ewel, J. J., M. J. Mazzarino, et C. W. Berish. 1991. Tropical Soil Fertility Changes Under Monocultures and Successional Communities of Different Structure. *Ecol. Appl.* 1(3):289-302.
- Ewert, F. 1971. *Spacing studies-a review*. Ottawa, Ont. Available online at: <https://scholar.google.fr/scholar?hl=fr&q=Spacing+studies-a+review.+Inf.+Rep%2C+FMR-x-37%2C+Forest+Management+Institute%2C+Ottawa%2C+Ont.&btnG=&lr=>; last consulté le janvier 16, 2017.
- Facelli, J. M., et S. T. A. Pickett. 1991. Plant Litter: Its Dynamics and Effects on Plant Community Structure. *Bot. Rev.* 57(1):1-32.
- Fahlvik, N., et K. Nyström. 2006. Models for predicting individual tree height increment and tree diameter in young stands in southern Sweden. *Scand. J. For. Res.* 21(SUPPL. 7):16-28.
- Fang, Z., R. L. Bailey, et B. D. Shiver. 2001. A multivariate simultaneous prediction system for stand growth and yield with fixed and random effects. *For. Sci.* 47(4):550-562.
- Feller, M. C. 1978. Nutrient movement into soils beneath eucalypt and exotic conifer forests in southern central Victoria. *Aust. J. Ecol.* 3(4):357-372.
- Fenwick, G. R. 1989. Bracken (*Pteridium aquilinum*)—toxic effects and toxic constituents. *J. Sci. Food Agric.* 46(2):147-173.
- Ferguson, D. E., et D. L. Adams. 1994. Effects of pocket gophers, bracken fern, and western coneflower on survival and growth of planted conifers. *Northwest Sci.* 68(4):241-249.
- Ferguson, D. E., et R. J. Boyd. 1988. *Bracken Fern : Inhibition of Conifer Regeneration in Northern Idaho*. Ogden, Utah. 11 p.
- Fernbach, E., et H. Mohr. 1990. Coaction of blue/ultraviolet-A light and light absorbed by phytochrome in controlling growth of pine (*Pinus sylestris* L.) seedlings. *Planta.* 180(2):212-216.
- Fischer, J., P. Batàry, K. Bawa, L. Brussaard, M. J. Chappell, Y. Clough, G. C. Daily, et al. 2011. edited by Jennifer Sills Conservation : Limits of Land Sparring. *Science (80- )*. 334(4):48109-48109.
- Fisher, R. F., et D. Binkley. 2000. *Ecology and management of forest soils*. Wiley-Blackwell (éd.) Wiley, New York.
- Fitter, A. H., T. R. Stickland, M. L. Harvey, et G. W. Wilson. 1991. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytol.* 118(3):375-382.
- Fontes, L., J.-D. Bontemps, H. Bugmann, M. A. Van Oijen, C. Gracia, K. Kramer, M. Lindner, T. Rötzer, et J. P. Skovsgaard. 2010. Models for supporting forest management in a changing environment. *For. Syst.* 19:8-29.
- Ford, E. D., et S. L. Bassow. 1989. Modeling the Dependence of Forest Growth on Environmental Influences. P. 209-230 in *Biomass Production by Fast-Growing Trees*, Pereira, J.S., et J.J. Landsberg (éd.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Ford, E. D., et J. D. Deans. 1978. The Effects of Canopy Structure on Stemflow, Throughfall

- and Interception Loss in a Young Sitka Spruce Plantation. *J. Appl. Ecol.* 15(3):905.
- Forster, M., et E. Sober. 1994. How to tell when simpler, more unified, or less ad hoc theories will provide more accurate predictions. *Br. J. Philos. Sci.* 45(1):1-35.
- Fortin, M., S. Bédard, J. DeBlois, et S. Meunier. 2008. Accounting for error correlations in diameter increment modelling: a case study applied to northern hardwood stands in Quebec, Canada. *Can. J. For. Res.* 38(8):2274-2286.
- Fortin, M., et R. Manso. 2019. *Le simulateur MATHILDE dans CAPSIS*. 1-23 p.
- Fortin, M., J. B. Pichancourt, L. C. De Melo, A. Colin, et S. Cauria. 2019. The effect of stumpage prices on large-area forest growth forecasts based on socio-ecological models. *Forestry*. 92(3):339-356.
- Foster, B. L., et K. L. Gross. 1998. Species richness in a successional grassland: Effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*. 79(8):2593-2602.
- Fotelli, M. N., A. Geßler, A. D. Peuke, et H. Rennenberg. 2001. Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: Responses of growth, water status and  $\delta^{13}C$  composition. *New Phytol.* 151(2):427-435.
- Fotelli, M. N., H. Rennenberg, et A. Geßler. 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 Biol.* 4(3):311-320.
- Fowler, N. L. 1988. What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*. 69(4):947-961.
- Frankland, J. C. 1976. Decomposition of bracken litter. *Bot. J. Linn. Soc.* 73(1-3):133-143.
- Frankland, J. C. 1966. Succession of Fungi on Decaying Petioles of *Pteridium Aquilinum*. *J. Ecol.* 54(1):41.
- Fredericksen, T. S., S. M. Zedaker, D. W. Smith, J. R. Seiler, et R. E. Kreh. 1993. Interference interactions in experimental pine-hardwood stands. *Can. J. For. Res.* 23:2032-2043.
- Frochot, H., G. Armand, A. Gama, M. Nouveau, et L. Wehrlen. 2002. La gestion de la végétation accompagnatrice : état et perspective. *Rev. For. Française*. 6:505-520.
- Furtado, B. F., L. A. Morris, et D. Markewitz. 2016. Loblolly Pine ( *L.*) Seedling Growth Response to Site Preparation Tillage on Upland Sites. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 80(2):472 Available online at: <https://dl.sciencesocieties.org/publications/sssaj/abstracts/80/2/472>.
- Galiano, L., J. Martínez-Vilalta, et F. Lloret. 2010. Drought-Induced Multifactor Decline of Scots Pine in the Pyrenees and Potential Vegetation Change by the Expansion of Co-occurring Oak Species. *Ecosystems*. 13(7):978-991.
- García, O. 1981. IFS, an interactive forest simulator for long range planning. *New Zeal. J. For. Sci.* 11(1):8-22.
- García, O. 1990. Linear programming and related approaches in forest planning. *New Zeal. J. For. Sci.* 20(3):307-331.
- García, O., B. Manley, et J. Threadgill. 1989. Strategic planning for forest management with FOLPI. *What's new For. Res.* 177.
- Gardiner, E. S., et J. D. Hodges. 1998. Growth and biomass distribution of cherrybark oak (*Quercus pagoda* Raf.) seedlings as influenced by light availability. *For. Ecol. Manage.* 108(1-2):127-134.
- Gaudio, N. 2010. Interactions pour la lumière au sein d'un écosystème forestier entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois. Université d'Orléans. 194 p.
- Gaudio, N., P. Balandier, Y. Dumas, et C. Ginisty. 2011a. Régénération naturelle du pin sylvestre sous couvert: contrainte de la végétation monopolistique du sous-bois en milieu acide. *Rendez-vous Tech.* 33-34(January 2011):18-24.
- Gaudio, N., P. Balandier, et A. Marquier. 2008. Light-dependent development of two

- competitive species (*Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*) colonizing gaps in temperate forest. *Ann. For. Sci.* 65(1):104-104.
- Gaudio, N., P. Balandier, G. Philippe, Y. Dumas, F. Jean, et C. Ginisty. 2011b. Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *Eur. J. For. Res.* 130(1):77-89.
- Gemmel, P., U. Nilsson, et T. Welander. 1996. Development of oak and beech seedlings planted under varying shelterwood densities and with different site preparation methods in southern Sweden. *New For.* 12(2):141-161.
- Gent Jr, J. A., H. L. Allen, et R. G. Campbell. 1986. Phosphorus and Nitrogen plus Phosphorus Fertilization in Loblolly Pine Stands at Establishment. *South. J. Appl. For.* 10(2):114-117.
- George, B. H., et P. D. Brennan. 2002. Herbicides are more cost-effective than alternative weed control methods for increasing early growth of *Eucalyptus dunnii* and *Eucalyptus saligna*. *New For.* 24(2):147-163.
- George, L. O., et F. A. Bazzaz. 1999. The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy tree seedlings. *Ecology*. 80(3):833-845 Available online at: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1890/0012-9658%281999%29080%5B0833%3ATFUAAE%5D2.0.CO%3B2>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Ginzburg, L. R., et C. X. J. Jensen. 2004. Rules of thumb for judging ecological theories. *Trends Ecol. Evol.* 19(3):121-126.
- Glass, A. D. M. 1976. The allelopathic potential of phenolic acids associated with the rhizosphere of *Pteridium aquilinum*. *Can. J. Bot.* 54(21):2440-2444.
- Glass, A. D. M., et B. A. Bohm. 1969. The accumulation of cinnamic and benzoic acid derivatives in *Pteridium aquilinum* and *Athyrium felix-femina*. *Phytochemistry*. 8(2):371-377.
- Gliessman, S. R. 1976. Allelopathy in a broad spectrum of environments as illustrated by bracken. *Bot. J. Linn. Soc.* 73(1-3):95-104.
- Gliessman, S. R., et C. H. Muller. 1978. The allelopathic mechanisms of dominance in bracken (*Pteridium aquilinum*) in southern California. *J. Chem. Ecol.* 4(3):337-362.
- Gliessman, S. R., et C. H. Muller. 1972. The phytotoxic potential of bracken, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Calif. Bot. Soc.* 21(5):299-304.
- Glitzenstein, J. S., P. A. Harcombe, et D. R. Streng. 1986. Disturbance, Succession, and Maintenance of Species Diversity in an East Texas Forest. *Ecol. Monogr.* 56(3):243-258.
- Glover, G. R., et H. Quicke. 1999. Growth response of loblolly pine, sweetgum, and water oak in a pine-hardwood density study. *Can. J. For. Res.* 29(7):968-978.
- Glover, G. R., et B. R. Zutter. 1993. Loblolly pine and mixed hardwood stands dynamics for 27 years following chemical, mechanical, and manual site preparation. *Can. J. For. Res.* 23:2126-2132.
- Goldberg, D. E. 1990. Components of resource competition in plant communities. P. 27-49 in *Perspectives on plant competition.*, Grace JB, T.D., et (eds) (éd.). The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey (USA).
- Good, N. F., et R. E. Good. 1972. Population Dynamics of Tree Seedlings and Saplings in a Mature Eastern Hardwood Forest. *Bull. Torrey Bot. Club.* 99(4):172-178.
- Gordon, C., S. J. Woodin, I. J. Alexander, et C. E. Mullins. 1999a. Effects of increased temperature, drought and nitrogen supply on two upland perennials of contrasting functional type: *Calluna vulgaris* and *Pteridium aquilinum*. *New Phytol.* 142(2):243-258.
- Gordon, C., S. J. Woodin, C. E. Mullins, et I. J. Alexander. 1999b. Effects of environmental change, including drought, on water use by competing *Calluna vulgaris* (heather) and *Pteridium aquilinum* (bracken). *Funct. Ecol.* 13(SUPPL. 1):96-106.
- Goulding, C. J. 1994. Development of growth models for *Pinus radiata* in New Zealand -

- experience with management and process models. *For. Ecol. Manage.* 69(1-3):331-343.
- Grace, J. C., P. G. Jarvis, et J. M. Norman. 1988. Modelling the interception of solar radiant energy in intensively managed stands. *New Zeal. J. For. Sci.* 17(2-3):193-209.
- Grant, R. F., W. C. Oechel, et C. L. Ping. 2003. Modelling carbon balances of coastal arctic tundra under changing climate. *Glob. Chang. Biol.* 9(1):16-36 Available online at: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2486.2003.00549.x>; last consulté le janvier 12, 2017.
- Green, R. E., S. J. Cornell, J. P. W. Scharlemann, et A. Balmford. 2005. Farming and the fate of wild nature. *Science (80-. )*. 307(5709):550-555.
- Greene, D. F., J. C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron, et M. J. Simard. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Can. J. For. Res.* 29(6):824-839.
- Greenwood, S., P. Ruiz-Benito, J. Martínez-Vilalta, F. Lloret, T. Kitzberger, C. D. Allen, R. Fensham, et al. 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecol. Lett.* 20(4):539-553.
- Gregoire, T. G., O. Schabenberger, et J. P. Barrett. 1995. Linear modelling of irregularity spaced, unbalanced. *Can. J. For. Res.* 25:137-156.
- Grime, J. P., J. G. Hodgson, et R. Hunt. 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Springer. Available online at: <https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=cXDuCAAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR5&dq=Grime+JP,+Hodgson+JG,+Hunt+R.+1988.+Comparative+plant+ecology:+a+functional+approach+to+common+British+species.+London,+UK:+Unwin+Hyman&ots=cESSrDU2&sig=l3SoYi1qpq33DjjcihM0pNKc2Ls>.
- Guisan, A., et N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Modell.* 135(2-3):147-186.
- Guthery, F. S., L. A. Brennan, M. J. Peterson, et J. J. Lusk. 2005. Information Theory in Wildlife Science: Critique and Viewpoint. *J. Wildl. Manage.* 69(2):457-465.
- Haase, D. L., et R. Rose. 1993. Soil moisture stress induces transplant shock in stored and unstored 2+ 0 Douglas-fir seedlings of varying root volumes. *For. Sci.* 39(2):275-294 Available online at: <http://www.ingentaconnect.com/content/saf/fs/1993/00000039/00000002/art00007>.
- Hackett, C. 1991. Mobilising environmental information about lesser-known plants: the value of two neglected levels of description. *Agrofor. Syst.* 14(2):131-143.
- Hadas, A. 1982. Seed-soil contact and germination. P. 507-527 in *The physiology and biochemistry of seed development, dormancy and germination.*, Amsterdam.
- Hall, D. B., et R. L. Bailey. 2001. Modeling and prediction of forest growth variables based on multilevel nonlinear mixed models. *For. Sci.* 47(3):311-321.
- Hall, D. B., et M. Clutter. 2004. Multivariate Multilevel Nonlinear Mixed Effects Models for Timber Yield Predictions. *Biometrics.* 60(1):16-24.
- Hall, M. R., C. J. Swanton, et G. W. Anderson. 1992. The Critical Period of Weed Control in Grain Corn ( *Zea mays* ). *Weed Sci.* 40(3):441-447 Available online at: [https://www.jstor.org/stable/4045287?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](https://www.jstor.org/stable/4045287?seq=1#page_scan_tab_contents); last consulté le janvier 31, 2017.
- Hallsby, G. 1995. Field performance of outplanted Norway spruce: effects of organic matter amendments and site preparation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 25(8):1356-1367 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x95-148>; last consulté le février 6, 2017.
- Hancock, M., S. Egan, R. Summers, N. Cowie, A. Amphlett, S. Rao, et A. Hamilton. 2005. The effect of experimental prescribed fire on the establishment of Scots pine *Pinus sylvestris* seedlings on heather *Calluna vulgaris* moorland. *For. Ecol. Manage.* 212(1-3):199-213.
- Hangs, R. D., D. J. Knight, et K. C. J. Van Rees. 2002. Interspecific competition for nitrogen

