

Effets des facteurs environnementaux sur la distribution et l'abondance des espèces végétales forestières aux échelles locales et régionales

Rosalinde van Couwenberghe

▶ **To cite this version:**

Rosalinde van Couwenberghe. Effets des facteurs environnementaux sur la distribution et l'abondance des espèces végétales forestières aux échelles locales et régionales. Ecosystèmes. AgroParisTech, 2011. Français. NNT : 2011AGPT0016 . pastel-00604628

HAL Id: pastel-00604628
https://pastel.hal.science/pastel-00604628

Submitted on 29 Jun 2011

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.

ParisTech
INSTITUT DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES
PARIS INSTITUTE OF TECHNOLOGY

AgroParisTech
INSTITUT DES SCIENCES ET INDUSTRIES DU VIVANT ET DE L'ENVIRONNEMENT
PARIS INSTITUTE OF TECHNOLOGY FOR LIFE, FOOD AND ENVIRONMENTAL SCIENCES

Ecole Doctorale ABIES
Agriculture
Agriculture
Alimentation
Food
Biologie
Biology
Environnement
Environment
Santé
Health

Doctorat ParisTech

T H È S E

pour obtenir le grade de docteur délivré par

L'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement

(AgroParisTech)

Spécialité : Sciences Forestières et du Bois

présentée et soutenue publiquement par

Rosalinde VAN COUWENBERGHE

18 mars 2011

Effets des facteurs environnementaux sur la distribution et l'abondance des espèces végétales forestières aux échelles locales et régionales

Directeur de thèse : **Jean-Claude GEGOUT**
Co-encadrement de la thèse : **Catherine COLLET, Eric LACOMBE, Jean-Claude PIERRAT**

Jury

M. Guillaume DECOCQ, Pr., Plant biodiversity lab, Université de Picardie Jules Verne	Rapporteur
M. Thomas WOHLGEMUTH, Dr., Forest Dynamics, WSL Birmensdorf (CH)	Rapporteur
M. Jean-Luc DUPOUEY, Dr., UMR EEF, INRA Nancy	Président
M. Kris VERHEYEN, Pr., Vakgroep Bos- en Waterbeheer, Universiteit Gent (BE)	Examinateur
M. Jean-François DHOTE, Dr., Département Recherche & Développement, ONF	Examinateur
Mme Catherine COLLET, Dr., UMR LERFoB, INRA Nancy	Co-encadrante
M. Jean-Claude GEGOUT, Pr., UMR LERFoB, AgroParisTech	Directeur de thèse

AgroParisTech
Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois
14 rue Girardet - CS 14216 - 54042 Nancy Cedex - France

EFFETS DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA DISTRIBUTION ET L'ABONDANCE DES ESPECES VEGETALES FORESTIERES AUX ECHELLES LOCALES ET REGIONALES

EFFECTS OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE DISTRIBUTION AND ABUNDANCE OF FOREST PLANT SPECIES AT LOCAL AND REGIONAL SCALES

REMERCIEMENTS

Tout d'abord mes plus grands remerciements vont à mon superviseur, Dr. Catherine Collet, qui pendant tout au long de ce travail de recherche m'a encadré et encouragé à faire qu'il devienne réalité, et ce en faisant preuve d'une très grande disponibilité. Je tiens également à exprimer ma gratitude envers mon directeur de thèse, Prof. Jean-Claude Gégout, pour son soutien et ses conseils durant ce travail. De plus, j'aimerais remercier ir. Eric Lacombe de m'avoir donné l'opportunité d'initier cette thèse. Je réalise la chance que j'ai de les avoir eus comme superviseurs.

Mes remerciements vont aussi envers Dr. Jean Claude Pierrat pour m'avoir fait découvrir le monde de la modélisation. Un très grand merci également à toutes les personnes qui m'ont aidé à la collecte de données, comme mes collègues lors des campagnes en trouées: Sigisbert Barbesant, Mariona Borràs Ruiz-Peinado, Annabelle Mengin, Yann Glemarec, et les techniciens et les stagiaires lors de la mise en place et la collecte de données à Epinal: Bruno Garnier, Guy Maréchal, Michel Pitsch, Frederique Bordat, Fatiha Fifel, Gilles Grisard, et Damien Salgues. La transformation de mes résultats en visuels cartographiques n'auraient pas été possible sans l'aide de Vincent Perez et ir. Christian Piedallu. Je remercie Dr. Ingrid Seynave pour son aide en me permettant l'accès de données EcoPlant, ainsi que pour sa disponibilité. J'ai également une pensée pour Nicole Ory, Laurette Westrich, Isabelle Anselme, Sophie Barthélémy et Helene Hurpeau pour leur aide administrative et logistique, et ceci toujours avec le sourire. Enfin je remercie chaleureusement tous les autres collègues du LERFoB pour leur soutien amical lors de ce travail.

Je suis aussi reconnaissante au Prof. Guillaume Decocq et au Dr. Thomas Wohlgemuth d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse. Je remercie Prof Kris Verheyen, Dr. Jean-Luc Dupouey et Dr. Jean-François Dhote, pour leur participation au jury de ma thèse. Je remercie Dr. Philippe Balandier, Dr. Alexandre Piboule, ir. Claudine Richter de l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail de thèse lors les comités de thèse.

Je tiens à remercier l'Office National des Forêts et la Région Lorraine pour le financement de ce projet.

Mon séjour à Nancy a été ensoleillé par un très grand nombre de personnes, MERCI, Paulin, Céline, Jeanne, Sophie, Marie, Oualid, Till, Mary, Carole, Fabrice, Jaime et Emilie. Un grand merci à mes amis scientifiques sans frontières Sophie et Radim, pour leurs discussions éclairées. Je dois beaucoup également à mes amis de Belgique pour leurs accueils et visites pétillants: Thalia, Eva, Lies et Pieter.

Enfin, ma curiosité et ma passion pour les plantes, ainsi que pour la forêt ont été encouragées depuis toute petite grâce à ma mère. Je la remercie de m'avoir donné des clefs pour le chemin que j'emprunte. Pour finir un très grand merci à mes sœurs Melse et Amelie pour leurs encouragements indéfectibles et leur enthousiasme partagés.



AVANT PROPOS

Ce document présente le travail de doctorat que j'ai effectué au sein du Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB, UMR 1092 AgroParisTech INRA), de janvier 2008 à janvier 2011. Ce travail a été financé par l'Office National des Forêts et la Région Lorraine.

L'encadrement scientifique et l'appui technique ont été assurés par trois équipes du laboratoire : Ecologie Forestière, Croissance - Qualité et Sylviculture & Reboisement. Au début de ce travail j'ai été accueillie par l'équipe Croissance-Qualité de l'INRA de Nancy ensuit par l'équipe Ecologie Forestière du centre de Nancy d'AgroParisTech.

Le document qui suit présente 'une thèse sur articles', c'est-à-dire que la majeure partie est rédigée en anglais, sous forme d'articles scientifiques dont un est déjà publié, un soumis et la soumission du dernier interviendra sous peu. L'introduction, la discussion et les perspectives résumant l'ensemble du travail de doctorat sont rédigés en français. J'ai tenu à cette rédaction en français permettant de valoriser le chemin d'appréhension de cette belle langue depuis mon arrivée en France et aussi pour des raisons administratives.

RESUME

Bien que l'importance de la strate herbacée et de la régénération forestière soit aujourd'hui reconnue dans le maintien du fonctionnement et de la structure d'une forêt, seule une minorité de ces espèces a été étudiée en détail. Cette thèse a pour objectif d'analyser et de prédire la présence et l'abondance des espèces de sous-bois localement aux facteurs liés à la structure du peuplement (ouverture de la canopée) et selon différents contextes de milieu (pH du sol). Ainsi, cette thèse vise à évaluer si l'impact du pH du sol, de l'ouverture de la canopée et du climat a un effet similaire sur la distribution, obtenue d'une part par des mesures de présence et d'absence, et d'autre part par des mesures d'abondance. A cet effet, nous avons utilisé des relevés floristiques et dendrométriques effectués cinq ans après l'ouverture de la canopée (293 trouées - Nord-est de la France) et des relevés floristiques sous peuplements fermés (10 996 sites - France). Nous avons modélisé les distributions de présence et d'abondance des espèces (i) premièrement, au niveau régional, en relation avec un facteur local d'ouverture de la canopée et un facteur régional de pH du sol et (ii) deuxièmement, au niveau national, en relation avec un facteur de pH du sol et le climat.

Au niveau régional, les résultats indiquent que la prise en compte simultanée d'un facteur local d'ouverture de la canopée et d'un facteur régional de pH du sol permet de déterminer les distributions des espèces cinq ans après son ouverture. Nous avons pu quantifier les conditions optimales des principales essences feuillues au stade juvénile et des espèces herbacées associées à l'ouverture de la canopée et le pH du sol. Au niveau national, nos résultats montrent que les modèles de distribution d'espèces issus de données présence-absence indiquent l'optimum écologique de l'abondance selon les gradients climatiques et le pH du sol, mais désignent des habitats géographique trop importants à cause d'une surestimation de l'amplitude écologique.

Mots clé : régénération naturelle, lumière, niche, écologie, distribution spatiale, gestion forestière

ABSTRACT

Despite a growing awareness that the understorey layer has key role in maintaining the structure and function of forests, only a small percentage of its species has been studied in detail. The objective of this PhD is to analyse and to predict the presence and abundance of understorey species locally by factors linked with stand structure (canopy openness) and according to different environments (soil-pH). Also the aim is to assess whether soil-pH, canopy openness and climate do have similar effects on species distribution, derived on one hand from presence-absence data, and on the other hand from abundance measurements. For this we used floristic and forest dendrometry inventories performed five years after canopy opening (293 gaps - northeastern France) and under closed canopy conditions (10 996 sites - France). Different spatial scales were used to asses the effect of the factors: local, regional and national scale. First we modelled the presence and abundance distributions (i) first at regional scale in relation with local canopy openness and regional soil-pH factors and (ii) secondly at national scale in relation with soil-pH and climate.

