



**HAL**  
open science

# La végétation concurrente de la régénération forestière : évaluation des surfaces colonisées, modélisation de l'abondance et de l'impact sur la régénération ligneuse à l'échelle de la France

Noé Dumas

## ► To cite this version:

Noé Dumas. La végétation concurrente de la régénération forestière: évaluation des surfaces colonisées, modélisation de l'abondance et de l'impact sur la régénération ligneuse à l'échelle de la France. Sylviculture, foresterie. AgroParisTech, 2022. Français. NNT: 2022AGPT0015. tel-03957202

**HAL Id: tel-03957202**

**<https://pastel.hal.science/tel-03957202v1>**

Submitted on 26 Jan 2023

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

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

# THÈSE DE DOCTORAT

pour obtenir le grade de

**Docteur d'AgroParisTech**

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

École doctorale n° 607  
SCIENCE ET INGENIERIE DES RESSOURCES NATURELLES (SIReNa)

*par*

**Noé DUMAS**

## **La végétation concurrente de la régénération forestière : évaluation des surfaces colonisées, modélisation de l'abondance et de l'impact sur la régénération ligneuse à l'échelle de la France**

Directrice de thèse : Catherine COLLET  
Co-directeur de thèse : Jean-Luc DUPOUEY

**Thèse présentée et soutenue à Nancy, le 15/12/2022**

**Composition du jury :**

Emmanuel CORCKET, Professeur, Université Aix-Marseille	Président
Philippe BALANDIER, Directeur de recherche, INRAE	Rapporteur
Thomas CORDONNIER, Chargé de recherche-développement (HDR), ONF	Rapporteur & Examineur
Meriem FOURNIER, IGPEF, INRAE	Examinatrice
Catherine COLLET, Chargée de recherche (HDR), INRAE	Directrice de thèse
Claudine RICHTER, Ingénieure, ONF-RDI	Invitée
Miriam BUITRAGO, Ingénieure, ADEME	Invitée



**La végétation concurrente de la régénération forestière : évaluation des surfaces colonisées, modélisation de l'abondance et de l'impact sur la régénération ligneuse à l'échelle de la France**





---

---

# Remerciements

---

---

Il s'en passe des choses en 3 ans... Voici une synthèse à peu près exhaustive des personnes que j'ai eu la chance de côtoyer durant ces années de thèse, et un peu plus de 5 ans au total au centre INRAE de Champenoux au sein du Lerfob, puis de SILVA. La liste est longue, et j'espère ne pas oublier trop de monde...

**Tout d'abord, un grand merci aux collègues de bureau.** C'est grâce à vous en partie que je ne suis pas devenu fou et asocial après 3 ans de thèse passé derrière mon écran d'ordinateur.

Merci à Florian pour avoir ri à mes anecdotes de type « chat noir », les parties de tennis ensemble, les moments à papoter moteur éteint sur l'autoroute près de Lamarche.

À Maud, pour ta bonne humeur, ton rire discret, délicat, ton humour raffiné et subtil, et nos conversations toujours philosophiques.

À Viovio, pour les bons moments passés ensemble au bureau ou à jouer à Pandémie ou aux fléchettes. Merci aussi à toi de ne pas avoir laissé entrer chez moi la femme chelou qui voulait me piquer mon appart.

À Fanny, pour les bons moments passés ensemble au bureau ou le long de la Moselle.

À JB, qui cache bien son jeu mais connaît par cœur les paroles des playlists des années 2000.

À Lindsay, pour la course de déambulateurs qu'on pourra bientôt organiser, vu l'état de nos dos respectifs. Un souvenir ému pour le coup de bombe de peinture rose derrière mon oreille droite, heureusement qu'un piquet m'aura vengé le jour-même... Merci pour les coings, les savons, les pommades et les conseils d'une co-rhumatisante.

À Daniel, alias Maître Rittié, pour m'avoir refile le démon des échecs.

À Léon Wehrlen, pour ses connaissances encyclopédiques sur le terrain, et ses trucs et astuces pour apprendre à être redoutablement efficace.

À tous les techniciens que je n'ai pas pu accompagner sur le terrain, mais avec lesquels j'ai eu l'occasion de discuter au self ou au bureau : Antoine, Etienne, Arthur, Jules, Violette II.

À Alex, pour la découverte de la culture alsacienne, pour m'avoir appris à prononcer « feeendu d'chez feeendu » avec l'accent alsacien, pour les moments passés au bureau et en Alsace, pour la choucroute royale à chou-heim et les déplacements ensemble. Tu as le bonjour de ma vis d'étagère qui tient toujours le coup.

À Chloé, pour les rigolades entre voisins de bureau (surtout quand je ne sais pas faire correctement une accolade), pour toutes les fois où quelqu'un appelle « Oé » et qu'on ne sait jamais si c'est « Chloé » ou « Noé » qui doit répondre.

À Malau, pour tes doigts délicatement boudinés qui flottent, et pour m'avoir piqué le poste à la RDI de Compiègne. Ça sera de ta faute si je finis à la rue. Mais je ne t'en veux pas, hein, sans rancune...

À Kenza, pour le soulagement de ne pas avoir été le seul à avoir été sobre cette fameuse soirée de septembre 2020.

À Bruno pour ta bonne humeur, les bons conseils d'un ancien thésard et les « pastèques » au tennis.

À Mathieu, pour les parties endiablées de ping-pong sur la pause de midi, les imitations de la voix de Mr. B... et ta capacité à l'imiter en fonction du régime moteur de son tracteur. Merci aussi pour le partage de bons plans pour éventuellement rejoindre un jour l'« BIIP ».

À Paul, pour les concertos de cupules de glands, l'invention de la cupule à roulette, le lip roll (que je n'ai jamais réussi à faire malgré des heures passées à faire la grimace et des bruits idiots avec ma bouche).

À François, pour les blagues de haut niveau (Zbiteurman et compagnie) et le partage d'offres d'emploi vers la fin de ma thèse.

À JC, pour les discussions sur la chasse, la bonne bouffe et le Japon médiéval

À Soline et Anaïs, doctorantes en même temps que moi, et avec lesquelles j'ai pu partager les bons conseils sur comment gérer ADUM, les astuces pour les formations et autres subtilités des écoles doctorales.

**Un grand merci également à mes encadrants, aux personnes qui ont accepté de suivre mon travail ou de l'évaluer.**

À Jean-Luc, pour toutes les fois où tu m'as aidé à prendre du recul sur mon sujet de thèse, ou mes problèmes (souvent de modélisation) en général. Merci pour le temps que tu m'as accordé et pour ton aide sur quelques analyses sur lesquelles je butais.

À Jean-Claude, pour ton esprit de synthèse et tes idées toujours super pertinentes. Merci pour le temps que tu as accepté d'investir dans cette thèse en temps qu'encadrant !

Une mention toute particulière pour Catherine, mon mentor depuis plus de 5 ans (déjà !!), tu m'as initié au petit monde de la recherche. Chronologiquement, tu m'as appris à suivre des projets (IPLor fin 2017), la gestion de réseaux de partenaires, la mise en place d'expérimentations (Toul et Hémilly en 2017-2018), le montage d'un projet financé via le projet de thèse (en 2019). La thèse a pour la première fois été évoquée un après-midi à la fin de l'année 2018, je n'avais initialement pas du tout envisagé cette poursuite de carrière. Malgré des débuts un peu difficiles (merci le covid), et grâce à un sujet aux petits oignons (malgré des modèles capricieux), un encadrement au top et une ambiance de travail à la fois studieuse et amicale, tout est bien qui finit bien. Je te remercie pour les centaines d'heures que tu as dû passer à me relire, tes retours ont toujours été très bienveillants. Chapeau à toi et merci pour ta confiance ! Mon objectif, quand je serai grand, serait de devenir un chercheur/ingénieur aussi pertinent et balaise que toi !

À Hervé Jactel et Patrick Vallet, membres de mon comité de suivi. Vous avez transformé l'exercice un peu angoissant du comité de suivi en discussions passionnantes, et surtout très bienveillantes. Merci à vous de m'avoir aidé à gagner du recul par rapport à mon sujet.

Au groupe de travail autour de ma thèse constitué de Vincent Boulanger (ONF), François Morneau, Jean-Daniel Bontemps, Marine Dalmasso (IGN), pour vos regards critiques sur mon travail, votre disponibilité pour répondre à mes questions (Marine, ça veut dire quoi cette donnée ? François, tu peux me faire une extraction d'abondnr ? Etc.).

Un grand merci à Philippe Balandier et Thomas Cordonnier, pour avoir accepté de relire et d'évaluer cette thèse. Je vous confie l'œuvre de 3 années de ma vie, en espérant que le résultat sera à la hauteur !

### **Merci également aux aides providentielles qui sont arrivées durant la thèse :**

À Benoit Marçais, pour m'avoir aidé à y voir plus clair entre les modèles binomiaux, quasibinomiaux et béta. Quelques heures de conversation avec toi m'ont permis de gagner plusieurs semaines de recherche bibliographique, et beaucoup de tests infructueux d'analyses.

À Pierre Montpied, pour m'avoir aidé à plusieurs reprises à m'y retrouver dans les bases de données de Taxref et BaseFlor, pour m'avoir initié aux « joies » de la taxonomie et des mises à jour annuelles de TaxRef (exemple typique : « ô surprise, j'ai 150 noms d'espèce qui ont changé en 2019 et à vérifier un par un »)

### **3 ans de thèse, c'est aussi possible grâce à la famille et aux amis.**

Tout d'abord, un grand merci à mes deux frangins de cœur, Fabien et François pour leur soutien de tous les instants et les bons moments passés ensemble.

Fabou, merci pour ces 15 ans (!!) d'amitié fusionnelle et inconditionnelle. Malgré plusieurs années passées loin des yeux, tu n'as jamais été loin de mon cœur. Un gros cœur cœur à toi.

François, si l'espérance de vie augmente quand on rit, je crois que les quelques années passées ensemble nous rendront centenaires. Je peux difficilement penser à toi sans sourire (souvenirs du projet Excel, celui d'économie, la bouffe, l'eau pétillante, Baku, le badminton, les innombrables appels téléphoniques, les conversations profondes et philosophiques). Tu me manques énormément !

Une mention aux amis que je n'ai pas la chance de voir souvent, Simon pour les week-ends passés à distance ensemble, Ze groupe de rando, et un grand merci à Diana également pour les moments partagés à papoter, à lire des contes et à philosopher pendant les confinements.

À ma sœur Nif...euh Nina, pour les après-midis à regarder Narnia. Et Harry Potter. Et de nouveau Narnia, sur le canapé ou cachés au fond d'un lit douillet, si possible en compagnie d'un (gros) chat blanc.

À ma môman Véronique qui m'a encouragé toutes ces années dans mes études et mon parcours professionnel, mais sans jamais me pousser, ni me forcer. Tel que je la connais, elle doit pleurer comme une madeleine en lisant ces lignes.



À mon papa Jean-Luc, pour m'avoir transmis l'humour douteux des Dumas, l'amour des contrepèteries, des San Antoniaiseries, pour la culture des Macarel et autres Mila Dius.

Enfin, à Alexie, la « Ze Nana », avec qui j'ai tout partagé pendant 2 ans : les joies souvent et les moments moins rigolos parfois (comme les câlins aux voitures blanches ou les après-midis post-opératoires). Tu acceptes sans rechigner mon humour, mon bordélisme moyennement organisé au quotidien, chapeau bas ! Une mention de dernière minute pour tes dons de mise en page, sans toi, ce manuscrit serait beaucoup plus moche ! La thèse terminée, j'espère que l'on aura encore plus d'opportunités pour passer de beaux moments ensemble.

---

---

# Liste des publications et contributions associées à la thèse

---

---

## Articles dans des revues internationales à comité de relecture

**Dumas, N.**, Dupouey, J.-L., Gégout, J.-C., Boulanger, V., Bontemps, J.-D., Morneau, F., Dalmaso, M., Collet, C., 2022. Identification and spatial extent of understory plant species requiring vegetation control to ensure tree regeneration in French forests. *Annals of Forest Science* 79, 41. <https://doi.org/10.1186/s13595-022-01160-w>

**Dumas, N.**, Dupouey, J.-L., Gégout, J.-C., Boulanger, V., Bontemps, J.-D., Morneau, F., Dalmaso, M., Collet, C., in prep. Forest canopy cover controls abundance but not presence of social understory plant species.

## Article dans une revue française à comité de relecture

Petitjean, C., Bastianelli, M., Levillain, J., Nathalie, B., Durand, P., **Dumas, N.**, Lebourgeois, F., Collet, C., 2022. Sols forestiers à engorgement temporaire, in: *Rendez-Vous Techniques : Dossier Sols Forestiers à Engorgement Temporaire*. pp. 8–15.

## Communications orales

**En raison de la pandémie de Covid 19 survenue au début de ma thèse, je n'ai pas eu l'occasion d'effectuer de présentation dans des colloques d'envergure nationale ou internationale. Les communications orales listées ci-dessous correspondent à des séminaires de l'UMR SILVA, de l'école doctorale, ou de sollicitations extérieures dans un cadre de vulgarisation.**

**Dumas, N.**, Dupouey, J.-L., Gégout, J.-C., Boulanger, V., Bontemps, J.-D., Morneau, F., Dalmaso, M., Collet, C., 2020. Vers une évaluation chiffrée du risque de blocage par la végétation concurrente de la régénération naturelle des forêts. Poster. Séminaire de l'École Doctorale SIRENa « Science et ingénierie des ressources naturelles, Université de Lorraine, Nancy.

**Dumas, N.**, 2020. Blocages du renouvellement forestier liés à la végétation concurrente : identification des principales espèces bloquantes par analyse des données de l'inventaire forestier national. Présentation orale. Séminaire annuel de l'UMR SILVA

**Dumas, N.**, 2021. Couvert de la canopée : quel impact sur la présence et l'abondance des espèces du sous-bois ? Présentation orale. Séminaire annuel de l'UMR SILVA

**Dumas, N.**, 2022. Forêts de demain : renouveler sans se planter. Présentation orale.  
Restitution de l'association Forêt Sphère sur le renouvellement forestier.

---

---

# Table des matières

---

---

Introduction générale .....	1
Les principaux facteurs de risque sur le renouvellement des forêts.....	2
Blocages par la végétation concurrente : un peu de terminologie .....	3
Facteurs favorisant l'installation des espèces concurrentes, et liste des principales espèces concernées.....	4
La végétation concurrente, un sujet au croisement de diverses problématiques.....	5
Faut continuer à investir dans le contrôle de la végétation pour assurer le renouvellement des forêts ? .....	7
Chapitre 1 : État de l'art.....	9
1.1. Comprendre la répartition des espèces : concepts de niches et d'aire de distribution	9
1.2. Succession végétale : dynamique des communautés.....	10
1.3. Conduite du renouvellement forestier en France et dans les forêts tempérées ...	18
1.4. Définition des objectifs de la thèse .....	21
Chapitre 2 : Méthodologie générale.....	23
2.1. Démarches employées pour analyser les interactions entre végétation concurrente et régénération ligneuse .....	23
2.2. Démarche de la thèse .....	27
2.3. Principales sources de données utilisées.....	29
2.4. Analyses mises en œuvre dans la thèse .....	32
Chapitre 3 : Étude des principales espèces nécessitant un contrôle pour permettre le bon déroulé du renouvellement forestier .....	35
Key message .....	35
Abstract .....	35
Keywords .....	36
3.1. Introduction .....	36
3.2. Methods .....	38
3.3. Results .....	46
3.4. Discussion .....	54
3.5. Conclusions .....	58
Appendix.....	58
References .....	61
Supplementary Material.....	66

Chapitre 4 : Facteurs de présence et d'abondance des espèces sociales : le rôle particulier du couvert de la canopée .....	77
4.1. Introduction : .....	77
4.2. Material and methods.....	79
4.3. Results .....	85
4.4. Discussion .....	87
Appendix.....	90
Bibliography.....	93
Supplementary materials .....	99
Chapitre 5 : Évaluation à grande échelle de l'impact de 3 espèces concurrentes, <i>Rubus fruticosus</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> et <i>Molinia caerulea</i> , sur la régénération ligneuse.....	103
5.1. Introduction .....	103
5.2. Material and methods.....	104
5.3. Results .....	111
5.4. Discussion .....	113
5.5. Conclusion and perspectives.....	117
Bibliography.....	118
Chapitre 6 : Probabilité de présence et d'abondance de 3 espèces concurrentes vis-à-vis de la régénération naturelle : <i>Rubus fruticosus</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> et <i>Molinia caerulea</i> , dans les parcelles en régénération.....	123
Avant-propos du chapitre 6 :.....	123
6.1. Introduction .....	124
6.2. Matériel et méthodes .....	127
6.3. Résultats.....	136
6.4. Discussion .....	152
Annexes .....	157
Bibliographie.....	158
Chapitre 7 : Discussion générale.....	165
7.1. Synthèse des résultats obtenus.....	165
7.2. Apports méthodologiques et limites rencontrées.....	170
7.3. Apports de la thèse pour la gestion forestière et les politiques publiques .....	175
7.4. Perspectives .....	177
Conclusion générale.....	181
Bibliographie générale .....	183
Annexes.....	211

---

---

# Liste des tableaux

---

---

## Chapitre 3 :

Tableau 3.1 : Area estimates used to calculate the various NFI indicators;  $PC_i$  indicate the plant cover (plant species or group  $i$ ),  $CC$  the canopy cover and  $A$  the forest area (ha), in region  $j$ . ..... 44

Tableau 3.2 : Four indicators of the frequency of the vegetation control operations required for understory species, based on the forest area estimates defined in Table 1. In the following formulas,  $i$  corresponds to the plant species or group and  $j$  to the region. .... 45

Tableau 3.3 : Main species requiring vegetation control during the tree regeneration stage according to the indicator  $\%APC > 50$ ,  $CC < 50$ , and area with species cover  $> 50\%$  in open-canopy forests expressed in relative ( $\%APC > 50$ ,  $CC < 50$ , %) and absolute (area:  $10^3$  ha) values, estimated at the national scale (excluding the Mediterranean region) between 2006 and 2018. Species are ranked by decreasing  $\%APC > 50$ ,  $CC < 50$  values. For each species, the species group to which it belongs is indicated. Species in bold or plain type correspond to the species requiring frequent or intermediate vegetation control, respectively. .... 54

## Chapitre 5 :

Tableau 5.1 : Explanatory variables used to model tree regeneration ..... 110

Tableau 5.2 : Coefficients and p-values for the parameters of the three regeneration models. Numbers in bold correspond to parameters significant with a 5% type-1 error. n.s. : parameter not added into the model. .... 112

## Chapitre 6 :

Tableau 6.1 : Qualité des modèles de présence et d'abondance en fonction de leur AUC. .... 134

Tableau 6.2 : Qualité des modèles de présence et d'abondance en fonction de leur TSS 134

Tableau 6.3 : Modèle de tableau de contingence. a correspond aux vrais positifs (présences correctement identifiées par le modèle), b aux faux positifs (prédiction erronée d'une présence par le modèle), c aux faux négatifs (prédiction erronée d'une absence par le modèle) et d aux vrais négatifs (absences correctement identifiées par le modèle). .... 135

Tableau 6.4 : Indicateurs de performance des modèles forêt aléatoire moyens pour <i>R. fruticosus</i> , <i>P. aquilinum</i> et <i>M. caerulea</i> , sur l'ensemble du jeu de données. ....	141
Tableau 6.5 : Coefficients et écarts-types des paramètres du modèle d'abondance moyen de <i>R. fruticosus</i> . Les variables sont présentées par ordre d'importance décroissant en termes d'amélioration du BIC. ....	143
Tableau 6.6 : Indicateurs de performance du modèle d'abondance de <i>R. fruticosus</i> .....	144
Tableau 6.7 : Coefficients et écarts-types des paramètres du modèle d'abondance moyen de <i>P. aquilinum</i> . Les variables sont renseignées par ordre d'importance décroissant en termes d'amélioration du BIC. ....	146
Tableau 6.8 : Indicateurs de performance du modèle d'abondance de <i>P. aquilinum</i> .....	147
Tableau 6.9 : Coefficients et écarts-types des paramètres du modèle d'abondance moyen de <i>M. caerulea</i> . Les variables sont renseignées par ordre d'importance décroissant en termes d'amélioration du BIC. ....	149
Tableau 6.10 : Indicateurs de performance du modèle d'abondance de <i>M. caerulea</i> .....	150

---

---

# Liste des figures

---

---

## Introduction

Figure 1 : Quelques espèces concurrentes fréquentes en France. En haut à gauche : *Pteridium aquilinum* (Sainte-Ménéhould, 51). En haut à droite : *Rubus fruticosus* aggr. (Alençon, 61). En bas à gauche : *Vaccinium myrtillus* (La Petite Pierre, 67). En bas à droite : *Molinia caerulea* (Lamarche, 88)..... 5

## Chapitre 1 :

Figure 1.1 : Différents états stables selon la fréquence d'incendies et la pression d'herbivorie. Adapté de Pausas et al. (2020). \*réversibilité de cet état stable incertaine, voir Côté et al. (2004)..... 15

## Chapitre 2 :

Figure 2.1 : Schéma des différentes données mesurées sur le terrain dans les données IFN ..... 30

## Chapitre 3 :

Figure 3.1 : Workflow of the study. The three steps correspond to the steps described in the Methods section. .... 40

Figure 3.2 : Overall frequency of vegetation control according to the survey of forest managers performed in six regions in France. For each region, the average frequency of intervention for vegetation control (0: rarely or never; 0.5: sometimes; 1: frequently or very frequently), and the number of respondents (in brackets) are indicated. The shades of gray indicate the average frequency of vegetation control in each study region. .... 47

Figure 3.3 : Intervention scores for (a) the nine plant groups, and (b) the 29 plant species across the five study regions (mean, standard error, maximum and minimum value) computed from the forest manager survey. The point type used for the minimum and the maximum values for each group or species indicates the region where the value is observed. Groups and species were ranked by decreasing average frequency of intervention. In (b), dashed horizontal lines correspond to the thresholds,  $y=0.25$  and  $y=0.5$ , used in the three sets of conditions that define species requiring frequent, intermediate and occasional vegetation control according to forest managers. "Groups" corresponds to the plant group to which each species belongs, and "species numbers" to the number assigned to each species and given in Table A.1. .... 49



Figure 3.4 : NFI indicators (mean  $\pm$  standard error) across the five regions: Indicator of plant presence and of plant high cover in all forests,  $\%APC > 0, CC \leq 100$  and  $\%APC > 50, CC \leq 100$  (a and c); and Indicator of plant presence and of plant high cover in open-canopy forests,  $\%APC > 0, CC < 50$  and  $\%APC > 50, CC < 50$  (b and d), for (a and b) plant groups and (c and d) plant species, respectively. In each graph, species and groups are ranked by decreasing order of (a and c)  $\%APC > 0, CC \leq 100$  values, or (b and d)  $\%APC > 0, CC < 50$  values. Please note that the scale of the y-axis changes between the plots. .... 51

Figure 3.5 : Forest manager survey score as a function of  $\%APC > 50, CC < 50$  (percentage of the forest area in open-canopy conditions where (a) the plant group or (b) the plant species shows high cover, as defined in Table 2) in each of the five regions. Black curves correspond to the prediction of the asymptotic model according to Equation 1. In each plot, each group or each species has five repetitions (one per region). (a) Names correspond to plant group names, and (b) numbers correspond to species number, as defined in Table A.1. Please note that the y-axis scale changes between the two plots..... 52

**Chapitre 4 :**

Figure 4.1 : Gain in TSS when adding canopy cover (TCC total canopy cover) into presence (left) and abundance (right) models. Each point represents a species (N= 64 species). Arrows in red correspond to the confidence interval calculated with Wilcoxon signed-ranked test. The  $y=x$  line corresponds to an equal value of TSS between models with or without canopy cover. Points above the  $y=x$  line correspond to species for which adding canopy cover improved the model. .... 85

Figure 4.2 : Relationship between Julve indicator value for light and the difference in the probabilities of presence ( $\Delta_{pres}$ , left) or high abundance ( $\Delta_{abund}$ , right) between high and low canopy cover. Each point corresponds to the mean  $\Delta_{pres}$  and  $\Delta_{abund}$  values for each light level. Error bars represented the first and third quartile of the distribution, and n the sample size for each light level. .... 86

**Chapitre 5 :**

Figure 5.1 : Description of the NFI data for competitive vegetation, tree regeneration and canopy cover..... 108

Figure 5.2: Partial responses of tree regeneration cover in response to competitive vegetation cover. In these plots, all parameters except for the competitive vegetation cover are fixed to their means. error bars correspond to the standard error of the prediction. 112

## Chapitre 6 :

Figure 6.1 : AUC et TSS obtenues avec les échantillons de validation des modèles de présence pour *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* et *Molinia caerulea*. Les 6 points présents correspondent aux moyennes des AUC et TSS des 6 modèles utilisés, les barres horizontales les écarts types de l'estimation de l'AUC et les barres verticales les écarts-types de l'estimation de la TSS ..... 137

Figure 6.2 : Courbes de réponses partielles de la présence de *R. fruticosus* aux principales variables environnementales. Les traits verticaux en bas des graphiques correspondent aux déciles de la variable en abscisse. .... 138

Figure 6.3 : Courbes de réponse partielle de la présence de *P. aquilinum* aux 4 principales variables pour le modèle. Les traits verticaux en bas des graphiques correspondent aux déciles de la variable en abscisse. .... 139

Figure 6.4 : Courbes de réponse partielle de la présence de *M. caerulea* aux 2 principales variables environnementales. Les traits verticaux en bas des graphiques correspondent aux déciles de la variable en abscisse. .... 140

Figure 6.5 : Cartes des présences observées (à gauche) et prédites par les modèles forêt aléatoire (à droite) pour *R. fruticosus* (en haut), *P. aquilinum* (au milieu) et *M. caerulea* (en bas) ..... 142

Figure 6.6 : Niveaux d'abondance observés (à gauche) et prédits (à droite) pour *R. fruticosus*. La probabilité d'abondance à chaque niveau est calculée à partir du modèle ordinal et de l'équation 2..... 145

Figure 6.7 : Niveaux d'abondance observés (à gauche) et prédits (à droite) pour *P. aquilinum*. La probabilité d'abondance à chaque niveau est calculée à partir du modèle ordinal et de l'équation 2..... 148

Figure 6.8 : Niveaux d'abondance observés (à gauche) et prédits (à droite) pour *M. caerulea*. La probabilité d'abondance à chaque niveau est calculée à partir du modèle ordinal et de l'équation 2..... 151



« Nous voici maintenant à la croisée des chemins. Deux routes s'offrent à nous [...]. Celle qui prolonge la voie que nous avons déjà trop longtemps suivie est facile, trompeusement aisée ; c'est une autoroute, où toutes les vitesses sont permises, mais qui mène droit au désastre. L'autre, "le chemin moins battu", nous offre notre dernière, notre unique chance d'atteindre une destination qui garantit la préservation de notre terre ». Rachel Carson, *Printemps silencieux*, 1962



---

---

# Introduction générale

---

---

Parmi les nombreux écosystèmes qu’abrite notre planète, les forêts représentent 31% des terres émergées (FAO, 2021). Ces forêts fournissent, de même que l’ensemble des écosystèmes, des bénéfices variés aux populations, appelés services écosystémiques (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

La filière forêt-bois représente une part importante de l’économie mondiale. À l’échelle mondiale (analyse sur 185 pays), 33,3 millions d’emplois sont liés à la filière forêt-bois, et la filière représentait une contribution directe au PIB d’environ 661 milliards de dollars en 2015, soit un peu moins de 1 % du PIB mondial (FAO, 2022). Mais la contribution des forêts à l’économie mondiale ne se cantonne pas à la production de bois, puisque l’ensemble des services écosystémiques hors production de bois et stockage de carbone s’élevait à 7500 milliards de dollars en 2018, soit environ 9% du PIB mondial. Parmi les services écosystémiques hors production de bois et stockage de carbone, les forêts abritent également une grande proportion de la biodiversité mondiale, puisqu’environ 80 % des espèces d’amphibiens, 75 % des espèces d’oiseaux et 68 % des espèces de mammifères vivent en partie dans des milieux forestiers (FAO, 2022). Les forêts participent également à la réduction de certains risques, tel que le risque de désertification, de dégradation des sols, et la préservation des ressources en eau (FAO, 2022; Jenkins and Schaap, 2018). Enfin, elles assurent également des services de récréation, esthétiques et spirituels, qui renforcent l’importance de ces écosystèmes pour les sociétés humaines (FAO, 2022; Jenkins and Schaap, 2018). Au niveau mondial, les 4,06 milliards d’hectares couverts par les forêts sont cependant en diminution, avec 420 millions d’hectares perdus entre 1990 et 2020. Cette forte diminution vient remettre en cause la fourniture de ces services écosystémiques.

À l’échelle de la France, la surface forestière est d’environ 17 millions d’hectares, soit 31 % du territoire national. La déforestation, à l’œuvre principalement dans les régions équatoriales, n’a pas lieu en France puisque les surfaces forestières sont en augmentation continue depuis le milieu du XIXe siècle, au point d’avoir quasiment doublé depuis cette période (IGN, 2021a). Malgré l’apparente bonne nouvelle de l’augmentation des surfaces forestières en France, la pérennité des services écosystémiques associés aux forêts ne dépend pas seulement de l’évolution des surfaces boisées mais également d’autres facteurs, tels que le maintien d’une forêt en bonne santé dans un contexte de changement climatique, ou le maintien d’une diversité floristique suffisante par exemple (Isbell et al., 2011; Paoletti et al., 2010).

La capacité des forêts à se renouveler constitue l’un de ces facteurs, et la réussite du renouvellement des peuplements forestiers est d’importance cruciale pour assurer la pérennité de la provision des divers services écosystémiques évoqués précédemment. Ce renouvellement peut s’effectuer de diverses façons (régénération naturelle, plantation, semis direct, ...). **Nous utilisons dans le reste de la thèse le terme de régénération ligneuse pour englober la diversité de ces situations.** En France et dans le monde, le renouvellement des forêts est confronté à plusieurs facteurs de risques importants, qui sont souvent interdépendants.

# Les principaux facteurs de risque sur le renouvellement des forêts

Le changement climatique, dont les effets sont déjà visibles depuis plusieurs années, va s'intensifier au cours des décennies à venir et va se traduire par des événements extrêmes plus fréquents, une augmentation des températures moyennes annuelles et des modifications dans les régimes de précipitations incluant à la fois des baisses régionales tout comme des phénomènes accrus de fortes pluies (Pörtner et al., 2022). Ces modifications du climat vont impacter les écosystèmes forestiers (Pörtner et al., 2022), et en particulier leur capacité à se régénérer (Boucher et al., 2020; Davis et al., 2019; Erickson et al., 2015; Petrie et al., 2017; Stevens-Rumann et al., 2018). Les difficultés de régénération sont principalement causées par des sécheresses printanières et estivales plus prononcées que par le passé, qui risquent de mettre les semis d'espèces ligneuses à rude épreuve.

Un second facteur de blocage potentiel du renouvellement des peuplements forestiers est l'impact des grands ongulés sauvages, en France et en Europe. En France, entre 1975 et 2020, le nombre de chevreuils abattus dans le cadre des plans de chasse a été multiplié par 9, le nombre de cerfs par 10 et le nombre de sangliers par 17 (source : Office Français de la Biodiversité. <https://www.ofb.gouv.fr/les-especes-chassables>, consulté le 04/10/2022). Malgré cela, les populations restent à des niveaux très élevés et posent problème pour le renouvellement des peuplements forestiers, principalement par abrutissement des jeunes arbres (Barrere, 2021; Bergquist et al., 2009; Kullberg and Bergström, 2001). Les méthodes pour s'affranchir de la pression des ongulés passent par la réduction des populations d'ongulés et la protection des parcelles ou des arbres, qui ajoutent un coût très important sur le renouvellement des peuplements (Löf et al., 2021).

L'impact de certains ravageurs vient également mettre en péril la possibilité de renouveler les peuplements forestiers dans certains massifs. La pullulation de hanneton forestier dans les massifs sableux de Fontainebleau, Haguenau ou Compiègne (Gaudry et al., 2017), ou la problématique de l'hylobe sur les jeunes peuplements résineux en sont des exemples parlants. L'hylobe est l'un des principaux ravageurs des plantations résineuses, en France et en Europe (Département de la Santé des forêts, 2018), et est d'autant plus préoccupante que les insecticides utilisés depuis de nombreuses années ont été interdits depuis le 1er septembre 2018.

La dernière grande menace pesant sur le renouvellement des forêts est la colonisation du sous-bois par des espèces de végétation particulièrement compétitrices et capables de ralentir voire de stopper la régénération ligneuse pendant plusieurs décennies, voire plus d'un siècle dans des cas extrêmes (Mallik, 2003; Royo and Carson, 2006). **La thématique du blocage du renouvellement forestier par ces espèces est celle étudiée dans cette thèse.**

## Blocages par la végétation concurrente : un peu de terminologie

Le développement de ces espèces concurrentes n'est pas sans faire penser aux invasions par des espèces exotiques envahissantes, souvent qualifiées d'« espèces invasives », très documentées dans la littérature pour leur impact très négatif sur la biodiversité et l'économie (Haysom and Murphy, 2003; Holmes et al., 2009). La proximité entre les espèces invasives et les espèces que nous qualifions de concurrentes dans cette thèse provient de la capacité de ces espèces à se développer rapidement et à remplacer les autres espèces présentes localement. Cependant, les espèces documentées comme posant problème pour le renouvellement des forêts étant le plus souvent des espèces indigènes, l'appellation d'espèces invasives ne leur convient pas. De plus, la compétition par des espèces indigènes est beaucoup moins problématique car le plus souvent réversible naturellement au cours du temps (Royo and Carson, 2006).

Il n'existe pas de terme consensuel pour qualifier dans la littérature ces espèces indigènes compétitrices. Parmi les différents termes rencontrés en français, les plus fréquents sont « végétation concurrente », « espèces concurrentielles », « végétation compétitrice », « espèces envahissantes » (Gourié, 2004) ou encore « espèces indigènes compétitrices » (Jacquemart et al., 2009).

La littérature anglophone diverge également quant aux termes à employer pour qualifier ces espèces. La similarité de comportement entre ces espèces et les espèces invasives a donné lieu à la qualification de ces espèces en « invasive native species », défini comme « A species within its natural range in the area specified and which is densely regenerating or is invading plant communities in which the species does not generally occur, which is causing decline in the structure or composition of the vegetation community » (Gouvernement de Nouvelle-Galle du Sud), « native invasive » (de la Cretaz and Keltly, 1999) ou « opportunistic native plant », défini comme « A native plant that is able to take advantage of disturbance to the soil or existing vegetation to spread quickly and out-compete the other plants on the disturbed site » (Département de l'agriculture des États-Unis). L'aspect fortement compétiteur de ces espèces, et leur capacité à former des couvert végétaux impénétrables par la lumière et les jeunes ligneux a également donné lieu aux qualifications de « recalcitrant understory layer » (Royo and Carson, 2006), « low canopies » (Schnitzer et al., 2000), « thugs » (Marrs et al., 2010) ou encore « weed » (Taylor, 1985). **Par la suite dans le travail de thèse, nous privilégierons les appellations d'« espèces » ou « végétation concurrente » en français, et « competitive species » dans les chapitres en anglais.**



## **Facteurs favorisant l'installation des espèces concurrentes, et liste des principales espèces concernées**

Généralement, le développement d'une végétation concurrente survient à l'issue d'une ouverture de la canopée, que cette ouverture soit volontaire ou non (Royo and Carson, 2006). Les ouvertures volontaires sont le plus souvent liées à des opérations de gestion sylvicole telles que la réalisation d'une éclaircie ou d'une coupe de régénération. Les ouvertures involontaires incluent entre autres les tempêtes, l'attaque de ravageurs tels que le scolyte ou encore des dépérissements liés au changement climatique (Dietz, 2020; GIEC, 2014). Ces ouvertures ont pour conséquence d'améliorer l'accès à la lumière, mais aussi à l'eau et aux nutriments pour des tiges d'avenir, lors d'une éclaircie, ou des jeunes semis en cours de germination ou d'installation lors d'une coupe de régénération (Barbier et al., 2008; Gaudio et al., 2011a; Wagner et al., 2011). L'augmentation des ressources profite également à la végétation accompagnatrice du sous-bois, incluant parfois des espèces de végétation concurrente et pouvant mener à des situations de ralentissement ou de blocage de la régénération ligneuse (Royo and Carson, 2006).

Un certain nombre d'espèces sont fréquemment citées comme étant problématiques pour le renouvellement forestier, à cause de leur caractère inhibiteur vis-à-vis de la croissance des jeunes ligneux. Parmi les espèces les plus citées dans la littérature internationale figurent la fougère aigle (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) et plus anecdotiquement les trois autres espèces du genre *Pteridium*, *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon, *Pteridium caudatum* (L.) Maxon et *Pteridium esculentum* (G.Forst.) Cockayne, présentes sur les cinq continents et partout documentées comme ralentissant la croissance et la survie des jeunes ligneux (Dolling, 1996; Douterlungne et al., 2010; Frochot et al., 2002; Ssali et al., 2019, 2018). Les autres espèces les plus fréquemment citées dans la littérature internationale sont les différentes espèces du genre *Rubus* et en particulier *Rubus fruticosus* aggr. et *Rubus idaeus* L. (Balandier et al., 2013; Fotelli et al., 2001; Jensen et al., 2012b; Widen et al., 2018; Williams et al., 2006), ainsi que les éricacées telles que *Calluna vulgaris* (L.) Hull et *Vaccinium myrtillus* L., principalement en zone montagnarde ou dans les forêts boréales (Gobin, 2014; Mallik, 2003). On trouvera dans Frochot et al. (2002) une liste plus complète, mais à ce jour aucune liste exhaustive des principales espèces jugées comme étant capables de concurrencer la régénération ligneuse n'existe.

**Un des premiers enjeux de cette thèse consiste donc à identifier les espèces qui peuvent être considérées comme fortement concurrentes vis-à-vis de la régénération ligneuse.**



Figure 1 : Quelques espèces concurrentes fréquentes en France. En haut à gauche : *Pteridium aquilinum* (Sainte-Ménéhould, 51). En haut à droite : *Rubus fruticosus aggr.* (Alençon, 61). En bas à gauche : *Vaccinium myrtillus* (La Petite Pierre, 67). En bas à droite : *Molinia caerulea* (Lamarche, 88).

## La végétation concurrente, un sujet au croisement de diverses problématiques

La problématique des surfaces colonisées par des espèces concurrentes pour la régénération ligneuse n'est pas une thématique nouvelle dans la littérature, et les chercheurs ont depuis longtemps investi à la fois la question de l'impact de ces espèces sur la régénération ligneuse, ainsi que comment y remédier dans les opérations de gestion sylvicole. En revanche, plusieurs facteurs récents font en sorte que cette problématique redouble d'intérêt du point de vue scientifique comme du point de vue forestier au cours des dernières années.

D'une part, le changement climatique risque potentiellement de faire évoluer à la hausse les surfaces concernées par une colonisation par des espèces de végétation concurrente. Un des effets prévus du réchauffement climatique est l'augmentation de la fréquence des



années de sécheresse, augmentant les risques de dépérissements majeurs ainsi que la pullulation de potentiels parasites de faiblesse (Jactel et al., 2019), et l'augmentation de la fréquence ou de l'intensité des tempêtes (GIEC, 2014). La crise du scolyte en France est un bon exemple de ce phénomène : entre fin 2018 et fin 2021, les sécheresses successives ont mené à la pullulation des scolytes, avec un lourd bilan pour les peuplements d'épicéa de la moitié Est de la France. Cela s'est traduit par la mortalité de 32 % du volume de bois sur pied des pessières de basse altitude dans les régions Grand-Est et Bourgogne-Franche-Comté, soit un volume de 19 millions de mètres cubes (Source : Ministère de l'Agriculture et de la Souveraineté Alimentaire). Ces surfaces forestières ouvertes brutalement, sans que le gestionnaire n'ait l'occasion de contrôler la lumière accédant au sous-étage, sont autant d'occasions pour des espèces concurrentes de s'installer et de mener à des blocages de la régénération ligneuse. Les opérations de récolte des bois et de reboisement, souvent mécanisés, constituent également un facteur de risque supplémentaire pour les peuplements. Des exploitations réalisées sur sol mal ressuyé et une circulation hors des cloisonnements d'exploitation peuvent dégrader significativement les sols forestier et également favoriser l'installation et le développement d'espèces telles que *Molinia caerulea*, *Carex brizoides*, ou des espèces du genre *Juncus* (Becker, 1972; Godefroid and Koedam, 2004).

D'autre part, les méthodes de gestion de la végétation concurrente sont en plein bouleversement depuis plus d'une décennie. Historiquement, la végétation concurrente était majoritairement contrôlée par traitements herbicides dans un nombre important de pays. L'intérêt des traitements herbicides était tout d'abord leur efficacité élevée, avec un nombre important d'études montrant des gains de productivité obtenus par les traitements chimiques, comme le montre la synthèse de Wagner et al. (2004) pour un ensemble d'études américaines. L'autre atout de cette méthode était son très faible coût.

L'utilisation de ces traitements chimiques a néanmoins connu une forte régression partout en Europe depuis plusieurs décennies, allant par exemple jusqu'à une suppression complète de l'utilisation d'herbicides en forêt par l'ONF depuis fin 2019 (ONF, 2019). Les raisons de cette diminution sont diverses, dont notamment la prise de conscience des potentiels effets délétères des herbicides sur l'environnement, une mauvaise perception par le public de l'utilisation des herbicides et une montée en puissance de labels de certification limitant l'utilisation d'herbicides en forêt et (McCarthy et al., 2011; Wagner et al., 1998; Willoughby et al., 2009). Depuis, des méthodes alternatives pour la plupart mécanisées ont émergé pour remplacer l'utilisation des herbicides dans la gestion des espèces de végétation concurrentes. Peu de publications ont comparé le coût des différentes méthodes de gestion de la végétation en forêt, mais les rares estimations existantes font état de méthodes mécanisées systématiquement plus coûteuses que l'utilisation d'herbicides, avec parfois jusqu'à un facteur 8 entre coût des méthodes chimiques et mécanisées, selon les méthodes utilisées (Dampier et al., 2006; Homagain et al., 2011). De plus, le contrôle de la végétation obtenu par des méthodes mécanisées est très souvent moins efficace que celui obtenu par application d'herbicides (Dumas et al., 2021).

## **Faut continuer à investir dans le contrôle de la végétation pour assurer le renouvellement des forêts ?**

L'augmentation des coûts de renouvellement des peuplements forestiers, liée d'une part au besoin croissant de protéger les régénérations de la dent du gibier, et d'autre part à la problématique de la végétation concurrente, vient poser le problème de la rentabilité de l'investissement dans les travaux de renouvellement des forêts lors de la présence importante d'une espèce concurrente, où des surcoûts significatifs sont attendus.

Au coût économique des opérations de renouvellement vient également s'ajouter un coût environnemental. Le renouvellement des peuplements concentre en effet des opérations visant à faciliter le recrutement ligneux, mais aux effets potentiellement perturbateurs sur le milieu. Par exemple, les opérations de travail du sol, fréquemment utilisé dans des contextes d'envahissement par la végétation concurrente, peuvent en effet avoir des effets délétères sur la structure et la fertilité des sols (Aust et al., 2004; Bárcena et al., 2014; Berthrong et al., 2009; Kees, 2008).

Les gestionnaires, mais aussi les responsables des politiques publiques sont donc confrontés à un dilemme : faut-il continuer à investir dans des opérations sylvicoles afin d'assister le renouvellement des peuplements forestiers, y compris dans les situations où des espèces de végétation concurrentes sont présentes ? Deux arguments contraires s'opposent :

- D'un côté, garantir un renouvellement des forêts rapide et répondant aux objectifs des gestionnaires forestiers permet le maintien des services écosystémiques associés à la forêt.
- D'un autre côté, le coût financier et environnemental du renouvellement de ces surfaces vient questionner l'intérêt d'investir et d'intervenir fortement pour assurer leur renouvellement.

Se pose donc la question de la balance bénéfice-risque associée au renouvellement de ces peuplements. Face à ce dilemme, les gestionnaires et politiques publiques manquent d'éléments pour prendre des décisions. Plusieurs éléments sont nécessaires à une telle prise de décision :

- Quelle est la proportion de la surface des forêts françaises où des espèces de végétation concurrentes sont susceptibles de gêner la régénération ligneuse ?

Dans le cas où le problème dû à la compétition par la végétation concurrente est cantonné à de faibles surfaces, l'investissement pour renouveler ces surfaces n'est pas forcément nécessaire puisqu'ayant un effet limité sur la fourniture de services écosystémiques associés aux forêts. A l'inverse, si ces situations recouvrent d'importantes surfaces, l'investissement dans le renouvellement de ces peuplements est probablement nécessaire afin de maintenir la fourniture en services écosystémiques divers qui leurs sont associés tels que la fourniture de bois d'œuvre ou le stockage de carbone.

- Quelles sont les valeurs (économique, environnementale, patrimoniale) des peuplements dans lesquels poussent les espèces de végétation concurrente ?

Toutes les surfaces forestières n'ont pas la même valeur, que cela soit d'un point de vue de la qualité de bois produite, de la biodiversité ou d'un point de vue patrimonial (peuplements remarquables par exemple). Dans le cas où les espèces concurrentes seraient présentes dans des contextes particulièrement propices à des bois de forte valeur économique (forêts productrices de chêne à merrain par exemple), ou sièges d'une biodiversité exceptionnelle, un investissement important peut s'avérer nécessaire même dans le cas de surfaces limitées.

- Quel est l'impact des différentes espèces de végétation concurrente sur la régénération ligneuse des espèces d'intérêt ?

Un nombre important d'espèces sont reconnues comme étant capables de concurrencer efficacement la régénération ligneuse. Ces différentes espèces ont des mécanismes, et donc des potentiels bloquant différents. De plus, on peut s'attendre à ce que les différentes espèces concurrentes n'aient pas le même impact selon les essences considérées.

- Quel est l'impact d'un non-renouvellement de ces surfaces forestières sur un ensemble de services écosystémiques, tels que la production de bois, le stock de carbone, la biodiversité ?

Globalement, quel serait l'impact sur les services écosystémiques si l'on choisissait de ne plus investir dans le renouvellement de ces surfaces ? On peut s'attendre à des effets négatifs sur la production de bois, mais l'effet sur d'autres services écosystémiques tels que la biodiversité, ou le stock de carbone, est beaucoup plus complexe à estimer a priori.

**Cette thèse vise à apporter une première quantification, à l'échelle française, de ces différents facteurs d'enjeux liés aux blocages de la régénération ligneuse par des espèces de végétation concurrente.**

---

---

# Chapitre 1 : État de l'art

---

---

## 1.1. Comprendre la répartition des espèces : concepts de niches et d'aire de distribution

La relation entre la distribution géographique des espèces et les conditions environnementales est formalisée depuis le début du XXe siècle, théorisée avec le concept de niche introduit par Grinnell (1917). Il remarque qu'une espèce d'oiseau californien, le moqueur californien, a une aire de distribution limitée à des conditions locales particulières, et démontre l'importance des conditions physiques du milieu sur la distribution de cette espèce. Plus largement, il introduit la notion de niche écologique, représentant l'ensemble des facteurs abiotiques qui déterminent la présence d'une espèce.

Cette définition de la niche est complétée par Elton (1927). Selon Elton, les espèces ont un rôle dans leur environnement via les interactions biotiques, notamment les relations proie-prédateur et les relations de compétition pour les ressources entre espèces.

Hutchinson (1957) différenciera par la suite deux types de niche, la niche fondamentale et la niche réalisée. La niche fondamentale est caractérisée par un espace à  $n$  dimensions, chaque dimension étant représentée par une variable physique influençant la distribution des espèces. L'espace à  $n$  dimensions représente donc les conditions où une espèce est susceptible de survivre. La niche réalisée est définie comme la partie de la niche fondamentale dans laquelle l'espèce peut se maintenir, après prise en compte des interactions avec les autres espèces.

Plus récemment, d'autres ajouts à la théorie des niches ont été réalisés, notamment par Pulliam (2000), qui ajoute par la notion de dispersion qui apporte la possibilité pour des espèces d'être présentes en-dehors de leur niche fondamentale si elles sont situées à proximité de sources émettant de nouveaux individus (via des graines notamment, concernant les plantes), comme d'être absentes au sein de la niche fondamentale s'il y a absence de source de nouveaux individus à proximité.

Une vue plus fonctionnelle de ces différentes théories est fournie par la théorie des filtres environnementaux (Lortie et al., 2004), qui explique la composition d'une communauté végétale par une série de filtres, partant d'un pool d'espèces présentes à l'échelle régionale et en éliminant progressivement des espèces, pour aboutir à la composition de la communauté finale.

Un premier filtre est un facteur relatif à des événements impliquant la dispersion des espèces, en accord avec la théorie de Pulliam (2000). Ce filtre dépend notamment de la distance depuis les individus les plus proches, la présence de vecteurs, de la capacité de dispersion de l'espèce. Un deuxième filtre, dans l'esprit de la niche grinnellienne, correspond aux conditions abiotiques locales, excluant les espèces inadaptées. Un troisième filtre, proche des vues d'Elton et Hutchinson de la niche écologique, correspond au filtre appliqué par la compétition avec le couvert végétal. Un quatrième filtre, également lié aux interactions biotiques, correspond au filtre appliqué par les autres organismes non-

végétaux, par exemple par prédation. Cette théorie n'est pas consensuelle car dans la pratique il est difficile de démontrer expérimentalement que les facteurs abiotiques et biotiques ont réellement un effet différent sur l'absence des espèces (Cadotte and Tucker, 2017; Kraft et al., 2015; Tucker et al., 2012).

La distribution d'une espèce est la résultante géographique de la niche réalisée de l'espèce, et est selon Soberon and Peterson (2005) influencée par les interactions, à diverses échelles, entre (1) les conditions abiotiques qui limitent physiologiquement la survie de l'espèce, (2) les interactions biotiques, (3) la présence de populations installées à proximité, que l'on peut voir comme une source d'individus pour les alentours, (4) les capacités évolutives des populations à s'adapter à de nouvelles conditions.

## **1.2. Succession végétale : dynamique des communautés**

L'évolution de la végétation dans les écosystèmes au cours du temps est un phénomène constaté de longue date, remontant jusqu'au XVII<sup>e</sup> siècle (Clements, 1916).

Le premier à avoir théorisé le fonctionnement de cette évolution de la végétation au cours du temps est Frederick Clements, dans un volumineux ouvrage dans lequel il théorise la « succession végétale » (Clements, 1916). Pour Clements, la succession est l'évolution progressive de la végétation vers un état final appelé climax, qui correspond à l'équilibre de la végétation avec les conditions du milieu. La succession est vue comme un processus linéaire et continu, avec pour unique direction le climax. Cette vision déterministe de la succession végétale a été par la suite remise en question, notamment par Henry Gleason (Gleason, 1926). Selon lui, la vision d'une succession continue vers un climax est réductrice et ne reflète pas la réalité locale, dans laquelle des processus aléatoires tels que la migration des espèces depuis les alentours expliquent également fortement la composition des écosystèmes, et impactent donc leur évolution. De même, il remet en question l'aspect continu de la succession, invoquant le cas d'écosystèmes n'évoluant pas jusqu'au climax théorisé par Clements. Néanmoins, le cadre global de théorie de la succession végétale a persisté jusqu'à nos jours, moyennant des adaptations au cours du temps.

### ***1.2.1. Mécanismes de la succession : interactions entre espèces***

Les mécanismes de la succession découlent tout principalement de la nature des interactions entre espèces. Parmi elles, deux interactions majeures influencent particulièrement la succession végétale : (1) la compétition et (2) la facilitation.

## Compétition

La compétition est définie de manière très simple comme une interaction négative entre deux organismes par Connell (1990), et de manière plus élaborée concernant la compétition de plantes pour des ressources comme le « processus par lequel deux individus ou plus s’emparent de manière différentielle d’une ressource potentiellement commune et limitante » (Craine, 2009). La compétition entre espèces a longtemps été vue comme le principal moteur de la succession végétale (Clements, 1916; Huston and Smith, 1987), et peut être divisée en deux composantes : l’effet compétitif et la réponse compétitive. L’effet compétitif correspond à la capacité d’un individu à ralentir le développement des autres individus à proximité, et la réponse compétitive à la capacité d’un individu à ne pas être négativement affecté par les autres individus (Goldberg and Landa, 1991). Un individu peut donc être compétitif en réduisant rapidement les ressources à disposition des autres individus, en étant capable de maintenir une croissance à des niveaux faibles de ressource (Goldberg, 1990), ou en maintenant leur croissance dans des conditions de faibles ressources.

Dans le domaine végétal, la compétition s’exerce majoritairement vis-à-vis de trois ressources : la lumière, l’eau et les nutriments (Craine and Dybzinski, 2013; Goldberg, 1990).

La lumière est indispensable aux plantes, en leur permettant de réaliser la photosynthèse pour synthétiser les sucres nécessaires à leur croissance. Dans le cas d’une bonne disponibilité en lumière, l’effet compétitif des espèces dépend de leur capacité à croître plus rapidement que leurs voisines (Balandier et al., 2006; Craine and Dybzinski, 2013). Les espèces à fort effet compétitif sont des espèces à croissance rapide, avec des traits fonctionnels tels qu’un fort taux d’azote dans les feuilles ou un fort taux de photosynthèse (Goldberg, 1990). A l’inverse, dans le cas d’une faible disponibilité en lumière comme cela peut être le cas dans les stades de fin de succession forestière, l’effet compétitif des espèces vient de leur efficacité à capter le peu de lumière disponible. Les espèces à fort effet compétitif se distinguent via des traits fonctionnels comme la création de grandes feuilles presque horizontales ou une forte concentration foliaire en chlorophylle. La réponse compétitive des espèces est liée à des traits permettant de limiter les dépenses énergétiques. Les espèces montrant une faible réponse compétitive, c’est-à-dire étant peu affectées par la compétition, sont caractérisées par des traits tel qu’une longévité des feuilles importantes, ou un faible taux de photosynthèse (Valladares et al., 2016).

La compétition pour l’eau provient du fait que les espèces extraient l’eau qui leur est nécessaire d’un volume de sol limité. Du fait de leur consommation, un gradient de quantité décroissante en eau se forme autour des racines des plantes (Hillel, 2003), diminuant la quantité d’eau disponible pour les autres individus et espèces.

Dans des conditions où l’eau est abondamment présente, l’effet compétitif des espèces correspond également à leur capacité à croître rapidement, de même que dans le cadre de la compétition pour la lumière en conditions lumineuses (Balandier et al., 2006).

Dans les conditions où la ressource en eau est limitée, l’effet compétitif des espèces se traduit par leur capacité à maximiser l’efficacité de prélèvement et d’utilisation de l’eau, via des traits permettant notamment l’extraction de l’eau dans les sols à très faible teneur en eau. La réponse compétitive des espèces tolérantes à un manque d’eau se traduit par des



traits limitant les pertes d'eau, comme la présence d'une cuticule épaisse, la modification de l'anatomie des feuilles pour limiter l'évapotranspiration ou encore l'abscission précoce en cas de déficit hydrique important pour limiter la transpiration.

La compétition vis-à-vis des nutriments peut s'effectuer via la réduction de la concentration minérale dans le sol (Tilman, 1982) et, selon une hypothèse plus récente, en empêchant les autres espèces d'accéder à la ressource (Craine et al., 2005). Les traits associés à une forte compétitivité pour les nutriments sont principalement des traits liés aux structures et aux fonctionnements racinaires des espèces, de façon similaire aux traits associés à une forte compétitivité pour l'eau.

## **Facilitation**

La facilitation correspond à une interaction positive entre deux espèces, à l'inverse de la compétition. Historiquement, la facilitation a reçu moins d'attention que la compétition, bien qu'elle soit présente dans la présentation de la succession par Clements (1916). Le rôle de la facilitation comme un des moteurs de la succession a été précisé par Connell and Slatyer (1977), qui identifient notamment la facilitation comme processus majeur de la succession via l'installation des espèces pionnières qui modifient l'environnement d'une façon favorable pour les espèces qui arrivent ultérieurement dans la succession, en particulier dans le cas d'une succession primaire (c'est-à-dire sur un substrat n'ayant jamais été colonisé par la végétation).

Cette facilitation a d'abord été démontrée dans le cadre de successions primaires (Chapin et al., 1994; Crocker and Major, 1955), avant d'être également mise en évidence dans le cadre des successions secondaires. Dans le milieu forestier, un cas bien connu de facilitation est l'installation des jeunes arbres sous des buissons, souvent épineux, comme la ronce (*Rubus fruticosus* aggr.) ou le Genévrier commun (*Juniperus communis* L.) (Braun-blancquet, 1932; Harmer et al., 2010; Jensen et al., 2012a; Kuiters and Slim, 2003; Rousset and Lepart, 1999).

Les mécanismes de la facilitation de l'installation des arbres par les buissons sont divers : effet d'abri via la limitation de la température au niveau du sol et des radiations lumineuses (Franco and Nobel, 1989), diminution de la prédation par les grands ongulés par effet d'abri (Kuiters and Slim, 2003), effet de « dilution » de la prédation par la présence d'espèces accompagnatrices appétantes pour les prédateurs (Jensen et al., 2012a), fourniture de perchoirs et de nourriture pour les oiseaux dispersant les graines (Debussche and Isenmann, 1994).

## **Fréquence des interactions de facilitation ou de compétition : hypothèse du gradient de stress**

Les deux interactions compétition et facilitation se jouent en même temps et la résultante, globalement positive ou globalement négative, dépend de l'importance relative des deux processus. L'environnement impacte l'équilibre entre compétition et facilitation. L'hypothèse du gradient de stress (« stress-gradient hypothesis » en anglais), stipule que la fréquence des interactions positives augmente lorsque le stress lié à l'environnement

abiotique (fortes températures, sécheresse), ou à l'environnement biotique (prédation) est élevé (Bertness and Callaway, 1994). Une espèce peut donc impacter positivement ou négativement une autre espèce, en fonction des conditions abiotiques ou de prédation du milieu. C'est le constat souvent effectué pour les interactions entre sous-étage et régénération ligneuse, ou certaines espèces telles que la ronce peuvent avoir un effet positif ou négatif sur la régénération ligneuse en fonction des conditions du milieu (Fotelli et al., 2001; Harmer et al., 2005; Harmer and Morgan, 2007; Jensen et al., 2012a).

La généralisation de la théorie du gradient de stress est néanmoins largement débattue depuis les années 2000, avec de nombreux échanges entre publications soutenant cette hypothèse et publications la remettant en cause et proposant plusieurs modifications (He et al., 2013; Lortie and Callaway, 2006; Maestre et al., 2006, 2005).

### ***1.2.2. Rupture dans le processus de succession : le rôle des perturbations***

Les perturbations sont des événements induisant des changements dans un écosystème ou des populations, ou une modification de la disponibilité des ressources physiques à disposition (White and Pickett, 1985). Ces perturbations peuvent correspondre à une simple fluctuation des paramètres environnementaux, ou à un événement violent. Ces perturbations donnent lieu à la création d'un espace libre, c'est-à-dire non occupé par des espèces végétales. Plusieurs paramètres peuvent être associés à ces perturbations : (1) leur distribution spatiale, (2) leur fréquence (ou leur temps de retour, qui correspond à l'inverse de la fréquence), (3) leur prévisibilité, (4) leur surface, (5) leur magnitude, (6) leur sévérité et (7) leur synergisme (c'est-à-dire leur effet sur la survenue possible d'autres perturbations en synergie). On différencie dans la littérature des perturbations autogènes et allogènes. Les perturbations allogènes sont définies comme ayant une cause environnementale, telle qu'une tempête ou un incendie. D'autres perturbations peuvent également être endogènes, c'est-à-dire d'origine biologique, comme la chute d'un arbre provoquant une ouverture de la canopée, ou l'apparition d'une forte prédation (White and Pickett, 1985).

L'aspect linéaire de la théorie de Clements est l'aspect le plus controversé de cette théorie, et de nombreuses études ont, dans les décennies suivant cette publication fondatrice, montré la capacité des écosystèmes à revenir à des stades antérieurs de la succession, c'est-à-dire à s'éloigner du climax, à la suite de perturbations (Connell and Slatyer, 1977; White, 1979). Les perturbations ont en effet tendance à créer une mosaïque dans l'environnement, ce qui fait que dans un même écosystème, plusieurs stades de la succession peuvent être rencontrés simultanément en fonction de l'échelle spatiale des perturbations subies au cours du temps. Les perturbations ont également la capacité à retarder voire à modifier la nature du climax (White, 1979).

### ***1.2.3. Des états stables alternatifs traduisant des arrêts de la succession avant le climax***

Une des principales lacunes du modèle de succession végétale est l'observation dans plusieurs régions du globe de zones non-forestières apparemment stables, dans des conditions de sol et de climat où sont généralement observées des forêts.

Ces zones bloquées à des stades non-forestier appelés états stables alternatifs (« alternative stable states » en anglais), sont notamment à l'origine de l'alternance de forêts et savane dans les régions tropicales (de L. Dantas et al., 2013; Hoffmann et al., 2012; Pausas and Bond, 2020; Van Langevelde et al., 2003). Les états stables alternatifs ont été particulièrement étudiés dans les climats tropicaux, et moins d'attention a été portée à ces états stables alternatifs ailleurs dans le monde (Thrippleton et al., 2018), bien que des états stables alternatifs soient en effet observés un peu partout dans le monde (Pausas and Bond, 2020). En Europe, la région méditerranéenne y est particulièrement sujette, mais il en existe également dans les forêts tempérées et boréales (Mallik, 2003; Royo and Carson, 2006). La preuve de la durabilité des états stables alternatifs a été donnée en climat tropical par des études paléogénétiques et paléoécologiques (Bakker et al., 2016; Barnosky et al., 2016; Charles-Dominique et al., 2016; Keeley and Rundel, 2005). En domaine tempéré, des durées de blocage supérieures à plusieurs décennies ont été observées (Den Ouden, 2000; Horsley, 1985; Mallik, 2003; Royo and Carson, 2006). Des durées de ces blocages supérieures à 4 siècles ont également été modélisées par (Thrippleton et al., 2018) dans le cas de la combinaison d'ouverture du couvert et de surdensité d'ongulés persistante.

Deux mécanismes peuvent être à l'origine de l'apparition de ces états stables alternatifs. Les incendies constituent le premier facteur d'apparition d'états stables alternatifs durables, notamment en régions méditerranéennes et tropicales (de L. Dantas et al., 2013; Van Langevelde et al., 2003). L'exemple le plus étudié est celui du maintien sur plusieurs siècles voire millénaires de savanes, survenant dans des conditions abiotiques qui permettraient normalement à la forêt de s'installer. Pausas and Bond (2020), dans leur publication de synthèse, font l'analyse des publications explicitant les mécanismes de l'alternance entre forêt et savane en milieu tropical. La savane est composée de graminées fortement inflammables et capables de repousser rapidement après des incendies fréquents, qui ont pour effet d'augmenter la fréquence des incendies et d'inhiber la croissance des arbres. La forêt est à l'inverse composée d'arbres limitant la croissance d'un sous-étage fortement inflammable, ce qui limite la probabilité d'incendies, permet le maintien du couvert arboré et favorise la croissance des jeunes arbres. L'état de savane est maintenu stable par les incendies intervenant à intervalle régulier. Le passage d'un état savane à un état forestier peut intervenir en cas d'absence prolongée d'incendies, pendant laquelle la régénération ligneuse peut suffisamment s'installer pour réduire le couvert de graminées hautement inflammables. Et à l'inverse, lors d'années particulièrement sèches notamment, des incendies peuvent atteindre la forêt et suffisamment réduire le couvert de la canopée pour produire l'envahissement par des graminées, ce qui augmente la propagation ultérieure des incendies et réduit d'autant plus le couvert ligneux.

La prédation par les herbivores est également l'un des facteurs déterminants dans la stabilisation de ces écosystèmes non forestiers, notamment dans les écosystèmes boréaux et tempérés. La densité des grands ongulés sauvages est en augmentation rapide et continue

depuis plusieurs décennies, en France et en Europe. Par exemple en France, comme évoqué en introduction, les prélèvements liés à la chasse ont augmenté d'un facteur 9 à 17 selon les espèces depuis les années 70 (Source : Office Français de la Biodiversité. <https://www.ofb.gouv.fr/les-especes-chassables>, consulté le 04/10/2022). Plusieurs études ont souligné la capacité des ongulés sauvages, quand ils sont présents en densité trop importante par rapport à la productivité du milieu, à ralentir voire bloquer le phénomène de succession (Côté et al., 2004; Royo and Carson, 2006; Thrippleton et al., 2018). En l'absence d'herbivorie, la compétition entre plantes du sous-bois se fait principalement par compétition pour la lumière, ce qui favorise les plantes tolérantes à l'ombre. Une herbivorie marquée modifie cet équilibre en favorisant les espèces peu appétentes. Les plantes se différencient en effet par des capacités plus ou moins élevées à faire face à l'herbivorie via différents mécanismes de tolérance ou de résistance : création de feuilles épaisses, d'épines, synthèse de composés chimiques rendant la digestion difficile, etc. (Côté et al., 2004). Une surdensité d'herbivores provoque donc une diminution de la biodiversité du sous-bois en favorisant des espèces peu appétentes et/ou résistantes à l'herbivorie telles que les graminées ou les fougères (Côté et al., 2004; Royo and Carson, 2006).

La réversibilité des changements d'un état stable à un autre est un phénomène discuté, et dans certaines situations l'arrêt des causes qui ont poussé à la formation de l'état stable alternatif ne mène pas à sa disparition. En effet, après l'occurrence d'une perturbation et même dans un retour à des conditions similaires à celles observées initialement, l'écosystème est susceptible de suivre une trajectoire différente, ce qui implique dans certains cas un état d'équilibre post-perturbation différent du point d'équilibre initial. On parle de phénomène d'hystérésis. À titre d'exemple, l'arrêt de l'herbivorie peut ne conduire à un retour à l'état forestier qu'au bout de plusieurs décennies, voire ne pas conduire du tout à un retour à un état forestier (Côté et al., 2004; Scheffer et al., 2001).

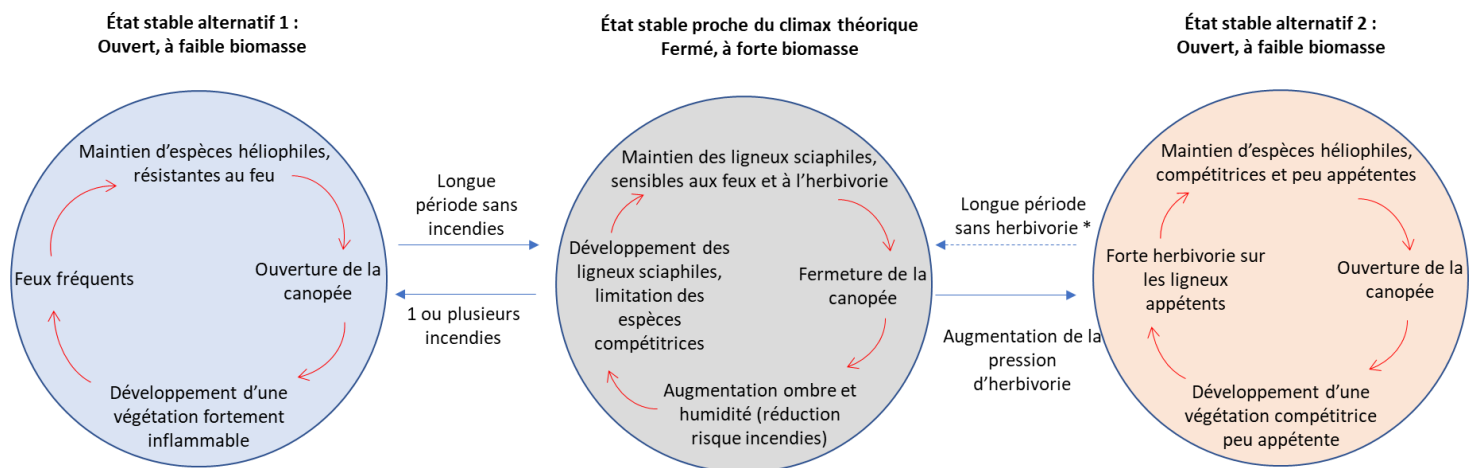


Figure 1.1 : Différents états stables selon la fréquence d'incendies et la pression d'herbivorie. Adapté de Pausas et al. (2020). \*réversibilité de cet état stable incertaine, voir Côté et al. (2004).

#### ***1.2.4. Cas des forêts tempérées : des ralentissements et des blocages temporaires de la régénération ligneuse plus fréquents que les véritables états stables alternatifs***

Les phénomènes d'états stables alternatifs sont beaucoup moins documentés en climat tempéré qu'en climat tropicaux, et notamment la durée durant laquelle ils sont susceptibles de se maintenir. En climat tempéré et boréal, ces états stables consistent en l'envahissement de certaines forêts par une espèce ou un faible nombre d'espèces fortement concurrentes (Balandier et al., 2006, p. 2; Pausas and Bond, 2020; Royo and Carson, 2006; Thrippleton et al., 2018). L'envahissement par ces espèces survient lors d'ouvertures de la canopée, voulues par le gestionnaire (notamment lors des éclaircies, coupes de taillis, ou mises en régénération) ou non (notamment lors de tempêtes, d'attaques sanitaires ou de surdensité des ongulés). L'ouverture de la canopée améliore en effet les conditions de croissance pour les plantes du sous-étage, incluant les jeunes ligneux et la végétation accompagnatrice (Barbier et al., 2008; Wagner et al., 2011). Dans certains cas, l'augmentation des ressources disponibles pour le sous-étage profite à une espèce particulièrement compétitrice, capable de remplacer les autres espèces du sous-étage une fois bien établie (Balandier et al., 2006; Royo and Carson, 2006).

Contrairement aux états stables en domaine tropical dont la longue durée est bien établie dans la littérature, la durée de ces « blocages » à un état non-forestier lié à des espèces de végétation concurrente en domaine tempéré est très variable, et difficile à documenter précisément. Le terme de « blocage de la régénération ligneuse » recoupe plusieurs situations qui sont détaillées dans l'étude de Royo and Carson (2006), faisant la synthèse de 125 articles scientifiques et traitant de ce sujet.

Il existe d'une part des cas peu fréquents de succession arrêtée liée à la végétation concurrente, où l'on peut véritablement parler d'état stable alternatif. Ces situations sont le plus souvent initiées par de fortes pressions d'herbivorie, permettant l'envahissement par des fougères ou des arbustes, qui peuvent se maintenir jusqu'à plusieurs siècles. La durée véritable de ces états stables a été débattue dans la littérature en raison de la difficulté de suivre l'évolution d'écosystèmes sur de très longues durées (Connell and Sousa, 1983; Peterson, 1984; Royo and Carson, 2006; Sutherland, 1974), mais des données récentes ont montré qu'il existe des cas où les états stables alternatifs sont capables de se maintenir durant de très longues périodes (Bakker et al., 2016; Barnosky et al., 2016). Les mécanismes initiant et permettant le maintien des blocages durables associés à la végétation ne sont pas totalement clarifiés. L'herbivorie, et les incendies sont, comme nous l'avons mentionné précédemment, une des pistes principales pour expliquer l'initiation et le maintien sur une durée relativement importante de ces blocages, et peuvent expliquer la présence d'états stables alternatifs. Thrippleton et al. (2018, 2016) ont notamment modélisé que, si des blocages de moins d'un siècle peuvent survenir en l'absence de pression d'herbivorie par les ongulés, la persistance de ces blocages au-delà de 400 ans n'est possible qu'avec le maintien d'une forte herbivorie. À l'inverse, la publication récente de Royo and Carson (2022) prouve que la suppression de la pression des grands ongulés ne suffit pas à accélérer la succession (c'est-à-dire l'implantation de ligneux) sur une durée de 10 ans. Dans ce cas, le maintien du blocage pendant plusieurs décennies est uniquement dû à l'effet de l'espèce concurrente en place, qui inhibe totalement l'installation de la régénération ligneuse.

La majorité des cas de blocage correspond en fait à des ralentissements temporaires de la succession ne modifiant pas l'évolution vers le climax à terme. Dans ces cas, la densité, la survie et la croissance des jeunes ligneux sont ralentis, mais ceux-ci parviennent au bout de quelques décennies à reformer un peuplement forestier.

Les espèces capables de mener à ces ralentissements de l'acquisition du recru ligneux incluent un grand nombre de groupes fonctionnels différents, le plus souvent associés à des mécanismes de compétition différents. Balandier et al. (2006) ont établi une synthèse concernant les espèces de végétation concurrente, en s'intéressant notamment aux traits fonctionnels associés au caractère compétiteur de ces espèces.

Les graminoides (incluant les graminées, les carex et les joncs) incluent certaines espèces capables de former très rapidement des tapis épais excluant les autres espèces végétales. C'est le cas des espèces des genres *Andropogon*, *Calamagrostis*, *Dechampsia*, *Imperata* et *Molinia*. Ces espèces ont la capacité de développer rapidement un système racinaire très important et de concurrencer fortement les jeunes semis ligneux pour l'eau et les nutriments (Balandier et al., 2006). À titre d'exemple, Aerts et al. (1992) ont déterminé que *Molinia caerulea* est capable de produire 13,8 tonnes de racines par hectare et par an, à comparer par exemple aux 1,6 tonnes par hectare et par an de racines produites par *Calluna vulgaris*.

Les buissons ligneux tels que les espèces du genre *Rubus*, déjà citées plus haut, *Cytisus scoparius* (L.) Link, ou *Ulex europaeus* L., ont surtout un impact marqué sur la quantité de lumière disponible pour les jeunes plants (Balandier et al., 2006 ; Frochot et al., 2002), mais un impact sur l'eau plus limité. Parmi les différentes familles de buissons, les éricacées sont également connues pour concurrencer les espèces voisines via l'allélopathie, c'est-à-dire par inhibition de la croissance ou de la germination via la sécrétion de substances chimiques dans l'environnement. En Europe, *Calluna vulgaris* et *Vaccinium myrtillus* sont particulièrement répandues et sont connues pour être responsables de blocages de la régénération ligneuse en partie à cause de leurs propriétés allélopathiques ayant pour effet la diminution de la disponibilité de l'azote pour les espèces présentes localement (Mallik, 2003; Ward et al., 2022).