- between early successional species and planted white spruce and jack pine seedlings. *Can. J. For. Res.* 32(Burton 1993):1813-1821 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x02-100>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Hann, D. W., et M. L. Hanus. 2002. *Enhanced height-growth-rate equations for undamaged and damaged trees in southwest Oregon*. 38 p.
- Hann, D. W., et D. R. Larsen. 1991. *Diameter growth equations for fourteen tree species in southwest Oregon*. 18 p. Available online at: <http://ir.library.oregonstate.edu/jspui/handle/1957/7967>.
- Harcombe, P. A. 1987. Tree life tables: Simple birth, growth, and death data encapsulate life histories and ecological roles. *Bioscience*. 37(8):557-568 Available online at: <http://www.jstor.org/stable/1310666>.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Inc., London, UK. 900 p.
- Harrington, T. B. 2006. Five-year growth responses of Douglas-fir, western hemlock, and western redcedar seedlings to manipulated levels of overstory and understory competition. *Can. J. For. Res.* 36(10):2439-2453 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/x06-139>.
- Harrington, T. B., C. A. Harrington, et D. S. DeBell. 2009. Effects of planting spacing and site quality on 25-year growth and mortality relationships of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *For. Ecol. Manage.* 258(1):18-25.
- Harrington, T. B., R. J. Pabst, et J. C. Tappeiner II. 1994. Seasonal Physiology of Douglas-fir Saplings: Response to Microclimate in Stands of Tanoak or Pacific Madrone. *For. Sci.* 40(24):59-82.
- Harrington, T. B., et J. C. Tappeiner II. 1997. Growth responses of young Douglas-fir and tanoak 11 years after various levels of hardwood removal and understory suppression in southwestern Oregon, USA. *For. Ecol. Manage.* 96(1-2):1-11.
- Harrington, T. B., J. C. Tappeiner II, et T. F. Hughes. 1991. Predicting average growth and size distributions of Douglas-fir saplings competing with sprout clumps of tanoak or Pacific madrone. *New For.* 5(2):109-130 Available online at: <http://link.springer.com/10.1007/BF00029302>; last consulté le janvier 11, 2017.
- Harvey, B., et S. Brais. 2002. Effects of mechanized careful logging on natural regeneration and vegetation competition in the southeastern Canadian boreal forest. *Can. J. For. Res.* 32(4):653-666 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x02-006>.
- Hasenauer, H., R. R. Nemani, K. Schadauer, et S. W. Running. 1999. Forest growth response to changing climate between 1961 and 1990 in Austria. *For. Ecol. Manage.* 122(3):209-219.
- Hayles, L. A., E. Gutiérrez, M. Macias, M. Ribas, O. Bosch, et J. J. Camarero. 2007. Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Glob. Chang. Biol.* 13(7):804-815.
- Haywood, J. D., A. E. Tiarks, et M. A. Sword. 1997. Fertilization, weed control, and pine litter influence loblolly pine stem productivity and root development. *New For.* 14(3):233-249.
- Van Hees, A. F. M. 1997. Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought. *Ann. des Sci. For.* 54(1):9-18.
- Van Hees, A. F. M., et A. P. P. M. Clerkx. 2003. Shading and root-shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. *For. Ecol. Manage.* 176(1-3):439-448.
- Heiskanen, J., K. Mäkitalo, et J. Hyvönen. 2007. Long-term influence of site preparation on water-retention characteristics of forest soil in Finnish Lapland. *For. Ecol. Manage.* 241(1-3):127-133.

- Helluy, M., B. Prévosto, M. Cailleret, C. Fernandez, et P. Balandier. 2020. Competition and water stress indices as predictors of *Pinus halepensis* Mill. radial growth under drought. *For. Ecol. Manage.* 460(August 2019):12 Available online at: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117877>.
- Hérault, B., B. Bachelot, L. Poorter, V. Rossi, F. Bongers, J. Chave, C. E. T. Paine, F. Wagner, et C. Baraloto. 2011. Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *J. Ecol.* 99(6):1431-1440.
- Hewson, R. T., et H. A. Roberts. 1973. Some effects of weed competition on the growth of onions. *J. Hortic. Sci.* 48(3):51-57 Available online at: <http://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/00221589.1973.11514530>; last consulté le janvier 31, 2017.
- Hibbs, D. E. 1983. Forty Years of Forest Succession in Central New England. *Ecology.* 64(6):1394-1401.
- Hjelm, K., U. Nilsson, U. Johansson, et P. Nordin. 2019. Effects of mechanical site preparation and slash removal on long-term productivity of conifer plantations in Sweden. *Can. J. For. Res.* 49(10):1311-1319.
- Holmström, E., M. Goude, O. Nilsson, A. Nordin, T. Lundmark, et U. Nilsson. 2018. Productivity of Scots pine and Norway spruce in central Sweden and competitive release in mixtures of the two species. *For. Ecol. Manage.* 429(June):287-293 Available online at: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.008>.
- Holmström, E., M. Karlsson, et U. Nilsson. 2017. Modeling birch seed supply and seedling establishment during forest regeneration. *Ecol. Modell.* 352:31-39 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.02.027>.
- Hörnberg, G. 1995. The establishment of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) seedlings and saplings in relation to microrelief conditions and bryophyte species in boreal old growth abirs *Picea* swamp-forests. In: *Boreal Old-growth Swamp-forests in Sweden*. Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.
- Horsley, S. B. 1977. Allelopathic inhibition of black cherry by fern, grass, goldenrod, and aster. *Can. J. For. Res.* 7(2):205-216.
- Horsley, S. B. 1993. Mechanisms of interference between hay-scented fern and black cherry. *Can. J. For. Res.* 23(10):2059-2069.
- Hosseini Bai, S., T. J. Blumfield, et Z. H. Xu. 2014. Survival, growth and physiological status of *Acacia disparrima* and *Eucalyptus crebra* seedlings with respect to site management practices in Central Queensland, Australia. *Eur. J. For. Res.* 133(1):165-175.
- Howe, H. F., et J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-228.
- Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Review Plant Physiol.* 24:519-570.
- Huang, S., et S. J. Titus. 1995. An individual tree diameter increment model for white spruce in Alberta. *Can. J. For. Res.* 25(9):1455-1465 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x95-158>; last consulté le janvier 16, 2017.
- Hughes, J. H., R. G. Campbell, H. W. Duzan, et C. S. Dudley. 1979. *Site index adjustments for intensive forest management treatments at North Carolina*. 042-1404 p.
- Hulvey, K. B., R. J. Hobbs, R. J. Standish, D. B. Lindenmayer, L. Lach, et M. P. Perring. 2013. Benefits of tree mixes in carbon plantings. *Nat. Clim. Chang.* 3(10):869-874 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1038/nclimate1862>.
- Humphrey, J. W., et M. D. Swaine. 1997. Factors Affecting the Natural Regeneration of *Quercus* in Scottish Oakwoods. I. Competition from *Pteridium Aquilinum*. *J. Appl. Ecol.* 34(3):577-584 Available online at: <http://www.jstor.org/stable/2404908?origin=crossref>; last consulté le juillet 13, 2017.

- Hunter, I. R., et A. R. Gibson. 1984. Predicting Pinus-Radiata Site Index from Environmental Variables. *New Zeal. J. For. Sci.* 14(1):53-64.
- Huuskonen, S., et J. Miina. 2007. Stand-level growth models for young Scots pine stands in Finland. *For. Ecol. Manage.* 241(1-3):49-61.
- Hynynen, J., H. E. Burkhart, et H. L. Allen. 1998. Modeling tree growth in fertilized midrotation loblolly pine plantations. *For. Ecol. Manage.* 107(1-3):213-229.
- Hynynen, J., R. Ojansuu, H. Hökkä, J. Siipilehto, H. Salminen, et P. Haapala. 2002. *Models for predicting stands development in MELA Systems*. 116 p.
- Hytönen, J., et P. Jylhä. 2005. Effects of competing vegetation and post-planting weed control on the mortality, growth and vole damages to *Betula pendula* planted on former agricultural land. *Silva Fenn.* 39(3):365-380.
- Irvine, J., M. P. Perks, F. Magnani, et J. Grace. 1998. The response of *Pinus sylvestris* to drought: Stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiol.* 18(6):393-402.
- Jach, M. E., et R. Ceulemans. 1999. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on phenology, growth and crown structure of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings after two years of exposure in the field. *Tree Physiol.* 19(4-5):289-300.
- Jackson, R. B., E. G. Jobbágy, R. Avissar, S. B. Roy, D. J. Barrett, C. W. Cook, K. A. Farley, D. C. Le Maitre, B. A. McCarl, et B. C. Murray. 2005. Atmospheric science: Trading water for carbon with biological carbon sequestration. *Science (80-. )*. 310(5756):1944-1947.
- Jacobs, D. F., K. F. Salifu, et J. R. Seifert. 2005. Relative contribution of initial root and shoot morphology in predicting field performance of hardwood seedlings. *New For.* 30(2-3):235-251.
- Jäderlund, A., G. Norberg, O. Zackrisson, A. Dahlberg, D. Teketay, A. H. U. Dolling, et M.-C. Nilsson. 1998. Control of bilberry vegetation by steam treatment - Effects on seeded Scots pine and associated mycorrhizal fungi. *For. Ecol. Manage.* 108(3):275-285.
- Jamagne, M., R. Betremieux, J. Begon, et A. Mori. 1977. Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols . *Ministère l'Agriculture - Bull. Tech. d'Information*. 324-325(8):627-641.
- Jensen, K., et K. Gutekunst. 2003. Effects of litter on establishment of grassland plant species: The role of seed size and successional status. *Basic Appl. Ecol.* 4(6):579-587.
- Jobidon, R. 2000. Density-dependent effects of northern hardwood competition on selected environmental resources and young white spruce (*Picea glauca*) plantation growth, mineral nutrition, and stand structural development - A 5-year study. *For. Ecol. Manage.* 130(1-3):77-97.
- Jobidon, R. 1994. Light Threshold For Optimal Black Spruce (*Picea-Mariana*) Seedling Growth And Development Under Brush Competition. *Can. J. For. Res.* 24(8):1629-1635 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x94-211>; last consulté le janvier 11, 2017.
- Johnson, D. W. 1992. Effects of Forest Management on Soil Carbon Storage. P. 83-120 in *Natural Sinks of CO<sub>2</sub>*, Springer Netherlands, Dordrecht. Available online at: [http://www.springerlink.com/index/10.1007/978-94-011-2793-6\\_6](http://www.springerlink.com/index/10.1007/978-94-011-2793-6_6); last consulté le février 1, 2017.
- Johnson, J. B., et K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 19(2):101-108.
- Johnson, P. N. 2001. Vegetation recovery after fire on a southern New Zealand peatland. *New Zeal. J. Bot.* 39(2):251-267.
- Johnstone, W. D., et J. C. Pollack. 1990. The Influence f espacement on the growth and development of a lodgepole pine plantation. *Can. J. For. Res.* 20(10):1631-1639 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x90-216>; last consulté le

- janvier 16, 2017.
- Jones, C. G., et R. D. Firn. 1979a. Resistance of *Pteridium aquilinum* to attack by non-adapted phytophagous insects. *Biochem. Syst. Ecol.* 7(2):95-101.
- Jones, C. G., et R. D. Firn. 1979b. Some allelochemicals of *Pteridium aquilinum* and their involvement in resistance to *Pieris brassicae*. *Biochem. Syst. Ecol.* 7(3):187-192.
- Jones, E. W. 1947. Scots pine regeneration in a new forest inclosure. *Forestry.* 21(2):151-178.
- Kanowski, J., et C. P. Catterall. 2010. Carbon stocks in above-ground biomass of monoculture plantations, mixed species plantations and environmental restoration plantings in north-east Australia. *Ecol. Manag. Restor.* 11(2):119-126.
- Keddy, P. A. 1990. Competitive Hierarchies and Centrifugal Organization in Plant Communities. P. 265-290 in *Perspectives on plant competition.*, Grace, J.B., et D. Tilman (éd.). Academic Press, Inc., San-Diego, California 92101.
- Keeves, A. 1966. Some evidence of loss of productivity with successive rotations of *Pinus radiata* in the south-east of South Australia. *Aust. For.* 30(1):51-63.
- Kellomäki, S., et H. Väisänen. 1997. Modelling the dynamics of the forest ecosystem for climate change studies in the boreal conditions. *Ecol. Modell.* 97(1-2):121-140 Available online at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304380096000816>; last consulté le janvier 12, 2017.
- Kimberley, M. O., et B. Richardson. 2004. Importance of seasonal growth patterns in modelling interactions between *radiata* pine and some common weed species. *Can. J. For. Res.* 34(1):184-194 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x03-201>.
- Kimmins, J. P., P. G. Comeau, et W. Kurz. 1990. Modelling the interactions between moisture and nutrients in the control of forest growth. *For. Ecol. Manage.* 30(1-4):361-379.
- King, D. A. 2003. Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings. *Funct. Ecol.* 17(4):482-488.
- King, D. a. 1990. The adaptive significance of tree height. *Am. Nat.* 135(6):809-828.
- Kirongo, B. B. B., et E. G. Mason. 2003. Decline in relative growth rate of 3 juvenile *radiata* pine clones subjected to varying competition levels in Canterbury, New Zealand. *Ann. For. Sci.* 60(7):585-591 Available online at: <http://www.edpsciences.org/10.1051/forest:2003050>; last consulté le janvier 19, 2017.
- Kirschbaum, M. U. F. 1999. CenW, a forest growth model with linked carbon, energy, nutrient and water cycles. *Ecol. Modell.* 118(1):17-59.
- Kirschbaum, M. U. F., et M. S. Watt. 2011. Use of a process-based model to describe spatial variation in *Pinus radiata* productivity in new zealand. *For. Ecol. Manage.* 262(6):1008-1019 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.036>.
- De Kirwan. 1867. Les conifères indigènes et exotiques : traité pratique des arbres verts ou résineux. Rothschild J. (éd.). :311.
- Kmenta, J. 1997. *Elements of Econometrics 2nd edition*. University of Michigan, Ann Arbor, MI.
- Kneeshaw, D. D., R. K. Kobe, K. D. Coates, et C. Messier. 2006. Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species. *J. Ecol.* 94(2):471-480.
- Knowe, S. A., L. R. Nelson, D. H. Gjerstad, B. R. Zutter, G. R. Glover, P. J. Minogue, et J. H. Dukes. 1985. Four-year growth and development of planted loblolly pine on sites with competition control. *South. J. Appl. For.* 9(1):11-15.
- Knowe, S. A., S. R. Radosevich, et R. G. Shula. 2005. Basal area and diameter distribution prediction equations for young Douglas-Fir plantations with hardwood competition: Coast ranges. *West. J. Appl. For.* 20(2):77-93.
- Knowe, S. A., W. I. Stein, et L. J. Shainsky. 1997. Predicting growth response of shrubs to clear-cutting and site preparation in coastal Oregon forests. *Can. J. For. Res.*