At regional scale, the results indicate that the combination of a local canopy openness factor and a regional soil-pH affect the distribution of understorey species five years after canopy opening. We succeeded to quantify the optimal requirements of the most common broadleaf tree seedlings and herbaceous species along canopy openness and soil pH gradients. At national scale, our results show that the species distribution, derived from presence-absence data, indicate the ecological optimum of abundance when using climate and soil-pH gradients, however give larger geographical habitats because of overestimation of the ecological amplitude.

Key words: natural regeneration, light, niche, ecology, spatial patterns, forest management

PUBLICATIONS

PUBLICATIONS DANS DES REVUES INTERNATIONALES A COMITE DE LECTURE

- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Pierrat, J.C., Gégout, J.C., 2011. Can species distribution models be used to describe abundance patterns? Biological conservation (*subm.*).
- 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 (*accepted since 26th May 2011*).
- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Lacombe, E., Pierrat, J.C., Gégout, J.C., 2010. Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests. Forest Ecology and Management 260, 146-154.

PUBLICATIONS DANS DES REVUES DE VULGARISATION

- Lacombe, E., Van Couwenberghe, R., 2010. Observatoires des dynamiques naturelles de végétation après tempête : premiers constats et conséquences sylvicoles. Rendez-vous Techniques 29-30, 8-16.
- Lacombe, E., Mengin, A., Van Couwenberghe, L., 2009. Observation de la dynamique naturelle de reconstitution après tempête: organisation et premiers résultats. In: Quae (Ed.), La forêt face aux tempêtes, Versailles, France, pp. 363-371.
- Van Couwenberghe, L., Lacombe, E., Gonin, P., Mengin, A., 2008. Les Observatoires de dynamiques naturelles après tempête. Forêt Entreprise 183, 33-36.

COLLOQUES PUBLIQUES, PRESENTATION ORALE

- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Gégout, J.C., Lacombe, E., Pierrat, J.-C., 2009. Distribution patterns of 8 European broadleaf species recruitment within gaps across light, nutritional and stand type gradients. *Comm.* International Association for Vegetation Science, Island of Crete - Greece.
- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Gégout, J.C., Lacombe, E., Pierrat, J.C., 2009. Distribution de la régénération dans les trouées pour différentes espèces feuillues, à travers un large gradient de conditions édaphiques. *Comm.* ECOGER Forêts Mélangées Champenoux - France.
- Van Couwenberghe, R., Richter, C., 2008. Les Observatoires des dynamiques naturelles de végétation après tempête : "Peuplements dévastés" et "Peuplements mités". *Comm.* Atelier "Reconstitution après tempête", Nancy - France.

- Van Couwenberghe, R., Lacombe, E., Mengin, A., 2007. Tree regeneration and vegetation dynamics in windthrow forest gaps from French integrated monitoring sites. *Comm.* International IUFRO Conference "Wind and Trees", Vancouver - Canada.
- Van Couwenberghe, R., Lacombe, E., Mengin, A., 2007. Reconstitution d'un peuplement mélangé – Apports de l'Observatoire des dynamiques naturelles après tempête des peuplements mités. *Comm.* REGEFOR, Atelier Recherche & Gestion forestière « Forêts mélangées, quels scénarios pour l'avenir ?, Champenoux - France.
- Lacombe, E., Quinones-Nadler, C., Van Couwenberghe, R., Mengin, A., Gégout, J.C., 2006. The french network to monitor forest dynamics after the 1999 storms. *Comm.* 5th Workshop « Vegetation databases and monitoring », Bremen - Germany.

TABLE DE MATIERES

1 Contexte général 27

1.1 Contexte écologique 27
1.2 Contexte sylvicole 27
1.3 Objectifs 29

2 Démarche scientifique 31

2.1 Conceptualisation des dynamiques de la végétation 31
2.1.1 Evolution des concepts dynamiques 31
2.1.2 Cadre actuel de la dynamique 32
2.2 Théorie de la niche écologique 36
2.2.1 Quantification de la niche 38
2.2.2 Formalisation statistique de la quantification de la niche 39
2.3 Distribution d'une espèce 41
2.4 Distribution de l'abondance 43
2.5 Cadre d'étude et utilisation des concepts pour répondre aux objectifs 45

3 Matériels et méthodes 47

3.1 Sources de données utilisées 47
Les Observatoires de dynamiques naturelles après tempête 53
3.1.1 Article de vulgarisation [1] Les Observatoires de dynamiques naturelles après tempête 53
3.2 Sites et variables sélectionnés 59
3.3 Méthodes de modélisation appliquées 61
3.3.1 Le modèle mixte linéaire généralisé pour les réponses binaires 61
3.3.2 Le modèle de ratios de continuation pour les réponses ordinales 62

4 Contributions scientifiques 63

4.1 Article [1] Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests 65
4.1.1 Abstract 66
4.1.2 Introduction 67
4.1.3 Materials and methods 68
4.1.4 Results 72
4.1.5 Discussion 78
4.1.6 Acknowledgments 82
4.1.7 References 82

4.2Article [2] Abundance response of western European forest species along canopy openness and soil pH gradients 87
4.2.1 Abstract 88
4.2.2 Introduction 88
4.2.3 Materials and Methods 91
4.2.4 Results 95
4.2.5 Discussion 99
4.2.6 Acknowledgements 103
4.2.7 references 103
4.3Article [3] Can species distribution models be used to describe plant abundance patterns? 107
4.3.1 Abstract 108
4.3.2 Introduction 109
4.3.3 Methods 111
4.3.4 Results 115
4.3.5 Discussion 120
4.3.6 Acknowledgements 123
4.3.7 References 123

5 Discussion 127

5.1Prise en compte simultanée des facteurs du sol et du peuplement pour déterminer la niche écologique des espèces de sous-bois 128
5.2Relation entre distribution de la présence et de l'abondance d'une espèce 129
5.3Apports des modèles de dynamique forestière 130
5.4Apports sur le comportement écologique des espèces 132
5.5Apports pour la gestion forestière 133

6 Perspectives 135

7 Références bibliographiques 137

8 Annexes 151

8.1 Annexe [1] 153
8.2 Annexe [2] 157
8.3 Annexe [3] 159

TABLE DE FIGURES

- Figure 1 : La Hiérarchisation des causes structurant les dynamiques de végétation: (niveau I) les processus à considérer ; (niveau II) les trois mécanismes majeurs, (niveau III) les mécanismes spécifiques (Pickett et al., 2009). 33
- Figure 2 : Le modèle de stratégie écologique "ressource-ratio" de Tilman. Schéma théorique de remplacement des espèces (de A par B, ...) au cours d'une succession où l'on passe d'un habitat ou sol à faible disponibilité en nutriments mais à forte disponibilité en lumière, à un habitat avec des conditions inversées (Tilman, 1988). 34
- Figure 3 : La dualité de l'espace environnemental (E) et géographique (G) lié à la niche. (A) exemple de l'espace E à dimensions (les deux premiers axes principaux de 19 variables bioclimatiques. Chaque point noir est une combinaison existante des axes principaux. L'ellipse bleue représente une niche fondamentale hypothétique. Les points bleus dans la niche fondamentale symbolisent la niche potentielle ou simplement la partie de la niche fondamentale qui existe en réalité dans une certaine région à un certain moment. (B) correspond à la projection géographique de la niche réalisée, la partie de la niche potentielle que les espèces parviennent à occuper après la prise en compte des effets de compétition et de prédation (Soberon and Nakamura, 2009). 37
- Figure 4 : Niveaux de hiérarchisation des facteurs pouvant affecter la distribution d'une espèce à différentes échelles spatiales. Dans ce cadre on considère que les échelles larges correspondent à une résolution grossière de l'information, tandis que les échelles plus locales impliquent une résolution plus fine (Pearson and Dawson, 2003). 41
- Figure 5 : Distribution géographique de l'abondance d'une espèce d'oiseaux (Muscivora forficata) : (a) la densité moyenne de la population par classe et (b) la densité moyenne selon quatre transects arbitraires, partant du centre de l'aire (voir (a)) jusqu'à la périphérie (Brown, 1984). 43
- Figure 6 : Localisation des sites pour chaque étude : (a) localisation des trouées (article [1]) en Lorraine; (b) localisation des sites (article [2]) dans le nord-est de la France; (c) Localisation des sites (article [3]) en France. 60
- Figure 7 : Article [1]-Fig. 1. Scheme of experimental design within a gap. 70
- Figure 8 : Article [1]-Fig. 2. Tree regeneration characteristics as a function of distance to edge (0 indicates the edge, and negative values indicate plots located under closed canopy) in all plots. (a) Number of seedlings per plot of 2 m², with locally weighted polynomial regression (2/3 smoother span). (b) Number of tree species per plot with locally weighted polynomial regression. Jittered values of the number of species were used to separate the overplotted points. (c) Probability of seedling presence: predicted values and pointwise 95% confidence intervals of the predictor. 75
- Figure 9 : Article [1]-Fig. 3. Predicted probability of presence for each of the eight species (all seedlings pooled, irrespective of their height) as a function of distance to edge, following Equation 2. To compute the graph, the parameters

indicated in Table 2 were used and the random gap effect was considered as 0. Dotted lines represent the 95% pointwise confidence intervals of the predictor. 76

- Figure 10 : Article [1]-Fig. 4. Predicted probability of presence of the eight species as a function of distance to edge for (a) all seedlings pooled, (b) tall seedlings (height > 50 cm), and (c) small seedlings (height < 50 cm), following Equation 2. To compute the graph, the parameters indicated in Table 2 were used and the random gap effect was considered as 0. Confidence intervals were not drawn (for a better readability), but were of the same order of magnitude as those shown in Fig. 3. 76