Certaines espèces d'arbres sont également de forts compétiteurs vis-à-vis des semis des essences objectif, surtout quand il s'agit de rejets de souches (Balandier et al., 2006). Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.), le charme commun (*Carpinus betulus* L.) notamment sont réputés pour être capables de fortement concurrencer les semis d'essences objectif plus héliophiles telles que les chênes, et de finalement les supplanter si aucune action sylvicole n'est réalisée (Collet et al., 2008; Ligot et al., 2013).

## 1.3. Conduite du renouvellement forestier en France et dans les forêts tempérées

### 1.3.1. Objectifs du renouvellement forestier et freins constatés

Le renouvellement des peuplements forestiers vise à permettre le maintien à long terme des écosystèmes forestiers. Celui-ci peut être réalisé par régénération naturelle, qui consiste à utiliser les graines produites par les arbres en place dans le peuplement pour constituer une nouvelle génération d'arbres, ou par régénération assistée, c'est-à-dire en apportant des graines ou jeunes arbres extérieurs au peuplement. En majorité, cette régénération assistée se fait par plantation de jeunes plants issus de pépinière.

En France, la large majorité des peuplements est renouvelée par régénération naturelle, et la plantation est réservée aux situations où la régénération naturelle a échoué, ou plus anecdotiquement afin d'augmenter la diversité des peuplements en place. En revanche, dans plusieurs régions françaises, le renouvellement par plantation est privilégié à la régénération naturelle. C'est le cas dans les Landes de Gascogne, ainsi que dans le Morvan ou une partie du Massif Central, sur des peuplements issus du fonds forestier national (IGN, 2021b).

Il est intéressant de constater que si la littérature s'intéresse largement aux facteurs d'échecs du renouvellement forestier, le choix d'une liste de critères permettant de qualifier ce qui fait le succès du renouvellement forestier n'est pas bien documenté, et constitue un champ de recherche actif (Jacobs et al., 2015; Mölder et al., 2019).

Du point de vue du gestionnaire forestier, l'objectif du renouvellement des peuplements forestiers peut se diviser en trois composantes.

- Un premier critère de réussite, le plus fréquemment utilisé dans la littérature, est l'obtention d'un nombre suffisant de jeunes arbres (Beguin et al., 2016; Mölder et al., 2019). Un nombre suffisant de semis donne une plus grande latitude dans la sélection des tiges d'avenir, qui constitueront le peuplement définitif.
- Un second critère est la composition de la régénération ligneuse. Si l'obtention d'un recru ligneux est un premier facteur de succès de la régénération forestière, le gestionnaire effectue également une sélection des essences objectif et d'accompagnement selon les conditions stationnelles, permettant de réduire les risques liés au changement climatique, et permettant une valorisation économique des peuplements. Certaines essences très dynamiques lors de la mise en régénération des peuplements, comme le hêtre (*Fagus sylvatica*) ou le charme (*Carpinus betulus*), peuvent se développer de manière importante au détriment d'essences à haute valeur économique comme les chênes (*Quercus sp.*), et le maintien d'une diversité d'essences demande des interventions sylvicoles par le gestionnaire forestier (Mölder et al., 2019).
- Un troisième objectif est d'obtenir une régénération de qualité suffisante, permettant de sélectionner des tiges d'avenir donnant une production de qualité. La densité de la régénération ligneuse, ainsi que le maintien d'une certaine densité d'espèces d'accompagnement, sont des facteurs permettant l'obtention d'une régénération de qualité (Saha et al., 2012). La prévention des dégâts de gibier et de la végétation

concurrente permettent également d'atteindre une bonne qualité de la régénération ligneuse (Mölder et al., 2019).

Plusieurs facteurs peuvent remettre en question les objectifs du renouvellement forestier :

- Une faible production de graines est suspectée dans certaines situations d'être un des facteurs prédominant d'échec de la régénération naturelle. Celle-ci peut être liée à la forte variabilité interannuelle de la production de graines de certaines essences forestières, la présence de pathogènes ou de facteurs climatiques limitant la production de graines (France Bois Forêt, 2021; Harmer, 1994).
- Une forte compaction des sols, notamment après des exploitations réalisées dans des conditions défavorables, peut provoquer une diminution de la porosité du sol, et ainsi réduire la quantité d'oxygène à disposition des racines (hypoxie) (Ampoorter et al., 2011; Bulmer and Simpson, 2005; Wronski and Murphy, 1994). Cela a pour effet de réduire significativement la performance de certaines espèces de semis ligneux. Une synthèse effectuée par Ampoorter et al. (2011) montre que cet effet semble significatif pour les sols limoneux, mais moins pour les sols sableux ou argileux.
- Un fort engorgement a également pour effet de provoquer une hypoxie au niveau des racines et d'affecter la croissance et la survie des jeunes arbres, la résistance à l'hypoxie étant fortement dépendante des espèces considérées (Gardiner and Hodges, 1996; Repo et al., 2017).
- La prédation par les ongulés sauvages est un facteur important pour la composition du sous-bois (Barrere, 2021; Boulanger et al., 2018; Ramirez et al., 2018). Son effet sur la régénération ligneuse a été en particulier documenté comme néfaste au-delà d'une certaine densité. Ramirez et al. (2018) ont déterminé dans leur synthèse de 164 études qu'à partir d'environ 10 chevreuils, 2 cerfs ou 4 sangliers par kilomètre carré, la densité des ongulés a un impact négatif sur la régénération ligneuse.
- Enfin, la compétition par la végétation concurrente est également un facteur d'échec, ou du moins de ralentissement du renouvellement des forêts (Balandier et al., 2006; Royo and Carson, 2006). Ces échecs ou ralentissements peuvent être liés à un grand nombre d'espèces différentes, appartenant à des groupes d'espèces très divers (fougères, herbacées, ou ligneux).



### ***1.3.2. Renouveler les forêts dans un contexte de colonisation par des espèces concurrentes***

La colonisation du sous-bois par des espèces concurrentes de végétation peuvent venir ralentir la régénération ligneuse, en effectuant une compétition pour la lumière, l'eau ou les nutriments (cf. 1.2.1. et 1.2.4.).

Un grand nombre d'études s'est intéressé dans la littérature scientifique à l'effet de la végétation du sous-bois sur les performances des jeunes arbres. La plupart de ces études expérimentales ont été effectuées dans le cadre de plantations, mais leurs résultats sont également applicables aux régénérations naturelles, car répondant aux mêmes mécanismes.

Wagner et al. (2006) ont par exemple fait la synthèse de 60 études menées dans un grand nombre de régions du globe, et ont montré que la suppression de la végétation du sous-bois permet en général des gains de productivité notables. Cette synthèse rapporte par exemple pour la majorité des études des gains sur le volume des semis entre 30 % et 500 %. Dans le cas de la compétition par des espèces particulièrement compétitrices, la perte de production liée à la compétition peut être encore plus importante. Collet et al. (2008) ont montré que la présence d'*Avenella flexuosa* (anciennement *Deschampsia flexuosa*) diminue au bout de 3 ans la biomasse de semis de chêne (*Quercus petraea*) de 87 %. Dumas et al. (2021) ont quant à eux constaté sur un réseau de plantations expérimentales une différence d'un facteur 2 à 4 entre la croissance en diamètre de jeunes pins en conditions envahies par *Pteridium aquilinum* ou *Molinia caerulea* et en conditions où des traitements appropriés de travail du sol ont été réalisés. Des effets importants ont également été constatés par cette étude sur le taux de survie des plants de pin et de chêne. Il est à noter que les études qui ont étudié l'impact de la végétation concurrente sur la régénération ligneuse sont basées sur des approches expérimentales, dont la validité spatiale est inconnue au-delà des contextes sylvicoles étudiés. À ce jour, aucune étude basée sur des approches par observation à grande échelle n'existe sur cette thématique de la compétition par des espèces de végétation concurrente.

Face à la présence d'espèces concurrentes pour la régénération ligneuse, le gestionnaire a à disposition des méthodes de contrôle de la végétation efficaces, mais présentant plusieurs inconvénients majeurs. La plupart de ces méthodes mécanisées sont en effet à la fois coûteuses à mettre en place (Bell et al., 1997; Homagain et al., 2011), et coûteuses d'un point de vue environnemental avec des effets potentiels sur la fertilité et la structure des sols forestiers.

Les méthodes chimiques basées sur l'utilisation d'herbicides, bien qu'au moins aussi efficaces et moins coûteuses que les méthodes mécaniques (Wagner et al., 2004), ne sont quasiment plus utilisées dans un grand nombre de pays en raison de leurs impacts sur l'environnement et d'une mauvaise perception de la société civile (McCarthy et al., 2011; Thiffault and Roy, 2011; Wagner et al., 1998).

## 1.4. Définition des objectifs de la thèse

**L'objectif général de cette thèse est d'estimer, sur une échelle régionale à nationale, l'impact des espèces concurrentes sur la régénération ligneuse.**

Nous diviserons cet objectif principal en 4 objectifs secondaires, qui constitueront les différents chapitres de la thèse :

- **Objectif 1 : identifier les principales espèces concurrentes de la régénération ligneuse.**

À ce jour, aucune liste exhaustive d'espèces concurrentes n'existe pour la forêt française. Les listes qui existent sont le plus souvent basées sur des dires d'experts, et ne permettent pas (1) de quantifier finement les surfaces occupées par chaque espèce, ni (2) de hiérarchiser quelles espèces sont les plus gênantes pour la régénération ligneuse. Identifier les principales espèces susceptibles de bloquer la régénération ligneuse est important puisque chaque espèce est susceptible d'avoir un effet plus ou moins délétère sur la régénération ligneuse, et puisque les méthodes de contrôle à employer diffèrent en fonction des espèces (Richardson et al., 2006).

Le chapitre 3 de la thèse propose une méthodologie permettant de dresser une liste des principales espèces concurrentes pour la régénération ligneuse utilisant des données de l'IFN et ne reposant pas sur des dires d'experts.

**Objectif 2 : Rôle du couvert de la canopée sur la présence et l'abondance des principales espèces concurrentes.**

Le principal facteur déclenchant l'installation d'une strate de végétation concurrente est la mise en lumière du sous-bois.

Des problèmes pour la régénération ligneuse peuvent apparaître lors de l'installation d'une strate bloquante de végétation concurrente dans le sous-bois. L'aspect compétitif des espèces concurrentes étant gênant pour la régénération ligneuse quand celles-ci sont présentes avec un fort recouvrement, la compréhension des facteurs influençant l'abondance de ces espèces est donc d'une importance cruciale. Même si l'effet de l'ouverture de la canopée sur le recouvrement de plusieurs espèces concurrentes a bien été documenté dans la littérature, la connaissance fine du rôle du couvert forestier sur la probabilité de présence et l'abondance des espèces concurrentes est mal connu.

Cet objectif vise à mieux connaître l'écologie des espèces en ce qui concerne leur réponse à l'ouverture de la canopée. En particulier, ce chapitre cherche à estimer l'effet de l'ouverture de la canopée sur la probabilité de présence et sur la probabilité d'atteindre un niveau d'abondance élevé des espèces de végétation concurrente.

Le chapitre 4 de la thèse compare l'effet de l'ouverture de la canopée sur des modèles de présence et d'abondance, afin de déterminer si la présence et l'abondance des espèces répondent différemment à ce facteur.

- **Objectif 3 : Quantifier l'effet du recouvrement des principales espèces concurrentes sur le recouvrement de régénération ligneuse.**

L'estimation de l'effet du recouvrement d'espèces concurrentes sur la régénération ligneuse, que cela soit sur la croissance des jeunes arbres ou leur taux de survie par exemple, a déjà été réalisée dans nombre de publications reposant sur des démarches expérimentales mises en œuvre à l'échelle d'une placette expérimentale, voire d'un massif forestier. En revanche, aucune estimation de l'effet global des espèces concurrentes de végétation n'a été réalisée à une échelle spatiale plus large, régionale ou nationale.

Cet objectif visera à estimer, pour les 3 espèces concurrentes les plus fréquentes déterminées dans le chapitre 3 et à une échelle spatiale nationale, l'effet du couvert de la végétation concurrente sur le couvert de régénération ligneuse. Cet objectif est abordé dans le chapitre 5 de la thèse.

- **Objectif 4 : Quantifier des surfaces de présence et de forte abondance actuelles et prédites lors de l'ouverture de la canopée des principales espèces concurrentes**

L'estimation des surfaces concernées par un fort recouvrement d'espèces concurrentes est un préalable indispensable à la quantification des enjeux sylvicoles associés au renouvellement de ces surfaces forestières.

Cet objectif vise à estimer les surfaces de forêts où les 3 principales espèces concurrentes les plus fréquentes déterminées dans le chapitre 3 sont présentes à fort recouvrement, ou susceptibles de le devenir lors de l'ouverture de la canopée.

Le chapitre 3 donne des estimations de surfaces forestières où ces 3 espèces sont présentes avec un fort recouvrement, et le chapitre 6 modélise la présence et l'abondance de ces 3 espèces en fonction de variables stationnelles, climatiques et de la canopée du peuplement adulte.

---

---

## Chapitre 2 : Méthodologie générale

---

---

### 2.1. Démarches employées pour analyser les interactions entre végétation concurrente et régénération ligneuse

L'étude des relations entre les espèces compétitrices du sous-étage et la régénération des forêts est un sujet largement couvert par la littérature scientifique. À ce titre, plusieurs types d'approches sont mises en œuvre par ces études. Par la suite, nous nous intéressons aux deux approches les plus fréquemment utilisées dans l'étude des interactions entre végétation concurrente et régénération ligneuse, l'approche expérimentale et l'approche par observation.

#### 2.1.1. *L'approche expérimentale*

Une large proportion des études visant à étudier l'impact de la végétation concurrente sur la régénération des forêts se base sur une démarche expérimentale.

Dans ce cadre, les chercheurs mettent en place une ou plusieurs expérimentations visant à faire évoluer un ou plusieurs paramètres (par exemple le pourcentage de recouvrement d'espèces concurrentes) et d'étudier leur effet sur une variable d'intérêt (par exemple la hauteur des semis ou leur taux de survie), tout en gardant les autres paramètres sous contrôle. Il s'agit le plus souvent :

1. D'expérimentations en pot, généralement sous serre (Fernandez et al., 2020, 2021; Gaudio et al., 2011b; Timbal et al., 1990; Vernay et al., 2016). Dans ces études, les conditions du milieu telles que l'humidité, la température, la disponibilité en eau et la fertilité sont strictement contrôlées, et les expérimentateurs ne font varier qu'un, voire deux paramètres afin d'étudier leur impact sur une variable d'intérêt concernant la régénération ligneuse.
2. D'expérimentations en forêt, où les conditions sont également partiellement contrôlées (Dolling, 1996; George and Bazzaz, 1999; Ghorbani et al., 2006; Humphrey and Swaine, 1997; Ssali et al., 2019). Ici, les conditions de disponibilité en eau et de températures ne sont pas contrôlées par l'expérimentateur, mais celui-ci peut néanmoins limiter la variabilité des paramètres physiques comme la fertilité ou la disponibilité en eau, en choisissant une parcelle d'expérimentation homogène, ainsi qu'en répétant les modalités expérimentales au sein de blocs expérimentaux homogènes.

Le principal atout de l'approche expérimentale est qu'elle permet de découpler l'effet de paramètres qui évoluent normalement de façon concomitante dans l'écosystème. Les conditions du milieu étant contrôlées, les changements observés dans la variable d'intérêt de l'étude peuvent être directement rattachés aux modalités expérimentales. Les études par expérimentation permettent donc de prouver l'existence de phénomènes complexes, dont l'existence est difficilement démontrable hors d'une expérimentation, ou d'identifier les

causes des variations de la variable d'intérêt. C'est par exemple le cas de l'allélopathie entre la molinie bleue (*Molinia caerulea* (L.) Moench) et le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), qui était pressenti depuis de nombreuses années (Timbal et al., 1990) mais seulement récemment documenté précisément (Fernandez et al., 2021).

En revanche, la démarche expérimentale présente également plusieurs inconvénients expliquant que de nombreuses études ne font pas appel à elle. Tout d'abord, la mise en place d'une démarche expérimentale, particulièrement dans le cadre forestier, représente un investissement important. En raison de la croissance lente des espèces arborées, et en particulier de certaines essences, la mise en place d'une expérimentation demande souvent un suivi pluriannuel, voire étalé sur une décennie d'arbres n'atteignant pas l'âge adulte lors de l'expérimentation. Les coûts occasionnés par la mise en place d'une expérimentation sont par conséquent élevés, et durables dans le temps (Skovsgaard et al., 2006).

Par ailleurs, les résultats obtenus dans les études expérimentales ont une validité spatiale inconnue. Réalisées en serre dans des conditions contrôlées, ou dans un peuplement forestier, l'application des résultats à des conditions biotiques, de sols ou de climat différentes n'est pas garantie, et nécessitent pour être généralisée soit d'autres études complémentaires dans des zones géographiques différentes, soit une approche différente.

### ***2.1.2. L'approche par observation***

Une autre méthode consiste à approcher le problème non plus par expérimentation mais par observation. Dans ce cas, les chercheurs se posent en observateurs d'une ou plusieurs variables d'intérêt en fonction de divers facteurs, mais sans intervention de leur part sur l'environnement où se font les observations. L'approche par observation est souvent utilisée en médecine et en sciences sociales (Gilmartin-Thomas et al., 2018).

Dans l'étude des interactions entre la végétation concurrente et la régénération ligneuse, plusieurs publications utilisent cette approche pour surmonter les inconvénients cités plus haut des études expérimentales (Harmer and Morgan, 2007; Pages and Michalet, 2003; Ssali et al., 2018). En particulier, les études basées sur l'observation sont beaucoup plus faciles à mettre en place puisqu'elles ne nécessitent pas d'importants investissements dans des installations expérimentales, et permettent par exemple de multiplier les points d'observation afin d'élargir le champ d'application des résultats.

La mise en place d'une étude par observation présente néanmoins un défaut majeur : elle permet facilement d'identifier des corrélations entre facteurs, mais difficilement de déterminer un lien de causalité entre une ou plusieurs variables  $x$  et la variable  $y$  d'intérêt, du fait que les autres paramètres du système ne sont pas contrôlés. Enfin, bien qu'étant moins lourdes à mettre en place qu'une expérimentation, la réalisation de nombreuses observations représente tout de même un investissement non négligeable en temps.

### ***2.1.3. Un cas d'approche par observation dans le domaine forestier : utilisation des inventaires forestiers nationaux***

Les inventaires forestiers nationaux apportent une alternative intéressante aux démarches par expérimentation, en produisant une grande quantité de données homogènes, échantillonnées de façon statistique, sur de larges territoires. À ce jour, peu d'études concernant la régénération ligneuse utilisent des données d'inventaires forestiers nationaux. Ces études sont pour la plupart très récentes et apportent des résultats innovants en raison de leur large validité géographique (Borderieux et al., 2021; De Lombaerde et al., 2019; Käber et al., 2021; Kolo et al., 2017; Poschenrieder et al., 2018; Vayreda et al., 2013).

Les inventaires forestiers existent depuis la fin du Moyen-Âge, avec pour but d'estimer les stocks de bois et ainsi éviter les risques de pénurie de bois, du temps où cette ressource était essentielle pour les besoins de chauffage et de construction notamment. Les premiers inventaires modernes basés sur des échantillons statistiques remontent quant à eux au début du XXe siècle en Scandinavie et aux États-Unis : 1919 en Norvège, 1921 en Finlande, 1923 en Suède et 1928 aux États-Unis. Pour les autres pays européens, les premiers inventaires forestiers remontent à la fin des années 50 (en France), aux années 60 (Autriche, Espagne) voire aux années 80 (Suisse) (Maltamo, 2021; Tomppo et al., 2010a).

Initialement fortement orientés vers des objectifs de suivi de la ressource en bois (dimensions et dynamiques des volumes de bois sur pied, composition et structure des peuplements), ils se sont progressivement enrichis pour également prendre en compte des données écologiques et de biodiversité, des données de santé des forêts, sur le rôle de protection des forêts ainsi que sur leurs fonctions socio-économiques (Tomppo et al., 2010b).

En France, l'inventaire forestier national (noté par la suite IFN) a vu le jour en 1958. Depuis 2005, l'inventaire est organisé à partir d'une grille de 1 km de côté, dans laquelle sont répartis aléatoirement des points de relevés. Parmi l'ensemble des points classés par photo-interprétation comme étant forestiers, un sous-échantillon de points fait l'objet d'une visite sur le terrain. Ce sous-échantillon est divisés en 5 parties égales, de façon à ce qu'au bout de 5 ans l'ensemble de la grille de points d'inventaire soit parcouru. Dans les zones forestières homogènes telles que les Landes de Gascogne, dans les forêts de type garrigue ou maquis à faible intérêt sylvicole ainsi que dans les zones de montagne peu accessibles, l'intensité d'échantillonnage est diminuée. À l'inverse, l'intensité d'échantillonnage est augmentée dans les zones populicoles (IGN, 2018; Robert et al., 2010).

Une des principales forces des données de l'IFN est la capacité de passer par calcul statistique de données ponctuelles à des données de surfaces. En effet, grâce à une procédure de calcul, à chaque point d'inventaire forestier est associée une surface forestière calculée à partir de l'intensité d'échantillonnage au niveau du point. Une incertitude est également calculée, et permet de juger de la qualité de l'estimation de surface (Robert et al., 2010).

Par rapport à une démarche expérimentale, l'emploi d'une démarche par observation basée sur l'utilisation des données d'inventaires forestiers présente comme principal avantage d'offrir l'accès à un vaste jeu de données réparti sur l'ensemble du territoire national, voire même européen depuis l'objectif affiché au cours des dernières années de favoriser

l'interopérabilité entre les inventaires nationaux (Alberdi et al., 2016; Gschwantner et al., 2019; Leban and Bontemps, 2016; Mauri et al., 2017).

Concernant l'inventaire forestier français, un de ses avantages notables est la disponibilité de données très variées mesurées avec un protocole homogène et concernant la biodiversité, la productivité des peuplements, l'écologie des placettes d'inventaire et les habitats naturels. Le nombre très important du nombre de points IFN (plus de 90 000 points entre 2006 et 2019) sont réalisés dans une grande diversité de peuplements, de conditions climatiques et d'espèces de végétation concurrente.

Cette diversité de données disponibles ouvre des perspectives intéressantes d'études croisant ces différents facteurs à coût réduit par rapport à la mise en place d'une expérimentation. L'autre avantage majeur d'utiliser les données de l'inventaire forestier est la possibilité de transformer les données ponctuelles (placettes d'inventaire) en données de surfaces forestières, applicables à diverses échelles écologiques, administratives, de gestion...

L'utilisation des données d'inventaire forestier ne constitue néanmoins pas une panacée, et présente plusieurs défauts importants, listés ci-dessous :

1. Les variables relevées dans les inventaires forestiers peuvent ne pas être précisément adaptées aux questions scientifiques des études qui les utilisent. Lors de l'utilisation des données de l'IFN dans un travail de recherche, il est donc important de construire les questions de recherches au regard des données déjà disponibles dans les bases de données de l'IFN.

2. Les données de l'IFN français ne donnent pas accès aux objectifs sylvicoles, ni aux opérations de gestion des parcelles où sont effectués les relevés. Cela peut poser problème car la gestion forestière peut avoir des effets importants sur la composition du peuplement en favorisant des essences objectif au profit d'essences accompagnatrices ou indésirables. Elle influence aussi la composition du sous-étage notamment via la gestion de la végétation du sous-bois.

3. Comme toute approche par observation, l'utilisation des données de l'IFN permet de mesurer des associations statistiques entre variables, mais il est en revanche complexe de passer des corrélations observées à des causalités, et en raison de la potentielle présence de facteurs confondants, c'est-à-dire des variables influençant à la fois la variable à prédire et les variables expliquées, induisant des biais dans les analyses

4. Enfin, la grande majorité des variables de l'IFN ne sont relevées qu'une seule fois. Il s'agit donc d'un inventaire ponctuel, à l'opposition d'inventaires permanents tels que RENECOFOR (Ulrich, 1995) ou l'observatoire post-tempête (Dietz, 2020). Le défaut de cet inventaire ponctuel est qu'il ne donne qu'une image à un instant donné du peuplement, sans possibilité d'y étudier une dynamique temporelle. Cet aspect est particulièrement problématique dans des peuplements ayant récemment subis des changements importants, comme par exemple une forte ouverture du couvert ou le broyage de la végétation du sous-bois. Les données IFN ne permettent par conséquent pas d'étudier des aspects dynamiques des peuplements forestiers.

## 2.2. Démarche de la thèse

Notre étude a pour objectifs de réaliser une évaluation à échelle géographique nationale de l'impact de la végétation concurrente sur la capacité de renouvellement des écosystèmes forestiers. Une approche par observation en utilisant les données d'inventaire forestier national paraît donc particulièrement adaptée dans ce cas, puisqu'elle permet une approche basée sur les nombreux contextes écologiques présents en France, sur plusieurs espèces concurrentes et plusieurs essences ligneuses.

**Cette thèse s'appuie sur les données de l'IFN car elles permettent notamment de répondre à notre objectif général en donnant :**

- des estimations de surfaces, de l'incertitude associée à ces calculs de surfaces. Ces enjeux sont impossibles à estimer par approche expérimentale ou par échantillonnage d'un faible nombre de peuplements forestiers ;
- un nombre important de variables permettant d'étudier les interactions entre la végétation concurrente et la régénération ligneuse pour de nombreuses espèces et essences, dans des conditions de peuplements, climatiques et stationnelles très variées.

Conscients des quatre inconvénients principaux associés aux données de l'IFN et détaillés au paragraphe précédent, nous avons essayé durant la thèse d'y palier des façons suivantes :

- Les variables relevées dans les inventaires forestiers peuvent ne pas être précisément adaptées aux questions scientifiques des études qui les utilisent.

Cette thèse s'intéresse de près à l'interaction entre la végétation concurrente et la régénération ligneuse.

Il n'existe à ce jour aucune donnée mesurant spécifiquement le couvert de la régénération ligneuse dans les données de l'IFN. La variable utilisée dans cette thèse comme estimation du couvert de la régénération ligneuse est la donnée « abondnr », mesurant les classes d'abondance-dominance de l'intégralité des espèces du sous-bois. Cela comprend l'ensemble des espèces non-ligneuses (herbacées, mousses et fougères), et les espèces ligneuses (arbres et arbustes) n'atteignant pas 7,5 cm de diamètre à hauteur de poitrine. Ce qui est appelé « régénération ligneuse » dans cette thèse inclut donc des semis tout comme des arbres n'atteignant pas ce seuil de 7,5 cm de diamètre à hauteur de poitrine. D'autres données présentes dans l'IFN permettent néanmoins d'effectuer une estimation du recouvrement de la régénération ligneuse de moins de 2 m de haut. Ces données complémentaires et la méthodologie précisément employée sont présentées dans la section « Material and methods » du chapitre 5.

- Les données de l'IFN français ne donnent pas accès aux objectifs sylvicoles, ni aux opérations de gestion des parcelles où sont effectués les relevés.

Certaines données de l'IFN peuvent attester d'opérations de gestion récentes ont été effectuées (broyage de la végétation, coupe), et ont été systématiquement retirés des analyses. En effet dans ces points, la végétation du sous-bois (incluant la régénération



ligneuse et les espèces concurrentes) ne peut pas être considérée comme étant à l'équilibre avec son milieu.

Une autre approche permettant d'apporter des informations relatives à la gestion forestière est la combinaison avec des données complémentaires, issues d'autres sources que les données IFN. Dans le cadre du chapitre 3, par exemple, nous comparons les données IFN avec des données issues d'une enquête de questionnaires forestiers, ce qui nous permet de prendre en compte les objectifs sylvicoles dans certaines de nos analyses.

- Comme toute approche par observation, l'utilisation des données de l'IFN permet de mesurer des associations statistiques entre variables, mais il est en revanche complexe de passer des corrélations observées à des causalités

Ce problème, propre aux approches par observation, ne peut pas être résolu complètement et a été identifié comme l'un des principaux points de vigilance de cette thèse.

Nous avons tenté d'utiliser des modèles statistiques adaptés afin d'explicitier les relations entre variables et permettre d'isoler la corrélation entre une variable explicative et une variable expliquée, toutes choses étant égales par ailleurs. Les effets corrélatifs obtenus ont été interprétés et discutés au regard de la littérature, et notamment sur des études basées sur des approches expérimentales.

- Enfin, la grande majorité des variables de l'IFN ne sont relevées qu'une seule fois. Il s'agit donc d'un inventaire ponctuel [...] sans possibilité d'y étudier une dynamique temporelle.

Le caractère ponctuel de l'IFN empêche toute possibilité d'effectuer des études de dynamique temporelle dans les points d'inventaire. L'autre inconvénient du caractère ponctuel de l'IFN est qu'il peut aussi occasionner des erreurs. Dans le cas d'un inventaire effectué peu de temps après une coupe, les données donnent à une image à un instant précis ne correspondant pas à une situation d'équilibre entre la végétation du sous-bois et les conditions du milieu. Durant la thèse nous n'avons donc pas effectué d'analyses de dynamique temporelle, et avons éliminé de nos analyses les points où des opérations de gestion récentes ont été détectées.

Les deux sous-chapitres suivants indiquent les principales sources de données et méthodes d'analyse employées durant la thèse. Les données précisément utilisées ainsi que le détail des méthodes statistiques utilisées au sein de chaque chapitre sont précisés dans les sections « Material and methods » de chaque chapitre et ne sont pas répétées ici.

## 2.3. Principales sources de données utilisées

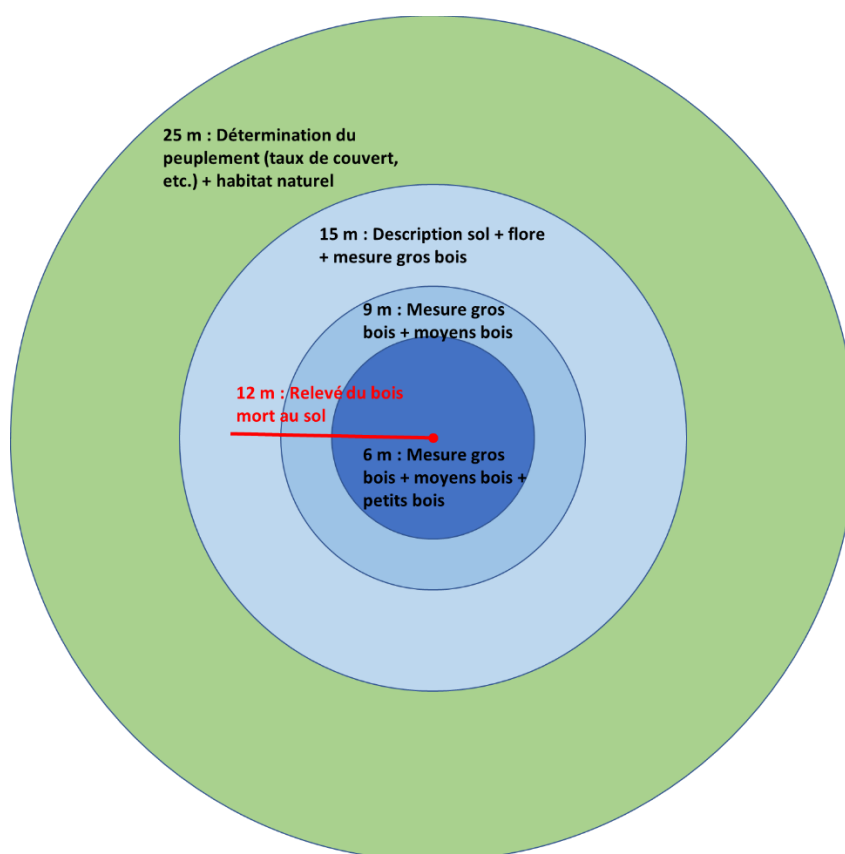
### 2.3.1. Les données de l'IFN

Entre 2005 et 2019, 93043 points d'inventaire en France métropolitaine ont été visités par les agents de l'IGN. Ces points recourent des climats très variés avec des températures moyennes annuelles allant de 1.6°C à 16.9°C, des précipitations annuelles allant de 472 mm à 2284 mm (source : Météo France), ainsi que des conditions édaphiques et sylvicoles très variées.

Sur ces 93043 points, les paramètres suivants sont étudiés (IGN, 2018) :

- Les mesures faites sur les arbres incluent l'identification des espèces présentes sur chaque point d'inventaire, les dimensions des arbres (circonférence à hauteur de poitrine, hauteur totale, volume estimé), l'accroissement sur 5 ans, des variables de qualité du bois ainsi qu'une estimation du volume. Les petits bois (diamètre à hauteur de poitrine compris entre 7,5 cm et 22,5 cm) sont mesurés sur une placette circulaire de 6 m de rayon, les bois moyens (diamètre à hauteur de poitrine compris entre 22,5 cm et 37,5 cm) sur une placette circulaire de 9 m et les gros bois (diamètre à hauteur de poitrine supérieur à 37,5 cm) sur une placette circulaire de 15 m. Au total, 23 variables (en 2019) concernant les arbres sont disponibles dans la base de données de l'IFN accessible au public. Les données principalement utilisées dans la thèse sont les données de circonférence, utilisées pour calculer la surface terrière. La surface terrière sert d'indicateur des conditions de lumière du sous-étage, en complément d'autres variables (Comeau et al., 2006; Comeau, 2002; Perot et al., 2017).
- Le bois mort est également décrit via le diamètre, l'essence et le degré de décomposition des bois morts au sol.
- La description du sol et de l'humus comprend plus de 15 variables différentes, dont la texture des différents horizons du sol, des informations sur la roche mère et les éléments grossiers, le type d'humus présent et la présence d'hydromorphie temporaire ou permanente.
- La composition floristique, ainsi que la classe d'abondance-dominance de chaque espèce floristique est décrite pour chaque point d'inventaire sur une placette circulaire de 15 m de rayon. La donnée de recouvrement floristique utilisée dans la thèse, « *abondnr* », correspond à l'abondance-dominance des espèces concurrentes ainsi que de la régénération ligneuse. Dans la donnée *abondnr*, la régénération ligneuse correspond à l'ensemble des ligneux dont le diamètre à hauteur de poitrine est inférieur à 7,5 cm. La composition floristique sert également au calcul de variables écologiques bioindiquées permettant d'estimer le niveau de fertilité, de disponibilité en eau dans les points d'inventaires. Dans la thèse, on considèrera comme abondantes les espèces concurrentes quand leur recouvrement sera supérieur à 50 % (voir chapitres 3 et 4).

- Une description détaillée du peuplement, indiquant notamment la présence de traces de gestion, la composition de la canopée et la structure du peuplement sont renseignées sur une placette circulaire de 25 m de rayon. Les principales données utilisées dans la thèse sont le taux de couvert libre, et le taux de couvert absolu. Le taux de couvert libre correspond au ratio entre la surface de houppier accédant à la lumière et la surface totale de la placette d'inventaire, et est compris entre 0 et 100 %. Le taux de couvert absolu correspond au ratio entre la surface totale de houppier et la surface de la placette d'inventaire, et peut dépasser 100 % dans le cas où plusieurs strates coexistent dans le peuplement.
- Une description de l'habitat naturel potentiel est réalisée, basée sur la composition floristique des peuplements et d'autres variables écologiques (notamment la topographie et l'altitude). La qualification de l'habitat est issue de l'adaptation de la classification CORINE land cover (Buttner et al., 2004) pour la forêt française, et réalisée sur la même placette circulaire de 25 m de rayon que celle utilisée pour la description du peuplement.



*Figure 2.1 : Schéma des différentes données mesurées sur le terrain dans les données IFN*

### ***2.3.2. La base de données EcoPlant***

La base de données EcoPlant (Gégout et al., 2005) est basée sur un réseau de placettes réparties dans toute la France métropolitaine, sur lesquelles ont été réalisés un inventaire floristique ainsi qu'une série de mesures physiques et chimiques en laboratoire sur les horizons du sol (telles que le pH, le C/N, la présence de calcaire actif, ...). Sur chaque point d'inventaire, les principaux paramètres climatiques issus du modèle AUREHLY sont également renseignés.

Dans cette thèse, cette base de données est utilisée afin de récupérer les valeurs bioindicatrices d'un grand nombre d'espèces calculées comme la valeur optimale pour l'espèce des paramètres tels que le pH, le C/N, l'engorgement temporaire et permanent, ainsi que plusieurs variables climatiques.

Le calcul de la moyenne des valeurs indicatrices des espèces présentes dans chaque relevé d'inventaire permet d'estimer une valeur bioindiquée de pH, C/N ou d'engorgement sur chaque placette d'inventaire forestier (Gégout et al., 2003). Cette méthode de bioindication a déjà été utilisée avec succès dans plusieurs publications forestières (Coudun and Gégout, 2007; Piedallu et al., 2016; Rizzetto, 2017)

### ***2.3.3. Les données climatiques DIGITALIS***

Afin d'associer des données climatiques à chaque point d'inventaire forestier, les données de la base DIGITALIS ont été utilisées.

Dans cette base de données, les précipitations, les températures, le rayonnement solaire, l'évapotranspiration (ETP) et les bilans hydriques mensuels et annuels sont calculés sur la période de référence 1961-1990, à l'aide des données des stations Météo France, et interpolés à l'ensemble du territoire par une méthode détaillée dans Ninyerola et al. (2000) et (Richard, 2011).

Il est à noter que les variables climatiques ont été calculées pour l'ensemble des points de l'inventaire forestier en utilisant les coordonnées « floutées », les coordonnées exactes des points IFN étant confidentielles. Dans les zones à forts reliefs, les estimations climatiques peuvent donc potentiellement varier de leurs valeurs réelles.

### ***2.3.4. Les données de densité de gibier***

La donnée d'abrouissement de l'IFN indique sur chaque point d'inventaire forestier la présence ou l'absence de traces d'abrouissement. Cette donnée ne permet pas de quantifier finement la densité de grands ongulés localement, et nécessite l'utilisation de données extérieures pour mieux estimer ce facteur, capable d'influencer grandement la composition du sous-étage et le couvert de la régénération ligneuse.

L'Office Français de la Biodiversité (OFB) donne accès aux statistiques départementales de chasse sur la période 1973-2017. Ces données sont disponibles sur la page suivante : <https://www.ofb.gouv.fr/les-especes-chassables>. Pour chaque point de l'IFN, une moyenne de la pression d'ongulés est calculée sur les 5 années précédant la date du relevé,

et à l'aide des valeurs métaboliques de base des principaux grands ongulés trouvés en France, tel que présenté dans Clarke et al. (2010) et White and Seymour (2005).

Malheureusement, du fait de la faible résolution de cette donnée (échelle départementale), la variable de pression d'ongulés ne s'est presque jamais avérée significative dans les modèles réalisés dans les différents chapitres de cette thèse, et son utilisation n'a pas été soulignée dans les chapitres suivants.

### ***2.3.5. La base de données BaseFlor***

La base de données BaseFlor regroupe plusieurs types d'informations utilisées au cours de cette thèse : (1) Des valeurs indicatrices, avec l'utilisation des valeurs indicatrices d'Ellenberg (Ellenberg et al., 1992), largement utilisées dans la littérature, et des valeurs indicatrices de Julve, qui sont des valeurs indicatrices équivalentes à celles d'Ellenberg mais appliquées aux espèces et au contexte français (Julve, 1998) ; (2) les types biologiques de chaque espèce, documentés par Julve (1998) et basés sur la classification de Raunkiær et al. (1934).

## **2.4. Analyses mises en œuvre dans la thèse**

Une grande partie du travail de cette thèse repose sur la modélisation de la présence et de l'abondance des espèces du sous-bois.

Le sous-bois (« understory » en anglais dans les chapitres suivants) comprend d'une part la végétation accompagnatrice incluant potentiellement des espèces de végétation concurrente, et d'autre part les jeunes ligneux comprenant des essences objectif et des essences d'accompagnement.

### ***2.4.1. Modèles de niche corrélatifs et mécanistes***

La modélisation de la présence-absence d'une grande variété d'espèces est très développée dans la littérature, que cela soit pour des espèces animales ou végétales (Allouche et al., 2006; Meyer et al., 2016; Wisz et al., 2013).

Plusieurs grands types de modèles existent pour modéliser la probabilité de présence d'une espèce. Parmi ceux-ci, les modèles de niche (Species Distribution Models ou SDM en anglais par la suite) basés sur les présences et les absences des espèces dans la nature, dits corrélatifs, et les modèles basés sur des processus, dits mécanistes.

L'explosion du nombre de publications utilisant des modèles de présence au cours des dernières décennies relève en grande partie du développement impressionnant de l'utilisation des modèles de niche corrélatifs (Allouche et al., 2006). Ces modèles permettent de relier statistiquement la présence d'espèces à des variables environnementales, et de prédire leur niche écologique. Le fort développement de cette approche statistique est notamment lié à l'augmentation du nombre des bases de données écologiques incluant des informations de présence d'espèces (Allouche et al., 2006). À ce titre, les données d'inventaire forestier se prêtent particulièrement bien à la modélisation de la niche des

espèces végétales forestières, puisqu'elles fournissent un grand nombre d'observations concernant la composition du sous-bois, ainsi qu'un large éventail de données écologiques (cf. paragraphe 2.2.1.). En revanche, l'application de ces modèles lors de changements d'échelle spatiale et/ou temporelle, comme l'anticipation des effets du changement climatique sur l'aire de répartition des espèces, est de plus en plus contestée dans la littérature pour les mauvais résultats obtenus (Fourcade et al., 2018; Journé et al., 2020; Kearney and Porter, 2009).

Une alternative à l'utilisation de modèles basés sur des occurrences est l'utilisation de modèles mécanistes, basés sur les processus influençant la présence des espèces comme la capacité d'acquérir des ressources, de germer et de survivre des semis en fonction des conditions environnementales (Buckley et al., 2010; Evans et al., 2016; Kearney and Porter, 2009). L'utilisation de modèles mécanistes, sous condition que les mécanismes de la présence de l'espèce modélisée soient très bien connus, est censée faciliter les extrapolations spatiales ou temporelles (Buckley et al., 2010).

En revanche, ces modèles ne s'avèrent souvent pas supérieurs aux modèles corrélatifs en raison du besoin de connaître très finement la biologie et l'écologie des espèces modélisées. Des données fines, souvent issues de données expérimentales, sont également nécessaires en entrée dans ces modèles. À ce titre, les modèles mécanistes appliqués à la distribution d'espèces sont plus complexes à mettre en œuvre et moins régulièrement utilisés pour réaliser des modèles de niche, et leur application semble limitée dans un futur proche aux espèces dont l'écophysiologie est la mieux documentée.

**Cette thèse repose sur l'utilisation de modèles de niches corrélatifs, permettant de modéliser aisément la répartition d'un grand nombre d'espèces et d'utiliser des données de l'IFN, du moment que quelques précautions, comme l'absence d'extrapolation spatiale ou temporelle, sont mises en œuvre.**

#### ***2.4.2. Modèles d'abondance***

L'abondance des espèces est une donnée très fréquemment étudiée, pour une grande diversité d'espèces (plantes et animaux notamment). Selon les espèces, la nature des données d'abondance est variable et peut consister en un nombre d'individus observés, ou une densité d'individus par unité de surface par exemple.

Dans le cadre de l'abondance d'espèces végétales, l'abondance des espèces est fréquemment estimée à l'aide d'une échelle dite d'abondance-dominance, représentant le recouvrement et le nombre d'individus de chaque espèce présente sur la placette étudiée proposée par Braun-blanquet (1932). Les variables basées sur ce modèle peuvent être qualifiées d'ordinales, constitué de niveaux non continus mais ordonnés, comme le serait par exemple une échelle constituée des niveaux « faible », « modéré » et « fort » (Agresti, 2002).

Le recouvrement floristique utilisé par l'IFN, incluant le recouvrement de la régénération ligneuse, est renseigné comme une variable ordinale sur le modèle de Braun-blanquet (1932). L'analyse de cette donnée ordinale implique l'utilisation de méthodes statistiques adaptées (Agresti, 2007, 2002; Ananth and Kleinbaum, 1997; Guisan and Harrell, 2000; Harrell, 2001). L'utilisation de ces techniques est moins diffusée que celle des modèles linéaires et des modèles linéaires généralisés dans la littérature.

Dans la littérature, la modélisation de l'abondance de la régénération ligneuse utilise le plus souvent des informations concernant un nombre de tiges par unité de surface (Axer et al., 2021; Kolo et al., 2017; Shen and Nelson, 2018). Quelques publications utilisent les données d'inventaires forestiers pour modéliser la régénération ligneuse (Borderieux et al., 2021; Kolo et al., 2017; Monteiro-Henriques and Fernandes, 2018; Vayreda et al., 2013). En revanche, à notre connaissance, seuls Borderieux et al. (2021) ont utilisé les données de l'inventaire forestier français pour modéliser le recouvrement de la régénération ligneuse. Concernant les autres espèces du sous-étage et notamment les espèces compétitrices, leur abondance a souvent été étudiée en fonction d'un ou plusieurs facteurs écologiques, incluant souvent la lumière (Gaudio et al., 2011a, 2008; Gobin et al., 2015; Tolhurst and Burgman, 1994; Van Couwenberghe et al., 2011).

**Le travail qui suit, et en particulier le chapitre 6, repose sur l'utilisation de modèles ordinaux basés sur les données de l'IFN, qui ont été privilégiés en raison du caractère ordinal des données floristiques, incluant les données de régénération ligneuse ainsi que les données de recouvrement floristiques.**

---

---

## Chapitre 3 : Étude des principales espèces nécessitant un contrôle pour permettre le bon déroulé du renouvellement forestier

---

---

Article publié dans les annals des sciences forestières : Dumas, N., Dupouey, J.-L., Gégout, J.-C., Boulanger, V., Bontemps, J.-D., Morneau, F., Dalmaso, M., Collet, C., 2022. Identification and spatial extent of understory plant species requiring vegetation control to ensure tree regeneration in French forests. *Annals of Forest Science* 79, 41. <https://doi.org/10.1186/s13595-022-01160-w>

### Identification and spatial extent of understory plant species requiring vegetation control to ensure tree regeneration in French forests

#### Key message

Fifteen species are most susceptible to require vegetation control during tree regeneration in the range of our study. Among these 15 species, *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* cover each more than 300 000 ha of open-canopy forests.

#### Abstract

##### Context

Vegetation control, i.e., the reduction of competitive species cover, is often required to promote tree seedling establishment during the forest regeneration stage. The necessity to control understory vegetation largely depends on the species to be controlled. In order to plan forest renewal operations, it is critical to identify which species require vegetation control during the regeneration stage and to quantify the forest area affected by these species.

##### Aims

We aimed at identifying the main species requiring vegetation control and at estimating the forest area they cover at the national level.

##### Methods



Using National Forest Inventory data, we created four indicators based on two levels of plant cover, cross-referenced with two levels of canopy opening, and compared them to the outcome of a survey of forest manager practices.

## Results

The best indicator was the one that represented the proportion of forests with open canopy where the species was present with a large cover in the understory. In non-Mediterranean France, according to the indicator, a total of 15 species were found to frequently require vegetation control during the tree regeneration stage. *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea* and *Rubus fruticosus* were the main species and each covered more than 300,000 ha of forest with open canopies, representing about 13% of the total forest area with open canopies outside of the Mediterranean area.

## Conclusions

Forests covered by species requiring vegetation control according to forest managers represent a large share of the forest area undergoing regeneration. This study provides the first list of species that require vegetation control based on a methodological protocol that makes it possible to calculate the area associated with each species.

## Keywords

National Forest Inventory. Survey. Plant competition. Species cover. Species presence.

## 3.1. Introduction

Forest understory plant species may have adverse effects on tree regeneration (De Lombaerde et al., 2021; Wagner et al., 2006) by slowing down or stopping the regeneration process for a time period that ranges from a few years up to more than a century in some extreme cases (Mallik, 2003; Royo and Carson, 2006; Thrippleton et al., 2018, 2016). Understory species interact with crop tree seedlings through competition for light, water or nutrients, allelopathy, or the creation of a physical barrier, which may have adverse effects on tree seedling development (Fernandez, 2019; Mallik, 2003; Ssali et al., 2018). A wide range of vegetation control methods (i.e., the reduction of competitive species cover to promote crop tree species growth and survival), including mechanical site preparation, herbicide application, manual cutting and prescribed burning, were developed to reduce the cover of competitive plant species and to facilitate crop tree regeneration.

Regardless of the method used, vegetation control always induces environmental and financial costs. The negative impacts of herbicides on soil and water quality as well as on biodiversity are well documented and, as a result, herbicides are less and less used around the world (Guynn et al., 2004). Mechanical site preparation, often used as an alternative to herbicides, may have adverse effects on soil structure and long-term fertility (Aust et al., 2004; Collet et al., 2021; Sutinen et al., 2019) as well as on plant communities (Newmaster et al., 2007). Similarly, other vegetation control methods also disturb the vegetation and the

soil and have been shown to have long-term environmental impacts (McCarthy et al., 2011). Economic analyses show that although most vegetation control methods are economically viable, they usually represent a large share of the overall regeneration costs. Consequently, reducing these costs is a critical step in the development of cost-effective forest management practices (Bell et al., 1997; Homagain et al., 2011). Serious debates are now taking place concerning the vegetation control operations that should be performed to enable successful regeneration while reducing their environmental impacts, at an acceptable economic cost (Espelta et al., 2003). In each regenerating forest stand, decisions to control the vegetation as well as the choice of the appropriate method depend on management objectives, site characteristics and understory plant species to be controlled (Richardson et al., 2006). Decision support tools to assess the need to control the vegetation, which suggest appropriate methods to be applied and provide estimations of the associated costs, are available in many forest regions around the world (Richardson et al., 2006). These approaches primarily target the forest stand scale and require a full diagnosis based on a description of vegetation type, site characteristics and management objectives.

Policies, incentives and practical guidelines that influence the choice of methods to be used are defined at large spatial scales — regional, national or continental — and determine the overall technical, economic and environmental impacts of forest vegetation management. This guidance depends on the analysis of the same characteristics (vegetation, site, management objectives) used for decision-support tools developed at the stand scale but, instead, applied at a larger spatial scale. However, most diagnostic approaches developed at the stand scale cannot be used at a larger scale, and new approaches are required. A first step is to perform a vegetation diagnosis method at regional or national scale that could (1) identify the understory plant species that may substantially reduce the establishment and growth of young trees, and (2) quantify the forest area where these plant species may be problematic for tree regeneration. Based on the vegetation diagnosis and additional information about site types and management objectives, the next steps would be to define vegetation control methods that may be applied on each vegetation type and to quantify their overall impact at a large spatial scale, given the environmental and economic impacts of these methods.

Previous attempts to identify species requiring vegetation control were based on literature searches (De Lombaerde et al., 2018) or expert knowledge (Frochot et al., 2002; Gjerstad and Barber, 1987; Newton et al., 1987; Walstad et al., 1987), but did not make it possible to quantify their spatial extent. Estimating the spatial extent requires large-scale quantitative data on the distribution of understory plant species, which may be provided by National Forest Inventory (NFI) programs. In many countries, NFI data include understory vegetation and ecological attributes of forests (Tomppo et al., 2010b), potentially making it possible to study plant species likely to require vegetation control. In addition, analyses based on NFI data may be easily applied at different geographical scales, from small forest regions to countries. They are based on sampling protocols that reduce sampling biases, even at large geographical scales. In many countries, NFI data are already available and do not require additional data collection. Finally, NFI data were designed to derive quantitative estimates of various forest characteristics and can be used to estimate the surface areas of forest stands covered by different understory plant species. However, in many NFI programs, data contain little information about management objectives and silvicultural

operations performed in the stand, which may limit the options necessary to analyze the need to perform vegetation control operations in the studied stand types.

The approach based on expert knowledge may be used to assess silvicultural objectives through local knowledge and personal expertise (Raymond et al., 2010). Such expert knowledge may range from informal personal communication to formal surveys of large groups of forest managers and may form an appropriate basis if implemented with a representative sampling of management units (Biemer and Lars, 2003). However, expert surveys present several limits inherent to the methodology (e.g., time and cost, low response rate if the survey is not appropriately designed, potential biases in the analysis), which reduce their use and potential applications. To overcome the limitations of both of these methods, NFI data may be combined with stakeholder surveys that take technical considerations into account (Hegetschweiler et al., 2020).

The objective of our study was to identify which understory plant species are most frequently controlled by forest managers at large (regional or national) geographic scales, and to estimate the forest area affected by these species. Using French forests as a case study, we ran a survey to identify understory plant species that require vegetation control according to forest managers, we correlated NFI data with the survey results, and we used NFI data to quantify the forest area affected by each understory plant species.

## **3.2. Methods**

### ***3.2.1. Study area***

In metropolitan France, forests cover 16.8 million ha, representing 31% of the total area of France (IGN, 2019). They are located in Atlantic, continental, Mediterranean and mountainous climatic areas. Their latitude and longitude ranges as well as climatic averages data are given in Dumas et al. (2022, table I). Soil types range from extremely poor sandy soils to rich loamy or clay soils.

In our study, French forests were pooled into six large regions: North Atlantic, South Atlantic, subatlantic-lowland, subatlantic-mountainous, continental and Mediterranean regions that were defined by regrouping small ecological regions used by the French National Institute of Geographic and Forest Information (IGN, 2011). Pooling into large regions was necessary when implementing the survey described in Section 2.4.1, in order to use sampling regions that were large enough to encompass the spatial extent of units run by forest managers.

### ***3.2.2. Plant species and groups***

All plant species in the NFI database were pooled into nine groups: (1) Poaceae, Cyperaceae and Juncaceae, hereafter referred to as “Graminoids” (labeled “Gra” in figures); (2) ligneous species less than 8 m at maximum height (Julve, 1998), excluding Ericaceae species,

hereafter referred to as “Shrubs” (“Shr”); (3) species of the genus *Rubus* (“Rub”); (4) vines (“Vin”); (5) Ericaceae, referred to as “Ericaceous” (“Eri”); (6) ferns (“Fer”); (7) bryophytes, hereafter referred to as “Mosses” (“Mos”); (8) trees over 8 m at maximum height (Julve, 1998), including crop-tree species, hereafter referred to as “Trees” (“Tre”); and (9) other species that were all forbs, hereafter referred to as “Forbs” (“For”). Invasive species outside their natural range were excluded from the study because, according to preliminary analyses, they cover small areas in French forests and their geographical distribution significantly changed over the period covered by the NFI inventories used in our study.

### ***3.2.3. General approach***

We developed a three-step-approach to identify the understory species that are controlled to enable forest regeneration and to estimate the forest area impacted by these species (Figure 3.1):

(Step i) Using a preliminary list of 29 species thought to require vegetation control during the tree regeneration stage (Table A.1) according to a preliminary analysis that selected the species frequently showing high cover and potentially hindering tree regeneration, using NFI data (Box I in Dumas et al., 2022), we performed the following two analyses: (a) a survey among forest managers to identify and rank the main understory plant species that require vegetation control operations in order to enable successful forest regeneration; and (b) the construction of four indicators of the need to control understory plant species in order to enable successful forest regeneration, which were based on two levels of species cover crossed with two levels of canopy cover, and which used NFI data.

(Step ii) Among the NFI indicators that were built in step i, we selected the indicator that was best correlated with the survey results.

(Step iii) We applied the indicator that best correlated to survey results in step ii, on the 100 most frequent species with a large cover in the NFI database to (a) establish the final list of the main understory species requiring vegetation control during the tree regeneration stage, and (b) estimate the forest area affected by each of these species.

Three lists of species were used throughout our study:

A preliminary list of species potentially requiring vegetation control during the tree regeneration stage (Table A.1). It was built to initiate the work and, in particular, to select the species to be included in the survey of forest managers. We estimated that a maximum number of 30 species could be used in the survey so as to limit the time needed by the respondents to answer the survey. The list was based on a preliminary analysis presented in the Supplementary Materials (Box I in Dumas et al., 2022). It contained 29 species.

List of the 100 species most frequently showing a high cover in the NFI plots or requiring vegetation control during the tree regeneration stage according to the expert survey (Table A.1). The list was used to apply the best NFI indicator on a larger set of species and to identify understory species requiring vegetation control during the regeneration stage.

The final list of species requiring vegetation control during the tree regeneration stage, selected according to our best indicator applied to the 100-species list.

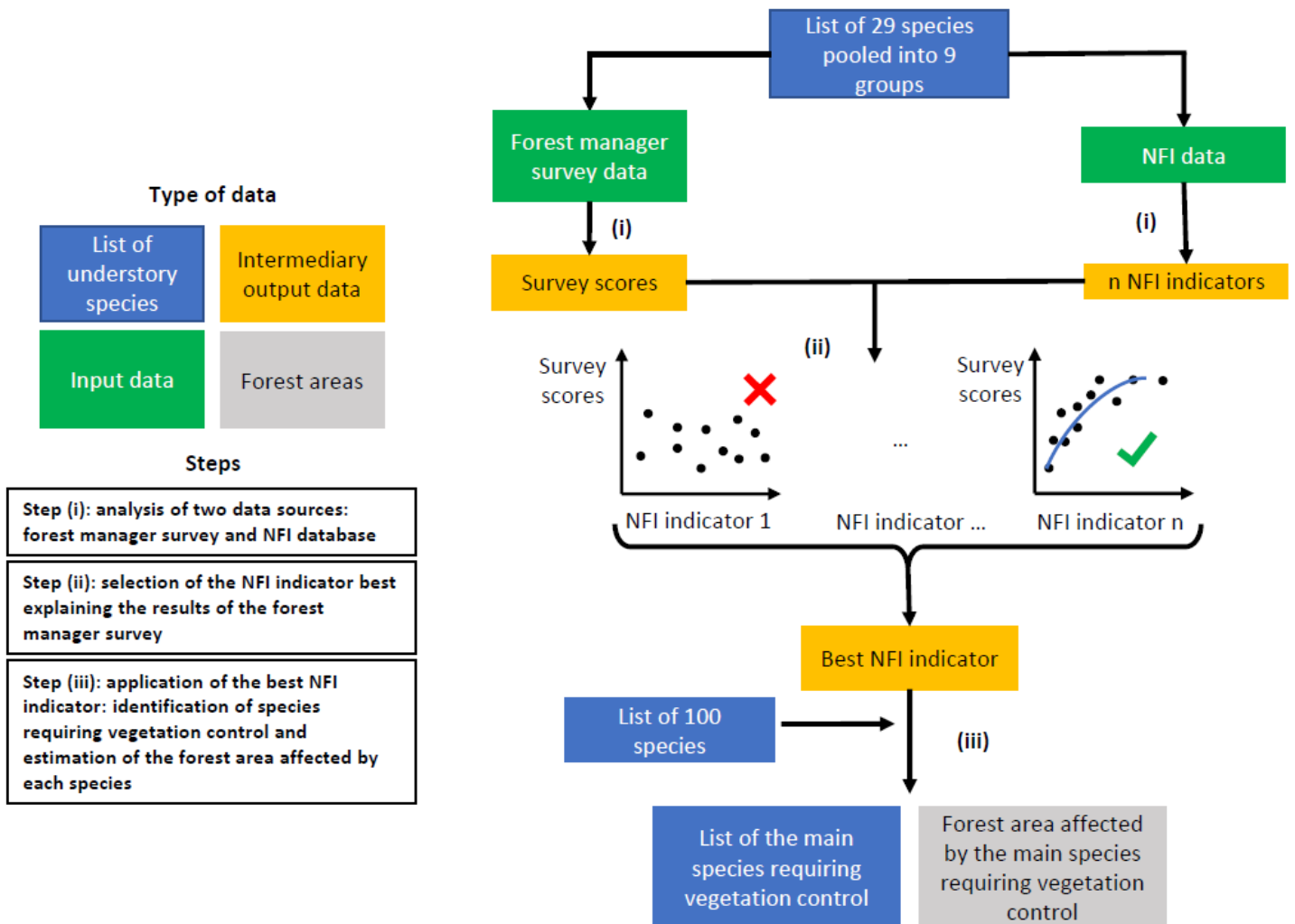


Figure 3.1: Workflow of the study. The three steps correspond to the steps described in the Methods section.

### 3.2.4. Data acquisition

#### 3.2.4.1. Survey of forest managers

We conducted a survey aimed at (1) identifying, in each study region, the understory plant species that forest managers consider most often as requiring species control operations to facilitate forest regeneration; and (2) estimating, for each understory plant species, the frequency at which forest managers control the species over the duration of the entire regeneration phase. Data from this survey are available in (Dumas et al., 2022a). A Web-based anonymous questionnaire was sent to key contact persons in forest organizations across all French regions, who then forwarded it to forest managers within their

organization. The survey was sent to the Office National des Forêts (ONF, French organism that manages public forests), the Groupement des Coopératives Forestières (GCF, group of forest cooperatives that manage private forests) and to the Centre Régionaux de la Propriété Forestière (CRPF, public organisms that advise and train private stakeholders). The size of the population that received the questionnaire is unknown. In total, 126 forest managers responded to the questionnaire between July and September 2020. The responses were distributed in all regions defined in the survey.

The survey was divided into five sections: (1) Geographical location of the respondent; (2) Overall frequency of vegetation control operations; (3) Frequency of vegetation control operations for each of the nine groups of plant species defined above; (4) Frequency of vegetation control operations for each of the 29 preselected plant species; and (5) Other plant species that have to be controlled during the stand renewal stage. The respondent was asked to identify species not listed in the survey (i.e., not included in the 29 preselected species) that required vegetation control in her/his region. There were four possible answers for each question in Section (3): “Rarely or never”, “Sometimes”, “Frequently or very frequently”, “Do not know or do not know the species”. Answers for each question in Sections (2) and (4) were the same as for Section (3) except that “Do not know or do not know the species” was replaced by “Do not know”.

#### 3.2.4.2. *NFI data*

We used French NFI data collected from 2006 to 2018 at 79,695 field plots. The inventory is a survey organized in space and time according to a systematic global 1 km x 1 km sampling grid (Hervé, 2016), where each inventory plot is surveyed once. Each year, an annual grid consisting of 1/10 of the global grid cells covering the entire territory is used as the basis for a new NFI sample. The raw field data gathered at each sampled point include stand and soil characteristics, as well as a comprehensive flora survey. Data are freely available on the French NFI website: <https://inventaire-forestier.ign.fr/dataIFN/>.

At each sample point, the floristic composition of the understory was surveyed in a 700-m<sup>2</sup> circular plot centered on the sample point. The understory layer comprised bryophytes and vascular plants, including all herbaceous and shrub individuals, and trees whose diameter at breast height was less than 7.5 cm. It must be noted that recorded tree species comprised both crop species and non-crop species, including species that may hinder crop tree regeneration. It was not possible to separate these different types of tree species because the inventory did not provide any information about silvicultural objectives. Cover was visually estimated for each identified plant species using a scale adapted from Braun-blanquet (1932) with the following classes of species cover: 0: 0%; 1: ]0%-5%]; 2: ]5%-25%]; 3: ]25%-50%]; 4: ]50%-75%]; 5: ]75%-100%].

The forest canopy was described in a 2000-m<sup>2</sup> circular plot centered on the plot used for floristic composition, and considered all trees with a diameter at breast height greater or equal to 7.5 cm. The percentage of the plot area covered by the tree canopy that was considered to be in full light (i.e., that was not overtopped by the foliage of another plant species) was visually estimated for each tree species on a 10%-increment scale. For each plot, the total full-light canopy cover rate (hereafter referred to as “canopy cover”) was

computed as the sum, for all tree species present on the plot, of full-light canopy cover percentages. By definition, canopy cover was comprised between 0 and 100%. The date of the last thinning was not recorded and it was therefore impossible to estimate relationships between the age of canopy opening and plant cover.

### ***3.2.5. Data analysis***

#### *3.2.5.1. Step i: Analysis of the forest manager survey*

The answers of each respondent for each species, each species group and overall vegetation were transformed into a quantitative score using a Likert scale (Croasmun and Ostrom, 2011; Likert, 1932), in this case, a discrete scale ranging from 0 to 1, in order to create quantitative indices of control intensities. “Rarely or never” was transformed into 0, “Sometimes” into 0.5, “Frequently or very frequently” into 1. “Do not know” and “Do not know or do know the species” were transformed into 0 since unknown species were mostly species that were absent in the respondent region (e.g., *Erica arborea* in continental regions) or species that forest managers very rarely control (e.g., moss species). For each question (each species, group of species or all vegetation in general), a score was computed for each study region as the mean response value over all respondents in the region. In Section 5 of the survey (other plant species that have to be controlled during the stand renewal stage), forest managers were asked to indicate all species requiring vegetation control that were not included on the preliminary list of 29 species, and to define how often they were controlled. Since not all forest managers indicated the same supplementary species, we were not able to calculate a numerical score for each supplementary species in each region. Instead, for each supplementary species, we only recorded the number of forest managers who added it in this section.

Survey reliability was checked by calculating Cronbach’s alpha that measured the consistency of survey scores for all vegetation, all groups and all species within each region (Cronbach, 1951). We obtained a value of 0.83, indicating that the forest manager responses were consistent within each region.

Plant species were sorted into three classes according to their survey scores: (i) species requiring frequent vegetation control, which included species with an average survey score across all regions above 0.5, and supplementary species added by more than 20% of the respondents; (ii) species requiring intermediate vegetation control, which included species with an average survey score across all regions below 0.5 and with a survey score above 0.25 in at least one region, and supplementary species added by 5 to 20% of the respondents; and (iii) species requiring occasional or no vegetation control, which included all others species.

### 3.2.5.2. *Step i: Analysis of NFI data and definition of the NFI indicators*

We aimed at creating NFI indicators that would be applied to each understory plant species and that would be correlated with the frequency at which forest managers perform vegetation management operations to control the species.

We expressed NFI indicators using the cover of the understory plant species (PC) (two threshold levels: presence i.e.  $PC > 0\%$  or high cover i.e.  $PC > 50\%$ ) crossed with the cover of forest canopy (CC) (two threshold levels: all cover values i.e.  $CC \leq 100\%$  or low cover i.e.  $CC < 50\%$ ). We chose understory plant cover as a first criterion since it largely reflects the plant's ability to compete with other plants (Gaudet and Keddy, 1988). We used plant presence as a first threshold level because plants requiring vegetation control during the tree regeneration stage are necessarily plants that are commonly found in the study region and, conversely, rare plants are not a major concern in terms of vegetation control (Gaston, 1996). We used high plant cover as a second threshold level because understory species that most hinder tree regeneration tend to create almost monospecific plant layers and, hence, to show high cover. Such monospecific layers of a competitive species are more competitive towards tree regeneration than multispecies understories (Becker, 1972; Royo and Carson, 2006). Conversely, plants with a small cover usually have a lower competitive ability (Gaudet and Keddy, 1988). We chose forest canopy cover as a second criterion since canopy closure affects the light level in the understory and regulates plant species ability to compete with other species (De Lombaerde et al., 2019; Verheyen et al., 2012). We used the first threshold level (all canopy cover), which included all forest stands, as a basis for comparison. We used the second threshold level (low canopy cover) because the highest competitive effects of understory plants on tree regeneration are generally observed after canopy opening (Royo and Carson, 2006) and most species that compete strongly with tree seedlings are quickly able to take advantage of canopy opening to outgrow other species (Balandier et al., 2006; Becker, 1972; Royo and Carson, 2006). Open-canopy plots corresponded to plots that had been opened either by thinning or by natural disturbance and provided light conditions favorable to tree seedling establishment and understory plant growth. We aimed at creating four indicators obtained by crossing the two criteria (each with two levels):

- i - The percentage of plots where the plant species (or group of species) was present, among all plots;
- ii - The percentage of plots where the plant species (or group of species) had a high cover, among all plots;
- iii - The percentage of plots where the plant species (or group of species) was present, among open-canopy plots;
- iv - The percentage of plots where the plant species (or group of species) had a high cover, among open-canopy plots.

The indicators were computed for each understory plant species. They were based on an estimation of the forest area that met the two criteria for the species considered, and were developed as follows.



First, forest areas associated with inventory plots showing different combinations of plant species cover and canopy cover were computed using a NFI routine that enables us to compute area-related estimates of forests that meet the desired criteria (Hervé, 2016). For each NFI plot and each plant species or group  $i$ , two Boolean variables based on plant cover were added: (1) a first variable distinguishing plots where plant species or group  $i$  was either present or absent; and (2) a second variable distinguishing plots where plant species or group  $i$  was either present with a high ( $> 50\%$ ) or with a low ( $\leq 50\%$ ) plant cover. For individual plant species, plant cover was directly extracted for each species from species cover measured in the plot. For plant groups, plant cover was computed for each group as the maximum species cover over all species belonging to the group measured in the plot. A third Boolean variable based on canopy cover, distinguishing whether plots showed low canopy cover, was created. For each of the five regions, a series of area estimates were computed using these three Boolean variables (Table 3.1).

*Table 3.1 Area estimates used to calculate the various NFI indicators;  $PC_i$  indicate the plant cover (plant species or group  $i$ ),  $CC$  the canopy cover and  $A$  the forest area (ha), in region  $j$ .*

Estimate	Definition
$A_{CC \leq 100, j}$	Total forest area, in all canopy cover conditions ( $CC \leq 100\%$ )
$A_{PC_i > 0, CC \leq 100, j}$	Forest area where plant group or species $i$ was present ( $PC > 0\%$ ) in all canopy cover conditions ( $CC \leq 100\%$ )
$A_{PC_i > 50, CC \leq 100, j}$	Forest area where plant cover of group or species $i$ was high ( $PC > 50\%$ ) in all canopy cover conditions ( $CC \leq 100\%$ )
$A_{CC < 50, j}$	Forest area where canopy cover was less than 50% ( $CC < 50\%$ )
$A_{PC_i > 0, CC < 50, j}$	Forest area where plant group or species $i$ was present ( $PC > 0\%$ ) and canopy cover was less than 50% ( $CC < 50\%$ )
$A_{PC_i > 50, CC < 50, j}$	Forest area where plant cover of group or species $i$ was high ( $PC > 50\%$ ) and canopy cover was less than 50% ( $CC < 50\%$ )

Second, four NFI indicators were created to estimate the frequency of vegetation control operations required for each understory plant. The four NFI indicators, computed for each understory plant species or for each plant group  $i$  crossed two criteria: plant cover and canopy cover (Table 3.2). The indicators expressed the percentage of the forest area with two levels of canopy cover (either all forests, i.e., forests with a canopy cover  $\leq 100\%$ , or open forests with a canopy cover  $< 50\%$ ) where plant species or groups of plant species  $i$  were either present (plant cover  $> 0\%$ ) or present with a high cover (plant cover  $> 50\%$ ). Each of the four indicators was calculated for each of the 29 plant species and for each of

the nine plant groups using understory plant cover assessed in the NFI inventory plots. All indicators were separately computed in each of the six study regions.

*Table 3.2 : Four indicators of the frequency of the vegetation control operations required for understory species, based on the forest area estimates defined in Table 3.1. In the following formulas,  $i$  corresponds to the plant species or group and  $j$  to the region.*

Forest	Plant species or plant group $i$	
	Present (Plant cover > 0%)	Present with a high cover (Plant cover > 50%)
All forests (plots with canopy cover $\leq 100\%$ )	$\%A_{PC>0,CC\leq 100}_{i,j} = \frac{100 * A_{PC_i>0,CC\leq 100,j}}{A_{CC\leq 100,j}}$	$\%A_{PC>50,CC\leq 100}_{i,j} = \frac{100 * A_{PC_i>50,CC\leq 100,j}}{A_{CC\leq 100,j}}$
Open forests (plots with canopy cover < 50%)	$\%A_{PC>0,CC<50}_{i,j} = \frac{100 * A_{PC_i>0,CC<50,j}}{A_{CC<50,j}}$	$\%A_{PC>50,CC<50}_{i,j} = \frac{100 * A_{PC_i>50,CC<50,j}}{A_{CC<50,j}}$

### 3.2.5.3. Step ii: Selection of the NFI indicator best explaining forest manager survey results

In this step, we selected the NFI indicator from among the four previous ones that best explained the scores of the manager survey across the different plant species and plant groups, and across the study regions. The predictive power of the four indicators was assessed by regressing species indicators against the survey scores. The relationships between indicators and survey scores were non-linear. They were investigated for the nine groups and for the 29 preselected species using a non-linear function:

$$\text{Equation 1: } y_i = \Phi_1 + \Phi_2 \exp^{\Phi_3 x_i}$$

where the response  $y_i$  was the average survey score for the 29 species or the nine groups in each of the five studied regions  $i$  ( $y_i$  was therefore a continuous variable), the explanatory variable  $x$  the indicator tested, and  $\Phi_1$ ,  $\Phi_2$  and  $\Phi_3$  parameters to be estimated (Pinheiro and Bates, 2000). We tested the addition of plant group as a random factor into the model. However, due to the small number of repetitions, incorporating plant group did not significantly improve the model. Finally, we selected the indicator with the best Spearman's rank correlation coefficient ( $r_s$ ) between the survey score and the indicator for plant groups and species.

#### 3.2.5.4. *Step iii: Identification of species requiring vegetation control with the best NFI indicator and estimation of the forest area affected by each species*

In this step, we identified the main species requiring vegetation control during the tree regeneration stage and estimated the associated forest area at the scale of France. We first applied the best NFI indicator selected in Step ii to each of the 100 species most frequently found with a large cover in the NFI plots.

Two threshold values that split the species into three classes were determined: species requiring (i) frequent, (ii) intermediate, or (iii) no vegetation control. The two thresholds were determined using the Receiver Operating Characteristic (ROC) curve method (Robin et al., 2011), such that the classes obtained were closest to the classification using the survey scores as defined in Section 2.5.1, i.e. species requiring frequent, intermediate, occasional or no vegetation control .

The total forest area affected by each understory species was determined as the forest area with high species cover and open canopy at the scale of France ( $\sum_j A_{PC_i > 50, CC < 50, j}$ , where  $j$  denoted the region and  $i$  the plant species). It should be noted that the total area requiring vegetation control during the tree regeneration stage cannot be estimated by summing the areas of each individual species since several species requiring vegetation control may be present in a plot at the same time.