- 27(2):217-226.
- Kobe, R. K., et K. D. Coates. 1997. Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.* 27(2):227-236.
- Kobe, R. K., S. W. Pacala, J. A. Silander, et C. D. Canham. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecol. Appl.* 5(2):517-532.
- Koop, H., et P. Hilgen. 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *For. Ecol. Manage.* 20(1-2):135-150.
- Korzukhin, M. D., M. T. Ter-Mikaelian, et R. G. Wagner. 1995. An individual tree-based model of competition for light. *Ecol. Modell.* 79(1-3):221-229.
- Kozlowski, T. T. 1971. Control of shoot growth. P. 296-386 in *Physiological ecology, growth and development of trees, vol 1.*, Kozlowski, T.T. (éd.). Academic Press, New York, NY.
- Kozlowski, T. T. 1949. Light and Water in Relation to Growth and Competition of Piedmont Forest Tree Species. *Ecol. Monogr.* 19(3):207-231.
- Kozlowski, T. T. 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: Implications for forest management. *For. Ecol. Manage.* 158(1-3):195-221 Available online at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S037811270000712X>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Kozlowski, T. T. 2000. Responses of woody plants to human-induced environmental stresses: Issues, problems, and strategies for alleviating stress. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 19(2):91-170.
- Krakau, U.-K., M. Liesbach, T. Aronen, M.-A. Lelu-Walter, et V. Schneck. 2013. Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). P. 267-323 in *Forest Tree Breeding in Europe: Current State-of-the-Art and Perspectives*, Springer Science. Available online at: <http://link.springer.com/10.1007/978-94-007-6146-9>.
- Kuch, P. J., et J. D. Walstad. 1987. *Forest vegetation management for conifer production*. Wiley. 523 p.
- Kunstler, G. 2005. Dynamique du paysage et démographie des espèces arborées dominantes. La régénération du hêtre et du chêne sur les Grands Causses. Ecole National Supérieure Agronomique de Montpellier. 337 p.
- Kupferschmid-Albisetti, A. D. 2003. Succession in a protection forest after *Picea abies* die-back. Swiss Federal Institute of Technology Zürich. 237 p.
- Küßner, R., P. E. Reynolds, et F. W. Bell. 2000. Growth Response of *Picea mariana* Seedlings to Competition for Radiation. *Scand. J. For. Res.* 15(3):334-342.
- De La Rosa, T. M., P. J. Aphalo, et T. Lehto. 1998. Effects of far-red light on the growth, mycorrhizas and mineral nutrition of scots pine seedlings. *Plant Soil.* 201(1):17-25.
- Laclau, J.-P., J.-P. Bouillet, J. L. M. Gonçalves, E. V. Silva, C. Jourdan, M. C. S. Cunha, M. R. Moreira, et al. 2008. Mixed-species plantations of *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* in Brazil. 1. Growth dynamics and aboveground net primary production. *For. Ecol. Manage.* 255(12):3905-3917.
- Lal, R. 2004. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science* (80-. ). 304(5677):1623-7 Available online at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15192216>; last consulté le février 1, 2017.
- Landsberg, J. J., et R. H. Waring. 1997. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *For. Ecol. Manage.* 95(3):209-228.
- Lanier, L., M. Badré, P. Delabraze, J. Dubourdiou, et J. P. Flammarion. 1986. *Précis de sylviculture*. Nancy.

- Latham, R. E. 1992. Co-Occurring Tree Species Change Rank in Seedling Performance with Resources Varied Experimentally. *Ecology*. 73(6):2129-2144.
- Lauer, D. K., G. R. Glover, et D. H. Gjerstad. 1993. Comparison of duration and method of herbaceous weed control on loblolly pine through midrotation. *Can. J. For. Res.* 23(10):2116-2125 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x93-264>; last consulté le janvier 16, 2017.
- Lautenschlager, R. A. 1999. Environmental resource interactions affect red raspberry growth and its competition with white spruce. *Can. J. For. Res.* 29(7):906-916 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x99-078>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Lawton, J. H. 1976. The structure of the arthropod community on bracken. *Bot. J. Linn. Soc.* 73(1-3):187-216.
- Leak, W. B. 1970. Successional Change in Northern Hardwoods Predicted by Birth and Death Simulation. *Ecology*. 51(5):794-801.
- Lewis, J. D., D. Olszyk, et D. T. Tingey. 1999. Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature. *Tree Physiol.* 19(4-5):243-252.
- Lexerod, N., et T. Eid. 2005. Recruitment Models for Norway Spruce, Scots Pine, Birch and Other Broadleaves in Young Growth Forests in Norway. *Silva Fenn.* 39(3):391-406 Available online at: <http://www.metrocali.gov.co/cms/assets/image-gallery/Rutas/Expresas/e21.pdf>.
- Lieffers, V. J., C. Messier, P. J. Burton, et J.-C. Ruel. 2003. Nature-based silviculture for sustaining a variety of boreal forest values. P. 481-530 in *Towards Sustainable Management of the Boreal Forest*.
- Lieffers, V. J., C. Messier, K. J. Stadt, F. Gendron, et P. G. Comeau. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29(6):796-811.
- Lindenmayer, D. B., et R. J. Hobbs. 2004. Fauna conservation in Australian plantation forests - A review. *Biol. Conserv.* 119(2):151-168.
- Lindenmayer, D. B., R. J. Hobbs, R. Montague-Drake, J. Alexandra, A. Bennett, M. Burgman, P. Cale, et al. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecol. Lett.* 11(1):78-91.
- Lindenmayer, D. B., C. Messier, A. Paquette, et R. J. Hobbs. 2015. Managing tree plantations as novel socioecological systems: Australian and North American perspectives. *Can. J. For. Res.* 45(10):1427-1433 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjfr-2015-0072>.
- Löf, M. 2000. Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: Influence of interference from herbaceous vegetation. *Can. J. For. Res.* 30(6):855-864.
- Löf, M., D. C. Dey, R. M. Navarro, et D. F. Jacobs. 2012. Mechanical site preparation for forest restoration. *New For.* 43(5-6):825-848.
- Löf, M., P. Gemmel, U. Nilsson, et N. T. Welander. 1998. The influence of site preparation on growth in *Quercus robur* L. seedlings in a southern Sweden clear-cut and shelterwood. *For. Ecol. Manage.* 109:241-249.
- Löf, M., D. Rydberg, et A. Bolte. 2006. Mounding site preparation for forest restoration: Survival and short term growth response in *Quercus robur* L. seedlings. *For. Ecol. Manage.* 232(1-3):19-25.
- López-Serrano, F. R., A. García-Morote, M. Andrés-Abellán, A. Tendero, et A. Del Cerro. 2005. Site and weather effects in allometries: A simple approach to climate change effect on pines. *For. Ecol. Manage.* 215(1-3):251-270.
- Lorimer, C. G. 1984. Development of the red maple understory in northeastern oak forests. *For.*

- Sci.* 30(1):3-22.
- Lorimer, C. G. 1981. Survival and growth of understory trees in oak forests of the Hudson Highlands, New York. *Can. J. For. Res.* 11:689-695.
- Lowday, J. E., et R. H. Marrs. 1992a. Control of Bracken and the Restoration of Heathland. I. Control of Bracken. *J. Appl. Ecol.* 29(1):212.
- Lowday, J. E., et R. H. Marrs. 1992b. Control of Bracken and the Restoration of Heathland. III. Bracken Litter Disturbance and Heathland Restoration. *J. Appl. Ecol.* 29(1):212.
- Lundström, A., et U. Söderberg. 1996. Outline of the HUGIN system for long-term forecast of timber yields and possible cut. *Int. Semin. Summer Sch.* (January 1996):22.
- Lyr, H. 1996. Effect of the root temperature on growth parameters of various European tree species. *Ann. des Sci. For.* 53(2-3):317-323 Available online at: <http://www.afs-journal.org/10.1051/forest:19960214>; last consulté le juillet 24, 2017.
- Lyr, H., et V. Garbe. 1995. Influence of root temperature on growth of *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica*, *Tilia cordata* and *Quercus robur*. *Trees.* 9(4):220-223 Available online at: <http://link.springer.com/10.1007/BF00195276>; last consulté le juillet 24, 2017.
- MacDonald, E. S., M. G. Schmidt, et R. L. Rothwell. 1998. Impacts of mechanical site preparation on foliar nutrients of planted white spruce seedlings on mixed-wood boreal forest sites in Alberta. *For. Ecol. Manage.* 110(1-3):35-48 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/X08-035>; last consulté le décembre 21, 2016.
- MacKenzie, M. D., M. G. Schmidt, et L. Bedford. 2005. Soil microclimate and nitrogen availability 10 years after mechanical site preparation in northern British Columbia. *Can. J. For. Res.* 35(8):1854-1866.
- Magnani, F., L. Consiglio, M. Erhard, A. Nolè, F. Ripullone, et M. Borghetti. 2004. Growth patterns and carbon balance of *Pinus radiata* and *Pseudotsuga menziesii* plantations under climate change scenarios in Italy. *For. Ecol. Manage.* 202(1-3):93-105.
- Mäkelä, A., J. J. Landsberg, A. R. Ek, T. E. Burk, M. Ter-Mikaelian, G. I. Agren, C. D. Oliver, et P. Puttonen. 2000. Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. *Tree Physiol.* 20(5-6):289-298 Available online at: <https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/20.5-6.289>; last consulté le janvier 12, 2017.
- Mäkitalo, K. 1999. Effect of site preparation and reforestation method on survival and height growth of scots pine. *Scand. J. For. Res.* 14(6):512-525.
- Mallik, A. U., et D. Hu. 1997. Soil respiration following site preparation treatments in boreal mixedwood forest. *For. Ecol. Manage.* 97(3):265-275.
- Manso, R., R. Calama, G. Madrigal, et M. Pardos. 2013a. A silviculture-oriented spatio-temporal model for germination in *Pinus pinea* L. in the Spanish Northern Plateau based on a direct seeding experiment. *Eur. J. For. Res.* 132(5-6):969-982.
- Manso, R., M. Fortin, R. Calama, et M. Pardos. 2013b. Modelling seed germination in forest tree species through survival analysis: The *Pinus pinea* L. case study. *For. Ecol. Manage.* 289:515-524.
- Manso, R., T. Pukkala, M. Pardos, J. Miina, et R. Calama. 2014. Modelling *pinus pinea* forest management to attain natural regeneration under present and future climatic scenarios. *Can. J. For. Res.* 44(3):250-262.
- Marrs, R. H., S. W. Johnson, et M. G. L. E. Duc. 1998a. Control of bracken and restoration of heathland. VIII. The regeneration of the heathland community after 18 years of continued bracken control or 6 years of control followed by recovery. *J. Appl. Ecol.* 35(6):857-870.
- Marrs, R. H., S. W. Johnson, M. G. L. E. Duc, et M. G. Le Duc. 1998b. Control of bracken and restoration of heathland. VII. The response of bracken rhizomes to 18 years of continued bracken control or 6 years of control followed by recovery. *J. Appl. Ecol.* 35(4):857-870.

- Marrs, R. H., et A. S. Watt. 2006. Biological flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *J. Ecol.* 94(6):1272-1321 Available online at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2745.2006.01177.x>; last consulté le juillet 25, 2017.
- Marsden, C., Y. Nouvellon, J.-P. Laclau, M. Corbeels, R. E. Mcmurtrie, J. Luiz, D. Epron, J. L. Stape, D. Epron, et G. le Maire. 2012. Modifying the G ' DAY process-based model to simulate the spatial variability of Eucalyptus plantation growth on deep tropical soils. *For. Ecol. Manage.* 301:112-128 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.10.039>.
- Martin, T. A., et E. J. Jokela. 2004. Stand development and production dynamics of loblolly pine under a range of cultural treatments in north-central Florida USA. *For. Ecol. Manage.* 192(1):39-58.
- Martnez-Vilalta, J., A. Sala, et J. Piol. 2004. The hydraulic architecture of Pinaceae - A review. *Plant Ecol.* 171(1-2):3-13.
- Marx, D. H. 1975. Mycorrhizae and Establishment of Trees on Strip-Mined Land. *Ohio J. Sci.* 75(6):288-297 Available online at: <http://hdl.handle.net/1811/22328>.
- Mason, E. G. 2001. A model of the juvenile growth and survival of *Pinus radiata* D. Don: Adding the effects of initial seedling diameter and plant handling. *New For.* 22(1-2):133-158.
- Mason, E. G. 1992. Decision-support systems for establishing radiata pine plantations in the Central North Island of New Zealand. University of Canterbury. 301 p.
- Mason, E. G. 2004. Effects of soil cultivation, fertilisation, initial seedling diameter and plant handling on the development of maturing *Pinus radiata* D. Don on Kaingaroa gravelly sand in the Central North Island of New Zealand. *Bosque (Valdivia)*. 25(2):43-55 Available online at: [http://mingaonline.uach.cl/scielo.php?pid=S0717-92002004000200005&script=sci\\_arttext](http://mingaonline.uach.cl/scielo.php?pid=S0717-92002004000200005&script=sci_arttext); last consulté le janvier 30, 2017.
- Mason, E. G. 2013. Linking hybrid mensurational/eco-physiological growth and yield models with crop establishment: A replacement for time gain analysis. *New For.* 44(6):951-959.
- Mason, E. G. 1996. Planning forest establishment operations with a computerised decision-support system: A case study analysis of decision-making over a full rotation. *New Zeal. J. For. Sci.* 26(1-2):222-234.
- Mason, E. G., et H. Dzierzon. 2006. Applications of modeling to vegetation management. *Can. J. For. Res.* 36(10):2505-2514.
- Mason, E. G., R. Methol, et H. Cochrane. 2011. Hybrid mensurational and physiological modelling of growth and yield of *Pinus radiata* D. Don. using potentially useable radiation sums. *Forestry.* 84(2):99-108.
- Mason, E. G., et P. G. G. Milne. 1999. Effects of weed control, fertilization, and soil cultivation on the growth of *Pinus radiata* at midrotation in Canterbury, New Zealand. *Can. J. For. Res.* 29(7):985-992 Available online at: [http://www.nrc.ca/cgi-bin/cisti/journals/rp/rp2\\_abst\\_e?cjfr\\_x99-087\\_29\\_ns\\_nf\\_cjfr29-99](http://www.nrc.ca/cgi-bin/cisti/journals/rp/rp2_abst_e?cjfr_x99-087_29_ns_nf_cjfr29-99).
- Mason, E. G., R. W. Rose, et L. S. Rosner. 2007. Time vs. light: a potentially useable light sum hybrid model to represent the juvenile growth of Douglas-fir subject to varying levels of competition. *Can. J. For. Res.* 37(4):795-805 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/X06-273>.
- Mason, E. G., A. G. D. D. Whyte, R. C. Woollons, et B. Richardson. 1997. A model of the growth of juvenile radiata pine in the Central North Island of New Zealand: Links with older models and rotation-length analyses of the effects of site preparation. *For. Ecol. Manage.* 97(2):187-195.
- McCarthy, N., N. S. Bentsen, I. Willoughby, et P. Balandier. 2011. The state of forest vegetation management in Europe in the 21st century. *Eur. J. For. Res.* 130(1):7-16.
- McCull, J. G., et D. W. Cole. 1968. A mechanism of cation transport in a forest soil. *Northwest*