- Figure 11 : Article [1]-Fig. 5. Predicted probability of presence for each of the eight species (all seedlings pooled, irrespective of their height) as a function of soil pH and distance to edge, all stand types pooled. In order to compute the graph, the random gap effect was considered as 0. 77

- Figure 12 : Article [1]-Fig. 6. Simulated probability of presence of small and tall seedlings of oak and ash in and around gaps in broadleaf forests located in two contrasting soil pH conditions. In each site, three circular gaps with radii equal to 40 m, 35 m, and 10 m were simulated. The simulation was based on Equation 2, using the parameters indicated in Table 2, with random (gap) = 0, ST = "broadleaf", and pH = 6 or 3.5 for the basic or acidic soil conditions, respectively. 78

- Figure 13 : Article [1]-Fig. 7. Simulated probability of presence of ash and oak seedlings all seedlings pooled, irrespective of their height, in the Lorraine region in north-eastern France. The simulation was based on Equation 2, using the parameters indicated in Table 2, with random (gap) = 0, ST = "broadleaf", and D = 5 m. The soil-pH gradient of the region is presented (source LERFoB). 79

- Figure 14 : Article [2]-Fig. 1. Location of the 1202 investigated forest records on the map of France. 91

- Figure 15 : Article [2]-Fig. 2. Mean cumulative species occurrences per abundance class according to soil-pH and canopy openness, all species pooled. The following four abundance classes were determined: "1" if Braun-Blanquet score is + (<5% and less than 10 individuals), "2" if Braun-Blanquet score is + and 1 (less than 10 individuals < cover <5%), "3" if Braun-Blanquet score is 2 (5%< cover <25%), "4" if Braun-Blanquet score is 3, 4 and 5 (25%< cover). 95

- Figure 16 : Article [2]-Fig. 3. Predicted probability of presence for (a) presence (b) low abundance and (c) high abundance as a function of soil pH and canopy openness following Eq. (2), for the twelve species. 98

- Figure 17 : Article [3]-Fig. 1. Predicted probability (a and c) and standardised predicted probability (b and d) of presence (grey line) and high abundance (black line) as a function of mean annual temperature following Eq. 1 for Geum Urbanum (a and b) and for Teucrium scorodonia (c and d). 116

- Figure 18 : Article [3]-Fig. 2. Species optimum (OPT). a–c: OPT of occurrence vs. OPT of high abundance and d–f: OPT of occurrence vs. OPT of low abundance, calculated along annual mean temperature (T) in °C, June water balance (WB)

in mm, and soil pH (pH). Each point represents one species. For T and WB, only bell-shaped species are drawn. The grey line is the identity line. Inset: frequency distribution of differences between OPT values (a–c: occurrence vs. high abundance and d–f: occurrence vs. low abundance). The black line marks the zero shift. 118

- Figure 19 : Article [3]-Fig. 3. Species standardised amplitude (AMP). a–c: AMP of occurrence vs. AMP of high abundance and d–f: AMP of occurrence vs. AMP of low abundance, calculated along annual mean temperature (T) in °C, June water balance (WB) in mm, and soil pH (pH). Each point represents one species. For T and WB, only bell-shaped species are drawn. The grey line is the identity line. Inset: Frequency distribution of differences between AMP values (a–c: occurrence vs. high abundance and d–f: occurrence vs. low abundance). The black line marks the zero shift. 119

- Figure 20 : Article [3]-Fig. 4. Geographical distribution of Ligustrum vulgare in France : (a) simulated probability of occurrence when present (a) and simulated probability of occurrence when high abundant (b). Simulation was based on Eq. 1 using annual mean temperature (T), June water balance (WB), and soil pH (pH) as predictors with map resolution of 1000 × 1000 m. (c) Geographic location of 33 472 forest records, indicating presence (light grey circles) and high abundance (cover > 50% = small dark grey circles , cover > 75% large dark grey circles) extracted from the French Forest National Inventory (evaluation data set). 120

1 CONTEXTE GÉNÉRAL

1.1 CONTEXTE ÉCOLOGIQUE

Bien que l'importance de la strate herbacée soit aujourd'hui reconnue dans le maintien du fonctionnement et de la structure d'une forêt, elle reste un aspect sous-estimé en écologie forestière (Gilliam, 2007; Whigham, 2004) du fait d'une focalisation très forte sur la strate arborée dominante (Nilsson and Wardle, 2005). Pourtant, la strate herbacée est celle qui contient la plus grande diversité spécifique de toutes les strates forestières en forêt tempérée (Gilliam, 2007; Whigham, 2004). Elle influence également la tendance et la vitesse des dynamiques de la végétation (Pickett *et al.*, 2009; Royo and Carson, 2006) et, par ses interactions inter et intra-spécifiques le futur peuplement (Gilliam, 2007; Wagner *et al.*, 2010). De plus, le sous-bois représente une source importante de nourriture et de refuge pour la faune (Bowen *et al.*, 2007; Gill, 1992) et influence fortement les propriétés du sol (Gilliam, 2007).

La composition et la structure du cortège floristique des sous-bois en forêt tempérée gérée varient en fonction de la fertilité, l'acidité et l'humidité du sol, la température de l'air et la disponibilité en lumière (Diekmann, 2003; Dzwonko, 2001; Ellenberg *et al.*, 1992; Landolt, 1977). Il est également reconnu que les pratiques de gestion sylvicole influencent fortement la composition et le développement du cortège floristique essentiellement à travers les effets mentionnés ci-dessus (Barbier *et al.*, 2008). La canopée en particulier est un des facteurs les plus visibles ayant un impact sur le développement des espèces présentes dans le sous-bois. En effet, sa structure et sa densité influencent le sous-bois par des modifications de la disponibilité en lumière, eau et nutriments du sol (Lieffers *et al.*, 1999; Wagner *et al.*, 2010).

1.2 CONTEXTE SYLVICOLE

Au cours des trente dernières années, il y a eu un regain d'intérêt pour des pratiques sylvicoles se basant sur les impacts des trouées (McCarthy, 2001). Ce type de pratique s'appuie sur la dynamique de la régénération naturelle liée à des ouvertures de petite taille de la canopée. Dans un contexte de changements environnementaux globaux (IPCC, 2007; Nilsson and Sallnäs, 1990), la sylviculture s'est orientée vers l'obtention d'écosystèmes forestiers plus résilients et plus stables, reposant sur le choix d'essences et sur les atouts du mélange d'essences et de l'hétérogénéité structurale des peuplements à

l'échelle de l'unité de gestion (Bastien *et al.*, 2000; Legay *et al.*, 2008). Ce contexte sylvicole conduit au maintien de peuplements à végétation de sous-bois moyennement à fortement développée en fonction du stade de développement forestier.

En parallèle aux questions de l'adaptation des forêts au climat futur, les forestiers cherchent des solutions techniques à moindre coût pour le renouvellement des peuplements productifs (Schutz, 2004). Les peuplements touchés par les tempêtes posent notamment des problèmes techniques spécifiques liés à la nécessité de gérer simultanément de très grandes surfaces. La stratégie de reconstitution fondée sur la plantation a été fréquemment utilisée dans le passé, mais ne constitue plus aujourd'hui qu'une solution parmi d'autres. Une des solutions alternatives est donc d'assurer une régénération naturelle garantissant un peuplement productif (Schütz, 1997). Toutefois, dans les deux cas, plantation ou régénération naturelle, une meilleure compréhension des dynamiques de la végétation en fonction de la station et du degré d'ouverture du peuplement est nécessaire. Ainsi une meilleure connaissance de la dynamique des espèces herbacées devrait permettre aux gestionnaires de prédire les situations à fort risque d'envahissement par des espèces à développement rapide pouvant porter préjudice à la régénération des ligneux (Lacombe *et al.*, 2008; Royo and Carson, 2006).Cette compréhension du développement des espèces en lien avec leur environnement fournit une alternative par rapport aux techniques traditionnelles (herbicides, travail du sol, engrais). Dans cette démarche alternative, la gestion de la végétation herbacée représente donc une part importante de la gestion forestière dans le cadre du renouvellement des peuplements. Dans le cas plus général où la sylviculture vise une production soutenue, la gestion de la végétation joue un rôle important par sa fonction de guide d'installation et d'éducation des peuplements (Frochot *et al.*, 2002). Récemment, des objectifs de diversité et de multifonctionnalité se sont greffés à ces problématiques (Mayer, 2000), élargissant l'importance de la strate herbacée dans la gestion forestière par sa valeur patrimoniale (Frochot *et al.*, 2002).

Cependant, les connaissances liées à l'installation et au développement des essences ligneuses juvéniles et des espèces herbacées du sous-bois des forêts tempérées sont fragmentaires. Il est donc indispensable de mieux connaître le développement des espèces forestières suite aux perturbations accidentelles ou provoquées dans des contextes stationnels variés. Il est également nécessaire d'approfondir l'autoécologie des espèces lors des stades d'initialisation, afin de pouvoir prédire les effets possibles d'un milieu changeant sur leur développement futur.

1.3 OBJECTIFS

Aussi bien en écologie forestière qu'en sylviculture, une attention nouvelle est portée sur la dynamiques de espèces herbacées et des essences ligneuses au stade juvénile, bien que les connaissances sur l'écologie des espèces forestières aient évolué, et que l'importance de la strate herbacée soit reconnue grâce aux synthèses de nombreux auteurs (Barbier *et al.*, 2008; Gilliam, 2007; Nilsson and Wardle, 2005; Royo and Carson, 2006; Whigham, 2004), seule une minorité d'espèces a été étudiée en détail.