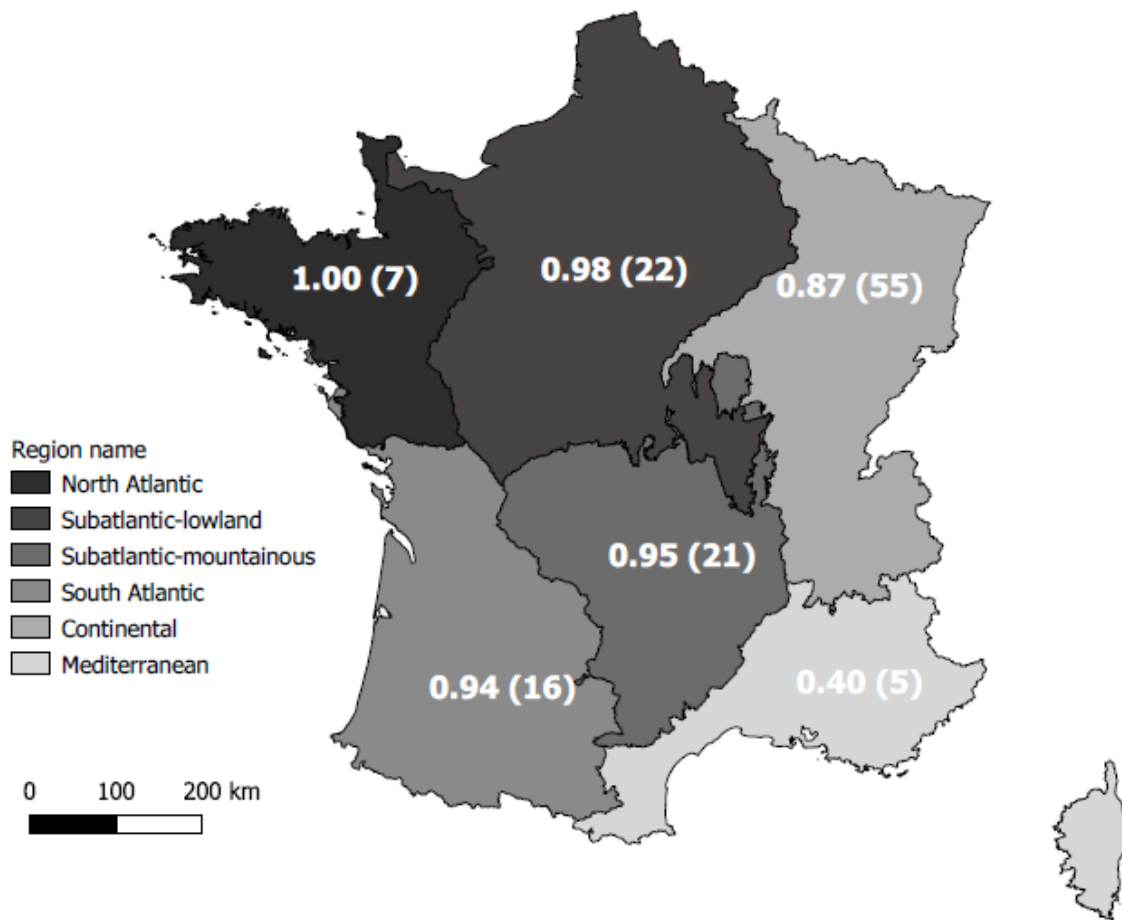
All analyses were conducted using R 4.0.2 (R Core Team, 2020). Data was processed using the data.table package (Dowle and Srinivasan, 2021), non-linear regressions were run using the nlme package (Pinheiro et al., 2020), and ROC curves were calculated using the pROC package (Robin et al., 2011).

### 3.3. Results

#### 3.3.1. *Survey of forest managers*

A total of 126 forest managers responded to the survey (Figure 3.2), for an average response rate of 0.81 respondents per 100,000 ha of forest. The lowest number of respondents were obtained for the North Atlantic and Mediterranean regions (7 and 5 respondents, respectively). In the sparsely-forested North Atlantic region, it corresponded to 1.10 respondents per 100,000 ha of forests, which was the second highest value across all regions. In the Mediterranean region however, it corresponded to 0.18 respondents per 100,000 ha of forest, which was at least 70% lower than the values observed in all other regions. Regardless of plant species or plant group, global intervention scores ranged between 0.40 in the Mediterranean region and 1.00 in the North Atlantic region where vegetation control during the forest renewal stage was very frequent. All regions but the Mediterranean displayed average intervention rates above 0.50, with a North Atlantic to Mediterranean gradient of decreasing values.

A low response rate, combined with a low intervention score suggested that vegetation control to ensure tree regeneration was not a major concern in the Mediterranean region. It was therefore removed from later analyses.



*Figure 3.2 : Overall frequency of vegetation control according to the survey of forest managers performed in six regions in France. For each region, the average frequency of intervention for vegetation control (0: rarely or never; 0.5: sometimes; 1: frequently or very frequently), and the number of respondents (in brackets) are indicated. The shades of gray indicate the average frequency of vegetation control in each study region.*

Intervention scores for plant groups ranged from an average of 0.78 for *Rubus* species down to 0.01 for mosses (Figure 3.3.a). *Rubus* species as well as trees, ferns, shrubs and graminoids displayed average intervention scores higher than 0.5 (corresponding to “sometimes” in the survey), while vines, ericaceous, and forbs displayed values between 0.25 and 0.5.

Average intervention scores for individual species varied from 0 for *Quercus coccifera* L. to 0.82 for *Rubus fruticosus* aggr. (Figure 3.3.b). Out of the 29 species, nine (*Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Corylus avellana* L., *Cytisus scoparius* (L.) Link, *Fagus sylvatica* L., *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Castanea sativa* Mill., *Prunus spinosa* L. and *Calluna vulgaris* (L.) Hull) had a score of above 0.25 in at least one region. These species belonged to the following groups: *Rubus* (one species), ferns (one species), trees (three species), graminoids (one species) shrubs (two species) and ericaceous (one species). No forb or moss exceeded this threshold value.

Only four species had an average survey score of above 0.5, namely *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum*, *Corylus avellana* and *Cytisus scoparius*. These species belonged to the following groups: *Rubus* (one species), ferns (one species), trees (one species) and shrubs (one species).

In total, respondents added 33 species not included in the preliminary list (Table II in Dumas et al., 2022). Among the 33 species, three trees and one shrub were cited by more than 5% of the respondents: *Betula* sp., *Carpinus betulus* L., *Populus tremula* L. and *Ulex europaeus* L. No species was added by more than 20% of the respondents.

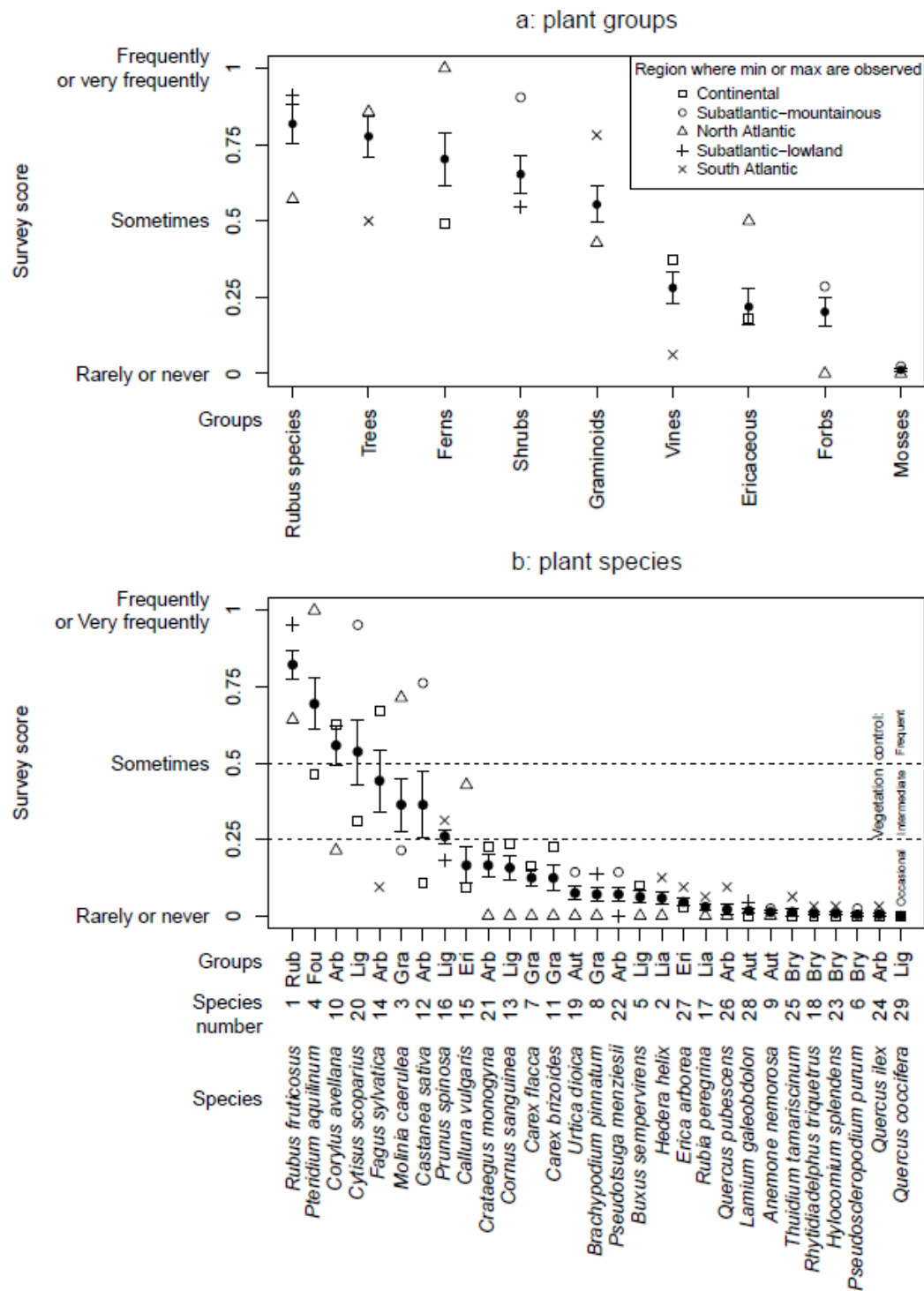


Figure 3.3 : Intervention scores for (a) the nine plant groups, and (b) the 29 plant species across the five study regions (mean, standard error, maximum and minimum value) computed from the forest manager survey. The point type used for the minimum and the maximum values for each group or species indicates the region where the value is observed. Groups and species were ranked by decreasing average frequency of intervention. In (b), dashed horizontal lines correspond to the thresholds,  $y=0.25$  and  $y=0.5$ , used in the three sets of conditions that define species requiring frequent, intermediate and occasional vegetation control according to forest managers. “Groups” corresponds to the plant group to which each species belongs, and “species numbers” to the number assigned to each species and given in Table A.1.

### ***3.3.2.NFI indicators of the frequency of vegetation control operations***

All plant groups were present in more than 60% of the forest area on average over the five study regions (i.e. excluding the Mediterranean region), with the exception of the ericaceous group that was present in only 25.9% of the forest area ( $\%A_{PC>0,CC\leq 100}$ ), Figure 3.4.a). When considering only forests with open canopy ( $\%A_{PC>0,CC<50}$ ), Figure 4.b), group presence values increased for shrubs and graminoids, decreased for mosses and vines, and remained similar for all other groups, compared to the values obtained in all forests.

The indicator of high group cover in all forests ( $\%A_{PC>50,CC<50}$ , Figure 3.4.a) presented a different pattern than that of group presence ( $\%A_{PC>0,CC\leq 100}$ ), and there was a moderate link between these two indicators ( $r_s=0.55$ ,  $p<0.001$ ). The mean percentage of forest area where groups were present with a high cover was much smaller than for presence, and ranged between 2.0% (ericaceous species) and 12.7% (Rubus species).

Nine species were present in more than 20% of the forest area ( $\%A_{PC>0,CC\leq 100}$ ), Figure 3.4.c): *Rubus fruticosus* and *Hedera helix* L. were considerably more frequent than other species, with values of 78.3% and 60.7%, respectively. For the indicator of high plant cover in forests with open canopies ( $\%A_{PC>50,CC<50}$ , Figure 3.4.d), the order of the most frequent species changed considerably compared to the indicator of high plant cover in all forests ( $\%A_{PC>0,CC\leq 100}$ , Figure 3.4.c), with an increase of tree and graminoid scores, and a decrease of the vine score.

The relationship between species presence and species high cover was influenced by canopy opening, with a stronger correlation for open-canopy forests ( $r_s=0.83$ ,  $p<0.001$ ) than for all forests ( $r_s=0.72$ ,  $p<0.001$ ). All correlations among indicators for plant species and groups are given in the Supplementary Material (Tables III and IV in Dumas et al., 2022).

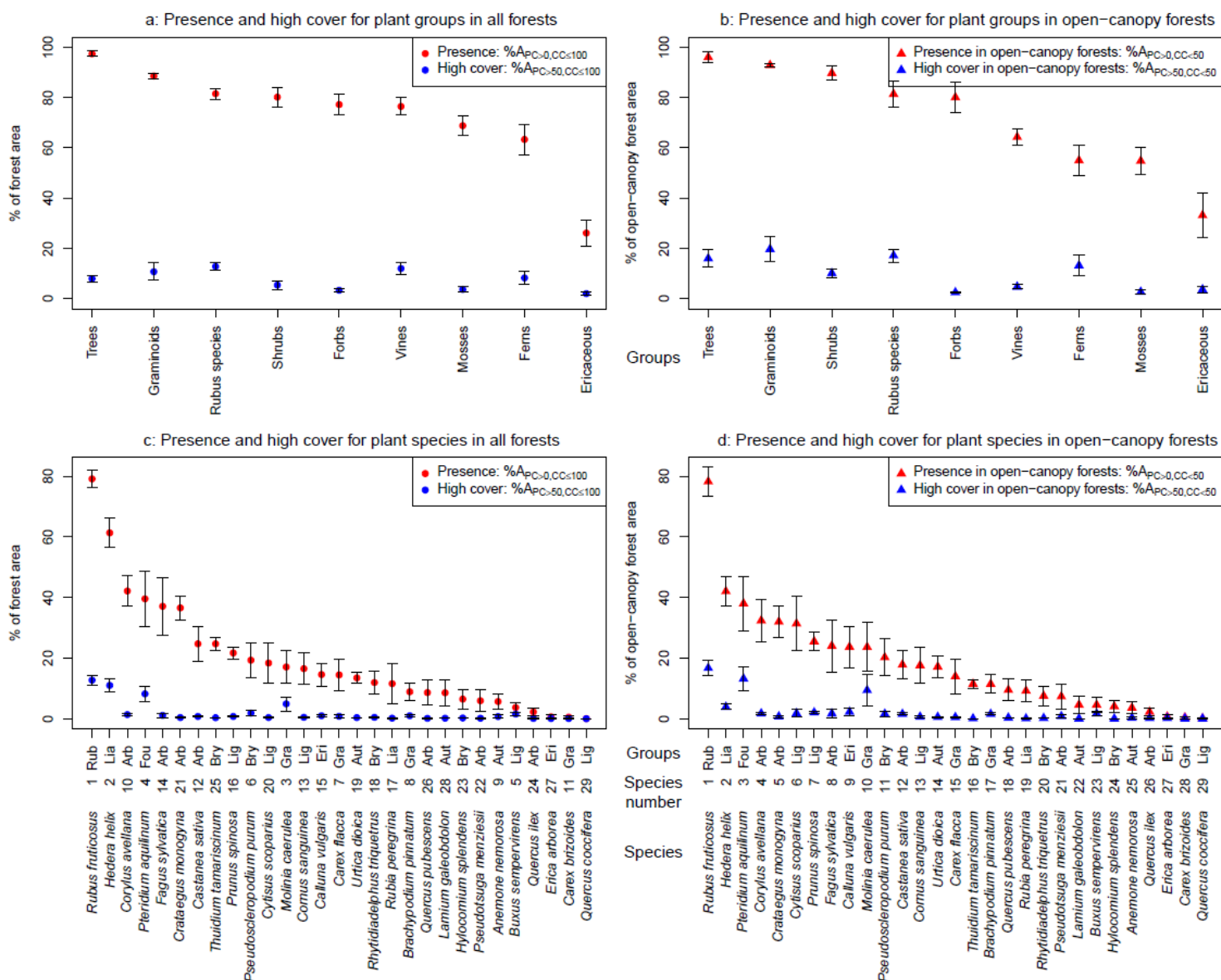


Figure 3.4 : NFI indicators (mean  $\pm$  standard error) across the five regions: Indicator of plant presence and of plant high cover in all forests, % $A_{PC>0,CC\leq 100}$  and % $A_{PC>50,CC\leq 100}$  (a and c); and Indicator of plant presence and of plant high cover in open-canopy forests, % $A_{PC>0,CC<50}$  and % $A_{PC>50,CC<50}$  (b and d), for (a and b) plant groups and (c and d) plant species, respectively. In each graph, species and groups are ranked by decreasing order of (a and c) % $A_{PC>0,CC\leq 100}$  values, or (b and d) % $A_{PC>0,CC<50}$  values. Please note that the scale of the y-axis changes between the plots.

### 3.3.3. Selection of the best NFI indicator

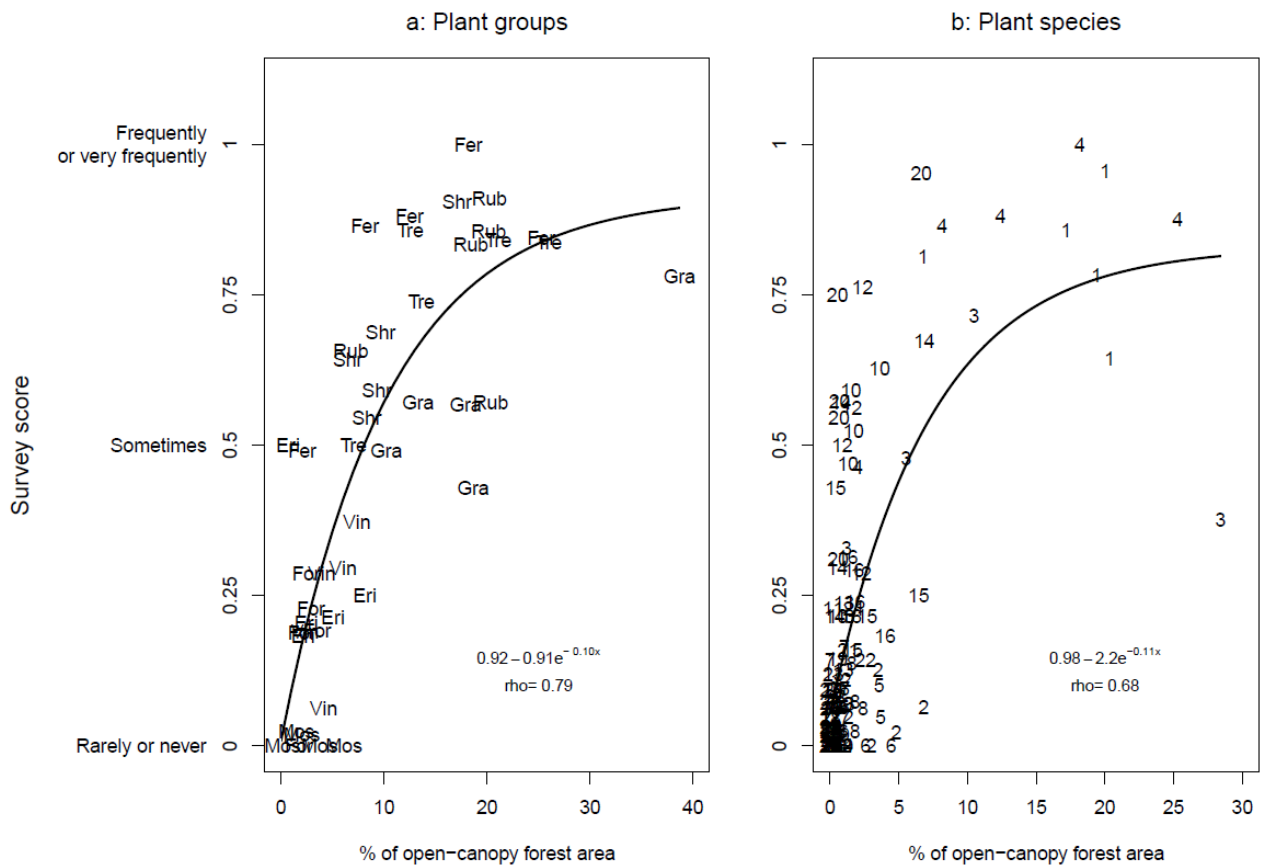
Regardless of canopy conditions, indicators of species presence (% $A_{PC>0,CC\leq 100}$  and % $A_{PC>0,CC<50}$ ) were poorly linked to the frequency of vegetation control operations reported in the survey of forest managers ( $r_s \leq 0.5$  for plant groups and  $r_s < 0.7$  for plant species; (Dumas et al., 2022, Figure I). The indicator of high cover in all forests (% $A_{PC>50,CC<50}$ ) was also moderately linked to survey scores for plant groups and for plant species ( $r_s=0.49$  and  $0.55$ , resp.). Finally, when only considering open-canopy forests, the



indicator of high cover ( $\%A_{PC>50,CC<50}$ ) yielded the best fit, both for plant groups and plant species ( $r_s = 0.79$  and  $0.68$ , respectively; Figure 3.5).

For this indicator, the regression curve was well fitted to the group data ( $r_s = 0.79$ ): larger values of  $\%A_{PC>50,CC<50}$  were associated with higher frequencies of vegetation control operations, up to a certain level where a plateau was reached (around a survey score of 0.9). The frequency of vegetation control operations required by some groups seemed to be systematically underestimated (Ferns, *Rubus*) or overestimated (graminoids, vines) by the indicator  $\%A_{PC>50,CC<50}$ .

The fit between survey score and the proportion of open-canopy forests with high species cover ( $\%A_{PC>50,CC<50}$ ) was not as good for plant species as it was for plant groups ( $r_s = 0.68$ ; Figure 3.5). The point corresponding to *Molinia caerulea* (code 3) in the South Atlantic region was removed from the regression fit since it was well below all other points for this level of  $\%A_{PC>50,CC<50}$ .



**Figure 3.5 :** Forest manager survey score as a function of  $\%A_{PC>50,CC<50}$  (percentage of the forest area in open-canopy conditions where (a) the plant group or (b) the plant species shows high cover, as defined in Table 3.2) in each of the five regions. Black curves correspond to the prediction of the asymptotic model according to Equation 1. In each plot, each group or each species has five repetitions (one per region). (a) Names correspond to plant group names, and (b) numbers correspond to species number, as defined in Table A.1. Please note that the y-axis scale changes between the two plots.

### ***3.3.4. Identification of the main species requiring vegetation control operations and estimation of forest area affected by each species***

A list of the main species requiring vegetation control during the tree regeneration stage in French non-Mediterranean forests, obtained based on the indicator  $\%A_{PC>50,CC<50}$ , using the procedure described in 2.5.4. and thresholds defined in 2.5.1, was established (Table 3.3).

The final list contained 15 species, with 11 species requiring frequent vegetation control (threshold of  $\%A_{PC>50,CC<50} = 0.17$  in ROC curve analysis) and four species requiring intermediate vegetation control (threshold of  $\%A_{PC>50,CC<50} = 0.12$  in ROC curve analysis). All other species were excluded from the list. Except for four species (*Hedera helix*, *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) M.Fleisch., *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv., *Buxus sempervirens* L.), all species had been identified by forest managers as needing vegetation control or had been added as supplementary species in the survey.

*Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* were the species most frequently found with a high cover in forests with open canopies, with  $\%A_{PC>50,CC<50}$  values of 15.5%, 13.9% and 13.6%, respectively. These three species showed  $\%A_{PC>50,CC<50}$  values well above the other species. The 15 species of the final list belonged to eight out of the nine plant groups, and no species from the forb group was included in the final list.

Between 2006 and 2018, forests with open canopies (CC < 50%) represented on average 20% of the total forest area in non-Mediterranean France. Among open-canopy forests, stands where *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea* and *Rubus fruticosus* showed a high cover (PC > 50%) represented, on average, 391 000 ha, 350 000 ha and 344 000 ha, respectively. However, since the total area of open-canopy forests in France highly varies with large-scale disturbances such as storms or pests, the exact surface area affected by each understory plant species may considerably change from year to year.

*Table 3.3: Main species requiring vegetation control during the tree regeneration stage according to the indicator  $\%A_{PC>50,CC<50}$ , and area with species cover > 50% in open-canopy forests expressed in relative ( $\%A_{PC>50,CC<50}$ , %) and absolute (area:  $10^3$  ha) values, estimated at the national scale (excluding the Mediterranean region) between 2006 and 2018. Species are ranked by decreasing  $\%A_{PC>50,CC<50}$  values. For each species, the species group to which it belongs is indicated. Species in bold or plain type correspond to the species requiring frequent or intermediate vegetation control, respectively.*

Plant species	Plant group	$\%A_{PC>50,CC<50}$ (expressed in % of the open-canopy forest area)	Forest area ( $10^3$ ha)
<b><i>Pteridium aquilinum</i></b>	Ferns	15.5	391
<b><i>Molinia caerulea</i></b>	Graminoids	13.9	350
<b><i>Rubus fruticosus aggr.</i></b>	Rubus	13.6	344
<i>Hedera helix</i>	Vines	3.88	98
<i>Calluna vulgaris</i>	Ericaceous	3.54	89
<b><i>Pseudoscleropodium purum</i></b>	Mosses	2.46	62
<b><i>Brachypodium pinnatum</i></b>	Graminoids	1.95	49
<b><i>Buxus sempervirens</i></b>	Shrubs	1.86	47
<b><i>Prunus spinosa</i></b>	Shrubs	1.84	46
<b><i>Corylus avellana</i></b>	Trees	1.82	46
<b><i>Cytisus scoparius</i></b>	Trees	1.74	44
<i>Ulex europaeus</i>	Shrubs	1.66	42
<i>Fagus sylvatica</i>	Trees	1.60	40
<i>Castanea sativa</i>	Trees	1.48	37
<i>Carpinus betulus</i>	Trees	1.27	32

### 3.4. Discussion

#### ***3.4.1. NFI data may be used to identify species requiring vegetation control and to quantify the associated forest area***

Our study showed that NFI data may be used to determine which species require vegetation control during the tree regeneration stage, by applying an easily computed indicator. The percentage of non-Mediterranean forest area where the plant species or plant group showed a high cover in forests with open canopy (indicator  $\%A_{PC>50,CC<50}$ ) was well correlated with the frequency of vegetation control operations estimated by forest managers. The procedure to compute the indicator and to quantify the area related to each understory plant species is of particular interest since it uses open NFI data and does not require any

additional field or survey data. Such NFI data are available in many other countries (Tomppo et al., 2010a; Vidal et al., 2016).

To our knowledge, our work is the first study that provides a method to quantify the area concerned by the main species requiring vegetation control at a large geographical scale. The estimated forest area affected by these species appears to be extensive, with an average of more than 300,000 ha for each of the three main understory species, out of a total of 2,523,000 ha of open canopy forests, between 2006 and 2018 in non-Mediterranean France. The area provided for each species is the area where the species shows a high cover in forests with open canopy, averaged over the 17 years covered by our data set. It cannot be converted into an area that would require vegetation control on an annual basis, because it sums forest plots that have been open for a variable number of years. Such an estimation would require additional information on the duration since the last canopy opening, which would inform on the temporal dynamics of understory plant species response to canopy opening. Such information is presently not available in the French NFI data set.

### ***3.4.2. Understory species requiring vegetation control during the tree regeneration stage***

Fifteen species were identified as requiring frequent vegetation control. They belonged to various plant groups, in agreement with the previous literature, where plants from multiple groups were reported to hinder tree regeneration (Balandier et al., 2006; Frochot et al., 2002). Mosses were the only group that was never controlled by forest managers according to our survey, although several studies performed in boreal regions have shown adverse effects on tree regeneration caused by moss species such as *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. (Hörnberg et al., 2011; Stuiver et al., 2014). This discrepancy might be due either to suboptimal growth conditions for mosses in temperate climates, or to an underestimation of moss impacts on tree regeneration by forest managers.

Several species requiring vegetation control during the tree regeneration stage according to our study based on French forests are cited in the international literature as being problematic for tree regeneration (Figure II in Dumas et al., 2022), showing that some of the main species requiring vegetation control in France (namely *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea* and *Calluna vulgaris*) are also considered as competitive species in terms of regeneration, at least at the European level. The correspondence between the species identified in our study and the species most cited in the international literature agrees with the review by Gaston (1996) who showed a correlation between local (i.e., species cover or species frequency within a restricted area) and global cover (i.e., species distribution range). We expect our NFI indicator to give similar results if applied to different geographical ranges, and the validity of our list of species will probably be greater than in the case of non-Mediterranean French forests.

A criterion used for the construction of two NFI indicators was the ability of a species to show a high cover (plant cover > 50%) over a large forest area. This criterion was important since it improved the correlation between forest managers' survey scores and NFI indicators, compared to indicators based only on species presence. The correlation between

species cover and competitive ability has previously been demonstrated in many studies performed in pots or small-scale field plots (Gaudet and Keddy, 1988; Gaudio et al., 2011b; Tolhurst and Burgman, 1994). As a result, species that frequently covered a large proportion of the forest ground were found to be the ones requiring the most vegetation control according to forest managers at a regional scale.

In addition, some of these species are known to maintain a high probability of presence under closed-canopy conditions, e.g., *Pteridium aquilinum* (Gaudio et al., 2011a; Van Couwenberghe et al., 2011) or *Rubus fruticosus* (Harmer et al., 2012; Van Couwenberghe et al., 2011), enabling them to persist under closed canopy and to gain an initial advantage over other species when the canopy opens.

### ***3.4.3. Discrepancies between NFI indicator and survey results***

Some discrepancies were observed between the score of the best NFI indicator ( $\%A_{PC>50,CC<50}$ ) and the survey results for *Hedera helix*, *Pseudoscleropodium purum*, *Brachypodium pinnatum* and *Buxus sempervirens*. These four species were identified by our procedure as species requiring vegetation control during the tree regeneration stage, but forest managers did not declare them as being frequently controlled. On the other hand, *Betula pendula* Roth and *Populus tremula* were not identified by our procedure, although more than 5% of forest managers declared that they controlled them. Different reasons may explain the discrepancies observed for these species.

*Hedera helix* and *Pseudoscleropodium purum* had high  $\%A_{PC>50,CC<50}$  scores (3.88% and 2.46%, respectively) and low survey scores (0.05 and 0.004, respectively). The two species probably have a reduced competitive effect on the tree seedlings, due to their vertical stature and to their limited growth in high light environments. *Hedera helix* has been described as sciaphilous (Metcalf, 2005), and very little information is available for *Pseudoscleropodium purum*. In our study, the proportion of forests where *Hedera helix* and *Pseudoscleropodium purum* show a high cover ( $\%A_{PC>50,CC<100} = 11.0\%$  and  $1.8\%$ , respectively) was high compared to the proportion of open-canopy forests where they show a high cover ( $\%A_{PC>50,CC<50} = 3.9\%$  and  $1.6\%$ , respectively), suggesting that they do not benefit from canopy openings and may be considered as sciaphilous. This feature may explain the low intervention rate expressed by forest managers during the tree regeneration stage. Indeed, the heliophilous character of most species known to hinder tree regeneration is well documented (Balandier et al., 2006; Royo and Carson, 2006). These species take advantage of canopy openings to quickly outgrow seedlings and other understory plant species.

Forest managers rated graminoids as requiring frequent vegetation control operations in most regions (survey score of 0.55 on average across all regions, with a maximum of 0.78 in the Southwest). However, among all of the graminoid species, *Molinia caerulea* was the only species with a high survey score (average score of 0.36, and a score of 0.37 in the Southwest), and no other graminoid species was added by more than 5% of forest managers in Section 5 of the survey. This might indicate that graminoid species are not correctly identified by forest managers and, consequently, that individual species may not be recognized by forest managers and are therefore controlled without knowing to which

species they belong. Although graminoid species may have strong adverse effects on tree regeneration (Coll et al., 2004; Collet et al., 1996), the survey did not identify individual graminoid species other than *Molinia caerulea*. *Brachypodium pinnatum* did not come out in the survey of forest managers although it had a large indicator score (1.95%), probably meaning that it is not well determined by forest managers. The quality of species identification in our survey is limited by expert knowledge. On the contrary, NFI data rely on inventories made by trained field operators with good botanical and phytosociological knowledge (Maciejewski et al., 2020), so that  $\%A_{PC>50,CC<50}$  is expected to be more robust to species misidentification than the survey of forest managers. The importance of *Brachypodium pinnatum* as a competitive species towards tree regeneration is thus probably underestimated by French forest managers.

*Buxus sempervirens* had a high  $\%A_{PC>50,CC<50}$  score (1.86%), but forest managers did not declare that they controlled it. *Buxus sempervirens* is a thermophilous species, often growing in low-productive, south-facing, dry and calcareous forests (Lenoble and Broyer, 1945). In these stands, forest management is usually very extensive. Forest regeneration is thus left to natural dynamics and *Buxus sempervirens* is not controlled in these stands.

Understory tree species examined in our study had two possible statuses: crop species, i.e., species favored by forest managers to constitute the future stand, or non-crop species. Crop trees are chosen by forest managers based on local context (climate, site fertility) and expected economic, ecological and social outcomes. Depending on the region, *Fagus sylvatica*, *Castanea sativa* and *Carpinus betulus* are seen as crop or non-crop species. In some regions, *Fagus sylvatica* and *Carpinus betulus* are considered to be strong competitors towards young crop tree species and are controlled through regular tending operations (Collet et al., 2008; Ligot et al., 2013), depending on silvicultural objectives. The examples of *Buxus sempervirens*, *Fagus sylvatica*, and *Carpinus betulus* illustrate the effects of management objectives on the classification of the understory plant species (requiring vegetation control or not), and suggest that the results of our study are related to the present management objectives and would have differed in another management context. On the contrary, *Betula pendula* and *Populus tremula* were qualified as requiring vegetation control in Section 5 of the survey by 16 and 12 forest managers, respectively, while having low  $\%A_{PC>50,CC<50}$  scores. The reasons for this discrepancy remain unclear.

#### ***3.4.4. Implications for forest management***

Our study accurately identified which species require vegetation control according to forest managers. It gave a view of the current situation concerning potential regeneration and plantation problems in France by providing an initial quantification of the surface areas currently affected by species requiring vegetation control during the tree regeneration stage, and by providing information about the spatial distribution of the forest stands concerned by vegetation management operations.

Our results showed that the surface areas requiring vegetation control are far from being negligible: *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea* and *Rubus fruticosus* were each present with a high cover in more than 13% of non-Mediterranean French forests with open canopies. All

these forest stands are colonized with a species requiring vegetation control during the tree regeneration stage.

Vegetation control, whether by mechanical or chemical methods, has potential environmental impacts on biodiversity or long-term soil fertility (Ammer et al., 2011; Aust et al., 2004; Balandier et al., 2006). It also has a significant economic cost and may impact the social values of a forest (Ammer et al., 2011; Willoughby et al., 2009). The surface area to which these methods are applied is of primary importance when estimating the overall impacts of vegetation management and when identifying the main risks associated with the practices, at both regional and national scales. We showed that a substantial part of the managed forests, outside the Mediterranean region, requires vegetation control in order to reach silvicultural objectives set by the forest managers. In future works, results from our study could be combined with other information about multiple performances (economic, environmental and social) of vegetation control methods to help to define forest policies, management incentives and silvicultural guidelines.

### 3.5. Conclusions

Our study showed that vegetation control during stand regeneration is crucial for most forest managers outside the Mediterranean region, and that three species (*Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea* and *Rubus fruticosus*) are present with a high cover, each in more than 13% of open-canopy forests.

We provided a method to determine understory plant species that require vegetation control during the tree regeneration stage. The method is easier to use and more reliable than expert surveys, and may be applied at various geographical scales and in various regions. Finally, it allows us to estimate the area of forests with open canopies affected by each understory species requiring vegetation control and therefore gives access to the potential area to which vegetation control methods could be applied. This is a novelty in forest management and an important step towards allowing forest managers to assess the economic investment required for stand regeneration, as well as the potential impacts of vegetation control operations. This assessment is critical for fuelling the debate on stand regeneration methods.

## Appendix

**Table A.1: List of the 100 species used in Step iii. Species numbered 1 to 29 corresponded to the preliminary list of species used in Steps i and ii. Species 1-29 and species 30-100 were ordered by decreasing frequency in plots where the species is present with a high cover according to NFI data.**

Species name	Species number	Species name	Species number	Species name	Species number
<i>Rubus fruticosus</i> aggr.	1	<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	34	<i>Quercus robur</i> L.	68
<i>Hedera helix</i> L.	2	<i>Lonicera periclymenum</i> L.	35	<i>Oxalis acetosella</i> L.	69
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	3	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	36	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P.Beauv.	70
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	4	<i>Juniperus communis</i> L.	37	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	71
<i>Buxus sempervirens</i> L.	5	<i>Carpinus betulus</i> L.	38	<i>Prunus padus</i> L.	72
<i>Pseudoscleropodium purum</i> (Hedw.) M.Fleisch	6	<i>Ruscus aculeatus</i> L.	39	<i>Cytisus oromediterraneus</i> Rivas Mart., T.E.Díaz, Fern.Prieto, Loidi & Penas	73
<i>Carex flacca</i> Schreb.	7	<i>Festuca ovina</i> L.	41	<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	74
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.Beauv.	8	<i>Pseudarrhenatherum longifolium</i> (Thore) Rouy	42	<i>Carex pendula</i> Huds.	75
<i>Anemone nemorosa</i> L.	9	<i>Arbutus unedo</i> L.	43	<i>Vinca minor</i> L.	76
<i>Corylus avellane</i> L.	10	<i>Ulex europaeus</i> L.	44	<i>Rubus caesius</i> L.	77
<i>Carex brizoides</i> L.	11	<i>Ilex aquifolium</i> L.	45	<i>Asphodelus albus</i> Mill.	78
<i>Castanea sativa</i> Mill.	12	<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv.	46	<i>Holcus mollis</i> L.	79
<i>Cornus sanguinea</i> L.	13	<i>Carex arenaria</i> L.	47	<i>Salix cinerea</i> L.	80
<i>Fagus sylvatica</i> L.	14	<i>Carex remota</i> L.	48	<i>Pinus pinaster</i> Aiton	81
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	15	<i>Carex riparia</i> Curtis	49	<i>Mercurialis perennis</i> L.	82
<i>Prunus spinosa</i> L.	16	<i>Dactylis</i> sp.	50	<i>Smilax aspera</i> L.	83
<i>Rubia peregrina</i> L.	17	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	51	<i>Glechoma hederacea</i> L.	84
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	18	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	52	<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Crantz	85
<i>Urtica dioica</i> L.	19	<i>Salix atrocinerea</i> Brot.	53	<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	86
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	20	<i>Ulmus minor</i> Mill.	54	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	87



<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	21	<i>Abies alba</i> Mill.	55	<i>Teucrium scorodonia</i> L.	88
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	22	<i>Bromus erectus</i> Huds.	56	<i>Picea abies</i> (L.) H.Karst.	89
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	23	<i>Eurhynchium striatum</i> (Hedw.) Schimp.	57	<i>Rubus idaeus</i> L.	90
<i>Quercus ilex</i> L.	24	<i>Ranunculus ficaria</i> L.	58	<i>Acer monspessulanum</i> L.	91
<i>Thuidium tamariscinum</i> (Hedw.) Schimp.	25	<i>Sambucus nigra</i> L.	59	<i>Eurhynchium</i> sp.	92
<i>Quercus pubescens</i> Willd.	26	<i>Hyacinthoides non-scripta</i> (L.) Chouard ex Rothm.	60	<i>Dioscorea communis</i> (L.) Caddick & Wilkin	93
<i>Erica arborea</i> L.	27	<i>Festuca altissima</i> All.	61	<i>Clematis vitalba</i> L.	94
<i>Lamium galeobdolon</i> (L.) L.	28	<i>Rhytidiadelphus loreus</i> (Hedw.) Warnst.	62	<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	95
<i>Quercus coccifera</i> L.	29	<i>Erica scoparia</i> L.	63	<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	96
<i>Betula pendula</i> Roth	30	<i>Luzula sylvatica</i> (Huds.) Gaudin	64	<i>Rhododendron ferrugineum</i> L.	97
<i>Populus tremula</i> L.	31	<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	65	<i>Alnus alnobetula</i> (Ehrh.) K.Koch	98
<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl.	32	<i>Ribes rubrum</i> L.	66	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	99
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	33	<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.	67	<i>Carex Pilosa</i> Scop.	100

## References

- Ammer, C., Balandier, P., Bentsen, N.S., Coll, L., Löf, M., 2011. Forest vegetation management under debate: an introduction. *Eur. J. For. Res.* 130, 1–5. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0452-6>
- Aust, W.M., Miwa, M., Burger, J.A., Patterson, S.C., Carter, E.A., 2004. Wet-Weather Timber Harvesting and Site Preparation Effects on Coastal Plain Sites: A Review. *South. J. Appl. For.* 28, 137–151. <https://doi.org/10.1093/sjaf/28.3.137>
- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79, 3–27. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi056>
- Becker, M., 1972. Étude des relations sol-végétation en conditions d'hydromorphie dans une forêt de la plaine Lorraine. *Ann. Sci. For.* 29, 143–182. <https://doi.org/10.1051/forest/19720201>
- Bell, F.W., Ride, K.R., St-Amour, M.L., Ryans, M., 1997. Productivity, cost, efficacy and cost effectiveness of motor-manual, mechanical, and herbicide release of boreal spruce plantations. *For. Chron.* 73, 39–46. <https://doi.org/10.5558/tfc73039-1>
- Biemer, P.P., Lars, L.E., 2003. Introduction to survey quality. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/0471458740.ch9>
- Braun-blanchet, J., 1932. Plant sociology. The study of plant communities. First ed. *Plant Sociol. Study Plant Communities First Ed.*
- Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., 2004. Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings to grass-induced belowground competition. *Tree Physiol.* 24, 45–54. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.1.45>
- Collet, C., Guehl, J.-M., Frochot, H., Ferhi, A., 1996. Effect of two forest grasses differing in their growth dynamics on the water relations and the growth of *Quercus petraea* seedlings. *Rev. Can. Bot.* 74, 1562–1571. <https://doi.org/10.1139/b96-189>
- Collet, C., Piboule, A., Leroy, O., Frochot, H., 2008. Advance *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* seedlings dominate tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standards forest. *For. Int. J. For. Res.* 81, 135–150. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpn004>
- Collet, C., Vast, F., Richter, C., Koller, R., 2021. Cultivation profile: a visual evaluation method of soil structure adapted to the analysis of the impacts of mechanical site preparation in forest plantations. *Eur. J. For. Res.* 140, 65–76. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01315-2>
- Croasmun, J.T., Ostrom, L., 2011. Using Likert-Type Scales in the Social Sciences. *J. Adult Educ.* 40, 19–22.
- Cronbach, L.J., 1951. Coefficient alpha and the internal structure of tests. *Psychometrika* 16, 297–334. <https://doi.org/10.1007/BF02310555>

- De Lombaerde, E., Baeten, L., Verheyen, K., Perring, M.P., Ma, S., Landuyt, D., 2021. Understorey removal effects on tree regeneration in temperate forests: A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 58, 9–20. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13792>
- De Lombaerde, E., Verheyen, K., Perring, M.P., Bernhardt-Römermann, M., Van Calster, H., Brunet, J., Chudomelová, M., Decocq, G., Diekmann, M., Durak, T., Hédl, R., Heinken, T., Hommel, P., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Lenoir, J., Macek, M., Máliš, F., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Petřík, P., Reczyńska, K., Schmidt, W., Świerkosz, K., Vild, O., Wulf, M., Baeten, L., 2018. Responses of competitive understorey species to spatial environmental gradients inaccurately explain temporal changes. *Basic Appl. Ecol.* 30, 52–64. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.05.013>
- De Lombaerde, E., Verheyen, K., Van Calster, H., Baeten, L., 2019. Tree regeneration responds more to shade casting by the overstorey and competition in the understorey than to abundance per se. *For. Ecol. Manag.* 450, 117492. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117492>
- Dowle, M., Srinivasan, A., 2021. data.table: Extension of “data.frame”. R package version 1.14.0.
- Dumas, N., Dupouey, J.-L., Gégout, J.-C., Boulanger, V., Bontemps, J.-D., Morneau, F., Dalmaso, M., Collet, C., 2022. Supplementary materials and survey data from: Identification and spatial extent of understorey plant species requiring vegetation control to ensure tree regeneration in French forests. V2. Portail Data INRAE. [Dataset]. <https://doi.org/10.57745/QH5JQH>
- Espelta, J.M., Retana, J., Habrouk, A., 2003. An economic and ecological multi-criteria evaluation of reforestation methods to recover burned *Pinus nigra* forests in NE Spain. *For. Ecol. Manag.* 180, 185–198. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00599-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00599-6)
- Fernandez, M., 2019. Ecophysiological mechanisms involved in the antagonistic interactions between young sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and blue molinia (*Molinia caerulea* (Moench) L.) : roles of nitrogen transfers, mycorrhizae and allelochemical rhizodeposits (PhD thesis). Université Clermont Auvergne.
- Frochot, H., Gama, A., Nouveau, M., Wehrlen, G., Armand, G., 2002. Managing Accompanying Vegetation - Current Status and Outlook. *Rev. For. Fr.* 54, 505–520. <https://doi.org/10.4267/2042/4939>
- Gaston, K.J., 1996. The Multiple Forms of the Interspecific Abundance-Distribution Relationship. *Oikos* 76, 211–220. <https://doi.org/10.2307/3546192>
- Gaudet, C.L., Keddy, P.A., 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* 334, 242–243. <https://doi.org/10.1038/334242a0>
- Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., Ginisty, C., 2011. 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, 77–89. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0403-2>

- Gjerstad, D.H., Barber, B.L., 1987. Forest Vegetation Problems in the South, in: Walstad, J.D., Kuch, P.J. (Eds.), *Forest Vegetation Management for Conifer Production*. Wiley-Interscience, New York, pp. 55–76.
- Guynn, D.C.Jr., Guynn, S.T., Wigley, T.B., Miller, D.A., 2004. Herbicides and forest biodiversity—what do we know and where do we go from here? *Wildl. Soc. Bull.* 32, 1085–1092. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2004\)032\[1085:HAFBDW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2004)032[1085:HAFBDW]2.0.CO;2)
- Harmer, R., Kiewitt, A., Morgan, G., 2012. Can overstorey retention be used to control bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) during regeneration of forests? *For. Int. J. For. Res.* 85, 135–144. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpr066>
- Hegetschweiler, K.T., Fischer, C., Moretti, M., Hunziker, M., 2020. Integrating data from National Forest Inventories into socio-cultural forest monitoring – a new approach. *Scand. J. For. Res.* 35, 274–285. <https://doi.org/10.1080/02827581.2020.1799066>
- Hervé, J.-C., 2016. France, in: Vidal, C., Alberdi, I., Hernández, L., Redmond, J.J. (Eds.), *National Forest Inventories: Assessment of Wood Availability and Use*. Springer International Publishing, pp. 285–404. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-44015-6>
- Homagain, K., Shahi, C., Luckai, N., Leitch, M., Bell, F.W., 2011. Benefit–cost Analysis of Vegetation Management Alternatives: An Ontario Case Study. *For. Chron.* 87, 260–273. <https://doi.org/10.5558/tfc2011-013>
- Hörnberg, G., Ohlson, M., Zackrisson, O., 2011. Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Can. J. For. Res.* <https://doi.org/10.1139/x97-045>
- IGN, 2019. *Le Mémento. Inventaire forestier. Edition 2019*. Institut national de l'information géographique et forestière.
- IGN, 2011. Une nouvelle partition écologique et forestière du territoire métropolitain : les sylvoécocorégions (SER). *Synthèse Périodique Inventaire For.* 16.
- Julve, P., 1998. *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*. Version : 27 avril 2020.
- Lenoble, F., Broyer, C., 1945. Sur la distribution du *Buxus sempervirens* L. en France. *Bull. Société Bot. Fr.* 92, 118–131. <https://doi.org/10.1080/00378941.1945.10834422>
- Ligot, G., Balandier, P., Fayolle, A., Lejeune, P., Claessens, H., 2013. Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. *For. Ecol. Manag.* 304, 391–398. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.050>
- Likert, R., 1932. A technique for the measurement of attitudes. *Arch. Psychol.* 22, 5–55.
- Maciejewski, L., Pinto, P.E., Wurpillot, S., Drapier, J., Cadet, S., Muller, S., Agou, P., Renaux, B., Gégout, J.-C., 2020. Vegetation unit assignments: phytosociology experts and classification programs show similar performance but low convergence. *Appl. Veg. Sci.* 23, 698–709. <https://doi.org/10.1111/avsc.12516>

- Mallik, A.U., 2003. Conifer Regeneration Problems in Boreal and Temperate Forests with Ericaceous Understory: Role of Disturbance, Seedbed Limitation, and Keystone Species Change. *Crit. Rev. Plant Sci.* 22, 341–366. <https://doi.org/10.1080/713610860>
- McCarthy, N., Bentsen, N.S., Willoughby, I., Balandier, P., 2011. The state of forest vegetation management in Europe in the 21st century. *Eur. J. For. Res.* 130, 7–16. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0429-5>
- Metcalf, D.J., 2005. *Hedera helix* L. *J. Ecol.* 93, 632–648. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01021.x>
- Newmaster, S.G., Parker, W.C., Bell, F.W., Paterson, J.M., 2007. Effects of forest floor disturbances by mechanical site preparation on floristic diversity in a central Ontario clearcut. *For. Ecol. Manag.* 246, 196–207. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.058>
- Newton, M., McCormack, M.L.JR., Sajdak, R.L., Walstad, J.D., 1987. Forest Vegetation Problems in the Northeast and Lake States/Provinces, in: Walstad, J.D., Kuch, P.J. (Eds.), *Forest Vegetation Management for Conifer Production*. Wiley-Interscience, New York, pp. 77–104.
- Pinheiro, J., Bates, D., 2000. Appendix C. A collection of Self-Starting Nonlinear Regression Models, in: *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*, Statistics and Computing. Springer-Verlag, New York. <https://doi.org/10.1007/b98882>
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team, 2020. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*.
- R Core Team, 2020. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Raymond, C.M., Fazey, I., Reed, M.S., Stringer, L.C., Robinson, G.M., Evely, A.C., 2010. Integrating local and scientific knowledge for environmental management. *J. Environ. Manage.* 91, 1766–1777. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.03.023>
- Richardson, B., Watt, M.S., Mason, E.G., Kriticos, D.J., 2006. Advances in modelling and decision support systems for vegetation management in young forest plantations. *For. Int. J. For. Res.* 79, 29–42. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi059>
- Robin, X., Turck, N., Hainard, A., Tiberti, N., Lisacek, F., Sanchez, J.-C., Müller, M., 2011. pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. *BMC Bioinformatics* 12, 77. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-77>
- Royo, A.A., Carson, W.P., 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, 1345–1362. <https://doi.org/10.1139/x06-025>
- Ssali, F., Moe, S.R., Sheil, D., 2018. Tree seed rain and seed removal, but not the seed bank, impede forest recovery in bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn)-dominated clearings in the African highlands. *Ecol. Evol.* 8, 4224–4236. <https://doi.org/10.1002/ece3.3944>
- Stuiver, B.M., Wardle, D.A., Gundale, M.J., Nilsson, M.-C., 2014. The Impact of Moss Species and Biomass on the Growth of *Pinus sylvestris* Tree Seedlings at Different Precipitation Frequencies. *Forests* 5, 1931–1951. <https://doi.org/10.3390/f5081931>

- Sutinen, R., Gustavsson, N., Hänninen, P., Middleton, M., Räisänen, M.L., 2019. Impact of mechanical site preparation on soil properties at clear-cut Norway spruce sites on mafic rocks of the Lapland Greenstone Belt. *Soil Tillage Res.* 186, 52–63. <https://doi.org/10.1016/j.still.2018.10.013>
- Thrippleton, T., Bugmann, H., Kramer-Priewasser, K., Snell, R.S., 2016. Herbaceous Understorey: An Overlooked Player in Forest Landscape Dynamics? *Ecosystems* 19, 1240–1254. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-9999-5>
- Thrippleton, T., Bugmann, H., Snell, R.S., 2018. Herbaceous competition and browsing may induce arrested succession in central European forests. *J. Ecol.* 106, 1120–1132. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12889>
- Tolhurst, K.G., Turvey, N.D., 1992. Effects of bracken (*Pteridium esculentum* (forst. f.) cockayne) on eucalypt regeneration in west-central Victoria. *For. Ecol. Manag.* 54, 45–67. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(92\)90004-S](https://doi.org/10.1016/0378-1127(92)90004-S)
- Tomppo, E., Gschwantner, T., Lawrence, M., McRoberts, R.E. (Eds.), 2010. *National Forest Inventories: Pathways for Common Reporting*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3233-1>
- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Lacombe, E., Gégout, J.-C., 2011. Abundance response of western European forest species along canopy openness and soil pH gradients. *For. Ecol. Manag.* 262, 1483–1490. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.049>
- Verheyen, K., Baeten, L., De Frenne, P., Bernhardt-Römermann, M., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G., Dierschke, H., Eriksson, O., Hédli, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Kirby, K., Naaf, T., Peterken, G., Petřík, P., Pfdenhauer, J., Van Calster, H., Walther, G.-R., Wulf, M., Verstraeten, G., 2012. Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *J. Ecol.* 100, 352–365. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01928.x>
- Vidal, C., Alberdi, I., Hernández, L., Redmond, J.J. (Eds.), 2016. *National Forest Inventories: Assessment of Wood Availability and Use*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-44015-6>
- Wagner, R.G., Little, K.M., Richardson, B., McNabb, K., 2006. The role of vegetation management for enhancing productivity of the world's forests. *Forestry* 79, 57–79. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi057>
- Walstad, J.D., Newton, M., Boyd, R.J.JR., 1987. Forest Vegetation Problems in the Northwest, in: Walstad, J.D., Kuch, P.J. (Eds.), *Forest Vegetation Management for Conifer Production*. Wiley-Interscience, New York, pp. 15–54.
- Willoughby, I., Evans, H., Gibbs, J., Pepper, H., Gregory, S., Dewar, J., Nisbet, T., Pratt, J., McKay, H., Siddons, R., Mayle, B., Heritage, S., Ferris, R., Trout, R., 2004. Reducing pesticide use in forestry: practice guide. *Reducing Pestic. Use For. Pract. Guide*.

## Supplementary Material

Identification and spatial extent of understory plant species requiring vegetation control to ensure tree regeneration in French forests

### *Table I:*

Location of NFI plots (latitude, longitude, altitude), and associated climatic variables (temperature, precipitation) in metropolitan France. Minimum and maximum values are indicated. Climatic data correspond to the mean values between 1981 and 2010. Source: Météo France.

Latitude range	Longitude range	Altitude range	Average annual temperatures	Average annual precipitations
41°22'27" N - 51°2'13" N	4°41'48 " O - 9°32'13 " E	0 – 2412 m	1.6°C– 16.9°C	472 mm - 2284 mm

### *Box I:*

Creation of a short list of species to be used in the forest manager survey:

#### General approach and objectives

Since it was not possible to incorporate all of the species recorded in the NFI data in the forest manager survey, we first developed a short list of species that could be used in the forest manager survey to initiate the study and establish our final indicators. It was not used again after this step. Thirty species was the limit we set to the number of species we could incorporate in the survey in order to limit the time required to answer the survey.

In this short list, we aimed at using NFI data to establish the list and at selecting species that were potentially in our final list of species to be controlled. It was based on three assumptions:

- Species requiring vegetation control operations during the tree regeneration stage frequently show a high cover;
- They frequently show a high cover in forests with open canopies;

- They were negatively correlated to tree regeneration cover.

We built three indicators, corresponding to the three assumptions.

### **Indic1: Species abundance**

For each species, the number of inventory plots where it showed a cover > 50% was recorded for each forest region. This figure was then divided by the total number of inventory plots in each forest region to obtain the percentage of plots where the species showed a high cover in each region.

Indic1 was calculated for each species as the maximum percentage of plots where the species showed a high cover, among regions:

$$indic1_i = \max_{over\ j} \left( \frac{N_{PC_i > 50\%, j}}{N_j} \right)$$

where  $i$  indicates plant species and  $j$  the region,  $N_{PC_i > 50\%, j}$  corresponds to the number of inventory plots in forest region  $j$  where species  $i$  show a plant cover > 50%, and  $N_j$  to the total number of inventory plots in region  $j$ .

### **Indic2: Species abundance in forests with open canopies**

For each species, all regions that had less than 30 inventory plots with canopy cover < 50% were removed from the analysis. In each region, the number of inventory plots where canopy cover < 50% was recorded. Among these plots, the number of plots where the species showed a plant cover > 50% was recorded in each region.

Indic2 was calculated for each species as the maximum percentage of plots where the species showed a high cover in forests with open canopies, among regions:

$$indic2_i = \max_{over\ j} \left( \frac{N_{PC_i > 50\%, CC < 50\%, j}}{N_{CC < 50\%, j}} \right)$$

where  $i$  and  $j$  are defined as above,  $N_{PC_i > 50\%, CC < 50\%, j}$  corresponds to the number of inventory plots in region  $j$  where canopy cover < 50%, and where species  $i$  shows a cover > 50%, and  $N_{CC < 50\%, j}$  to the number of inventory plots in region  $j$  where canopy cover < 50%.

### **Indic3: Difference of tree regeneration cover with or without the species**

Main tree species were defined as the 13 species that represented more than 81% of the living wood volume in French forests, namely *Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica*, *Castanea sativa*, *Carpinus betulus*, *Quercus pubescens*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus ilex*, *Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Pinus pinaster* and *Pseudotsuga menziesii*. Tree regeneration corresponded to trees in the understory layer, defined as seedlings up to young trees with a diameter at breast height of less than 7.5 cm. In each inventory plot, the regeneration of the main tree species was determined as the maximum cover of each of the 13 tree species measured in the plot.



For this analysis, we selected the 50 understory species the most frequently present with a plant cover > 50% across all French forests, and, for each species, removed the regions from the analysis where it was rare or absent (< 5% of occurrence). We created a contingency table where we cross-referenced the tree regeneration and the understory species cover classes across the selected regions (Table SM2),

Tree regeneration cover was then transformed from a 6-level variable (0-1-2-3-4-5) to the central value of each cover class (0%, 2.5%, 12.5%, 37.5%, 62.5%, 87.5%). Finally, the mean regeneration cover was calculated across the selected regions for each level of understory species plant cover (Table SM2),

**Table SM2: Contingency table cross-referencing understory species cover class and regeneration cover class for all regions.  $n_{i,j}$  corresponds to the number of inventory plots where regeneration cover class is equal to  $i$  and understory species cover class equal to  $j$ . Mean regeneration cover as a function of the understory species cover class where  $c_i$  corresponds to the central value of the regeneration cover for regeneration cover class  $i$**

Regeneration cover class	Understory species cover class			
	0	1	...	5
0	$n_{0,0}$	$n_{0,1}$	...	
1	$n_{1,0}$	...		
...	...			
5	$n_{5,0}$			$n_{5,5}$
Mean regeneration cover	$\frac{\sum_{i=0}^5 n_{i,0} * c_i}{\sum_{i=0}^5 n_{i,0}}$	$\frac{\sum_{i=0}^5 n_{i,1} * c_i}{\sum_{i=0}^5 n_{i,1}}$	...	$\frac{\sum_{i=0}^5 n_{i,5} * c_i}{\sum_{i=0}^5 n_{i,5}}$

Indicator 3 was obtained by subtracting the mean tree regeneration cover for understory species cover class (PC) 1 and the mean tree regeneration cover for understory species cover class higher than a certain threshold, such that there were more than 300 NFI plots where the species was present with a cover at least equal to this threshold.

It should be noted that this indicator is purely correlative and does not make it possible to predict the reduction of the regeneration cover as a function of the understory species cover.

$$Indic3_i = Max(regcov_{i,PC=1}) - Max(regcov_{i,PC \geq t})$$

$$t \text{ such that } \sum_{k=t}^5 N_{PC_i > k} \geq 300$$

where  $i$  is defined as above,  $t$  represents the threshold  $k$  varying from  $t$  to 5, and  $N_{PC_i > k}$  is the number of inventory plots such that understory species  $i$  is present with a plant cover higher than  $k$ .

### Establishment of the list

The three indicators were applied to all species recorded in the NFI data. For each indicator, we kept the 15 species with the highest score. Some species were selected by more than one indicator and a total of 29 species were selected. The selected species are listed in Table A1 of the main text.

### **Table II:**

Species added by the forest managers during the survey: species not included in the short list provided but cited by the respondents as requiring vegetation control operations to ensure forest renewal . Although some exotic species were cited, they were excluded.

Additional species	Respondents who added the species (over 126 respondents)	
	Number (N)	Frequency (%)
<i>Betula sp.</i>	16	12.7
<i>Carpinus betulus</i>	14	11.1
<i>Populus tremula</i>	12	9.52
<i>Ulex europaeus</i>	7	5.56
<i>Salix sp.</i>	6	4.76

Additional species	Respondents who added the species (over 126 respondents)	
	Number (N)	Frequency (%)
<i>Clematis vitalba</i>	5	3.97
<i>Tilia sp.</i>	3	2.38
<i>Lonicera periclymenum</i>	3	2.38
<i>Deschampsia flexuosa</i>	3	2.38
<i>Rubus idaeus</i>	3	2.38
<i>Holcus sp.</i>	2	1.59
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2	1.59
<i>Ilex aquifolium</i>	2	1.59
<i>Fraxinus sp.</i>	2	1.59
<i>Juncus</i>	2	1.59
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2	1.59
<i>Carex pendula</i>	1	0.794
<i>Calamagrostis sp.</i>	1	0.794
<i>Frangula alnus</i>	1	0.794
<i>Convolvulus</i>	1	0.794
<i>Sambucus nigra</i>	1	0.794
<i>Senecio fuchsii</i>	1	0.794
<i>Bryonia dioica</i>	1	0.794
<i>Ranunculus acris</i>	1	0.794
<i>Corydalis sp.</i>	1	0.794

Additional species	Respondents who added the species (over 126 respondents)	
	Number (N)	Frequency (%)
<i>Digitalis purpurea</i>	1	0.794
<i>Populus × canescens</i> *	1	0.794
<i>Epilobium sp.</i>	1	0.794
<i>Prunus padus</i>	1	0.794
<i>Dryopteris filix-mas</i>	1	0.794
<i>Athyrium filix-femina</i>	1	0.794
<i>Acer campestre</i>	1	0.794
<i>Lolium perenne</i>	1	0.794

**Tables III and IV :**

**Correlation between NFI indicators computed for plant groups and for plant species: Spearman’s rank correlation coefficient rho for each pair of indicators.**

Groups:

	$%A_{PC>0,CC\leq 100}$	$%A_{PC>0,CC<50}$	$%A_{PC>50,CC\leq 100}$	$%A_{PC>50,CC<50}$
$%A_{PC>0,CC\leq 100}$	-	-	-	-
$%A_{PC>0,CC<50}$	0.96	-	-	-
$%A_{PC>50,CC\leq 100}$	0.45	0.42	-	-
$%A_{PC>50,CC<50}$	0.63	0.65	0.73	-

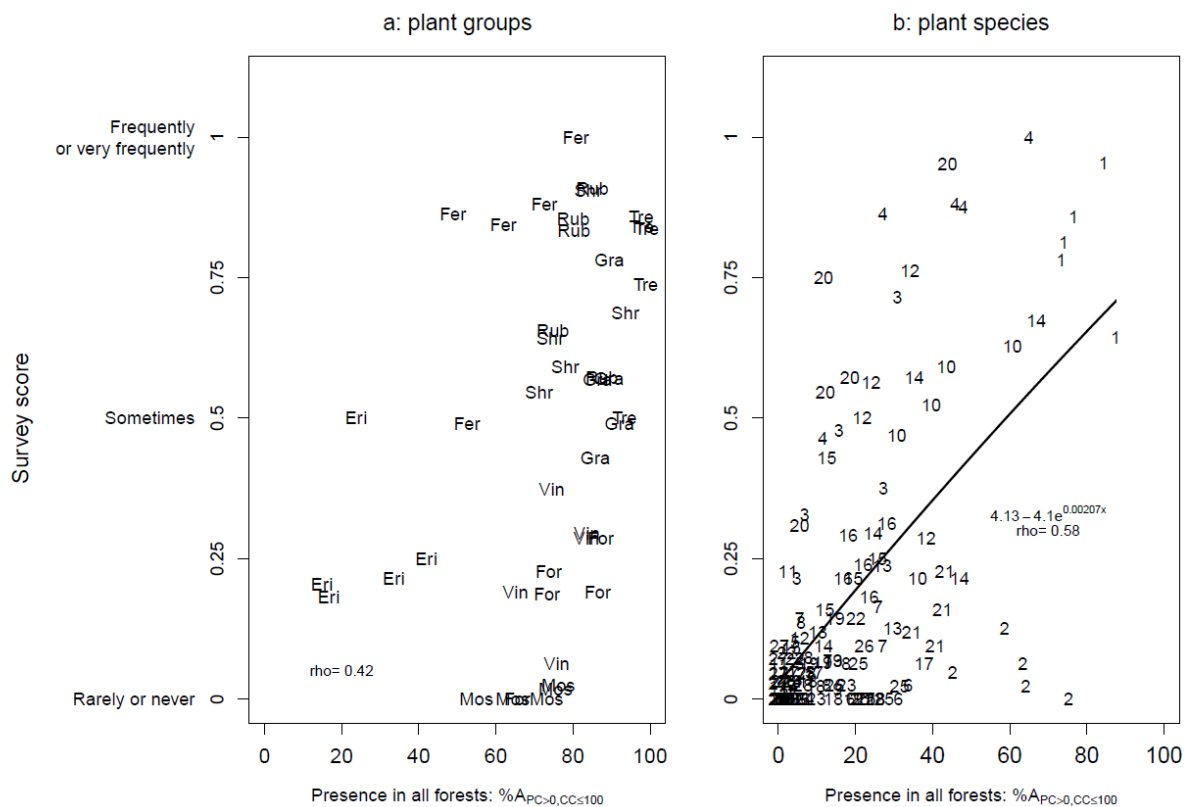
Species:

	$\%A_{PC>0,CC\leq 100}$	$\%A_{PC>0,CC<50}$	$\%A_{PC>50,CC\leq 100}$	$\%A_{PC>50,CC<50}$
$\%A_{PC>0,CC\leq 100}$	-	-	-	-
$\%A_{PC>0,CC<50}$	0.95	-	-	-
$\%A_{PC>50,CC\leq 100}$	0.72	0.75	-	-
$\%A_{PC>50,CC<50}$	0.71	0.83	0.84	-

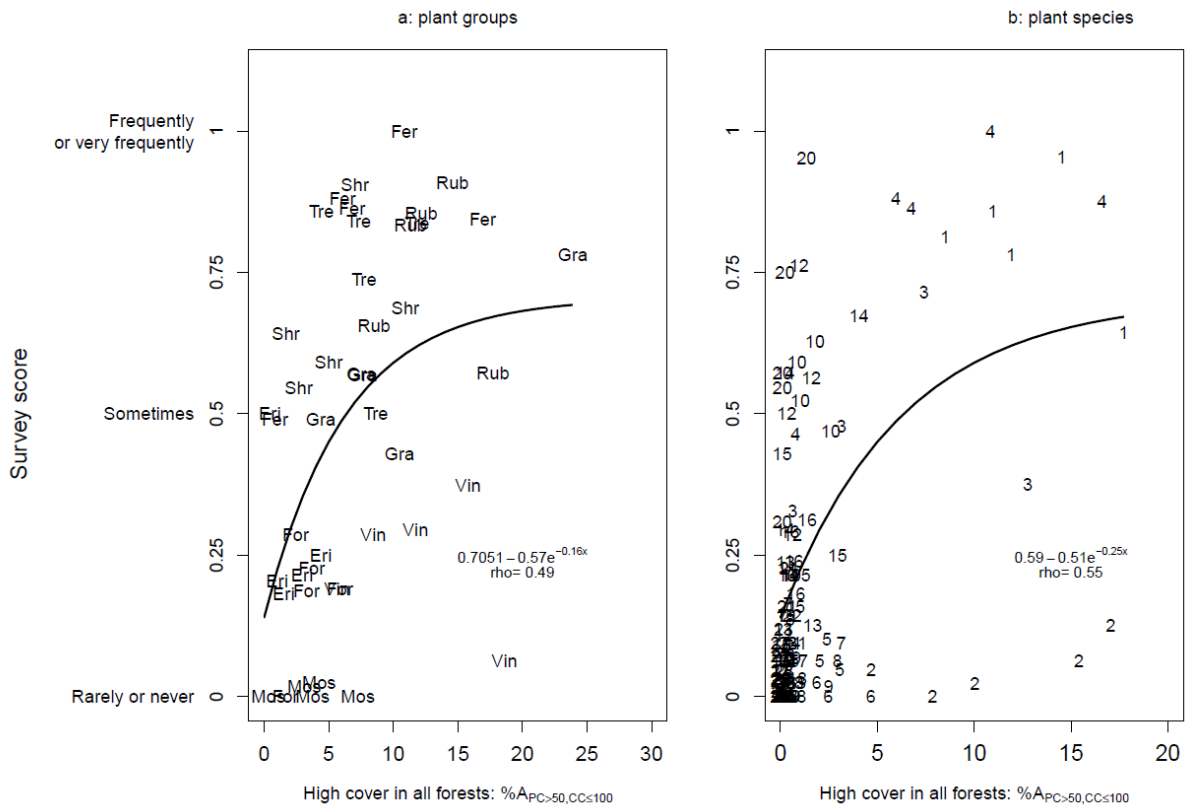
**Figure I:**

Forest manager survey score as a function of (1)  $\%A_{PC>0,CC\leq 100}$  (proportion of the forest area where the plant is present); (2)  $\%A_{PC>50,CC\leq 100}$  (proportion of the forest area where the plant shows high cover); and (3)  $\%A_{PC>0,CC<50}$  (proportion of the open-canopy forest area where the plant is present) for (a) plant groups or (b) plant species, in each of the five regions. Black curves correspond to the prediction of the asymptotic model according to Equation. 1. In each plot, each group or each species has five repetitions (one per region). Names in (a) correspond to the names of the plant groups, and numbers in (b) correspond to species numbers given in Table A1. The plot is displayed with no curve when the non-linear model did not converge.

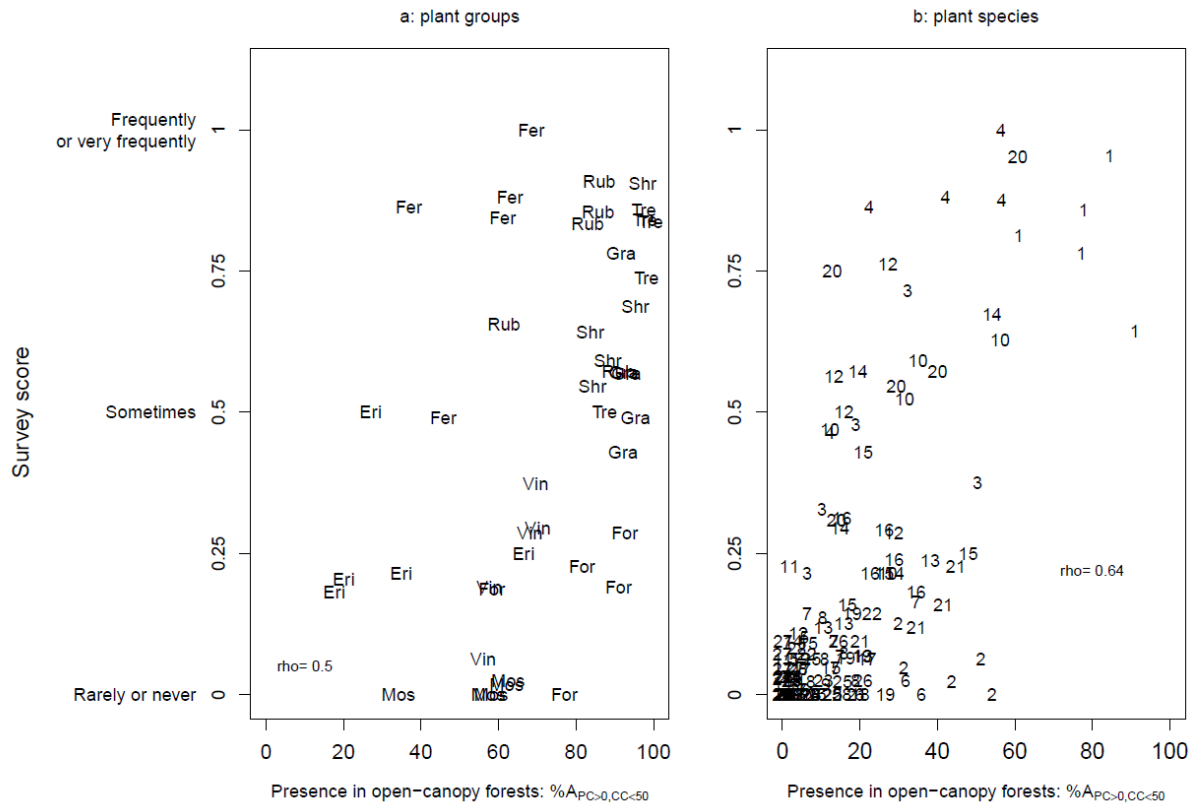
(1)  $\%A_{PC>0,CC\leq 100}$



(2)  $\%A_{PC>50,CC\leq 100}$



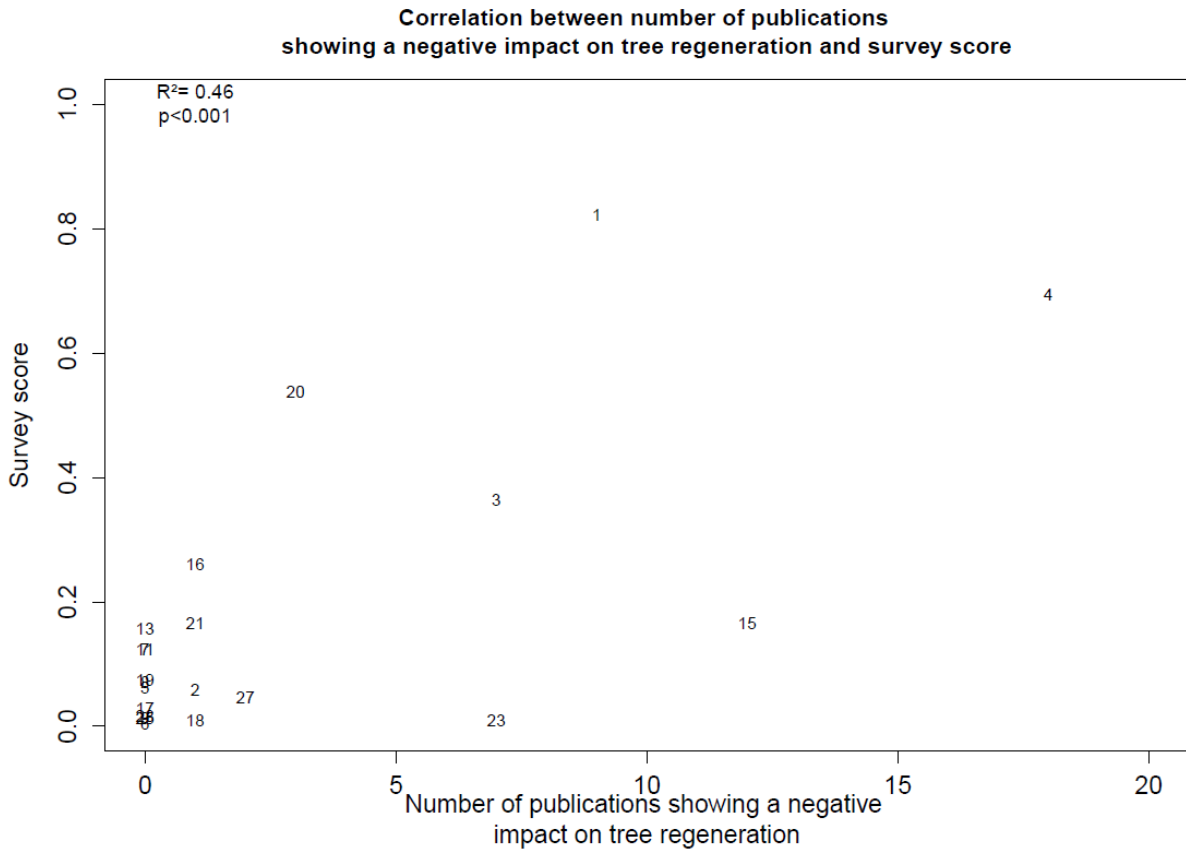
(3)  $\%A_{PC>0,CC\leq 50}$





**Figure II:**

Comparison between the species scores in the international literature quantitative analysis and in the forest manager survey, indicated for each species included in the short list (except tree species). Species are numbered according to Table A1. The  $R^2$  and p-value correspond to the statistics of a linear model adjusted to the data.