- Sci.* 42(2):34-141.
- McDowell, N. G., C. D. Allen, et L. Marshall. 2010. Growth, carbon-isotope discrimination, and drought-associated mortality across a *Pinus ponderosa* elevational transect. *Glob. Chang. Biol.* 16(1):399-415.
- McDowell, N. G., D. J. Beerling, D. D. Breshears, R. A. Fisher, K. F. Raffa, et M. Stitt. 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol. Evol.* 26(10):523-532.
- McDowell, N. G., W. T. Pockman, C. D. Allen, D. D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178(4):719-739.
- Mckay, H. M., et E. G. Mason. 2001. Modelling the effects of nursery and site management on the early performance of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. *New For.* 22(1-2):111-131 Available online at: <http://link.springer.com/10.1023/A:1012214218597>; last consulté le janvier 19, 2017.
- McKeand, S. E., E. J. Jokela, D. A. Huber, T. D. Byram, H. L. Allen, B. Li, et T. J. Mullin. 2006. Performance of improved genotypes of loblolly pine across different soils, climates, and silvicultural inputs. *For. Ecol. Manage.* 227(1-2):178-184.
- McLaughlin, J. W., M. R. Gale, M. F. Jurgensen, et C. C. Trettin. 2000. Soil organic matter and nitrogen cycling in response to harvesting, mechanical site preparation, and fertilization in a wetland with a mineral substrate. *For. Ecol. Manage.* 129(1-3):7-23.
- McMurtrie, R. E., et L. Wolf. 1983. Above- and below-ground growth of forest stands: A carbon budget model. *Ann. Bot.* 52(4):437-448.
- Medail, F. 2001. Biogéographie, écologie et valeur patrimoniale des forêts de pin sylvestre en région méditerranéenne. *Forêt Méditerranéenne.* 1:5-22 Available online at: <http://documents.irevues.inist.fr/handle/2042/39376>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Merlin, M., T. Perot, S. Perret, N. Korboulewsky, et P. Vallet. 2015. Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *For. Ecol. Manage.* 339:22-33 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.032>.
- Messier, C., B. Bigué, et L. Bernier. 2003. L'utilisation de plantes à croissance rapide pour promouvoir la protection des écosystèmes forestiers au Canada. *Unasylva.* 54(214/215):59-63.
- Messier, C., R. Doucet, J. C. Ruel, Y. Claveau, C. Kelly, et M. J. Lechowicz. 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29(6):812-823.
- Messier, C., R. Tittler, D. D. Kneeshaw, N. Gélinas, A. Paquette, K. Berninger, H. Rheault, P. Meek, et N. Beaulieu. 2009. TRIAD zoning in Quebec: Experiences and results after 5 years. *For. Chron.* 85(6):885-896.
- Methol, R. 2001. Comparisons of approaches to modelling tree taper, stand structure and stand dynamics in forest plantations: thesis Doctor of Philosophy. University of Canterbury.
- Miller, D. A., T. B. Wigley, et K. V. Miller. 2009. Managed forests and conservation of terrestrial biodiversity in the southern United States. *J. For.* 107(4):197-203 Available online at: <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-69849096093&partnerID=40&md5=0e116019d9f55900d7a628efc0becca2>.
- Miller, J. H., B. R. Zutter, S. M. Zedaker, M. B. Edwards, J. D. Haywood, et R. A. Newbold. 1991. A Regional Study on the Influence of Woody and Herbaceous Competition on Early Loblolly Pine Growth. *South. J. Appl. For.* 15(4):169-179.
- Miller, R. E., et R. F. Tarrant. 1983. Long-term Growth Response of Douglas-fir to Ammonium Nitrate Fertilizer. *Soc. Am. For.* 29(1):127-137.
- Mishra, A. K., et V. P. Singh. 2010. A review of drought concepts. *J. Hydrol.* 391(1-2):202-216

- Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.07.012>.
- Mitchell, A. K., B. G. Dunsworth, J. T. Arnott, R. Koppelaar, R. Benton, G. Goodmans, T. Bown, et J. Sandford. 2004. Growth limitations of planted conifers regenerating under Montane Alternative Silviculture Systems (MASS): Seven-year results. *For. Chron.* 80(2):241-250 Available online at: <http://pubs.cif-afc.org/doi/abs/10.5558/tfc80241-2>; last consulté le janvier 10, 2017.
- Mitchell, C. P., E. A. Stevens, et M. P. Watters. 1999a. Short-rotation forestry - Operations, productivity and costs based on experience gained in the UK. *For. Ecol. Manage.* 121(1-2):123-136.
- Mitchell, R. J., B. R. Zutter, D. H. Gjerstad, G. R. Glover, et C. W. Woodall. 1999b. Competition among secondary-successional pine communities: A field study of effects and responses. *Ecology.* 80(3):857-872.
- Le Moguédec, G., et J.-F. Dhôte. 2012. Fagacées: A tree-centered growth and yield model for sessile oak (*Quercus petraea* L.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. For. Sci.* 69(2):257-269.
- Monleon, V. J., M. Newton, C. Hooper, et J. C. Tappeiner II. 1999. Ten-Year Growth Response of Young Douglas-Fir to Variable Density Varnishleaf Ceanothus and Herb Competition. *West. J. Appl. For.* 14(6):208-213 Available online at: <http://www.ingentaconnect.com/content/saf/wjaf/1999/00000014/00000004/art00008>; last consulté le janvier 10, 2017.
- Monserud, R. A. 1984. Height Growth and Site Index Curves for Inland Douglas-fir Based on Stem Analysis Data and Forest Habitat Type. *For. Sci.* 30(4):943-965.
- Monteith, J. L. 1972. Solar Radiation and Productivity in Tropical Ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 9(3):747-766 Available online at: <http://www.jstor.org/stable/2401901?origin=crossref>; last consulté le janvier 10, 2017.
- Monteith, J. L., et C. J. Moss. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philos. Trans. R. Soc. London. B, Biol. Sci.* 281(980):277-294 Available online at: [www.jstor.org](http://www.jstor.org); last consulté le janvier 12, 2017.
- Moon, F. E., et A. K. Pal. 1949. The composition and nutritive value of bracken. *J. Agric. Sci.* 39(3):296-301.
- Moon, F. E., et M. A. Raafat. 1951a. Some biochemical aspects of bracken 'poisoning' in the ruminant animal. II.—The significance of the cyanogenetic principle of bracken. *Journal Sci. Food Agric.* 2(7):327-336.
- Moon, F. E., et M. A. Raafat. 1951b. Some biochemical aspects of bracken « poisoning » in the ruminant animal. I.—Vitamin factors. *J. Sci. Food Agric.* 2(5):228-240.
- Moore, K. J., K. J. Boote, et M. A. Sanderson. 2004. Physiology and developmental morphology. *Warm Seas. grasses, Agron. Monogr.* 45(45):179-216 Available online at: <https://dl.sciencesocieties.org/publications/books/abstracts/agronomymonogra/warmseas onc4gra/179>; last consulté le décembre 20, 2016.
- Del Moral, R., et R. G. Cates. 1971. Allelopathic Potential of the Dominant Vegetation of Western Washington. *Ecology.* 52(6):1030-1037.
- Morin, X., F. de Coligny, N. Martin-StPaul, H. Bugmann, M. Cailleret, J.-M. Limousin, J.-M. Ourcival, et al. 2020. Beyond forest succession: a gap model to study ecosystem functioning and tree community composition under climate change. *bioRxiv Ecol.* :1-68 Available online at: [http://biorxiv.org/cgi/content/short/2020.06.10.140616v1?rss=1&utm\\_source=researcher\\_app&utm\\_medium=referral&utm\\_campaign=RESR\\_MRKT\\_Researcher\\_inbound](http://biorxiv.org/cgi/content/short/2020.06.10.140616v1?rss=1&utm_source=researcher_app&utm_medium=referral&utm_campaign=RESR_MRKT_Researcher_inbound).
- Morris, D. M., et R. R. Forslund. 1991. A field-oriented competition index for young jack pine plantations and a computerized decision tool for vegetation management. *New For.* 5(2):93-107 Available online at: <http://link.springer.com/10.1007/BF00029301>; last

- consulté le janvier 11, 2017.
- Morris, D. M., et G. B. Macdonald. 1991. Development of a competition index for young conifer plantations established on boreal mixedwood sites. *For. Chron.* 67(4):403-410.
- Morris, L. A., et R. F. Lowery. 1988. Influence of Site Preparation on Soil Conditions Affecting Stand Establishment and Tree Growth. *South. J. Appl. For.* 12(3):170-178.
- Morris, L. A., S. A. Moss, et W. S. Garbett. 1993. Competitive interference between selected herbaceous and woody plants and *Pinus taeda* L. during two growing seasons following planting. *For. Sci.* 39(1):166-187.
- Muller, B., F. Pantin, M. Génard, O. Turc, S. Freixes, M. Piques, et Y. Gibon. 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *J. Exp. Bot.* 62(6):1715-1729.
- Mullin, R. E. 1963. Planting Check In Spruce. *For. Chron.* 39(3):252-259.
- Munson, A. D., et V. R. Timmer. 1995. Soil nitrogen dynamics and nutrition of pine following silvicultural treatments in boreal and Great Lakes-St. Lawrence plantations. *For. Ecol. Manage.* 76:169-179.
- Murty, D., R. E. McMurtrie, et M. G. Ryan. 1996. Declining forest productivity in aging forest stands: A modeling analysis of alternative hypotheses. *Tree Physiol.* 16(1-2):187-200.
- Nambiar, E. K. S. 2008. Site Management and Productivity in Tropical Plantation Forests. Proceedings of Workshops in Piracicaba (Brazil) 22-26 November 2004 and Bogor (Indonesia) 6-9 November 2006. *Proc. Work. Congo July 2001 China Febr. 2003.* :236 Available online at: <http://www.cifor.org/library/2517/site-management-and-productivity-in-tropical-plantation-forests-proceedings-of-workshops-in-piracicaba-brazil-22-26-november-2004-and-bogor-indonesia-6-9-november-2006>; last consulté le janvier 12, 2017.
- Nambiar, E. K. S., et R. Sands. 1993. Competition for water and nutrients in forests. *Can. J. For. Res.* 23(10):1955-1968 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x93-247>; last consulté le janvier 16, 2017.
- Nava, V. R., E. L. Fernández, et S. R. del Amo. 1987. Allelopathic effects of green fronds of *Pteridium aquilinum* on cultivated plants, weeds, phytopathogenic fungi and bacteria. *Agric. Ecosyst. Environ.* 18(4):357-379.
- Nelson, L. R., B. R. Zutter, et D. H. Gjerstad. 1985. Planted longleaf pine seedlings response to herbaceous weed control using herbicides. *South. J. Appl. For.* 9(4):236-240.
- Newton, M., et E. C. Cole. 2006. Use of growth curve derivatives to illustrate acceleration and deceleration of growth in young plantations under variable competition. *Can. J. For. Res.* 36(10):2515-2522 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/x06-131>.
- Nieto, J. H., M. A. Brondo, et J. T. Gonzalez. 1968. Critical Periods of the Crop Growth Cycle for Competition from Weeds. *Int. J. Pest Manag. Part C.* 14(2):159-166 Available online at: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/05331856809432576>; last consulté le janvier 31, 2017.
- Niinemets, Ü. 2006. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: Ontogenetic changes revisited. *J. Ecol.* 94(2):464-470.
- Nilsen, E. T., et D. M. Orcutt. 1996. *Physiology of plants under stress. Abiotic factors.* John Wiley & Sons, New York, NY. 689 p.
- Nilsson, O., K. Hjelm, et U. Nilsson. 2019. Early growth of planted Norway spruce and Scots pine after site preparation in Sweden. *Scand. J. For. Res.* 34(8):678-688.
- Nilsson, U., et A. Albrektson. 1994. Growth and self-thinning in two young Scots pine stands planted at different initial densities. *For. Ecol. Manage.* 68(2-3):209-215 Available online at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0378112794900469>; last consulté le janvier