En Europe la réorganisation de la végétation dans les trouées a été souvent étudiée (Degen *et al.*, 2005; Diaci *et al.*, 2008; Dodet *et al.*, 2010; Gaudio *et al.*, 2008; Gaudio *et al.*, 2010; Harmer and Morgan, 2007; Huth and Wagner, 2006; Mountford *et al.*, 2006; Wohlgemuth *et al.*, 2002), au sein de contextes stationnels homogènes et sur des sites d'étude ponctuels. Un faible nombre d'espèces a été considéré dans ces travaux, avec une forte préférence pour les ligneux produisant des arbres de première grandeur d'intérêt économique comme le chêne (Dobrowolska, 2006; Harmer and Morgan, 2007), le hêtre (Degen *et al.*, 2005; Rozenbergar *et al.*, 2007), le bouleau (Huth and Wagner, 2006) et le pin (Gaudio, 2006), au détriment des autres espèces. Lorsqu'elle est étudiée, la réponse de la végétation herbacée a été majoritairement évaluée dans sa totalité ou par groupes fonctionnels et par types d'espèces (Ares *et al.*, 2009; Degen *et al.*, 2005; Weisberg *et al.*, 2003). Ces informations éparses et détaillées pour peu d'espèces, ont pour conséquence une absence d'une vue d'ensemble sur le comportement d'installation et de développement des espèces herbacées et des essences juvéniles en forêt tempérée européenne, particulièrement en phase de régénération des peuplements.

Certaines études ont déterminé les aires de présence des espèces en se basant sur leurs exigences climatiques et topographiques aux niveaux régional et national (Coudun and Gégout, 2007; Coudun *et al.*, 2006; Guisan *et al.*, 1998; Guisan *et al.*, 1999). Cependant l'information sur la réponse régionale de la végétation en fonction des variables définies localement est encore lacunaire.

Cette thèse vise à analyser et prédire la présence et l'abondance des espèces végétales vasculaires de sous-bois à l'échelle régionale avec une précision locale. Elle s'attache plus particulièrement à approfondir et à modéliser les effets des ressources du sol et celles de la structure du peuplement. Une approche générique d'étude a été choisie. Elle consiste en une approche de modélisation basée sur des connaissances théoriques comme le concept de la niche, les concepts des dynamiques de la végétation, etc... L'objectif n'est pas d'obtenir le meilleur modèle en termes de capacité de prédiction, mais de comprendre l'effet des différents facteurs sur la distribution des espèces du fait de la faible connaissance de la strate herbacée et le besoin d'approfondir

l'autoécologie de la végétation dans le contexte sylvicole actuel. Connaissant les régimes perturbateurs naturels (le vent) et anthropiques (les coupes), il s'agit d'aborder la réponse des espèces de la strate herbacée sur une large gamme d'ouverture de la canopée, allant de la fermeture totale à l'ouverture complète de plusieurs hectares, et ceci sur un large gradient édaphique en forêt tempérée française. La différenciation des réponses de l'espèce est particulièrement importante d'identifier les milieux où elle sera envahissante ou peu présente. Plus loin, cette approche vise à fournir des résultats qui ont pour objectif d'améliorer les modèles environnementaux de distribution très appliqués au cœur de l'écologie actuelle (Guisan and Zimmermann, 2000; Soberon and Nakamura, 2009) et de les rapprocher des modèles de dynamique de trouées.

2 DÉMARCHE SCIENTIFIQUE

Les approches mises en œuvre dans les différentes parties de ce travail découlent de quatre hypothèses écologiques et connaissances acquises par l'observation, permettant de justifier notre démarche :

(i) la théorie des dynamiques de la végétation permet d'identifier les mécanismes liés aux changements de flore au niveau spatial et temporel après perturbations ;

(ii) l'hypothèse de niche écologique formalise la relation entre une espèce et son environnement ;

(iii) les connaissances acquises d'après les relations observées entre le concept de la niche et la distribution spatiale des variables environnementales, ce qui fournit des éléments pour expliquer la distribution géographique des espèces ;

(iv) les hypothèses qui mettent en relation la distribution d'une espèce avec son abondance.

2.1 CONCEPTUALISATION DES DYNAMIQUES DE LA VEGETATION

2.1.1 Evolution des concepts dynamiques

Le concept de succession, un des plus ancien en écologie, s'est développé d'après une vision statique de la végétation et de sa réponse aux facteurs du milieu au début du 19ème siècle d'après von Humboldt (von Humboldt and Bonpland, 1807). Par la suite, deux concepts pionniers de la succession végétale ont été introduits au début du 20ème siècle par Clements (1916, 1936) and Gleason (1926), qui développent une vision évolutive de la relation entre végétation et milieu. Ces deux concepts opposent une approche communauté (Clements, 1916) à une approche par espèce (Gleason, 1926) pour expliquer la diversité d'assemblage d'espèces dans les écosystèmes. Mais c'est l'approche

espèce, également concept du continuum, qui s'est imposée au fil du temps (Austin and Smith, 1989)[1].

L'hypothèse d'évolution successive vers le climax de Clements (Clements, 1936) a été critiquée assez vite, car elle n'offre pas de possibilité rétrogressive de courte durée. Tansley (1935) met en avant le fait que certains écosystèmes n'atteignent pas cet état de climax à cause de l'effet combiné de facteurs édaphiques et de l'influence de perturbations comme le feu et le vent (Tansley, 1935). Watt (1947) introduit la notion cyclique de la succession. En effet, il considère les communautés végétales en termes de patch spatial, dans divers états de développement se répétant de façon cyclique (Watt, 1947). White, en 1979, intègre les perturbations dans le concept de succession (White, 1979). C'est ici que cette théorie fut alors complètement remplacée par une vue dynamique. Cette vue de métaclimax ou "shifting mosaic cycle" a été décrite pour la première fois par Borman and Likens pour un écosystème forestier (Bormann and Likens, 1979). Aujourd'hui, ce concept de métaclimax reste d'actualité, permettant de comprendre l'intérêt des systèmes sylvicoles basés sur les trouées et assurant une hétérogénéité du peuplement composée par une mosaïque spatio-temporelle de différents stades de développement en mouvement cyclique perpétuel.

La représentation des mécanismes conduisant les dynamiques naturelles a également évolué au cours du temps. L'ancienne représentation de Clements (1916) identifie de multiples causes à l'origine des dynamiques naturelles, y compris la facilitation. Ce concept de causalité multiple sera ensuite dominé par le concept d'interaction positive, expliquant uniquement l'évolution de la végétation (Glenn-Lewin and van der Maarel, 1992). Puis, le concept de la facilitation a été élargi par les modèles d'inhibition et de tolérance (Connell and Slatyer, 1977). Aujourd'hui, les interactions positives, négatives ou neutres (facilitation, inhibition ou tolérance) ne sont plus considérées comme les uniques moteurs des dynamiques de végétation, car l'importance des facteurs abiotiques, biotiques et de dispersion a été mise en évidence.

2.1.2 Cadre actuel de la dynamique

Actuellement, un cadre hiérarchisant les causes des dynamiques de végétation a été conceptualisé par Pickett et al. (2009). Il s'agit d'une approche mécanistique, ne se basant pas uniquement sur les effets d'interactions inter et

[1] *Aujourd'hui la recherche n'attribue plus cette approche intégralement à Gleason, car la caractérisation des espèces par leur environnement a été également une des suppositions de base de Clements, cependant peu reconnue (Pickett et. al., 2009).*

intra-spécifiques. Dans ce cadre, le terme de succession a été remplacé par celui de "*dynamiques de végétation*", qui correspond aux changements de flore et de structure des communautés végétales au niveau spatial, temporel et organisationnel (Pickett *et al.*, 2005). Dans le concept de Pickett (2009), trois éléments majeurs des dynamiques naturelles sont identifiés par les variations (i) des caractéristiques du site (ii) de la disponibilité en espèces et (iii) de la performance des espèces (Pickett *et al.*, 2009).

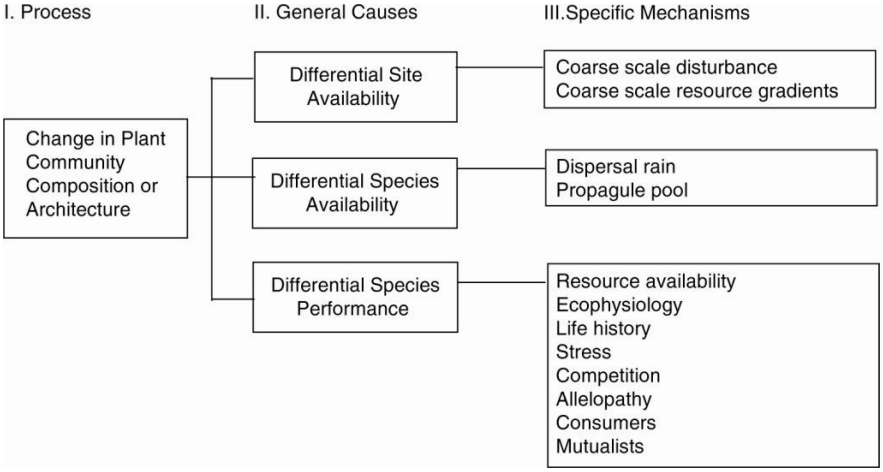


Figure 1 : La Hiérarchisation des causes structurant les dynamiques de végétation: (niveau I) les processus à considérer ; (niveau II) les trois mécanismes majeurs, (niveau III) les mécanismes spécifiques (Pickett et al., 2009).

Ces trois mécanismes majeurs sont divisés en mécanismes plus spécifiques La Hiérarchisation des causes structurant les dynamiques de végétation: (niveau I) les processus à considérer ; (niveau II) les trois mécanismes majeurs, (niveau III) les mécanismes spécifiques (Pickett et al., 2009).