---

---

## Chapitre 4 : Facteurs de présence et d'abondance des espèces sociales : le rôle particulier du couvert de la canopée

---

---

Projet d'article intitulé : “Forest canopy cover controls abundance but not presence of social understory plant species”.

### 4.1. Introduction :

Forest understory play multiple roles in forest ecosystems by providing food to herbivorous species (Storch, 1993), influencing the nutrient and water cycles (Loustau et al., 1991; Yarie, 1980), by contributing to countries economy (Kilpeläinen et al., 2018) and by influencing succession dynamics, in particular through its ability to slow down or arrest tree establishment in certain situations (Balandier et al., 2006; Mallik, 2003; Royo and Carson, 2006).

The interactions between understory plant species and forest regeneration have been intensively studied during the past decades. In particular, the ability of some species to alter natural succession via the creation of alternative stable states, and to hinder tree regeneration has been well documented (Balandier et al., 2006; Royo and Carson, 2006), as well as the mechanisms involved (Balandier et al., 2006; Mallik, 2003; Ssali et al., 2018; Vernay et al., 2016). One of the common traits among species able to hinder tree regeneration has proven to be their ability to be present with a high cover in the understory, therefore reducing the space and the resources available for tree regeneration (Balandier et al., 2006). (Gaudet and Keddy, 1988) for example, showed a clear trend between species aboveground biomass and competitive ability.

Species cover is a good predictor of aboveground biomass (Flombaum and Sala, 2007; Rodriguez et al., 2021), so that species cover may be seen as a good proxy for species competitiveness. The ability to model the abundance of competitive species, i.e. the proportion of ground the species covers in a given area, seems therefore of a major step to predict the impacts of these species on tree regeneration. However, very few studies aim at modelling the abundance of competitive species. Species abundance is much less studied than species presence, for various reasons. First, a lower availability of abundance data compared to presence-absence data is a first limit to establishing abundance models. Second, the abundant center hypothesis, which assumes a strong correlation between the

probability of species presence and the probability of species abundance (Brown, 1984; Hengeveld and Haeck, 1982; Van Couwenberghe et al., 2013) led to the idea that species abundance could be directly inferred from species presence and did not require specific models. However, the hypothesis has since been largely criticized (Bradley, 2016; Dallas and Hastings, 2018; Nielsen et al., 2020) since it appeared that variation in the probability of species abundance may only be weakly correlated to variation in the probability of species presence (VanDerWal et al., 2009).

Moreover, the performances of abundance models are lower than presence models. Factors influencing species presence and abundance may differ significantly, so that lower model performances may be observed because the variables for abundance models are chosen to be the same as for presence models. In particular, biotic interactions have proven to be good predictors of plant species abundance (Boulangeat et al., 2012; Tucker et al., 2012), while their influence on species presence is debated (Araújo and Luoto, 2007; Atauchi et al., 2018; Boulangeat et al., 2012; le Roux et al., 2013). Not taking biotic interactions into account, combined with the use of inappropriate statistical methods to model abundance (Damgaard, 2009), are probably the main reasons for lower model performances for abundance than presence models (Pearce and Ferrier, 2001; Sagarin et al., 2006 but see Coudun and Gégout, 2007 for a successful example of abundance models). Recently however, recent development in statistical methods to handle in particular zero inflated ordinal data has brought new insight in modelling species abundance (Damgaard and Irvine, 2019; Irvine et al., 2019, 2016).

In forest ecosystems, shade from the overstory is a major biotic factor impacting the nature of the understory. First, tree canopy reduces the light available to the understory, therefore limiting photosynthesis and carbon gains (Valladares et al., 2016). Although all species are able to survive some amount of shading, traits for surviving under low and high light conditions are incompatible, so species react differentially to light conditions according to their morphology and physiology (Valladares et al., 2016; Valladares and Niinemets, 2008). Sciaphilous, or shade-tolerant species, are able to withstand low levels of light thanks to a variety of traits such as a large leaves with a low inclination angle, a low root to shoot ratio and a high longevity. Heliophilous species, at the contrary, are more adapted to high light levels with traits such as a higher growth rate, a high canopy light transmittance and a lower longevity (Valladares and Niinemets, 2008). It is not clear, however, if shade-tolerance only influences species abundance or its probability of presence. Second, canopy cover not only influences light reaching the understory, but also other factors such as air humidity content, temperature range between day and night or rainfall reaching the soil (Barbier et al., 2008; Valladares et al., 2016).

An increase in canopy cover has been shown to reduce the abundance of some competitive species for tree regeneration such as *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molina caerulea*, *Rubus idaeus* or *Cytisus scoparius* (Gaudio et al., 2011b, 2008; Gobin et al., 2015), but these studies only studied the effect of canopy cover based on single lab or field experiments made at the scale of one or a few forest stands, and only focus on a few species. The study from Van Couwenberghe et al. (2011) has focused on studying the impact of pH and canopy cover on 12 understory species for different abundance levels. However, in this study presence and abundance are not modelled independently, on a small set of species and on a limited spatial extent. To our knowledge, no study focused on investigating for a large

number of species and a national to continental spatial scale whether understory species presence and abundance are differentially influenced by canopy cover.

The objective of the present study is to investigate how the presence and the abundance of the understory plant species susceptible to be highly abundant in the understory are impacted by forest canopy cover. It was broken down into two hypotheses: (i) canopy cover improves the quality of abundance models more than presence models; and (ii) the response of species abundance to a canopy opening is more correlated to its shade-tolerance compared to species presence.

Using French National Forest Inventory (NFI) data, we first built presence and abundance models, using soil and climate variables, for a large set of species frequently found with a high abundance in forest understory. Then, we assessed how much our models were improved when adding a variable reflecting canopy cover. Finally, we analysed the effects of canopy cover on species presence and high abundance probability and we analysed if these effects correlated to the shade tolerance of the species, using species light scores from the literature.

## 4.2. Material and methods

### 4.2.1. Study area

The study area comprised the whole of metropolitan France, including Corsica (41°22'27"N - 51°2'13"N; 4°41'48"O - 9°32'13"E). France includes Atlantic, Mediterranean, Continental and Mountainous climates, with average temperatures range from 1.6°C to 16.9°C and annual precipitations from 472 mm to 2284 mm (source: Météo France).

French forests cover approximately 16.8 million ha, i.e. 31 % of the country area (IGN, 2021a). They grow on a large range of soil types, from sandy to loamy or clayey, with pH ranging from acidic (<4.5) to alkaline (>8.5) (Gis Sol, 2013).

### 4.2.2. Data description

#### 4.2.2.1. NFI data

We used French NFI data collected from 2006 to 2019, representing in total about 93 000 inventory points. NFI data comprised assessments of flora composition, stand canopy cover and stand basal area.

In each inventory point, flora composition was determined in a circular plot of 700 m<sup>2</sup> using TAXREF referential (Gargominy et al., 2019). For each species that was present, its cover was visually estimated using a 2-level-scale: low cover: ]0%-50%]; high cover: ]50%-100%].

We used three different proxies of stand canopy cover : two visual estimates of canopy cover (Lhotka and Loewenstein, 2006; Martens et al., 2000) and basal area, all of which have been shown to correlate to the intensity of light reaching the understory (Comeau et al., 2006; Comeau, 2002; Perot et al., 2017).

The two canopy cover estimates were measured in a circular plot of 2000 m<sup>2</sup>. For each tree species *i* present in the plot with a diameter higher than 7.5 cm at breast height, (1) total canopy cover (TCC<sub>*i*</sub>, %) was estimated as the ratio between the projected area covered of the species tree crown and the plot area; (2) free canopy cover (FCC<sub>*i*</sub>, %) was estimated as the ratio between the projected area of the species tree crown exposed to direct light and the plot area. For each plot, TCC and FCC were then computed as the sum of all species TCC<sub>*i*</sub> and FCC<sub>*i*</sub>, respectively. By construction, FCC ranged between 0 and 100%, whereas TCC could be larger than 100% in multi-layered stands. In our data, it ranged between 0 and 210%.

Tree circumference was measured in nested circular plots of 133 m<sup>2</sup>, 255 m<sup>2</sup> or 700 m<sup>2</sup> on all trees with diameter at breast height larger than 7.5 cm, 22.5 cm or 37.5 cm, respectively, and plot basal area (G) was computed from individual tree diameters of all trees with a diameter >7.5 cm.

It should be noted that most data in the French NFI plots, including canopy cover and flora composition, are surveyed once. As a consequence, no vegetation dynamic can be surveyed using NFI data. For instance, it is not possible to distinguish old clear-cuts where vegetation is in equilibrium with light conditions to recent ones, where the flora composition may be changing over time.

#### 4.2.2.2. *Plant bioindicated values*

Five bioindicated variables known to be good predictors of species presence and abundance were used: pH, C/N, permanent, temporary waterlogging and light (Gégout et al., 2005; Piedallu et al., 2016; Rizzetto, 2017; Van Couwenberghe et al., 2011). The indicator values of the first four variables for each plant species used in our study were extracted from EcoPlant database (Gégout et al., 2005). For light, we used the Julve indicator. Julve indicator values are close to Ellenberg values (Ellenberg et al., 1992), but adapted to species observed in France. Julve indicator values were preferred over Ellenberg values since Julve values are more documented for the species used in our study than Ellenberg values. Julve light indicator values were extracted from BaseFlor database (Julve, 1998). Bioindicated values were determined for each inventory plot as the mean of the indicator values of all species present (except one) in the plot. The species excluded was the target species studied. As various species were studied, a set of bioindicated values was computed specifically for each studied species allowing to avoid circularity problems. Furthermore, all plots with less than six different species for at least one bioindicated value were removed from analyses.

#### 4.2.2.3. *Climatic parameters*

DIGITALIS database provided climatic variables calculated according to a 50 x 50 m grid. Water deficit during July, average minimal temperatures of January, annual growth degree-days above 5°C and annual sum of solar radiations were used as climate variables chosen because they proved to be important in explaining the distribution of a large amount of species (Rizzetto, 2017). These variables were calculated for the reference period 1961-1990 for each NFI plot.

### 4.2.3. *Data analysis*

#### 4.2.3.1. *Species selection*

Our study focused on plant species that may show high cover values. In order to have sufficient statistical power to fit abundance models, we studied species with at least 100 observations in each canopy cover class used in the models (Coudun and Gégout, 2007). In total, 3331 species were recorded in the NFI data. Out of these species, 646 species (i.e. 19% of the species) reached a high cover in at least one NFI plot, and 64 species (i.e. 1.9%) reached high cover in more than 99 plots (SM 1). These 64 species represented 59.5% of the total understory cover in the NFI data and were selected in further analysis.

We checked ex post that selecting only species showing high cover in more than 100 inventory plots did not bias our results by only selecting shade-tolerant species by re-running our analyses on a fixed number of shade-tolerant and heliophilous species. Results were similar, except that results from ex post list of species had larger uncertainty due to lower number of observations for certain species. Therefore, we considered that using our main list of 64 species did not lead to significant biases.

#### 4.2.3.2. *General approach:*

In this study, we quantified the effect of canopy cover on species presence and species abundance, and checked if changes in presence and high abundance probability were consistent with species shade-tolerance as documented in the literature.

To assess the importance of canopy cover for the presence and abundance of the species, we compared the performance of presence (respectively abundance) distribution models that used climate and soil variables as independent variables with the performance of presence (resp. abundance) models that used climate, soil and canopy cover variables as independent variables by following the following steps:

(i) We performed climate, soil and canopy cover variable selection for presence and for abundance models using a customized stepwise forward procedure (Nieto-Lugilde et al., 2015; Wüest et al., 2020) based on True Skill Statistics (TSS, Allouche et al., 2006), on models fit for each of the 64 species.

(ii) We assessed the effect of canopy cover on model performances using TSS for each model.

We then checked the consistency between species shade-tolerance and the effect of canopy cover on their probability of presence and high abundance by following the following step:

(iii) We assessed the effect of canopy cover on the probability of species presence and on the probability of species high abundance, in relationship with the species light indicator.

#### 4.2.3.3. Step (i): Establishment of presence and abundance models

In order to remove spurious absences in model building, for each studied species we have not selected all French territory but only regions where the target species was present in more than 5 occurrences or 1% of the total plots of the region. Inventory plots where field operators indicated recent fire, forest exploitation, storm, or soil preparation, as well as plots displaying high heterogeneity (heterogeneous flora, soil or humus inside the inventory plot) were discarded. Plots measured when the ground was covered with snow were also discarded. Last, plots with missing climatic data, or plots where bioindicated values were calculated using less than 6 species were removed.

Two binary variables called Pres and Abund were defined as follows: Pres was equal to 0 in plots where species was absent and equal to 1 where the species was present. Abund was set equal to 0 in plots where species cover was low ( $\leq 50\%$ ) to 1 where species cover was high ( $>50\%$ ). Abund was undefined in plots where the species was absent.

Performance of models incorporating either one of the three canopy cover variables (TCC, FCC, G) were compared, and TCC was retained in all models, as the variable that improved presence and abundance models for the highest number of species (SM 2). For each species, Pres and Abund were modelled separately using logistic regression. as follows:

$$\text{Equation 1: } \ln\left(\frac{\text{Prob}(\text{Pres})}{1-\text{Prob}(\text{Pres})}\right) = \alpha + \sum_{i=1}^n \beta_i \cdot x_i + \gamma \cdot \text{TCC}$$

$$\text{Equation 2: } \ln\left(\frac{\text{Prob}(\text{Abund})}{1-\text{Prob}(\text{Abund})}\right) = \alpha + \sum_{i=1}^n \beta_i \cdot x_i + \gamma \cdot \text{TCC}$$

with  $n$  predictors  $x_i$  (among pH, C/N, permanent, temporary waterlogging, water deficit during July, average minimal temperatures of January, annual growth degree-days above  $5^\circ\text{C}$  and annual sum of solar radiations),  $n$  coefficients  $\beta_i$  corresponding to each predictor.  $\alpha$  corresponds to the model intercept, and  $\gamma$  to the coefficient of variable added in a second step.

The variable selection procedure was the same for presence and abundance models. It was performed using all inventory plots described above, which represented between 2612 and 68063 plots for presence models, and between 474 and 51292 for abundance models (since

plots without the modelled species were discarded in abundance models). For each species, variable selection was made on climate and soil variables, using a customized forward stepwise procedure.

In this procedure, for each species, each variable and its square term were iteratively tested and added (if absent from the model) or removed (if already present in the model) together, such that model TSS was optimized at each step. For each variable added into the model, remaining variables with a Pearson coefficient  $R > 0.7$  were removed from the candidate variables. The procedure ended as soon as the TSS improvement for adding or removing a variable and its square term was less than 0.01. TSS was preferred over AIC or AUC as a selection criterion because of various shortcomings for AIC and AUC (Aho et al., 2014; Jiménez-Valverde et al., 2009; Lobo et al., 2008; Velasco and González-Salazar, 2019).

#### 4.2.3.4. *Step (ii): Gain brought by the addition of canopy cover in presence and abundance models*

The effect of canopy cover on presence and abundance models was assessed by calculating TSS improvement between models without and with canopy cover variables, using a methodology close to the one used by Nieto-Lugilde et al. (2015a); Scherrer and Guisan (2019) and Wüest et al. (2020a).

For each species, presence and abundance models, with or without canopy cover, were calibrated on a calibration dataset and their TSS calculated on a validation dataset. The calibration dataset was built by randomly sampling plots such that (1) there were as many 0s (absences in presence models or low abundances in abundance models) as 1s (presences in presence models or high abundance in abundance models) in order to remove any effect from unbalanced sampling, (2) presence and abundance models used the same number of observations in order to prevent any effect from different sample sizes when comparing presence and abundance models, and (3) the number of 0s and 1s for both presence and abundance models calibration was chosen as being equal to 75% of the number of plots where species cover was high. Thus, many presence data were not used for the calibration of the presence model. The validation dataset was obtained by selecting all remaining 1s and the same number of 0s randomly sampled in the remaining plots. The sample size for calibration and validation datasets for each species are given in SM3.

This procedure was repeated 100 times for each species, and the mean TSS value over the 100 replications was calculated for presence and for abundance models. The gain brought by the introduction of canopy cover in the models was assessed through the difference between mean TSS for models without canopy cover and mean TSS for models with canopy cover, for presence and for abundance models. We used Wilcoxon signed-rank test to estimate if the difference was significantly different from 0.



#### 4.2.3.5. *Step (iii): Effects of canopy cover on the probability of presence and the probability of high abundance*

The impact of canopy cover on the probability of species presence and high abundance was analysed by estimating the marginal effect of canopy cover on the probability predicted by the models (Onukwugha et al., 2015).

For each species, we computed the difference between the probabilities of species presence ( $\Delta_{\text{pres}}$ ) and high abundance ( $\Delta_{\text{abund}}$ ), predicted using the canopy cover set either to the 1st or to 9th decile of total canopy cover, and all remaining model variables fixed to their mean values, as follows:

Equation 3:

$$\Delta_{\text{pres}_i} = \text{Prob}(\text{pres}_i = 1, TCC = TCC_1, \dots) - \text{Prob}(\text{pres}_i = 1, TCC = TCC_9, \dots)$$

Equation 4:

$$\Delta_{\text{abund}_i} = \text{Prob}(\text{abund}_i = \text{high}, TCC = TCC_1, \dots) - \text{Prob}(\text{abund}_i = \text{high}, TCC = TCC_9, \dots)$$

where Prob is the probability predicted using equations 1 and 2, pres and abund are the species presence and abundance, TCC the total canopy cover,  $TCC_1$  and  $TCC_9$  the 1st and 9th deciles of the observed TCC distribution, and  $i$  the modelled species. We choose the 1st and to 9th decile of total canopy cover to remove extreme values on which the model may not be well adjusted. Positive values of  $\Delta_{\text{pres}}$  (resp.  $\Delta_{\text{abund}}$ ) corresponded to species more present (resp. more abundant) in open-canopy compared to closed-canopy forests. Conversely, negative values of  $\Delta_{\text{pres}}$  (resp.  $\Delta_{\text{abund}}$ ) corresponded to species less present in open-canopy compared to closed-canopy forests.

Species were then grouped according to their Julve light indicator values, and  $\Delta_{\text{pres}}$  and  $\Delta_{\text{abund}}$  were averaged for each group. The correlation between Julve light indicator and either  $\Delta_{\text{pres}}$  or  $\Delta_{\text{abund}}$  was calculated using Spearman's R.

All analyses were done using R 4.0.2 (R Core Team, 2020), TSS were calculated using pROC package (Robin et al., 2011). Data curation and formatting were performed using data.table package (Dowle and Srinivasan, 2021).

## 4.3. Results

### 4.3.1. Effect of canopy cover on the quality of presence and abundance models

For presence models without canopy cover, TSS ranged from 0.25 to 0.80. Lowest values were reached for moss species (*Eurhynchium striatum*, *Thuidium tamariscinum* and *Hylocomiadelpbus triquetrus*). Adding canopy cover in the presence models significantly improved TSS for 15 species (Figure 4.1), with a maximal improvement of 0.03 (Appendix A1).

Abundance models without canopy cover were in general worse than presence models, with TSS ranging from 0.12 to 0.68. Adding canopy cover improved TSS for 34 species out of 64 (Figure 4.1), with improvement of TSS reaching up to 0.33 (0.07 on average). Species that recorded the highest increase of TSS when adding canopy cover were *Betula pendula* and *Cytisus scoparius*, both with TSS increase higher than 0.30 (Appendix A1).

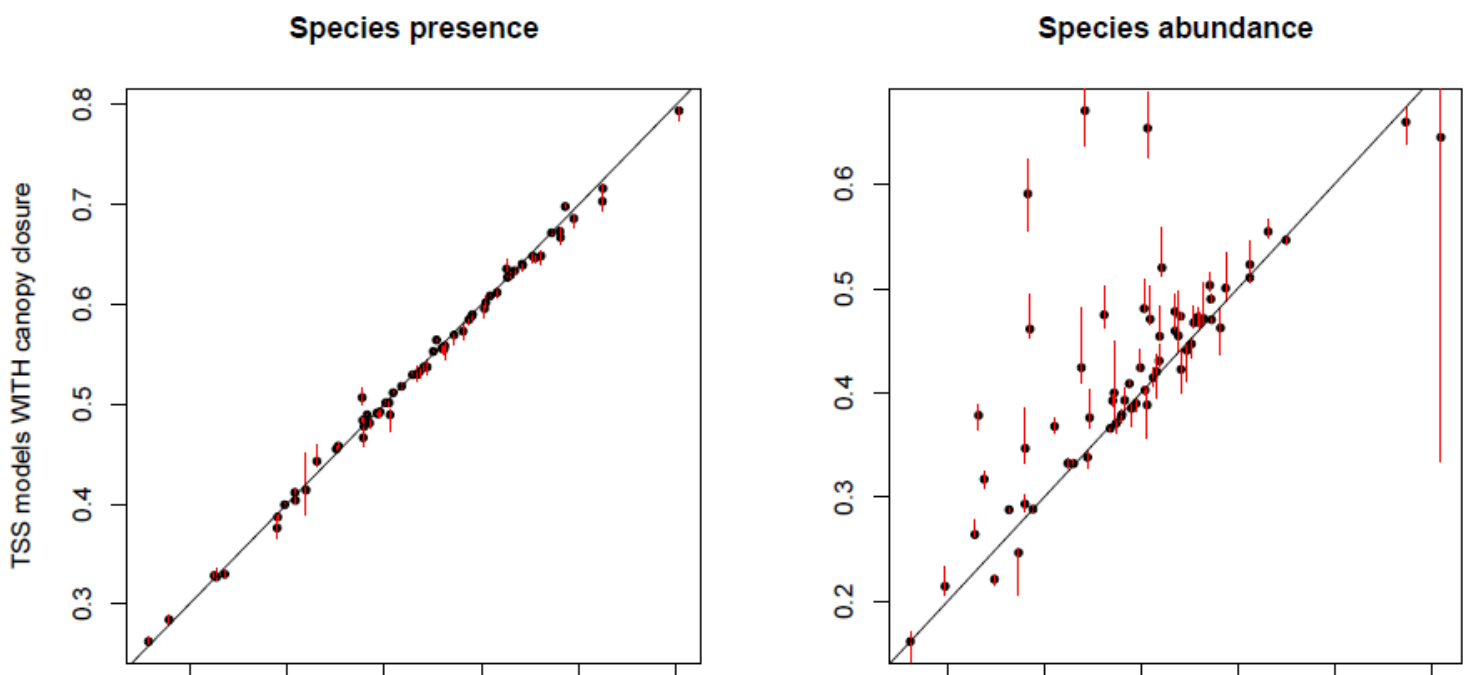


Figure 4.1 : Gain in TSS when adding canopy cover (TCC total canopy cover) into presence (left) and abundance (right) models. Each point represents a species (N= 64 species). Arrows in red correspond to the confidence interval calculated with Wilcoxon signed-ranked test. The  $y=x$  line corresponds to an equal value of TSS between models with or without canopy cover. Points above the  $y=x$  line correspond to species for which adding canopy cover improved the model.

### 4.3.2. Effect of canopy cover on species probability of presence and high abundance

The difference in the probability of presence between low and high canopy cover ( $\Delta_{pres}$ ) was 0.007 on average, and varied between  $-0.16$  and  $0.36$  (negative values indicated species less frequent under low canopy levels), with 33 species that were less frequent under low canopy levels and 31 species that were more frequent under low canopy levels.  $\Delta_{pres}$  was very weakly correlated to Julve light indicator values ( $\rho=0.26$ ,  $n=53$ ) (Figure 4.2).

The difference in the probability of high abundance between low and high canopy cover ( $\Delta_{abund}$ ) was 0.006 on average, and was comprised between  $-0.11$  and  $0.14$  (negative values indicated species less abundant under low canopy levels), with 38 that were more abundant under low canopy levels and 26 species that were less abundant under low canopy levels. Contrarily to  $\Delta_{pres}$ ,  $\Delta_{abund}$  was well correlated to Julve light indicator values ( $\rho=1$ ,  $n=53$ ) (Figure 4.2). Probability of high abundance for sciaphilous species including *Vinca minor*, *Lamium galeobdolon*, *Anemone nemorosa* and *Oxalis acetosella* (Julve indicator = 3 or 4) were smaller under low canopy than under high canopy conditions. At the contrary, probability of high abundance for heliophilous species including *Pteridium aquilinum*, *Ulex europaeus*, *Betula pendula* and *Pseudotsuga menziesii* (Julve indicator = 6 to 8) were higher under low canopy than under high canopy conditions. Intermediate species (Julve indicator = 5) responded heterogeneously to canopy opening, with an average response close to zero.

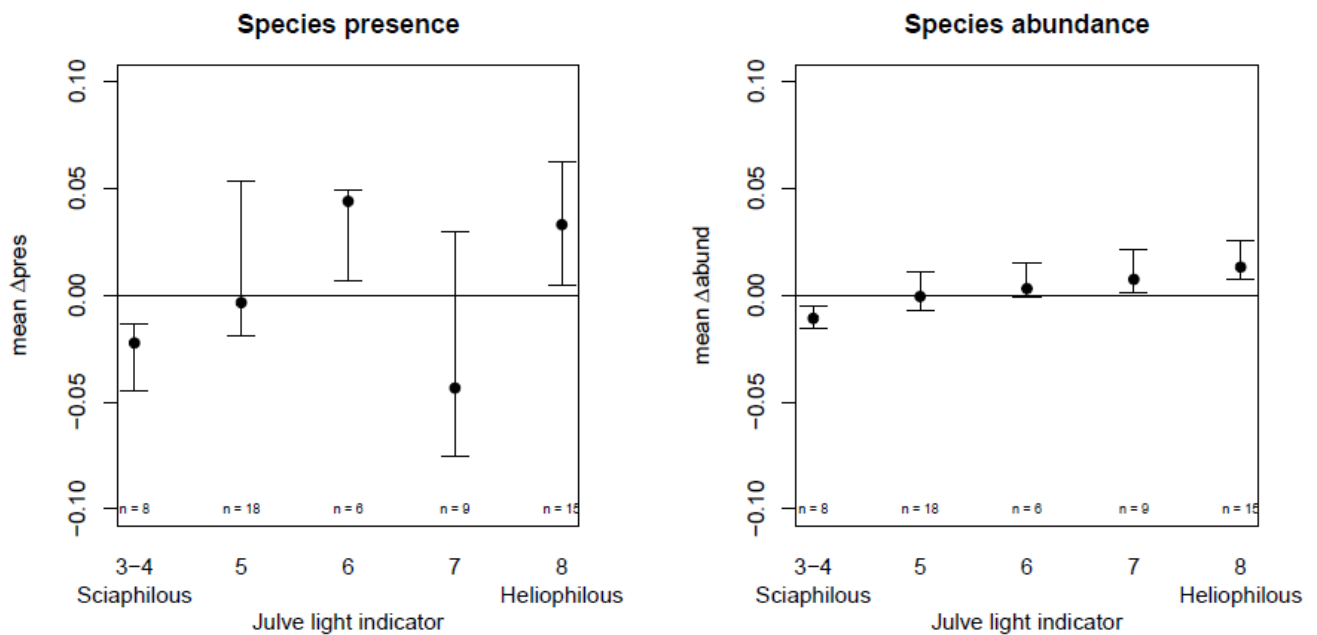


Figure 4.2 : Relationship between Julve indicator value for light and the difference in the probabilities of presence ( $\Delta_{pres}$ , left) or high abundance ( $\Delta_{abund}$ , right) between high and low canopy cover. Each point corresponds to the mean  $\Delta_{pres}$  and  $\Delta_{abund}$  values for each light level. Error bars represented the first and third quartile of the distribution, and  $n$  the sample size for each light level.

## 4.4. Discussion

### *4.4.1. Canopy cover has a greater impact on species abundance than on species presence in half of the studied species*

A primary result of our study is that the abundance of understory species was much more impacted by canopy cover than their presence. In particular, we showed that canopy cover has a greater effect on the quality of abundance models than presence models, and that change of high abundance probability due to canopy cover variations are well correlated with light indicator, as opposed to change of presence probability.

Up to now, very few studies have compared the effect of biotic variables on presence and abundance probability (Boulangéat et al., 2012). To our knowledge, the study from Van Couwenberghe et al. (2011) is the only one studying the effect of a biotic interaction variable both for species presence and abundance in forest ecosystems. Canopy cover can be considered as being a biotic interaction between the overstory and the understory (Linder et al., 2012), so our results are relevant with those obtained by Boulangéat et al. (2012a) who showed that species co-occurrence improved more abundance than presence models for most studied species. Our results tend to confirm that drivers of species presence differ from drivers of species abundance, and in the context of our study that canopy cover does not impact species presence probability but rather their probability of being present with a high cover. It should be noted that some studies found significant effect of canopy cover on species presence (Nieto-Lugilde et al., 2015; Wüest et al., 2020). The difference between the results obtained our study and the one from Nieto-Lugilde et al. (2015a) may originate from the fact that 40% of their inventory plots were forested areas and the rest were non-forested area, including grassland and agriculture area. This high heterogeneity of contexts and land management types may lead to interactions with canopy cover. A second explanation for obtaining different conclusions between our studies is that it is also likely that the effect of canopy cover on species presence may be higher in grassland for example, where species are less tolerant to shade compared to forest species. Wüest et al. (2020a) used both AUC and TSS criteria to determine that canopy cover has a significant effect on presence models. In their study, TSS remains globally the same while AUC shows improvements of model quality when adding canopy cover variables. In our study, we chose to only use TSS because of AUC various shortcomings (Jiménez-Valverde et al., 2009; Lobo et al., 2008). If only considering the results obtained using the TSS, the results obtained in our study are similar to those obtained by Wüest et al. (2020a) and do not show any improvement of presence models by adding canopy cover.

The fact that for most species probability of presence was not affected by canopy cover may be explained by two phenomena. First, forest understory species are by definition frequently confronted to shade from the overstory, so that most forest species should be at different degrees able to withstand shade (Gommers et al., 2013). These species are thus probably able to withstand a certain amount of shade, only limiting their reproductive ability (Valladares and Niinemets, 2008). Secondly, most understory species are perennial (Bierzychudek, 1982) so that once settled, because of the relative shade-tolerance of most understory species, the individual may remain in place even in relatively shaded conditions.

The strong effect of canopy cover on species abundance may be explained by the fact that producing flowers and seeds requires a certain quantity of light (Kudo et al., 2008; Stephenson, 1981). Vegetative reproduction is another way for understory species to disseminate but the impact of the environmental conditions, including light, on this mode of reproduction remain unclear (Douda et al., 2016).

Out of 64 species, canopy cover significantly impacted the probability of presence for five species, and probability of high abundance for 32 species, meaning that half of the species were not significantly impacted by canopy cover, according to our models. This result was unexpected since light is known to be one of the key factors for species abundance, in particular for species such as *Molinia caerulea* (Gaudio et al., 2011a; Taylor et al., 2001) or *Vaccinium myrtillus* (Eldegard et al., 2019; Van Couwenberghe et al., 2011). It is probable that the important number of species not responding to canopy cover also came from missing information about forest stands in our models. Since in total 164 different tree species were recorded in NFI data and that many stands were mixed stands, we did not add a tree species covariable into our models. However, different tree species usually have different shading potential (Niinemets, 2010; Valladares and Niinemets, 2008), reaching from weak shading potential (*Betula pendula*, *Pinus pinaster* for e.g.) up to very high shading potential (*Fagus sylvatica*, *Abies alba* for e.g.), so that the lack of effect from canopy cover on some species known to be strongly heliophilous may be due to interactions between canopy cover and tree species. Taking into account into the models multiple stands characteristics may prove difficult, especially in multispecies and uneven-aged stands, so one simple way to get a better grasp of the impact of canopy cover on those species would be to apply the abundance models on sufficiently large but homogeneous area in terms of overstory composition, and check whether canopy cover further improves presence and abundance models.

#### ***4.4.2. Most species respond positively to a decrease in canopy cover***

Our study highlighted that for a majority of species, probability of high abundance was higher under low canopy cover than to high canopy cover. This is in accordance with the literature showing that a decrease of canopy cover generally leads to an increase of flora cover. At the contrary, an increase of canopy cover leads to a limitation of photosynthesis up to levels that can limit growth or even compromise the survival (Valladares and Niinemets, 2008), even if some species are able to maintain a high cover under high canopy cover (Hedwall et al., 2013, 2010).

Among the 26 species for which high abundance probability was higher under closed canopy, five species were bryophytes (out of seven bryophytes species in total in our list of 64 species), and four species almost exclusively found in Mediterranean climate in French NFI data (out of seven species in total in our list of 64 species).

Finding species from Mediterranean climate in the shade-tolerant species pool may be explained by the stress gradient hypothesis (Bertness and Callaway, 1994). In high abiotic stress areas, biotic interactions tend to favour facilitation rather than competition, contrarily to areas with low abiotic stress. In the case of Mediterranean species, Mediterranean climate

is characterized by summer drought and high summer temperatures, so that the benefit of increased canopy cover such as increased air humidity or decreased temperature (Valladares et al., 2016) may surpass the adverse effect of decrease light intensity in the understory.

The positive effect of canopy cover on air humidity may also explain why most bryophyte species behave as shade-tolerant in our study. Although most bryophyte have the ability to survive a certain level of desiccation, their metabolism relies on situations with low irradiance and high humidity (Marschall and Proctor, 2004). The presence of a high canopy cover could increase the amount of time where air humidity is high enough for bryophyte species to enable their metabolism. Moreover, the presence of canopy cover may also decrease the frequency of very low humidity air content that could lead to bryophyte species death (Proctor et al., 2007).

#### ***4.4.3. Leads to improve modelling of understory species abundance***

Because we show a clear difference between the effect of canopy cover on species presence and species abundance, we advocate that canopy cover should be taken into account when modelling the abundance of understory species, while it may not be necessary when modelling their presence. The use of proportional odds models has been encouraged in the recent years to model species abundance, when modelling ordinal variables such as flora data using Braun-Blanquet scale (Braun-blanquet, 1932). However, these models lie upon the assumption that the variable coefficients are the same for each level of the dependant variable, (Guisan and Harrell, 2000). The fact that species presence and abundance do not respond similarly to canopy cover, and potentially other biotic interactions obviously violates this assumption. It seems therefore preferable to separately model species presence and abundance, such as proposed in recent studies using zero inflated, or hurdle at zero methods (Damgaard and Irvine, 2019; Douma and Weedon, 2019; Irvine et al., 2016).

Taking into account canopy cover into abundance models allowed us to significantly improve abundance models for about half of the species, but performances of abundance models still remain lower than presence models (TSS=0.43 for abundance models and TSS=0.54 for presence models in average). In order to obtain better abundance models for understory species, taking into account new variables with a focus on biotic interactions should be a priority. We give below two examples of potentially highly influential biotic interactions for understory species. Predation by ungulates is a key factor for explaining understory composition. For example, the abundance of *Rubus fruticosus* has been shown to be heavily impacted by ungulate density (Boulanger et al., 2018; Kirby and Thomas, 2000). Obtaining accurate information about ungulate density, in particular in NFIs, seems therefore an interesting additional piece of information to allow for large-scale abundance modelling of understory species. Species co-occurrence, i.e. the simultaneous presence of several species on the same area, have proven to improve abundance models, by giving an estimation of species interactions (competition and/or facilitation) between species (Boulangeat et al., 2012). To our knowledge, no study has focused on using species co-occurrence to model understory species abundance. This may be especially relevant when modelling species abundance in areas where very competitive species are present.

## Appendix

**Appendix A1: Presence and abundance models for the 64 studied species. Species were ranked by alphabetic order. TSS improvement columns correspond to the increase of model TSS when adding TCC variable.**

Species	TSS model Pres_C+S	TSS improvement for adding TCC	TSS model Abund_C+S	TSS improvement for adding TCC	Effect of a decrease of TCC on species abundance probability
<i>Abies alba</i>	0.62	0.00	0.34	-0.01	+
<i>Anemone nemorosa</i>	0.45	0.00	0.33	0.00	-
<i>Arbutus unedo</i>	0.42	-0.01	0.71	-0.06	-
<i>Avenella flexuosa</i>	0.59	0.00	0.38	0.00	+
<i>Betula pendula</i>	0.43	0.01	0.34	0.33	+
<i>Brachypodium pinnatum</i>	0.54	0.00	0.32	0.01	+
<i>Brachypodium retusum</i>	0.72	-0.02	0.37	0.03	+
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	0.49	0.00	0.38	0.01	+
<i>Buxus sempervirens</i>	0.64	0.00	0.29	0.00	-
<i>Calluna vulgaris</i>	0.69	0.01	0.53	0.02	+
<i>Carex flacca</i>	0.49	0.00	0.51	0.00	-
<i>Carpinus betulus</i>	0.53	0.00	0.31	0.06	+
<i>Castanea sativa</i>	0.52	0.00	0.47	0.03	+
<i>Clematis vitalba</i>	0.54	-0.01	0.41	0.06	+
<i>Cornus sanguinea</i>	0.59	0.00	0.46	0.01	+
<i>Corylus avellana</i>	0.40	0.00	0.24	0.08	+
<i>Crataegus monogyna</i>	0.50	0.00	0.45	0.01	+
<i>Cytisus scoparius</i>	0.48	0.03	0.28	0.31	+
<i>Erica arborea</i>	0.68	-0.01	0.51	0.01	+
<i>Erica scoparia</i>	0.60	0.00	0.40	0.08	+
<i>Eurhynchium striatum</i>	0.28	0.01	0.45	-0.01	-
<i>Fagus sylvatica</i>	0.50	0.00	0.37	0.02	+
<i>Festuca ovina</i>	0.53	0.00	0.47	0.01	+
<i>Ficaria verna</i>	0.56	-0.01	0.40	-0.01	-

Species	TSS model Pres_C+S	TSS improvement for adding TCC	TSS model Abund_C+S	TSS improvement for adding TCC	Effect of a decrease of TCC on species abundance probability
<i>Fraxinus excelsior</i>	0.51	0.00	0.28	0.01	+
<i>Glechoma hederacea</i>	0.60	-0.01	0.40	0.02	-
<i>Hedera helix</i>	0.55	0.01	0.39	0.02	-
<i>Holcus mollis</i>	0.41	-0.01	0.16	0.00	-
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i>	0.33	0.00	0.41	0.00	-
<i>Hylocomium splendens</i>	0.49	0.00	0.39	-0.01	-
<i>Ilex aquifolium</i>	0.41	0.00	0.46	0.01	-
<i>Juniperus communis</i>	0.66	-0.01	0.44	-0.02	+
<i>Lamium galeobdolon</i>	0.59	0.00	0.44	0.02	-
<i>Ligustrum vulgare</i>	0.63	0.00	0.37	0.00	-
<i>Lonicera periclymenum</i>	0.51	0.00	0.40	0.00	-
<i>Lonicera xylosteum</i>	0.57	0.00	0.48	-0.02	-
<i>Mercurialis perennis</i>	0.56	0.00	0.37	0.00	-
<i>Molinia caerulea</i>	0.61	0.00	0.47	0.00	+
<i>Oxalis acetosella</i>	0.64	0.00	0.35	0.03	-
<i>Pleurozium schreberi</i>	0.54	0.00	0.45	-0.01	+
<i>Prunus spinosa</i>	0.45	0.01	0.23	0.15	+
<i>Pseudarrhenatherum longifolium</i>	0.80	-0.01	0.41	-0.02	+
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	0.48	0.01	0.25	-0.03	+
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	0.51	-0.02	0.42	0.10	+
<i>Pteridium aquilinum</i>	0.55	0.00	0.44	0.03	+
<i>Quercus coccifera</i>	0.58	-0.01	0.44	0.02	+
<i>Quercus ilex</i>	0.65	0.00	0.36	0.11	+
<i>Quercus petraea</i>	0.39	0.00	0.47	0.02	+
<i>Quercus pubescens</i>	0.68	-0.01	0.29	0.18	+
<i>Quercus robur</i> var. <i>robur</i>	0.33	0.00	0.42	0.03	+
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	0.48	0.00	0.49	0.01	-



Species	TSS model Pres_C+S	TSS improvement for adding TCC	TSS model Abund_C+S	TSS improvement for adding TCC	Effect of a decrease of TCC on species abundance probability
<i>Robinia pseudoacacia</i>	0.39	-0.01	0.41	0.25	+
<i>Rubia peregrina</i>	0.72	-0.01	0.67	-0.01	-
<i>Rubus fruticosus</i>	0.48	0.01	0.26	0.02	+
<i>Rubus idaeus</i>	0.56	0.00	0.34	0.09	+
<i>Ruscus aculeatus</i>	0.63	0.00	0.42	0.01	-
<i>Smilax aspera</i>	0.69	-0.01	0.27	-0.03	-
<i>Teucrium scorodonia</i>	0.48	-0.01	0.42	0.00	-
<i>Thuidium tamariscinum</i>	0.26	0.00	0.23	0.04	-
<i>Ulex europaeus</i>	0.63	0.01	0.44	0.04	+
<i>Urtica dioica</i>	0.63	0.00	0.55	0.00	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.67	0.00	0.38	0.00	+
<i>Viburnum tinus</i>	0.66	-0.01	0.28	0.07	-
<i>Vinca minor</i>	0.34	-0.01	0.20	0.02	-

## Bibliography

- Aho K, Derryberry D, Peterson T (2014) Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology* 95:631–636. <https://doi.org/10.1890/13-1452.1>
- Allouche O, Tsoar A, Kadmon R (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43:1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- Araújo MB, Luoto M (2007) The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16:743–753. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00359.x>
- Atauchi PJ, Peterson AT, Flanagan J (2018) Species distribution models for Peruvian plantcutter improve with consideration of biotic interactions. *Journal of Avian Biology* 49:jav-01617. <https://doi.org/10.1111/jav.01617>
- Balandier P, Collet C, Miller JH, et al (2006) Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry (Lond)* 79:3–27. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi056>
- Barbier S, Gosselin F, Balandier P (2008) Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254:1–15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038>
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9:191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Bierzychudek P (1982) Life Histories and Demography of Shade-Tolerant Temperate Forest Herbs: A Review. *The New Phytologist* 90:757–776
- Boulangeat I, Gravel D, Thuiller W (2012) Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters* 15:584–593. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01772.x>
- Boulanger V, Dupouey J-L, Archaux F, et al (2018) Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Global Change Biology* 24:e485–e495. <https://doi.org/10.1111/gcb.13899>
- Bradley BA (2016) Predicting abundance with presence-only models. *Landscape Ecol* 31:19–30. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0303-4>
- Braun-blanquet J (1932) *Plant sociology. The study of plant communities*. First ed. Plant sociology The study of plant communities First ed
- Brown JH (1984) On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The American Naturalist* 124:255–279
- Comeau P, Heineman J, Newsome T (2006) Evaluation of relationships between understory light and aspen basal area in the British Columbia central interior. *Forest Ecology and Management* 226:80–87. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.060>

- Comeau PG (2002) Relationships between stand parameters and understorey light in boreal aspen stands. *Journal of Ecosystems and Management* 1:
- Coudun C, Gégout J-C (2007) Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *Journal of Vegetation Science* 18:517–524. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02566.x>
- Dallas TA, Hastings A (2018) Habitat suitability estimated by niche models is largely unrelated to species abundance. *Global Ecology and Biogeography* 27:1448–1456. <https://doi.org/10.1111/geb.12820>
- Damgaard C (2009) On the distribution of plant abundance data. *Ecological Informatics* 4:76–82. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2009.02.002>
- Damgaard CF, Irvine KM (2019) Using the beta distribution to analyse plant cover data. *Journal of Ecology* 107:2747–2759. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13200>
- Douda J, Hulík J, Doudová J (2016) Vegetative sprouting as an additional pathway for a seed size-number trade-off: a field-parameterised simulation approach. *COMMUNITY ECOLOGY* 17:205–215. <https://doi.org/10.1556/168.2016.17.2.9>
- Douma JC, Weedon JT (2019) Analysing continuous proportions in ecology and evolution: A practical introduction to beta and Dirichlet regression. *Methods in Ecology and Evolution* 10:1412–1430. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13234>
- Dowle M, Srinivasan A (2021) data.table: Extension of `data.frame`
- Eldegard K, Scholten J, Stokland JN, et al (2019) The influence of stand density on bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) cover depends on stand age, solar irradiation, and tree species composition. *Forest Ecology and Management* 432:582–590. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.054>
- Ellenberg H, Weber H, Düll R, et al (1992) Zeigwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18:248
- Flombaum P, Sala OE (2007) A non-destructive and rapid method to estimate biomass and aboveground net primary production in arid environments. *Journal of Arid Environments* 69:352–358. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.09.008>
- Gargominy O, Terceire S, Régnier C, et al (2019) TAXREF v13, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion. UMS Patrimoine Naturel
- Gaudet CL, Keddy PA (1988) A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* 334:242–243. <https://doi.org/10.1038/334242a0>
- Gaudio N, Balandier P, Dumas Y, Ginisty C (2011) Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *Forest Ecology and Management* 261:489–498. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.034>
- Gaudio N, Balandier P, Marquier A (2008) Light-dependent development of two competitive species (*Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*) colonizing gaps in temperate forest. *Ann For Sci* 65:104–104. <https://doi.org/10.1051/forest:2007076>

- Gégout J-C, Coudun C, Bailly G, Jabiol B (2005) EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science* 16:257–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02363.x>
- Gis Sol (2013) The state of the soils in France. A synthesis
- Gobin R, Korboulewsky N, Dumas Y, Balandier P (2015) Transpiration of four common understorey plant species according to drought intensity in temperate forests. *Annals of Forest Science* 72:1053–1064. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0510-9>
- Gommers CMM, Visser EJW, Onge KRS, et al (2013) Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends in Plant Science* 18:65–71. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.008>
- Guisan A, Harrell FE (2000) Ordinal response regression models in ecology. *Journal of Vegetation Science* 11:617–626. <https://doi.org/10.2307/3236568>
- Hedwall P-O, Brunet J, Nordin A, Bergh J (2013) Changes in the abundance of keystone forest floor species in response to changes of forest structure. *Journal of Vegetation Science* 24:296–306. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01457.x>
- Hedwall P-O, Nordin A, Brunet J, Bergh J (2010) Compositional changes of forest-floor vegetation in young stands of Norway spruce as an effect of repeated fertilisation. *Forest Ecology and Management* 259:2418–2425. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.03.018>
- Hengeveld R, Haeck J (1982) The Distribution of Abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography* 9:303–316. <https://doi.org/10.2307/2844717>
- IGN (2021) Le Mémento. Inventaire forestier. Edition 2021. Institut national de l'information géographique et forestière
- Irvine KM, Rodhouse TJ, Keren IN (2016) Extending Ordinal Regression with a Latent Zero-Augmented Beta Distribution. *JABES* 21:619–640. <https://doi.org/10.1007/s13253-016-0265-2>
- Irvine KM, Wright WJ, Shanahan EK, Rodhouse TJ (2019) Cohesive framework for modelling plant cover class data. *Methods in Ecology and Evolution* 10:1749–1760. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13262>
- Jiménez-Valverde A, Lobo JM, Hortal J (2009) The effect of prevalence and its interaction with sample size on the reliability of species distribution models. *COMMUNITY ECOLOGY* 10:196–205. <https://doi.org/10.1556/ComEc.10.2009.2.9>
- Julve P (1998) Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version : 27 avril 2020
- Kilpeläinen H, Salminen O, Härkönen K, et al (2018) Integrating bilberry yields into regional long-term forest scenario analyses. *Scandinavian Journal of Forest Research* 33:378–386. <https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1407821>
- Kirby K j., Thomas R c. (2000) Changes in the ground flora in Wytham Woods, southern England from 1974 to 1991 – implications for nature conservation. *Journal of Vegetation Science* 11:871–880. <https://doi.org/10.2307/3236557>

- Kudo G, Ida TY, Tani T (2008) Linkages Between Phenology, Pollination, Photosynthesis, and Reproduction in Deciduous Forest Understory Plants. *Ecology* 89:321–331. <https://doi.org/10.1890/06-2131.1>
- le Roux PC, Lenoir J, Pellissier L, et al (2013) Horizontal, but not vertical, biotic interactions affect fine-scale plant distribution patterns in a low-energy system. *Ecology* 94:671–682. <https://doi.org/10.1890/12-1482.1>
- Lhotka JM, Loewenstein EF (2006) Indirect measures for characterizing light along a gradient of mixed-hardwood riparian forest canopy structures. *Forest Ecology and Management* 226:310–318. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.043>
- Linder HP, Bykova O, Dyke J, et al (2012) Biotic modifiers, environmental modulation and species distribution models. *Journal of Biogeography* 39:2179–2190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02705.x>
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Real R (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17:145–151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>
- Loustau D, Cochard HH, Sartore M, Guédon M (1991) Utilisation d'une chambre de transpiration portable pour l'estimation de l'évapotranspiration d'un sous-bois de pin maritime à molinie (*Molinia coerulea* (L) Moench). *Annales des sciences forestières* 48:29–45
- Mallik AU (2003) Conifer Regeneration Problems in Boreal and Temperate Forests with Ericaceous Understory: Role of Disturbance, Seedbed Limitation, and Keystone Species Change. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22:341–366. <https://doi.org/10.1080/713610860>
- Marschall M, Proctor MCF (2004) Are Bryophytes Shade Plants? Photosynthetic Light Responses and Proportions of Chlorophyll a, Chlorophyll b and Total Carotenoids. *Annals of Botany* 94:593–603. <https://doi.org/10.1093/aob/mch178>
- Martens SN, Breshears DD, Meyer CW (2000) Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological Modelling* 126:79–93. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00188-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00188-X)
- Nielsen SE, Johnson CJ, Heard DC, Boyce MS (2005) Can models of presence-absence be used to scale abundance? Two case studies considering extremes in life history. *Ecography* 28:197–208. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04002.x>
- Nieto-Lugilde D, Lenoir J, Abdulkhak S, et al (2015) Tree cover at fine and coarse spatial grains interacts with shade tolerance to shape plant species distributions across the Alps. *Ecography* 38:578–589. <https://doi.org/10.1111/ecog.00954>
- Niinemets Ü (2010) A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecol Res* 25:693–714. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0712-4>

Onukwugha E, Bergtold J, Jain R (2015) A Primer on Marginal Effects—Part II: Health Services Research Applications. *PharmacoEconomics* 33:97–103. <https://doi.org/10.1007/s40273-014-0224-0>

Pearce J, Ferrier S (2001) The practical value of modelling relative abundance of species for regional conservation planning: a case study. *Biological Conservation* 98:33–43. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00139-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00139-7)

Perot T, Mårell A, Korboulewsky N, et al (2017) Modeling and predicting solar radiation transmittance in mixed forests at a within-stand scale from tree species basal area. *Forest Ecology and Management* 390:127–136. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.023>

Piedallu C, Gégout J-C, Lebourgeois F, Seynave I (2016) Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. *Journal of Vegetation Science* 27:387–399. <https://doi.org/10.1111/jvs.12370>

Proctor MCF, Oliver MJ, Wood AJ, et al (2007) Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *bryo* 110:595–621. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2007\)110\[595:DIBAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[595:DIBAR]2.0.CO;2)

R Core Team (2020) R: A Language and Environment for Statistical Computing

Rizzetto S (2017) Prédiction de la sensibilité biogéochimique et écologique des écosystèmes forestiers français aux dépôts atmosphériques azotés dans un contexte de changement global. Thesis, Toulouse, INPT

Robin X, Turck N, Hainard A, et al (2011) pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. *BMC Bioinformatics* 12:77. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-77>

Rodriguez LB, Torres Robles SS, Arturi MF, et al (2021) Plant cover as an estimator of above-ground biomass in semi-arid woody vegetation in Northeast Patagonia, Argentina. *J Arid Land* 13:918–933. <https://doi.org/10.1007/s40333-021-0083-4>

Royo A, Carson WP (2006) On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession

Sagarin RD, Gaines SD, Gaylord B (2006) Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology & Evolution* 21:524–530. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.008>

Scherrer D, Guisan A (2019) Ecological indicator values reveal missing predictors of species distributions. *Sci Rep* 9:3061. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39133-1>

Ssali F, Moe SR, Sheil D (2018) Tree seed rain and seed removal, but not the seed bank, impede forest recovery in bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn)-dominated clearings in the African highlands. *Ecol Evol* 8:4224–4236. <https://doi.org/10.1002/ece3.3944>

Stephenson AG (1981) Flower and Fruit Abortion: Proximate Causes and Ultimate Functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:253–279

Storch I (1993) Habitat selection by capercaillie in summer and autumn: Is bilberry important? *Oecologia* 95:257–265. <https://doi.org/10.1007/BF00323498>

- Taylor K, Rowland AP, Jones HE (2001) *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology* 89:126–144. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00534.x>
- Tucker CM, Rebelo AG, Manne LL (2012) Contribution of disturbance to distribution and abundance in a fire-adapted system. *Ecography* 35:348–355. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06948.x>
- Valladares F, Laanisto L, Niinemets Ü, Zavala MA (2016) Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecology & Diversity* 9:237–251. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1210262>
- Valladares F, Niinemets Ü (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Van Couwenberghe R, Collet C, Lacombe E, Gégout J-C (2011) Abundance response of western European forest species along canopy openness and soil pH gradients. *Forest Ecology and Management* 262:1483–1490. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.049>
- Van Couwenberghe R, Collet C, Pierrat J-C, et al (2013) Can species distribution models be used to describe plant abundance patterns? *Ecography* 36:665–674. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07362.x>
- VanDerWal J, Shoo LP, Johnson CN, Williams SE (2009) Abundance and the Environmental Niche: Environmental Suitability Estimated from Niche Models Predicts the Upper Limit of Local Abundance. *The American Naturalist* 174:282–291. <https://doi.org/10.1086/600087>
- Velasco JA, González-Salazar C (2019) Akaike information criterion should not be a “test” of geographical prediction accuracy in ecological niche modelling. *Ecological Informatics* 51:25–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.02.005>
- Vernay A, Balandier P, Guinard L, et al (2016) Photosynthesis capacity of *Quercus petraea* (Matt.) saplings is affected by *Molinia caerulea* (L.) under high irradiance. *Forest Ecology and Management* 376:107–117. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.045>
- Wüest RO, Bergamini A, Bollmann K, Baltensweiler A (2020) LiDAR data as a proxy for light availability improve distribution modelling of woody species. *Forest Ecology and Management* 456:117644. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117644>
- Yarie J (1980) The Role of Understorey Vegetation in the Nutrient Cycle of Forested Ecosystems in the Mountain Hemlock Biogeoclimatic Zone. *Ecology* 61:1498–1514. <https://doi.org/10.2307/1939057>

## Supplementary materials

**Forest canopy cover controls abundance but not presence of social understory plant species.**

SM 4.1: Species observed in the French NFI according to the number of times they were present with a high cover, as an absolute figure and as a percentage of total number of species observed in the NFI.

	Total number of species observed in the French NFI	Total number of species reaching high abundance at least once in the French NFI	Total number of species reaching high abundance more than 100 times in the French NFI
Total number of NFI species	3331	646	64
Percentage of total NFI species	100 %	19.4 %	1.9%

SM 4.2: Number of species for which adding a canopy closure variable improved the model (presence or abundance) TSS.

Canopy closure variables			
Presence or abundance model	TCC	FCC	Basal area
Presence	15	11	11
Abundance	34	37	28

SM 4.3 : Size of the calibration and validation datasets for presence and abundance models. Species are sorted by decreasing order of calibration dataset size.

Species	Calibration dataset (presence and abundance models)	Validation dataset (presence model)	Validation dataset (abundance model)
<i>Hedera helix</i>	13250	14988	4416
<i>Rubus fruticosus</i>	11306	13434	3768
<i>Pteridium aquilinum</i>	5140	6018	1714
<i>Molinia caerulea</i>	2162	2454	720
<i>Buxus sempervirens</i>	2072	2120	690
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	1684	2080	562



Species	Calibration dataset (presence and abundance models)	Validation dataset (presence model)	Validation dataset (abundance model)
<i>Corylus avellana</i>	1604	2098	534
<i>Fagus sylvatica</i>	1428	1852	476
<i>Brachypodium pinnatum</i>	1132	1416	376
<i>Lonicera periclymenum</i>	1072	1404	358
<i>Ligustrum vulgare</i>	1018	1310	340
<i>Carpinus betulus</i>	1012	1310	338
<i>Anemone nemorosa</i>	1008	1198	336
<i>Avenella flexuosa</i>	992	1276	332
<i>Carex flacca</i>	866	1116	288
<i>Vaccinium myrtillus</i>	780	974	260
<i>Prunus spinosa</i>	742	968	248
<i>Quercus petraea</i>	662	860	220
<i>Castanea sativa</i>	548	718	184
<i>Fraxinus excelsior</i>	532	694	176
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i>	528	686	176
<i>Calluna vulgaris</i>	520	654	172
<i>Cornus sanguinea</i>	514	672	172
<i>Ruscus aculeatus</i>	444	564	148
<i>Crataegus monogyna</i>	430	572	144
<i>Urtica dioica</i>	386	498	128
<i>Ilex aquifolium</i>	368	488	124
<i>Thuidium tamariscinum</i>	356	472	120
<i>Abies alba</i>	348	452	116
<i>Vinca minor</i>	336	376	112
<i>Eurhynchium striatum</i>	328	430	108
<i>Holcus mollis</i>	308	398	102
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	286	382	96
<i>Hylocomium splendens</i>	272	352	90
<i>Ficaria verna</i>	252	326	84
<i>Lamium galeobdolon</i>	232	308	78
<i>Mercurialis perennis</i>	222	286	74
<i>Juniperus communis</i>	212	282	72

Species	Calibration dataset (presence and abundance models)	Validation dataset (presence model)	Validation dataset (abundance model)
<i>Ulex europaeus</i>	200	262	68
<i>Erica scoparia</i>	196	244	66
<i>Erica arborea</i>	184	220	60
<i>Quercus robur</i> var. <i>robur</i>	184	246	62
<i>Pleurozium schreberi</i>	166	204	56
<i>Rubia peregrina</i>	166	218	56
<i>Oxalis acetosella</i>	164	218	54
<i>Clematis vitalba</i>	162	210	54
<i>Festuca ovina</i>	152	194	50
<i>Quercus ilex</i>	152	200	50
<i>Quercus pubescens</i>	146	194	48
<i>Glechoma hederacea</i>	142	186	48
<i>Teucrium scorodonia</i>	142	186	48
<i>Cytisus scoparius</i>	136	180	44
<i>Smilax aspera</i>	136	166	44
<i>Lonicera xylosteum</i>	132	174	44
<i>Rhytidadelphus loreus</i>	128	168	42
<i>Pseudarrhenatherum longifolium</i>	124	156	40
<i>Viburnum tinus</i>	112	138	38
<i>Betula pendula</i>	104	138	34
<i>Quercus coccifera</i>	102	130	34
<i>Robinia pseudoacacia</i>	92	118	32
<i>Rubus idaeus</i>	86	112	28
<i>Brachypodium retusum</i>	78	100	26
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	68	90	22
<i>Arbutus unedo</i>	24	30	8



---

---

## Chapitre 5 : Évaluation à grande échelle de l'impact de 3 espèces concurrentes, *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* et *Molinia caerulea*, sur la régénération ligneuse

---

---

Projet d'article intitulé : “Large scale assessment of the effect of *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* cover on tree regeneration”

### 5.1. Introduction

Forests provide a variety of ecosystem services, such as wood production, biodiversity conservation or climate regulation. The sustainability of these ecosystem services relies in particular on the ability of forests to regenerate. Factors that hinder forest regeneration can therefore delay or jeopardize the provision of these ecosystem services.

Understory vegetation compete with tree regeneration for site resources. Competition between understory species and tree seedlings may significantly delay forest regeneration, or even stop it for durations up to a century in some extreme cases (Royo and Carson, 2006). These phenomena have been observed on all forest continents (Douterlungne et al., 2010; Mallik, 2003; Royo and Carson, 2006; Ssali et al., 2018; Tolhurst and Turvey, 1992), with a variety of competitive plant species able to reduce tree establishment. Usually, these species take advantage of canopy openings to quickly develop and pre-empt available resources (Balandier et al., 2006). They develop in large canopy openings created either by harvest operations or by natural disturbance such as storms, pest damage, or forest dieback. Climate change is expected to increase the occurrence of such events and the area with quick and uncontrolled openings in the canopy might rise considerably over the next decades and increase the occurrence of young forest stands that have been colonized by competitive understory plants species.

In current literature, a substantial number of studies have focused on the impact of these species on tree regeneration. These studies have proven the negative effect of several species of competing vegetation on tree seedlings, as well as the processes involved (Balandier et al., 2006; Dolling, 1996; Fernandez et al., 2021; Ssali et al., 2019). They showed that the ability of competing vegetation to hinder tree regeneration depend on various factors such as soil, climate or herbivory pressure (Fotelli et al., 2001; Harmer et al., 2010), which may vary over large spatial scale (region, country). However, most studies focusing on the effect of competitive vegetation on tree regeneration are based on observations or experiments made at the scale of one or a few forest stands. Because they cover a small range of environmental conditions, the validity of their results is spatially restricted. These

studies are therefore not appropriate to analyse large-scale patterns such as the impacts of climate conditions, which span along large spatial gradients, on the interactions between vegetation and tree seedlings, or to estimate an average effect of vegetation on seedling growth over large geographical areas. These questions are of primary importance for the forestry practice and they still remain open.

The main objective of this study was to model the effect of competitive vegetation on tree regeneration, at the scale of the entire French forest, in order to estimate the effect of neighbouring vegetation on tree regeneration and how this effect may be modulated by climate factors. This objective relies on two hypotheses: (H1): the cover of competitive vegetation has a negative effect on tree regeneration cover. (H2): The effect of competitive vegetation on tree regeneration cover interacts with climatic conditions.

We used French National Forest Inventory (NFI) data, which includes information on stand and flora composition, and tree regeneration, combined with French national meteorological data and hunting data. NFI data are great sources of information, because they rely on homogeneous measuring protocols over a large sample of inventory plots. We modelled the effect of three herbaceous species known to frequently cause damage to tree regeneration: *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea* (Dumas et al., 2022b), on tree regeneration cover in interaction with climate variables. Soil, stand characteristics, and ungulate pressure were also incorporated in the model to control for potential confounding effects.

## 5.2. Material and methods

### 5.2.1. Study area

The study area comprised metropolitan France, including Corsica (41°22'27"N - 51°2'13"N; 4°41'48"E - 9°32'13"E). France includes atlantic, mediterranean, continental and mountainous climates, with average temperature ranging from 1.6°C to 16.9°C and annual precipitation from 472 mm to 2284 mm (source: Météo France).

French forests cover approximately 16.8 million ha, i.e. 31 % of the country area (IGN, 2021a). They grow on a large range of soil types, from sandy to loamy or clayey, with pH ranging from acidic (<4.5) to alkaline (>8.5) (Gis Sol, 2013).

### 5.2.2. Data acquisition and treatment

#### 5.2.2.1. Competitive plant species cover

NFI plots from 2006 to 2019 were used to estimate the cover of three understory species considered as highly competitive towards forest tree seedlings, and thereafter called

“competitive species”: *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* and *Molinia caerulea*. Data are accessible on the following link: <https://inventaire-forestier.ign.fr/dataIFN/>.

In each NFI plot, the cover of each competitive species was estimated on a 700 m<sup>2</sup> circular plot using an ordinal scale adapted from Braun-blanquet (1932), with the following classes: 1: ]0%-5%]; 2: ]0%-25%]; 3: ]25%-50%]; 4: ]50%-75%]; 5: ]75%-100%].

#### 5.2.2.2. *Tree regeneration cover*

The analysis of tree regeneration focused on the 13 most frequent species, which represented 87% of the living-stand volume of French forests (IGN, 2021a): eight deciduous (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Fagus sylvatica* L., *Castanea sativa* Mill., *Carpinus betulus* L., *Quercus pubescens* Willd., *Fraxinus excelsior* L. and *Quercus ilex* L.) and five coniferous species (*Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) H.Karst., *Pinus sylvestris* L., *Pinus pinaster* Aiton and *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). These species were pooled since no species was sufficiently abundant to allow for the fit of reliable models.

We used NFI plots to estimate the cover of each tree species in the regeneration phase. Tree regeneration was defined as all tree individuals with a diameter at breast height less than 7.5 cm, which included seedlings and young trees potentially overtaking 2 m that may even have reached the overstory. The cover of each tree species was estimated on the same plots and with the same ordinal scale as the competitive plant species.

The cover of the 13 tree species was pooled into a single regeneration cover value. The cover for each tree species was transformed from an ordinal class to its mid-value point (i.e. 1: 2.5%; 2: 12.5%; 3: 37.5%; 4: 62.5%; 5: 87.5%). Total regeneration cover was calculated as the combination of tree species individual cover using the method from (Fischer, 2015). Regeneration cover ranged between 0 and 100%.

#### 5.2.2.3. *Light conditions in the understory*

Three variables were used as proxies for light in the understory: canopy cover, basal area and a bioindicated light value.

#### **Canopy cover**

The canopy cover of the overstory trees was estimated using NFI data. Overstory trees were defined as trees with a diameter at breast height of 7.5 cm or more and were described in a 2000 m<sup>2</sup> circular plot. In each plot, free canopy cover was visually estimated for each species present in the plot as the ratio between the area of the species canopy cover reaching direct light and the area of the plot. Total free canopy cover over the plot was estimated as the sum of free canopy cover of all species. It ranged between 0 and 100%.

## Basal area

Basal area was calculated using NFI data, and based on the diameter at breast height. Tree diameter was measured in nested-circular plots: in a 6 m-diameter-plot for small trees (diameter comprised between 7,5 cm and 22,5 cm), in a 9 m-diameter-plot for medium trees (diameter comprised between 22,5 cm and 37,5 cm) and in a 15 m-diameter-plot for large trees (diameter higher or equal to 37,5 cm). Basal area was calculated from all trees with a diameter higher or equal to 7.5 cm.

## Light bioindicated value

Light bioindicated value was determined as the mean of the indicator values of all species in the plot. Species indicator values were extracted from the EcoPlant database (Gégout et al., 2005). In order to reflect the light conditions in the understory, overstory trees were not taken into account in the estimation of the bioindicated light values.

### 5.2.2.4. *Estimation of the regeneration potential*

In our models, we needed an indicator to decorrelate light conditions, represented by the total free canopy cover of all tree species, and the regeneration potential for the 13 studied species.

The canopy cover of overstory trees was used to estimate the regeneration potential of the 13 species included in the regeneration assessment. We estimated the proportion of the 13 species within the overstory tree by calculating the ratio between the total free canopy cover of the 13 species and the total free canopy cover of all tree species present in the plot.

### 5.2.2.5. *Soil characteristics*

We used four soil characteristics known to be good predictors of tree species presence: pH, C/N, permanent and temporary waterlogging (Piedallu et al., 2016; Rizzetto, 2017), which were estimated using bioindication.

In each plot, the bioindicated value of each soil characteristics was determined as the mean of the indicator values of all species present in the plot, similarly to the method used for light bioindication above. To avoid any circularity in model fit, trees included in the list of main tree species, as well as *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea* and *Rubus fruticosus* were always removed from the plot bioindicated value calculation.

#### 5.2.2.6. *Climate*

Four climatic variables known to be good predictors of tree species presence were used (Rizzetto, 2017): water deficit during July, average minimal temperatures of January, annual degree-days above 5°C and annual sum of solar radiations. The variables were calculated for each plot for the reference period 1961-1990, using Météo France data (<https://donneespubliques.meteofrance.fr/>).

#### 5.2.2.7. *Ungulate pressure*

Ungulate pressure was obtained according to the method of Clarke et al. (2010) and White and Seymour (2005) using BagsFR package in R (Mârell, 2020). Hunting statistics between 1973 and 2017 were obtained from the Office Français de la Biodiversité. Hunting statistics were provided, for each year, for 9 species: roe deer (*Capreolus capreolus*), red deer (*Cervus elaphus*), wild boar (*Sus scrofa*), Sika deer (*Cervus nippon*), chamois (*Rupicapra rupicapra*), roe deer (*Capreolus capreolus*), European fallow deer (*Dama dama*), Pyrenean chamois (*Rupicapra pyrenaica*) and mouflon (*Ovis gmelini*), and each administrative department, whose surface area varies between 1.000 and 10.000 km<sup>2</sup>. For each ungulate species, a mean live mass of the individuals allowed to calculate a basal metabolic rate (White and Seymour, 2005). For each species, the basal metabolic rate was multiplied by the ungulate density to estimate the ungulate pressure associated to the species. Total ungulate pressure was calculated as the sum of the ungulate pressure for all species.

For each NFI plot, ungulate pressure of the five years before the date of the measurements, for the corresponding department, were averaged.

#### 5.2.2.8. *Plot selection*

- The NFI dataset contained 93.043 inventory plots, on which we applied several filters to select the appropriate sample to model the impacts of competitive plant species on tree regeneration. We excluded: Plots where field operators indicated traces of fire, forest exploitation, storm, or soil preparation, and plots where high heterogeneity was recorded (heterogeneous flora, soil or humus inside the inventory plot), in order to remove spurious observations.
- Plots measured when the ground was covered with snow.
- Plots with missing climatic data.
- Plots where bioindicated values for soil characteristics were calculated using less than six species.
- Plots with high (i.e. tall) regeneration. A drawback of the French NFI data regarding tree regeneration cover is that it includes large individuals. In order to focus on the low regeneration phase and to take into account only the trees below 2 m high, we used the cover of high ligneous species that was estimated in classes of 10%. The



cover of high ligneous species was defined as the cover of individuals of ligneous species that exceed 2 m at top height. It potentially included individuals taken into account in the regeneration cover (with a diameter at breast height less than 7.5 cm and a height over 2 m) and individuals taken into account into the overstory canopy cover (with a diameter at breast height of 7.5 cm or more and a height over 2 m). A rough estimate of high regeneration cover was computed as the difference between total free canopy cover and the cover of high ligneous (Figure 4.1). All plots with more than 10% high regeneration cover were excluded from the study sample.

- Plots located in planted forests, in order to focus on stands renewed through natural regeneration.
- Plots without tree regeneration, in order to avoid stands located in areas where the regeneration is not possible or has been eliminated through anthropic operations.

In total, 33.338 plots were kept for the study.

Finally, a specific subset of plots was selected for each of the three competitive species. Models were fitted separately for each species using data from plots where the species was present. Removing plots where the competitive species was absent allowed to restrain the models to the ecological conditions where the species may occur, and thus to better discriminate the real effect of species competition on tree regeneration. After this final selection, models were run on 8.388 plots for *P. aquilinum*, 23.012 plots for *R. fruticosus* and 2.925 plots for *M. caerulea*.

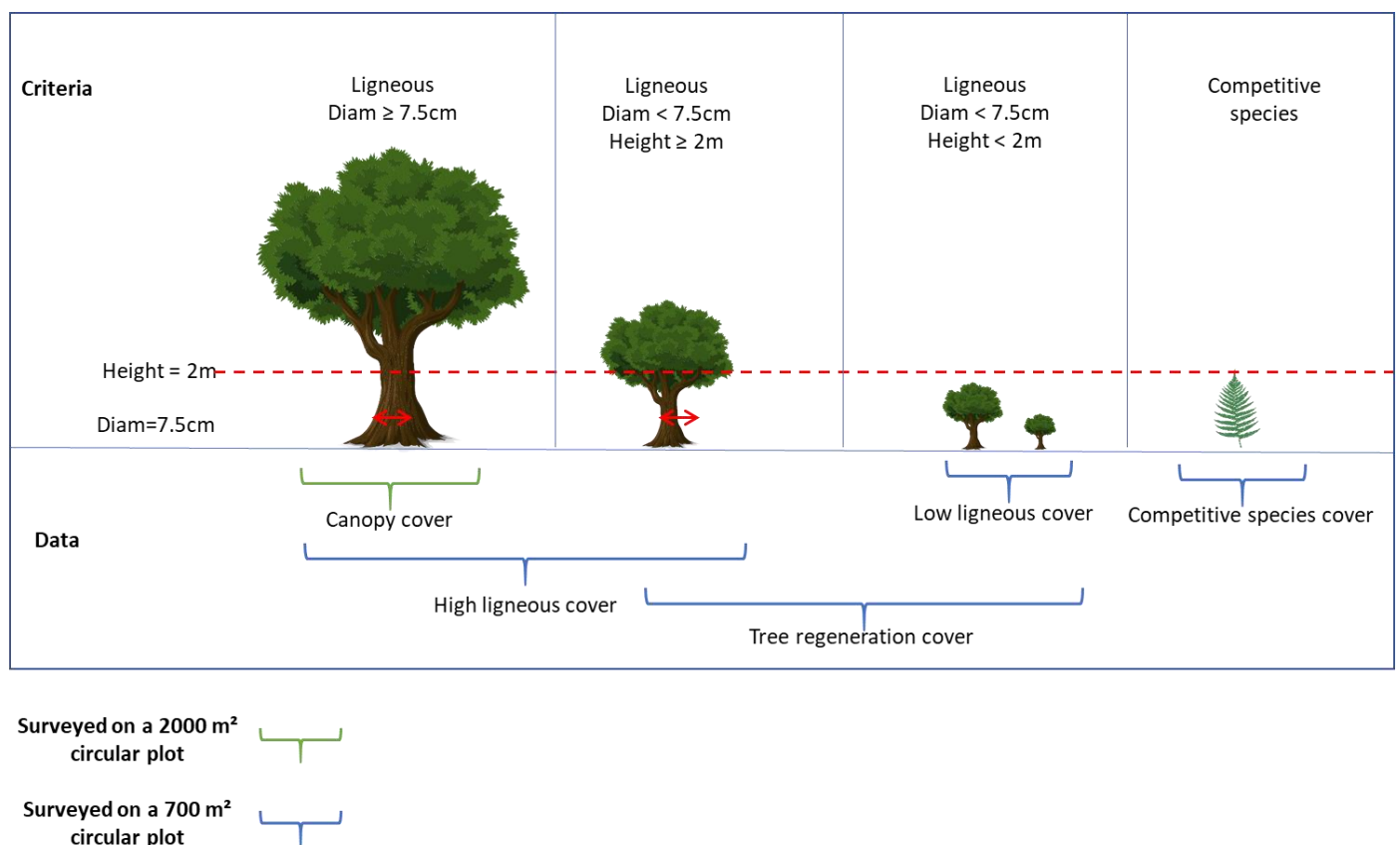


Figure 5.1: Description of the NFI data for competitive vegetation, tree regeneration and canopy cover.