- 16, 2017.
- Nilsson, U., et H. L. Allen. 2003. Short- and long-term effects of site preparation, fertilization and vegetation control on growth and stand development of planted loblolly pine. *For. Ecol. Manage.* 175(1):367-377.
- Nilsson, U., et G. Örlander. 1999. Vegetation management on grass-dominated clearcuts planted with Norway spruce in southern Sweden. *Can. J. For. Res.* 29(1985):1015-1026 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/pdfplus/10.1139/x99-071>.
- Nobel, P. S. 1994. Root – soil responses to water pulses in dry environments. P. 285-304 in *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*, Caldwell, M.M., et R.W. Pearcy (éd.). Academic Press, London, UK.
- Norberg, G., A. Dolling, A. Jäderlund, M.-C. Nilsson, et O. Zackrisson. 2001. Control of heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) by steam treatment: Effects on establishment and early growth of Scots pine. *New For.* 21(2):187-198.
- Nouvellon, Y., D. Epron, A. Kinana, O. Hamel, A. Mabilia, R. D'Annunzio, P. Deleporte, et al. 2008. Soil CO<sub>2</sub> effluxes, soil carbon balance, and early tree growth following savannah afforestation in Congo: Comparison of two site preparation treatments. *For. Ecol. Manage.* 255(5-6):1926-1936.
- Nygren, P., P. Kiema, et S. Rebottaro. 1996. Canopy development, CO<sub>2</sub> exchange and carbon balance of a modeled agroforestry tree. *Tree Physiol.* 16(9):733-745.
- Nyland, R. D. 2016. *Silviculture: concepts and applications*. Waveland Press, Inc., Long Grove, Illinois. 680 p.
- O'Neill, R. V., D. L. DeAngelis, J. J. Pastor, B. J. Jackson, et W. M. Post. 1989. Multiple nutrient limitations in ecological models. *Ecol. Modell.* 46(3-4):147-163.
- Ohta, T., T. Hiyama, H. Tanaka, T. Kuwada, T. C. Maximov, T. Ohata, et Y. Fukushima. 2001. Seasonal variation in the energy and water exchanges above and below a larch forest in eastern Siberia. *Hydrol. Process.* 15(8):1459-1476.
- Oliver, C. D., et B. C. Larson. 1996a. *Forest stand dynamics. update edition*. Wiley and Sons Inc., New York, NY. 520 p. Available online at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19980604521>.
- Oliver, C. D., et B. C. Larson. 1996b. Stand initiation stage. P. 148 in *Forest Stand Dynamics. Update edition.*, John Wiley & Sons, New York, NY.
- Oliver, W. W. 1979. *Early response of ponderosa pine to spacing and brush: observations on a 12 year-old plantation*. Berkeley, California. 8 p. Available online at: [https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=0\\_ctCNUTZY8C&oi=fnd&pg=PA3&dq=Early+response+of+ponderosa+pine+to+spacing+and+brush:+observations+on+a+12+year-old+plantation.+R%26s.+Note+PSW-341,+USDA+Forest+Service.&ots=DjWVu9KVuZ&sig=48tLhY9s-au-IHRJ\\_uOj7Reh;last+consulté+le+janvier+16,+2017](https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=0_ctCNUTZY8C&oi=fnd&pg=PA3&dq=Early+response+of+ponderosa+pine+to+spacing+and+brush:+observations+on+a+12+year-old+plantation.+R%26s.+Note+PSW-341,+USDA+Forest+Service.&ots=DjWVu9KVuZ&sig=48tLhY9s-au-IHRJ_uOj7Reh;last+consulté+le+janvier+16,+2017).
- Olykan, S. T., J. Xue, P. W. Clinton, M. F. Skinner, D. J. Graham, et A. C. Leckie. 2008. Effect of boron fertiliser, weed control and genotype on foliar nutrients and tree growth of juvenile *Pinus radiata* at two contrasting sites in New Zealand. *For. Ecol. Manage.* 255(3-4):1196-1209.
- Örlander, G., P. Gemmel, et J. Hunt. 1990. *Site preparation: a Swedish overview*. BC Ministry of Forests, Victoria, BC. 62 p.
- Otsamo, A., G. Ådjers, T. S. Hadi, J. Kuusipalo, K. Tuomela, et R. Vuokko. 1995. Effect of site preparation and initial fertilization on the establishment and growth of four plantation tree species used in reforestation of *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. dominated grasslands. *For. Ecol. Manage.* 73(1-3):271-277.
- Ottorini, J. M. 1995. Simulation et sylviculture du Douglas. *Rev. For. Française.* 47:97-105.
- Ouden, J. Den. 1997. Mechanical resistance by an ectorganic soil layer on root development of

- seedling *Pinus sylvestris*. *Plant Soil*. 197:209-217.
- Den Ouden, J. 2000. The role of bracken (*Pteridium aquilinum*) in forest dynamics. Landbouwniversiteit Wageningen (Wageningen Agricultural University). 218 p. Available online at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20003020159>; last consulté le février 20, 2017.
- Oyen, B.-H., H. H. Blom, I. Gjerde, T. Myking, M. Sætersdal, et K. H. Thunes. 2006. Ecology, history and silviculture of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Norway - a literature review. *Forestry*. 79(3):319-329 Available online at: <https://academic.oup.com/forestry/article-lookup/doi/10.1093/forestry/cpl019>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Pacala, S. W., C. D. Canham, J. Saponara, J. A. Silander, R. K. Kobe, et E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecol. Monogr.* 66(1):1-43.
- Page, C. N. 1982. The history and spread of bracken in Britain. *Proc. R. Soc. Edinburgh. Sect. B. Biol. Sci.* 81(1-2):3-10.
- Page, C. N. 1976. The taxonomy and phytogeography of bracken—a review. *Bot. J. Linn. Soc.* 73(1-3):1-34.
- Pakeman, R. J., M. G. Le Duc, et R. H. Marrs. 2000a. Bracken distribution in Great Britain: Strategies for its control and the sustainable management of marginal land. *Ann. Bot.* 85(SUPPL. B):37-46.
- Pakeman, R. J., et R. H. Marrs. 1992. The conservation value of bracken *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn-dominated communities in the UK, and an assessment of the ecological impact of bracken expansion or its removal. *Biol. Conserv.* 62(2):101-114.
- Pakeman, R. J., R. H. Marrs, D. C. Howard, C. J. Barr, et R. M. Fuller. 1996. The bracken problem in Great Britain: Its present extent and future changes. *Appl. Geogr.* 16(1):65-86.
- Pakeman, R. J., R. H. Thwaites, M. G. Le Duc, et R. H. Marrs. 2000b. Vegetation re-establishment on land previously subject to control of *Pteridium aquilinum* by herbicide. *Appl. Veg. Sci.* 3(1):95-104.
- Palacio, S., G. Hoch, A. Sala, C. Körner, et P. Millard. 2014. Does carbon storage limit tree growth? *New For.* 201:1096-1100.
- Pallardy, S. G. 2010. *Physiology of Woody Plants - 3rd ed.* Academic P. Burlington, San Diego, London. 464 p. Available online at: <https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=IErFWWicYb4C&oi=fnd&pg=PP1&dq=Physiology+of+Woody+Plants.+Academic+Press,+San+Diego,+p.+411.&ots=ViS3FK-hQy&sig=ArIBjx4dg63pwjPKVvizF1Ihses#v=onepage&q&f=false>.
- Paluch, J. G. 2005. The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forests. *For. Ecol. Manage.* 205(1-3):283-298 Available online at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112704007182>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Paquette, A., et C. Messier. 2013. Managing tree plantations as complex adaptive systems. P. 299-326 in *Managing forests as complex adaptive systems: building resilience to the challenge of global change.*, Messier, C., K.J. Puettmann, et K.D. Coates (éd.). EarthScan, New York, NY.
- Paquette, A., et C. Messier. 2010. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Front. Ecol. Environ.* 8(1):27-34.
- Pardos, M., F. Montes, I. Aranda, et I. Cañellas. 2007. Influence of environmental conditions on germinant survival and diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. *Eur. J. For. Res.* 126(1):37-47 Available online at: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10342-005-0090-6>; last consulté le juillet 13,

2017.

- Parelle, J., O. Brendel, Y. Jolivet, et E. Dreyer. 2007. Intra- and interspecific diversity in the response to waterlogging of two co-occurring white oak species (*Quercus robur* and *Q. petraea*). *Tree Physiol.* 27(7):1027-1034.
- Parke, J. L., R. G. Linderman, et C. H. Black. 1983. The Role of Ectomycorrhizas in Drought Tolerance of Douglas-Fir Seedlings. *New Phytol.* 95(1):83-95.
- Pastor, J., et W. M. Post. 1986. Influence of climate, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry.* 2(1):3-27 Available online at: [http://www.jstor.org/stable/1468826?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/1468826?seq=1#page_scan_tab_contents).
- Payendeh, B. 1988. *Plant: A model for artificial forest regeneration in Ontario*. NC-North Central Forest Experiment Station (USA).
- Peet, R. K. 1984. Twenty-Six Years of Change in a *Pinus strobus*, *Acer saccharum* Forest, Lake Itasca, Minnesota. *Bull. Torrey Bot. Club.* 111(1):61-68.
- Pérez-Batallón, P., G. Ouro, F. Macías, et A. Merino. 2001. Initial mineralization of organic matter in a forest plantation soil following different logging residue management techniques. *Ann. For. Sci.* 58(8):807-818 Available online at: <http://www.edpsciences.org/10.1051/forest:2001164>; last consulted le février 1, 2017.
- Perkins, D. F., V. Jones, R. O. Millard, et P. Neep. 1978. 16. Primary Production, Mineral Nutrients and Litter Decomposition in the Grassland Ecosystem. P. 304-331 in *Production ecology of British moors and montane grasslands*, Springer, Berlin, Heidelberg.
- Perot, T., F. Goreaud, C. Ginisty, et J.-F. Dhôte. 2010. A model bridging distance-dependent and distance-independent tree models to simulate the growth of mixed forests. *Ann. For. Sci.* 67(5).
- Perrin, H. 1963. *Sylviculture. vol.1*. Nancy (France). 174 p.
- Peterson, C. J., et S. T. A. Pickett. 1990. Microsite and elevational influences on early forest regeneration after catastrophic windthrow. *J. Veg. Sci.* 1(5):657-662.
- Picon-Cochard, C., L. Coll, et P. Balandier. 2006. The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: The case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia.* 148(3):373-383 Available online at: <http://link.springer.com/10.1007/s00442-006-0379-2>; last consulted le juillet 13, 2017.
- Pienaar, L. V., et K. J. Turnbull. 1973. The Chapman-Richards generalization of Von Bertalanffy's growth model for basal area growth and yield in even-aged stands. *For. Sci.* 19(1):2-22.
- Piirainen, S., L. Finér, H. Mannerkoski, et M. Starr. 2007. Carbon, nitrogen and phosphorus leaching after site preparation at a boreal forest clear-cut area. *For. Ecol. Manage.* 243(1):10-18.
- Pimentel, D., U. Stachow, D. A. Takacs, H. W. Brubaker, A. R. Dumas, J. J. Meaney, J. A. S. O'Neil, D. E. Onsi, et D. B. Corzilius. 1992. Conserving Biological Diversity in Most biological diversity exists in Agricultural / Forestry Systems. *Bioscience.* 42(5):354-362.
- Pimentel, D., C. Wilson, C. McCullum, R. Huang, P. Dwen, J. Flack, Q. Tran, T. Saltman, et B. Cliff. 1997. Economic and environmental benefits of biodiversity: The annual economic and environmental benefits of biodiversity in the United States total approximately \$300 billion. *Bioscience.* 47(11):747-757.
- Pinero, D., M. Martinez-Ramos, et J. Sarukhan. 1984. A Population Model of *Astrocaryum Mexicanum* and a Sensitivity Analysis of its Finite Rate of Increase. *J. Ecol.* 72(3):977-991.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, S. Heisterkamp, et B. Van Willigen. 2019. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models Description. :335 Available online at: <https://svn.r-project.org/R-packages/trunk/nlme>.
- Pinna, S., A. Malenfant, et M. Côté. 2012. Vigor and Growth Responses of Sugar Maple and

- Yellow Birch Seedlings According to Different Competing Vegetation Types and Fabric Shelter Use. *North. J. Appl. For.* 29(3):133-140 Available online at: <http://openurl.ingenta.com/content/xref?genre=article&issn=0742-6348&volume=29&issue=3&spage=133>.
- Pitman, J. I. 1989. Rainfall interception by bracken in open habitats - Relations between leaf area, canopy storage and drainage rate. *J. Hydrol.* 105(1-4):281-291.
- Pitman, J. I., et R. M. Pitman. 1986. Transpiration and evaporation from bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) in open habitats. P. 259-272 in *Bracken: Ecology, Land Use, and Control Technology.*, Parthenon Publishing, Carnforth.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain forest tree species to a light gradient; the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct. Ecol.* 13:396±410.
- Porporato, A., F. Laio, L. Ridolfi, et I. Rodriguez-Iturbe. 2001. Plants in water-controlled ecosystems: active role in hydrologic processes and response to water stress III. Vegetation water stress. *Adv. Water Resour.* 24(7):725-744.
- Post, W. M., et K. C. Kwon. 2000. Soil carbon sequestration and land-use change: Processes and potential. *Glob. Chang. Biol.* 6(3):317-327 Available online at: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2486.2000.00308.x>; last consulté le février 1, 2017.
- Pretzsch, H., et P. Biber. 2010. Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Can. J. For. Res.* 40(2):370-384.
- Prévosto, B. 1999. *La typologie des boisements spon- tanés : un outil pour la gestion Application aux peuplements naturels de pin sylvestre dans une moyenne montagne volcanique d'Auvergne : la Chaîne des Puys.* 141-150 p.
- Prévosto, B., T. Curt, J. Gueugnot, et P. Coquillard. 2000. Modeling mid-elevation Scots pine growth on a volcanic substrate. *For. Ecol. Manage.* 131(1-3):223-237.
- Prévosto, B., A. Robert, et P. Coquillard. 2004. Development of *Cytisus scoparius* L. at stand and individual level in a mid-elevation mountain of the French Massif Central. *Acta Oecologica-International J. Ecol.* 25(1-2):73-81 Available online at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1146609X03001267>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Pritchard, J. M., et P. G. Comeau. 2004. Effects of opening size and stand characteristics on light transmittance and temperature under young trembling aspen stands. *For. Ecol. Manage.* 200(1-3):119-128.
- Pritchett, W. L., et N. B. Comerford. 1982. Long-term Response to Phosphorus Fertilization on Selected Southeastern Coastal Plain Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 46(3):640-644.
- Provendier, D., et P. Balandier. 2008. Compared effects of competition by grasses (Graminoids) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). *Ann. For. Sci.* 65(5):510-510.
- Pukkala, T., et T. Kolström. 1992. A stochastic spatial regeneration model for *Pinus sylvestris*. *Scand. J. For. Res.* 7(1-4):377-385.
- Pulkkinen, M., H. Wernsdorfer, et F. Ningre. 2014. Comparing four European stand growth models for Douglas fir. in *Journées CAQGIS, Gembloux, Belgique, 8-10 avril 2014, Gembloux (Belgium).*
- Querejeta, J. I., A. Roldán, J. Albaladejo, et V. Castillo. 2000. Soil Physical Properties and Moisture Content Affected by Site Preparation in the Afforestation of a Semiarid Rangeland. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64(6):2087-2096 Available online at: <https://www.soils.org/publications/sssaj/abstracts/64/6/2087>; last consulté le décembre 21, 2016.
- Querejeta, J. I., A. Roldán, J. Albaladejo, et V. Castillo. 1998. The role of mycorrhizae, site preparation, and organic amendment in the afforestation of a semi-arid mediterranean site