(i) Les caractéristiques du site sont déterminées par deux effets principaux : les ressources présentes et l'impact de la perturbation. Les ressources reflètent les larges gradients climatique ou édaphique (Pickett *et al.*, 2009). L'impact de la perturbation différencie les sites partiellement ou entièrement perturbés, l'ampleur de l'impact et l'hétérogénéité engendrée sur le site même (Pickett and White, 1985). Les caractéristiques du site ont également des effets réciproques sur la disponibilité en espèces et leur performance. (ii) Le deuxième élément structurant les dynamiques de la végétation implique la disponibilité en espèces conditionnées par leurs modes de dispersion. Les modes de dispersion sont espèces-spécifiques et sont différenciés par la pluie de graines et la persistance de propagules dans la banque de graines (Howe and Smallwood, 1982; Schupp and Fuentes, 1995). (iii) Une fois les graines sur place, une différenciation continue car la réponse de l'espèce et même celle de l'individu est fonction de ses diverses performances (réaction physiologique, architecturale et traits de l'espèce) conditionnées par l'environnement (Desteven, 1991). Ainsi la survie, la

croissance et la reproduction de l'espèce sont déterminés par la disponibilité en ressources, le stress environnemental (Desteven, 1991; Harmer, 1995), la consommation et la prédation (Gill, 1992). Dans le cadre de ces causes multiples des dynamiques de la végétation, l'interaction nette des trois effets facilitation-inhibition-tolérance est présente au sein de chaque dynamique et s'applique donc à tout le stade de développement (Pickett *et al.*, 2009).

Par ailleurs, dans ce cadre actuel des dynamiques de la végétation, la dominance d'une espèce dans un milieu donné est liée aux différents traits définissant sa stratégie de compétition. Chaque stratégie correspond à des compromis sur les traits fondamentaux ou « trade-off ». Différents modèles de stratégies ont été proposés dans la littérature afin d'expliquer ces « trade-offs » et les dynamiques de la végétation. Parmi ces différents modèles, on peut citer le modèle de ressource-ratio de Tilman (1988), qui utilise la disponibilité des nutriments du sol et la lumière pour classer les stratégies des espèces. Ce modèle se base sur la compétition pour des ressources limitées et un gradient entre, d'une part, les milieux à perturbation récente avec des faibles ressources du sol et un fort pourcentage de lumière et, d'autre part, des milieux non perturbés depuis longtemps avec des ressources du sol importantes et un faible pourcentage de lumière (Figure 2). Le remplacement des espèces de sous-bois résulterait de différences entre celles de début de succession, espèces héliophiles avec une forte capacité de compétition pour le sol et celles de fin de succession, espèces tolérantes à l'ombre et exigeantes d'un point de vue nutritionnel. Ainsi, le trade-off entre les exigences en lumière et les ressources du sol a été généralisé comme théorie principale expliquant les dynamiques de la végétation en forêt tempérée (Pickett *et al.*, 2009; Tilman, 1988).

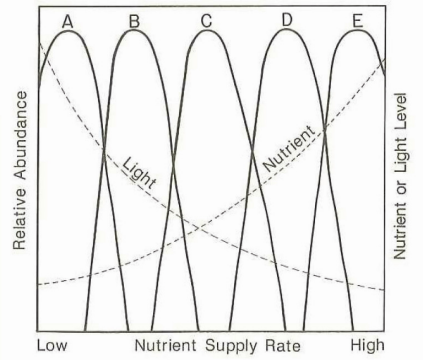


Figure 2 : Le modèle de stratégie écologique "ressource-ratio" de Tilman. Schéma théorique de remplacement des espèces (de A par B, …) au cours d'une succession où l'on passe d'un habitat ou sol à faible disponibilité en nutriments mais à forte disponibilité en lumière, à un habitat avec des conditions inversées (Tilman, 1988).

Les modèles de stratégies des espèces indiquent qu'en occupant des habitats différents, les espèces réalisent une segmentation du milieu en fonction de la nature et du niveau des ressources dont elles disposent. C'est-à-dire que

l'hétérogénéité du milieu crée des conditions variables, favorables à des espèces différentes dans l'espace et dans le temps (Chesson and Warner, 1981; Pacala and Roughgarden, 1982). Parmi les facteurs d'hétérogénéité spatio-temporelle du milieu, la perturbation, et plus précisément les trouées qui en résultent, est primordiale en forêt tempérée. Ainsi, cette hétérogénéité engendrée par la variabilité de l'ouverture de la canopée joue un rôle majeur dans la coexistence des espèces selon l'hypothèse des perturbations intermédiaires ("*Intermediate Disturbance Hypothesis*") (Shea *et al.*, 2004) et l'hypothèse d'hétérogénéité intra-trouée ("*the gap partitioning hypothesis*") (Denslow, 1980). L'organisation, la structure et la composition du peuplement dépendent donc fortement des caractéristiques (surface, fréquence) des trouées qui s'y créent, donnant aux trouées un rôle fondamental dans la vie du peuplement forestier.

Dans ce travail de thèse, la trouée sera considérée comme un des facteurs clef de la dynamique cyclique interne en forêt et donc liée aux différentes répartitions des espèces forestières. Ceci est en lien avec les théories de succession (Bormann and Likens, 1979), le cadre actuel des dynamiques de la végétation de Pickett (2009), le modèle de ressource-ratio (Tilman, 1988) et les études expérimentales en forêt tempérés étudiant les changements du cortège floristique en fonction de l'ouverture de la canopée (Ares *et al.*, 2009; Degen *et al.*, 2005; Fahey and Puettmann, 2007). L'hétérogénéité spatio-temporelle du couvert végétal induite par des perturbations anthropiques ou naturelles peut être mesurée à différentes échelles spatiales, d'une échelle très locale (quelques mètres) à l'échelle de la mosaïque forestière (Oldeman, 1990). A travers ce travail, nous avons donc abordé l'hétérogénéité dans et autour des trouées des écosystèmes forestiers. Deux mesures différentes de la structure de la canopée ont été considérées : pourcentage d'ouverture de la canopée mesuré localement et distance à la lisière mesurée à l'échelle métrique. Ainsi, notre démarche se focalise sur la phase initiale du cycle sylvigénétique selon différents contextes stationnels, en concordance avec les besoins sylvicoles mentionnés dans le contexte général. Nous ne décrirons pas l'évolution de la végétation selon un axe temporel, mais notre étude se focalise sur la phase de création et la phase biostatique avancée du peuplement le long d'un gradient stationnel.

2.2 THÉORIE DE LA NICHE ÉCOLOGIQUE

Pour comprendre et formaliser la relation entre une espèce particulière et son environnement, le concept de niche écologique, développé à l'origine pour les espèces animales, a été adapté pour les espèces végétales (Austin, 1985). De nombreuses définitions ont été énoncées depuis le début du 20ème siècle pour formaliser cette relation espèce et environnement et la niche écologique (Chase and Leibold, 2003). Grinnell (Grinnell, 1917) et Elton (Elton, 1927) ont indépendamment introduit le concept de niche écologique, mais selon deux approches différentes. En effet, Grinnell définit la niche par rapport à l'environnement non-consommable et non modifié par l'espèce (variable "scénopoetique" comme la température et la topograhie par exemple), alors qu'Elton la place en référence aux fonctions assurées par l'espèce et les ressources consommables (variable "bionomique" comme les nutriments, les prédateurs, les décomposeurs par exemple). D'un coté, un point de vue selon lequel les conditions environnementales agissent sur les espèces (Grinnel) et, de l'autre, le point de vue où ce sont les espèces qui agissent sur leur environnement (Elton). Odum a cristallisé cette dualité de définition entre niche-habitat et niche-fonction par l'analogie avec « l'adresse » et « la profession » d'une espèce (Odum, 1959).

Réorientant le concept, Hutchinson a décrit la niche d'une espèce comme un hypervolume à n dimensions (chacune des dimensions étant un facteur environnemental biotique ou abiotique), correspondant à l'ensemble des conditions de l'environnement permettant la croissance et la reproduction des individus d'une espèce (Hutchinson, 1957). Selon la conception classique d'Hutchinson (1957), la niche écologique est propre à chaque espèce. Hutchinson (1957) a distingué la *niche fondamentale* de la *niche réalisée*, car la première n'est fonction que de la performance physiologique de l'espèce et des contraintes environnementales, tandis que la seconde inclut les interactions biotiques. La niche fondamentale correspond donc à l'ensemble des points de l'espace défini par l'hypervolume de variables environnementales où les individus de l'espèce peuvent croître et se reproduire indéfiniment. La niche réalisée est la modification de la niche fondamentale par les interactions avec les autres espèces (parasitisme, prédation, compétition, mais aussi facilitation et symbiotisme). La niche réalisée est plus petite que la niche fondamentale car elle est constituée des zones de la niche fondamentale où l'espèce est dominante par rapport à ses compétiteurs. Dans la nature, c'est la niche réalisée que l'on peut observer. Hutchinson est un des premiers à mentionner la dualité entre l'*espace environnemental* et l'*espace géographique* lié à la niche.

La dualité entre l'espace environnemental et l'espace géographique a été récemment reprise et intégrée dans une vision plus complète par Soberon (2009). Soberon illustre ceci par la figure 3 où il se limite à la niche de Grinnel,

facilitant la correspondance entre les facteurs explicatifs et leur distribution spatiale. Sur la figure, on observe que l'espace environnemental régulier (ellipse bleue de la figure 3) correspond à un espace géographique irrégulier et disjoint (régions géographiques en bleu de la figure 3).