### 5.2.3. Data analysis

#### 5.2.3.1. Modelling the effects of competitive species cover on tree regeneration

We analysed the effects of *R. fruticosus*, *P. aquilinum* and *M. caerulea* on tree regeneration cover using general linear models. When modelling a continuous variable bounded between 0 and 1, beta regression and quasibinomial models may be used (De Lombaerde et al., 2019; Douma and Weedon, 2019; Tang et al., 2022). A comparison between observed and predicted regeneration cover showed that beta models tended to systematically overpredict regeneration cover, so we chose to use quasibinomial models to model tree regeneration cover.

The effect of each competitive species was analysed in separate models, but the same set of explanatory variables was used in all models (Table 1). Variable selection was done using a stepwise forward selection that jointly tested each variable and its square component, based on Akaike information criterion (AIC). Taking into account square components allowed to select variable that had a bell-response curve. Variables were added/removed from the model until AIC improvement was less than 3. The cover of the competitive species (i.e. *R. fruticosus*, *P. aquilinum* or *M. caerulea*) was then added into the model as a factor variable. Last, all one-way interactions were tested and those that decreased AIC by more than 3 were incorporated into the model.

*Tableau 5.1 : Explanatory variables used to model tree regeneration*

Variable	Units	Mean (quantile 0.25; quantile 0.75)	Acronym
<b>Soil characteristics</b>			
pH	-	6.0 (5.2; 6.8)	pH
C/N	-	15.9 (11.6; 18.6)	C/N
Temporary waterlogging	-	9.4e-3 (-1.2e-2; 2.8e-2)	TW
Permanent waterlogging	-	-5.6e-3 (-2.0e-2; 3.0e-3)	PW
<b>Ungulate pressure</b>			
Ungulate density	-	47.4 (28.4; 59.0)	UD
<b>Climate</b>			
Average of the minimum temperatures of January	°C	-0.9 (-2.1; 0.6)	Tmin_01
Annual sum of radiations	J.cm <sup>-2</sup>	36832 (34672; 38753)	Rad_y
Climatic water balance of July	mm	-67.7 (-82.4; -56.4)	CWB_07
<b>Light conditions in the understory</b>			
Total free canopy cover	%	75 (70; 90)	TFCC
Basal area	m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>	24.6 (14.5; 32.6)	G
Bioindicated light reaching the understory		5.4 (4.9; 5.8)	L
<b>Regeneration potential</b>			
Ratio between the free canopy of the 13 tree species and total free canopy cover	%	76.9 (66.7; 100)	Ratio_FCC
<b>Competitive vegetation cover</b>			
<i>Pteridium aquilinum</i>	-	-	-
<i>Rubus fruticosus</i>	-	-	-
<i>Molinia caerulea</i>	-	-	-

### 5.2.3.2. *Assessing the amplitude of vegetation cover effect on regeneration mean cover*

The effect of the three competitive species on regeneration cover was estimated by studying the marginal effects of the species cover on tree regeneration cover.

For each competitive species, all model parameters but the competitive species cover were fixed to their mean value. The difference in tree regeneration cover between low (i.e. cover class 1) and high (i.e. cover class 5) competitive species cover was then estimated for *R. fruticosus*, *P. aquilinum* and *M. caerulea*.

## 5.3. Results

### *5.3.1. Effect of competitive vegetation on tree regeneration cover*

The models had pseudo- $R^2$  of 0.14, 0.15, and 0.17 for *R. fruticosus*, *P. aquilinum* and *M. caerulea*, respectively. The models incorporated between 7 and 13 variables (Table 2). Average of the minimum temperatures of January, temporary waterlogging and climatic water balance of July were incorporated in all models, while permanent waterlogging, total free canopy cover and ungulate density were only significant in the *R. fruticosus*, *P. aquilinum* and *M. caerulea* models, respectively.

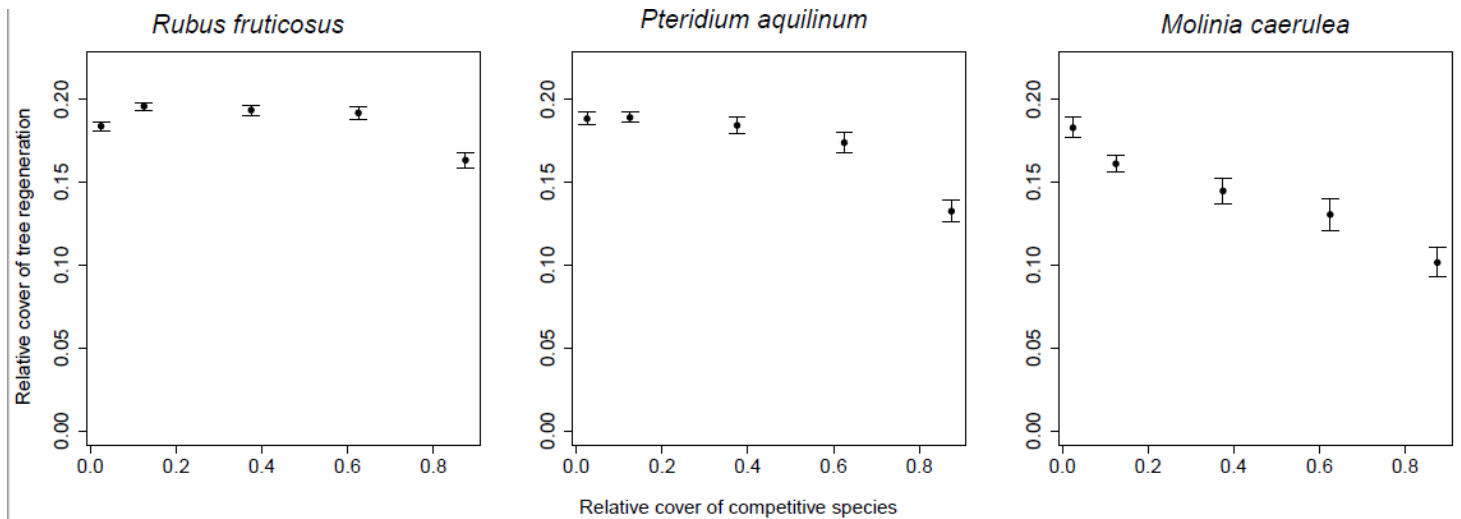
Increasing *R. fruticosus* cover from cover class 1 to cover class 2 or 3 significantly increased tree regeneration cover from 18.4% to 19.6% and 19.4%, respectively, which corresponded to relative increases of regeneration cover of 6% and 5% (Figure 5.2). However, when reaching cover class 5, tree regeneration cover was significantly lower than for cover class 1, with a decrease from 18.4% to 16.3% of tree regeneration cover, i.e. a relative decrease of 12%.

Increasing *P. aquilinum* cover, compared to cover class of 1, always led to a decrease of regeneration cover. However, the effect was significant only for cover class 5 with a decrease from 18.8% to 13.3%, i.e. a relative decrease of 29.7% of tree regeneration cover.

Increasing *M. caerulea* cover, compared to cover class 1, always led to a significant decrease in regeneration cover. The effect was significant for all cover classes and was highest for cover class 5, with a decrease of regeneration cover from 18.3% to 10.2%, i.e. a decrease of 44.5% in relative value.

*Tableau 5.2 : Coefficients and p-values for the parameters of the three regeneration models. Numbers in bold correspond to parameters significant with a 5% type-1 error. n.s. : parameter not added into the model*

Variable	<i>Rubus fruticosus</i>		<i>Pteridium aquilinum</i>		<i>Molinia caerulea</i>	
	Coefficient	p-value	Coefficient	p-value	Coefficient	p-value
Intercept	<b>-4.26</b>	2.57e-08	<b>-3.94</b>	< 2e-16	<b>-3.46</b>	< 2e-16
Tmin_01	<b>-1.81e-01</b>	< 2e-16	<b>-1.78e-01</b>	< 2e-16	<b>-2.70e-01</b>	< 2e-16
TW	<b>-14.3</b>	1.49e-05	<b>4.74</b>	3.14e-13	<b>13.5</b>	6.45e-13
TW <sup>2</sup>	n.s.		n.s.		<b>-58.1</b>	1.31e-02
PW	<b>-5.69</b>	< 2e-16	n.s.		n.s.	
pH	7.49e-02	4.19e-01	<b>4.82e-01</b>	< 2e-16	n.s.	
G	<b>-5.45e-03</b>	< 2e-16	<b>-4.26e-03</b>	3.95e-05	n.s.	
L	3.03e-01	2.02e-01	<b>-1.81e-01</b>	8.75e-09	n.s.	
L <sup>2</sup>	<b>-9.29e-02</b>	2.64e-06	n.s.		n.s.	
CWB_07	<b>-3.91e-02</b>	< 2e-16	<b>-3.27e-02</b>	1.23e-15	<b>-1.04e-02</b>	6.64e-09
CWB_07 <sup>2</sup>	<b>8.08e-05</b>	< 2e-16	<b>1.36e-04</b>	3.78e-10	n.s.	
Ratio_TFCC	<b>3.94e-01</b>	1.21e-02	n.s.		<b>1.14</b>	< 2e-16
Ratio_TFCC <sup>2</sup>	<b>3.67e-01</b>	2.35e-03	n.s.		n.s.	
TFCC	n.s.		<b>-5.51e-03</b>	4.39e-06	n.s.	
TFCC <sup>2</sup>	n.s.		n.s.		n.s.	
UD	n.s.		n.s.		<b>-3.40e-03</b>	2.81e-05
Tmin_01:TW	<b>-3.39</b>	< 2e-16	<b>-2.55</b>	2.65e-14	n.s.	
pH:L	<b>7.84e-02</b>	8.17e-05	n.s.		n.s.	
TW:L	<b>3.38</b>	3.89e-06	n.s.		n.s.	
pH:CWB	<b>7.17e-03</b>	< 2e-16	<b>7.00e-03</b>	< 2e-16	n.s.	
TFCC:Ratio_TFCC	n.s.		<b>1.26e-02</b>	< 2e-16	n.s.	
Species cover 0.125	<b>7.80e-02</b>	2.63e-04	4.61e-03	8.75e-01	<b>-1.53e-01</b>	2.44e-03
Species cover 0.375	<b>6.30e-02</b>	8.21e-03	-2.67e-02	4.98e-01	<b>-2.79e-01</b>	6.23e-05
Species cover 0.625	5.22e-02	7.42e-02	-9.76e-02	5.9e-02	<b>-4.00e-01</b>	1.70e-05
Species cover 0.875	<b>-1.43e-01</b>	1.37e-04	<b>-4.18e-01</b>	5.38e-11	<b>-6.83e-01</b>	3.92e-11



*Figure12 : Partial responses of tree regeneration cover in response to competitive vegetation cover. In these plots, all parameters except for the competitive vegetation cover are fixed to their means. error bars correspond to the standard error of the prediction*

### ***5.3.2. Effects of climate on tree regeneration cover, and interaction with competitive vegetation***

Average minimal temperature of January was the most important variable in all three models: it was always the first variable added into our models and decreased the AIC more than all other variables (229 points for *R. fruticosus*, 64 for *P. aquilinum* and 39 for *M. caerulea*). It was negatively correlated to tree regeneration cover, meaning that in average, tree regeneration cover was lower on plots with high minimal temperature of January.

Climatic water balance of July improved significantly all three models. It was also negatively correlated to tree regeneration cover, meaning that in average, tree regeneration cover was lower in plots with high climatic water balance.

No strong interactions between climate and the effect of competitive vegetation on tree regeneration occurred in the models. Some interactions between climate and competitive vegetation were slightly significant, however none improved the models by more than 3 points of AIC, and none were therefore taken into account into our models.

## **5.4. Discussion**

### ***5.4.1. Molinia caerulea and Pteridium aquilinum have a significant negative effect on tree regeneration cover***

The first hypothesis of this study to be tested was that the cover of competitive vegetation had an overall negative effect on the cover of tree regeneration.

In our study, *P. aquilinum* and *M. caerulea* were found to have a significant negative effect on tree regeneration cover. This result was expected, since both species are well known to cause problems to tree regenerations. *Pteridium aquilinum* has been documented to be slowing down or even arresting tree regeneration worldwide, in Africa (Ssali et al., 2019, 2018), America (Douterlungne et al., 2010) and Europe (Dolling, 1996; Frochot et al., 2002) for example. Its main way of interacting with seedlings seems to be through light interception (Gaudio et al., 2011b; Marrs and Watt, 2006), even though in soils with limited water reserves, it has shown to also be competitive for water (Miquel, 2020). *P. aquilinum* may also be able to interact towards tree seedlings through allelopathy, although this is debated in the literature (Den Ouden, 2000; Marrs and Watt, 2006). *M. caerulea* is also well known to be able to hinder tree regeneration, mainly through belowground competition because of its dense and fast-growing root-system (Aerts et al., 1992) and because of allelopathic effects (Fernandez et al., 2021, 2020; Gobin, 2014).

A large amount of studies report a significant negative effect of *P. aquilinum* on seedling number (Ssali et al., 2017), mortality (Dumas et al., 2021; Harmer and Morgan, 2007), and biomass (Den Ouden, 2000; Gaudio et al., 2011b; Miquel, 2020). Information regarding *M. caerulea* is sparser (Dumas et al., 2021; Gaudio et al., 2011b; Pages and Michalet, 2003),

probably due to a smaller distribution mainly limited to most humid forests in Europe (Taylor et al., 2001).

However, all these studies are based on laboratory or field experiments and their results are only valid at small spatial scale and in a restricted range of climatic conditions. To our knowledge, our study is the first to provide an assessment of the effect of *P. aquilinum* and *M. caerulea* on tree regeneration on a large geographical area.

#### ***5.4.2. Rubus fruticosus slightly promotes tree regeneration in average, up to a certain cover.***

Our study shows that *R. fruticosus* have a small positive effect on regeneration cover on average, unless its cover is more than about 75% where it becomes in average detrimental to tree regeneration cover.

*R. fruticosus* is known to be highly competitive for light, and is able to maintain a high cover for a prolonged time even in shaded conditions (Balandier et al., 2013; Harmer et al., 2012). However, contradictory results can be found in the literature regarding the effect of this species on tree regeneration. Competitive ability of *R. fruticosus* comes from its high competitiveness mainly for light (Balandier et al., 2013; Harmer et al., 2012), but also for nitrogen and water in some conditions (Fotelli et al., 2002, 2001). Other negative effects on tree regeneration can also occur because *R. fruticosus* dense vegetation layer can favour an increase in rodents populations, susceptible to consume tree seeds (Schreiner et al., 2000). For all these reasons, *R. fruticosus* is often considered as requiring vegetation management during regeneration stage (Dumas et al., 2022b; Harmer and Morgan, 2007; Mountford et al., 2006).

On the opposite, many studies have underlined the potential beneficial effect of *R. fruticosus* on tree regeneration. *R. fruticosus* prickly nature and its tendency to overgrow tree seedlings provide protection to tree regeneration from ungulates (Harmer et al., 2010; Kuiters and Slim, 2003; Van Uytvanck et al., 2008a), while its high palatability acts as a diluting factor for predation by ungulates (Jensen et al., 2012a). In addition, Laurent et al. (2017) have experimentally shown that ungulate density is able, by reducing *R. fruticosus* cover, to reduce the competition towards tree seedlings. In our model, there was no interaction between *R. fruticosus* cover and ungulate pressure. This is probably due to the very low resolution of the ungulate pressure data, that was calculated at the scale of the department (corresponding to one value per 1000 up to 10.000 km<sup>2</sup> depending on the department).

Our study tends to prove that, in average, in the conditions of French forests, the negative effect of *R. fruticosus* are compensated by their positive effects, up to the cover class 5 (i.e. more than 75% of cover), where negative effects seem to overcome the positive ones. This result was quite surprising since this species is very frequently controlled during tree regeneration stage in Europe as well as in the present study area, i.e. in French forests (Dumas et al., 2022b). This observation, made at large spatial scale, means that overall positive effects seem to be more influential than negative effects of *Rubus fruticosus*. This may indicate that vegetation control on *R. fruticosus* is especially useful when its cover is higher than 75%, but that systematic intervention on this species when it is not present

with a high cover may not increase significantly tree regeneration establishment. Currently, the factors that make influence *R. fruticosus* competitiveness are known, but not the precise thresholds that determine whether this species competes or at the contrary facilitative tree regeneration. At the moment, this limits the possibility to provide precise recommendations concerning *R. fruticosus* control in forest regenerations.

Forests are facing two phenomena with potentially opposite effects on tree regeneration: climate change, and a global increase of ungulate densities. Climate change, and in particular the increase frequency and severity of droughts, can lead to dramatic mortality events of tree seedlings. In this context, *R. fruticosus* may be increasingly detrimental to tree regeneration for some species such as *Fagus sylvatica* by being a stronger competitor (Fotelli et al., 2002, 2001). At the opposite, an increase of ungulate density may cause *R. fruticosus* to become increasingly helpful in promoting tree regeneration in the future. Globally, it is thus difficult to predict whether *R. fruticosus* will prove to become an ally to mitigate the effect of increasing ungulate densities, or at the contrary a stronger competitor than currently due to climate change. Further research is needed in order to assess the role of *R. fruticosus* on forest regeneration in a context of multiple changes in forest ecosystems.

### ***5.4.3. Interactions between the effect of competitive vegetation and environmental conditions***

The second hypothesis of this study was that interactions between the effects of climatic conditions and the effect of competitive vegetation on tree regeneration cover occurred. In the literature, the frequency of facilitation between species has proven to be correlated with stressful conditions such as intensive herbivory or stressful climatic conditions, through the stress-gradient hypothesis. More generally, competition and facilitation strength may also be influenced by environmental conditions (Bertness and Callaway, 1994).

Regarding specifically the relationship between understory and tree regeneration, several studies have shown the importance of climate or edaphic conditions on the competitive or facilitative effect of understory on tree regeneration (Chaieb et al., 2021; Fotelli et al., 2002, 2001; Laurent et al., 2017; Muhamed et al., 2013). The strength of our study was to explore a wide range of environmental conditions (climatic and edaphic in particular), and we expected to observe large-scale interactions between climate and the competitive effect of *R. fruticosus*, *P. aquilinum* and *M. caerulea* on tree regeneration.

However, we could not validate our second hypothesis since neither climatic water balance of July nor average minimum temperature of January had significant interactions with the cover of competitive vegetation. The effect of competitive vegetation on tree regeneration depends on the tree species considered. For example, heliophilous tree species are more susceptible to be challenged for light than shade-tolerant ones. However, in our study we modelled the regeneration of 13 tree species with various climate requirements, shade-tolerance and resistance to droughts. In the range of our data that covers the entirety of French territory, the regeneration cover thus hides the cover of individual tree species cover. In these conditions, interactions between competitive climatic conditions and the effect of competitive vegetation on tree regeneration cover could be concealed by changes



in tree regeneration composition. In order to better study the effect of the climate on the effect of competitive species, studying the regeneration of individual tree species could thus be more informative.

Ungulate pressure has also proven to be able to change the nature of the relationship between competitive vegetation and tree regeneration (Laurent et al., 2017). Shrubs, and in particular prickly ones, are known to reduce the impact of herbivores on tree seedling growth and mortality (Jensen et al., 2012b, 2012a; Rousset and Lepart, 1999; Van Uytvanck et al., 2008a, 2008b). In this study, we used a low-resolution data of ungulate pressure to, at least have a rough estimate of the ungulate density regionally on the NFI plots, and at best to be able to quantify the effect of ungulate pressure on the competitive effect of vegetation on tree regeneration. Unfortunately, as expected because of the low resolution of the ungulate data, ungulate pressure data did not prove to significantly improve regeneration models for *R. fruticosus* and *P. aquilinum*. For *M. caerulea* model, an increased ungulate pressure had a depreciative effect on the number of tree regeneration. There were no interactions between the cover of *M. caerulea* and ungulate pressure, suggesting that at large geographic scale ungulate pressure did not impact the competitiveness of *M. caerulea* regarding tree seedlings.

Better identifying at large scale the interactions between climate, ungulate pressure and relationship between competitive vegetation and tree regeneration is of major concern, in particular in the current context of climate change and increase of ungulate density in Europe.

*R. fruticosus* is a good example of a species which interactions with tree regeneration have been largely debated in the literature. The interactions between *R. fruticosus* and tree regeneration depends according to several studies on multiple factors that are currently rapidly evolving in European forests: (1) a continuous increase in ungulate populations for the last decades in most European countries (Carpio et al., 2021), that greatly harm forest regeneration and reduce the regeneration success, while also significantly increasing the cost of stand-renewal stage. Higher density of ungulate promotes the facilitative effect of *R. fruticosus* towards tree regeneration in particular because of a dilution effect, meaning that herbivory is “diluted” between tree seedlings and the very palatable *R. fruticosus*. (2) The climate, since the interactions between tree seedlings and *R. fruticosus* depend in some cases on climatic conditions. As an example Fotelli et al. (2002, 2001) showed that the interaction between *R. fruticosus* and *Fagus sylvatica* change depending on the water availability. *R. fruticosus* resists better than *F. sylvatica* during droughts, both regarding water efficiency and N intake, so that the effect of *R. fruticosus* may potentially become more detrimental to *F. sylvatica* regeneration if frequency of droughts increases. Globally, it is thus difficult to predict whether *R. fruticosus* will prove to become an ally to mitigate the effect of increasing ungulate densities, or at the contrary a stronger competitor than currently due to climate change. Further research is needed in order to assess the role of competitive vegetation, and *R. fruticosus* in particular, on forest regeneration in a context of multiple changes in forest ecosystems.

## 5.5. Conclusion and perspectives

Our study shows that at the scale of France, the cover of natural regeneration is negatively affected by the cover of *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*, and *Rubus fruticosus* if this last species is present with a very high cover (>75%). This result is innovative since it is the first occurrence of a study using data at large spatial scale to model the effect of competitive vegetation on tree regeneration. Another key result from this study was the neutral effect of *R. fruticosus* on tree regeneration up to a cover of roughly 75%. This means that at the scale of France, the competitive abilities of this species seem to be counteracted by its facilitating effect, probably due to its protecting effect from ungulates for tree seedlings. Locally, this species might have competitive or facilitative effect depending on the ecological conditions. Our study could not highlight interactions between climate and competitive ability of *R. fruticosus*, *P. aquilinum* and *M. caerulea*, despite working at large geographic scale on a large range of climatic data.

Decision-making at large scale regarding the strategy of forest stand regeneration must take into account several considerations, including global cost of stand regeneration, social perception and probability to successfully regenerate the stand. The cost of regenerating forest stands can be severely affected by multiple factors, among which understory vegetation management. Forest vegetation management is often used during regeneration stage in order to limit the negative impact of competitive vegetation towards tree seedlings. However, these operations come at a high cost (Dampier et al., 2006; Homagain et al., 2011; Willoughby et al., 2009), especially since the use of herbicides has been drastically reduced or prohibited in many European countries (Ammer et al., 2011; Thiffault and Roy, 2011) and replaced with usually more expensive mechanical methods. When compared to regenerations where no site preparation was used, these mechanical methods often drastically increase the probability of a successful stand regeneration compared to situations without any site preparation, while largely increasing the costs associated with the stand renewal stage. Moreover, the social perception of heavy machinery in forest stands is more and more controversial, and ill-perceived by the society, and can lead to dramatic effects on soil structure (Aust et al., 2004) and fertility (Berthrong et al., 2009).

Our study gives hints about the impact of competitive vegetation on regeneration cover, and thus fuels the debate about the utility of vegetation management. For example, *R. fruticosus* is one of the most controlled species during stand regeneration in France. Our study shows that its overall impact, as long as it is not present with a very high cover, may not be very negative on tree regenerations at global scale. Limiting the amount of interventions to control *R. fruticosus* in forests known to have a high density of ungulates, and where its cover is not expected to dramatically increase over time, may decrease the cost of overall tree-stand renewal while maintaining good seedling density. However, research is still needed to determine precisely under which conditions this species shifts from being competitive to facilitative for tree regeneration, and depending on the tree species to regenerate. Not controlling the cover of *P. aquilinum* and *M. caerulea* could however be associated with a significantly lower cover of tree regeneration throughout France (-30% to -44% of relative cover). Previous work has shown that these species cover more than 300 000ha in average in French forests, so that this reduction of regeneration cover probably concerns large areas in Europe.

Climate is expected to drastically change ecological conditions in forests in the next decades. Although no interactions between climate and competitive effect from vegetation was found in our study, climate change may change the relationship between understory vegetation and tree regeneration, maybe towards less competition and more facilitation according to the stress-gradient hypothesis.

This study provides a first large-scale estimation for decision-makers to choose whether it is worthwhile investing into tree regeneration in stands with high cover of highly competitive vegetation depending on the species present locally.

## Bibliography

Aerts, R., Bakker, C., De Caluwe, H., 1992. Root turnover as determinant of the cycling of C, N, and P in a dry heathland ecosystem. *Biogeochemistry* 15, 175–190. <https://doi.org/10.1007/BF00002935>

Ammer, C., Balandier, P., Bentsen, N.S., Coll, L., Löf, M., 2011. Forest vegetation management under debate: an introduction. *Eur. J. For. Res.* 130, 1–5. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0452-6>

Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79, 3–27. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi056>

Balandier, P., Marquier, A., Casella, E., Kiewitt, A., Coll, L., Wehrlen, L., Harmer, R., 2013. Architecture, cover and light interception by bramble (*Rubus fruticosus*): a common understorey weed in temperate forests. *For. Int. J. For. Res.* 86, 39–46. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps066>

Berthrong, S.T., Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2009. A global meta-analysis of soil exchangeable cations, pH, carbon, and nitrogen with afforestation. *Ecol. Appl.* 19, 2228–2241. <https://doi.org/10.1890/08-1730.1>

Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9, 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)

Braun-blanchet, J., 1932. *Plant sociology. The study of plant communities.* First ed. Plant Sociol. Study Plant Communities First Ed.

Carpio, A.J., Apollonio, M., Acevedo, P., 2021. Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Rev.* 51, 95–108. <https://doi.org/10.1111/mam.12221>

Chaieb, G., Wang, X., Abdelly, C., Michalet, R., 2021. Shift from short-term competition to facilitation with drought stress is due to a decrease in long-term facilitation. *Oikos* 130, 29–40. <https://doi.org/10.1111/oik.07528>

- Clarke, A., Rothery, P., Isaac, N.J.B., 2010. Scaling of basal metabolic rate with body mass and temperature in mammals. *J. Anim. Ecol.* 79, 610–619. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01672.x>
- Dampier, J.E.E., Bell, F.W., St-Amour, M., Pitt, D.G., Luckai, N.J., 2006. Cutting versus herbicides: Tenth-year volume and release cost-effectiveness of sub-boreal conifer plantations. *For. Chron.* 82, 521–528. <https://doi.org/10.5558/tfc82521-4>
- De Lombaerde, E., Verheyen, K., Van Calster, H., Baeten, L., 2019. Tree regeneration responds more to shade casting by the overstorey and competition in the understorey than to abundance per se. *For. Ecol. Manag.* 450, 117492. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117492>
- Den Ouden, J., 2000. The role of bracken (*Pteridium aquilinum*) in forest dynamics. Wageningen University, Wageningen.
- 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. Manag.* 88, 227–235. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03846-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03846-7)
- Douma, J.C., Weedon, J.T., 2019. Analysing continuous proportions in ecology and evolution: A practical introduction to beta and Dirichlet regression. *Methods Ecol. Evol.* 10, 1412–1430. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13234>
- Douterlungne, D., Levy-Tacher, S.I., Golicher, D.J., Dañobeytia, F.R., 2010. Applying Indigenous Knowledge to the Restoration of Degraded Tropical Rain Forest Clearings Dominated by Bracken Fern. *Restor. Ecol.* 18, 322–329. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00459.x>
- Dumas, N., Dassot, M., Pitaud, J., Piat, J., Arnaudet, L., Richter, C., Collet, C., 2021. Four-year-performance of oak and pine seedlings following mechanical site preparation with lightweight excavators. *Silva Fenn.* 55, 10409. <https://doi.org/10.14214/sf.10409>
- Dumas, N., Dupouey, J.-L., Gégout, J.-C., Boulanger, V., Bontemps, J.-D., Morneau, F., Dalmasso, M., Collet, C., 2022. Identification and spatial extent of understory plant species requiring vegetation control to ensure tree regeneration in French forests. *Ann. For. Sci.* 79, 41. <https://doi.org/10.1186/s13595-022-01160-w>
- Fernandez, M., Malagoli, P., Gallet, C., Fernandez, C., Vernay, A., Améglio, T., Balandier, P., 2021. Investigating the role of root exudates in the interaction between oak seedlings and purple moor grass in temperate forest. *For. Ecol. Manag.* 491, 119175. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119175>
- Fernandez, M., Malagoli, P., Vernay, A., Améglio, T., Balandier, P., 2020. Below-ground nitrogen transfer from oak seedlings facilitates *Molinia* growth: <sup>15</sup>N pulse-chase labelling. *Plant Soil* 449, 343–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04473-9>
- Fischer, H.S., 2015. On the combination of species cover values from different vegetation layers. *Appl. Veg. Sci.* 18, 169–170. <https://doi.org/10.1111/avsc.12130>
- Fotelli, M.N., Geßler, A., Peuke, A.D., Rennenberg, H., 2001. Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional

species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and  $\delta^{13}\text{C}$  composition. *New Phytol.* 151, 427–435. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00186.x>

Fotelli, M.N., Rennenberg, H., Geßler, A., 2002. Effects of Drought on the Competitive Interference of an Early Successional Species (*Rubus fruticosus*) on *Fagus sylvatica* L. Seedlings:  $^{15}\text{N}$  Uptake and Partitioning, Responses of Amino Acids and other N Compounds. *Plant Biol.* 4, 311–320. <https://doi.org/10.1055/s-2002-32334>

Frochot, H., Gama, A., Nouveau, M., Wehrlen, G., Armand, G., 2002. Managing Accompanying Vegetation - Current Status and Outlook. *Rev. for. Fr* 54, 505–520.

Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., Ginisty, C., 2011. 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, 77–89. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0403-2>

Gégout, J.-C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B., 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *J. Veg. Sci.* 16, 257–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02363.x>

Gis Sol, 2013. The state of the soils in France. A synthesis.

Gobin, R., 2014. Contribution relative de la végétation du sous-bois dans la consommation en eau des placettes forestières soumises aux changements de climat et de pratiques.

Harmer, R., Kiewitt, A., Morgan, G., 2012. Can overstorey retention be used to control bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) during regeneration of forests? *For. Int. J. For. Res.* 85, 135–144. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpr066>

Harmer, R., Kiewitt, A., Morgan, G., Gill, R., 2010. Does the development of bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) facilitate the growth and establishment of tree seedlings in woodlands by reducing deer browsing damage? *For. Int. J. For. Res.* 83, 93–102. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp032>

Harmer, R., Morgan, G., 2007. Development of *Quercus robur* advance regeneration following canopy reduction in an oak woodland. *For. Int. J. For. Res.* 80, 137–149. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm006>

Homagain, K., Shahi, C., Luckai, N., Leitch, M., Bell, F.W., 2011. Benefit–cost Analysis of Vegetation Management Alternatives: An Ontario Case Study. *For. Chron.* <https://doi.org/10.5558/tfc2011-013>

IGN, 2021. Le Mémento. Inventaire forestier. Edition 2021. Institut national de l'information géographique et forestière.

Jensen, A.M., Götmark, F., Löf, M., 2012a. Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: A field experiment. *For. Ecol. Manag.* 266, 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.022>

Jensen, A.M., Löf, M., Witzell, J., 2012b. Effects of competition and indirect facilitation by shrubs on *Quercus robur* saplings. *Plant Ecol.* 213, 535–543.

Kuiters, A.T., Slim, P.A., 2003. Tree colonisation of abandoned arable land after 27 years of horse-grazing: the role of bramble as a facilitator of oak wood regeneration. *For. Ecol.*

Manag., *Forest Dynamics and Ungulate Herbivory : From Leaf to Landscape* 181, 239–251. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00136-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00136-1)

Laurent, L., Mårell, A., Korboulewsky, N., Saïd, S., Balandier, P., 2017. How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients? *For. Ecol. Manag.* 391, 239–245. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.003>

Mallik, A.U., 2003. Conifer Regeneration Problems in Boreal and Temperate Forests with Ericaceous Understory: Role of Disturbance, Seedbed Limitation, and Keytone Species Change. *Crit. Rev. Plant Sci.* 22, 341–366. <https://doi.org/10.1080/713610860>

Mårell, A., 2020. bagsFR: Hunting bag statistics in France (1973-2017). R package version 1.0.0.

Marrs, R.H., Watt, A.S., 2006. Biological Flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *J. Ecol.* 94, 1272–1321. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01177.x>

Miquel, J.-C., 2020. Modélisation des effets de la compétition interspécifique et des pratiques sylvicoles sur la croissance de jeunes plants forestiers. (phdthesis). AgroParisTech.

Miwa, M., Aust, W.M., Burger, J.A., Patterson, S.C., Carter, E.A., 2004. Wet-weather timber harvesting and site preparation effects on coastal plain sites: a review. *South J Appl* 283137-151.

Mountford, E.P., Savill, P.S., Bebbler, D.P., 2006. Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. *For. Int. J. For. Res.* 79, 389–408. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpl024>

Muhamed, H., Touzard, B., Le Bagousse-Pinguet, Y., Michalet, R., 2013. The role of biotic interactions for the early establishment of oak seedlings in coastal dune forest communities. *For. Ecol. Manag.* 297, 67–74. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.023>

Pages, J.-P., Michalet, R., 2003. A test of the indirect facilitation model in a temperate hardwood forest of the northern French Alps. *J. Ecol.* 91, 932–940. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00825.x>

Piedallu, C., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F., Seynave, I., 2016. Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. *J. Veg. Sci.* 27, 387–399. <https://doi.org/10.1111/jvs.12370>

Rizzetto, S., 2017. Prédiction de la sensibilité biogéochimique et écologique des écosystèmes forestiers français aux dépôts atmosphériques azotés dans un contexte de changement global (thesis). Toulouse, INPT.

Rousset, O., Lepart, J., 1999. Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *J. Veg. Sci.* 10, 493–502. <https://doi.org/10.2307/3237184>

Royo, 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.* 361345-1362 36.

- Schreiner, M., Bauer, E.-M., Kollmann, J., 2000. Reducing predation of conifer seeds by clear-cutting *Rubus fruticosus* agg. in two montane forest stands. *For. Ecol. Manag.* 126, 281–290. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00100-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00100-0)
- Ssali, F., Moe, S.R., Sheil, D., 2019. The differential effects of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) on germination and seedling performance of tree species in the African tropics. *Plant Ecol.* 220, 41–55. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0901-8>
- Ssali, F., Moe, S.R., Sheil, D., 2018. Tree seed rain and seed removal, but not the seed bank, impede forest recovery in bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn)-dominated clearings in the African highlands. *Ecol. Evol.* 8, 4224–4236. <https://doi.org/10.1002/ece3.3944>
- Ssali, F., Moe, S.R., Sheil, D., 2017. A first look at the impediments to forest recovery in bracken-dominated clearings in the African Highlands. *For. Ecol. Manag.* 402, 166–176. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.050>
- Tang, B., Frye, H.A., Gelfand, A.E., Silander, J.A., 2022. Zero-Inflated Beta Distribution Regression Modeling. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* <https://doi.org/10.1007/s13253-022-00516-z>
- Taylor, K., Rowland, A.P., Jones, H.E., 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *J. Ecol.* 89, 126–144. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00534.x>
- Thiffault, N., Roy, V., 2011. Living without herbicides in Québec (Canada): historical context, current strategy, research and challenges in forest vegetation management. *Eur. J. For. Res.* 130, 117–133. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0373-4>
- Tolhurst, K.G., Turvey, N.D., 1992. Effects of bracken (*Pteridium esculentum* (forst. f.) cockayne) on eucalypt regeneration in west-central Victoria. *For. Ecol. Manag.* 54, 45–67. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(92\)90004-S](https://doi.org/10.1016/0378-1127(92)90004-S)
- Van Uytvanck, J., Decler, K., Hoffmann, M., 2008a. Establishment patterns of woody species in low intensity-grazed pastures after the cessation of intensive agricultural use. *For. Ecol. Manag.* 256, 106–113. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.008>
- Van Uytvanck, J., Maes, D., Vandenhoute, D., Hoffmann, M., 2008b. Restoration of woodpasture on former agricultural land: The importance of safe sites and time gaps before grazing for tree seedlings. *Biol. Conserv.* 141, 78–88. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.001>
- White, C.R., Seymour, R.S., 2005. Allometric scaling of mammalian metabolism. *J. Exp. Biol.* 208, 1611–1619. <https://doi.org/10.1242/jeb.01501>
- Willoughby, I., Balandier, P., Bentsen, N.S., Mac Carthy, N., Claridge, J., 2009. Forest vegetation management in Europe: current practice and future requirements. European co-operation in science and technology (COST) Office.

---

---

## Chapitre 6 : Probabilité de présence et d'abondance de 3 espèces concurrentes vis-à-vis de la régénération naturelle : *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* et *Molinia caerulea*, dans les parcelles en régénération

---

---

### Avant-propos du chapitre 6 :

Le plan initial de la thèse prévoyait d'estimer le risque encouru par la régénération ligneuse en raison de la compétition par des espèces de végétation concurrente, en divisant le travail en 3 étapes : (1) modéliser les surfaces à forte probabilité de développement d'espèces concurrentes lors d'une ouverture de la canopée, (2) estimer l'impact de l'abondance de ces espèces sur le recrutement ligneux et, enfin, (3) utiliser ces résultats dans des simulateurs permettant d'estimer l'impact de la végétation concurrente sur la fourniture de certains services écosystémiques associés aux forêts. Dans ce plan initial, l'objectif du présent chapitre, à l'origine positionné au début du travail, était d'estimer une surface forestière associée à chaque niveau d'abondance de 3 espèces concurrentes : *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* et *Molinia caerulea*, connues pour être très fréquemment la cible d'opérations de contrôle de la végétation lors du renouvellement des peuplements forestiers et pour être présentes sur d'importantes surfaces forestières en France (voir chapitre 3).

Pour ce faire, il était prévu de modéliser le niveau d'abondance de ces 3 espèces en fonction de plusieurs facteurs reflétant le climat, la station, la fermeture du couvert de la canopée adulte et la pression des ongulés. Ces 3 espèces sont connues pour être capables de rapidement se développer et exclure les autres plantes du sous-bois lors de l'ouverture de la canopée. Ce modèle pouvait ensuite être utilisé pour simuler pour chaque espèce et chaque placette d'inventaire l'abondance de l'espèce si la canopée était ouverte sur la placette. À l'issue de ce chapitre, l'objectif était d'obtenir une ventilation des surfaces forestières pour chaque niveau d'abondance de ces 3 espèces, éventuellement stratifiée par sylvoécocorégion, par type de peuplement et/ou par grand type stationnel.

L'étape suivante était la réalisation de modèles de recrutement ligneux, permettant d'estimer l'impact de l'abondance des 3 espèces sur la perte de recrutement ligneux. Le chapitre 5 de cette thèse est une adaptation de cette étape.

Les résultats de ces modèles de recrutement devaient enfin servir comme variables d'entrée dans des simulateurs de croissance ou de stock de carbone en forêt. Le croisement entre le résultat de ces simulateurs et les surfaces concernées par les différents niveaux d'abondance des espèces concurrentes aurait permis d'estimer la perte potentielle de production de bois, de stock de carbone ou d'autres services écosystémiques en cas de non-intervention pour limiter l'abondance des 3 espèces.



Malheureusement, comme le lecteur le constatera dans ce chapitre, la faible qualité des modèles d'abondance n'a pas permis de les utiliser pour estimer les surfaces associées à chaque niveau d'abondance des 3 espèces, et a coupé court à la démarche par simulation de l'impact de ces espèces sur divers services écosystémiques.

Ce chapitre a désormais pour objectif de construire des modèles de présence et d'abondance pour ces 3 espèces, en fonction des paramètres pédoclimatiques et de la canopée adulte, et d'en analyser les limites pour simuler des surfaces forestières potentiellement colonisées par les 3 espèces après ouverture de la canopée. Ce type de modèle a rarement (pour les modèles de présence) voire jamais (pour les modèles d'abondance) été établi pour ces espèces. Les difficultés de modéliser la présence et l'abondance, ainsi que de choisir des indicateurs de performances adéquats pour les modèles obtenus sont discutées dans ce chapitre.

## 6.1. Introduction

La colonisation par une ou plusieurs espèces de végétation concurrente est l'un des principaux facteurs d'échec du renouvellement forestier en France, ainsi que dans bon nombre de régions du monde. De nombreuses espèces ou groupes d'espèces, telles que les éricacées en Scandinavie ou dans les montagnes des zones tempérées, ou *Pteridium aquilinum* sont capables de concurrencer les jeunes arbres sur différents continents (Balandier et al., 2006; Mallik, 2003; Royo and Carson, 2006).

Une des raisons pour lesquelles cette thématique a été largement documentée au cours des dernières décennies est le risque représenté par le non-renouvellement d'une partie des surfaces forestières sur la fourniture des services écosystémiques associés à la forêt, et notamment la production de bois. Le ralentissement, voire le blocage du renouvellement des forêts par des espèces concurrentes se produit généralement lors de l'ouverture de la canopée, volontaire comme lors d'éclaircie ou accidentelle comme lors des tempêtes ou des attaques par un ravageur. À l'occasion de cette ouverture de la canopée, les conditions du sous-bois changent drastiquement avec une augmentation des ressources (notamment eau et nutriments) à disposition des plantes du sous-bois (Barbier et al., 2008; Gaudio et al., 2011a; Wagner et al., 2011). Parmi ces plantes figurent les jeunes arbres, issus des semis du peuplement précédent ou plantés par le forestier, ainsi que d'autres espèces qui peuvent présenter un caractère plus ou moins concurrentiel vis-à-vis des semis ou jeunes plants des espèces arborées (Frochot et al., 2002). Les mécanismes par lesquels les espèces concurrentes affectent le développement des jeunes arbres sont largement étudiés. En revanche, les conséquences de ces effets, que l'on pourrait exprimer en termes de surface forestière affectée ou de services écosystémiques rendus par ces surfaces (volume de bois produit, carbone stocké, habitats préservés, préservation de la qualité de l'eau, ...) sont très mal quantifiées.

Une étape préalable à la quantification de ces impacts est l'estimation des surfaces potentiellement concernées par un envahissement par la végétation concurrente, lors de l'ouverture de la canopée. Actuellement, peu d'estimations de ce type existent dans la littérature, et elles sont généralement réalisées à dire d'expert, avec une faible précision (Royo and Carson, 2006).

Une démarche alternative est la modélisation de la présence et l'abondance de ces espèces. La modélisation de la présence par des modèles de niche corrélatifs est largement pratiquée depuis plusieurs décennies (Allouche et al., 2006). Le plus souvent, ceux-ci sont utilisés pour anticiper les effets du changement climatique, ou l'arrivée de potentielles espèces invasives sur un nouveau territoire (Bellard et al., 2013; Dutra Silva et al., 2021; Marcelino and Verbruggen, 2015). Ces modèles de distribution ont donné lieu au développement d'un grand nombre de méthodes statistiques différentes, parmi lesquelles les modèles linéaires généralisés, les modèles additifs généralisés, et plus récemment les arbres et forêts aléatoires ainsi que les réseaux de neurones (Thuiller et al., 2021). Ces méthodes de modélisation présentent en revanche plusieurs défauts majeurs. La première difficulté consiste à effectuer un choix de modèle parmi la grande variété de modèles existants. En effet, de nombreuses études comparent les différents modèles de niche (Aguirre-Gutiérrez et al., 2013; Li and Wang, 2013; Pecchi et al., 2019; Qiao et al., 2015), mais les performances des différents modèles sont très variables et dépendent des espèces modélisées, des données disponibles et ne permettent pas de sélectionner un type modèle meilleur quelle que soit la situation (Qiao et al., 2015). La tâche du chercheur est néanmoins facilitée par des packages du logiciel R, et notamment le package `biomod2`, permettant de comparer les résultats de différents modèles de présence d'espèces (Thuiller et al., 2021).

Une autre difficulté provient du fait que les modèles prédisant la probabilité de présence sur des points d'observation ne permettent pas d'estimer des surfaces où l'espèce est susceptible d'être présente. L'utilisation de données de l'inventaire forestier national (IGN) permet d'aborder ce problème, car disposant de procédures statistiques permettant d'associer à chaque point d'inventaire une surface forestière associée. Enfin, la plupart de ces méthodes ont été établies sur des données binaires et permettent donc de modéliser la présence mais pas l'abondance des espèces.

Or, l'aspect compétitif des espèces concurrentes dépend de leur abondance plus que de leur présence (Gaudet and Keddy, 1988; Gaudio et al., 2011b, chapitre 5 de cette thèse), ainsi les espèces concurrentes ne posent de difficultés pour la régénération ligneuse que lorsqu'elles sont présentes à forte abondance. Par conséquent, modéliser la probabilité de présence des espèces ne suffit pas. Afin de déterminer les surfaces où un blocage de la régénération est probable, il convient de réussir à modéliser finement l'abondance des espèces concurrentes, afin de faire la différence entre les surfaces où les espèces sont susceptibles d'être présentes à faible abondance, aux conséquences limitées pour la régénération ligneuse, et les surfaces où les espèces sont susceptibles de se développer à forte abondance, avec des impacts attendus importants sur la régénération ligneuse.

L'abondance des espèces végétales a été moins étudiée que leur présence (Coudun and Gégout, 2007; Van Couwenberghe et al., 2013). Le type de modèle mis en œuvre dépend de la nature des données d'abondance et donc des méthodes utilisées pour décrire l'abondance des espèces. Parmi les méthodes utilisées pour caractériser l'abondance des espèces végétales, la méthode de Braun-Blanquet (Braun-blanquet, 1932) est très classiquement utilisée. Elle consiste à décrire l'abondance-dominance des espèces en classes selon le nombre d'individus et leur recouvrement du sol. La donnée obtenue est de type ordinal, c'est-à-dire qu'elle est qualitative et ordonnée.

Boulangéat et al. (2012) et Soberón (2007) ont montré que la présence et l'abondance des espèces ne dépendent pas des mêmes facteurs, et qu'il faut donc les modéliser avec des jeux

de variables explicatives différents. La modélisation des données ordinales, bien que documentée depuis plusieurs décennies et fréquemment utilisée dans des études épidémiologiques notamment (Agresti, 2002; Guisan and Harrell, 2000; Harrell, 2001), constitue toujours un front de science. Les publications récentes concernent notamment la modélisation simultanée de la présence et de l'abondance, ou l'analyse de données présentant un grand nombre d'absences « zero-inflated data ». Pour diverses raisons détaillées dans le chapitre 4 de cette thèse, les modèles d'abondance présentent généralement une plus faible capacité prédictive que les modèles de présence (Damgaard, 2009; Pearce and Ferrier, 2001; Sagarin et al., 2006).

Plusieurs facteurs sont connus pour impacter significativement la présence et l'abondance des espèces. Le climat peut être un facteur limitant de la présence des espèces, en limitant par le froid hivernal ou par la chaleur et/ou le déficit hydrique estival les possibilités de survie des populations (Cahill et al., 2014; Sakai and Larcher, 1987; Woodward and Williams, 1987). Des facteurs pédologiques tels que la fertilité, l'acidité ou l'engorgement sont également susceptibles d'influencer la présence des espèces. Les interactions biotiques telles que la présence d'herbivorie, ou les interactions entre espèces végétales du sous-bois sont des facteurs influençant principalement l'abondance (Boulangeat et al., 2012; Soberón, 2007). Enfin, un facteur additionnel particulièrement important pour les espèces du sous-bois est la disponibilité en lumière. La principale limitation pour la survie des espèces du sous-bois est généralement le manque de lumière, mais en conditions climatiques sèches et chaudes, une trop forte lumière peut également être contraignante car augmentant l'évapotranspiration des plantes du sous-bois (Valladares et al., 2016; Valladares and Niinemets, 2008). La disponibilité en lumière est d'autant plus importante pour comprendre l'abondance des espèces concurrentes, puisque celles-ci profitent généralement des ouvertures de canopée pour se développer rapidement et remplacer les autres espèces présentes dans le sous-bois (Balandier et al., 2006; Royo and Carson, 2006).

Parmi les nombreuses espèces connues pour être capables de ralentir ou bloquer le renouvellement forestier, 3 espèces nécessitent de manière particulièrement fréquente des opérations de contrôle de la végétation en France : la ronce commune (*Rubus fruticosus*), la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) et la molinie bleue (*Molinia caerulea*) (chapitre 3). Ces 3 espèces sont connues pour être problématiques pour la régénération ligneuse, en France et en Europe. *R. fruticosus* et d'autres espèces du genre *Rubus* sont par exemple réputées être de bonnes concurrentes pour la lumière en Europe, et aux USA où ces espèces sont invasives (Balandier et al., 2013; Harmer et al., 2012; Williams et al., 2006). *P. aquilinum* est connue pour être problématique dans le monde entier, en raison de son fort caractère compétiteur pour la lumière, sa capacité à écraser les semis à l'automne, et pour la possible allélopathie qu'elle exerce sur les plantes voisines (Den Ouden, 2000; Dolling, 1996; Ghorbani et al., 2006; Ssali et al., 2017). *M. caerulea* est connue pour sa forte concurrence pour l'eau et les éléments nutritifs, notamment l'azote, vis-à-vis de la régénération ligneuse (Fernandez et al., 2021; Timbal et al., 1990; Vernay et al., 2016). En France, chacune de ces 3 espèces est présente à forte abondance dans plus de 13 % des forêts non méditerranéennes à faible couvert de canopée (chapitre 3). Elles constituent donc un enjeu important à la fois en France, mais également à l'international.

Actuellement, très peu de modèles de présence ou d'abondance pour *R. fruticosus*, *P. aquilinum* et *M. caerulea* sont disponibles (Rizzetto, 2017; Van Couwenberghe et al., 2013) et, parmi ceux-ci, aucun ne prend à la fois en compte les conditions pédoclimatiques

(fertilité, conditions de lumière, ...) et les interactions biotiques sur un vaste territoire regroupant des conditions écologiques variées.

L'objectif général de ce chapitre consiste donc à modéliser la probabilité de présence et l'abondance de *R. fruticosus*, *P. aquilinum* et *M. caerulea* en fonction des conditions stationnelles, pédoclimatiques et du couvert de la canopée.

Les modèles de présence et d'abondance sont élaborés en utilisant les données de l'IGN. Le grain de l'étude est donc la placette d'inventaire, et l'étendue de l'étude est d'ordre régional et national afin de pouvoir tirer des enseignements à grande échelle sur les surfaces concernées par ces espèces concurrentes.

## 6.2. Matériel et méthodes

### 6.2.1. Approche générale

Dans ce chapitre, nous avons créé pour chaque espèce 6 modèles de présence. Parmi ces 6 modèles, celui avec les performances les plus élevées a été conservé pour prédire les probabilités de présence des espèces avec les données de l'IFN. Le niveau d'abondance de chaque espèce, c'est-à-dire la proportion de surface au sol couverte par l'espèce, est par la suite modélisé à l'aide d'un modèle ordinal.

Divers indicateurs de performance nous permettront d'évaluer la qualité de nos modèles, dans l'optique de les utiliser par la suite dans le cadre de simulations pour estimer l'impact des espèces concurrentes sur la fourniture de services écosystémiques associés à la forêt. Les modèles utilisés permettent de calculer sur chaque point une probabilité de présence (resp. de forte abondance).

La définition de la plupart des indicateurs de performance des modèles repose sur la définition d'un seuil de probabilité classant chaque point comme étant une présence, si la probabilité de présence est supérieure au seuil choisi, ou une absence, si la probabilité est inférieure à ce seuil (resp. faible abondance ou forte abondance).

Différentes stratégies d'optimisation de ce seuil sont utilisables pour essayer de répondre à notre objectif :

- (1) Une optimisation de la précision globale du modèle, c'est-à-dire de sa capacité à bien prédire à la fois les absences (respectivement les faibles abondances) et les présences (resp. les fortes abondances) à l'échelle nationale, voire régionale. C'est la stratégie utilisée dans l'écrasante majorité des publications utilisant des modèles de présence.
- (2) Une optimisation du nombre de points concernés par la présence (resp. forte abondance) des espèces concurrentes, c'est-à-dire une égalité entre le nombre de points de présence (resp. forte abondance) observés et les points de présence (resp. forte abondance) prédits par le modèle à l'échelle globale, voire régionale. Cette optimisation mène à une moindre précision écologique, mais à une plus grande précision des surfaces concernées par la présence (resp. forte abondance) des espèces à l'échelle considérée.

Les deux stratégies citées au-dessus ont chacune des défauts. La stratégie (1) consistant à optimiser la précision globale du modèle peut mener à une différence importante entre le nombre de points de présence (resp. forte abondance) prédits par le modèle et le nombre de points réellement observés. Dans le cas d'une surestimation du nombre de points concernés par la présence (resp. forte abondance) de l'espèce, nos résultats risquent de surestimer l'importance des surfaces concernées par l'installation de ces espèces de végétation concurrente. La stratégie (2) consistant à égaliser le nombre de points de présence (resp. forte abondance) prédits et observés peut mener à une moindre capacité prédictive du modèle, et donc à une moindre capacité d'explication du modèle sur des points individuels, ou sur le modèle appliqué à une échelle géographique restreinte.

Des analyses préliminaires ont montré que la stratégie (1) mène à sous-estimer ou au contraire surestimer les points de présence (resp. forte abondance) de l'espèce. La stratégie (2), quant à elle, dégrade significativement les modèles : les espèces sont prédites absentes à tort dans certaines régions, alors que dans d'autres régions leur présence est largement surestimée. Dans ce chapitre, la stratégie (1), classiquement utilisée dans la littérature scientifique, a été retenue bien que menant à des différences notables entre nombre de points avec une présence (resp. forte abondance) prédite et observée, car elle permet une meilleure pertinence du modèle à une échelle régionale.

Le travail présenté dans ce chapitre est divisé en quatre étapes principales :

- **Étape 1** : Réalisation pour *R. fruticosus*, *P. aquilinum* et *M. caerulea* de plusieurs modèles de présence, parmi plusieurs types de modèles fréquemment utilisés pour la réalisation de modèles de niche.
- **Étape 2** : Sélection du meilleur modèle de présence pour les 3 espèces étudiées.
- **Étape 3** : Réalisation d'un modèle d'abondance, pour chacune des 3 espèces.
- **Étape 4** : Évaluation des performances des modèles de présence et d'abondance.

## 6.2.2. Description des données

### 6.2.2.1. Données IFN utilisées

Dans ce chapitre, les données de l'IGN de composition floristique et composition de la canopée des années 2006 à 2019 ont été utilisées.

La composition floristique est estimée dans un placeau circulaire de 700 m<sup>2</sup>. L'abondance des espèces non recensables, c'est-à-dire l'ensemble des espèces herbacées, de mousses, de fougère et les ligneux n'atteignant pas 7,5 cm de diamètre à hauteur de poitrine, y est renseignée sur une échelle similaire à celle utilisée par Braun-blancquet (1932). Les espèces sont nommées selon le référentiel taxonomique TAXREF V13 (Gargominy et al., 2019). L'échelle d'abondance des espèces est divisée en 6 classes, 0 : 0 % (absence), 1 : ]0%-5%] (présence faible), 2 : ]0%-25%] (présence nette), 3 : ]25%-50%], 4 : ]50%-75%] et 5 : ]75%-100%].

Le recouvrement de la canopée est estimé sur un plateau circulaire de 2000 m<sup>2</sup>, de même centre que le plateau précédent. Pour chaque espèce d'arbre recensable (présente avec un diamètre supérieur à 7,5 cm à hauteur de poitrine), le recouvrement de la canopée est renseigné à l'aide de 2 variables : le taux de couvert libre (TCL) et le taux de couvert absolu (TCA). Pour chaque espèce recensable  $i$ ,  $TCL_i$  est calculé comme le rapport entre la surface de la canopée accédant directement à la lumière et la surface totale du plateau d'inventaire.  $TCA_i$  est calculé comme le ratio entre la surface de la canopée et la surface totale du plateau d'inventaire.  $TCL_i$  et  $TCA_i$  varient entre 0 et 1, et sont notés en classes d'amplitude 0,1.

Le TCL de la placette d'inventaire est calculé comme la somme des  $TCL_i$  de chaque espèce recensable, et TCA comme la somme des  $TCA_i$ . Par construction, TCL est borné entre 0 (pas de couvert de l'espèce) et 1. A l'inverse, le TCA peut dépasser 1 si plusieurs couches de canopée se superposent.

#### *6.2.2.2. Données climatiques*

Les quatre variables climatiques utilisées dans ce chapitre sont les mêmes que celles utilisées dans les chapitres précédents, et proviennent de la base de données DIGITALIS de l'UMR SILVA : le déficit hydrique du mois de juillet ( $bhc_{07}$ ) calculé selon la méthode de Turc (1955), les températures minimales du mois de janvier ( $tmin_{01}$ ), le rayonnement annuel moyen ( $rad_{an}$ ) calculé selon la méthode de (Piedallu and Gégout, 2007) et la somme des degrés-jours excédant 5°C ( $gdd5_{an}$ ).

Ces variables ont été choisies car des travaux antérieurs ont montré leur efficacité pour prédire la présence d'espèces variées (Rizzetto, 2017).

#### *6.2.2.3. Données pédologiques bioindiquées*

Quatre variables connues pour être de bons prédicteurs de la présence et l'abondance d'espèces variées dans les écosystèmes forestiers ont été utilisés (Coudun and Gégout, 2007; Piedallu et al., 2016; Rizzetto, 2017; Van Couwenberghe et al., 2011). Il s'agit du pH, du C/N, de l'engorgement temporaire (ET) et de l'engorgement permanent (EP), calculés à partir des valeurs indicatrices des plantes présentes dans les relevés IFN. Ces valeurs indicatrices sont issues de la base de données EcoPlant (Gégout et al., 2005).

#### *6.2.2.4. Données de pression d'ongulés*

Une valeur de pression d'herbivorie par les ongulés a été calculée en utilisant la méthode décrite dans Clarke et al. (2010) et White and Seymour (2005), à l'aide du package R BagsFr (Mârell, 2020).

Les statistiques de chasse entre 1973 et 2017 ont été renseignées à l'échelle départementale par l'Office français de la biodiversité, pour les 9 espèces suivantes : le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le sanglier (*Sus scrofa*), le cerf Sika (*Cervus nippon*), le chamois (*Rupicapra rupicapra*), le daim (*Dama dama*), le chamois (*Rupicapra pyrenaica*) et le mouflon (*Ovis gmelini*).

Pour chaque espèce, la pression d'herbivorie est calculée comme une fonction de la masse moyenne des individus. Cette donnée est estimée à partir du taux métabolique de base (White and Seymour, 2005). La pression d'ongulés totale est calculée jusqu'à l'année 2017 et est égale pour chaque point IFN à la somme des pressions d'ongulés par espèce, moyennée sur les cinq années précédant les mesures. Pour les points IFN de 2018 et 2019, cette valeur est moyennée sur les années 2014 à 2017, et 2015 à 2017 respectivement.

### 6.2.3. Analyse des données

#### 6.2.3.1. Création de classes d'abondance floristique

Dans les données IFN, les classes 1 ( ]0-5% ] ) et 2 ( ]0-25% ] ) d'abondance-dominance se recouvrent partiellement. Ces deux classes ont donc été fusionnées dans nos analyses. Nous travaillerons donc par la suite avec les 5 classes d'abondance-dominance suivantes. 0 : 0% (absence) ; 1 : ]0 %-25 %] ; 2 : ]25 %-50 %] ; 3 : ]50 %-75 %] ; 4 : ]75%-100%]. Pour chaque espèce étudiée et pour chaque point d'inventaire, la variable Abond est définie comme l'abondance floristique exprimé dans ces nouvelles classes d'abondance.

#### 6.2.3.2. Calcul des valeurs bioindiquées

Pour chaque espèce et pour chaque point d'inventaire, les quatre variables bioindiquées (pH, C/N, ET, EP) ont été calculées comme étant la moyenne des valeurs indicatrices des espèces présentes dans la placette d'inventaire floristique, mais où l'espèce cible modélisée (*R. fruticosus*, *P. aquilinum* ou *M. caerulea*) est retirée du calcul.

#### 6.2.3.3. Étape 1 : Modèles de présence

Une variable binaire Pres, indiquant si l'espèce est présente ou absente du point d'inventaire, a été calculée de la manière suivante pour chaque point d'inventaire et pour chaque espèce modélisée. Pres est égale à 0 si l'espèce modélisée est absente et Pres est égale à 1 si l'espèce modélisée est présente, c'est-à-dire si sa classe d'abondance est supérieure ou égale à 1.

La présence de *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* et *Molinia caerulea* a été modélisée à l'aide de différents modèles, à l'aide du package biomod2 (Thuiller et al., 2021).

La procédure de modélisation de biomod2 inclut l'utilisation de plusieurs modèles classiquement utilisés pour la modélisation de la présence des espèces. Dans cette étude, nous avons utilisé 6 modèles différents, en utilisant les réglages de base proposés par biomod2 :

- Un modèle linéaire généralisé (GLM), avec sélection des variables et variables au carré par procédure stepwise basée sur l'AIC, et une fonction de lien logit ;
- Un modèle additif généralisé (GAM), avec sélection des variables et variables au carré par procédure stepwise basée sur l'AIC, une fonction de lien logit ;
- Un modèle de boosting généralisé (GBM), qui consiste en une combinaison entre un algorithme de boosting et la réalisation de 2500 arbres de régressions ;
- Un modèle d'arbres de classification (CTA), qui consiste en la réalisation de 25 arbres de classification ;
- Un modèle de forêt aléatoire (RF), qui consiste en la combinaison de 500 arbres de classification ;
- Un modèle à base de réseaux de neurones (ANN), une méthode d'apprentissage automatique, effectué sur 5 répétitions d'analyses.

### **Sélection des points utilisés dans la modélisation de la présence**

Pour chaque espèce, seuls les points d'inventaire compris dans les sylvoécotones telles que définies par IGN (2011) où l'espèce était présente dans plus de 5 points ou dans plus de 1% des relevés ont été conservés.

Les points indiqués dans les données IFN comme ayant une forte hétérogénéité de sol, d'humus, de flore, ou mesurés quand le sol était gelé ou couvert de neige ont également été retirés de l'analyse. Enfin, les points où l'intégralité des données n'étaient pas disponibles, ou les points dont au moins un paramètre bioindiqué a été calculé avec 5 espèces indicatrices ou moins ont été également retirés.

#### *6.2.3.4. Étape 2 : Sélection du meilleur modèle de présence*

Les 6 modèles testés dans Biomod2 ont été ajustés sur 75% des données sélectionnées aléatoirement, en gardant les données restantes pour l'évaluation des modèles. Cette procédure a été répétée 10 fois. La « true skill statistic » (TSS, voir Allouche et al., 2006) et l'aire sous la courbe « ROC » (AUC), 2 indicateurs fréquemment utilisés pour comparer des modèles de présence, ont été calculés sur 10 échantillons de validation pour évaluer la qualité des modèles.

Parmi les 6 modèles testés, le modèle forêt aléatoire est celui présentant les meilleures performances pour les 3 espèces étudiées (voir section « résultats » de ce chapitre). Un modèle forêt aléatoire a donc été réalisé à l'aide du package randomforest, plus adapté que le package biomod2 pour étudier les sorties du modèle.



Les réponses partielles de la présence des espèces sont étudiées pour les variables les plus importantes du modèle. L'importance des variables est calculée à partir de la fonction « importance » du package randomforest.

### 6.2.3.5. Étape 3 : Modèles d'abondance

À ce jour, un nombre restreint de modèles existent pour modéliser des données ordinales, et parmi ceux-ci rares sont ceux implémentés dans R. L'abondance des espèces a été modélisée séparément pour chacune des 3 espèces étudiées dans ce chapitre à partir d'un modèle ordinal dit « proportional odds » (modèle des pentes parallèles), modèle le plus fréquemment utilisés dans la littérature pour modéliser des variables ordinales (dont des recouvrements floristiques) selon l'équation (1) (Agresti, 2002; Coudun and Gégout, 2007; Irvine et al., 2016; Tutz and Berger, 2020).

$$(1) : \text{logit}(\text{Prob}(\text{Abond} \leq i)) = \ln\left(\frac{\text{Prob}(\text{Abond} \leq i)}{1 - \text{Prob}(\text{Abond} \leq i)}\right) = \sum_{i=1}^{n-1} a_i + \sum_{k=1}^p \beta_k \cdot x_k$$

La probabilité de l'abondance au niveau  $i$  est donc définie par

$$(2) : \text{logit}(\text{Prob}(\text{Abond} = i)) = \text{logit}(\text{Prob}(\text{Abond} \leq i)) - \text{logit}(\text{Prob}(\text{Abond} < i))$$

$n$  est égal à 4 dans notre étude, et correspond au nombre de niveaux de la variable ordinale,  $p$  correspond au nombre de paramètres,  $a_i$  à l'ordonnée à l'origine pour le niveau  $i$  et  $\beta_k$  au coefficient correspondant au paramètre  $x_k$  parmi les paramètres pédoclimatiques ou représentant les conditions de lumière dans le sous-bois.

Le modèle ordinal repose donc sur l'estimation de 3 régressions au total, décrivant la probabilité d'une abondance inférieure ou égale à 1 :  $\text{logit}(\text{Prob}(\text{Abond} \leq 1))$ , la probabilité d'une abondance inférieure ou égale à 2 :  $\text{logit}(\text{Prob}(\text{Abond} \leq 2))$  et la probabilité d'une abondance inférieure ou égale à 3 :  $\text{logit}(\text{Prob}(\text{Abond} \leq 3))$ .

L'abondance des espèces est dans notre étude inférieure ou égale à 4 (elle peut prendre les valeurs 1 ; 2 ; 3 ou 4).  $1 - \text{Prob}(\text{Abond} \leq 4)$  est constant et égal à 0, menant à un dénominateur nul dans l'équation (1). La régression  $\text{logit}(\text{Prob}(\text{Abond} \leq 4))$  n'est donc pas utilisée.

#### Sélection des points utilisés dans la modélisation de l'abondance

Plusieurs études ont montré que les variables influençant l'abondance peuvent différencier des variables influençant la présence (Boulangéat et al., 2012, le chapitre 4 de cette thèse). Afin de mieux distinguer l'effet des variables sur l'abondance des espèces, indépendamment de leur effet sur leur présence, les points où l'espèce est absente sont supprimés de l'échantillon. Le reste de la sélection des points est identique à celle effectuée pour les modèles de présence.

#### Sélection des variables

Pour les modèles d'abondance, la sélection des variables se fait sur l'ensemble des points sélectionnés ci-dessus, et repose sur une procédure pas à pas en avant (« forward stepwise ») où sont sélectionnées itérativement des variables diminuant le plus la valeur du critère BIC (« Bayesian information criterion », voir Burnham and Anderson, 2004). Les couples variable et variable au carré sont itérativement ajoutés ou retirés du modèle. Étudier simultanément les variables et leur terme au carré permet de prendre en compte des variables ayant des réponses unimodales (« en cloche »).

À chaque étape, le couple dont l'ajout ou la suppression améliore le plus le BIC est ajouté ou supprimé du modèle. Pour chaque variable ajoutée, toutes les variables corrélées avec un coefficient de Pearson supérieur à 0,7 sont supprimées des variables candidates. La procédure prend fin lorsque la modification du modèle n'entraîne plus d'amélioration du BIC supérieure à 3.

### **Calcul des coefficients du modèle**

Le modèle est ensuite calibré sur un échantillon de calibration constitué d'autant de points de chaque niveau d'abondance (autant de points de classes d'abondance 1 ; 2 ; 3 et 4 que le nombre de points dans la classe la moins représentée), tirés aléatoirement dans le jeu de données. Les coefficients sont calculés sur cet échantillon.

La procédure est répétée 100 fois, et les coefficients du modèle moyen sont calculés comme la moyenne des coefficients des 100 itérations.

#### *6.2.3.6. Étape 4 : Indicateurs de qualité des modèles de présence et d'abondance*

Plusieurs indicateurs de performance des modèles de présence et d'abondance ont été choisis, car régulièrement utilisés dans la littérature.

### **Indicateurs utilisés dans l'étude**

Le choix de comparer différents indicateurs utilisés dans la littérature vient du fait que ces indicateurs ont souvent des limitations fortes, détaillées ci-dessous.

L'AUC est probablement l'indicateur le plus fréquemment utilisé pour évaluer la performance de modèles logistiques, bien que critiqué notamment comme étant trop dépendant de la prévalence (c'est-à-dire la fréquence de présence). Différents seuils d'AUC sont généralement utilisés pour estimer la qualité du modèle. Dans ce chapitre, les seuils sélectionnés sont ceux utilisés par Hosmer et al. (2013), et indiqués Tableau 6.1.

*Tableau 6.1 : Qualité des modèles de présence et d'abondance en fonction de leur AUC.*

<b>Valeurs d'AUC</b>	<b>Performances du modèles</b>
0,5	Modèle nul
Entre 0,5 et 0,7	Faibles performances
Entre 0,7 et 0,8	Performances acceptables
Entre 0,8 et 0,9	Excellentes performances
Supérieure à 0,9	Performances exceptionnelles

La TSS est également très utilisée dans la littérature pour évaluer la performance des modèles logistiques. Elle a également été utilisée pour évaluer la performance de nos modèles. La TSS est un indicateur globalement bien admis dans la littérature, même si plusieurs publications ont montré que son efficacité est limitée dans le cas de prévalences très faibles ou très fortes, dans le cas de modèles utilisant un échantillon d'une taille supérieure à 30 000 ou dans le cas de modèles utilisés dans un cadre de projection spatiale ou temporelle, ce qui est par exemple le cas dans le cadre de l'estimation des effets du réchauffement climatique (Fourcade et al., 2018; Wunderlich et al., 2019).

Le seuil de TSS au-delà duquel un modèle peut être qualifié de satisfaisant ne fait pas consensus dans la littérature. Les seuils choisis dans ce chapitre sont ceux utilisés dans les trois études d'(Allouche et al., 2006), Pramanik et al. (2018) et Ratnayake et al. (2021), et sont donnés dans la Table 6.2.

*Tableau 6.2: Qualité des modèles de présence et d'abondance en fonction de leur TSS*

<b>Valeurs de TSS</b>	<b>Performances du modèles</b>
0	Modèle nul
Inférieures à 0,4	Faibles performances
Entre 0,4 et 0,8	Bonnes performances
Supérieures à 0,8	Excellentes performances

À ces deux indicateurs, trouvés dans la quasi-totalité des publications concernant l'évaluation de modèles logistiques, nous ajoutons également les indicateurs complémentaires suivants, calculés à partir d'une matrice de confusion (ou tableau de contingence) croisant les présences et absences prédites par le modèle, et les présences et absences observées dans le jeu de données (table 3) :

- La précision globale du modèle, c'est-à-dire le pourcentage de points bien prédits par le modèle,  $Précision = \frac{a+d}{a+b+c+d}$
- La spécificité du modèle, c'est-à-dire sa capacité à bien prédire les absences (resp. faibles abondances),  $Spécificité = \frac{d}{b+d}$
- La sensibilité du modèle, c'est-à-dire sa capacité à bien prédire les présences (resp. les fortes abondances),  $Sensibilité = \frac{a}{a+c}$
- Le ratio entre le nombre de points de présences (resp. forte abondances) prédites par le modèle et de présences (resp. forte abondances) observées,  $Ratio\ prédict/observé = \frac{a+c}{a+b}$

Pour les modèles d'abondance, chaque indicateur est calculé trois fois :

- pour  $\text{logit}(Prob(Abond \leq 1))$  ;
- pour  $\text{logit}(Prob(Abond \leq 2))$  ;
- pour  $\text{logit}(Prob(Abond \leq 3))$ .

*Tableau 6.3 : Modèle de tableau de contingence. a correspond aux vrais positifs (présences correctement identifiées par le modèle), b aux faux positifs (prédiction erronée d'une présence par le modèle), c aux faux négatifs (prédiction erronée d'une absence par le modèle) et d aux vrais négatifs (absences correctement identifiées par le modèle).*

		<b>Jeu de données de validation</b>	
		Présence	Absence
<b>Prédictions par le modèle</b>	Présence	<i>a</i>	<i>b</i>
	Absence	<i>c</i>	<i>d</i>

### Modèles de présences

Pour estimer les performances du modèle de forêt aléatoire calibré sous randomforest, une validation 10-fold a été mise en place.

La validation 10-fold consiste à diviser aléatoirement le jeu de données utilisé pour construire le modèle en 10 échantillons de tailles égales. 9/10e des données sont utilisées pour calibrer le modèle, tandis que le 1/10e restant est utilisé comme échantillon de validation. Cette procédure est répétée 10 fois, afin que l'intégralité du jeu de données soit utilisé comme échantillon de validation.