- with *Pinus halepensis*. *For. Sci.* 44(2):203-211.
- Radosevich, S. R., et K. Osteryoung. 1987. Principles governing plant-environment interactions. P. 105-156 in *Forest vegetation management for conifer production.*, Kuch, P.J., et J.D. Walstad (éd.). Wiley.
- Rammig, A., P. Bebi, H. Bugmann, et L. Fahse. 2007. Adapting a growth equation to model tree regeneration in mountain forests. *Eur. J. For. Res.* 126(1):49-57.
- Rasche, L., L. Fahse, A. Zingg, et H. Bugmann. 2012. Enhancing gap model accuracy by modeling dynamic height growth and dynamic maximum tree height. *Ecol. Modell.* 232:133-143 Available online at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.03.004>.
- Rayner, M. E. 1992. Evaluation of six site classifications for modelling timber yield of regrowth karri (*Eucalyptus diversicolor* F. Muell.). *For. Ecol. Manage.* 54(1-4):315-336.
- Rayner, M. E., et B. J. Turner. 1990. Growth and yield modelling of Australian eucalypt forests II. Future trends. *Aust. For.* 53(4):238-247.
- Rebollo, S., L. Pérez-Camacho, M. T. García-de Juan, J. M. Rey Benayas, et A. Gómez-Sal. 2001. Recruitment in a mediterranean annual plant community: Seed bank, emergence, litter, and intra- and inter-specific interactions. *Oikos.* 95(3):485-495.
- Reed, K. L., J. S. Shumway, R. B. Walker, et C. S. Bledsoe. 1983. Evaluation of the Interaction of Two Environmental Factors Affecting Douglas-fir Seedling Growth: Light and Nitrogen. *For. Sci.* 29(1):193-203.
- Reed, K. L., et R. H. Waring. 1974. Coupling of Environment to Plant Response: A Simulation Model of Transpiration. *Ecology.* 55(1):62-72.
- Reich, P. B., M. G. Tjoelker, M. B. Walters, D. W. Vanderklein, et C. Buschena. 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. *Funct. Ecol.* 12(3):327-338.
- Reineking, B., et B. Schröder. 2006. Constrain to perform: Regularization of habitat models. *Ecol. Modell.* 193(3-4):675-690.
- Reukema, D. L., et J. H. G. Smith. 1987. *Development over 25 years of Douglas-fir, western hemlock, and western redcedar planted at various spacings on a very good site in British Columbia.* Portland. 46 p.
- Ricard, J.-P., et C. Messier. 1996. Abundance, growth and allometry of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. *For. Ecol. Manage.* 81(1-3):153-160.
- Richards, F. J. 1959. A Flexible Growth Function for Empirical Use. *J. Exp. Bot.* 10(2):290-301.
- Richardson, B. 1993. Vegetation management practices in plantation forests of Australia and New Zealand. *Can. J. For. Res.* 23(10):1989-2005 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x93-250>; last consulté le janvier 11, 2017.
- Richardson, B., M. O. Kimberley, J. W. Ray, et G. W. R. Coker. 1999. Indices of interspecific plant competition for *Pinus radiata* in the central north island of New Zealand. *Can. J. For. Res.* 29(7):898-905 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/x99-099>; last consulté le août 24, 2017.
- Richardson, B., A. L. Vanner, N. Davenport, J. M. Balneaves, K. Miller, et J. W. Ray. 1993. Interspecific competition between *Pinus radiata* and some common weed species—first-year results. *New Zeal. J. For. Sci.* 23(2):179-193.
- Richardson, B., A. L. Vanner, J. W. Ray, N. Davenport, et G. W. R. Coker. 1996. Mechanisms of *Pinus radiata* growth suppression by some common forest weed species. *New Zeal. J. For. Sci.* 26(3):421-437.
- Richardson, D. M., et P. W. Rundel. 2000. Ecology and Biogeography of *Pinus*: an introduction. *Ecol. Biogeogr. Pinus.* (January 1998):3-48 Available online at:

- [https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=YawYOzQmcHEC&oi=fnd&pg=PR13&dq=Richardson+DM+\(2000\)+Ecology+and+biogeography+of+Pinus.+Cambridge+University+Press,+Cambridge+\(Grande-Bretagne\),+527+p.&ots=Slf6lp\\_uMD&sig=xvLgAwSUvBjLtIZzj5EKUjXvaf8#v=onepage&q&f](https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=YawYOzQmcHEC&oi=fnd&pg=PR13&dq=Richardson+DM+(2000)+Ecology+and+biogeography+of+Pinus.+Cambridge+University+Press,+Cambridge+(Grande-Bretagne),+527+p.&ots=Slf6lp_uMD&sig=xvLgAwSUvBjLtIZzj5EKUjXvaf8#v=onepage&q&f); last consulté le juillet 13, 2017.
- Rietveld, W. J. 1989. Transplanting stress in bareroot conifer seedlings: its development and progression to establishment. *North. J. Appl. For.* 6(3):99-107.
- Ritchie, M. W., et J. D. Hamann. 2006. Modeling dynamics of competing vegetation in young conifer plantations of northern California and southern Oregon, USA. *Can. J. For. Res.* 36(10):2523-2532 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/x06-124>.
- Ritchie, M. W., et R. F. Powers. 1993. *User 's Guide for SYSTUM-1 ( Version 2 . 0 ) : A Simulator of Growth Trends in Young Stands Under Management in California and Oregon.* 45 p.
- Ritz, C., et J. C. Streibig. 2008. *Nonlinear Regression with R.* Springer. 144 p.
- Roberts, J., C. F. Pymar, J. S. Wallace, et R. M. Pitman. 1980. Seasonal Changes in Leaf Area, Stomatal and Canopy Conductances and Transpiration from Bracken Below a Forest Canopy. *J. Appl. Ecol.* 17(2):409.
- Robinson, L. W., et P. F. Wareing. 1969. Experiments on the Juvenile-Adult Phase Change in Some Woody Species. *New Phytol.* 68(1):67-78.
- Rodríguez-Calcerrada, J., S. Mutke, J. Alonso, L. Gil, J. A. Pardos, et I. Aranda. 2008. Influence of overstorey density on understory light, soil moisture, and survival of two underplanted oak species in a Mediterranean montane Scots pine forest. *Investig. Agrar. Sist. y Recur. For.* 17(1):31-38.
- Roldán, A., et J. Albaladejo. 1994. Effect of mycorrhizal inoculation and soil restoration on the growth of *Pinus halepensis* seedlings in a semiarid soil. *Biol. Fertil. Soils.* 18(2):143-149.
- Rose, R., M. Atkinson, J. Gleason, et T. Sabin. 1991a. Root volume as a grading criterion to improve field performance of Douglas-fir seedlings. *New For.* 5(3):195-209.
- Rose, R., J. Gleason, M. Atkinson, et T. Sabin. 1991b. Grading Ponderosa Pine Seedlings for Outplanting According to their Root Volume1. *West. J. Appl. For.* 6(1):11-15.
- Rose, R., et J. S. Ketchum. 2003. Interaction of initial seedling diameter, fertilization and weed control on Douglas-fir growth over the first four years after planting. *Ann. For. Sci.* 60:625-635.
- Rotundo, J. L., et M. R. Aguiar. 2005. Litter effects on plant regeneration in arid lands: A complex balance between seed retention, seed longevity and soil-seed contact. *J. Ecol.* 93(4):829-838.
- Roussel, L. 1972. Contribution à l'étude de l'"effet manchon". *Ann. Sci. l'Université Besançon.* 3(12):8.
- Royo, A. A., et W. P. Carson. 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Can. J. For. Res.* 36(6):1345-1362 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x06-025>; last consulté le juillet 13, 2017.
- Running, S. W., et J. C. Coughlan. 1988. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. 1: hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecol. Modell.* 42:125-154.
- Rushton, S. P., S. J. Ormerod, et G. Kerby. 2004. New paradigms for modelling species distributions? *J. Appl. Ecol.* 41(2):193-200.
- Russell, T. E. 1979. *Plantation Spacing Affects Early Growth of Planted Virginia Pine.* New Orleans. 5-6 p.

- Ryan, M. G. 2011. Tree responses to drought. *Tree Physiol.* 31(3):237-239.
- Rymer, L. 1976. The history and ethnobotany of bracken. *Bot. J. Linn. Soc.* 73(1-3):151-176.
- Sabaté, S., C. A. Gracia, et A. Sánchez. 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *For. Ecol. Manage.* 162(1):23-37.
- Sage, R. F., et R. K. Monson. 1999. Environmental responses. P. 215-249 in *C4 Plant Biology*, San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto. Available online at: [https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=H7Wv9ZImW-QC&oi=fnd&pg=PA215&dq=Long,+S.P.,+1999.+Environmental+responses.+In:+Sage,+R.F.,+Monson,+R.K.+\(Eds.\),+C4PlantBiology.+Academic+Press,+New+York,+pp.+215-249.&ots=uZTxNWql1h&sig=fRok8fZsbBVH5QU6Ebdlua7L6j](https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=H7Wv9ZImW-QC&oi=fnd&pg=PA215&dq=Long,+S.P.,+1999.+Environmental+responses.+In:+Sage,+R.F.,+Monson,+R.K.+(Eds.),+C4PlantBiology.+Academic+Press,+New+York,+pp.+215-249.&ots=uZTxNWql1h&sig=fRok8fZsbBVH5QU6Ebdlua7L6j).
- Saint-André, L., J. Sainte-Marie, S. Leguëdois, B. Ferry, F. Lafolie, C. Marsden, G. Van der Heijden, É. Dufrêne, J.-D. Bontemps, et A. Legout. 2014. Advances in modeling interactions between soils and trees. *Rev. For. Française.* :83-94.
- Sánchez-Gómez, D., M. A. Zavala, et F. Valladares. 2006. Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Oecologica.* 30(3):322-332.
- Sands, R., et E. K. S. Nambiar. 1984. Water relations of *Pinus radiata* in competition with weeds. *Can. J. For. Res.* 14(2):233-237.
- Sauerbeck, D. 1987. Effects of Agricultural Practices on the Physical, Chemical and Biological Properties of Soils: Part II-Use of Sewage Sludge and Agricultural Wastes. P. 181-210 in *Scientific Basis for Soil Protection in the European Community*, Springer.
- Scala, N. L. A., A. Lopes, A. R. Panosso, F. T. Camara, et G. T. Pereira. 2005. *Soil CO2 efflux following rotary tillage of a tropical soil.* 222-225 p.
- Schmidting, R. C. 1973. Intensive Culture Increases Growth Without Affecting Wood Quality of Young Southern Pines. *Can. J. For. Res.* 3(4):565-573 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x73-083>; last consulté le janvier 16, 2017.
- Schupp, E. W., H. F. Howe, C. K. Augspurger, et D. J. Levey. 1989. Arrival and Survival in Tropical Treefall Gaps. *Ecology.* 70(3):562-564.
- Schwinning, S., et J. Weiner. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia.* 113(4):447-455.
- Seber, G. A. F., et C. J. Wild. 2003. *Nonlinear Regression.* John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ.
- Senn, J., et W. Schönenberger. 2001. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen.* *Schweizerische Zeitschrift für Forstwes.* 152(6):226-246.
- Senn, J., U. Wasem, et O. Odermatt. 2002. Impact of browsing ungulates on plant cover and tree regeneration in windthrow areas. *For. Snow Landsc. Res.* 77(1-2):161-170.
- Seynave, I., J.-C. Gégout, J.-C. Hervé, et J.-F. Dhôte. 2008. Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth? *J. Biogeogr.* 35(10):1851-1862 Available online at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2699.2008.01930.x>; last consulté le janvier 16, 2017.
- Seynave, I., J.-C. Gégout, J.-C. Hervé, J.-F. Dhôte, J. Drapier, É. Bruno, et G. Dumé. 2005. Site Index Prediction By Environmental Factors and Understorey Vegetation: a Two-Scale Approach Based on Survey Databases. *Can. J. For. Res.* 35(7):1669-1678 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x05-088>; last consulté le janvier 16, 2017.
- Sharew, H., et A. Hairston-Strang. 2005. A comparison of seedling growth and light transmission among tree shelters. *North. J. Appl. For.* 22(2):102-110.
- Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi, et T. Kira. 1964a. A quantitative analysis of plant form -

- The pipe model Theory. I. Basic Analyses. *Japanese J. Ecol.* 14(3):97-105.
- Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi, et T. Kira. 1964b. A quantitative analysis of plant form - The pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese J. Ecol.* 14(4):133-139.
- Shropshire, C., R. G. Wagner, F. Wayne Bell, et C. J. Swanton. 2001. Light attenuation by early successional plants of the boreal forest. *Can. J. For. Res.* 31(5):812-823.
- Silva-Matos, D. M., et T. A. Belinato. 2010. Interference of *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon. (Dennstaedtiaceae) on the establishment of rainforest trees. *Braz. J. Biol.* 70(2):311-316 Available online at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20549062>.
- Simioni, G., P. Ritson, J. McGrath, M. U. F. Kirschbaum, B. Copeland, et I. Dumbrell. 2008. Predicting wood production and net ecosystem carbon exchange of *Pinus radiata* plantations in south-western Australia: Application of a process-based model. *For. Ecol. Manage.* 255(3-4):901-912.
- Six, J., C. Feller, K. Deneff, S. M. Ogle, J. C. De Moraes, et A. Albrecht. 2002. Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils - Effects of no-tillage. *Agronomie.* 22(7-8):755-775 Available online at: <http://www.edpsciences.org/10.1051/agro:2002043>; last consulté le février 1, 2017.
- Smethurst, P. J., et E. K. S. Nambiar. 1989. Role of weeds in the management of nitrogen in a young *Pinus radiata* plantation. *New For.* 3(3):203-224 Available online at: <http://link.springer.com/10.1007/BF00028929>; last consulté le janvier 11, 2017.
- Smith, R. T., et J. G. Locwood. 1990. Bracken invasion and bracken replacement: guidelines for the prediction of hydrological changes. *AIAS Occas. Publ.* 40(17):175-185.
- Smith, T., et M. Huston. 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio.* 83(1-2):49-69.
- Snow, C. S. R., et R. H. Marrs. 1997. Restoration of *Calluna* heathland on a bracken *Pteridium*-infested site in north west England. *Biol. Conserv.* 81(1-2):35-42.
- Snowdon, P., et H. D. Waring. 1991. Effects of irrigation and artificial drought on the growth and health of *Pinus radiata* near Canberra, A.C.T. *Aust. For.* 54(3):174-186.
- Snowdon, P., et H. D. Waring. 1984. Long-term nature of growth responses obtained to fertilizer and weed control applied at planting and their consequences for forest management. P. 701-711 in *Proc. of IUFRO Symposium on Site and Productivity of Fast-Growing Plantations.*, Praetoria.
- South, D. B., et J. H. Miller. 2007. Growth response analysis after early control of woody competition for 14 loblolly pine plantations in the southern U.S. *For. Ecol. Manage.* 242(2-3):569-577.
- South, D. B., et R. J. Mitchell. 1999. Determining the « optimum » slash pine seedling size for use with four levels of vegetation management on a flatwoods site in Georgia, U.S.A. *Can. J. For. Res.* 29(7):1039-1046.
- South, D. B., J. B. Zwolinski, et H. Lee Allen. 1995. Economic returns from enhancing loblolly pine establishment on two upland sites: Effects of seedling grade, fertilization, hexazinone, and intensive soil cultivation. *New For.* 10(3):239-256.
- Speich, M. J. R. 2019. Quantifying and modeling water availability in temperate forests: A review of drought and aridity indices. *IForest.* 12(1):1-16.
- Speight, M. R., et H. T. Speechly. 1982. Pine Shoot Moths in S.E. Asia: I. Distribution, Biology and Impact. *Commonw. For. Rev.* 61(2):121-134.
- Springett, J. A. 1976. The effect of planting *Pinus pinaster* Ait. on populations of soil microarthropods and on litter decomposition at Gngangara, Western Australia. *Aust. J. Ecol.* 1(2):83-87.
- Squire, R. O. 1977. Interacting effects of grass competition, fertilizing and cultivation on the early growth of *Pinus radiata* D. Don. *Australian-Forest-Research.* 7(4):247-252.