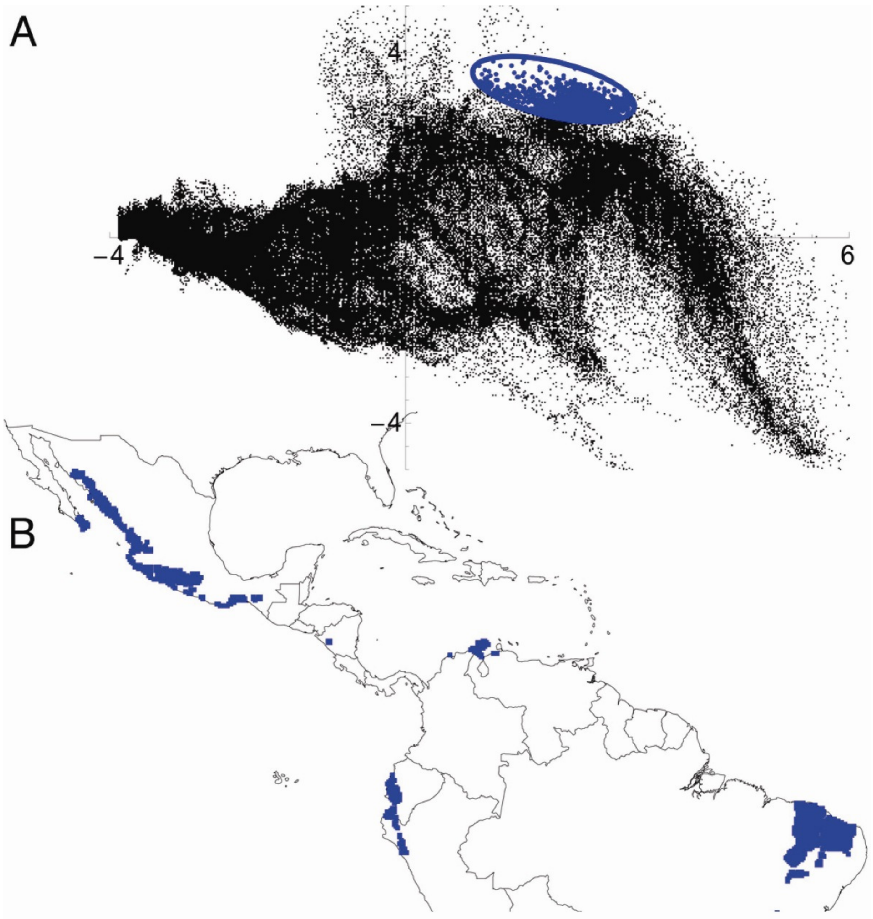


Figure 3 : La dualité de l'espace environnemental (E) et géographique (G) lié à la niche. (A) exemple de l'espace E à dimensions (les deux premiers axes principaux de 19 variables bioclimatiques. Chaque point noir est une combinaison existante des axes principaux. L'ellipse bleue représente une niche fondamentale hypothétique. Les points bleus dans la niche fondamentale symbolisent la niche potentielle ou simplement la partie de la niche fondamentale qui existe en réalité dans une certaine région à un certain moment. (B) correspond à la projection géographique de la niche réalisée, la partie de la niche potentielle que les espèces parviennent à occuper après la prise en compte des effets de compétition et de prédation (Soberon and Nakamura, 2009).

Pour comprendre la distribution observée d'une espèce, la théorie de la niche permet donc de faire l'extrapolation entre niche réalisée et répartition observée et entre répartition potentielle et niche fondamentale. Néanmoins, si la niche réalisée est souvent plus restreinte que la niche fondamentale, ce n'est pas

nécessairement le cas de la répartition observée par rapport à la répartition potentielle. En effet, du fait des dynamiques sources-puits, une espèce peut être présente en dehors de son aire potentielle de répartition (Pulliam, 2000). Mais, ceci est plutôt un événement rare.

2.2.1 Quantification de la niche

La quantification des relations entre la distribution des espèces et leur environnement, c'est-à-dire de la niche écologique, s'est développée selon deux approches : l'approche corrélative et l'approche mécaniste. L'approche corrélative s'appuie sur l'extrapolation entre niche réalisée et distribution observée et va donc associer des données de présence, présence-absence ou abondance d'une espèce avec des facteurs spatialisés de son habitat comme le climat, la topographie ou le sol. Le modèle corrélatif de distribution d'espèces, dit "*habitat-based model*" (Kearney, 2006) ou plus généralement "species distribution model", est aujourd'hui populaire du fait de la facilité d'accès aux données géographiques et aux Systèmes d'Information Géographique (SIG) et a énormément été utilisé au cours des deux dernières décennies (Guisan and Thuiller, 2005; Guisan and Zimmermann, 2000). La distribution des espèces des grands territoires a principalement été corrélée avec des variables climatiques et topographiques (Austin, 1985; Coudun *et al.*, 2006; Guisan and Zimmermann, 2000; Lenoir *et al.*, 2008).

L'approche mécaniste simule la réponse de divers processus d'une espèce (croissance, survie et reproduction) à des variables environnementales. Au contraire des modèles corrélatifs, le point de départ est l'espèce, ce qui permet de s'affranchir de la répartition géographique de l'espèce pour ajuster les paramètres du modèle. Les modèles mécanistes, dit "*process-based models*" (Kearney, 2006), n'utilisent, en entrée, que des variables abiotiques en lien avec des réponses physiologiques et simulent donc l'aire potentielle de l'espèce. Ainsi, cette approche permet de prendre en compte les processus tels que la dispersion, l'établissement et le recrutement. Il s'agit d'une approche développée récemment et donc moins appliquée, car une bonne connaissance a priori de la biologie des espèces est nécessaire. Un des exemples de modèle mécaniste est le modèle PHENOFIT. Ce modèle se base sur l'effet des variations saisonnières du climat sur la survie et la reproduction des espèces (Chuine and Beaubien, 2001; Morin and Chuine, 2005).

Les modèles de dynamique forestière, dit "*individual- based gap models*" spatialement explicite ou non-explicite (Bugmann, 2001; Busing and Mailly, 2004; Perry and Millington, 2008), s'appuient sur les deux approches. Il s'agit d'une méthode de modélisation devenue très utilisée pour toute étude simulant les dynamiques forestières au niveau du peuplement ou du massif forestier. Les modèles de dynamique forestière simulent différentes mécanismes de

fonctionnement (e.g. croissance de l'arbre, recrutement, mortalité, perturbation). Les mécanismes sont représentés indépendamment, ce qui permet d'appliquer, au sein du même modèle, des approches plus mécanistes (e.g. croissance de l'arbre par des relations d'allométrie pour chaque espèce) et des approches plus corrélatives (e.g. recrutement des essences en fonction des conditions locales). Des filtres portant par exemple sur la luminosité au sol, présence de litière ou de semenciers, permettent de déterminer les espèces qui sont présentes ou absentes du site modélisé. La paramétrisation de ces filtres, basée sur les conditions locales, reste aujourd'hui un point faible de cette approche de modélisation.

2.2.2 Formalisation statistique de la quantification de la niche

Les modèles linéaires généralisés (ou *Generalized Linear Model*, GLM) (Harrell, 2001) sont à la base de la méthode statistique utilisée pour analyser les dépendances entre une variable à expliquer (dépendante) et une ou plusieurs variables explicatives (indépendantes) quantitatives et qualitatives (ordinales ou nominales). La régression logistique faisant partie de cette famille GLM, comme la régression linéaire, est la technique la plus commune en écologie pour la modélisation corrélative de la distribution d'une espèce. L'approche GLM a été élargie entre autre grâce à l'introduction des effets aléatoires (*Generalized linear Mixed Models* ou GLMM) (McCulloch and Searle, 2001; Molenberghs and Verbeke, 2006) et à l'explication des variables dépendantes nominales ou ordinales par *Vectoriel General Linear Models* ou VGLM" (Agresti, 2002; Ananth and Kleinbaum, 1997). Ces deux types de modèles seront appliqués dans ce travail de doctorat. Les GLMM contiennent au minimum une variable à effet aléatoire et peuvent s'appliquer dans le cas où il y a des mesures groupées. Le VGLM se différencie par sa capacité à modéliser une variable dépendante nominale ou ordinale. Le VGLM est donc utilisé en écologie lorsqu'il y a besoin de quantifier la réponse d'une espèce, exprimée en classe d'abondance, en fonction de son environnement (Guisan and Harrell, 2000). Aujourd'hui ce type de modèle connaît peu d'applications dans le domaine de l'écologie (Guisan and Harrell, 2000). Cependant, le VGLM est très utilisé et développé dans d'autres domaines de recherche, en particulier en épidémiologie, toxicologie, science sociale (Ananth and Kleinbaum, 1997; Guisan and Harrell, 2000).

La régression logistique, reconnue comme une technique flexible et robuste au sein de la famille des modèles linéaires généralisés (Austin *et al.*, 1984) modélise le logarithme du rapport des probabilités de présence et d'absence d'une espèce en fonction d'une combinaison des variables écologiques. Lorsque l'on effectue une régression logistique entre la présence-absence d'une espèce et une fonction quadratique d'une variable, on obtient une courbe en cloche indiquant

la probabilité de présence de l'espèce en fonction des valeurs de la variable. Cette courbe est uni-modale et symétrique et elle peut être caractérisée par trois paramètres : (i) l'optimum, la valeur de la variable pour laquelle la probabilité est maximale, (ii) l'amplitude, caractérisant la gamme plus au moins étendue des milieux dans lesquels l'espèce peut survivre et (iii) la probabilité maximale prédite le long du gradient, caractérisant la fréquence maximale de l'espèce le long du gradient (définition exacte voir (Gégout and Pierrat, 1998; ter Braak and Looman, 1986)).

Le cadre général de la théorie de la niche dans lequel nous avons travaillé dans cette thèse correspond à la niche de Hutchinson. Plus spécifiquement, nous nous sommes intéressés à la niche réalisée, permettant d'extrapoler niche et répartition observée. Ainsi, l'approche corrélative a été choisie lorsqu'on a cherché à quantifier les relations entre distribution et environnement par la régression logistique. Une attention particulière a été portée à la quantification de la relation entre abondance et environnement, en utilisant un modèle VGLM.