Les indicateurs de performances du modèle forêt aléatoire ont été calculés sur l'échantillon de validation global, correspondant à la concaténation des 10 échantillons de validation décrits ci-dessus.

## Modèles d'abondances

Pour les modèles d'abondance, les indicateurs de performance des modèles sont calculés sur le modèle d'abondance moyen issu des 100 itérations.

## 6.3. Résultats

### 6.3.1. Comparaison des différents modèles de présence

Les performances (AUC et TSS) des modèles de présence de *R. fruticosus* sont en moyenne moins bons que les modèles de présence de *P. aquilinum* et *M. caerulea*, avec une AUC de 0.81 et une TSS de 0.48 en moyenne sur tous les modèles (Figure 6.1). Les modèles de présence de *P. aquilinum* et *M. caerulea* présentent des performances similaires avec des AUC de 0,86 et des TSS de 0,56 et 0,60 respectivement.

Concernant les modèles de présence de *R. fruticosus*, les AUC varient de 0,74 (modèle CTA) à 0,84 (modèle RF) en moyenne, et les TSS de 0,43 (CTA) à 0,53 (RF). Les modèles de présence de *P. aquilinum* ont des AUC comprises entre 0,82 (CTA) et 0,89 (RF), et des TSS comprises entre 0,52 (GLM) et 0,61 (RF). Enfin, les modèles de présence de *M. caerulea* ont des AUC comprises entre 0,81 (CTA) et 0,90 (RF), et des TSS comprises entre 0,52 (CTA) et 0,65 (RF).

Les modèles de forêts aléatoires (RF) ayant les meilleurs scores d'AUC et de TSS pour les 3 espèces étudiées, ce sont eux qui ont donc été utilisés par la suite pour modéliser les probabilités de présence de ces espèces.

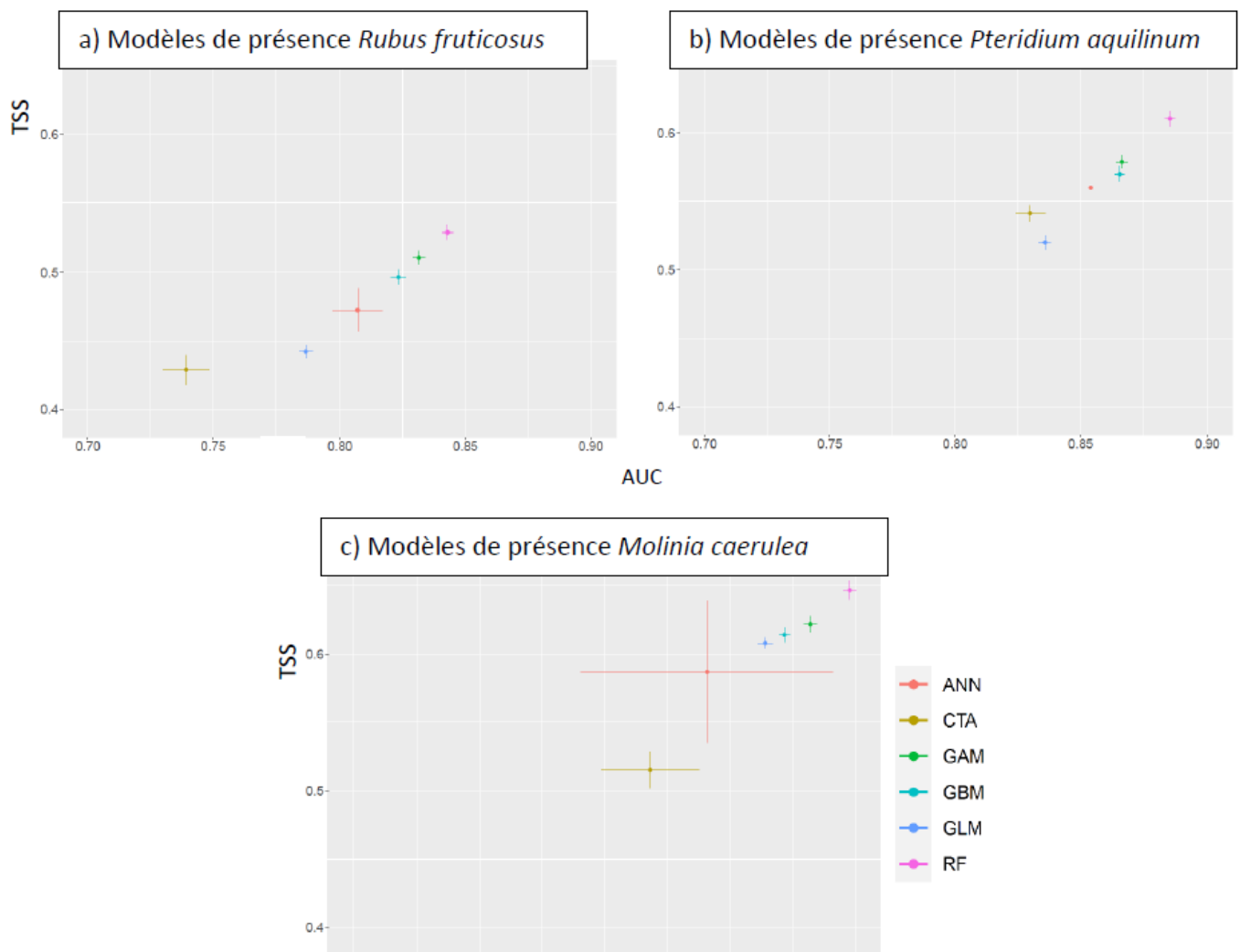


Figure 6.13: AUC et TSS obtenues avec les échantillons de validation des modèles de présence pour *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* et *Molinia caerulea*. Les 6 points présents correspondent aux moyennes des AUC et TSS des 6 modèles utilisés, les barres horizontales les écarts types de l'estimation de l'AUC et les barres verticales les écarts-types de l'estimation de la TSS

## 6.3.2. Résultats des modèles de forêt aléatoire

### 3.2.1. Importance des variables dans les différents modèles

#### *Rubus fruticosus*

Les variables contribuant le plus au modèle de présence de *R. fruticosus* sont le pH et le C/N, suivis par les températures minimales du mois de janvier, l'indice d'engorgement temporaire et le bilan hydrique climatique du mois de juillet. Les courbes de réponse partielle à ces 5 variables sont données figure 6.2.

Les courbes de réponse aux 5 variables présentent un optimum : autour de 5,5 pour le pH, 15 pour le C/N, 0,3 pour l'indice bioindiqué d'engorgement temporaire,  $-1^{\circ}\text{C}$  pour la

température minimale de janvier et -60 mm pour le bilan hydrique climatique du mois de juillet.

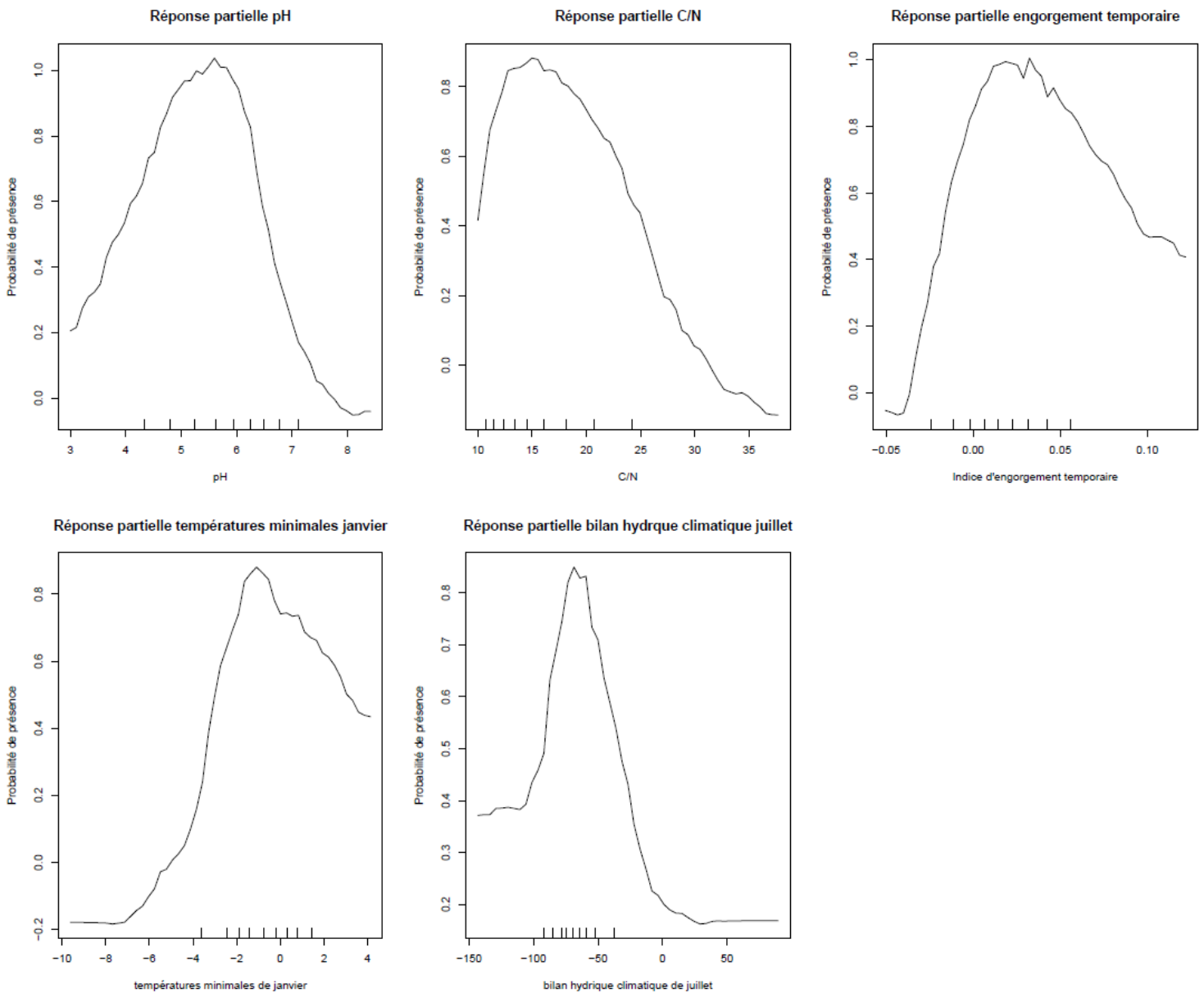


Figure 6.2 : Courbes de réponses partielles de la présence de *R. fruticosus* aux principales variables environnementales. Les traits verticaux en bas des graphiques correspondent aux déciles de la variable en abscisse.

### *Pteridium aquilinum*

Les variables contribuant le plus fortement au modèle de présence de *P. aquilinum* sont le rayonnement annuel et le pH et, de manière secondaire, la température minimale de janvier et la pression des ongulés. Les courbes de réponse partielle aux 4 variables les plus importantes sont données figure 6.3.

Les tendances des courbes de réponse partielle de *P. aquilinum* sont plus erratiques que celles de *R. fruticosus*. Des minima de probabilités sont atteints pour un rayonnement annuel et

une température minimale de janvier proches de 34000 J.cm-2 et -2°C, respectivement. Une augmentation du pH a globalement un effet négatif sur la probabilité de présence de *P. aquilinum*, sauf pour des valeurs de pH>7, de même qu'une augmentation de la densité d'ongulés.

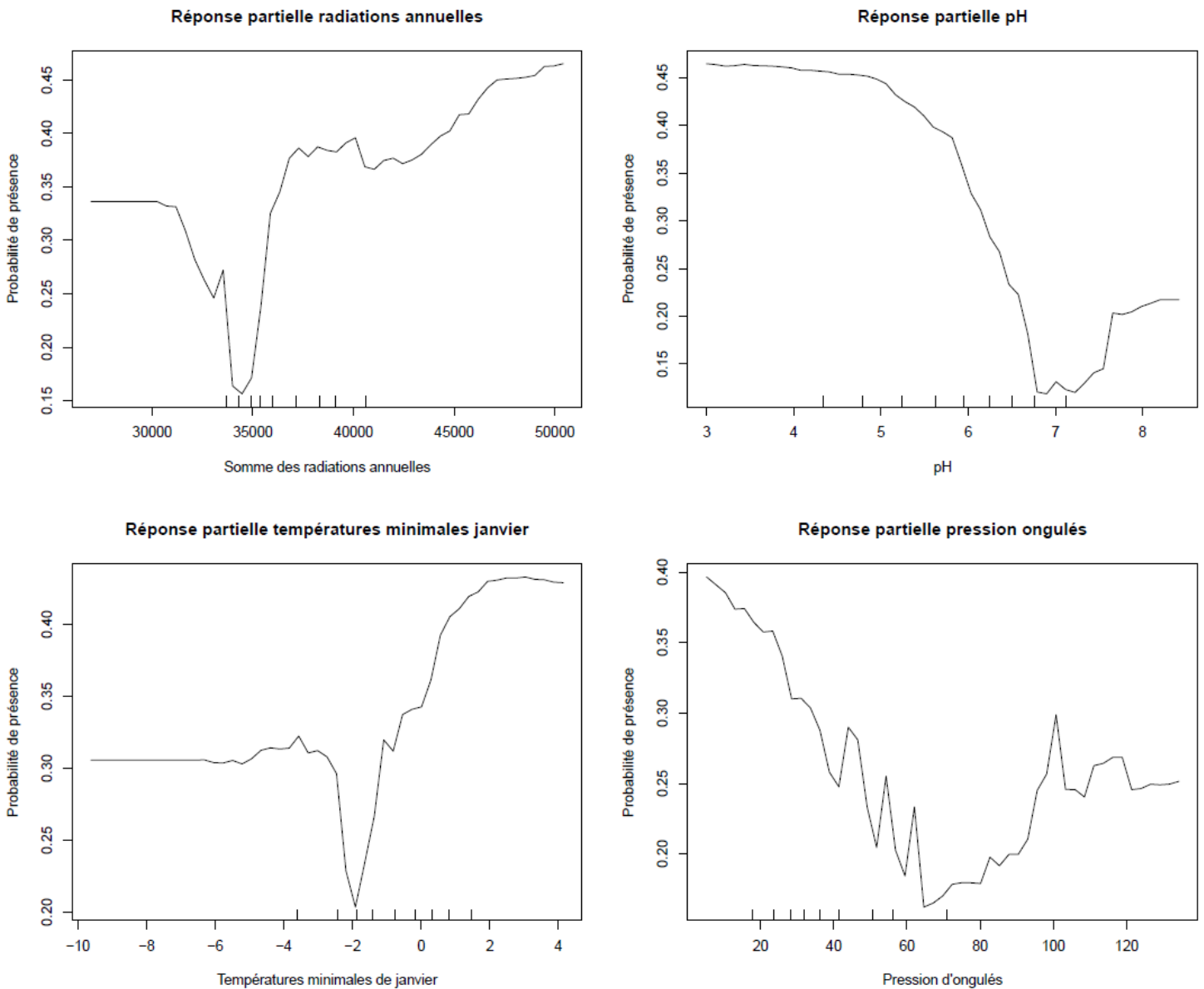


Figure 6.3 : Courbes de réponse partielle de la présence de *P. aquilinum* aux 4 principales variables pour le modèle. Les traits verticaux en bas des graphiques correspondent aux déciles de la variable en abscisse.

### *Molinia caerulea*

L'engorgement permanent est la variable contribuant le plus fortement au modèle de présence de la molinie, suivie par le C/N. Les courbes de réponse de ces deux variables sont données figure 6.4.



Une augmentation du C/N est associée à une augmentation de la probabilité de présence de *M. caerulea*. Un minimum de probabilité est atteint pour une valeur de l'indice d'engorgement permanent de l'ordre de -0,01. Il est à noter que malgré la forte importance des variables d'engorgement temporaire et de C/N, les variations de probabilité observées pour les réponses partielles de ces variables sont modestes, inférieures à 0,1.

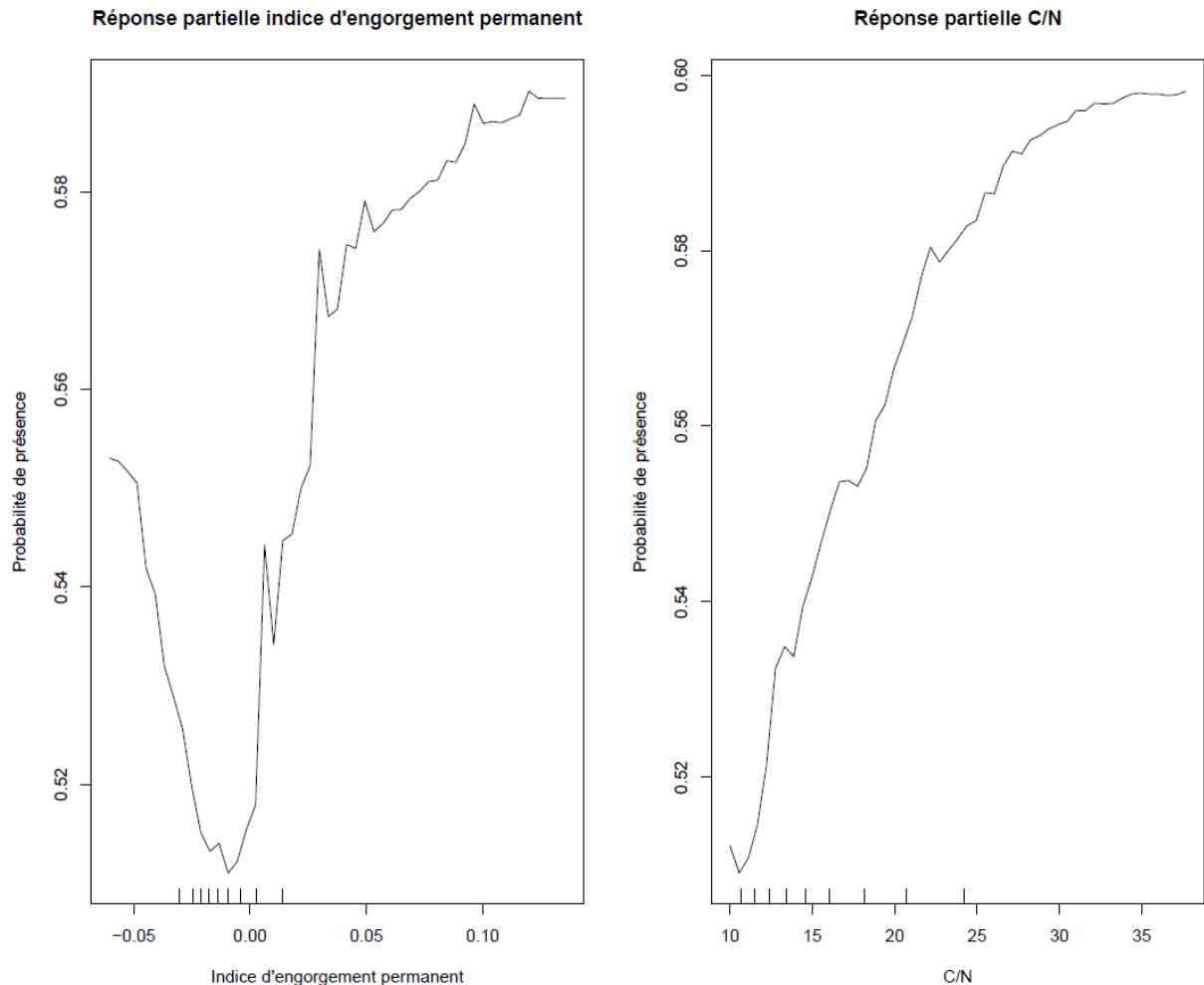


Figure 16.4 : Courbes de réponse partielle de la présence de *M. caerulea* aux 2 principales variables environnementales. Les traits verticaux en bas des graphiques correspondent aux déciles de la variable en abscisse.

### 6.3.2.2. Performances des modèles

Pour les 3 espèces, les indicateurs de performance pointent vers une qualité bonne à excellente selon les indicateurs. La précision globale du modèle, c'est-à-dire le pourcentage de points bien prédits, varie entre 0,79 à 0,83 (Table 6.4).

Pour les modèles de présence de *R. fruticosus* et *P. aquilinum*, la sensibilité est plus élevée que la spécificité, indiquant que le modèle prédit mieux les présences que les absences et que le taux de faux positifs est relativement élevé par rapport au taux de faux négatifs.

Le modèle de présence de *M. caerulea* prédit légèrement mieux les absences que les présences, avec une sensibilité légèrement inférieure à la spécificité.

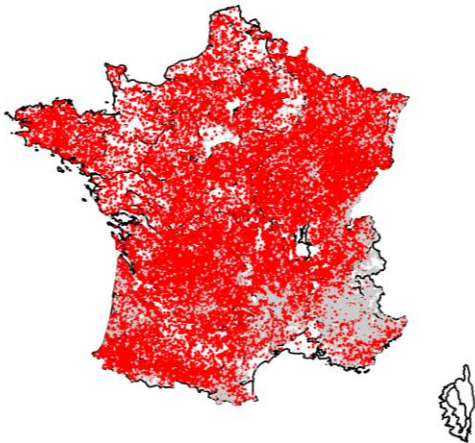
Le ratio entre le nombre de présences prédites par le modèle et le nombre de présences observées dans le jeu de données est de 0,92 pour le modèle de présence de *R. fruticosus*, indiquant une légère sous-prédiction de la présence par le modèle, 1,40 pour le modèle de *P. aquilinum* et 2,18 pour *M. caerulea*, indiquant pour ces deux espèces une surestimation du nombre de présences de 40% et 118%, respectivement. Les tableaux de contingence utilisés pour calculer les indicateurs ci-dessus sont fournis en annexe 1.

Cette sous-estimation de la présence de *R. fruticosus* et la surestimation de celles de *P. aquilinum* et *M. caerulea* par les modèles peut s'observer sur les cartes de répartition observées et prédites de ces espèces, figure 6.5.

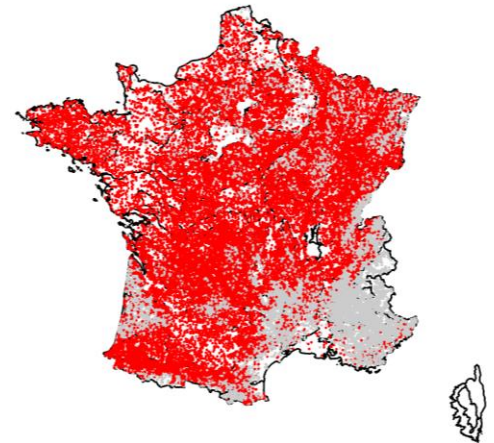
*Tableau 6.4 : Indicateurs de performance des modèles forêt aléatoire moyens pour R. fruticosus, P. aquilinum et M. caerulea, sur l'ensemble du jeu de données.*

<b>Indicateur</b>	<b>Valeur et performances du modèle <i>Rubus fruticosus</i></b>	<b>Valeur et performances du modèle <i>Pteridium aquilinum</i></b>	<b>Valeur et performances du modèle <i>Molinia caerulea</i></b>
AUC	0,84 → Excellentes performances	0,89 → Excellentes performances	0,90 → Excellentes performances
TSS	0,53 → Bonnes performances	0,62 → Bonnes performances	0,65 → Bonnes performances
Précision globale	0,80	0,79	0,83
Spécificité	0,72	0,77	0,84
Sensibilité	0,81	0,85	0,81
Ratio nombre de présences prédites/modélisées	0,92	1,40	2,18

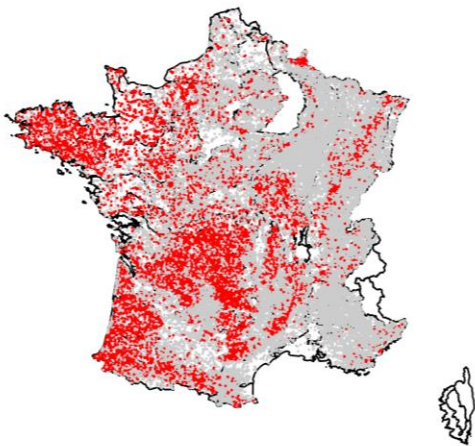
Observations de *R. fruticosus*



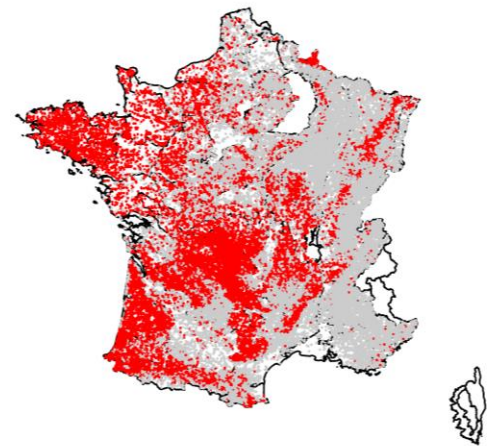
Prédictions de *R. fruticosus*



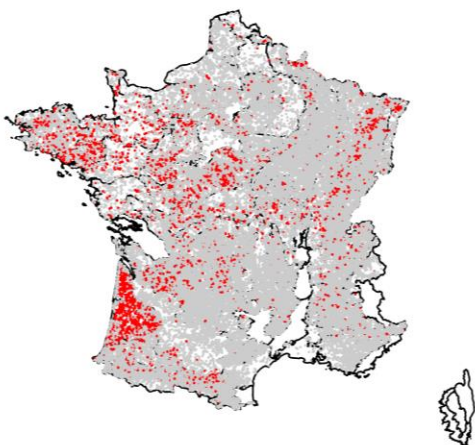
Observations de *P. aquinum*



Prédictions de *P. aquinum*



Observations de *M. caerulea*



Prédictions de *M. caerulea*

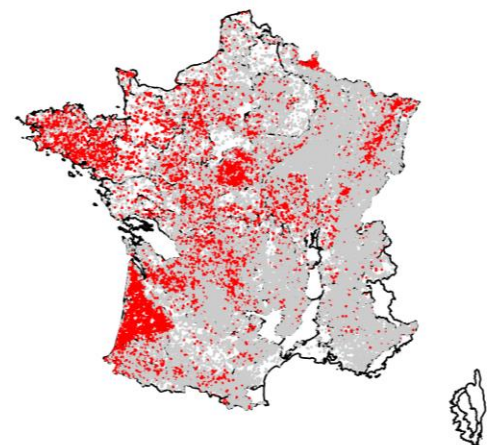


Figure 6.5 : Cartes des présences observées (à gauche) et prédites par les modèles forêt aléatoire (à droite) pour *R. fruticosus* (en haut), *P. aquinum* (au milieu) et *M. caerulea* (en bas)

### 6.3.3. Modèles d'abondance

#### 6.3.3.1. *Rubus fruticosus*

Le modèle d'abondance de *R. fruticosus* comprend 7 variables : le C/N, le pH, la température minimale de janvier, les indices d'engorgement temporaire et permanent, la surface terrière et le taux de couvert libre (Tableau 6.5).

*Tableau 6.5 : Coefficients et écarts-types des paramètres du modèle d'abondance moyen de R. fruticosus. Les variables sont présentées par ordre d'importance décroissant en termes d'amélioration du BIC.*

Variable	Coefficient	Ecart type
Intercept 1 2	0,72	0,75
Intercept 2 3	1,74	0,75
Intercept 3 4	3,12	0,75
C/N	-0,04	0,02
C/N <sup>2</sup>	2,70e-03	4,96e-04
pH	2,01	0,23
pH <sup>2</sup>	-0,22	0,02
Tmin_01	0,08	0,01
Tmin_01 <sup>2</sup>	-0,03	4,04e-03
Indice d'engorgement permanent	4,97	0,68
Indice d'engorgement permanent <sup>2</sup>	-111	11,5
Indice d'engorgement temporaire	11,0	1,25
Indice d'engorgement temporaire <sup>2</sup>	-159	15,7
G	3,99e-03	3,11e-03
G <sup>2</sup>	-6,78e-06	4,61e-05
Tcl	1,34e-04	2,18e-03
Tcl <sup>2</sup>	-6,87e-05	1,75e-05

Pour le modèle d'abondance de *R. fruticosus*, les différents indicateurs donnent des conclusions contrastées concernant la qualité des modèles (table 6.6). L'AUC, qui varie de 0,70 à 0,73 selon le niveau d'abondance modélisé, correspond à une qualité de modèle satisfaisante alors que la TSS, qui varie de 0,29 à 0,35, indique un modèle de faible qualité.

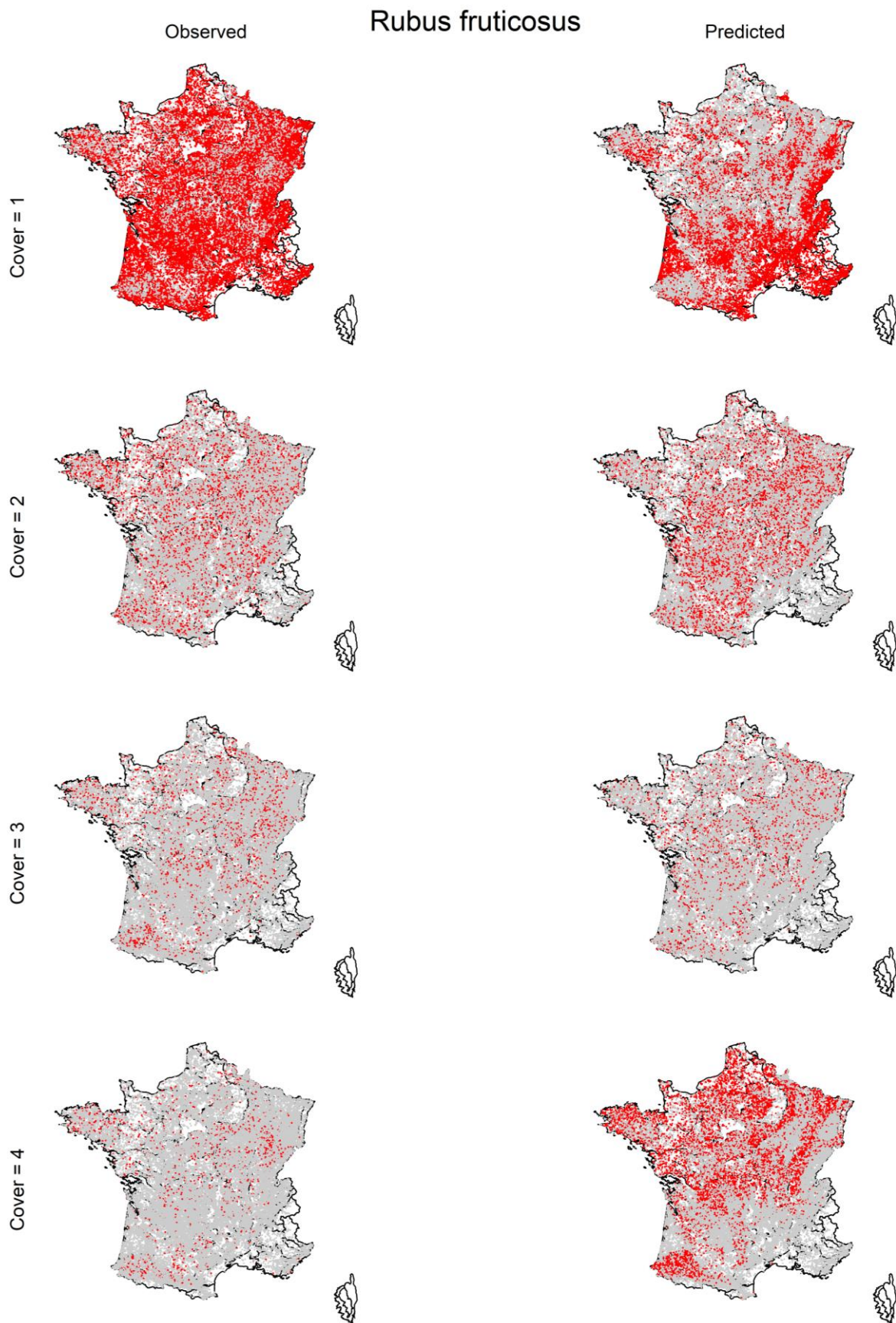
Cette faible qualité est confirmée par une faible précision globale du modèle, avec moins de 60% de points d'inventaire bien prédits et une faible sensibilité.

Pour les faibles niveaux d'abondance, le nombre de points prédits est sous-estimé (ratio entre les points prédits et les points estimés de 0,54 à 0,57). À l'inverse, le plus fort niveau d'abondance est fortement surestimé. Ces sous-estimations et surestimations ne sont pas très structurées spatialement, même si la plupart des surestimations d'abondance semblent avoir plutôt lieu dans la moitié Nord de la France, ainsi que dans le Pays Basque (figure 6.6).

*Tableau 6.6 : Indicateurs de performance du modèle d'abondance de R. fruticosus*

<b>Indicateur</b>	<b>Abondance &lt; 25 %</b>	<b>Abondance &lt; 50 %</b>	<b>Abondance &lt; 75 %</b>
AUC	0,73 → performances acceptables	0,70 → performances acceptables	0,70 → performances acceptables
TSS	0,35 → faibles performances	0,29 → faibles performances	0,29 → faibles performances
Précision globale	0,58	0,57	0,54
Spécificité	0,81	0,74	0,77
Sensibilité	0,48	0,54	0,52
Ratio nombre d'abondances prédites/modélisées	0,57	0,59	0,54





*Figure 6.6 : Niveaux d'abondance observés (à gauche) et prédits (à droite) pour *R. fruticosus*. La probabilité d'abondance à chaque niveau est calculée à partir du modèle ordinal et de l'équation 2.*

### 6.3.3.2. *Pteridium aquilinum* :

Le modèle d'abondance de *P. aquilinum* comprend 7 variables : le C/N, le taux de couvert libre, les températures minimales de janvier, la surface terrière, les indices d'engorgement temporaire et permanent, ainsi que le pH (Table 6.7)

**Tableau 6.7 : Coefficients et écarts-types des paramètres du modèle d'abondance moyen de *P. aquilinum*. Les variables sont renseignées par ordre d'importance décroissant en termes d'amélioration du BIC.**

Variable	Coefficient	Ecart type
Intercept 1 2	9,22	0,51
Intercept 2 3	10,6	0,51
Intercept 3 4	12,0	0,51
C/N	0,45	0,03
C/N <sup>2</sup>	6,39e-03	5,03e-04
Tca	0,02	2,39e-03
Tca <sup>2</sup>	2,25e-04	1,71e-05
Tmin_01	0,11	0,01
Tmin_01 <sup>2</sup>	-0,03	5,20e-03
G	-0,02	4,13e-03
G <sup>2</sup>	1,05e-04	6,37e-05
Indice d'engorgement permanent	-2,00	0,96
Indice d'engorgement permanent <sup>2</sup>	-160	30,6
Indice d'engorgement temporaire	3,72	1,89
Indice d'engorgement temporaire <sup>2</sup>	64,0	30,6
pH	1,36	0,22
pH <sup>2</sup>	-0,09	0,02

Selon les critères d'AUC et de TSS, le modèle d'abondance de *P. aquilinum* présente de meilleures performances comparées au modèle d'abondance de *R. fruticosus*.

L'AUC varie entre 0,73 et 0,81 selon le niveau d'abondance modélisé, ce qui correspond à des performances bonnes à excellentes. La TSS varie elle entre 0,35 et 0,48, ce qui correspond à des performances faibles à bonnes selon le niveau d'abondance.

La précision globale du modèle de *P. aquilinum* est également meilleure que celle du modèle de *R. fruticosus* avec 67 % à 71 % de points bien prédits. Les faibles niveaux d'abondance sont généralement sous-estimés avec un ratio abondance prédite sur abondance observée comprise entre 0,54 et 0,57 des points à faible abondance (Table 6.8). À l'inverse, les fortes abondances sont fortement surestimées (figure 6.7), surestimation particulièrement forte dans la région des Landes de Gascogne.

*Tableau 6.8 : Indicateurs de performance du modèle d'abondance de P. aquilinum*

<b>Indicateur</b>	<b>Abondance &lt; 25 %</b>	<b>Abondance &lt; 50 %</b>	<b>Abondance &lt; 75 %</b>
AUC	0,73 → performances acceptables	0,78 → performances acceptables	0,81 → excellentes performances
TSS	0,35 → faibles performances	0,42 → bonnes performances	0,48 → bonnes performances
Précision globale	0,67	0,70	0,71
Spécificité	0,77	0,80	0,83
Sensibilité	0,62	0,68	0,70
Ratio d'abondances prédites/modélisées	0,57	0,59	0,54



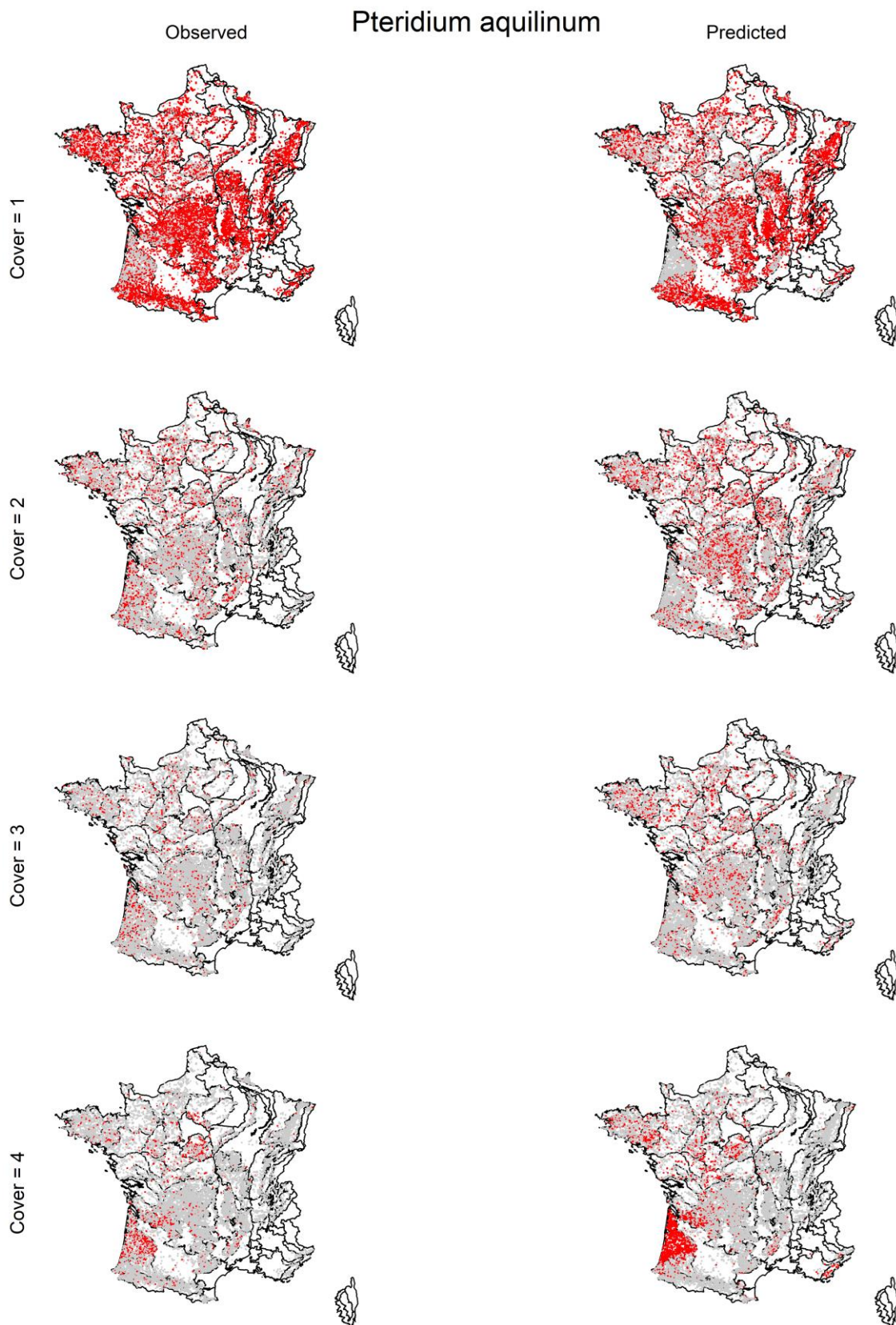


Figure 6.7: Niveaux d'abondance observés (à gauche) et prédits (à droite) pour *P. aquilinum*. La probabilité d'abondance à chaque niveau est calculée à partir du modèle ordinal et de l'équation 2.

### 6.3.3.3. *Molinia caerulea* :

Le modèle d'abondance de *M. caerulea* est composé de 4 variables : le C/N, les indices d'engorgement permanent et temporaire et le pH. Il est à noter que, contrairement à *R. fruticosus* et *P. aquilinum*, aucune variable de peuplement (tca, tcl ou G) n'est entrée dans le modèle (Table 9).

**Tableau 6.9 :** Coefficients et écarts-types des paramètres du modèle d'abondance moyen de *M. caerulea*. Les variables sont renseignées par ordre d'importance décroissant en termes d'amélioration du BIC.

Variable	Coefficient	Ecart type
Intercept 1 2	2,10	1,08
Intercept 2 3	3,43	1,08
Intercept 3 4	4,79	1,09
C/N	0,30	0,05
C/N <sup>2</sup>	-1,74e-03	9,82e-04
Indice d'engorgement permanent	21,4	1,33
Indice d'engorgement permanent <sup>2</sup>	-34,8	35,2
Indice d'engorgement temporaire	10,3	3,46
Indice d'engorgement temporaire <sup>2</sup>	113	39,0
pH	-1,93	0,37
pH <sup>2</sup>	0,26	0,04

L'AUC du modèle d'abondance de *M. caerulea* est comprise entre 0,69 à 0,79, correspondant à des performances faibles à acceptables selon les niveaux d'abondance prédits. La TSS varie entre 0,28 et 0,46 et correspond également aussi à des performances allant de faibles à bonnes, selon le niveau d'abondance.

Malgré des AUC et des TSS inférieures pour le modèle d'abondance de *M. caerulea* par rapport au modèle de *P. aquilinum*, la précision globale du modèle est similaire, voire légèrement supérieure avec 67% à 73% de points bien prédits selon le niveau d'abondance.

Comme dans le cas des deux espèces précédentes, le nombre de points où *M. caerulea* est présente à faible abondance est sous-estimé par notre modèle (ratio entre le nombre d'abondances prédites et observées compris entre 0,7 et 0,76, Tableau 10), et les fortes abondances fortement surreprésentées (figure 6.8). Comme dans le cas de *P. aquilinum*, les fortes abondances de *M. caerulea* sont particulièrement surestimées dans la région des Landes de Gascogne.

*Tableau 6.150: Indicateurs de performance du modèle d'abondance de *M. caerulea**

<b>Indicateur</b>	<b>Abondance &lt; 25 %</b>	<b>Abondance &lt; 50 %</b>	<b>Abondance &lt; 75 %</b>
AUC	0,69 → faibles performances	0,75 → performances acceptables	0,79 → performances acceptables
TSS	0,28 → faibles performances	0,38 → faibles performances	0,46 → bonnes performances
Précision globale	0,67	0,71	0,73
Spécificité	0,71	0,75	0,81
Sensibilité	0,66	0,71	0,72
Ratio nombre d'abondances prédites/modélisées	0,70	0,76	0,75

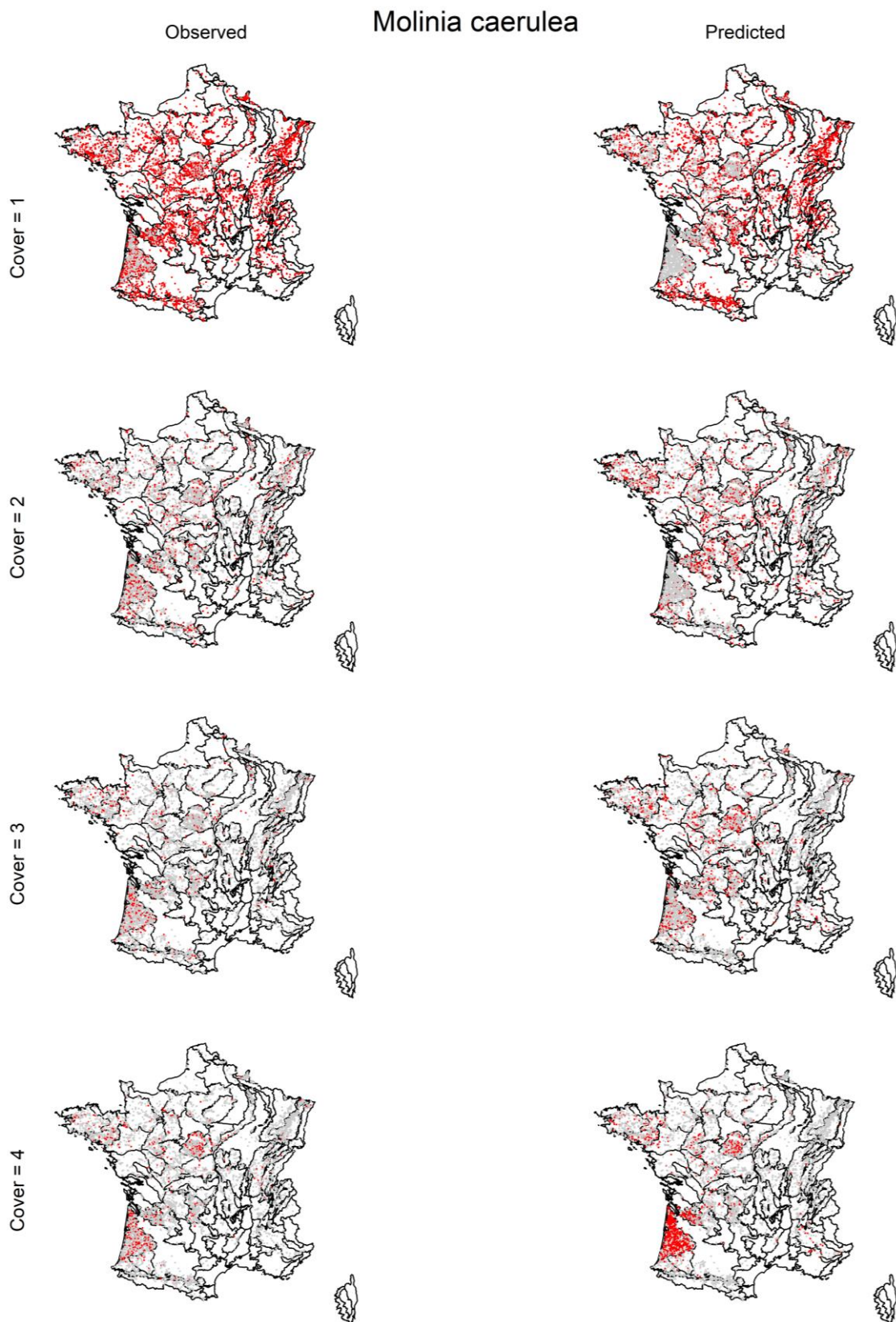


Figure 6.8 : Niveaux d'abondance observés (à gauche) et prédits (à droite) pour *M. caerulea*. La probabilité d'abondance à chaque niveau est calculée à partir du modèle ordinal et de l'équation 2

## 6.4. Discussion

### *6.4.1. Des modèles de présence avec de bons scores de TSS et AUC mais aux performances mitigées*

Pour les 3 espèces étudiées dans ce chapitre, le modèle forêt aléatoire a donné les meilleurs résultats en termes d'AUC et de TSS. La différence entre les modèles était relativement limitée, avec une différence au plus de 0,15 de TSS et d'AUC entre le meilleur et le moins bon modèle. L'utilisation de forêts aléatoires dans les modèles de présence est bien documentée dans la littérature, et figure fréquemment parmi les modèles obtenant les meilleurs résultats (Aguirre-Gutiérrez et al., 2013; Iverson et al., 2008; Li and Wang, 2013). Il est à noter que les performances des modèles les uns par rapport aux autres dépendent beaucoup des variables modélisées et des données à disposition, et qu'aucun modèle n'est globalement meilleur que les autres pour l'ensemble des situations rencontrées (Qiao et al., 2015).

Les modèles forêt aléatoire pour les trois espèces étudiées ont tous obtenus des indicateurs de performances bons voire excellents ( $AUC > 0,8$  et  $TSS > 0,5$ ), ce qui tend à montrer que les variables utilisées permettent de bien prédire les modifications de probabilité de présence des espèces étudiées.

De manière surprenante, malgré des scores d'AUC et de TSS très satisfaisants, qui laissent à penser que nos modèles de présence étaient performants, ceux-ci ne se sont en revanche pas avérés de bonne capacité prédictive si l'on compare les distributions prédites et observées, avec une sous-estimation de la présence de *R. fruticosus* et une surestimation de la présence de *P. aquilinum* et *M. caerulea*.

Le problème de sur-prédiction par nos modèles de présence de *Molinia caerulea* et *Pteridium aquilinum* n'est pas limité à notre étude mais est un phénomène relativement commun, étudié dans plusieurs études récentes (Mendes et al., 2020; Velazco et al., 2020). La sur-prédiction peut être liée à deux phénomènes : (1) la prédiction d'une espèce hors de son aire de répartition, dans des conditions a priori favorables, (2) la prédiction incorrecte d'une espèce dans son aire de répartition, liée à des limitations par la dispersion de l'espèce au sein de son aire de répartition (Velazco et al., 2020).

La sous-prédiction du modèle de *Rubus fruticosus* pose quant à elle question. Une des hypothèses pour cette sous-prédiction de la répartition de la ronce est une mauvaise identification des espèces du genre *Rubus*, pour lequel il existe une grande variété d'espèces ou de formes difficiles à différencier, voire nécessitant l'emploi de méthodes d'identification moléculaire (Evans et al., 2007; Taylor, 2005). Il est donc possible qu'une partie des présences observées de *R. fruticosus* dans les données de l'IFN dans des zones en limite de répartition de l'espèce soient incorrectes, et qu'elles correspondent en fait à des espèces proches d'un point de vue phénotypique mais avec des autécologies différentes. Ceci expliquerait une aire de répartition observée de *R. fruticosus* en apparence plus large que celle prédite par les modèles.



### ***6.4.2. Des modèles d'abondance pas suffisamment performants pour répondre à nos objectifs***

Les modèles d'abondance que nous avons créés dans ce chapitre se sont avérés de qualité moyenne à bonne, selon l'indicateur de performances observé. Le taux de précision de ces modèles reste en revanche décevant, aux alentours de 50 %, montrant que dans environ la moitié des cas les modèles ne prédisent pas la bonne catégorie d'abondance. De plus, ces modèles tendent à systématiquement sous-estimer les faibles abondances et, à l'inverse, surestimer les fortes abondances des espèces.

La mauvaise qualité des modèles d'abondance n'est pas surprenante, et plusieurs études ont également fait part de la difficulté de modéliser finement l'abondance d'espèces du sous-bois (Coll et al., 2011; Kerns and Ohmann, 2004; Suchar and Crookston, 2010). La difficulté de prédire l'abondance des espèces peut être causée par différents facteurs. Tout d'abord, des incertitudes liées à la nature même des données de l'IFN en France, puisque les données de l'inventaire forestier donnent une image à un temps d'observation donné de la composition du sous-bois, en lien avec les variables du peuplement. La composition du sous-bois telle qu'observée dans les données de l'IFN n'est donc pas forcément en équilibre avec la composition du peuplement. Kerns and Ohmann (2004) illustrent cette idée par l'exemple suivant. En cas d'ouverture du peuplement, cette ouverture apparaîtra immédiatement dans les variables de peuplement (diminution du couvert de la canopée, de la surface terrière, etc.) mais pas ne se traduira pas obligatoirement dans l'abondance des espèces, qui évoluera progressivement au cours du temps. Les données d'inventaire forestier ne donnent par ailleurs pas accès ni aux objectifs sylvicoles, ni à l'historique des parcelles. Ces deux composantes, notamment via le choix des essences objectif et le contrôle de la végétation du sous-bois, peuvent pourtant fortement impacter la composition du peuplement et du sous-bois.

Un second facteur explicatif de la faible qualité des modèles d'abondance est la très rare prise en compte des interactions biotiques dans ces modèles. L'abondance des espèces est en effet très impactée par les interactions entre espèces (Boulangéat et al., 2012) ; par exemple, la facilitation ou la compétition des espèces de plantes se trouvant dans un même espace, qui ont prouvé être des facteurs importants pour l'abondance des espèces (Boulangéat et al., 2012), ou l'herbivorie qui impacte fortement la composition du sous-bois (Barrere, 2021; Boulanger et al., 2018). Dans notre étude, nous avons essayé de prendre en compte la densité d'ongulés en utilisant les données annuelles et départementales de pression d'ongulés. Probablement en raison de la faible résolution de ces données (échelle départementale), la variable « densité d'ongulés » n'est entrée de manière significative dans nos modèles que pour expliquer la présence de *P. aquilinum*. Une donnée de présence d'abrutissement existe dans la base de données de l'IFN, mais il s'agit d'une donnée binaire (présence ou absence d'abrutissement), qui constituerait un indicateur très imprécis de la pression des ongulés sur la végétation.

Une perspective d'amélioration des modèles d'abondance, indépendante de la qualité des estimations de densité d'ongulés, serait d'ajouter d'autres variables liées aux interactions entre plantes et en particulier des facteurs de co-occurrence d'espèces, c'est-à-dire d'étudier les interactions entre les différentes espèces présentes sur chaque point d'inventaire. La sur-prédiction systématique du niveau d'abondance de *P. aquilinum* et *M. caerulea* pointe en effet

vers un effet de la compétition avec d'autres plantes, qui empêcheraient *P. aquilinum* et *M. caerulea* d'atteindre leur recouvrement maximal. La compétition entre espèces n'a pas été prise en compte dans nos modèles actuels. Prendre en compte la co-occurrence des espèces est néanmoins difficile à mettre en œuvre dans une base de données aussi vaste que celle de l'IFN, où plus de 3000 espèces différentes sont recensées.

Par ailleurs, l'utilisation de variables bioindiquées au lieu de variables mesurées peut potentiellement expliquer une moindre performance des modèles que nous avons construits. Pinto et al. (2016) ont par exemple observés des coefficients de détermination entre valeurs mesurées et bioindiquées de  $R^2=0,73$  pour le pH, et  $R^2=0,47$  pour le C/N. L'utilisation de valeurs bioindiquées ajoute donc une part notable de bruit dans les modèles. Il s'agit néanmoins de la meilleure estimation possible puisque sur les points de l'IFN, aucune mesure physique de pH ou C/N n'est effectuée.

Enfin, la modélisation de données ordinales est actuellement un champ de recherche actif dans la littérature scientifique. Des nouvelles méthodes émergent au cours des dernières années, amenant de nouvelles perspectives d'analyse des données ordinales. C'est le cas des forêts aléatoires ordinales, récemment incorporées dans le package R `ordinalForest` (Hornung, 2021).

### ***6.4.3. Des indicateurs de performance et des seuils de courbe ROC à choisir en fonction des objectifs de l'étude***

La presque totalité des études en écologie faisant appel à l'utilisation de modèles de présence, ou d'abondance, est basée sur l'utilisation de règles devenues classiques et appliquées systématiquement.

La plupart des modèles de présence renvoient une probabilité comprise entre 0 et 1 de présence de l'espèce. Le choix d'un seuil de probabilité séparant les points considérés comme des présences ou des absences est donc nécessaire. Bien qu'une grande diversité de choix de seuils puisse être réalisée (Freeman and Moisen, 2008; Guisan and Zimmermann, 2000; Liu et al., 2005), une grande part des études utilisant des modèles de présence utilisent un nombre réduit de méthodes de seuillage, les plus fréquentes étant de fixer un seuil à une probabilité de 50%, de choisir un seuil permettant l'égalité entre la spécificité et la sensibilité, ou un seuil maximisant la somme de la spécificité et de la sensibilité (Freeman and Moisen, 2008; Liu et al., 2005). Le choix de la méthode de seuil sur la précision du modèle a déjà été étudié (Freeman and Moisen, 2008; Liu et al., 2005), mais l'impact de la méthode de seuillage sur l'équilibre entre présences observées dans le jeu de données et prédites par le modèle n'a pas été documenté.

L'objectif de notre étude était de prédire les surfaces où les espèces sont susceptibles d'être fortement abondantes à l'échelle nationale, tout en ayant des résultats déclinables à échelle régionale. Le choix d'optimisation fait en maximisant la somme de la spécificité et de la sensibilité du modèle conduit à une surestimation des surfaces à forte abondance, et une surestimation des surfaces de présence pour *P. aquilinum* et *M. caerulea*. En choisissant comme méthode d'optimisation l'égalité entre nombre de présences (resp. fortes abondances) prédites et observées, on obtient un bon équilibre entre les prédictions et les

observations à l'échelle du jeu de données entier, mais les prédictions à l'échelle régionale ont été dégradées avec l'absence de prédiction de présence (resp. forte abondance) dans certaines régions où l'espèce est effectivement présente (resp. fortement abondance), et à l'inverse la sur-prédiction dans d'autres régions.

Nos résultats montrent l'importance, lors de la création de modèles de présence ou ordinaux, de choisir les seuils permettant de séparer les absences (resp. présences à faible abondance) des présences (resp. présences à forte abondance) en fonction (1) des objectifs et l'étude et (2) du grain géographique de précision espéré. Dans le cadre d'une étude cherchant à estimer les surfaces de présence d'une espèce, les seuils habituellement utilisés dans la littérature sont susceptibles de mener à des estimations biaisées des surfaces où l'espèce est présente. Dans le cadre d'études s'intéressant à des estimations à des échelles géographiques très larges sans désir de précision à une échelle plus locale, le choix d'un seuil permettant d'égaliser le nombre de présences prédites par le modèle et observé dans le jeu de données permet d'obtenir des estimations de surfaces réalistes, en contrepartie d'une diminution de la qualité des prédictions à une résolution plus fine.

Un autre aspect important dans la réalisation des modèles de présence et ordinaux est l'utilisation d'indicateurs de performances. Selon Fourcade et al. (2018), sur un échantillon d'études utilisant des modèles de présence corrélatifs, 80% des études font appel à l'AUC, et 50% des études n'utilisent que cet indicateur, preuve que malgré l'ancienneté de certaines études (par exemple Lobo et al., 2008) montrant les limites de l'AUC, ces informations n'ont pas encore suffisamment diffusé dans le milieu académique. Ce problème a pourtant déjà été souligné par plusieurs publications (Fourcade et al., 2018; Jiménez-Valverde, 2012; Lobo et al., 2008). D'autres indicateurs sont également fréquemment utilisés, et parmi eux la TSS, donnant a priori des résultats plus fiables que l'AUC. L'AUC et la TSS peuvent convenir pour l'évaluation de modèles quand les modèles sont utilisés pour étudier la corrélation entre des paramètres climatiques et la présence d'une espèce, du moment que l'on ne cherche pas à faire une projection dans l'espace, comme anticiper la diffusion d'une espèce invasive, ou dans le temps, comme l'estimation des impacts du changement climatique sur la distribution d'une espèce (Fourcade et al., 2018). De même, la TSS ne convient pas aux modèles utilisés pour réaliser des projections spatiales ou temporelles, dans le cas de la modélisation d'espèces rares ou très fréquentes, de même que sur de très grands jeux de données (Fourcade et al., 2018; Wunderlich et al., 2019).

À ce jour, les publications comparant les distributions spatiales des présences prédites et observées sont beaucoup plus rares, de même que les publications montrant les matrices de confusion (ou tableaux de contingence) et/ou donnant accès au taux de faux positifs (points où le modèle prédit à tort une présence) et faux négatifs (points où le modèle prédit à tort une absence) (mais voir par exemple E Silva, 2010 ou Thuiller et al., 2003). Dans notre étude, il s'est avéré que l'AUC et la TSS n'étaient pas bien corrélées à la capacité prédictive des modèles, et ce alors que les conditions d'utilisation de ces indicateurs étaient a priori réunies. Notre travail rappelle également l'importance d'étudier, en complément d'indicateurs comme la TSS et l'AUC, le tableau de contingence des prédictions par le modèle croisé avec les observations, et des cartes de répartition pour visualiser spatialement où se situent les erreurs.



#### ***6.4.4. Un objectif initial au-delà de ce que les modèles de niche corrélatifs ont à nous offrir ?***

L'utilisation de modèles de présence corrélatifs permettant de relier statistiquement la distribution d'une ou plusieurs espèces à un ensemble de prédicteurs influençant leur distribution a explosé depuis quelques décennies, en grande partie grâce à l'émergence de grandes bases de données écologiques facilement accessibles (Allouche et al., 2006).

En revanche, leur capacité à réellement prédire la répartition précise des espèces est de plus en plus remise en cause, notamment dans des publications récentes (Fourcade et al., 2018; Journé et al., 2020). Ces publications soulèvent d'importants problèmes méthodologiques, rappellent que les modèles de niche corrélatifs ne reflètent que des corrélations spatiales entre variables et que leur utilisation doit respecter certaines conditions, détaillées dans le paragraphe précédent (Fourcade et al., 2018).

Des alternatives aux modèles de niche corrélatifs existent par le biais des modèles mécanistes (process-based ou mechanistic models en anglais). Les modèles mécanistes relient directement des mécanismes (par exemple écophysiologiques) à la présence ou à l'absence des espèces, contrairement aux relations purement corrélatives des SDM. Ces modèles sont plus robustes quand il s'agit d'effectuer des extrapolations temporelles ou spatiales, par exemple pour estimer l'impact du changement climatique sur la répartition des espèces (Cuddington et al., 2013; Higgins et al., 2020).

Dans le domaine forestier, les modèles de processus sont utilisés depuis plusieurs décennies (Mäkelä et al., 2000), mais ils n'ont pas été mis en œuvre dans le cadre de modèles de présence ou d'abondance utilisant de grandes bases de données telles que les données de l'IFN, à notre connaissance, faute de données appropriées (mesures de pH et C/N par exemple).

L'objectif de ce chapitre de thèse, qui était d'estimer précisément les surfaces où *R. fruticosus*, *P. aquilinum* et *M. caerulea* sont susceptibles d'être présentes et fortement abondantes semble donc, a posteriori, difficile à atteindre à l'aune des données disponibles dans les données de l'IFN et des limitations imposées par les modèles corrélatifs. Des étapes importantes dans cette direction seraient (1) une meilleure connaissance de l'écologie des espèces du sous-bois, et en particulier des facteurs écophysiologiques déterminant leur présence, basée sur des études expérimentales dédiées, (2) une meilleure prise en compte des interactions biotiques, et en particulier de l'herbivorie par les ongulés, dans une base de données accessible telle que la base des données IFN.

## Annexes

Annexe 1 : Tableau de contingence des modèles de présence de *R. fruticosus* (a), *P. aquilinum* (b) et *M. caerulea* (c):

(a)

		Observé dans le jeu de données	
		Présent	Absent
Prédit par le modèle	Présent	36880	4158
	Absent	7857	9934

(b)

		Observé dans le jeu de données	
		Présent	Absent
Prédit par le modèle	Présent	14408	9426
	Absent	2637	31618

(c)

		Observé dans le jeu de données	
		Présent	Absent
Prédit par le modèle	Présent	5149	8690
	Absent	1196	41777

## Bibliographie

Agresti, A., 2002. *Categorical Data Analysis*, 2nd Edition. Wiley.

Aguirre-Gutiérrez, J., Carvalheiro, L.G., Polce, C., Loon, E.E. van, Raes, N., Reemer, M., Biesmeijer, J.C., 2013. Fit-for-Purpose: Species Distribution Model Performance Depends on Evaluation Criteria – Dutch Hoverflies as a Case Study. *PLOS ONE* 8, e63708. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063708>

Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. Appl. Ecol.* 43, 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>

Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79, 3–27. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi056>

Balandier, P., Marquier, A., Casella, E., Kiewitt, A., Coll, L., Wehrlen, L., Harmer, R., 2013. Architecture, cover and light interception by bramble (*Rubus fruticosus*): a common understorey weed in temperate forests. *For. Int. J. For. Res.* 86, 39–46. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps066>

Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *For. Ecol. Manag.* 254, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038>

Barrere, J., 2021. Interactions entre chêne et cervidés durant le processus de renouvellement - cas des peuplements forestiers tempérés de plaine (*Quercus robur* et *Q. petraea*) (These de doctorat). Université de Lorraine.

Bellard, C., Thuiller, W., Leroy, B., Genovesi, P., Bakkenes, M., Courchamp, F., 2013. Will climate change promote future invasions? *Glob. Change Biol.* 19, 3740–3748. <https://doi.org/10.1111/gcb.12344>

Bittner, T., Jaeschke, A., Reineking, B., Beierkuhnlein, C., 2011. Comparing modelling approaches at two levels of biological organisation – Climate change impacts on selected Natura 2000 habitats. *J. Veg. Sci.* 22, 699–710. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01266.x>

Boulangéat, I., Gravel, D., Thuiller, W., 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecol. Lett.* 15, 584–593. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01772.x>

Boulanger, V., Dupouey, J.-L., Archaux, F., Badeau, V., Baltzinger, C., Chevalier, R., Corcket, E., Dumas, Y., Forgeard, F., Mârell, A., Montpied, P., Paillet, Y., Picard, J.-F., Saïd, S., Ulrich, E., 2018. Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Glob. Change Biol.* 24, e485–e495. <https://doi.org/10.1111/gcb.13899>

Braun-blanquet, J., 1932. *Plant sociology. The study of plant communities*. First ed. Plant Sociol. Study Plant Communities First Ed.

- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociol. Methods Res.* 33, 261–304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>
- Cahill, A.E., Aiello-Lammens, M.E., Caitlin Fisher-Reid, M., Hua, X., Karanewsky, C.J., Ryu, H.Y., Sbeglia, G.C., Spagnolo, F., Waldron, J.B., Wiens, J.J., 2014. Causes of warm-edge range limits: systematic review, proximate factors and implications for climate change. *J. Biogeogr.* 41, 429–442. <https://doi.org/10.1111/jbi.12231>
- Clarke, A., Rothery, P., Isaac, N.J.B., 2010. Scaling of basal metabolic rate with body mass and temperature in mammals. *J. Anim. Ecol.* 79, 610–619. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01672.x>
- Coll, L., González-Olabarria, J.R., Mola-Yudego, B., Pukkala, T., Messier, C., 2011. Predicting understory maximum shrubs cover using altitude and overstory basal area in different Mediterranean forests. *Eur. J. For. Res.* 130, 55–65. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0395-y>
- Coudun, C., Gégout, J.-C., 2007. Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *J. Veg. Sci.* 18, 517–524. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02566.x>
- Cuddington, K., Fortin, M.-J., Gerber, L.R., Hastings, A., Liebhold, A., O'Connor, M., Ray, C., 2013. Process-based models are required to manage ecological systems in a changing world. *Ecosphere* 4, art20. <https://doi.org/10.1890/ES12-00178.1>
- Dai, J., Roberts, D.A., Stow, D.A., An, L., Hall, S.J., Yabiku, S.T., Kyriakidis, P.C., 2020. Mapping understory invasive plant species with field and remotely sensed data in Chitwan, Nepal. *Remote Sens. Environ.* 250, 112037. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112037>
- Damgaard, C., 2009. On the distribution of plant abundance data. *Ecol. Inform.* 4, 76–82. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2009.02.002>
- Den Ouden, J., 2000. The role of bracken (*Pteridium aquilinum*) in forest dynamics. Wageningen University, Wageningen.
- 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. Manag.* 88, 227–235. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03846-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03846-7)
- Dumas, N., Dupouey, J.-L., Gégout, J.-C., Boulanger, V., Bontemps, J.-D., Morneau, F., Dalmaso, M., Collet, C., 2022. Identification and spatial extent of understory plant species requiring vegetation control to ensure tree regeneration in French forests. *Ann. For. Sci.* 79, 41. <https://doi.org/10.1186/s13595-022-01160-w>
- Dutra Silva, L., Bento Elias, R., Silva, L., 2021. Modelling invasive alien plant distribution: A literature review of concepts and bibliometric analysis. *Environ. Model. Softw.* 145, 105203. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2021.105203>
- E Silva, D., 2010. Ecologie du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en marge sud-ouest de son aire de distribution (These de doctorat). Nancy 1.