- Stadt, K. J., et V. J. Lieffers. 2005. Comparing PAR transmission models for forest understorey vegetation. *Appl. Veg. Sci.* 8(1):65-76.
- Stage, A. R. 1973. *Prognosis model for stand development*. Ogden, Utah 84401. 40 p. Available online at: <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/69018>; last consulté le janvier 16, 2017.
- Stange, E. E., et K. L. Shea. 1998. Effects of deer browsing, fabric mats, and tree shelters on *Quercus rubra* seedlings. *Restor. Ecol.* 6(1):29-34.
- Stark, J. M. 1994. Causes of soil nutrient heterogeneity at different scales. P. 255-284 in *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*, Caldwell, M.M., et R.W. Pearcy (éd.). Academic Press, London, UK.
- Steijlen, I., M.-C. Nilsson, et O. Zackrisson. 1995. Seed regeneration of Scots pine in boreal forest stands dominated by lichen and feather moss. *Can. J. For. Res.* 25:713-723.
- Stephenson, N. L. 1990. Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *Am. Nat.* 135(5):649-670.
- Stewart, R. E. 1975. Allelopathic potential of western bracken. *J. Chem. Ecol.* 1(2):161-169.
- Stone, E. C., et G. H. Schubert. 1959. Root Regeneration by Ponderosa Pine Seedlings Lifted at Different Times of the Year. *For. Sci.* 5(4):322-332.
- Struve, D. K. 1990. Root Regeneration in Transplanted Deciduous Nursery Stock. *HortScience.* 25(3):266-270.
- Struve, D. K. 2009. Tree establishment: A review of some of the factors affecting transplant survival and establishment. *Arboric. Urban For.* 35(1):10-13.
- Struve, D. K., et R. J. Joly. 1992. Transplanted red oak seedlings mediate transplant shock by reducing leaf surface area and altering carbon allocation. *Can. J. For. Res.* 22:1441-1448.
- Sutton, R. F. 1993. Mounding site preparation: A review of European and North American experience. *New For.* 7(2):151-192.
- Sutton, R. F. 1995. White spruce establishment: initial fertilization, weed control, and irrigation evaluated after three decades. *New For.* 9(2):123-133.
- Tabbush, P. M. 1986. Rough handling, soil temperature, and root development in outplanted Sitka spruce and Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 16:1385-1388.
- Tappeiner II, J. C., M. Newton, P. M. McDonald, et T. B. Harrington. 1992. Ecology of hardwoods, shrubs, and herbaceous vegetation: effects on conifer regeneration. P. 136-164 in *Reforestation practices in southwestern Oregon and northern California.*, Hobbs, S.D., S.D. Tesch, P.W. Owston, R.E. Stewart, J.C. Tappeiner, et G.E. Wells. (éd.). Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, Ore.
- Taylor, J. A. 1986. The bracken problem: a local hazard and global issue. P. 21-42 in *Bracken: Ecology, Land use and Control Technology.*, Parthenon Publishing, Carnforth.
- Taylor, K., A. P. Rowland, et H. E. Jones. 2001. Biological flora of the british isles \* *Molinia caerulea* ( L .) Moench. *J. Ecol.* 89(Stace 1997):126-144.
- Ter-Mikaelian, M. T., R. G. Wagner, F. W. Bell, et C. Shropshire. 1999. Comparison of photosynthetically active radiation and cover estimation for measuring the effects of interspecific competition on jack pine seedlings. *Can. J. For. Res.* 29(7):883-889.
- Thevathasan, N. V., P. E. Reynolds, R. Kuessner, et W. F. Bell. 2000. Effects of controlled weed densities and soil types on soil nitrate accumulation, spruce growth, and weed growth. *For. Ecol. Manage.* 133(1-2):135-144.
- Thiffault, N. 2016. Short-term effects of organic matter scalping on the growth and nutrition of black spruce and jack pine seedlings planted in the boreal forest. *For. Chron.* 92(02):221-231.
- Thiffault, N., et F. Hébert. 2017. Mechanical site preparation and nurse plant facilitation for the restoration of subarctic forest ecosystems. *Can. J. For. Res.* 47(7):926-934 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/cjfr-2016-0448>.

- Thiffault, N., et V. Roy. 2011. Living without herbicides in Québec (Canada): Historical context, current strategy, research and challenges in forest vegetation management. *Eur. J. For. Res.* 130(1):117-133.
- Thiffault, N., B. D. Titus, et M. T. Moroni. 2010. Silviculture and planted species interact to influence reforestation success on a Kalmia-dominated site - a 15-year study. *For. Chron.* 86(2):234-242.
- Thiffault, N., B. D. Titus, et A. D. Munson. 2004. Black spruce seedlings in a Kalmia-Vaccinium association: Microsite manipulation to explore interactions in the field. *Can. J. For. Res.* 34(8):1657-1668.
- Thomas, S. C., C. B. Halpern, D. A. Falk, D. A. Liguori, et K. A. Austin. 1999. Plant diversity in managed forests: Understory responses to thinning and fertilization. *Ecol. Appl.* 9(3):864-879 Available online at: [http://doi.wiley.com/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[0864:PDIMFU\]2.0.CO;2](http://doi.wiley.com/10.1890/1051-0761(1999)009[0864:PDIMFU]2.0.CO;2); last consulté le juillet 13, 2017.
- Thompson, D. G., et D. G. Pitt. 2003. A review of Canadian forest vegetation management research and practice. *Ann. For. Sci.* 60(7):559-572 Available online at: <http://www.edpsciences.org/10.1051/forest:2003060>; last consulté le décembre 21, 2016.
- Thomson, J. A. 2004. Towards a taxonomic revision of Pteridium (Dennstaedtiaceae). *Telopea.* 10(4):793-803.
- Tilman, D. 1988. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Tilman, D. (éd.) Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 360 p. Available online at: [https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=HYnSkKTKYegC&oi=fnd&pg=PR3&dq=Tilman+D+\(1988\)+Plant+strategies+and+the+dynamics+and+structure+of+plant+communities.+Princeton+University+Press,+Princeton+\(USA\),+360+p.&ots=Rnv9P8AEy\\_&sig=QNI3GI2H1FJbG39kbAphGID7V](https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=HYnSkKTKYegC&oi=fnd&pg=PR3&dq=Tilman+D+(1988)+Plant+strategies+and+the+dynamics+and+structure+of+plant+communities.+Princeton+University+Press,+Princeton+(USA),+360+p.&ots=Rnv9P8AEy_&sig=QNI3GI2H1FJbG39kbAphGID7V); last consulté le juillet 25, 2017.
- Tolhurst, K. G., et M. Burgman. 1994. Simulation of bracken cover in forested areas in Victoria in response to season, overstorey and fire conditions. *Aust. J. Ecol.* 19(3):306-318.
- Tolhurst, K. G., et N. D. Turvey. 1992. Effects of bracken (*Pteridium esculentum* (forst. f.) cockayne) on eucalypt regeneration in west-central Victoria. *For. Ecol. Manage.* 54(1-4):45-67.
- Tomé, J., M. Tomé, S. Barreiro, et J. A. Paulo. 2006. Age-independent difference equations for modelling tree and stand growth. *Can. J. For. Res.* 36(7):1621-1630 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x06-065>; last consulté le janvier 12, 2017.
- Toumey, J. W., et C. F. Korstian. 1937. *Foundations of silviculture upon an ecological basis. 2nd ed.* John Wiley and Sons, Inc., New York, NY. 456 p.
- Tryon, R. M. 1941. A revision of the genus Pteridium. *Contrib. from Gray Herb. Harvard Univ.* 134:1-67.
- Tuley, G. 1985. The growth of young oak trees in Shelters. *Forestry.* 58(2):181-195.
- Turner, D. P., S. Urbanski, D. Bremer, S. C. Wofsy, T. Meyers, S. T. Gower, et M. Gregory. 2003. A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production. *Glob. Chang. Biol.* 9(3):383-395 Available online at: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-2486.2003.00573.x>; last consulté le janvier 30, 2017.
- Turner, J., et M. Lambert. 2000. Change in organic carbon in forest plantation soils in eastern Australia. *For. Ecol. Manage.* 133(3):231-247.
- Valdes, M. 1985. Survival and growth of pines with specific ectomycorrhizae after 3 years on a highly eroded site. *Can. J. Bot.* 64(4):885-888.
- Valladares, F., et Ü. Niinemets. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39(December):237-257.
- Varvarigos, P., et J. H. Lawton. 1991. Farmers' Perceptions of the Scale of the Bracken

- Problem on Farms in Less Favoured Areas in England and Wales. *J. Appl. Ecol.* 28(3):988-1003.
- Veenendaal, E. M., M. D. Swaine, R. T. Lecha, M. F. Walsh, I. K. Abebrese, et K. Owusu-Afriyie. 1996. Responses of West African Forest Tree Seedlings to Irradiance and Soil Fertility. *Funct. Ecol.* 10(4):501.
- Vyse, A. 1981. Growth of Young Spruce Plantations in Interior British Columbia. *For. Chron.* 57(4):174-180.
- Wagner, R. G. 1994. Toward integrated forest vegetation management. *J. For.* 92(11):26-30.
- Wagner, R. G., K. M. Little, B. Richardson, et K. McNabb. 2006. The role of vegetation management for enhancing productivity of the world's forests. *Forestry*. 79(1 SPEC. ISS.):57-79 Available online at: <https://academic.oup.com/forestry/article-lookup/doi/10.1093/forestry/cpi057>; last consulté le janvier 31, 2017.
- Wagner, R. G., G. H. Mohammed, et T. L. Noland. 1999. Critical period of interspecific competition for northern conifers associated with herbaceous vegetation. *Can. J. For. Res.* 29(7):890-897.
- Wagner, R. G., T. L. Noland, et G. H. Mohammed. 1996. Timing and duration of herbaceous vegetation control around four northern coniferous species. *New Zeal. J. For. Sci.* 26(1):39-52.
- Wagner, R. G., et S. R. Radosevich. 1998. Neighborhood approach for quantifying interspecific competition in coastal Oregon forests. *Ecol. Appl.* 8(3):779-794.
- Wagner, R. G., et A. P. Robinson. 2006. Critical period of interspecific competition for four northern conifers: 10-year growth response and associated vegetation dynamics. *Can. J. For. Res.* 36(10):2474-2485 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/x06-058>; last consulté le décembre 21, 2016.
- Wallertz, K., et C. Malmqvist. 2013. The effect of mechanical site preparation methods on the establishment of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) in southern Sweden. *Forestry*. 86(1):71-78.
- Walters, M. B., et P. B. Reich. 1997. Growth of *Acer saccharum* seedlings in deeply shaded understories of northern Wisconsin: Effects of nitrogen and water availability. *Can. J. For. Res.* 27(2):237-247.
- Walters, M. B., et P. B. Reich. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytol.* 143(1):143-154.
- Wang, Z. Q., M. Newton, et J. C. Tappeiner II. 1995. Competitive Relations Between Douglas-Fir and Pacific Madrone on Shallow Soils in a Mediterranean Climate. *For. Sci.* 41(4):744-757.
- Ward, J. S., et T. L. Mervosh. 2008. Strategies to reduce browse damage on eastern white pine (*Pinus strobus*) in southern New England, USA. *For. Ecol. Manage.* 255(5-6):1559-1567.
- Waring, R. H., et W. H. Schlesinger. 1985. *Forest ecosystems, concepts and management*. Academic Press, Inc., Orlando, Florida. 390 p.
- Waring, R. H., W. G. Thies, et D. Muscato. 1980. Stem growth per unit of leaf area: a measure of tree vigor. *For. Sci.* 26(1):112-117.
- Watt, A. S. 1940. Contributions to the Ecology of Bracken (*Pteridium Aquilinum*). I. The Rhizome. *New Phytol.* 39(4):401-422.
- Watt, A. S. 1947. Contributions To the Ecology of Bracken (*Pteridium Aquilinum*). IV. The structure of the Community. *New Phytol.* 46(1):97-121.
- Watt, A. S. 1945. Contributions to the Ecology of Bracken (*Pteridium aquilinum*) III. Frond types and the make-up of the population. *New Phytol.* 49(3):308-327.
- Watt, A. S. 1956. Contributions to the Ecology of Bracken (*Pteridium aquilinum*) VII. Bracken