2.3 DISTRIBUTION D'UNE ESPÈCE

La distribution observée, ou aire de répartition, d'une espèce correspond à la portion de territoire occupée par l'ensemble des populations de cette espèce sur la zone étudiée. Il s'agit d'un concept complexe, qui englobe les limites de distribution d'une espèce qui sont évolutives (Holt *et al.*, 1997) du fait de la dynamique des populations (Pulliam, 2000), mais aussi des activités humaines (Travis, 2003). Les limites franches de distribution n'existent pas, sauf en cas d'une barrière physique. Les aires de répartitions doivent se concevoir à différentes échelles spatio-temporelles, ce qui a occasionné un débat nourri sur la façon de caractériser les aires de répartition (Gaston, 1991, 1994).

Les deux causes principales limitant la distribution observée sont les stress physique et biotique (Brown, 1995). L'importance des causes physiques a été très tôt reconnue en écologie, via la reconnaissance du rôle du climat dans le contrôle de la distribution des animaux et des plantes à l'échelle globale (von Humboldt and Bonpland, 1807). Les facteurs biotiques, comme la compétition, affectent pour leur part la distribution des espèces à des échelles plus locales (Pearson and Dawson, 2003). Pearson et Dawson (2003) ont proposé une hiérarchisation des facteurs en fonction de l'échelle de la distribution étudiée (Figure 4).

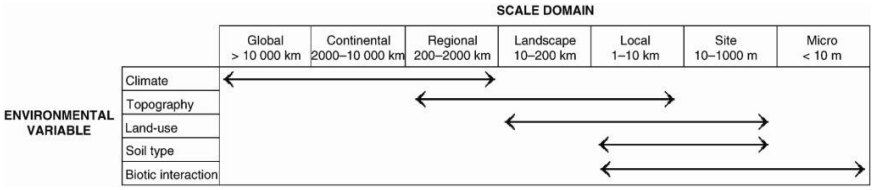


Figure 4 : Niveaux de hiérarchisation des facteurs pouvant affecter la distribution d'une espèce à différentes échelles spatiales. Dans ce cadre on considère que les échelles larges correspondent à une résolution grossière de l'information, tandis que les échelles plus locales impliquent une résolution plus fine (Pearson and Dawson, 2003).

Cette vision hiérarchique des facteurs environnementaux peut être complétée par la notion de niche écologique de Soberon (2009). Soberon propose qu'à une échelle suffisamment large, seule la définition au sens de Grinnel importe pour expliquer les distributions, mais, qu'à une échelle plus fine, il est nécessaire de considérer la définition donnée par Elton. Donc, il sépare les conditions environnementales globales ayant une évolution temporelle plutôt statique vis-à-vis de l'espèce (les variables "*scenopoetiques*" comme la température et l'altitude) des ressources directement consommables ayant une dynamique temporelle importante (variables "*bionomiques*" comme la lumière et l'eau).

La vision de Soberon reflète bien deux tendances distinctes de la description de la niche dans la littérature scientifique : l'approche "échelle large" se focalise sur la compréhension des distributions des niveaux régional à continental et

l'approche " échelle locale" étudie les processus au niveau site ou peuplement. L'approche à large échelle considère les facteurs climatiques (température, précipitation), géologiques (roche mère), topographiques (pente, exposition) et/ou édaphiques (nutriments, sol) (Guisan and Zimmermann, 2000; Willis and Whittaker, 2002). L'approche échelle locale, quant à elle, se focalise plutôt sur les processus d'interactions (dispersion, parasitisme) et des facteurs liés aux ressources consommables (lumière, eau, nutriments) (Bugmann, 2001). En conséquence, rares sont les modèles de distribution à haute résolution (via la modélisation de la réponse aux facteurs bionomiques comme la lumière ou la compétition) valides sur de vastes espaces (via la modélisation de la réponse aux facteurs scenopoetiques comme le sol ou le climat). Cependant, les modèles de distribution à large échelle incluant des variables à caractère biotique et dynamique génèrent une prédiction améliorée des distributions (Ediriweera *et al.*, 2008; Grogan *et al.*, 2003). Il peut être plus juste de dire que l'effet des facteurs d'importances est imbriqué spatialement (Willis and Whittaker, 2002) et qu'une prise en compte simultanément des facteurs abiotiques et biotiques amène à des prédictions plus robustes (Soberon and Nakamura, 2009). Le manque de documentation sur le rôle des interactions dans les modèles de distribution a souvent été cité comme une limitation importante pour l'obtention de prédictions plus robustes et fiables (Davis *et al.*, 1998).

Avec l'objectif d'apporter une vue d'ensemble du développement des espèces de la strate herbacée, nous avons décidé d'introduire de façon non hiérarchique, dans nos modèles de distribution, des facteurs variant à une échelle régionale comme le sol, et à une échelle locale comme les descripteurs liés à la lumière. Plus précisément, la résolution des facteurs correspond à une résolution décamétrique pour une variation de grande ampleur de la structure du peuplement ; une résolution hecto-kilométrique pour une variation de grande ampleur des facteurs liés au sol.

2.4 DISTRIBUTION DE L'ABONDANCE

Peu d'hypothèses et de généralisations ont été faites pour expliquer la distribution des individus d'une espèce au sein de son aire de répartition. L'hypothèse la plus connue est celle de centre-abondant, acceptée comme une règle générale dans le domaine de la biogéographie (Hengeveld and Haeck, 1982; Sagarin and Gaines, 2002). Selon cette hypothèse, l'abondance d'une espèce est supposée être plus élevée en situation centrale qu'en situation marginale de sa distribution et ceci s'applique dans l'espace environnemental, comme dans l'espace géographique (Brown, 1984; Sagarin and Gaines, 2002).

Cette hypothèse a été vérifiée en outre par Brown, qui donne des exemples de variation d'abondance d'espèces d'arbres et d'invertébrés selon des conditions du milieu (altitude et hydromorphie) et la localisation (Figure 5). C'est ainsi qu'il a été postulé que la variation de l'abondance (ou nombre d'individus) pouvait être généralement représentée selon une distribution normale en fonction des paramètres du milieu avec deux exceptions : (1) un abrupt changement dans les conditions environnementales, (2) des conditions environnementales géographiquement fragmentées.

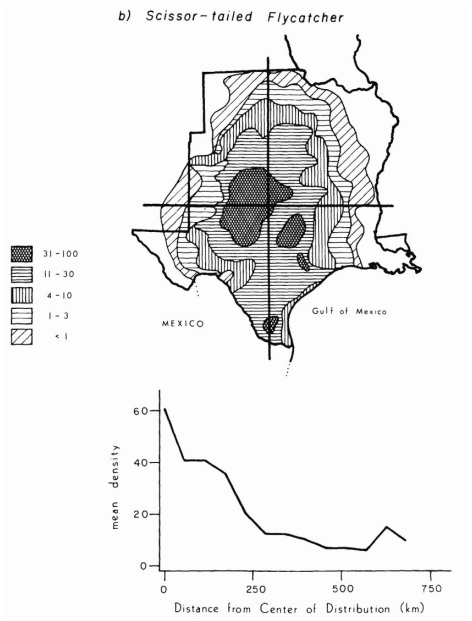


*Figure 5 : Distribution géographique de l'abondance d'une espèce d'oiseaux (*Muscivora forficat*a) : (a) la densité moyenne de la population par classe et (b) la densité moyenne selon quatre transects arbitraires, partant du centre de l'aire (voir (a)) jusqu'à la périphérie (Brown, 1984).*

Depuis, peu de preuves scientifiques peuvent confirmer cette hypothèse de centre-abondant et plusieurs contre-exemples ont été identifiés, surtout dans l'espace géographique (Sagarin and Gaines, 2002; Sagarin *et al.*, 2006). La distribution de l'abondance au sein de la distribution de présence reste donc un

point en débat. En revanche, malgré le manque de confirmation de cette hypothèse, les études, utilisant la théorie de la niche et décrivant les distributions des abondances des espèces à large échelle, adhèrent toutes à l'hypothèse centre-abondant (Coudun and Gégout, 2007; Dirnbock *et al.*, 2003; Randin *et al.*, 2009).

Nous testerons cette hypothèse dans l'espace écologique en comparant les optimums et les amplitudes des modèles de présence-absence et d'abondance forte des espèces par une méthode statistique originale : la méthode de ratios de continuation VGLM. Du fait de la difficulté d'analyser cette hypothèse dans l'espace géographique, nous illustrons le lien entre présence et absence dans l'espace écologique.

2.5 CADRE D'ETUDE ET UTILISATION DES CONCEPTS POUR REPONDRE AUX OBJECTIFS

Le cadre théorique général, dans lequel nous avons travaillé pour étudier la distribution et l'abondance des espèces de la strate herbacée en lien avec leur environnement, est l'hypervolume défini par Hutchinson (1957). Cela signifie que le lien entre distribution et facteurs de l'environnement que nous observons pour chaque espèce, correspond à sa niche réalisée telle que définie par Hutchinson (1957).

Comme nous nous sommes particulièrement intéressés à la réponse initiale des espèces herbacées et des semis juvéniles des essences aux ouvertures de la canopée selon différents contextes stationnels, nous avons déterminé la distribution des espèces à la fois par des facteurs abiotiques de climat et de sol à caractère statique et par un facteur d'ouverture de la canopée à caractère dynamique. La niche climatique (température, bilan hydrique), la niche édaphique (pH du sol) et la niche ouverture de la canopée (pourcentage d'ouverture de la canopée, position au sein de la trouée) ont été développées dans des chapitres différents pour chaque espèce étudiée. En lien avec la niche multi-dimensionnelle de Hutchinson, la quantification de la niche écologique réalisée selon plusieurs gradients doit amener à une meilleure compréhension et prédiction de la niche des espèces étudiées.

L'hypothèse centre-abondant a fourni un cadre pour évaluer si l'impact des facteurs étudiés est similaire pour la distribution, obtenue, d'une part, par des mesures de présence et d'absence et, d'autre part, par des mesures d'abondance, et ceci pour les niches climatique, édaphique et d'impact de perturbation.