- Evans, K.J., Symon, D.E., Whalen, M.A., Hosking, J.R., Barker, R.M., Oliver, J.A., Evans, K.J., Symon, D.E., Whalen, M.A., Hosking, J.R., Barker, R.M., Oliver, J.A., 2007. Systematics of the *Rubus fruticosus* aggregate (Rosaceae) and other exotic *Rubus* taxa in Australia. *Aust. Syst. Bot.* 20, 187–251. <https://doi.org/10.1071/SB06044>
- Fernandez, M., Malagoli, P., Gallet, C., Fernandez, C., Vernay, A., Améglio, T., Balandier, P., 2021. Investigating the role of root exudates in the interaction between oak seedlings and purple moor grass in temperate forest. *For. Ecol. Manag.* 491. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119175>
- Fourcade, Y., Besnard, A.G., Secondi, J., 2018. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 245–256. <https://doi.org/10.1111/geb.12684>
- Freeman, E.A., Moisen, G.G., 2008. A comparison of the performance of threshold criteria for binary classification in terms of predicted prevalence and kappa. *Ecol. Model.* 217, 48–58. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.05.015>
- Frochot, H., Gama, A., Nouveau, M., Wehrlen, G., Armand, G., 2002. Managing Accompanying Vegetation - Current Status and Outlook. *Rev. for. Fr* 54, 505–520.
- Gargominy, O., Terceire, S., Régnier, C., Ramage, T., Dupont, P., Daszkiewicz, P., Poncet, L., 2019. TAXREF v13, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion (Rapport Patrinat). UMS Patrimoine Naturel.
- Gaudio, Balandier, Dumas, Ginisty, 2011. Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *For. Ecol. Manag.* 261, 489–498. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.034>
- Gégout, J.-C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B., 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *J. Veg. Sci.* 16, 257–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02363.x>
- Ghorbani, J., Duc, M.G.L., McAllister, H.A., Pakeman, R.J., Marrs, R.H., 2006. Effects of the litter layer of *Pteridium aquilinum* on seed banks under experimental restoration. *Appl. Veg. Sci.* 9, 127–136. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2006.tb00662.x>
- Guisan, A., Harrell, F.E., 2000. Ordinal response regression models in ecology. *J. Veg. Sci.* 11, 617–626. <https://doi.org/10.2307/3236568>
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135, 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Harmer, R., Kiewitt, A., Morgan, G., 2012. Can overstorey retention be used to control bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) during regeneration of forests? *For. Int. J. For. Res.* 85, 135–144. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpr066>
- Harrell, F., 2001. *Regression Modeling Strategies: With Applications to Linear Models, Logistic Regression, and Survival Analysis*, Springer Series in Statistics. Springer-Verlag, New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3462-1>

- Higgins, S.I., Lecombe, M.J., Beeton, N.J., Conradi, T., Nottebrock, H., 2020. Predictive ability of a process-based versus a correlative species distribution model. *Ecol. Evol.* 10, 11043–11054. <https://doi.org/10.1002/ece3.6712>
- Hornung, R., 2021. Ordinal Forests: Prediction and Variable Ranking with Ordinal Target Variables. R package version 2.4-2.
- Hosmer, D.W.Jr., Lemeshow, S., Sturdivant, R.X., 2013. Assessing the Fit of the Model, in: *Applied Logistic Regression*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 153–225. <https://doi.org/10.1002/9781118548387.ch5>
- IGN, 2011. Une nouvelle partition écologique et forestière du territoire métropolitain : les sylvoécorégions (SER). *Synthèse Périodique Inventaire For.* 16.
- Irvine, K.M., Rodhouse, T.J., Keren, I.N., 2016. Extending Ordinal Regression with a Latent Zero-Augmented Beta Distribution. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 21, 619–640. <https://doi.org/10.1007/s13253-016-0265-2>
- Iverson, L.R., Prasad, A.M., Matthews, S.N., Peters, M., 2008. Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios. *For. Ecol. Manag., Forest landscape modeling - Approaches and applications* 254, 390–406. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.023>
- Jiménez-Valverde, A., 2012. Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 498–507. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00683.x>
- Journé, V., Barnagaud, J.-Y., Bernard, C., Crochet, P.-A., Morin, X., 2020. Correlative climatic niche models predict real and virtual species distributions equally well. *Ecology* 101, e02912. <https://doi.org/10.1002/ecy.2912>
- Kerns, B.K., Ohmann, J.L., 2004. Evaluation and prediction of shrub cover in coastal Oregon forests (USA). *Ecol. Indic.* 4 83-98 4, 83–98.
- Li, X., Wang, Y., 2013. Applying various algorithms for species distribution modelling. *Integr. Zool.* 8, 124–135. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12000>
- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P., Pearson, R.G., 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28, 385–393. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x>
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Real, R., 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 145–151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>
- Mäkelä, A., Landsberg, J., Ek, A.R., Burk, T.E., Ter-Mikaelian, M., Agren, G.I., Oliver, C.D., Puttonen, P., 2000. Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. *Tree Physiol.* 20, 289–298. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.5-6.289>
- Mallik, A.U., 2003. Conifer Regeneration Problems in Boreal and Temperate Forests with Ericaceous Understory: Role of Disturbance, Seedbed Limitation, and Keytone Species Change. *Crit. Rev. Plant Sci.* 22, 341–366. <https://doi.org/10.1080/713610860>

- Marcelino, V.R., Verbruggen, H., 2015. Ecological niche models of invasive seaweeds. *J. Phycol.* 51, 606–620. <https://doi.org/10.1111/jpy.12322>
- Mårell, A., 2020. bagsFR: Hunting bag statistics in France (1973-2017). R package version 1.0.0.
- Mendes, P., Velazco, S.J.E., Andrade, A.F.A. de, De Marco, P., 2020. Dealing with overprediction in species distribution models: How adding distance constraints can improve model accuracy. *Ecol. Model.* 431, 109180. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109180>
- Pacheco, S., Malizia, L.R., Cayuela, L., 2010. Effects of Climate Change on Subtropical Forests of South America. *Trop. Conserv. Sci.* 3, 423–437. <https://doi.org/10.1177/194008291000300407>
- Pearce, J., Ferrier, S., 2001. The practical value of modelling relative abundance of species for regional conservation planning: a case study. *Biol. Conserv.* 98, 33–43. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00139-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00139-7)
- Pecchi, M., Marchi, M., Burton, V., Giannetti, F., Moriondo, M., Bernetti, I., Bindi, M., Chirici, G., 2019. Species distribution modelling to support forest management. A literature review. *Ecol. Model.* 411, 108817. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108817>
- Piedallu, C., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F., Seynave, I., 2016. Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. *J. Veg. Sci.* 27, 387–399. <https://doi.org/10.1111/jvs.12370>
- Pinto, P.E., Dupouey, J.-L., Hervé, J.-C., Legay, M., Wurpillot, S., Montpied, P., Gégout, J.-C., 2016. Optimizing the bioindication of forest soil acidity, nitrogen and mineral nutrition using plant species. *Ecol. Indic.* 71, 359–367. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.05.047>
- Pramanik, M., Paudel, U., Mondal, B., Chakraborti, S., Deb, P., 2018. Predicting climate change impacts on the distribution of the threatened *Garcinia indica* in the Western Ghats, India. *Clim. Risk Manag.* 19, 94–105. <https://doi.org/10.1016/j.crm.2017.11.002>
- Qiao, H., Soberón, J., Peterson, A.T., 2015. No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods Ecol. Evol.* 6, 1126–1136. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12397>
- Ratnayake, S.S., Kariyawasam, C.S., Kumar, L., Hunter, D., Liyanage, A.S.U., 2021. Potential distribution of crop wild relatives under climate change in Sri Lanka: implications for conservation of agricultural biodiversity. *Curr. Res. Environ. Sustain.* 3, 100092. <https://doi.org/10.1016/j.crsust.2021.100092>
- Rizzetto, S., 2017. Prédiction de la sensibilité biogéochimique et écologique des écosystèmes forestiers français aux dépôts atmosphériques azotés dans un contexte de changement global (thesis). Toulouse, INPT.
- Royo, A.A., Carson, W.P., 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, 1345–1362. <https://doi.org/10.1139/x06-025>

- Rupprecht, F., Oldeland, J., Finckh, M., 2011. Modelling potential distribution of the threatened tree species *Juniperus oxycedrus*: how to evaluate the predictions of different modelling approaches? *J. Veg. Sci.* 22, 647–659. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01269.x>
- Sagarin, R.D., Gaines, S.D., Gaylord, B., 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends Ecol. Evol.* 21, 524–530. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.008>
- Sakai, A., Larcher, W., 1987. Low Temperature and Frost as Environmental Factors, in: Sakai, A., Larcher, W. (Eds.), *Frost Survival of Plants: Responses and Adaptation to Freezing Stress*, Ecological Studies. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 1–20. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-71745-1\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-71745-1_1)
- Soberón, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10, 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Ssali, F., Moe, S.R., Sheil, D., 2017. A first look at the impediments to forest recovery in bracken-dominated clearings in the African Highlands. *For. Ecol. Manag.* 402, 166–176. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.050>
- Suchar, V.A., Crookston, N.L., 2010. Understory cover and biomass indices predictions for forest ecosystems of the Northwestern United States. *Ecol. Indic.* 10 602–609 602–609.
- Taylor, K., 2005. Biological Flora of the British Isles: *Rubus vestitus* Weihe. *J. Ecol.* 93, 1249–1262. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01076.x>
- Thuiller, W., Araújo, M.B., Lavorel, S., 2003. Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *J. Veg. Sci.* 14, 669–680. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02199.x>
- Thuiller, W., Georges, D., Gueguen, M., Engler, R., Breiner, F., 2021. biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling. R package version 3.5.1.
- Timbal, J., Gelpe, J., Garbaye, J., Courrier, G., 1990. Étude préliminaire sur l'effet dépressif de la molinie (*Molinia caerulea*) sur la croissance et l'état mycorhizien de semis de chêne rouge (*Quercus rubra*). *Ann. Sci. For.* 47, 643–649. <https://doi.org/10.1051/forest:19900609>
- Tuanmu, M.-N., Viña, A., Bearer, S., Xu, W., Ouyang, Z., Zhang, H., Liu, J., 2010. Mapping understory vegetation using phenological characteristics derived from remotely sensed data. *Remote Sens. Environ.* 114, 1833–1844. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2010.03.008>
- Tutz, G., Berger, M., 2020. Non Proportional Odds Models are Widely Dispensable -- Sparser Modeling based on Parametric and Additive Location-Shift Approaches. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2006.03914>
- Valladares, F., Laanisto, L., Niinemets, Ü., Zavala, M.A., 2016. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecol. Divers.* 9, 237–251. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1210262>



- Valladares, F., Niinemets, Ü., 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Lacombe, E., Gégout, J.-C., 2011. Abundance response of western European forest species along canopy openness and soil pH gradients. *For. Ecol. Manag.* 262, 1483–1490. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.049>
- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Pierrat, J.-C., Verheyen, K., Gégout, J.-C., 2013. Can species distribution models be used to describe plant abundance patterns? *Ecography* 36, 665–674. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07362.x>
- Velazco, S.J.E., Ribeiro, B.R., Laureto, L.M.O., De Marco Júnior, P., 2020. Overprediction of species distribution models in conservation planning: A still neglected issue with strong effects. *Biol. Conserv.* 252, 108822. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108822>
- Vernay, A., Balandier, P., Guinard, L., Améglio, T., Malagoli, P., 2016. Photosynthesis capacity of *Quercus petraea* (Matt.) saplings is affected by *Molinia caerulea* (L.) under high irradiance. *For. Ecol. Manag.* 376, 107–117. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.045>
- Wagner, Fischer, Huth, 2011. Canopy effects on vegetation caused by harvesting and regeneration treatments. *Eur. J. For. Res.* 130, 17–40. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0378-z>
- White, C.R., Seymour, R.S., 2005. Allometric scaling of mammalian metabolism. *J. Exp. Biol.* 208, 1611–1619. <https://doi.org/10.1242/jeb.01501>
- Williams, K., Westrick, L.J., Williams, B.J., 2006. Effects of blackberry (*Rubus discolor*) invasion on oak population dynamics in a California savanna. *For. Ecol. Manag.* 228, 187–196. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.03.002>
- Woodward, F.I., Williams, B.G., 1987. Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio* 69, 189–197. <https://doi.org/10.1007/BF00038700>
- Wunderlich, R.F., Lin, Y.-P., Anthony, J., Petway, J.R., 2019. Two alternative evaluation metrics to replace the true skill statistic in the assessment of species distribution models. *Nat. Conserv.* 35, 97–116. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.35.33918>

---

---

# Chapitre 7 : Discussion générale

---

---

## 7.1. Synthèse des résultats obtenus

### *7.1.1. Identifier les principales espèces concurrentes de la régénération ligneuse*

Les résultats de notre enquête de gestionnaires forestiers (chapitre 3) ont souligné la forte fréquence des opérations de gestion de la végétation concurrente lors du renouvellement des peuplements dans une grande partie du territoire français. Les opérations de contrôle de la végétation à mettre en place étant dépendantes du type de végétation à contrôler (Richardson et al., 2006), identifier les principales espèces concurrentes de la régénération ligneuse est donc un enjeu fort de la gestion forestière, associé à une question scientifique innovante : quelles sont les caractéristiques faisant qu'une espèce est problématique, à l'échelle d'un territoire défini, pour la régénération ligneuse ?

A priori, on pouvait s'attendre à ce que les espèces principales espèces concurrentes soient définies par :

- Une forte fréquence à l'échelle du territoire étudié, puisqu'être considérée comme problématique à l'échelle d'un territoire implique que l'espèce y pose problème dans des surfaces forestières importantes ;
- Un fort potentiel « intrinsèque » de blocage de la régénération ligneuse, lié à des caractéristiques spécifiques, avec comme hypothèse que les espèces connues pour être par exemple allélopathiques, fortement concurrentes pour la lumière ou l'eau sont particulièrement gênantes pour la régénération ligneuse.

Dans le chapitre 3, nous avons utilisé la fréquence d'opérations de contrôle de la végétation par les gestionnaires forestiers comme indicateur regroupant les critères (1) et (2) ci-dessus dans notre enquête de gestionnaires forestiers, permettant de quantifier le caractère problématique des espèces concurrentes. Cette enquête a servi de référence, sur laquelle nous avons basé notre choix d'indicateur issu de données de l'IFN.

Les résultats obtenus par cet indicateur ont prouvé que le critère (1) semble très important pour décrire efficacement quelles sont les espèces les plus fréquemment contrôlées par les gestionnaires forestiers. En effet, le pourcentage de forêts ouvertes où une espèce est présente à fort recouvrement est fortement corrélé à la fréquence à laquelle les gestionnaires forestiers déclarent avoir besoin de contrôler cette espèce.

À ce jour, les seules listes d'espèces concurrentes existantes sont basées sur des dires d'experts, formalisés ou non par le biais d'enquêtes, et des études bibliométriques où est analysé le nombre de fois qu'une espèce est étudiée comme gênante pour la régénération ligneuse. Ces deux méthodes présentent des inconvénients majeurs. La mise en place d'une enquête demande un temps important et peut s'avérer peu robuste si l'échantillon des répondants n'est pas représentatif de la population générale. Les analyses bibliométriques

donnent une vision des espèces les plus étudiées par les scientifiques à l'échelle internationale, ce qui reflète de manière très imprécise les préoccupations des gestionnaires forestiers à une échelle régionale ou nationale.

L'indicateur présenté dans le chapitre 3 de la thèse permet d'identifier les principales espèces concurrentes basé sur les données de l'IFN est indépendant des dires d'expert, et a comme principal avantage d'être basé sur une grande base de données homogène, qu'il est applicable à des échelles spatiales différentes (région écologique, pays, ...), et ne nécessite pas la réalisation de mesures sur le terrain. Cet indicateur a néanmoins pour défaut de ne pas prendre en compte les objectifs sylvicoles des parcelles forestières sur lesquelles sont situés les points de l'IFN.

Ce chapitre est un des rares exemples dans la littérature de combinaison entre des indicateurs basés sur un inventaire forestier et des données issues d'une enquête de parties prenantes de la filière forestière. Cela ouvre la perspective d'un large champ d'études basées sur le croisement entre les données d'inventaire forestier et des données complémentaires.

### ***7.1.2. Comprendre le rôle du couvert de la canopée sur la présence et l'abondance des principales espèces concurrentes***

Dans le sous-bois, un des principaux facteurs limitant la croissance des plantes est la disponibilité en lumière, qui est principalement restreinte par le couvert de la canopée (Valladares et al., 2016; Valladares and Niinemets, 2008). L'impact de la lumière ou de l'ouverture de la canopée sur le recouvrement de *Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*, *Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* et *Pteridium aquilinum* a déjà été étudié dans plusieurs études expérimentales (Gaudio et al., 2011a, 2008). Dans ces études, le recouvrement des espèces est positivement corrélé à la quantité de lumière disponible. L'utilisation de données relatives à la lumière dans les modèles corrélatifs de présence et d'abondance reste en revanche limité (Nieto-Lugilde et al., 2015; Van Couwenberghe et al., 2011; Wüest et al., 2020). Quelques publications récentes se sont focalisées sur l'effet du couvert de la canopée sur la probabilité de présence des espèces, avec des résultats montrant un effet potentiellement positif de ce type de variables sur la qualité des modèles de présence (Nieto-Lugilde et al., 2015; Wüest et al., 2020).

Les résultats obtenus dans le chapitre 4 montrent que les facteurs influençant la présence et l'abondance des espèces concurrentes diffèrent. En particulier, l'ajout d'une variable de couvert de canopée dans le modèle de présence n'a que rarement amélioré le modèle de présence des espèces testées. Et à l'inverse, cette variable s'est avérée augmenter significativement la qualité des modèles d'abondance pour un nombre important d'espèces. Ce résultat fondamental d'écologie des espèces concurrentes, et plus généralement de l'ensemble des espèces sociales (c'est-à-dire capables d'atteindre un fort recouvrement), vient souligner la mauvaise connaissance des déterminismes de la présence et de l'abondance de ces espèces.

Une meilleure connaissance de l'écologie des principales espèces concurrentes est indispensable à la modélisation des situations où celles-ci sont susceptibles d'être présentes avec un fort recouvrement. Bien que l'effet de l'ouverture de la canopée était déjà

documenté dans la littérature et utilisé comme facteur de contrôle des espèces par la gestion forestière (Harmer et al., 2012), l'effet précis du couvert de la canopée sur la probabilité de présence et sur l'abondance des espèces concurrentes n'avait pas été étudié jusqu'à présent. Comme anticipé dans la littérature, le couvert de la canopée est un facteur important à prendre en compte pour modéliser l'abondance de la végétation concurrente. Ce facteur est en revanche beaucoup moins important pour modéliser la probabilité de présence de ces espèces.

Ce chapitre a également des implications en termes de quantification des surfaces concernées les espèces concurrentes : si la surface où ces espèces sont présentes est susceptible de ne pas dépendre des conditions de couvert, les surfaces où ces espèces sont présentes à forte abondance sont affectées par le niveau de couvert de la canopée et donc par les pratiques de gestion sylvicole. Quantifier les surfaces où des espèces concurrentes sont actuellement à fort recouvrement dans les forêts françaises ne suffit pas à quantifier l'enjeu représenté par ces espèces à l'échelle de l'ensemble des peuplements forestiers. En effet, l'abondance des espèces concurrentes a tendance à augmenter lors de l'ouverture de la canopée. Les forêts inventoriées dans l'IFN étant en majorité des forêts fermées, les surfaces actuellement concernées par un fort recouvrement de végétation concurrente ne représentent probablement qu'une faible proportion des surfaces où la végétation concurrente développerait un fort recouvrement en cas de l'ouverture de la canopée.

Afin de mieux estimer l'impact potentiel des espèces concurrentes sur la régénération ligneuse, il est important de modéliser l'abondance des espèces dans toutes les forêts, en simulant une ouverture du couvert (par exemple lors d'une éclaircie, ou de la mise en régénération) correspondant à des conditions plus favorables pour l'installation des espèces concurrentes.

### ***7.1.3. Quantifier l'effet du couvert des principales espèces concurrentes sur le couvert de régénération ligneuse.***

Bien que de nombreuses études aient étudié le lien entre régénération ligneuse et végétation concurrente (Balandier et al., 2006), ces études sont en grande majorité basées sur des expérimentations ou des observations réalisées à l'échelle d'un ou de quelques peuplements forestiers, situés dans des conditions stationnelles, climatiques et de peuplement limitées.

A ce jour, le chapitre 5 de la thèse est la première étude quantifiant à une échelle spatiale nationale l'effet moyen à une échelle géographique nationale d'espèces de végétation concurrente sur la régénération ligneuse.

Les résultats obtenus dans le chapitre 5 montrent un effet négatif des 3 espèces de végétation concurrente étudiées, *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* et *Molinia caerulea*, sur la régénération ligneuse quand celles-ci sont présentes à un recouvrement supérieur à 75 %. Pour *M. caerulea*, un effet négatif sur la régénération ligneuse est obtenu pour des recouvrements de l'espèce compris entre 25 % et 50 %. Il en va de même pour *P. aquilinum*, bien que cet effet ne soit significatif que pour un recouvrement de l'espèce supérieur à 75 %. Des recouvrements supérieurs à 75% pour *P. aquilinum* et *M. caerulea* s'accompagnent de diminutions relatives du taux de régénération ligneuse très importantes de 30 à 45 %,

respectivement. Ces espèces ont donc en moyenne sur le territoire français un effet notable sur le recouvrement de régénération ligneuse.

*R. fruticosus*, quant à elle, a un effet plus contrasté puisque sa présence à faible recouvrement a tendance à être associée à une légère augmentation du couvert de régénération ligneuse. Ce n'est qu'au-dessus de 75 % de recouvrement que *R. fruticosus* a un effet négatif sur le recouvrement de régénération ligneuse, bien que cet effet soit moindre que celui de *P. aquilinum* et *M. caerulea* avec une diminution relative du taux de régénération ligneuse d'environ 10 %.

Les résultats obtenus pour *P. aquilinum* et *M. caerulea* ne sont pas surprenants, car concordant avec la littérature qui prouve de façon unanime l'effet négatif de ces deux espèces sur la régénération ligneuse. (Gaudio et al., 2011b) ont par exemple montré qu'une densité de 57 plants/m<sup>2</sup> de *P. aquilinum* diminue par un facteur 8 la biomasse de jeunes plants de pins sylvestres, et une densité de 57 plants de *M. caerulea* par un facteur 6,5. La comparaison avec les résultats d'études expérimentales n'est néanmoins pas directe, puisque la plupart des études expérimentales étudient en général la régénération ligneuse via des mesures de hauteurs, de biomasses ou de densités de semis, alors que notre étude donne une estimation du taux de recouvrement des semis.

Les résultats obtenus pour *R. fruticosus* sont beaucoup plus originaux, car notre thèse montre en moyenne un recouvrement de régénération ligneuse accru pour un recouvrement modéré de *R. fruticosus*, et à l'inverse un recouvrement moindre pour un recouvrement supérieur à 75%. Selon les études réalisées, et en particulier selon les conditions climatiques et la densité d'ongulés dans lesquelles elles ont été réalisées, *R. fruticosus* se comporte dans la littérature scientifique soit comme une espèce concurrente, soit comme une espèce facilitatrice. Notre étude semble montrer qu'en moyenne à l'échelle de l'ensemble des peuplements inventoriés dans l'IFN, du moment que le couvert de *R. fruticosus* est inférieur à 75 %, cette espèce se comporte plus fréquemment comme une espèce facilitatrice que comme une espèce concurrente.

Finalement, sur les trois principales espèces concurrentes présentes en France, au moins deux d'entre elles ont un impact significatif, dès une faible abondance, sur la régénération ligneuse. L'impact de l'arrêt des investissements dans des travaux préparatoires visant à éliminer la végétation concurrente et de faciliter la régénération ligneuse dans les situations où *P. aquilinum* et *M. caerulea* sont présentes semble être de nature à limiter la capacité de renouvellement des peuplements, et possiblement mener à la diminution de la fourniture de certains services écosystémiques, et notamment la production de bois. La possibilité de gérer le développement de ces deux espèces via la gestion du couvert de la canopée tout en permettant la croissance des semis a été étudiée dans la discussion de la thèse de (Gaudio, 2010) pour une régénération de pin sylvestre. Cette étude prédit qu'en conservant un éclaircissement relatif de 20 %, les conditions de lumière sont suffisamment contraignantes pour limiter le recouvrement de *M. caerulea* tout en permettant la croissance des semis de pin sylvestre. En revanche, cette étude prédit qu'il n'existe pas de conditions de lumière telles que le recouvrement de *P. aquilinum* soit limité tout en permettant un développement des semis de pin sylvestre. Pour cette espèce concurrente, un traitement mécanique semble indispensable pour permettre l'installation de la régénération ligneuse de pin sylvestre.

#### ***7.1.4. Quantifier les surfaces de présence et de forte abondance actuelles et potentielles lors de l'ouverture de la canopée des principales espèces concurrentes***

Les résultats du chapitre 3 de la thèse ont montré que parmi la quinzaine d'espèces pouvant être considérées comme les principales espèces concurrentes en France, 3 d'entre elles sont présentes sur plus de 13 % des surfaces de forêts ouvertes, ce qui représente plus de 300 000 ha de ces forêts. Les couverts de *P. aquilinum* et *M. caerulea* en particulier se sont avérés négativement reliés au couvert de régénération ligneuse.

Cette estimation de surfaces ne correspond qu'aux peuplements actuellement ouverts. Puisque nous avons déterminé dans le chapitre 4 que la présence ne dépendait que peu du couvert de la canopée, à l'inverse de l'abondance, les surfaces de présence de ces espèces dans les peuplements fermés n'apportent pas d'information intéressante concernant la probabilité de développement de ces espèces à fort recouvrement. Afin d'estimer l'intégralité des surfaces forestières où ces espèces sont susceptibles de se développer à fort recouvrement, la modélisation précise de l'abondance des espèces en fonction des conditions stationnelles, climatiques et de peuplement est nécessaire. C'était précisément l'objectif du chapitre 6 de la thèse.

Dans le chapitre 6, nous avons modélisé présence et l'abondance des espèces de végétation concurrente, mais de manière grossière en raison de la faible capacité prédictive de nos modèles d'abondance. Les erreurs de nos modèles se décomposent en un biais systématique de sous-estimation de la prédiction des faibles abondances (entre 35 % et 45 % pour les 3 espèces), et d'une incertitude élevée sur les prédictions (entre environ 30 % et 50 % de points mal prédits, selon les espèces et les abondances modélisées).

Notre difficulté à modéliser finement l'abondance des espèces concurrentes n'est pas surprenante, puisque la modélisation de l'abondances d'espèces du sous-bois s'est souvent soldée dans d'autres études de la littérature par des modèles de faibles capacité prédictives (Coll et al., 2011; Kerns and Ohmann, 2004). En particulier, nos modèles tendent à surestimer systématiquement l'abondance des espèces concurrentes, ce qui est probablement lié principalement à (1) une mauvaise prise en compte des interactions entre espèces (présence d'autres espèces à forte abondance sur le point d'inventaire, pression des ongulés) et (2) des données issues de bioindication apportant un bruit supplémentaire à l'estimation des conditions stationnelles.

Le fait de ne pas pouvoir modéliser finement l'abondance des espèces de végétation concurrente limite la possibilité d'estimer à une échelle régionale ou nationale les surfaces où ces espèces sont susceptibles d'être présentes à forte abondance lors de l'ouverture de la canopée.

## 7.2. Apports méthodologiques et limites rencontrées

### 7.2.1. Étude de la régénération ligneuse à partir des données IFN

L'estimation de l'abondance de la régénération ligneuse était un objectif important de cette thèse. Malgré des données IFN peu adaptées à l'étude de la régénération ligneuse, nous avons réussi durant la thèse à obtenir des résultats intéressants concernant les espèces ligneuses : le chapitre 5 a en effet permis de montrer des effets à échelle géographique nationale de la végétation concurrente sur le recouvrement de la régénération ligneuse.

Obtenir des résultats concernant la régénération ligneuse à partir des données de l'IFN était une gageure en soi. Cette sous-partie discute des principales difficultés méthodologiques rencontrées lors de l'utilisation des données IFN pour estimer la régénération ligneuse, ainsi que des méthodes adoptées pour essayer de les contourner. La plupart des données et méthodes décrites ci-dessous n'ont jamais été utilisées pour analyser les données de l'IFN à l'exception de Borderieux et al. (2021)2021, et présentent donc un apport méthodologique majeur, puisque l'ensemble des points de l'inventaire forestier (2005-2020), soit plus de 90 000 points d'inventaire, sont réalisés selon cette méthode.

Le meilleur indicateur de l'abondance de régénération des différentes espèces ligneuses est la donnée « abondnr », donnant le recouvrement de chaque espèce herbacée, de mousse, de fougère ou ligneuse mesurant moins de 7,5 cm de diamètre à hauteur de poitrine (cf. chapitre 2). Cette donnée reste très peu exploitée, en raison de divers problèmes méthodologiques qui lui sont associés.

D'une part, il s'agit d'une donnée peu précise en classes de recouvrement larges ([0 %-5 %] ; ]0 %-25] %, ]25 %-50 %], ]50 %-75 %], ]75 %-100]). Cette donnée est beaucoup moins précise que ne le sont des données de densité de semis par unité de surface utilisées dans la plupart des études de la régénération, ce qui rend l'étude de la régénération ligneuse à partir des données IFN délicates. L'utilisation de classes de recouvrement pour qualifier localement l'abondance de chaque espèce pose également un problème important lorsque l'on veut étudier la régénération de plusieurs espèces. Si le nombre de semis total de plusieurs espèces peut être calculé simplement comme la somme du nombre de semis de chaque espèce, il n'en est pas de même dans le cas de classes de recouvrement. La possibilité de sommer des classes de recouvrement repose sur l'hypothèse (a priori fausse) que les différentes espèces étudiées ne se superposent pas, sous peine de surestimer le recouvrement total de ces espèces. De plus, sommer des classes de recouvrement passe souvent par la transformation de la classe en sa valeur médiane, ce qui mène à des estimations imprécises, voire biaisées, du recouvrement total (McNellie et al., 2019). Durant la thèse, nous avons calculé à plusieurs reprises des couverts cumulés de recouvrement en utilisant la formule développée dans Fischer (2015). Cette méthode permet d'estimer le « vide », c'est-à-dire la proportion de surface qui n'est pas couverte par les espèces considérées, selon une méthode simple reposant sur l'hypothèse d'indépendance entre le recouvrement des différentes strates. Cette méthode permet d'obtenir une somme des recouvrements de plusieurs espèces ou strates, bornée entre 0 % et 100 %, et repose sur une hypothèse plus réaliste que celle de la non-superposition des strates dans le sous-étage.

D'autre part, la donnée « abondnr » donne une estimation de la régénération ligneuse incluant à la fois de jeunes individus (semis) et des individus plus âgés (gaules).

Cette vaste définition de la régénération ligneuse peut mener à des problèmes dans l'étude de l'interaction entre végétation concurrente et régénération ligneuse, lors de l'étude des relations entre régénération ligneuse et végétation concurrente, car elle ne permet pas de discerner (1) l'effet de la végétation sur la régénération ligneuse, susceptible d'être d'autant plus importante que la taille de la végétation concurrente dépasse celle de la régénération ligneuse, et (2) l'effet de la régénération ligneuse sur la végétation concurrente.

Bien discerner l'effet de la végétation concurrente sur la régénération de l'effet de la régénération ligneuse sur la végétation concurrente est un point critique des analyses du chapitre 5. En effet, ce chapitre avait pour but objectif d'étudier spécifiquement l'effet de la végétation concurrente sur la régénération ligneuse, en omettant l'effet « inverse ». Nous avons donc besoin d'éliminer les situations gênantes où la hauteur de la régénération ligneuse dépassait la hauteur de la végétation concurrente. Dans ce chapitre, l'étude de la régénération ligneuse basse a été permise par le croisement avec la donnée complémentaire « lign2 », donnant le recouvrement des ligneux de plus de 2 m. En combinant cette donnée « lign2 » et la donnée de taux de couvert du peuplement recensable (c'est-à-dire des arbres faisant plus de 7,5 m de diamètre à hauteur de poitrine), nous avons pu déterminer les points d'inventaire où une régénération haute était présente, et avons éliminé ces points de nos analyses. Le retrait de l'ensemble des points IFN où une régénération haute était présente a néanmoins occasionné une réduction d'environ 1/3 du nombre de points d'inventaire utilisés dans nos analyses, ce qui a diminué la puissance de nos modèles.

La présente thèse souligne l'importance d'une meilleure prise en compte de la régénération ligneuse dans les données de l'IFN. L'absence de données de régénération dans les données de l'IFN est une exception plus qu'une règle dans le paysage des inventaires forestiers nationaux, puisqu'il existe dans une majorité de pays des données précises quant à la régénération ligneuse (par exemple en Autriche, en Belgique, au Brésil, en République Tchèque, ...). Cette lacune de l'IFN est heureusement sur le point d'être comblée, puisqu'à partir de la campagne d'inventaire 2023 sera déployée une nouvelle donnée spécifique à la régénération ligneuse. L'ensemble des tiges supérieures à 50 cm de haut sera compté et rangé parmi 3 classes de hauteur : [0,5 m-1,3 m[ ; [1,3 m-2 m[ ; supérieur à 2 m. Cet inventaire se fera dans deux sous-placettes circulaires de 2 m de rayon et permettra d'estimer une densité de semis à l'hectare. L'apparition de cette donnée de régénération (également associée à un meilleur suivi de la prédation des semis par les ongulés sauvages) est un pas en avant indispensable pour pouvoir étudier la régénération ligneuse dans les données de l'IFN.



### ***7.2.2. Importance de considérer séparément les facteurs influençant la présence et l'abondance des espèces concurrentes***

Un des principaux apports de cette thèse est la meilleure connaissance des facteurs impactant la présence et l'abondance des espèces concurrentes, et des espèces du sous-bois de façon plus générale.

L'hypothèse « abundant center » est une hypothèse très développée en écologie, qui prédit que le centre de l'aire de distribution des espèces correspond à la fois à des probabilités de présence fortes et à des zones à fortes abondances des espèces en moyenne (Brown, 1984; Hengeveld and Haeck, 1982). Un corollaire de cette théorie est que l'abondance évolue le long de gradients similaires à la probabilité de présence des espèces (Van Couwenberghe et al., 2013). Cette hypothèse est importante dans le domaine d'étude des espèces invasives et de l'écologie de la conservation, puisqu'elle est utilisée notamment pour estimer l'abondance d'espèces à partir de seules données de présence, plus faciles et moins onéreuses à récolter sur le terrain.

Au cours des dernières décennies, le nombre d'études remettant en cause l'hypothèse « abundant center » (Bradley, 2016; Dallas and Hastings, 2018; Nielsen et al., 2005), ou du moins montrant que la corrélation entre probabilité de présence et niveau d'abondance des espèces est faible se multiplie (VanDerWal et al., 2009). Notre étude, et notamment le chapitre 4 de cette thèse, s'inscrit dans cette lignée, en montrant que la présence et l'abondance des espèces répondent à des paramètres différents. Nous avons en effet montré que la donnée d'ouverture de la canopée, utilisée comme indicateur des conditions de lumière dans le sous-bois, n'impacte que rarement la probabilité de présence des espèces. A l'inverse, celle-ci améliore significativement les modèles d'abondance.

Le rejet de la théorie « abundant center » dans cette thèse remet également en question les méthodes de modélisation de l'abondance fréquemment mises en place. L'utilisation de modèles ordinaux appelés « proportional odds » a été encouragée au cours des dernières années pour modéliser l'abondance des espèces floristiques basées sur des relevés d'abondance-dominance, sur le modèle de la méthode de Braun-blanquet (1932). L'utilisation de ces modèles « proportional odds » impose pour chaque variable du modèle que son coefficient soit constant entre les différents niveaux d'abondance (Guisan and Harrell, 2000).

Au vu des résultats obtenus dans le chapitre 4, le fait que la présence et l'abondance des espèces ne réponde pas de la même manière à l'ouverture de la canopée vient clairement enfreindre cette hypothèse. Il semble donc préférable de modéliser séparément la probabilité de présence et le niveau d'abondance des espèces, à l'aide de méthodes proposées dans plusieurs études récentes (Damgaard and Irvine, 2019; Douma and Weedon, 2019; Irvine et al., 2016).

Notre étude montre que le couvert de la canopée, ou d'autres variables reflétant les conditions de lumière sans les sous-étage, est une variable importante à prendre en compte lors de la modélisation de l'abondance des espèces concurrentes. Ce résultat n'est pas surprenant, et correspond aux résultats obtenus dans des publications, pour la plupart expérimentales, étudiant l'effet de la lumière sur le recouvrement de diverses espèces concurrentes telles que *Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius* (Gaudio et al., 2008), *Calluna vulgaris*,

*Molinia caerulea*, *Pteridium aquilinum* (Gaudio et al., 2011b) ou encore *Vaccinium myrtillus* (Eldegard et al., 2019).

La prise en compte du couvert de la canopée dans les modèles d'abondance nous a permis d'améliorer significativement la qualité des modèles d'abondance réalisés. Plusieurs indicateurs de la lumière disponible dans le sous-bois ont ainsi été pris en compte dans les chapitres 4 et 6 de la thèse. Malgré cela, les performances des modèles d'abondance restent inférieures à celles obtenues pour les modèles de présence. Dans un objectif d'une meilleure modélisation de l'abondance des espèces, la meilleure prise en compte d'interactions biotiques doit être une priorité (Boulangeat et al., 2012). Ces interactions biotiques incluent notamment la prédation par les ongulés, qui est un facteur majeur pour expliquer la composition du sous-bois. Il est par exemple prouvé que le couvert de *R. fruticosus* est fortement impacté par la densité d'ongulés (Boulanger et al., 2018; Kirby and Thomas, 2000). La meilleure prise en compte des dégâts d'ongulés dans les données de l'IFN à partir de 2023 par comptage des semis endommagés est donc un pas en avant significatif dans la possibilité d'utiliser cette donnée dans des modèles d'abondance à l'avenir.

Une autre piste d'amélioration des modèles d'abondance consiste à mieux prendre en compte la compétition interspécifique au sein des placettes d'inventaire, via l'étude des relations deux-à-deux des espèces sur l'ensemble des placettes IFN. Cette variable s'est en effet avérée améliorer significativement des modèles d'abondance (Boulangeat et al., 2012).

Finalement, ces considérations montrent qu'à l'heure actuelle, les mécanismes reliant la lumière à la présence et à l'abondance des espèces ne sont pas bien connus. Ce constat est valable pour les espèces de végétation concurrentes, mais est également valable pour les autres espèces végétales du sous-bois.

### ***7.2.3. Utilisation de données d'inventaire à vaste échelle géographique : freins méthodologiques***

L'originalité de cette thèse était d'être basée sur l'utilisation des données de l'IFN, permettant de travailler à des échelles géographiques que des études expérimentales peinent à couvrir et pour une grande diversité de contextes écologiques. Outre les nombreux avantages déjà discutés d'utiliser des données IFN à échelle nationale ou régionale, la thèse a néanmoins été confronté à plusieurs difficultés majeures associées aux données IFN. Dans notre chapitre de méthodologie générale, nous avons évoqué les possibles difficultés associées à l'utilisation de données d'inventaire forestier (cf. 2.1.3.). Cette sous-partie se concentre sur celles rencontrées durant la thèse, et quelles solutions ont été apportées durant les analyses afin de les surmonter.

La principale limite à laquelle est confrontée l'analyse de données de l'IFN est l'impossibilité de passer de simples corrélations à des causalités. Cette limite, inhérente aux approches par observation, n'est pas contournable et constitue la principale limitation aux résultats de la thèse. Le chapitre 5 ne peut donner par exemple qu'une association entre le recouvrement de la végétation concurrente et le recouvrement de la régénération ligneuse, association interprétée à l'aide des connaissances déjà établies expérimentalement comme un effet négatif de la végétation concurrente sur la régénération ligneuse.

La deuxième difficulté rencontrée durant le travail de thèse et liée à la nature des données de l'IFN est le très grand nombre de points IFN relevés sur le terrain. Ce problème peut s'avérer contre-intuitif, car un grand échantillon est classiquement vu dans le monde statistique comme une force. Avoir un nombre important d'observation permet ainsi de plus facilement détecter des relations entre variables.

Dans l'étude des régressions telles qu'effectuées dans les chapitres 4 ; 5 et 6 de la thèse, on étudie les relations entre une variable dépendante (la variable « y ») et plusieurs variables indépendantes (les variables « x »).

L'association entre les variables « x » et la variable « y » est décrite par :

- Une probabilité que cette association soit réelle, c'est-à-dire que le coefficient associé à la variable x soit différent de 0. Cette probabilité est calculée à partir de tests statistiques ;
- La magnitude de cet effet.

La littérature scientifique utilise massivement les tests statistiques pour décrire les relations entre variables, en négligeant parfois d'étudier la magnitude de l'effet. Cette tendance à omettre la magnitude des effets, bien que très contestée par la littérature statistique (Anderson et al., 2000; Cox, 1986), reste néanmoins forte notamment en écologie. À titre d'exemple, Anderson et al. (2000) ont montré à travers une analyse bibliométrique menée sur les publications d'un journal d'écologie que 47 % des études publiées utilisent des tests de significativité sans regarder le signe ou la valeur des effets.

Cette tendance à omettre les magnitudes des effets est d'autant plus problématique pour des analyses effectuées sur de grands échantillons de données, car l'augmentation de la taille des échantillons augmente la puissance des tests statistiques, sans avoir d'effet sur leur magnitude. Pour des échantillons très grands, des variables « x » peuvent émerger comme impactant de manière significative la variable « y » alors que la dimension de cet effet peut être très réduite. Un corollaire de cette observation est qu'à probabilité identique que l'effet observé soit significatif, la magnitude de l'effet décroît avec l'augmentation de la taille de l'échantillon (Greenwald et al., 1996). Tukey (1991) résume la démarche de ne regarder que la significativité des effets sans la magnitude de la façon suivante : "All we know about the world teaches us that the effects of A and B are always different in some decimal place for any A and B. Thus asking "Are the effects different?" is foolish".

L'utilisation de grands jeux de données mène donc à un "large sample-size problem », en ce que tous les tests statistiques deviennent significatifs (Armstrong, 2019; Kaplan et al., 2014). Dans la thèse, les phases de sélection de variables durant la modélisation de la présence et l'abondance des espèces (chapitres 4, 5 et 6) ont particulièrement été impactées par le grand nombre d'observations des données de l'IFN. Des méthodes comme la sélection des variables stepwise basée sur l'AIC (Burnham et al., 2011; Yamashita et al., 2007) devient inutilisable, car menant à sélectionner l'ensemble des variables du jeu de données, notamment des variables très peu corrélées à la variable dépendante « y ».

Une alternative à la sélection de variables par simple étude des tests statistiques de significativité est la prise en compte de la magnitude des effets des variables. Cette approche est utilisée dans plusieurs publications récentes en foresterie et permet de s'affranchir des problèmes associés aux grands jeux de données cités plus haut (Bouvier et al., 2017;

Gosselin et al., 2017; Wei et al., 2020). Concrètement, ces études définissent un seuil arbitraire de variation de la variable modélisée en-dessous duquel la variable explicative est considérée comme ayant un effet négligeable.

Dans le chapitre 4 ainsi que lors de diverses analyses effectuées au cours de la thèse, nous avons donc fait le choix d'utiliser une approche similaire et de sélectionner les variables lors des étapes de modélisation à partir d'indicateurs reflétant leur magnitude. Dans le chapitre 4, cela se traduit par une sélection de variables basée sur l'effet de chaque variable sur le gain de TSS, qui correspond directement au nombre de points bien prédits par le modèle.

## **7.3. Apports de la thèse pour la gestion forestière et les politiques publiques**

### ***7.3.1. Apports pour la gestion forestière à différentes échelles***

Les apports techniques de cette thèse (par opposition aux apports scientifiques discutés dans les autres axes de cette discussion générale) peuvent être directement liés à des questionnements émanant des gestionnaires forestiers et des politiques publiques.

Tout d'abord, un premier apport de cette thèse, via l'enquête de gestionnaires forestiers réalisée dans le cadre du chapitre 3 et mise en annexe du manuscrit (Annexe I) est de fournir une estimation de la fréquence à laquelle les gestionnaires forestiers font appel à des opérations de contrôle de végétation lors des opérations de renouvellement forestier. Il s'agit à notre connaissance de la première enquête de ce genre étudiant la fréquence des opérations de contrôle de la végétation concurrente à une échelle nationale. Les résultats de cette enquête sont édifiants puisque loin d'être anecdotique, la réalisation d'opérations de contrôle pour limiter le développement de la végétation concurrente est très fréquente en particulier dans les régions du Nord et de l'Ouest de la France. La région méditerranéenne semble en revanche à l'écart des préoccupations de blocage des régénérations ligneuses liées à la végétation concurrente. Ces résultats sont à mettre en regard d'une étude réalisée récemment par Agro et al. (2022), montrant à travers une enquête de 372 gestionnaires forestiers que les blocages par la végétation concurrente sont, selon les répondants, le deuxième facteur d'échec ou de complication des régénérations naturelles après la prédation par les ongulés, oiseaux et rongeurs.

Les travaux réalisés dans le chapitre 5 de la thèse justifient d'ailleurs le contrôle fréquent voire systématique d'espèces comme *P. aquilinum* et *M. caerulea*, puisqu'une forte abondance de ces espèces est en moyenne associée à une réduction notable du recouvrement de la régénération ligneuse, avec une différence relative de recouvrement de la régénération ligneuse de l'ordre de 30 % à 40 % pour ces deux espèces respectivement lorsqu'elles ont un couvert local supérieur à 75 %. Les travaux de notre chapitre 5 sont dans la lignée des études prouvant une diminution des performances de semis ligneux en présence d'espèces de végétation concurrente (Fernandez, 2019; Gaudio et al., 2011b; Ssali et al., 2017; Widen et al., 2018), et la forte fréquence d'intervention de contrôle des espèces concurrentes constatée dans le chapitre 3 coïncide avec les nombreuses études montrant l'intérêt des

travaux préparatoires au renouvellement pour faciliter la régénération ligneuse, en particulier en cas de présence d'espèces concurrentes (Löf et al., 2012; von der Gönna, 1992; Wagner et al., 2006).

Les résultats concernant *R. fruticosus* sont en revanche contradictoires entre les chapitres 3 et 5, puisque cette espèce est à la fois l'espèce la plus fréquemment contrôlée dans l'enquête de gestionnaires forestiers, alors que les résultats du chapitre 5 montrent qu'un couvert modéré de cette espèce n'est pas associé à un couvert moindre de la régénération ligneuse en moyenne à l'échelle française. La littérature reflète bien ce caractère ambivalent de *R. fruticosus* en fonction de la densité d'herbivorie, de l'essence à régénérer et du climat. Si cette espèce peut s'avérer être une forte compétitrice en particulier pour la lumière dans certaines situations (Balandier et al., 2013; Harmer et al., 2005; Harmer and Morgan, 2007; Jensen et al., 2012b), de nombreuses études ont en revanche mis en évidence son effet facilitateur sur la régénération ligneuse en présence d'une forte herbivorie (Jensen, 2011; Kuiters and Slim, 2003; Van Uytvanck et al., 2008b). Les résultats de notre enquête, comparés aux résultats du chapitre 5, mènent à penser que les interventions de contrôle sur *R. fruticosus* sont probablement trop généralisées, en particulier dans des zones à forte densité de gibier ainsi que dans les zones où les conditions (lumière insuffisante notamment) ne permettent pas à l'espèce d'être présente avec un très fort recouvrement. Dans ces zones, la balance entre le coût occasionné par les opérations de gestion de contrôle de *R. fruticosus* comparé aux gains obtenus sur l'installation de la régénération ligneuse peut s'avérer défavorable.

### **7.3.2. Apports pour les politiques publiques**

La mise en place d'une stratégie de renouvellement des peuplements forestiers demande que les politiques publiques disposent de données à l'échelle nationale, voire régionale. Le renouvellement des surfaces où des espèces de végétation concurrentes sont présentes fait partie des cas identifiés dont le renouvellement est particulièrement coûteux. Le changement climatique, avec son lot de dépérissements et d'attaques sanitaires, est susceptible d'augmenter rapidement les surfaces des peuplements ouverts propices au développement d'espèces de végétation concurrente. Dans ce contexte, la question du bien-fondé de l'investissement dans de coûteuses opérations de facilitation du renouvellement forestier se montre d'autant plus pressante. Dans certains pays tels que la Belgique ou l'Allemagne, les surfaces forestières où *M. caerulea* est présente sont par exemple jugées suffisamment faibles pour que l'investissement dans des méthodes pour faciliter le renouvellement n'y soit pas effectué (C. Collet, P. Balleux, Q. Ponette, communication personnelle).

Les résultats de la thèse donnent des premiers éléments de réponse utilisables par les politiques publiques pour la stratégie de renouvellement des peuplements forestiers situés sur des parcelles envahies par une ou plusieurs espèces de végétation concurrente en France. Cette thèse apporte des premières estimations des surfaces concernées par un envahissement par des espèces concurrentes, ainsi qu'une estimation nationale de l'effet de ces espèces sur la régénération ligneuse. Notre étude montre par exemple que le contrôle de *P. aquilinum*, *M. caerulea* et dans certaines situations *R. fruticosus* s'avère nécessaire sur des surfaces très importantes en France pour faciliter le renouvellement des peuplements. En

France, il est à noter que les surfaces de forte abondance de *P. aquilinum* et *M. caerulea* sont situées dans d'importants bassins de production : les Landes de Gascogne, la Sologne, ainsi que les massifs hercyniens (Vosges, Massif central).

A l'inverse, une espèce comme *Buxus sempervirens*, que l'on pourrait pourtant considérer selon le chapitre 3 comme concurrente, ne représente pas d'enjeux sylvicoles importants car elle est présente en France sur des surfaces forestières certes notables, mais en majorité situées dans des peuplements à faible potentialité sylvicole et laissés en libre évolution. Il est possible que dans d'autres pays, *Buxus sempervirens* soit considérée comme une espèce concurrente à contrôler car recouvrant des surfaces importantes et associées à une forte production sylvicole.

## 7.4. Perspectives

### ***7.4.1. Une approche complémentaire non abordée durant la thèse : l'analyse des traits fonctionnels des espèces concurrentes***

La communauté scientifique montre un engouement prononcé pour l'analyse des traits fonctionnels des espèces. Cette approche consiste à relier les traits (physiologiques, morphologiques ou biochimiques par exemple) des espèces à leur comportements écologiques (Funk et al., 2017). Le fort développement de ce type d'analyses s'accompagne de l'apparition de nombreuses bases de données de traits, pour de nombreuses espèces et différentes régions du monde (Báez et al., 2022; Kattge et al., 2011; Waller et al., 2022).

Dans le domaine forestier, Valladares and Niinemets (2008) font la synthèse de publications expliquant la tolérance à l'ombre des espèces avec un accent particulier sur les écosystèmes forestiers et les espèces du sous-étage. Cette publication dresse une liste d'une quarantaine de traits associés à une forte tolérance à l'ombre. Toujours dans le domaine forestier, plusieurs études ont montré l'impact de traits fonctionnels des espèces sur leur caractère compétiteur (Gaudet and Keddy, 1988; Kunstler et al., 2016).

Les espèces concurrentes ont pour capacité de se développer très rapidement lors de l'ouverture de la canopée, et ont pour particularité d'appartenir à des groupes d'espèces très différents, incluant des fougères, des herbacées et des espèces ligneuses. Les traits communs à ces espèces concurrentes ont été étudiés par Balandier et al. (2006), et listés pour partie dans le chapitre 1 (partie 1.2.4.).

Bien que cet ensemble de traits soit commun aux espèces considérées comme concurrentes, ceux-ci semblent malgré tout insuffisant pour décrire précisément le caractère compétiteur des espèces, au vu de la grande diversité des espèces considérées comme concurrentes dans la littérature.

Ces espèces incluent en effet à la fois des bonnes compétitrices pour l'eau, des bonnes compétitrices pour la lumière, ou encore des espèces capables de résister à des conditions de faible lumière (Balandier et al., 2013; Gaudio et al., 2008) comme des espèces très héliophiles capables de rapidement se développer lors de l'ouverture de la canopée (Gaudio et al., 2011a). Cela montre que loin d'être associable à une petite famille de traits, l'aspect

concurrent pour la régénération ligneuse est au contraire complexe et lié à une diversité de traits fonctionnels, probablement pas tous identifiés.

Une approche d'analyse de traits fonctionnels est complémentaire de l'approche employée dans cette thèse mais n'a pas été utilisée. Des travaux ultérieurs, étudiant la compétitivité des espèces du sous-bois en fonction de traits fonctionnels adéquats, possiblement à l'aide des données l'IFN serait certainement un apport bienvenu à la connaissance scientifique.

#### ***7.4.2. Vers une évaluation d'un risque global associé à la végétation concurrente sur la régénération ligneuse ?***

L'installation d'espèces de végétation concurrente peut être comparée à l'invasion par des espèces exotiques invasives, car menant également à une modification de la fourniture des services écosystémiques associés aux écosystèmes concernés. Parmi la large littérature scientifique dédiée à l'étude des impacts des espèces invasives sur différents services écosystémiques, l'approche d'analyse de risque fréquemment utilisée semble particulièrement adaptée à une application à la problématique de la végétation concurrente (Holmes et al., 2009; Kil et al., 2004; Lonsdale, 2011; Powell, 2004). Outre l'étude des espèces invasives, l'approche d'analyse de risque est également utilisée dans le domaine forestier comme angle d'approche des pratiques de gestion forestière (Jactel et al., 2012, 2009; Velichkova et al., 2021). Le paragraphe qui suit montre en quoi cette thèse apporte les premiers éléments utiles à une analyse formelle du risque causé par la végétation concurrente sur la régénération ligneuse. Une approche d'analyse de risque serait d'une grande aide pour faciliter les décisions des politiques publiques, en apportant des éléments quantitatifs et objectifs concernant la problématique du renouvellement des surfaces forestières où des espèces de végétation concurrente sont présentes.

Le risque peut être défini comme la probabilité de perte ou de dommage due à l'occurrence d'un aléa. (Hanewinkel et al., 2011; Jactel et al., 2012; Kaplan and Garrick, 1981). Ce risque est donc un élément complexe qui peut être divisé en trois compartiments : un aléa, une vulnérabilité et un enjeu (Chen et al., 2004; Jactel et al., 2012; Kron, 2005).

L'aléa est l'événement susceptible de causer des pertes ou dommages, caractérisé par une probabilité de survenue. Dans le cadre du risque posé par la végétation concurrente sur la régénération ligneuse, l'aléa peut être défini comme la probabilité d'apparition à fort recouvrement d'au moins une espèce de végétation concurrente lors de l'ouverture de la canopée. L'estimation de l'aléa n'a pas abouti dans cette thèse, en raison de la difficulté d'estimer précisément l'abondance des espèces de végétation concurrente sur les données de l'IFN. Une étude précise du risque représenté par la végétation concurrente nécessite donc une amélioration de la capacité à prédire l'abondance de ces espèces. En revanche, cette thèse donne tout de même une image de l'aléa via la situation actuelle des surfaces de forêts ouvertes en France. On sait en effet que dans plus de 13% des surfaces de forêts ouvertes, au moins une des trois espèces étudiées durant la thèse est présente à forte abondance.

La vulnérabilité correspond à la faiblesse du système vis-à-vis de l'aléa. Autrement dit la vulnérabilité décrit l'impact de l'aléa sur le système. Dans le cas de l'étude du risque associé

à la végétation concurrente sur la régénération ligneuse, il s'agit de l'effet de l'aléa sur la régénération ligneuse. Cela correspond au chapitre 5 de cette thèse. Les résultats obtenus dans ce chapitre montrent une forte vulnérabilité de la régénération ligneuse globalement (notre estimation de régénération ligneuse comprenait les 13 essences représentant le plus grand volume de bois sur pieds en France), notamment vis-à-vis de *P. aquilinum* et *M. caerulea*. Une amélioration de l'estimation de la vulnérabilité serait à l'avenir de décliner l'effet des différentes espèces concurrentes sur les principales essences de production étudiées individuellement. On peut en effet penser que l'effet de la végétation concurrente diffère selon l'essence étudiée selon son degré de tolérance pour l'ombre ou pour la compétition pour l'eau par exemple. La nouvelle donnée de régénération de l'IFN présentée succinctement précédemment (voir 7.2.1.), beaucoup plus fine que la donnée « abondnr » actuelle, permettra probablement d'effectuer une meilleure estimation de la relation entre le couvert de la végétation concurrente et la régénération ligneuse et donc de la vulnérabilité de la régénération dans les différents systèmes, en prenant en compte la sylviculture, l'essence régénérée, le contexte écologique et l'espèce concurrente considérée.

L'enjeu correspond à la valeur des éléments susceptibles d'être perdus en raison de l'aléa. Dans le cas de notre thématique d'étude, il s'agirait de l'effet de l'apparition des espèces concurrentes sur la fourniture de services écosystémiques associés à la forêt.

Alors que le ralentissement ou le blocage par la végétation concurrente de la régénération ligneuse impacte négativement des services écosystémiques comme la production de bois, service écosystémique scruté de près par les gestionnaires forestiers, l'impact de la végétation concurrente est en revanche difficile à anticiper sur d'autres services écosystémiques comme la biodiversité sans la mise en place d'analyses complémentaires. De manière générale, l'estimation de l'enjeu demande un travail complémentaire de simulation, de choix de services écosystémiques à intégrer dans l'estimation du risque et de pondération de l'importance de ces différents services écosystémiques en fonction des services attendus par les gestionnaires, politiques publiques et citoyens concernant nos forêts.

Le travail réalisé dans cette thèse donne donc les premiers éléments d'une approche d'analyse formalisée du risque de la végétation concurrente sur la régénération ligneuse. La vulnérabilité en particulier, est déjà détaillée de manière satisfaisante, alors que le travail restant pour obtenir une description de l'aléa et de l'enjeu reste encore important.





---

---

## Conclusion générale

---

---

L'objectif de cette thèse était d'estimer l'impact de la végétation concurrente sur la régénération ligneuse, avec une approche par observation réalisée sur les données de l'inventaire forestier à une échelle régionale à nationale. Cette approche est complémentaire des études expérimentales s'étant intéressées à l'impact de ces espèces à l'échelle d'une parcelle, voire d'un massif forestier.

Le travail réalisé dans le troisième chapitre est la première occurrence d'une étude quantifiant les surfaces actuellement concernées par une colonisation à fort recouvrement des principales espèces de végétation concurrente. Loin d'être anecdotiques, les surfaces concernées par ces espèces, et nécessitant des opérations de contrôle de la végétation sont au contraire importantes, et nécessaires au dire des gestionnaires forestiers dans une majorité des renouvellements.

Cette thèse a également été l'occasion de mieux comprendre l'écologie des espèces concurrentes, et en particulier le rôle de la lumière via l'ouverture de la canopée sur leur probabilité de présence ainsi que leur niveau d'abondance. La forte réponse de l'abondance de ces espèces à l'ouverture de la canopée, couplée à une faible réponse de leur probabilité de présence à ce même paramètre, est un résultat à la fois innovant et qui met en évidence le manque de connaissance concernant les mécanismes expliquant la présence et l'abondance des espèces. Nos travaux mettent en exergue l'importance de modéliser séparément la présence et l'abondance des espèces, au risque d'obtenir des modèles peu fiables.

Un autre apport majeur de cette thèse a été d'apporter une estimation de l'effet moyen à l'échelle de la France métropolitaine, des trois principales espèces concurrentes présentes sur le territoire français, *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum* et *Molinia caerulea*, sur la régénération ligneuse. *P. aquilinum* et *M. caerulea* sont associées à recouvrement fortement réduit de régénération ligneuse. *R. fruticosus*, quant à elle, ne semble être néfaste au recouvrement de régénération ligneuse que pour lorsque cette espèce est présente à très forte abondance.

Enfin, la réalisation de modèles de présence et d'abondance pour ces trois espèces ont souligné la difficulté déjà connue de prédire finement la présence et surtout l'abondance des espèces, et mis en exergue certaines limitations d'ordre méthodologique comme le manque de données de pression d'ongulés suffisamment fines ou la mauvaise prise en compte des interactions entre espèces végétales par exemple.

En conclusion, cette thèse a apporté des éléments qui seront utilisables par les gestionnaires ainsi que les politiques qui permettront de nourrir le débat sur le renouvellement forestier dans les forêts colonisées par des espèces de végétation concurrentes. Une prolongation de ce travail serait la mise en place d'une analyse formelle de risque causé par la végétation concurrente sur la régénération ligneuse, qui permettrait d'estimer l'effet d'un non-renouvellement des surfaces impactées par ces espèces sur un ensemble de services écosystémiques considérés comme importants pour les forêts françaises.



---

---

## Bibliographie générale

---

---

- Aerts, R., Bakker, C., De Caluwe, H., 1992. Root turnover as determinant of the cycling of C, N, and P in a dry heathland ecosystem. *Biogeochemistry* 15, 175–190. <https://doi.org/10.1007/BF00002935>
- Agresti, A., 2007. *An Introduction to Categorical Data Analysis*, 2nd Edition | Wiley, 2nd ed. Wiley.
- Agresti, A., 2002. *Categorical Data Analysis*, 2nd Edition. Wiley.
- Agro, C., Collet, C., Pitaud, J., Boulanger, V., 2022. Obtention des régénérations naturelles : une enquête sur le niveau de satisfaction des gestionnaires forestiers.
- Aguirre-Gutiérrez, J., Carvalheiro, L.G., Polce, C., Loon, E.E. van, Raes, N., Reemer, M., Biesmeijer, J.C., 2013. Fit-for-Purpose: Species Distribution Model Performance Depends on Evaluation Criteria – Dutch Hoverflies as a Case Study. *PLOS ONE* 8, e63708. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063708>
- Aho, K., Derryberry, D., Peterson, T., 2014. Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology* 95, 631–636. <https://doi.org/10.1890/13-1452.1>
- Alberdi, I., Michalak, R., Fischer, C., Gasparini, P., Brändli, U.-B., Tomter, S.M., Kuliesis, A., Snorrason, A., Redmond, J., Hernández, L., Lanz, A., Vidondo, B., Stoyanov, N., Stoyanova, M., Vestman, M., Barreiro, S., Marin, G., Cañellas, I., Vidal, C., 2016. Towards harmonized assessment of European forest availability for wood supply in Europe. *For. Policy Econ.* 70, 20–29. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2016.05.014>
- Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. Appl. Ecol.* 43, 1223–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- Ammer, C., Balandier, P., Bentsen, N.S., Coll, L., Löf, M., 2011. Forest vegetation management under debate: an introduction. *Eur. J. For. Res.* 130, 1–5. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0452-6>
- Ampoorter, E., De Frenne, P., Hermy, M., Verheyen, K., 2011. Effects of soil compaction on growth and survival of tree saplings: A meta-analysis. *Basic Appl. Ecol.* 12, 394–402. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.06.003>
- Ananth, C.V., Kleinbaum, D.G., 1997. Regression models for ordinal responses: a review of methods and applications. *Int. J. Epidemiol.* 26, 1323–1333. <https://doi.org/10.1093/ije/26.6.1323>
- Anderson, D.R., Burnham, K.P., Thompson, W.L., 2000. Null Hypothesis Testing: Problems, Prevalence, and an Alternative. *J. Wildl. Manag.* 64, 912–923. <https://doi.org/10.2307/3803199>
- Araújo, M.B., Luoto, M., 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 743–753. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00359.x>
- Armstrong, R.A., 2019. Is there a large sample size problem? *Ophthalmic Physiol. Opt.* 39, 129–130. <https://doi.org/10.1111/opo.12618>
- Atauchi, P.J., Peterson, A.T., Flanagan, J., 2018. Species distribution models for Peruvian plantcutter improve with consideration of biotic interactions. *J. Avian Biol.* 49, jav-01617. <https://doi.org/10.1111/jav.01617>

- Aust, W.M., Miwa, M., Burger, J.A., Patterson, S.C., Carter, E.A., 2004. Wet-weather timber harvesting and site preparation effects on coastal plain sites: a review. *South J Appl* 283137-151.
- Axer, M., Martens, S., Schlicht, R., Wagner, S., 2021. Modelling natural regeneration of European beech in Saxony, Germany: identifying factors influencing the occurrence and density of regeneration. *Eur. J. For. Res.* 140, 947–968. <https://doi.org/10.1007/s10342-021-01377-w>
- Báez, S., Cayuela, L., Macía, M.J., Álvarez-Dávila, E., Apaza-Quevedo, A., Arnelas, I., Baca-Cortes, N., Bañares de Dios, G., Bauters, M., Ben Saadi, C., Blundo, C., Cabrera, M., Castaño, F., Cayola, L., de Aledo, J.G., Espinosa, C.I., Fadrique, B., Farfán-Rios, W., Fuentes, A., Garnica-Díaz, C., González, M., González, D., Hensen, I., Hurtado, A.B., Jadán, O., Lippok, D., Loza, M.I., Maldonado, C., Malizia, L., Matas-Granados, L., Myers, J.A., Norden, N., Oliveras Menor, I., Pierick, K., Ramírez-Angulo, H., Salgado-Negret, B., Schleuning, M., Silman, M., Solarte-Cruz, M.E., Tello, J.S., Verbeeck, H., Vilanova, E., Weithmann, G., Homeier, J., 2022. FunAndes – A functional trait database of Andean plants. *Sci. Data* 9, 511. <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01626-6>
- Bakker, E.S., Gill, J.L., Johnson, C.N., Vera, F.W.M., Sandom, C.J., Asner, G.P., Svenning, J.-C., 2016. Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 847–855. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502545112>
- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79, 3–27. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi056>
- Balandier, P., Marquier, A., Casella, E., Kiewitt, A., Coll, L., Wehrlen, L., Harmer, R., 2013. Architecture, cover and light interception by bramble (*Rubus fruticosus*): a common understorey weed in temperate forests. *For. Int. J. For. Res.* 86, 39–46. <https://doi.org/10.1093/forestry/cps066>
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *For. Ecol. Manag.* 254, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038>
- Bárcena, T.G., Kiær, L.P., Vesterdal, L., Stefánsdóttir, H.M., Gundersen, P., Sigurdsson, B.D., 2014. Soil carbon stock change following afforestation in Northern Europe: a meta-analysis. *Glob. Change Biol.* 20, 2393–2405. <https://doi.org/10.1111/gcb.12576>
- Barnosky, A.D., Lindsey, E.L., Villavicencio, N.A., Bostelmann, E., Hadly, E.A., Wanket, J., Marshall, C.R., 2016. Variable impact of late-Quaternary megafaunal extinction in causing ecological state shifts in North and South America. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 856–861. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505295112>
- Barrere, J., 2021. Interactions entre chêne et cervidés durant le processus de renouvellement - cas des peuplements forestiers tempérés de plaine (*Quercus robur* et *Q. petraea*) (These de doctorat). Université de Lorraine.
- Becker, M., 1972. Étude des relations sol-végétation en conditions d'hydromorphie dans une forêt de la plaine Lorraine. *Ann. Sci. For.* 29, 143–182. <https://doi.org/10.1051/forest/19720201>

- Beguin, J., Tremblay, J.-P., Thiffault, N., Pothier, D., Côté, S.D., 2016. Management of forest regeneration in boreal and temperate deer–forest systems: challenges, guidelines, and research gaps. *Ecosphere* 7, e01488. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1488>
- Bell, F.W., Ride, K.R., St-Amour, M.L., Ryans, M., 1997. Productivity, cost, efficacy and cost effectiveness of motor-manual, mechanical, and herbicide release of boreal spruce plantations. *For. Chron.* 73, 39–46. <https://doi.org/10.5558/tfc73039-1>
- Bellard, C., Thuiller, W., Leroy, B., Genovesi, P., Bakkenes, M., Courchamp, F., 2013. Will climate change promote future invasions? *Glob. Change Biol.* 19, 3740–3748. <https://doi.org/10.1111/gcb.12344>
- Bergquist, J., Löf, M., Örlander, G., 2009. Effects of roe deer browsing and site preparation on performance of planted broadleaved and conifer seedlings when using temporary fences. *Scand. J. For. Res.* 24, 308–317. <https://doi.org/10.1080/02827580903117420>
- Berthrong, S.T., Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2009. A global meta-analysis of soil exchangeable cations, pH, carbon, and nitrogen with afforestation. *Ecol. Appl.* 19, 2228–2241. <https://doi.org/10.1890/08-1730.1>
- Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9, 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Biemer, P.P., Lars, L.E., 2003. Introduction to survey quality. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/0471458740.ch9>
- Bierzuchudek, P., 1982. Life Histories and Demography of Shade-Tolerant Temperate Forest Herbs: A Review. *New Phytol.* 90, 757–776.
- Borderieux, J., Paillet, Y., Dalmaso, M., Mârell, A., Perot, T., Vallet, P., 2021. The presence of shade-intolerant conifers facilitates the regeneration of *Quercus petraea* in mixed stands. *For. Ecol. Manag.* 491, 119189. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119189>
- Boucher, D., Gauthier, S., Thiffault, N., Marchand, W., Girardin, M., Urli, M., 2020. How climate change might affect tree regeneration following fire at northern latitudes: a review. *New For.* 51, 543–571. <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09745-6>
- Boulangeat, I., Gravel, D., Thuiller, W., 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecol. Lett.* 15, 584–593. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01772.x>
- Boulanger, V., Dupouey, J.-L., Archaux, F., Badeau, V., Baltzinger, C., Chevalier, R., Corcket, E., Dumas, Y., Forgeard, F., Mârell, A., Montpied, P., Paillet, Y., Picard, J.-F., Saïd, S., Ulrich, E., 2018. Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Glob. Change Biol.* 24, e485–e495. <https://doi.org/10.1111/gcb.13899>
- Bouvier, M., Durrieu, S., Gosselin, F., Herpigny, B., 2017. Use of airborne lidar data to improve plant species richness and diversity monitoring in lowland and mountain forests. *PLOS ONE* 12, e0184524. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184524>
- Bradley, B.A., 2016. Predicting abundance with presence-only models. *Landsc. Ecol.* 31, 19–30. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0303-4>
- Braun-blanquet, J., 1932. Plant sociology. The study of plant communities. First ed. Plant Sociol. Study Plant Communities First Ed.
- Brown, J.H., 1984. On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *Am. Nat.* 124, 255–279. <https://doi.org/10.1086/284267>

- Buckley, L.B., Urban, M.C., Angilletta, M.J., Crozier, L.G., Rissler, L.J., Sears, M.W., 2010. Can mechanism inform species' distribution models? *Ecol. Lett.* 13, 1041–1054. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01479.x>
- Bulmer, C.E., Simpson, D.G., 2005. Soil compaction and water content as factors affecting the growth of lodgepole pine seedlings on sandy clay loam soil. *Can. J. Soil Sci.* 85, 667–679. <https://doi.org/10.4141/S04-055>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., Huyvaert, K.P., 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Buttner, G., Feranec, J., Jaffrain, G., Mari, L., Maucha, G., Soukup, T., 2004. The CORINE land cover 2000 project. *EARSel EProceedings* 3, 331–346.
- Cadotte, M.W., Tucker, C.M., 2017. Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends Ecol. Evol.* 32, 429–437. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- Cahill, A.E., Aiello-Lammens, M.E., Caitlin Fisher-Reid, M., Hua, X., Karanewsky, C.J., Ryu, H.Y., Sbeglia, G.C., Spagnolo, F., Waldron, J.B., Wiens, J.J., 2014. Causes of warm-edge range limits: systematic review, proximate factors and implications for climate change. *J. Biogeogr.* 41, 429–442. <https://doi.org/10.1111/jbi.12231>
- Carpio, A.J., Apollonio, M., Acevedo, P., 2021. Wild ungulate overabundance in Europe: contexts, causes, monitoring and management recommendations. *Mammal Rev.* 51, 95–108. <https://doi.org/10.1111/mam.12221>
- Chaieb, G., Wang, X., Abdelly, C., Michalet, R., 2021. Shift from short-term competition to facilitation with drought stress is due to a decrease in long-term facilitation. *Oikos* 130, 29–40. <https://doi.org/10.1111/oik.07528>
- Chapin, F.S., Walker, L.R., Fastie, C.L., Sharman, L.C., 1994. Mechanisms of Primary Succession Following Deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecol. Monogr.* 64, 149–175. <https://doi.org/10.2307/2937039>
- Charles-Dominique, T., Davies, T.J., Hempson, G.P., Bezeng, B.S., Daru, B.H., Kabongo, R.M., Maurin, O., Muasya, A.M., van der Bank, M., Bond, W.J., 2016. Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, E5572–E5579. <https://doi.org/10.1073/pnas.1607493113>
- Chen, K., McAneney, J., Blong, R., Leigh, R., Hunter, L., Magill, C., 2004. Defining area at risk and its effect in catastrophe loss estimation: a dasymetric mapping approach. *Appl. Geogr.* 24, 97–117. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2004.03.005>
- Clarke, A., Rothery, P., Isaac, N.J.B., 2010. Scaling of basal metabolic rate with body mass and temperature in mammals. *J. Anim. Ecol.* 79, 610–619. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01672.x>
- Clements, F.E., 1916. *Plant succession; an analysis of the development of vegetation.* Carnegie Institution of Washington, Washington. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.56234>
- Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., 2004. Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings to grass-induced belowground competition. *Tree Physiol.* 24, 45–54. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.1.45>
- Coll, L., González-Olabarria, J.R., Mola-Yudego, B., Pukkala, T., Messier, C., 2011. Predicting understory maximum shrubs cover using altitude and overstory basal area in different Mediterranean forests. *Eur. J. For. Res.* 130, 55–65. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0395-y>

- Collet, C., Guehl, J.-M., Frochot, H., Ferhi, A., 1996. Effect of two forest grasses differing in their growth dynamics on the water relations and the growth of *Quercus petraea* seedlings. *Rev. Can. Bot.* 74, 1562–1571. <https://doi.org/10.1139/b96-189>
- Collet, C., Piboule, A., Leroy, O., Frochot, H., 2008. Advance *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* seedlings dominate tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standards forest. *For. Int. J. For. Res.* 81, 135–150. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpn004>
- Collet, C., Vast, F., Richter, C., Koller, R., 2021. Cultivation profile: a visual evaluation method of soil structure adapted to the analysis of the impacts of mechanical site preparation in forest plantations. *Eur. J. For. Res.* 140, 65–76. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01315-2>
- Comeau, P., Heineman, J., Newsome, T., 2006. Evaluation of relationships between understory light and aspen basal area in the British Columbia central interior. *For. Ecol. Manag.* 226, 80–87. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.12.060>
- Comeau, P.G., 2002. Relationships between stand parameters and understorey light in boreal aspen stands. *J. Ecosyst. Manag.* 1.
- Connell, J.H., 1990. 2 - Apparent versus “Real” Competition in Plants, in: Grace, J.B., Tilman, D. (Eds.), *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, pp. 9–26. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-294452-9.50006-0>
- Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *Am. Nat.* 111, 1119–1144. <https://doi.org/10.1086/283241>
- Connell, J.H., Sousa, W.P., 1983. On the Evidence Needed to Judge Ecological Stability or Persistence. *Am. Nat.* 121, 789–824.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., Waller, D.M., 2004. Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 113–147. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725>
- Coudun, C., Gégout, J.-C., 2007. Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *J. Veg. Sci.* 18, 517–524. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02566.x>
- Cox, D.R., 1986. Some General Aspects of the Theory of Statistics. *Int. Stat. Rev. Rev. Int. Stat.* 54, 117–126. <https://doi.org/10.2307/1403138>
- Craine, J.M., 2009. *Resource Strategies of Wild Plants*, Resource Strategies of Wild Plants. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400830640>
- Craine, J.M., Dybzinski, R., 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Funct. Ecol.* 27, 833–840. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>
- Craine, J.M., Fargione, J., Sugita, S., 2005. Supply pre-emption, not concentration reduction, is the mechanism of competition for nutrients. *New Phytol.* 166, 933–940. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01386.x>
- Croasmun, J.T., Ostrom, L., 2011. Using Likert-Type Scales in the Social Sciences. *J. Adult Educ.* 40, 19–22.
- Crocker, R.L., Major, J., 1955. Soil Development in Relation to Vegetation and Surface Age at Glacier Bay, Alaska. *J. Ecol.* 43, 427–448. <https://doi.org/10.2307/2257005>
- Cronbach, L.J., 1951. Coefficient alpha and the internal structure of tests. *Psychometrika* 16, 297–334. <https://doi.org/10.1007/BF02310555>



- Cuddington, K., Fortin, M.-J., Gerber, L.R., Hastings, A., Liebhold, A., O'Connor, M., Ray, C., 2013. Process-based models are required to manage ecological systems in a changing world. *Ecosphere* 4, art20. <https://doi.org/10.1890/ES12-00178.1>
- Dallas, T.A., Hastings, A., 2018. Habitat suitability estimated by niche models is largely unrelated to species abundance. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 1448–1456. <https://doi.org/10.1111/geb.12820>
- Damgaard, C., 2009. On the distribution of plant abundance data. *Ecol. Inform.* 4, 76–82. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2009.02.002>
- Damgaard, C.F., Irvine, K.M., 2019. Using the beta distribution to analyse plant cover data. *J. Ecol.* 107, 2747–2759. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13200>
- Dampier, J.E.E., Bell, F.W., St-Amour, M., Pitt, D.G., Luckai, N.J., 2006. Cutting versus herbicides: Tenth-year volume and release cost-effectiveness of sub-boreal conifer plantations. *For. Chron.* 82, 521–528. <https://doi.org/10.5558/tfc82521-4>
- Davis, K.T., Dobrowski, S.Z., Higuera, P.E., Holden, Z.A., Veblen, T.T., Rother, M.T., Parks, S.A., Sala, A., Maneta, M.P., 2019. Wildfires and climate change push low-elevation forests across a critical climate threshold for tree regeneration. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 6193–6198. <https://doi.org/10.1073/pnas.1815107116>
- de L. Dantas, V., Batalha, M.A., Pausas, J.G., 2013. Fire drives functional thresholds on the savanna–forest transition. *Ecology* 94, 2454–2463. <https://doi.org/10.1890/12-1629.1>
- de la Cretaz, A.L., Kelty, M.J., 1999. Establishment and Control of Hay-scented Fern: A Native Invasive Species. *Biol. Invasions* 1, 223–236. <https://doi.org/10.1023/A:1010098316832>
- De Lombaerde, E., Baeten, L., Verheyen, K., Perring, M.P., Ma, S., Landuyt, D., 2021. Understorey removal effects on tree regeneration in temperate forests: A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 58, 9–20. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13792>
- De Lombaerde, E., Verheyen, K., Perring, M.P., Bernhardt-Römermann, M., Van Calster, H., Brunet, J., Chudomelová, M., Decocq, G., Diekmann, M., Durak, T., Hédl, R., Heinken, T., Hommel, P., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Lenoir, J., Macek, M., Máliš, F., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Petřík, P., Reczyńska, K., Schmidt, W., Świerkosz, K., Vild, O., Wulf, M., Baeten, L., 2018. Responses of competitive understorey species to spatial environmental gradients inaccurately explain temporal changes. *Basic Appl. Ecol.* 30, 52–64. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.05.013>
- De Lombaerde, E., Verheyen, K., Van Calster, H., Baeten, L., 2019. Tree regeneration responds more to shade casting by the overstorey and competition in the understorey than to abundance per se. *For. Ecol. Manag.* 450, 117492. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117492>
- Debussche, M., Isenmann, P., 1994. Bird-Dispersed Seed Rain and Seedling Establishment in Patchy Mediterranean Vegetation. *Oikos* 69, 414–426. <https://doi.org/10.2307/3545854>
- Den Ouden, J., 2000. The role of bracken (*Pteridium aquilinum*) in forest dynamics. Wageningen University, Wageningen.
- Département de la Santé des forêts, 2018. L'hylobe ou grand charançon du pin. Ministère de l'agriculture et de l'alimentation.
- Dietz, L., 2020. Dynamique spontanée post-tempête de la végétation forestière en contexte de changement climatique (These de doctorat). Paris, AgroParisTech.