- and Litter I. The Origin of Rings. *New Phytol.* 55(3):369-381.
- Watt, A. S. 1971. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*) VIII. The marginal and the hinterland plant: a study in senescence. *New Phytol.* 70(5):967-986.
- Watt, A. S. 1964. Some Factors Affecting Bracken in Breckland. *J. Ecol.* 52(1):63-77.
- Watt, A. S. 1976. The ecological status of bracken. *Bot. J. Linn. Soc.* 73(1-3):217-239.
- Watt, M. S., M. O. Kimberley, G. W. R. Coker, B. Richardson, et G. Estcourt. 2007. Modelling the influence of weed competition on growth of young *Pinus radiata*. Development and parameterization of a hybrid model across an environmental gradient. *Can. J. For. Res.* 37(3):607-616 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/X06-254>.
- Watt, M. S., M. O. Kimberley, B. Richardson, D. Whitehead, et E. G. Mason. 2004. Testing a juvenile tree growth model sensitive to competition from weeds, using *Pinus radiata* at two contrasting sites in New Zealand. *Can. J. For. Res.* 34(10):1985-1992 Available online at: <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-11244353298&partnerID=40&md5=d0463bf919be962a82299ecebfd1e338>.
- Watt, M. S., D. Whitehead, E. G. Mason, B. Richardson, et M. O. Kimberley. 2003a. The influence of weed competition for light and water on growth and dry matter partitioning of young *Pinus radiata*, at a dryland site. *For. Ecol. Manage.* 183(1-3):363-376.
- Watt, M. S., D. Whitehead, B. Richardson, E. G. Mason, et A. C. Leckie. 2003b. Modelling the influence of weed competition on the growth of young *Pinus radiata* at a dryland site. *For. Ecol. Manage.* 178(3):271-286.
- Weaver, S. E., et C. S. Tan. 1983. Critical Period of Weed Interference in Transplanted Tomatoes (*Lycopersicon esculentum*): Growth Analysis. *Weed Sci. Soc. Am.* 31(4):476-481 Available online at: [https://www.jstor.org/stable/4043595?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](https://www.jstor.org/stable/4043595?seq=1#page_scan_tab_contents); last consulté le janvier 31, 2017.
- Weiskittel, A. R., D. W. Hann, J. A. Kershaw, et J. K. Vanclay. 2011. *Forest Growth and Yield Modeling*. Wiley-Blackwell. 418 p.
- Wells, C. G., D. M. Crutchfield, et I. F. Trew. 1976. Five-Year Volume Increment From Nitrogen Fertilization in Thinned Plantations Pole-Size Loblolly Pine. *For. Sci.* 22(1):85-90.
- Werkman, B. R., et T. V. Callaghan. 2002. Responses of bracken and heather to increased temperature and nitrogen addition, alone and in competition. *Basic Appl. Ecol.* 3(3):267-276.
- Westerling, S. 1992. Forestry planning in Sweden: today and tomorrow. P. 4-14 in *In Integrated decision-making in planning and control of forest operations*, Whyte, A.G.D. (éd.). University of Canterbury, Christchurch, New Zealand.
- Westfall, J. a, H. E. Burkhart, et H. L. Allen. 2004. Modeling for Intensi Loblolly Pine Plantations in Southeastern U S . *For. Sci.* 50(6):823-835.
- Westoby, M., E. Jurado, et M. Leishman. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends Ecol. Evol.* 7(11):368-372.
- White, D. E., et M. Newton. 1989. Competitive interactions of whiteleaf manzanita, herbs, Douglas-fir, and ponderosa pine in southwest Oregon. *Can. J. For. Res.* 19(2):232-238 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x89-032>; last consulté le janvier 10, 2017.
- Whitehead, D., F. M. Kelliher, P. M. Lane, et D. S. Pollock. 1994. Seasonal Partitioning of Evaporation Between Trees and Understorey in a Widely Spaced *Pinus radiata* Stand. *J. Appl. Ecol.* 31(3):528-542.
- Whitehead, S. J., et J. Digby. 1997a. The morphology of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) in the North York Moors - a comparison of the mature stand and the interface with

- heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) 2. The rhizome. *Ann. Appl. Biol.* 131(131):117-131.
- Whitehead, S. J., et J. Digby. 1997b. The morphology of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) in the North York Moors - a comparison of the mature stand and the interface with heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) 2. The rhizome. *Ann. Appl. Biol.* 131:117-131.
- Whittingham, M. J., P. A. Stephens, R. B. Bradbury, et R. P. Freckleton. 2006. Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *J. Anim. Ecol.* 75(5):1182-1189.
- Williams, A. G., M. Kent, et J. L. Ternan. 1987. Quantity and Quality of Bracken Throughfall, Stemflow and Litterflow in a Dartmoor Catchment. *J. Appl. Ecol.* 24(1):217-229.
- Willoughby, I., P. Balandier, N. S. Bentsen, N. Mccarthy, et J. Claridge. 2010. *Forest vegetation management in Europe Current practices and future needs*. 161 p.
- Wilson, E. O., et R. H. Mac Arthur. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press (éd.).
- Winsa, H. 1995. Influence of rain shelter and site preparation on seedling emergence of *pinus sylvestris* L. after direct seedling. *Scand. J. For. Res.* 10(1-4):167-175.
- Wood, J. E., et F. W. Von Althen. 1993. Establishment of white spruce and black spruce in boreal Ontario: Effects of chemical site preparation and post-planting weed control. *For. Chron.* 69(5):554-560 Available online at: <http://pubs.cif-ific.org/doi/abs/10.5558/tfc69554-5>; last consulté le février 6, 2017.
- Woolley, B. L., T. E. Michaels, M. R. Hall, et C. J. Swanton. 1993. The critical period of weed control in white bean (*Phaseolus vulgaris*). *Weed Sci.* 41(2):180-184 Available online at: [https://www.jstor.org/stable/4045302?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](https://www.jstor.org/stable/4045302?seq=1#page_scan_tab_contents); last consulté le janvier 31, 2017.
- Woollons, R. C., P. Snowdon, et N. D. Mitchell. 1997. Augmenting empirical stand projection equations with edaphic and climatic variables. *For. Ecol. Manage.* 98(3):267-275.
- Wu, H., E. J. Rykiel, T. Hatton, et J. Walker. 1994. An integrated rate methodology (IRM) for multi-factor growth rate modelling. *Ecol. Modell.* 73(1-2):97-116.
- Xu, M., L. Jiang, S. Zhu, C. Zhou, M. Ye, K. Mao, L. Sun, et al. 2016. A computational framework for mapping the timing of vegetative phase change. *New Phytol.* 211(2):750-760.
- Yanai, R. D., W. S. Currie, et C. L. Goodale. 2003. Soil carbon dynamics after forest harvest: An ecosystem paradigm reconsidered. *Ecosystems.* 6(3):197-212 Available online at: <http://link.springer.com/10.1007/s10021-002-0206-5>; last consulté le février 1, 2017.
- Yang, K.-C. 1994. Impact of spacing on width and basal area of juvenile and mature wood in *Picea mariana* and *Picea glauca*. *Wood Fiber Sci.* 26(4):479-488.
- Youngblood, A., E. C. Cole, et M. Newton. 2011. Survival and growth response of white spruce stock types to site preparation in Alaska. *Can. J. For. Res.* 41(4):793-809 Available online at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x11-001>.
- Zackrisson, O., M.-C. Nilsson, I. Steijlen, et G. Hornberg. 1995. Regeneration Pulses and Climate-Vegetation Interactions in Nonpyrogenic Boreal Scots Pine Stands. *J. Ecol.* 83(3):469-483.
- Zaerr, J. B., et D. P. Lavender. 1976. *Size and survival of 2-0 Douglas-fir seedlings*. 6 p. Available online at: [https://ir.library.oregonstate.edu/concern/technical\\_reports/gf06g4127?locale=en](https://ir.library.oregonstate.edu/concern/technical_reports/gf06g4127?locale=en).
- Zang, C., H. Pretzsch, et A. Rothe. 2012. Size-dependent responses to summer drought in Scots pine, Norway spruce and common oak. *Trees - Struct. Funct.* 26(2):557-569.
- Zhang, L., K. Hickel, W. R. Dawes, F. H. S. Chiew, A. W. Western, et P. R. Briggs. 2004. A rational function approach for estimating mean annual evapotranspiration. *Water Resour. Res.* 40(2):1-14.
- Zhang, S. A., H. E. Burkhart, R. L. Amateis, et S. A. Zhang. 1996. Modeling individual tree growth for juvenile loblolly pine plantations. *For. Ecol. Manage.* 89(1-3):157-172.

- Zhao, D., M. Kane, et B. E. Borders. 2011. Growth responses to planting density and management intensity in loblolly pine plantations in the southeastern USA Lower Coastal Plain. *Ann. For. Sci.* 68(3):625-635.
- Zhao, W. 1999. Growth and yield modelling of *Pinus radiata* in Canterbury. University of Canterbury. 222 p. Available online at: <http://hdl.handle.net/10092/7148>.
- Zimdahl, R. L. 1988. The concept and application of the critical weed-free period. P. 145-155 in *Weed management in agroecosystems: ecological approaches*, Altieri, M.A., et M. Liebman (éd.). CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Zimmermann, N. E., N. G. Yoccoz, T. C. Edwards, E. S. Meier, W. Thuiller, A. Guisan, D. R. Schmatz, et P. B. Pearman. 2009. Climatic extremes improve predictions of spatial patterns of tree species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106(SUPPL. 2):19723-19728.
- Zon, R. 1917. Some Problems in Light as a Factor of Forest Growth. *J. For.* 15(2):225-232.
- Zutter, B. R., G. R. Glover, et D. H. Gjerstad. 1987. Vegetation response to intensity of herbaceous weed control in a newly planted loblolly pine plantation. *New For.* 1(4):257-271 Available online at: <http://link.springer.com/10.1007/BF00031737>; last consulté le janvier 16, 2017.
- Zutter, B. R., G. R. Glover, R. J. Mitchell, et D. H. Gjerstad. 1997. Response of loblolly pine and sweetgum to intra- and inter-specific competition and influence of soil organic matter. *Can. J. For. Res.* 27(12):2079-2087.
- Zutter, B. R., et J. H. Miller. 1998. Eleventh-year response of loblolly pine and competing vegetation to woody and herbaceous plant control on a Georgia flatwoods site. *South. J. Appl. For.* 22(2):88-95.

**Title :** Modeling interspecific competition and silvicultural practices on seedling growth.

**Abstract :** Interspecific competition can be a major constraint on the establishment, growth and survival of seedlings during planting operations. The effects of this competition can spill over into the entire rotation, and reduce the productivity of the plot. In order to limit the competition, the forest / timber industry has developed a wide range of site preparation methods with the aim of maximizing the growth of young trees. **The objectives of this work are to assess the impacts of different planting site preparation treatments on the growth of young seedlings and to study and quantify the effects of competing vegetation on water and light resources.**

**In the first part**, we created a database on the juvenile growth of plantations for several species cultivated in France, in particular oak, poplar, spruce, Scots pine, lario pine and Douglas-fir. This database included 23 different sites and a wide range of planting site preparation treatments: mechanical, fertilizers, herbicides, hybrids and controls. Nonlinear mixed models were developed to model the growth in height and diameter of seedlings, for a period ranging from 4 to 20 years after planting. In general, the treatments greatly improved the seedlings' growth. Fertilization has a contrasting effect depending on the species. The herbicide and mechanical treatments were quite similar and showed high performance. The combination of herbicide or mechanical treatment with fertilizers or amendments led to the best performance for all species.

**In a second part**, we set up an experiment aimed at identifying the effects of competition in water and the effects of competition in light between Scots pine plants (*Pinus sylvestris*) and vegetation competing with eagle fern (*Pteridium aquilinum*) over two consecutive years. We have developed hybrid models of the pine growth potential / reducer type integrating competition for resources. Our results show that competition with eagle fern can result in a reduction of up to 46% in the total amount of soil water and 54% in the amount of total light at the end of the growing season. This sharp drop in available resources leads to a loss of growth of Scots pine seedlings of up to 78% of the volume. In addition, we were able to model the relationships between the resource levels at the end of the growing season and the level of competition of linear type for light and quadratic for water.

To conclude, pre-planting site preparation treatments seem essential on plots where competing vegetation is a major obstacle to the establishment, survival and seedlings' growth.

**Keywords :** Growth; Juvenile phase; Modelization ; Site preparation; Resources; Competition.

**Titre :** Modélisation des effets de la compétition interspécifique et des pratiques sylvicoles sur la croissance de jeunes plants forestiers.

**Résumé :** La compétition interspécifique peut constituer un frein important pour l'établissement, la croissance et la survie des semis lors des opérations de plantations. Les effets de cette compétition peuvent se répercuter sur l'ensemble de la rotation, et réduire la productivité de la parcelle. Afin de limiter cette compétition, la filière forêt/bois a développé un large éventail de méthodes de préparation de site dans le but de maximiser la croissance des jeunes arbres. **Les objectifs de ce travail sont d'évaluer les impacts des différents traitements de préparation du site de plantation sur la croissance des jeunes semis et étudier et quantifier les effets de la végétation compétitrice sur les ressources eau et lumière.**

**Dans une première partie,** nous avons constitué une base de données sur la croissance juvénile de plantations pour plusieurs essences cultivées en France notamment le chêne, le peuplier, l'épicéa, le pin sylvestre, le pin laricio et le douglas a été constituée. Cette base comprenait 23 sites différents et un large éventail de traitements de préparation du site de plantation : mécaniques, fertilisations, herbicides, hybrides et témoins. Des modèles mixtes non linéaires ont été élaborés pour modéliser la croissance en hauteur et en diamètre des semis, pendant une période allant de 4 à 20 ans après la plantation. De manière générale, les traitements ont largement amélioré la croissance des semis. La fertilisation a un effet contrasté selon les espèces. Les traitements herbicides et mécaniques étaient assez similaires et ont montré des performances élevées. La combinaison d'un traitement herbicide ou mécanique avec des fertilisants ou des amendements a conduit aux meilleures performances pour toutes les espèces.

**Dans une seconde partie,** nous avons mis en place une expérimentation visant à identifier les effets de la compétition en eau et les effets de la compétition en lumière entre des plants de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et une végétation compétitrice de fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) sur deux années consécutives. Nous avons élaboré des modèles hybrides de type potentiel/réducteur de croissance du pin intégrant la compétition pour les ressources. Nos résultats montrent que la compétition par la fougère aigle peut se traduire en fin de saison de végétation par une diminution allant jusqu'à 46% de la quantité d'eau totale du sol et 54% de la quantité de lumière totale. Cette forte baisse des ressources disponibles entraîne une perte de croissance des semis de pins sylvestre pouvant aller jusqu'à 78% du volume. De plus, nous avons pu modéliser les relations entre les niveaux de ressources en fin de saison de végétation et le niveau de compétition de type linéaire pour la lumière et quadratique pour l'eau.

Pour conclure, les traitements de préparation du site avant plantation semblent indispensables sur les parcelles ou la végétation concurrente constitue un obstacle majeur à l'établissement, la survie et la croissance des semis.

**Mots clés :** Croissance ; Phase juvénile ; Modélisation ; Préparation de Site ; Ressources ; Compétition.