- 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. Manag.* 88, 227–235. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03846-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03846-7)
- Douda, J., Hulík, J., Doudová, J., 2016. Vegetative sprouting as an additional pathway for a seed size-number trade-off: a field-parameterised simulation approach. *Community Ecol.* 17, 205–215. <https://doi.org/10.1556/168.2016.17.2.9>
- Douma, J.C., Weedon, J.T., 2019. Analysing continuous proportions in ecology and evolution: A practical introduction to beta and Dirichlet regression. *Methods Ecol. Evol.* 10, 1412–1430. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13234>
- Douterlungne, D., Levy-Tacher, S.I., Golicher, D.J., Dañobeytia, F.R., 2010. Applying Indigenous Knowledge to the Restoration of Degraded Tropical Rain Forest Clearings Dominated by Bracken Fern. *Restor. Ecol.* 18, 322–329. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00459.x>
- Dowle, M., Srinivasan, A., 2021. data.table: Extension of “data.frame”. R package version 1.14.0.
- Dumas, N., Dassot, M., Pitaut, J., Piat, J., Arnaudet, L., Richter, C., Collet, C., 2021. Four-year-performance of oak and pine seedlings following mechanical site preparation with lightweight excavators. *Silva Fenn.* 55, 10409. <https://doi.org/10.14214/sf.10409>
- Dumas, N., Dupouey, J.-L., Gégout, J.-C., Boulanger, V., Bontemps, J.-D., Morneau, F., Dalmaso, M., Collet, C., 2022a. Supplementary materials and survey data from: Identification and spatial extent of understory plant species requiring vegetation control to ensure tree regeneration in French forests. <https://doi.org/10.57745/QH5JQH>
- Dumas, N., Dupouey, J.-L., Gégout, J.-C., Boulanger, V., Bontemps, J.-D., Morneau, F., Dalmaso, M., Collet, C., 2022b. Identification and spatial extent of understory plant species requiring vegetation control to ensure tree regeneration in French forests. *Ann. For. Sci.* 79, 41. <https://doi.org/10.1186/s13595-022-01160-w>
- Dutra Silva, L., Bento Elias, R., Silva, L., 2021. Modelling invasive alien plant distribution: A literature review of concepts and bibliometric analysis. *Environ. Model. Softw.* 145, 105203. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2021.105203>
- E Silva, D., 2010. Ecologie du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en marge sud-ouest de son aire de distribution (These de doctorat). Nancy 1.
- Eldegard, K., Scholten, J., Stokland, J.N., Granhus, A., Lie, M., 2019. The influence of stand density on bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) cover depends on stand age, solar irradiation, and tree species composition. *For. Ecol. Manag.* 432, 582–590. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.054>
- Ellenberg, H., Weber, H., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D., 1992. Zeigwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scr. Geobot.* 18, 248.
- Elton, C.S., 1927. *Animal ecology*. Macmillan Co., New York.
- Erickson, A., Nitschke, C., Coops, N., Cumming, S., Stenhouse, G., 2015. Past-century decline in forest regeneration potential across a latitudinal and elevational gradient in Canada. *Ecol. Model.* 313, 94–102. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.027>
- Espelta, J.M., Retana, J., Habrouk, A., 2003. An economic and ecological multi-criteria evaluation of reforestation methods to recover burned *Pinus nigra* forests in NE

- Spain. *For. Ecol. Manag.* 180, 185–198. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00599-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00599-6)
- Evans, K.J., Symon, D.E., Whalen, M.A., Hosking, J.R., Barker, R.M., Oliver, J.A., Evans, K.J., Symon, D.E., Whalen, M.A., Hosking, J.R., Barker, R.M., Oliver, J.A., 2007. Systematics of the *Rubus fruticosus* aggregate (Rosaceae) and other exotic *Rubus* taxa in Australia. *Aust. Syst. Bot.* 20, 187–251. <https://doi.org/10.1071/SB06044>
- Evans, M.E.K., Merow, C., Record, S., McMahon, S.M., Enquist, B.J., 2016. Towards Process-based Range Modeling of Many Species. *Trends Ecol. Evol.* 31, 860–871. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.08.005>
- FAO, 2022. The State of the World's Forests 2022: Forest pathways for green recovery and building inclusive, resilient and sustainable economies, The State of the World's Forests (SOFO). FAO, Rome, Italy. <https://doi.org/10.4060/cb9360en>
- FAO, 2021. Land use statistics and indicator statistics. Global, regional and country trends 1990–2019. FAOSTAT Anal. Brief Ser. 1:14.
- Fernandez, M., 2019. Ecophysiological mechanisms involved in the antagonistic interactions between young sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and blue molinia (*Molinia caerulea* (Moench) L.) : roles of nitrogen transfers, mycorrhizae and allelochemical rhizodeposits (PhD thesis). Université Clermont Auvergne.
- Fernandez, M., Malagoli, P., Gallet, C., Fernandez, C., Vernay, A., Améglio, T., Balandier, P., 2021. Investigating the role of root exudates in the interaction between oak seedlings and purple moor grass in temperate forest. *For. Ecol. Manag.* 491, 119175. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119175>
- Fernandez, M., Malagoli, P., Vernay, A., Améglio, T., Balandier, P., 2020. Below-ground nitrogen transfer from oak seedlings facilitates *Molinia* growth: <sup>15</sup>N pulse-chase labelling. *Plant Soil* 449, 343–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04473-9>
- Fischer, H.S., 2015. On the combination of species cover values from different vegetation layers. *Appl. Veg. Sci.* 18, 169–170. <https://doi.org/10.1111/avsc.12130>
- Flombaum, P., Sala, O.E., 2007. A non-destructive and rapid method to estimate biomass and aboveground net primary production in arid environments. *J. Arid Environ.* 69, 352–358. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.09.008>
- Fotelli, M.N., Geßler, A., Peuke, A.D., Rennenberg, H., 2001. Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and  $\delta^{13}\text{C}$  composition. *New Phytol.* 151, 427–435. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00186.x>
- Fotelli, M.N., Rennenberg, H., Geßler, A., 2002. Effects of Drought on the Competitive Interference of an Early Successional Species (*Rubus fruticosus*) on *Fagus sylvatica* L. Seedlings: <sup>15</sup>N Uptake and Partitioning, Responses of Amino Acids and other N Compounds. *Plant Biol.* 4, 311–320. <https://doi.org/10.1055/s-2002-32334>
- Fourcade, Y., Besnard, A.G., Secondi, J., 2018. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 245–256. <https://doi.org/10.1111/geb.12684>
- France Bois Forêt, 2021. Vergers à graines : un espoir face au changement climatique. *Fr. Bois For.* URL <https://franceboisforet.fr/2021/06/22/vergers-a-graines-un-espoir-face-au-changement-climatique/> (accessed 10.19.22).
- Franco, A.C., Nobel, P.S., 1989. Effect of Nurse Plants on the Microhabitat and Growth of Cacti. *J. Ecol.* 77, 870–886. <https://doi.org/10.2307/2260991>

- Freeman, E.A., Moisen, G.G., 2008. A comparison of the performance of threshold criteria for binary classification in terms of predicted prevalence and kappa. *Ecol. Model.* 217, 48–58. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.05.015>
- Frochot, H., Gama, A., Nouveau, M., Wehrlen, G., Armand, G., 2002. Managing Accompanying Vegetation - Current Status and Outlook. *Rev. for. Fr* 54, 505–520.
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D.C., Sutton-Grier, A.E., Williams, L., Wright, J., 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol. Rev.* 92, 1156–1173. <https://doi.org/10.1111/brv.12275>
- Gardiner, E.S., Hodges, J.D., 1996. Physiological, morphological and growth responses to rhizosphere hypoxia by seedlings of North American bottomland oaks. *Ann. Sci. For.* 53, 303–316. <https://doi.org/10.1051/forest:19960213>
- Gargominy, O., Tercerie, S., Régnier, C., Ramage, T., Dupont, P., Daszkiewicz, P., Poncet, L., 2019. TAXREF v13, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion (Rapport Patrinat). UMS Patrimoine Naturel.
- Gaston, K.J., 1996. The Multiple Forms of the Interspecific Abundance-Distribution Relationship. *Oikos* 76, 211–220. <https://doi.org/10.2307/3546192>
- Gaudet, C.L., Keddy, P.A., 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* 334, 242–243. <https://doi.org/10.1038/334242a0>
- Gaudio, N., 2010. Interactions pour la lumière entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois au sein d'un écosystème forestier : application à la régénération du pin sylvestre en peuplement mélangé chêne sessile - pin sylvestre (These de doctorat). Orléans.
- Gaudio, N., Balandier, P., Dumas, Y., Ginisty, C., 2011a. Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *For. Ecol. Manag.* 261, 489–498. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.034>
- Gaudio, N., Balandier, P., Marquier, A., 2008. Light-dependent development of two competitive species (*Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*) colonizing gaps in temperate forest. *Ann. For. Sci.* 65, 104–104. <https://doi.org/10.1051/forest:2007076>
- Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., Ginisty, C., 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, 77–89. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0403-2>
- Gaudry, J., Brault, S., Duez, F., 2017. La problématique hanneton en forêt : synthèse des connaissances 2013-2016 Forêts publiques de l'Oise.
- Gégout, J.-C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B., 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *J. Veg. Sci.* 16, 257–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02363.x>
- Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Houllier, F., Pierrat, J.-C., 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *J. Veg. Sci.* 14, 55–62. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02127.x>
- George, L.O., Bazzaz, F.A., 1999. The Fern Understory as an Ecological Filter: Growth and Survival of Canopy-Tree Seedlings. *Ecology* 80, 846–856. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[0846:TFUAAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[0846:TFUAAE]2.0.CO;2)

- Ghorbani, J., Duc, M.G.L., McAllister, H.A., Pakeman, R.J., Marrs, R.H., 2006. Effects of the litter layer of *Pteridium aquilinum* on seed banks under experimental restoration. *Appl. Veg. Sci.* 9, 127–136. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2006.tb00662.x>
- GIEC, 2014. Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer]. Genève, Suisse.
- Gilmartin-Thomas, J.F., Liew, D., Hopper, I., 2018. Observational studies and their utility for practice. *Aust Prescr* 41, 82–85. <https://doi.org/10.18773/austprescr.2018.017>
- Gis Sol, 2013. The state of the soils in France. A synthesis.
- Gjerstad, D.H., Barber, B.L., 1987. Forest Vegetation Problems in the South, in: Walstad, J.D., Kuch, P.J. (Eds.), *Forest Vegetation Management for Conifer Production*. Wiley-Interscience, New York, pp. 55–76.
- Gleason, H.A., 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bull. Torrey Bot. Club* 53, 7–26. <https://doi.org/10.2307/2479933>
- Gobin, R., 2014. Contribution relative de la végétation du sous-bois dans la consommation en eau des placettes forestières soumises aux changements de climat et de pratiques.
- Gobin, R., Korboulewsky, N., Dumas, Y., Balandier, P., 2015. Transpiration of four common understorey plant species according to drought intensity in temperate forests. *Ann. For. Sci.* 72, 1053–1064. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0510-9>
- Godefroid, S., Koedam, N., 2004. Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biol. Conserv.* 119, 207–217. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.11.009>
- Goldberg, D.E., 1990. Components of resource competition in plant communities., in: Grace, J.B., Tilman, D. (Eds.), *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, Inc., San Diego, California, pp. 27–49.
- Goldberg, D.E., Landa, K., 1991. Competitive Effect and Response: Hierarchies and Correlated Traits in the Early Stages of Competition. *J. Ecol.* 79, 1013–1030. <https://doi.org/10.2307/2261095>
- Gommers, C.M.M., Visser, E.J.W., Onge, K.R.S., Voeselek, L.A.C.J., Pierik, R., 2013. Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends Plant Sci.* 18, 65–71. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.008>
- Gosselin, M., Fourcin, D., Dumas, Y., Gosselin, F., Korboulewsky, N., Toïgo, M., Vallet, P., 2017. Influence of forest tree species composition on bryophytic diversity in mixed and pure pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) stands. *For. Ecol. Manag.* 406, 318–329. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.067>
- Gourié, C., 2004. Contribution à l'inventaire de sites colonisés par des espèces végétales invasives en Bretagne : les résultats de l'enquête. *E.R.I.C.A.* 3–18.
- Greenwald, A.G., Gonzalez, R., Harris, R.J., Guthrie, D., 1996. Effect sizes and p values: what should be reported and what should be replicated? *Psychophysiology* 33, 175–183. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1996.tb02121.x>
- Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34, 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Gschwantner, T., Alberdi, I., Balázs, A., Bauwens, S., Bender, S., Borota, D., Bosela, M., Bouriaud, O., Cañellas, I., Donis, J., Freudenschuß, A., Hervé, J.-C., Hladnik, D., Jansons, J., Kolozs, L., Korhonen, K.T., Kucera, M., Kulbokas, G., Kuliešis, A.,

- Lanz, A., Lejeune, P., Lind, T., Marin, G., Morneau, F., Nagy, D., Nord-Larsen, T., Nunes, L., Pantić, D., Paulo, J.A., Pikula, T., Redmond, J., Rego, F.C., Riedel, T., Saint-André, L., Šebeň, V., Sims, A., Skudnik, M., Solti, G., Tomter, S.M., Twomey, M., Westerlund, B., Zell, J., 2019. Harmonisation of stem volume estimates in European National Forest Inventories. *Ann. For. Sci.* 76, 1–23. <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0800-8>
- Guisan, A., Harrell, F.E., 2000. Ordinal response regression models in ecology. *J. Veg. Sci.* 11, 617–626. <https://doi.org/10.2307/3236568>
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135, 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Guynn, D.C.Jr., Guynn, S.T., Wigley, T.B., Miller, D.A., 2004. Herbicides and forest biodiversity—what do we know and where do we go from here? *Wildl. Soc. Bull.* 32, 1085–1092. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2004\)032\[1085:HAFBDW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2004)032[1085:HAFBDW]2.0.CO;2)
- Hanewinkel, M., Hummel, S., Albrecht, A., 2011. Assessing natural hazards in forestry for risk management: a review. *Eur. J. For. Res.* 130, 329–351. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0392-1>
- Harmer, R., 1994. Natural Regeneration of Broadleaved Trees in Britain: II Seed Production and Predation. *For. Int. J. For. Res.* 67, 275–286. <https://doi.org/10.1093/forestry/67.4.275-a>
- Harmer, R., Boswell, R., Robertson, M., 2005. Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood. *For. Int. J. For. Res.* 78, 21–32. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi003>
- Harmer, R., Kiewitt, A., Morgan, G., 2012. Can overstorey retention be used to control bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) during regeneration of forests? *For. Int. J. For. Res.* 85, 135–144. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpr066>
- Harmer, R., Kiewitt, A., Morgan, G., Gill, R., 2010. Does the development of bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) facilitate the growth and establishment of tree seedlings in woodlands by reducing deer browsing damage? *For. Int. J. For. Res.* 83, 93–102. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp032>
- Harmer, R., Morgan, G., 2007. Development of *Quercus robur* advance regeneration following canopy reduction in an oak woodland. *For. Int. J. For. Res.* 80, 137–149. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm006>
- Harrell, F., 2001. *Regression Modeling Strategies: With Applications to Linear Models, Logistic Regression, and Survival Analysis*, Springer Series in Statistics. Springer-Verlag, New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3462-1>
- Haysom, K.A., Murphy, S.T., 2003. The status of invasiveness of forest tree species outside their natural habitat: a global review and discussion paper. *For. Health Biosecurity Work. Pap.*
- He, Q., Bertness, M.D., Altieri, A.H., 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecol. Lett.* 16, 695–706. <https://doi.org/10.1111/ele.12080>
- Hedwall, P.-O., Brunet, J., Nordin, A., Bergh, J., 2013. Changes in the abundance of keystone forest floor species in response to changes of forest structure. *J. Veg. Sci.* 24, 296–306. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01457.x>

- Hedwall, P.-O., Nordin, A., Brunet, J., Bergh, J., 2010. Compositional changes of forest-floor vegetation in young stands of Norway spruce as an effect of repeated fertilisation. *For. Ecol. Manag.* 259, 2418–2425. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.03.018>
- Hegetschweiler, K.T., Fischer, C., Moretti, M., Hunziker, M., 2020. Integrating data from National Forest Inventories into socio-cultural forest monitoring – a new approach. *Scand. J. For. Res.* 35, 274–285. <https://doi.org/10.1080/02827581.2020.1799066>
- Hengeveld, R., Haeck, J., 1982. The Distribution of Abundance. I. Measurements. *J. Biogeogr.* 9, 303–316. <https://doi.org/10.2307/2844717>
- Hervé, J.-C., 2016. France, in: Vidal, C., Alberdi, I., Hernández, L., Redmond, J.J. (Eds.), *National Forest Inventories: Assessment of Wood Availability and Use*. Springer International Publishing, pp. 285–404. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-44015-6>
- Higgins, S.I., Larcombe, M.J., Beeton, N.J., Conradi, T., Nottebrock, H., 2020. Predictive ability of a process-based versus a correlative species distribution model. *Ecol. Evol.* 10, 11043–11054. <https://doi.org/10.1002/ece3.6712>
- Hillel, D., 2003. *Introduction to Environmental Soil Physics*. Elsevier.
- Hoffmann, W.A., Geiger, E.L., Gotsch, S.G., Rossatto, D.R., Silva, L.C.R., Lau, O.L., Haridasan, M., Franco, A.C., 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecol. Lett.* 15, 759–768. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x>
- Holmes, T.P., Aukema, J.E., Holle, B.V., Liebhold, A., Sills, E., 2009. Economic Impacts of Invasive Species in Forests. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1162, 18–38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2009.04446.x>
- Homagain, K., Shahi, C., Luckai, N., Leitch, M., Bell, F.W., 2011. Benefit–cost Analysis of Vegetation Management Alternatives: An Ontario Case Study. *For. Chron.* <https://doi.org/10.5558/tfc2011-013>
- Hörnberg, G., Ohlson, M., Zackrisson, O., 2011. Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Can. J. For. Res.* <https://doi.org/10.1139/x97-045>
- Hornung, R., 2021. Ordinal Forests: Prediction and Variable Ranking with Ordinal Target Variables. R package version 2.4-2.
- Horsley, S.B., 1985. Reforestation of Orchard Stands and Savannahs on Pennsylvania's Allegheny Plateau. *North. J. Appl. For.* 2, 22–26. <https://doi.org/10.1093/njaf/2.1.22>
- Hosmer, D.W.Jr., Lemeshow, S., Sturdivant, R.X., 2013. Assessing the Fit of the Model, in: *Applied Logistic Regression*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 153–225. <https://doi.org/10.1002/9781118548387.ch5>
- Humphrey, J.W., Swaine, M.D., 1997. Factors Affecting the Natural Regeneration of *Quercus* in Scottish Oakwoods. I. Competition from *Pteridium Aquilinum*. *J. Appl. Ecol.* 34, 577–584. <https://doi.org/10.2307/2404908>
- Huston, M., Smith, T., 1987. Plant Succession: Life History and Competition. *Am. Nat.* 130, 168–198.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>

- IGN, 2021a. Le Mémento. Inventaire forestier. Edition 2021. Institut national de l'information géographique et forestière.
- IGN, 2021b. État et évolution des forêts françaises métropolitaines. Indicateurs de gestion durable 2020.
- IGN, 2019. Le Mémento. Inventaire forestier. Edition 2019. Institut national de l'information géographique et forestière.
- IGN, 2018. Un inventaire forestier annuel sur l'ensemble de la France métropolitaine. Nogent-sur-Vernisson.
- IGN, 2011. Une nouvelle partition écologique et forestière du territoire métropolitain : les sylvoécotérritoires (SER). Synthèse Périodique Inventaire For. 16.
- Irvine, K.M., Rodhouse, T.J., Keren, I.N., 2016. Extending Ordinal Regression with a Latent Zero-Augmented Beta Distribution. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 21, 619–640. <https://doi.org/10.1007/s13253-016-0265-2>
- Irvine, K.M., Wright, W.J., Shanahan, E.K., Rodhouse, T.J., 2019. Cohesive framework for modelling plant cover class data. *Methods Ecol. Evol.* 10, 1749–1760. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13262>
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S., Loreau, M., 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477, 199–202. <https://doi.org/10.1038/nature10282>
- Iverson, L.R., Prasad, A.M., Matthews, S.N., Peters, M., 2008. Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios. *For. Ecol. Manag., Forest landscape modeling - Approaches and applications* 254, 390–406. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.023>
- Jacobs, D.F., Oliet, J.A., Aronson, J., Bolte, A., Bullock, J.M., Donoso, P.J., Landhäuser, S.M., Madsen, P., Peng, S., Rey-Benayas, J.M., Weber, J.C., 2015. Restoring forests: What constitutes success in the twenty-first century? *New For.* 46, 601–614. <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9513-5>
- Jacquemart, A.-L., Vervoort, A., Lhoir, P., Vanparrys, V., Dassonville, N., Saad, L., Vanderhoeven, S., Mahy, G., Cawoy, V., 2009. Invasions biologiques: un peu de vocabulaire. *Silva Belg.*
- Jactel, Branco, Duncker, Gardiner, Grodzki, Langstrom, Moreira, Netherer, Nicoll, Orazio, Piou, Schelhaas, Tojic, 2012. A Multicriteria Risk Analysis to Evaluate Impacts of Forest Management Alternatives on Forest Health in Europe. *Ecol. Soc.* 17. <https://doi.org/10.5751/ES-04897-170452>
- Jactel, H., Koricheva, J., Castagnyrol, B., 2019. Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Curr. Opin. Insect Sci., Global change biology • Molecular Physiology* 35, 103–108. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.010>
- Jactel, H., Nicoll, B.C., Branco, M., Gonzalez-Olabarria, J.R., Grodzki, W., Långström, B., Moreira, F., Netherer, S., Orazio, C., Piou, D., Santos, H., Schelhaas, M.J., Tojic, K., Vodde, F., 2009. The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Ann. For. Sci.* 66, 701–701. <https://doi.org/10.1051/forest/2009054>
- Jenkins, M., Schaap, B., 2018. Forest Ecosystem Services.
- Jensen, A.M., 2011. Effects of facilitation and competition on oak seedlings (Doctoral thesis).



- Jensen, A.M., Götmark, F., Löf, M., 2012a. Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: A field experiment. *For. Ecol. Manag.* 266, 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.022>
- Jensen, A.M., Löf, M., Witzell, J., 2012b. Effects of competition and indirect facilitation by shrubs on *Quercus robur* saplings. *Plant Ecol.* 213, 535–543.
- Jiménez-Valverde, A., 2012. Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 498–507. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00683.x>
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M., Hortal, J., 2009. The effect of prevalence and its interaction with sample size on the reliability of species distribution models. *Community Ecol.* 10, 196–205. <https://doi.org/10.1556/ComEc.10.2009.2.9>
- Journé, V., Barnagaud, J.-Y., Bernard, C., Crochet, P.-A., Morin, X., 2020. Correlative climatic niche models predict real and virtual species distributions equally well. *Ecology* 101, e02912. <https://doi.org/10.1002/ecy.2912>
- Julve, P., 1998. *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France.* Version : 27 avril 2020.
- Käber, Y., Meyer, P., Stillhard, J., De Lombaerde, E., Zell, J., Stadelmann, G., Bugmann, H., Bigler, C., 2021. Tree recruitment is determined by stand structure and shade tolerance with uncertain role of climate and water relations. *Ecol. Evol.* 11, 12182–12203. <https://doi.org/10.1002/ece3.7984>
- Kaplan, R.M., Chambers, D.A., Glasgow, R.E., 2014. Big Data and Large Sample Size: A Cautionary Note on the Potential for Bias. *Clin. Transl. Sci.* 7, 342–346. <https://doi.org/10.1111/cts.12178>
- Kaplan, S., Garrick, B.J., 1981. On The Quantitative Definition of Risk. *Risk Anal.* 1, 11–27. <https://doi.org/10.1111/j.1539-6924.1981.tb01350.x>
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., Cornelissen, J.H.C., Violle, C., Harrison, S.P., Van BODEGOM, P.M., Reichstein, M., Enquist, B.J., Soudzilovskaia, N.A., Ackerly, D.D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T.R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C.C., Blonder, B., Bond, W.J., Bradstock, R., Bunker, D.E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J.Q., Chapin Iii, F.S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Dobrin, B.H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W.F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G.T., Fyllas, N.M., Gallagher, R.V., Green, W.A., Gutierrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Hodgson, J.G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C.A., Kerkhoff, A.J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T.D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S.L., Lloyd, J., Llusià, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M.D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B.E., Messier, J., Moles, A.T., Müller, S.C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nöllert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J., Onipchenko, V.G., Onoda, Y., Ordoñez, J., Overbeck, G., Ozinga, W.A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J.G., Peñuelas, J., Phillips, O.L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K.,

- Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S.J., Yguel, B., Zaehle, S., Zanne, A.E., Wirth, C., 2011. TRY – a global database of plant traits. *Glob. Change Biol.* 17, 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Kearney, M., Porter, W., 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecol. Lett.* 12, 334–350. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x>
- Keeley, J.E., Rundel, P.W., 2005. Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. *Ecol. Lett.* 8, 683–690. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00767.x>
- Kees, G., 2008. Using Subsoiling To Reduce Soil Compaction (No. 0834–2828– MTDC). United States Department of Agriculture Forest Service Technology & Development Program.
- Kerns, B.K., Ohmann, J.L., 2004. Evaluation and prediction of shrub cover in coastal Oregon forests (USA). *Ecol. Indic.* 4 83-98 4, 83–98.
- Kil, J.-H., Shim, K.-C., Lee, H.-J., 2004. Assessing Ecological Risk of Invasive Alien Plants in South Korea<sup>1</sup>. *Weed Technol.* 18, 1490–1492. [https://doi.org/10.1614/0890-037X\(2004\)018\[1490:AEROIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0890-037X(2004)018[1490:AEROIA]2.0.CO;2)
- Kilpeläinen, H., Salminen, O., Härkönen, K., Miina, J., Kurttila, M., 2018. Integrating bilberry yields into regional long-term forest scenario analyses. *Scand. J. For. Res.* 33, 378–386. <https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1407821>
- Kirby, K. j., Thomas, R. c., 2000. Changes in the ground flora in Wytham Woods, southern England from 1974 to 1991 – implications for nature conservation. *J. Veg. Sci.* 11, 871–880. <https://doi.org/10.2307/3236557>
- Kolo, H., Ankerst, D., Knoke, T., 2017. Predicting natural forest regeneration: a statistical model based on inventory data. *Eur. J. For. Res.* 136, 923–938. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1080-1>
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M., 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct. Ecol.* 29, 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Kron, W., 2005. Flood Risk = Hazard • Values • Vulnerability. *Water Int.* 30, 58–68. <https://doi.org/10.1080/02508060508691837>
- Kudo, G., Ida, T.Y., Tani, T., 2008. Linkages Between Phenology, Pollination, Photosynthesis, and Reproduction in Deciduous Forest Understory Plants. *Ecology* 89, 321–331. <https://doi.org/10.1890/06-2131.1>
- Kuiters, A.T., Slim, P.A., 2003. Tree colonisation of abandoned arable land after 27 years of horse-grazing: the role of bramble as a facilitator of oak wood regeneration. *For. Ecol. Manag., Forest Dynamics and Ungulate Herbivory : From Leaf to Landscape* 181, 239–251. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00136-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00136-1)
- Kullberg, Y., Bergström, R., 2001. Winter Browsing by Large Herbivores on Planted Deciduous Seedlings in Southern Sweden. *Scand. J. For. Res.* 16, 371–378. <https://doi.org/10.1080/02827580117385>
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D.A., Hui, F., Kooyman, R.M., Laughlin, D.C., Poorter, L., Vanderwel, M., Vieilledent, G., Wright, S.J., Aiba, M., Baraloto, C., Caspersen, J., Cornelissen, J.H.C., Gourlet-Fleury, S., Hanewinkel, M., Hérault, B., Kattge, J., Kurokawa, H., Onoda, Y., Peñuelas, J., Poorter, H., Uriarte, M., Richardson, S., Ruiz-Benito, P., Sun, I.-F., Ståhl, G., Swenson, N.G., Thompson, J., Westerlund, B., Wirth, C., Zavala, M.A., Zeng, H., Zimmerman, J.K., Zimmermann, N.E., Westoby,

- M., 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529, 204–207. <https://doi.org/10.1038/nature16476>
- Laurent, L., Mårell, A., Korboulewsky, N., Saïd, S., Balandier, P., 2017. How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients? *For. Ecol. Manag.* 391, 239–245. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.003>
- le Roux, P.C., Lenoir, J., Pellissier, L., Wisz, M.S., Luoto, M., 2013. Horizontal, but not vertical, biotic interactions affect fine-scale plant distribution patterns in a low-energy system. *Ecology* 94, 671–682. <https://doi.org/10.1890/12-1482.1>
- Leban, J.M., Bontemps, J.-D., 2016. Editorial: “Forest Inventories at the European level.” *Ann. For. Sci.* 73, 789–792. <https://doi.org/10.1007/s13595-016-0586-x>
- Lenoble, F., Broyer, C., 1945. Sur la distribution du *Buxus sempervirens* L. en France. *Bull. Société Bot. Fr.* 92, 118–131. <https://doi.org/10.1080/00378941.1945.10834422>
- Lhotka, J.M., Loewenstein, E.F., 2006. Indirect measures for characterizing light along a gradient of mixed-hardwood riparian forest canopy structures. *For. Ecol. Manag.* 226, 310–318. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.043>
- Li, X., Wang, Y., 2013. Applying various algorithms for species distribution modelling. *Integr. Zool.* 8, 124–135. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12000>
- Ligot, G., Balandier, P., Fayolle, A., Lejeune, P., Claessens, H., 2013. Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. *For. Ecol. Manag.* 304, 391–398. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.050>
- Likert, R., 1932. A technique for the measurement of attitudes. *Arch. Psychol.* 22, 5–55.
- Linder, H.P., Bykova, O., Dyke, J., Etienne, R.S., Hickler, T., Kühn, I., Marion, G., Ohlemüller, R., Schymanski, S.J., Singer, A., 2012. Biotic modifiers, environmental modulation and species distribution models. *J. Biogeogr.* 39, 2179–2190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02705.x>
- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P., Pearson, R.G., 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28, 385–393. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x>
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A., Real, R., 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 145–151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>
- Löf, M., Barrere, J., Engman, M., Petersson, L.K., Villalobos, A., 2021. The influence of fencing on seedling establishment during reforestation of oak stands: a comparison of artificial and natural regeneration techniques including costs. *Eur. J. For. Res.* 140, 807–817. <https://doi.org/10.1007/s10342-021-01369-w>
- Löf, M., Dey, D.C., Navarro, R.M., Jacobs, D.F., 2012. Mechanical site preparation for forest restoration. *New For.* 43, 825–848. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9332-x>
- Lonsdale, W.M., 2011. Risk Assessment and Prioritization. *Encycl. Biol. Invasions.*
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433–438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Lortie, C.J., Callaway, R.M., 2006. Re-Analysis of Meta-Analysis: Support for the Stress-Gradient Hypothesis. *J. Ecol.* 94, 7–16.

- Loustau, D., Cochard, H.H., Sartore, M., Guédon, M., 1991. Utilisation d'une chambre de transpiration portable pour l'estimation de l'évapotranspiration d'un sous-bois de pin maritime à molinie (*Molinia coerulea* (L.) Moench). *Ann. Sci. For.* 48, 29–45.
- Maciejewski, L., Pinto, P.E., Wurpillot, S., Drapier, J., Cadet, S., Muller, S., Agou, P., Renaux, B., Gégout, J.-C., 2020. Vegetation unit assignments: phytosociology experts and classification programs show similar performance but low convergence. *Appl. Veg. Sci.* 23, 698–709. <https://doi.org/10.1111/avsc.12516>
- Maestre, F.T., Valladares, F., Reynolds, J.F., 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant–plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *J. Ecol.* 94, 17–22. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01089.x>
- Maestre, F.T., Valladares, F., Reynolds, J.F., 2005. Is the Change of Plant-Plant interactions with Abiotic Stress Predictable? A Meta-Analysis of Field Results in Arid Environments. *J. Ecol.* 93, 748–757.
- Mäkelä, A., Landsberg, J., Ek, A.R., Burk, T.E., Ter-Mikaelian, M., Agren, G.I., Oliver, C.D., Puttonen, P., 2000. Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. *Tree Physiol.* 20, 289–298. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.5-6.289>
- Mallik, A.U., 2003. Conifer Regeneration Problems in Boreal and Temperate Forests with Ericaceous Understory: Role of Disturbance, Seedbed Limitation, and Keytstone Species Change. *Crit. Rev. Plant Sci.* 22, 341–366. <https://doi.org/10.1080/713610860>
- Maltamo, M., 2021. 100 years of national forest inventories. *Silva Fenn.* 55, 1–2.
- Marcelino, V.R., Verbruggen, H., 2015. Ecological niche models of invasive seaweeds. *J. Phycol.* 51, 606–620. <https://doi.org/10.1111/jpy.12322>
- Mårell, A., 2020. bagsFR: Hunting bag statistics in France (1973-2017). R package version 1.0.0.
- Marrs, R.H., Le Duc, M.G., Smart, S.M., Kirby, K.J., Bunce, R.G.H., Corney, P.M., 2010. Aliens or natives: who are the ‘thugs’ in British woods? *Kew Bull.* 65, 583–594. <https://doi.org/10.1007/s12225-010-9237-9>
- Marrs, R.H., Watt, A.S., 2006. Biological Flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *J. Ecol.* 94, 1272–1321. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01177.x>
- Marschall, M., Proctor, M.C.F., 2004. Are Bryophytes Shade Plants? Photosynthetic Light Responses and Proportions of Chlorophyll a, Chlorophyll b and Total Carotenoids. *Ann. Bot.* 94, 593–603. <https://doi.org/10.1093/aob/mch178>
- Martens, S.N., Breshears, D.D., Meyer, C.W., 2000. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecol. Model.* 126, 79–93. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(99\)00188-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(99)00188-X)
- Mauri, A., Strona, G., San-Miguel-Ayanz, J., 2017. EU-Forest, a high-resolution tree occurrence dataset for Europe. *Sci. Data* 4, 160123. <https://doi.org/10.1038/sdata.2016.123>
- McCarthy, N., Bentsen, N.S., Willoughby, I., Balandier, P., 2011. The state of forest vegetation management in Europe in the 21st century. *Eur. J. For. Res.* 130, 7–16. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0429-5>

- McNellie, M.J., Dorrough, J., Oliver, I., 2019. Species abundance distributions should underpin ordinal cover-abundance transformations. *Appl. Veg. Sci.* 22, 361–372. <https://doi.org/10.1111/avsc.12437>
- Mendes, P., Velazco, S.J.E., Andrade, A.F.A. de, De Marco, P., 2020. Dealing with overprediction in species distribution models: How adding distance constraints can improve model accuracy. *Ecol. Model.* 431, 109180. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109180>
- Metcalf, D.J., 2005. *Hedera helix* L. *J. Ecol.* 93, 632–648. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01021.x>
- Meyer, C., Weigelt, P., KrefT, H., 2016. Multidimensional biases, gaps and uncertainties in global plant occurrence information. *Ecol. Lett.* 19, 992–1006. <https://doi.org/10.1111/ele.12624>
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Miquel, J.-C., 2020. Modélisation des effets de la compétition interspécifique et des pratiques sylvicoles sur la croissance de jeunes plants forestiers. (phdthesis). AgroParisTech.
- Mölder, A., Sennhenn-Reulen, H., Fischer, C., Rumpf, H., Schönfelder, E., Stockmann, J., Nagel, R.-V., 2019. Success factors for high-quality oak forest (*Quercus robur*, *Q. petraea*) regeneration. *For. Ecosyst.* 6, 49. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0206-y>
- Monteiro-Henriques, T., Fernandes, P.M., 2018. Regeneration of Native Forest Species in Mainland Portugal: Identifying Main Drivers. *Forests* 9, 694. <https://doi.org/10.3390/f9110694>
- Mountford, E.P., Savill, P.S., Bebb, D.P., 2006. Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. *For. Int. J. For. Res.* 79, 389–408. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpl024>
- Muhamed, H., Touzard, B., Le Bagousse-Pinguet, Y., Michalet, R., 2013. The role of biotic interactions for the early establishment of oak seedlings in coastal dune forest communities. *For. Ecol. Manag.* 297, 67–74. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.023>
- Newmaster, S.G., Parker, W.C., Bell, F.W., Paterson, J.M., 2007. Effects of forest floor disturbances by mechanical site preparation on floristic diversity in a central Ontario clearcut. *For. Ecol. Manag.* 246, 196–207. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.058>
- Newton, M., McCormack, M.L.JR., Sajdak, R.L., Walstad, J.D., 1987. Forest Vegetation Problems in the Northeast and Lake States/Provinces, in: Walstad, J.D., Kuch, P.J. (Eds.), *Forest Vegetation Management for Conifer Production*. Wiley-Interscience, New York, pp. 77–104.
- Nielsen, S.E., Dennett, J.M., Bater, C.W., 2020. Predicting Occurrence, Abundance, and Fruiting of a Cultural Keystone Species to Inform Landscape Values and Priority Sites for Habitat Enhancements. *Forests* 11, 783. <https://doi.org/10.3390/f11070783>
- Nielsen, S.E., Johnson, C.J., Heard, D.C., Boyce, M.S., 2005. Can models of presence-absence be used to scale abundance? Two case studies considering extremes in life

- history. *Ecography* 28, 197–208. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04002.x>
- Nieto-Lugilde, D., Lenoir, J., Abdulhak, S., Aeschmann, D., Dullinger, S., Gégout, J.-C., Guisan, A., Pauli, H., Renaud, J., Theurillat, J.-P., Thuiller, W., Van Es, J., Vittoz, P., Willner, W., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N.E., Svenning, J.-C., 2015. Tree cover at fine and coarse spatial grains interacts with shade tolerance to shape plant species distributions across the Alps. *Ecography* 38, 578–589. <https://doi.org/10.1111/ecog.00954>
- Niinemets, Ü., 2010. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecol. Res.* 25, 693–714. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0712-4>
- Ninyerola, M., Pons, X., Roure, J.M., 2000. A methodological approach of climatological modelling of air temperature and precipitation through GIS techniques. *Int. J. Climatol.* 20, 1823–1841. [https://doi.org/10.1002/1097-0088\(20001130\)20:14<1823::AID-JOC566>3.0.CO;2-B](https://doi.org/10.1002/1097-0088(20001130)20:14<1823::AID-JOC566>3.0.CO;2-B)
- ONF, 2019. Zéro phyto en forêt publique. Commun. Presse.
- Onukwugha, E., Bergtold, J., Jain, R., 2015. A Primer on Marginal Effects—Part II: Health Services Research Applications. *PharmacoEconomics* 33, 97–103. <https://doi.org/10.1007/s40273-014-0224-0>
- Pages, J.-P., Michalet, R., 2003. A test of the indirect facilitation model in a temperate hardwood forest of the northern French Alps. *J. Ecol.* 91, 932–940. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00825.x>
- Paoletti, E., Schaub, M., Matyssek, R., Wieser, G., Augustaitis, A., Bastrup-Birk, A.M., Bytnerowicz, A., Günthardt-Goerg, M.S., Müller-Starck, G., Serengil, Y., 2010. Advances of air pollution science: From forest decline to multiple-stress effects on forest ecosystem services. *Environ. Pollut., Advances of air pollution science: from forest decline to multiple-stress effects on forest ecosystem services* 158, 1986–1989. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.11.023>
- Pausas, J.G., Bond, W.J., 2020. Alternative Biome States in Terrestrial Ecosystems. *Trends Plant Sci.* 25, 250–263. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.11.003>
- Pearce, J., Ferrier, S., 2001. The practical value of modelling relative abundance of species for regional conservation planning: a case study. *Biol. Conserv.* 98, 33–43. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00139-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00139-7)
- Pecchi, M., Marchi, M., Burton, V., Giannetti, F., Moriondo, M., Bernetti, I., Bindi, M., Chirici, G., 2019. Species distribution modelling to support forest management. A literature review. *Ecol. Model.* 411, 108817. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2019.108817>
- Perot, T., Mårell, A., Korboulewsky, N., Seigner, V., Balandier, P., 2017. Modeling and predicting solar radiation transmittance in mixed forests at a within-stand scale from tree species basal area. *For. Ecol. Manag.* 390, 127–136. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.023>
- Peterson, C.H., 1984. Does a Rigorous Criterion for Environmental Identity Preclude the Existence of Multiple Stable Points? *Am. Nat.* 124, 127–133.
- Petrie, M.D., Bradford, J.B., Hubbard, R.M., Lauenroth, W.K., Andrews, C.M., Schlaepfer, D.R., 2017. Climate change may restrict dryland forest regeneration in the 21st century. *Ecology* 98, 1548–1559. <https://doi.org/10.1002/ecy.1791>

- Piedallu, C., Gégout, J.-C., 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. *Ann. For. Sci.* 64, 899–909. <https://doi.org/10.1051/forest:2007072>
- Piedallu, C., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F., Seynave, I., 2016. Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. *J. Veg. Sci.* 27, 387–399. <https://doi.org/10.1111/jvs.12370>
- Pinheiro, J., Bates, D., 2000. Appendix C. A collection of Self-Starting Nonlinear Regression Models, in: *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*, Statistics and Computing. Springer-Verlag, New York. <https://doi.org/10.1007/b98882>
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team, 2020. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*.
- Pinto, P.E., Dupouey, J.-L., Hervé, J.-C., Legay, M., Wurpillot, S., Montpied, P., Gégout, J.-C., 2016. Optimizing the bioindication of forest soil acidity, nitrogen and mineral nutrition using plant species. *Ecol. Indic.* 71, 359–367. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.05.047>
- Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Tignor, M.M.B., Poloczanska, E.S., Mintenbeck, K., Alegría, A., Craig, M., Langsdorf, S., Löschke, S., Möller, V., Okem, A., Rama, B. (Eds.), 2022. IPCC, 2022: Summary for Policymakers, in: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, p. 34.
- Poschenrieder, W., Biber, P., Pretzsch, H., 2018. An Inventory-Based Regeneration Biomass Model to Initialize Landscape Scale Simulation Scenarios. *Forests* 9, 212. <https://doi.org/10.3390/f9040212>
- Powell, M.R., 2004. Risk Assessment for Invasive Plant Species. *Weed Technol.* 18, 1305–1308. [https://doi.org/10.1614/0890-037X\(2004\)018\[1305:RAFIPS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0890-037X(2004)018[1305:RAFIPS]2.0.CO;2)
- Pramanik, M., Paudel, U., Mondal, B., Chakraborti, S., Deb, P., 2018. Predicting climate change impacts on the distribution of the threatened *Garcinia indica* in the Western Ghats, India. *Clim. Risk Manag.* 19, 94–105. <https://doi.org/10.1016/j.crm.2017.11.002>
- Proctor, M.C.F., Oliver, M.J., Wood, A.J., Alpert, P., Stark, L.R., Cleavitt, N.L., Mishler, B.D., 2007. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *The Bryologist* 110, 595–621. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2007\)110\[595:DIBAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[595:DIBAR]2.0.CO;2)
- Pulliam, H. r., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* 3, 349–361. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>
- Qiao, H., Soberón, J., Peterson, A.T., 2015. No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods Ecol. Evol.* 6, 1126–1136. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12397>
- R Core Team, 2020. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Ramirez, J.I., Jansen, P.A., Poorter, L., 2018. Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: A semi-quantitative review. *For. Ecol. Manag.* 424, 406–419. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.016>
- Ratnayake, S.S., Kariyawasam, C.S., Kumar, L., Hunter, D., Liyanage, A.S.U., 2021. Potential distribution of crop wild relatives under climate change in Sri Lanka:

- implications for conservation of agricultural biodiversity. *Curr. Res. Environ. Sustain.* 3, 100092. <https://doi.org/10.1016/j.crsust.2021.100092>
- Raunkiær, C., Gilbert-Carter, H., Fausbøll, A., Tansley, A.G., 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*; The Clarendon Press, Oxford.
- Raymond, C.M., Fazey, I., Reed, M.S., Stringer, L.C., Robinson, G.M., Evely, A.C., 2010. Integrating local and scientific knowledge for environmental management. *J. Environ. Manage.* 91, 1766–1777. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.03.023>
- Repo, T., Heiskanen, J., Sutinen, M.-L., Sutinen, R., Lehto, T., 2017. The responses of Scots pine seedlings to waterlogging in a fine-textured till soil. *New For.* 48, 51–65. <https://doi.org/10.1007/s11056-016-9555-3>
- Richard, J.-B., 2011. *Caractérisation de la contrainte hydrique des sols à l'aide de cartes numériques pour prendre en compte les effets potentiels du changement climatique dans les catalogues de stations forestières : Applications aux plateaux calcaires de Lorraine, Champagne-Ardenne et Bourgogne (Mémoire de fin d'études)*. AgroParisTech.
- Richardson, B., Watt, M.S., Mason, E.G., Kriticos, D.J., 2006. Advances in modelling and decision support systems for vegetation management in young forest plantations. *For. Int. J. For. Res.* 79, 29–42. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi059>
- Rizzetto, S., 2017. *Prédiction de la sensibilité biogéochimique et écologique des écosystèmes forestiers français aux dépôts atmosphériques azotés dans un contexte de changement global (thesis)*. Toulouse, INPT.
- Robert, N., Vidal, C., Colin, A., Hervé, J.-C., Hamza, N., Cluzeau, C., 2010. France, in: Tomppo, E., Gschwantner, T., Lawrence, M., McRoberts, R.E. (Eds.), *National Forest Inventories*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 207–222. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3233-1>
- Robin, X., Turck, N., Hainard, A., Tiberti, N., Lisacek, F., Sanchez, J.-C., Müller, M., 2011. pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. *BMC Bioinformatics* 12, 77. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-77>
- Rodriguez, L.B., Torres Robles, S.S., Arturi, M.F., Zeberio, J.M., Grand, A.C.H., Gasparri, N.I., 2021. Plant cover as an estimator of above-ground biomass in semi-arid woody vegetation in Northeast Patagonia, Argentina. *J. Arid Land* 13, 918–933. <https://doi.org/10.1007/s40333-021-0083-4>
- Rousset, O., Lepart, J., 1999. Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *J. Veg. Sci.* 10, 493–502. <https://doi.org/10.2307/3237184>
- Royo, A., Carson, W.P., 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession.
- Royo, A.A., Carson, W.P., 2022. Stasis in forest regeneration following deer exclusion and understory gap creation: A 10-year experiment. *Ecol. Appl.* 32, e2569. <https://doi.org/10.1002/eap.2569>
- Sagarin, R.D., Gaines, S.D., Gaylord, B., 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends Ecol. Evol.* 21, 524–530. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.008>
- Saha, S., Kuehne, C., Kohnle, U., Brang, P., Ehring, A., Geisel, J., Leder, B., Muth, M., Petersen, R., Peter, J., Ruhm, W., Bauhus, J., 2012. Growth and quality of young oaks (*Quercus robur* and *Quercus petraea*) grown in cluster plantings in central



- Europe: A weighted meta-analysis. *For. Ecol. Manag.* 283, 106–118. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.021>
- Sakai, A., Larcher, W., 1987. Low Temperature and Frost as Environmental Factors, in: Sakai, A., Larcher, W. (Eds.), *Frost Survival of Plants: Responses and Adaptation to Freezing Stress*, Ecological Studies. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 1–20. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-71745-1\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-71745-1_1)
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596. <https://doi.org/10.1038/35098000>
- Scherrer, D., Guisan, A., 2019. Ecological indicator values reveal missing predictors of species distributions. *Sci. Rep.* 9, 3061. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39133-1>
- Schnitzer, S.A., Dalling, J.W., Carson, W.P., 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *J. Ecol.* 88, 655–666. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00489.x>
- Schreiner, M., Bauer, E.-M., Kollmann, J., 2000. Reducing predation of conifer seeds by clear-cutting *Rubus fruticosus* agg. in two montane forest stands. *For. Ecol. Manag.* 126, 281–290. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00100-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00100-0)
- Shen, C., Nelson, A.S., 2018. Natural conifer regeneration patterns in temperate forests across the Inland Northwest, USA. *Ann. For. Sci.* 75, 54. <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0724-8>
- Skovsgaard, J.P., O'Connor, E., Graversgaard, H.C., Hochbichler, E., Mohni, C., Nicolescu, V.-N., Niemistö, P., Pelleri, F., Spiecker, H., Štefančík, I., Övergaard, R., 2006. Procedures for forest experiments and demonstration plots. Presented at the COST E42 meeting, Denmark, p. 13.
- Soberón, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol. Lett.* 10, 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Soberon, J., Peterson, A.T., 2005. Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodivers. Inform.* 2. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- Ssali, F., Moe, S.R., Sheil, D., 2019. The differential effects of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) on germination and seedling performance of tree species in the African tropics. *Plant Ecol.* 220, 41–55. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0901-8>
- Ssali, F., Moe, S.R., Sheil, D., 2018. Tree seed rain and seed removal, but not the seed bank, impede forest recovery in bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn)-dominated clearings in the African highlands. *Ecol. Evol.* 8, 4224–4236. <https://doi.org/10.1002/ece3.3944>
- Ssali, F., Moe, S.R., Sheil, D., 2017. A first look at the impediments to forest recovery in bracken-dominated clearings in the African Highlands. *For. Ecol. Manag.* 402, 166–176. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.050>
- Stephenson, A.G., 1981. Flower and Fruit Abortion: Proximate Causes and Ultimate Functions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12, 253–279.
- Stevens-Rumann, C.S., Kemp, K.B., Higuera, P.E., Harvey, B.J., Rother, M.T., Donato, D.C., Morgan, P., Veblen, T.T., 2018. Evidence for declining forest resilience to wildfires under climate change. *Ecol. Lett.* 21, 243–252. <https://doi.org/10.1111/ele.12889>

- Storch, I., 1993. Habitat selection by capercaillie in summer and autumn: Is bilberry important? *Oecologia* 95, 257–265. <https://doi.org/10.1007/BF00323498>
- Stuiver, B.M., Wardle, D.A., Gundale, M.J., Nilsson, M.-C., 2014. The Impact of Moss Species and Biomass on the Growth of *Pinus sylvestris* Tree Seedlings at Different Precipitation Frequencies. *Forests* 5, 1931–1951. <https://doi.org/10.3390/f5081931>
- Suchar, V.A., Crookston, N.L., 2010. Understory cover and biomass indices predictions for forest ecosystems of the Northwestern United States. *Ecol. Indic.* 10 602–609 602–609.
- Sutherland, J.P., 1974. Multiple Stable Points in Natural Communities. *Am. Nat.* 108, 859–873.
- Sutinen, R., Gustavsson, N., Hänninen, P., Middleton, M., Räisänen, M.L., 2019. Impact of mechanical site preparation on soil properties at clear-cut Norway spruce sites on mafic rocks of the Lapland Greenstone Belt. *Soil Tillage Res.* 186, 52–63. <https://doi.org/10.1016/j.still.2018.10.013>
- Tang, B., Frye, H.A., Gelfand, A.E., Silander, J.A., 2022. Zero-Inflated Beta Distribution Regression Modeling. *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* <https://doi.org/10.1007/s13253-022-00516-z>
- Taylor, J.A., 1985. Bracken encroachment rates in Britain. *Soil Use Manag.* 1, 53–56. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.1985.tb00656.x>
- Taylor, K., 2005. Biological Flora of the British Isles: *Rubus vestitus* Weihe. *J. Ecol.* 93, 1249–1262. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01076.x>
- Taylor, K., Rowland, A.P., Jones, H.E., 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *J. Ecol.* 89, 126–144. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00534.x>
- Thiffault, N., Roy, V., 2011. Living without herbicides in Québec (Canada): historical context, current strategy, research and challenges in forest vegetation management. *Eur. J. For. Res.* 130, 117–133. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0373-4>
- Thrippleton, Bugmann, Kramer-Priewasser, Snell, 2016. Herbaceous Understorey: An Overlooked Player in Forest Landscape Dynamics? *Ecosystems* 19, 1240–1254. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-9999-5>
- Thrippleton, Bugmann, Snell, 2018. Herbaceous competition and browsing may induce arrested succession in central European forests. *J. Ecol.* 106, 1120–1132. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12889>
- Thuiller, W., Araújo, M.B., Lavorel, S., 2003. Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *J. Veg. Sci.* 14, 669–680. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02199.x>
- Thuiller, W., Georges, D., Gueguen, M., Engler, R., Breiner, F., 2021. biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling. R package version 3.5.1.
- Tilman, D., 1982. Resource Competition and Community Structure. (MPB-17), Volume 17. Princeton University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvx5wb72>
- Timbal, J., Gelpe, J., Garbaye, J., Courier, G., 1990. Étude préliminaire sur l'effet dépressif de la molinie (*Molinia caerulea*) sur la croissance et l'état mycorhizien de semis de chêne rouge (*Quercus rubra*). *Ann. Sci. For.* 47, 643–649. <https://doi.org/10.1051/forest:19900609>
- Tolhurst, K.G., Burgman, M., 1994. Simulation of bracken cover in forested areas in Victoria in response to season, overstorey and fire conditions. *Aust. J. Ecol.* 19, 306–318. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1994.tb00494.x>

- Tollhurst, K.G., Turvey, N.D., 1992. Effects of bracken (*Pteridium esculentum* (forst. f.) cockayne) on eucalypt regeneration in west-central Victoria. *For. Ecol. Manag.* 54, 45–67. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(92\)90004-S](https://doi.org/10.1016/0378-1127(92)90004-S)
- Tomppo, E., Gschwantner, T., Lawrence, M., McRoberts, R.E. (Eds.), 2010a. *National Forest Inventories*. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3233-1>
- Tomppo, E., Schadauer, K., McRoberts, R.E., Gschwantner, T., Gabler, K., Stahl, G., 2010b. Introduction, in: Tomppo, E., Gschwantner, T., Lawrence, M., McRoberts, R.E. (Eds.), *National Forest Inventories*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1–18. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3233-1>
- Tucker, C.M., Rebelo, A.G., Manne, L.L., 2012. Contribution of disturbance to distribution and abundance in a fire-adapted system. *Ecography* 35, 348–355. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06948.x>
- Tukey, J.W., 1991. The Philosophy of Multiple Comparisons. *Stat. Sci.* 6, 100–116.
- Turc, L., 1955. Le bilan d'eau des sols : relations entre les précipitations, l'évaporation et l'écoulement. *Journ. Hydraul.* 3, 36–44.
- Tutz, G., Berger, M., 2020. Non Proportional Odds Models are Widely Dispensable -- Sparser Modeling based on Parametric and Additive Location-Shift Approaches. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2006.03914>
- Ulrich, E., 1995. Le réseau renecofor : objectifs et réalisation. *Rev. For. Fr.* 47, 107–124. <https://doi.org/10.4267/2042/26634>
- Valladares, F., Laanisto, L., Niinemets, Ü., Zavala, M.A., 2016. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecol. Divers.* 9, 237–251. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1210262>
- Valladares, F., Niinemets, Ü., 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Lacombe, E., Gégout, J.-C., 2011. Abundance response of western European forest species along canopy openness and soil pH gradients. *For. Ecol. Manag.* 262, 1483–1490. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.049>
- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Pierrat, J.-C., Verheyen, K., Gégout, J.-C., 2013. Can species distribution models be used to describe plant abundance patterns? *Ecography* 36, 665–674. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07362.x>
- Van Langevelde, F., Van De Vijver, C.A.D.M., Kumar, L., Van De Koppel, J., De Ridder, N., Van Andel, J., Skidmore, A.K., Hearne, J.W., Stroosnijder, L., Bond, W.J., Prins, H.H.T., Rietkerk, M., 2003. Effects of Fire and Herbivory on the Stability of Savanna Ecosystems. *Ecology* 84, 337–350. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0337:EOFAHO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0337:EOFAHO]2.0.CO;2)
- Van Uytvanck, J., Decler, K., Hoffmann, M., 2008a. Establishment patterns of woody species in low intensity-grazed pastures after the cessation of intensive agricultural use. *For. Ecol. Manag.* 256, 106–113. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.008>
- Van Uytvanck, J., Maes, D., Vandenhoute, D., Hoffmann, M., 2008b. Restoration of woodpasture on former agricultural land: The importance of safe sites and time gaps before grazing for tree seedlings. *Biol. Conserv.* 141, 78–88. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.001>
- VanDerWal, J., Shoo, L.P., Johnson, C.N., Williams, S.E., 2009. Abundance and the Environmental Niche: Environmental Suitability Estimated from Niche Models

- Predicts the Upper Limit of Local Abundance. *Am. Nat.* 174, 282–291. <https://doi.org/10.1086/600087>
- Vayreda, J., Gracia, M., Martínez-Vilalta, J., Retana, J., 2013. Patterns and drivers of regeneration of tree species in forests of peninsular Spain. *J. Biogeogr.* 40, 1252–1265. <https://doi.org/10.1111/jbi.12105>
- Velasco, J.A., González-Salazar, C., 2019. Akaike information criterion should not be a “test” of geographical prediction accuracy in ecological niche modelling. *Ecol. Inform.* 51, 25–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.02.005>
- Velazco, S.J.E., Ribeiro, B.R., Laureto, L.M.O., De Marco Júnior, P., 2020. Overprediction of species distribution models in conservation planning: A still neglected issue with strong effects. *Biol. Conserv.* 252, 108822. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108822>
- Velichkova, R., Angelova, R., Simova, I., 2021. Assessment of Forest Fire Risk in South-Western Region of Bulgaria, in: 2021 6th International Symposium on Environment-Friendly Energies and Applications (EFEA). Presented at the 2021 6th International Symposium on Environment-Friendly Energies and Applications (EFEA), pp. 1–4. <https://doi.org/10.1109/EFEA49713.2021.9406240>
- Verheyen, K., Baeten, L., De Frenne, P., Bernhardt-Römermann, M., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G., Dierschke, H., Eriksson, O., Hédl, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Kirby, K., Naaf, T., Peterken, G., Petřík, P., Pfadenhauer, J., Van Calster, H., Walther, G.-R., Wulf, M., Verstraeten, G., 2012. Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *J. Ecol.* 100, 352–365. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01928.x>
- Vernay, A., Balandier, P., Guinard, L., Améglio, T., Malagoli, P., 2016. Photosynthesis capacity of *Quercus petraea* (Matt.) saplings is affected by *Molinia caerulea* (L.) under high irradiance. *For. Ecol. Manag.* 376, 107–117. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.045>
- Vidal, C., Alberdi, I., Hernández, L., Redmond, J.J. (Eds.), 2016. National Forest Inventories: Assessment of Wood Availability and Use. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-44015-6>
- von der Gönna, M.A., 1992. Fundamentals of mechanical site preparation. FRDA Report 178 178.
- Wagner, Fischer, Huth, 2011. Canopy effects on vegetation caused by harvesting and regeneration treatments. *Eur. J. For. Res.* 130, 17–40. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0378-z>
- Wagner, R.G., Flynn, J., Gregory, R., 1998. Public perceptions of risk and acceptability of forest vegetation management alternatives in Ontario. *For. Chron.* 74, 720–727. <https://doi.org/10.5558/tfc74720-5>
- Wagner, R.G., Little, K.M., Richardson, B., McNabb, K., 2006. The role of vegetation management for enhancing productivity of the world’s forests. *Forestry* 79, 57–79. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi057>
- Wagner, R.G., Newton, M., Cole, E.C., Miller, J.H., Shiver, B.D., 2004. The role of herbicides for enhancing productivity and conserving land for biodiversity in North America. *Wildl. Soc. Bull.* 2004 3241028-1041.
- Waller, D.M., Paulson, A.K., Richards, J.H., Alverson, W.S., Amatangelo, K.L., Bai, C., Johnson, S.E., Li, D., Sonnier, G., Toczydlowski, R.H., 2022. Functional trait data

- for vascular plant species from northeastern North America. *Ecology* 103, e03527. <https://doi.org/10.1002/ecy.3527>
- Walstad, J.D., Newton, M., Boyd, R.J.JR., 1987. Forest Vegetation Problems in the Northwest, in: Walstad, J.D., Kuch, P.J. (Eds.), *Forest Vegetation Management for Conifer Production*. Wiley-Interscience, New York, pp. 15–54.
- Ward, E.B., Duguid, M.C., Kuebbing, S.E., Lendemer, J.C., Bradford, M.A., 2022. The functional role of ericoid mycorrhizal plants and fungi on carbon and nitrogen dynamics in forests. *New Phytol.* 235, 1701–1718. <https://doi.org/10.1111/nph.18307>
- Wei, L., Archaux, F., Hulin, F., Bilger, I., Gosselin, F., 2020. Stand attributes or soil micro-environment exert greater influence than management type on understory plant diversity in even-aged oak high forests. *For. Ecol. Manag.* 460, 117897. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117897>
- White, C.R., Seymour, R.S., 2005. Allometric scaling of mammalian metabolism. *J. Exp. Biol.* 208, 1611–1619. <https://doi.org/10.1242/jeb.01501>
- White, P.S., 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45, 229–299. <https://doi.org/10.1007/BF02860857>
- White, P.S., Pickett, S.T.A., 1985. Chapter 1 - Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction, in: Pickett, S.T.A., White, P.S. (Eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, San Diego, pp. 3–13. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50006-X>
- Widen, M.J., Petras O’Neil, M.A., Dickinson, Y.L., Webster, C.R., 2018. *Rubus* persistence within silvicultural openings and its impact on regeneration: The influence of opening size and advance regeneration. *For. Ecol. Manag.* 427, 162–168. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.049>
- Williams, K., Westrick, L.J., Williams, B.J., 2006. Effects of blackberry (*Rubus discolor*) invasion on oak population dynamics in a California savanna. *For. Ecol. Manag.* 228, 187–196. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.03.002>
- Willoughby, I., Balandier, P., Bentsen, N.S., Mac Carthy, N., Claridge, J., 2009. Forest vegetation management in Europe: current practice and future requirements. European co-operation in science and technology (COST) Office.
- Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.-A., Guisan, A., Heikkinen, R.K., Høye, T.T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N.M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D.A., Aastrup, P., Svenning, J.-C., 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biol. Rev.* 88, 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>
- Woodward, F.I., Williams, B.G., 1987. Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio* 69, 189–197. <https://doi.org/10.1007/BF00038700>
- Wronski, E.B., Murphy, G., 1994. Chapter 14 - Responses of Forest Crops to Soil Compaction, in: Soane, B.D., van Ouwerkerk, C. (Eds.), *Developments in Agricultural Engineering, Soil Compaction in Crop Production*. Elsevier, pp. 317–342. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-88286-8.50022-2>
- Wüest, R.O., Bergamini, A., Bollmann, K., Baltensweiler, A., 2020. LiDAR data as a proxy for light availability improve distribution modelling of woody species. *For. Ecol. Manag.* 456, 117644. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117644>

- Wunderlich, R.F., Lin, Y.-P., Anthony, J., Petway, J.R., 2019. Two alternative evaluation metrics to replace the true skill statistic in the assessment of species distribution models. *Nat. Conserv.* 35, 97–116. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.35.33918>
- Yamashita, T., Yamashita, K., Kamimura, R., 2007. A Stepwise AIC Method for Variable Selection in Linear Regression. *Commun. Stat. - Theory Methods* 36, 2395–2403. <https://doi.org/10.1080/03610920701215639>
- Yarie, J., 1980. The Role of Understory Vegetation in the Nutrient Cycle of Forested Ecosystems in the Mountain Hemlock Biogeoclimatic Zone. *Ecology* 61, 1498–1514. <https://doi.org/10.2307/1939057>



---

---

# Annexes

---

---

Annexe I : Enquête de gestionnaires forestiers utilisée dans le chapitre 3

## Enquête ralentissement/blocage du renouvellement forestier par la végétation concurrente

La présente enquête vise à recenser les espèces représentant un risque de ralentissement ou de blocage pour le renouvellement des forêts en France, à partir du témoignage de gestionnaires forestiers et d'experts de la gestion de la végétation en forêt.

Les résultats de cette enquête permettront de créer une liste des principales espèces problématiques pour le renouvellement forestier à dire d'expert, et sera utilisée comme référence pour interpréter des résultats issus des données de l'inventaire forestier national.

Le temps nécessaire pour répondre à cette enquête est estimé à environ 15 minutes.

Vos réponses seront traitées de façon anonyme, et aucun nom ne sera visible lors de la publication des résultats.

Pour toute question sur l'enquête, ou si vous souhaitez suivre l'avancée du travail relatif à la création de cette liste, n'hésitez pas à me contacter :

Noé DUMAS, doctorant au pôle RENFOR. Mail : [noe.dumas@inrae.fr](mailto:noe.dumas@inrae.fr)



## Introduction

Dans quelle région géographique (cf. carte ci-dessous) exercez-vous la majorité <sup>\*</sup> de vos activités ? Si vous travaillez dans plusieurs régions différentes, merci de ne choisir qu'une seule d'entre elles. Par la suite, les différentes questions de l'enquête concerneront la région que vous avez renseignée ici.

Nord-Ouest ▼

Si vous travaillez à une échelle plus fine, vous pouvez indiquer les numéros des départements dans lesquels vous travaillez (ex : 54-57).

Votre réponse \_\_\_\_\_

Régions utilisées dans notre étude :



## 1) Enjeu global de gestion à l'échelle régionale

Lors du renouvellement des peuplements à l'échelle de votre région, avez-vous besoin d'intervenir pour contrôler le développement de la végétation concurrente ? \*

- Rarement ou jamais
- Parfois
- Fréquemment à très fréquemment
- Ne sait pas

Commentaires éventuels

Votre réponse

---

## 2) Enjeu de gestion lié à des groupes d'espèces

Lors du renouvellement des peuplements, avez-vous besoin d'intervenir pour contrôler le développement de chaque groupe d'espèce suivant ? Merci de donner une réponse par groupe d'espèces (9 groupes au total). L'ordre des groupes d'espèces dans le tableau est aléatoire. \*

	Rarement ou jamais	Parfois	Fréquemment à très fréquemment	Ne sait pas
Ligneux autres que la(les) essence(s) objectif(s)	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Fougères	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Ericacées (bruyères, callune, myrtille, etc.)	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Plantes du genre Rubus (Ronce, framboisier, etc.)	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Mousses	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Dicotylédones herbacées (digitale, millepertuis, etc.)	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Semi-ligneux, arbrisseaux et arbustes (genêt, prunellier, etc.)	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Lianes (chèvrefeuille, clématite, etc.)	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Graminées, carex et joncs	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>

Commentaires éventuels

Votre réponse

### 3) Enjeu de gestion lié à des espèces en particulier

Lors du renouvellement des peuplements, avez-vous besoin d'intervenir pour contrôler le développement de chaque espèce suivante ? Merci de donner une réponse par espèce (29 espèces au total). L'ordre des espèces dans le tableau est aléatoire.

	Rarement ou jamais	Parfois	Fréquemment à très fréquemment	Ne sait pas / ne connaît pas l'espèce
Grande ortie ( <i>Urtica dioica</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Laiche glauque ( <i>Carex flacca</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Cornouiller sanguin ( <i>Cornus sanguinea</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Anémone sylvie ( <i>Anemone nemorosa</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Ronce des bois ( <i>Rubus fruticosus</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Fougère aigle ( <i>Pteridium aquilinum</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Lierre grimpant ( <i>Hedera helix</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Rhytidiadelphus triquetrus	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Lamier jaune ( <i>Lamium galeobdolon</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Brachypode penné ( <i>Brachypodium pinnatum</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Genêt à balais ( <i>Cytisus scoparius</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Thuidie à feuilles de Tamaris ( <i>Thuidium tamariscinum</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Chêne pubescent ( <i>Quercus pubescens</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Buis ( <i>Buxus sempervirens</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>

Hêtre ( <i>Fagus sylvatica</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Mousse des jardiniers ( <i>Pseudoscleropodium purum</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Châtaignier ( <i>Castanea sativa</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Hylocomie brillante ( <i>Hylocomium splendens</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Callune ( <i>Calluna vulgaris</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Chêne kermès ( <i>Quercus coccifera</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Laiche fausse brize ( <i>Carex brizoides</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Noisetier ( <i>Corylus avellana</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Chêne vert ( <i>Quercus ilex</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Prunellier ( <i>Prunus spinosa</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Aubépine monogyne ( <i>Crataegus monogyna</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Douglas ( <i>Pseudotsuga menziesii</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>
Garance voyageuse ( <i>Rubia peregrina</i> )	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>	<input type="radio"/>

Molinie bleue (*Molinia caerulea*)

Bruyère arborescente (*Erica arborea*)

Si certaines espèces gênantes pour le renouvellement vous paraissent manquer à la liste ci-dessus, vous pouvez les ajouter en précisant pour chaque espèce si vous devez souvent intervenir pour gérer son développement (Fréquemment ou très fréquemment, parfois, rarement). Ex : "espèce supplémentaire 1" : rarement ; "espèce supplémentaire 2" : très fréquemment

Votre réponse

---

Commentaires éventuels

Votre réponse

---

## Conclusion

Commentaires généraux et retours sur l'enquête

Votre réponse

---

Souhaitez-vous être mis au courant des résultats de cette enquête ? \*

Oui

Non

Merci de votre participation !

N'oubliez pas d'appuyer sur "Envoyer" pour valider vos réponses !

Retour

Envoyer

Page 8 sur 8

Effacer le  
formulaire

**Title :** Competitive vegetation of forest regeneration: evaluation of colonized surfaces, modeling of abundance and impact on tree regeneration at the scale of France

**Keywords :** Competitive species, abundance, modelling, competition, canopy, understory, *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*, national forest inventory

### **Abstract :**

Forest renewal is a key stage in the life of forest stands as it allows the long-term maintenance of the forest and its associated ecosystem services. Among the factors likely to have a negative impact on forest renewal, colonisation by competitive species can slow down tree regeneration, or even block it for several decades.

The objective of this thesis is to estimate the impact of competitive vegetation on tree regeneration on a regional to national scale. The thesis is mainly based on the use of French National Forest Inventory (NFI) data.

A first step, using the results of a survey of forest managers, was to establish a list of the main competing species for tree regeneration, and to determine the areas where each species is present with a high abundance. Bramble (*Rubus fruticosus*), Eagle Fern (*Pteridium aquilinum*) and Purple Moor-grass (*Molinia caerulea*) are the main competitive species in France, and are each present with a high abundance in more than 300,000 ha of forests with open canopies in France.

In order to better understand the ecology of competitive species, the role of canopy openness on the probability of presence and high abundance of competitive species was studied. For a majority of species, canopy cover has a weak effect on the probability of presence of species. Conversely, species abundance was strongly correlated with canopy cover, with high canopy cover being associated with lower abundance for most competitive species.

The effect of competitive vegetation on tree regeneration cover was then modelled at the scale of France for the three main species. High abundance of *P. aquilinum* and *M. caerulea* is associated with a relative decrease in tree regeneration cover of about 30% and 40% respectively, compared to situations where these species are present at low abundance. Conversely, *R. fruticosus* has a more ambivalent effect on tree regeneration. Woody regeneration cover increases slightly on average at intermediate *R. fruticosus* abundances, and decreases significantly at high abundance of this species.

Finally, the probability of presence and high abundance of the three main competing species was modelled, in order to identify the conditions of high abundance and to predict the location of the areas potentially impacted by the appearance of these three species when the canopy is opened. The difficulty of accurately modelling the presence and, more importantly, the level of abundance of these species led to models with poor predictive abilities, which did not allow for robust estimates of the conditions at high risk of colonisation by the three species studied.

In conclusion, this thesis has shown that tree regeneration problems related to competitive vegetation species are present on significant areas in French forests. *P. aquilinum* and *M. caerulea* have a marked negative effect on tree regeneration regardless of their abundance, whereas the effect of *R. fruticosus* is only negative at high abundances. Finally, this thesis also demonstrated the importance of modelling presence and abundance separately, and identified the main factors that need to be taken into account to better model species abundance.



## Titre : La végétation concurrente de la régénération forestière : évaluation des surfaces colonisées, modélisation de l'abondance et de l'impact sur la régénération ligneuse à l'échelle de la France

**Mots-clés : Végétation concurrente, abondance, modélisation, compétition, canopée, sous-étage, *Rubus fruticosus*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*, inventaire forestier national**

### Résumé :

Le renouvellement forestier est une étape clef dans la vie des peuplements forestiers car il permet le maintien à long terme de la forêt, et des services écosystémiques qui lui sont associés. Parmi les facteurs susceptibles d'impacter négativement le renouvellement, la colonisation par des espèces végétales concurrentes peut ralentir la régénération ligneuse, voire la bloquer pendant plusieurs décennies.

L'objectif de cette thèse est d'estimer l'impact, à une échelle régionale à nationale, de la végétation concurrente sur la régénération ligneuse. La thèse est principalement basée sur l'utilisation des données de l'inventaire forestier national français (IFN).

Une première étape, utilisant les résultats d'une enquête auprès de gestionnaires forestiers, a permis de dresser une liste des principales espèces concurrentes pour la régénération ligneuse, et de déterminer les surfaces sur lesquelles chaque espèce est présente avec une forte abondance. La ronce (*Rubus fruticosus*), la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) et la molinie bleue (*Molinia caerulea*) sont les principales espèces concurrentes en France, et sont chacune présentes à forte abondance dans plus de 300 000 ha des forêts à faible couvert de canopée en France.

Afin de mieux comprendre l'écologie des espèces concurrentes, le rôle de l'ouverture de la canopée sur la probabilité de présence et de forte abondance des espèces concurrentes a été étudié. Pour une majorité d'espèces, le couvert de la canopée a un effet faible sur la probabilité de présence des espèces. À l'inverse, l'abondance des espèces est fortement corrélée au couvert de la canopée, un couvert important étant pour la majorité des espèces concurrentes associé à une plus faible abondance.

L'effet de la végétation concurrente sur le recouvrement de la régénération ligneuse a ensuite été modélisé à l'échelle de la France pour les trois principales espèces. Une forte abondance de *P. aquilinum* et *M. caerulea* est associée à une diminution relative du recouvrement de la régénération ligneuse d'environ 30 % et 40 % respectivement, par rapport à des situations où ces espèces sont présentes à faible abondance. À l'inverse, *R. fruticosus* a un effet plus ambivalent sur la régénération ligneuse. Le recouvrement de régénération ligneuse augmente en moyenne légèrement pour des abondances de *R. fruticosus* intermédiaires, et diminue sensiblement pour une forte abondance de cette espèce.

Enfin, la probabilité de présence et de forte abondance des trois principales espèces concurrentes a été modélisée, afin d'identifier les conditions de fortes abondances et de prédire la localisation des surfaces potentiellement impactées par l'apparition de ces trois espèces lors de l'ouverture de la canopée. La difficulté de modéliser précisément la présence mais surtout le niveau d'abondance de ces espèces a conduit à des modèles de faibles capacités prédictives, ne permettant pas d'obtenir des estimations robustes des conditions à fort risque d'invasion par les trois espèces étudiées.

En conclusion, cette thèse a montré que les problèmes de régénération ligneuse liés à des espèces de végétation concurrente sont présents sur des surfaces notables dans les forêts françaises. *P. aquilinum* et *M. caerulea* ont globalement un effet négatif marqué sur la régénération ligneuse quelle que soit leur abondance, tandis que l'effet de *R. fruticosus* n'est globalement négatif que pour de fortes abondances. Enfin, cette thèse a également démontré l'importance de modéliser séparément la présence et l'abondance, et identifié les principaux facteurs à mieux prendre en compte pour mieux modéliser l'abondance des espèces.