Ces concepts théoriques et la partie contexte général précisent la démarche scientifique de ce travail de thèse. Pour aborder les objectifs de la thèse, trois parties, avec leurs objectifs spécifiques, ont été développées sous forme d'article scientifique. Pour chaque article, les questions spécifiques abordées sont précisées ci-dessous.

Les principaux objectifs de la première partie sont de :

(i) quantifier la variation de la distribution des semis de différentes espèces d'arbres au sein d'une gamme d'ouverture de la canopée, allant de la fermeture complète à de très larges ouvertures, et ceci à travers un large gradient de sols et de types de peuplements ;

(ii) développer des modèles permettant de simuler la distribution spatiale des semis en fonction de facteurs locaux (position au sein de la trouée) et régionaux (sol) grâce à une approche d'emboîtement des facteurs explicatifs.

L'étude porte sur huit espèces feuillues fréquentes en Europe occidentale. Elle se base sur des données extraites d'un projet à long terme portant sur les dynamiques de la végétation dans des trouées dans le nord-est de la France

→ **Article [1] :** Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests

Les principaux objectifs de la deuxième partie sont de :

(i) quantifier les effets combinés des variables édaphiques et de l'ouverture de la canopée sur les distributions de présence et d'abondance des principales espèces de sous-bois ;

(ii) identifier les conditions dans lesquelles chacune des espèces est très fréquente et/ou très abondante ;

(iii) identifier pour différentes gammes de conditions, les espèces les plus fréquentes et les plus abondantes.

L'étude porte sur douze espèces vasculaires de la strate herbacée, pour lesquelles la présence et l'abondance ont été mesurées dans 1 202 sites. Elle se base sur des données extraites d'un projet à long terme d'étude des dynamiques de la végétation dans des trouées dans le nord-est de la France et d'une base de données phytoécologiques nationale.

→ **Article [2] :** Abundance response of western European forest species along soil pH and canopy openness gradients

Les principaux objectifs de la troisième partie sont de :

(i) quantifier les effets combinés de différents facteurs climatiques et édaphiques stables sur les distributions de la présence et de l'abondance des espèces ;

(ii) analyser la relation entre les distributions de la présence et de l'abondance des espèces pour tester l'hypothèse de centre-abondant.

L'étude se base sur les données de présence et d'abondance de 243 espèces forestières issues de 10 996 relevés inclus dans une base de données phytoécologiques nationale.

→ **Article [3] :** Can species distribution models be used to describe plant abundance patterns?

3 MATÉRIELS ET MÉTHODES

3.1 SOURCES DE DONNÉES UTILISÉES

Quatre sources de données ont été utilisées pour étudier la réponse des espèces de la strate herbacée présente en forêt tempérée en fonction des facteurs abiotiques et du peuplement. Il s'agit des sources de données suivantes : *Observatoire des Peuplements Dévastés* (OPD), *Observatoire des Peuplements Mités* (OPM) (Lacombe *et al.*, 2009; Van Couwenberghe *et al.*, 2008), *EcoPlant* (Gégout *et al.*, 2005) et *Sophy* (Brisse *et al.*, 1995). Les Observatoires sont des bases de données régionales, leurs sites ont été mis en place majoritairement en Lorraine et en Alsace. Ecoplant et Sophy sont des bases de données établies au niveau national. Les deux Observatoires ont été installés, à la suite des tempêtes de 1999, dans des trouées, pendant que les sites d'Ecoplant sont situés sous couvert et les sites de Sophy dans tous types de milieux.

Une participation à la collecte de données s'est réalisée lors des campagnes de mesures en 2005 au sein des trouées de l'OPD et en 2007 et 2009 au sein des trouées de l'OPM. J'ai fait partie d'une équipe de terrain de 2 à 3 personnes de début juillet jusqu'à fin-septembre pendant la phase d'inventaire des sites de l'OPD. En 2007 j'ai élaboré et testé avec Mariona Borràs un protocole de mesures étudiant l'influence des semenciers de chêne sur la répartition spatiale de semis de chêne (Borràs Ruiz-Peinado, 2007) au sein des sites de l'OPM. Pendant l'inventaire de suivi en 2009 de l'OPM, j'ai aidé à démarrer la campagne de mesures et j'ai encadre la prise de relevés floristiques.

La compatibilité des données, dans le cadre de nos objectifs de recherche, est d'abord possible du fait d'un relevé floristique exhaustif, échantillonné similairement suivant la méthode phytosociologique de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1932) et la présence de la localisation géographique des sites au sein de quatre bases de données. Ensuite, les données d'OPD, d'OPM et d'EcoPlant ont permis d'étudier la réponse des espèces forestières en fonction d'un facteur du sol, issu d'un échantillon de sol de l'horizon A analysé chimiquement au laboratoire, et d'un facteur structure de peuplement grâce à un indice d'ouverture de la canopée mesuré lors le relevé du terrain ou un indice calculé à partir des données dendrométriques de la strate arborée.

L'accès à des variables climatiques directes a été possible à travers le modèle AURELHY (1961-1990) (Source : Météo France) (Bénichou and Le breton, 1987), contenant des données de précipitations et de températures spatialisées.

Chaque site, issu des trois bases de données, a été croisé avec les couches spatialisées d'AURELHY.

Les quatre bases archivent un grand nombre de données sur la végétation. Les deux bases de données des Observatoires ont la particularité de stocker des informations sur trois niveaux spatiaux : les mesures à l'échelle site (ex : données géologiques), les mesures générales à l'échelle de la placette (ex : relevé floristique) et les mesures fines à l'échelle d'une petite unité (ex : inventaire semis). OPD, OPM, EcoPlant et Sophy sont présentées dans les tableaux suivants : Tableau 1, Tableau 2, Tableau 3, et Tableau 4, présentant les informations suivantes : informations générales, critères, protocole et archivage.

Tableau 1 : Fiches de renseignements de l'Observatoire des Peuplements Dévastés (Source : Catalogue des réseaux et dispositifs installés après tempête, 2008).

Observatoire des Peuplements Dévastés : réseau Lorraine-Alsace et National	
informations générales :	
objectifs	▪ étudier la dynamique naturelle non assistée sur une période de 15 à 20 ans dans des grandes trouées issues de peuplements dévastés ▪ définir des itinéraires sylvicoles basés sur la régénération naturelle ▪ laboratoire de données phytoécologiques et dendrométriques
maître d'œuvre	LERFoB[2], ONF[3], Suf-IDF du CNPF[4]
démarrage	réseau Lorraine-Alsace : 2001 ; réseau national : 2002
localisation	réseau Lorraine-Alsace : Lorraine et Alsace ; réseau national : France
nombre de sites	réseau Lorraine-Alsace : 121 ; réseau national : 65
type de propriété	FD, FC et FP
critères :	
caractéristiques	▪ passage tempête 1999 ▪ surface minimum de dégâts 2 ha, volume sur pied 90 % touché ▪ gradient sol (du plus acide au plus calcaire) ▪ gradient peuplement (Hêtraies, Hêtraies - Chênaies, Chênaies, Sapinières, Pessières, Pinèdes, Douglasaies, Châtaigneraies) ▪ types d'exploitation : pas d'exploitation, exploitation sans démontage des houppiers, exploitation avec démontage des houppiers, exploitation avec enlèvement des houppiers ▪ dans des parcelles où lesquelles le gestionnaire suppose dans avoir des problèmes de régénération ▪ plaine et collines
protocole :	voir Annexe [2]
nombre de répétitions	4 répétitions dans chaque site (= 4 placettes de mesure) ;
surface unitaire	1 site (8100 m²) - 4 placettes (314 m²) par site – 3 placeaux par placette (12,56 m²)
données collectées	▪ semis : identification, hauteur, nombre, abroutissement (inventaire exhaustif) ▪ arbres : localisation arbres isolés, peuplement environnant ▪ végétation : relevé floristique (inventaire exhaustif), strates de végétation ▪ encombrement : rémanents, cépées, souches ▪ caractérisation écologique : informations générales (topologie, pente…), caractérisation édaphique (étude fosse pédologique, étude horizon A chimique – labo), hydromorphie ▪ autres données : photos numériques, localisation par coordonnées géographiques, date de mesure
campagnes	première campagne 2002-2003, deuxième campagne 2005-2006

[2] *Laboratoire des Ressources Forêt-Bois (UMR 1092 AgroParisTech-INRA)*
[3] *Office National des Forêts*
[4] *Service d'utilité forestière, l'Institut pour le Développement Forestier - Centre National de la Propriété Forestière*

Tableau 2 : Fiches de renseignements de l'Observatoire des peuplements dévastés (Source : Catalogue des réseaux et dispositifs installés après tempête, 2008).

Observatoire des Peuplements Mités	
informations générales :	
objectifs	▪ étudier la dynamique naturelle non assistée sur une période de 15 à 20 ans dans des petites trouées issues des peuplements mités ▪ définir des itinéraires sylvicoles basés sur la régénération naturelle ▪ laboratoire de données phytoécologiques et dendrométriques
maîtres d'œuvres	LERFoB, ONF, CRPF[5]
démarrage	2002
localisation	Lorraine
nombre de sites	38, contenant 107 trouées
type de propriété	FD, FC et FP
critères :	
caractéristiques	▪ passage tempête 1999 ▪ surface touché entre 10- 50 % ▪ gradient de lumière, chaque site 3 trouées avec des tailles différentes (1 petite, 1 moyenne et 1 grande), min 85m² - max 1ha ▪ gradient sol (du plus acide au plus calcaire) ▪ gradient peuplement (chênaies, hêtraies, hêtraies-chênaies, pessières, mélange de feuillus divers, mélange de feuillus et résineux) ▪ pas d'intervention lourde après passage tempête ▪ plaine et collines
protocole :	voir Annexe [3]
nombre de répétitions	3 trouées par site
surface unitaire	1 site -3 trouées (petite, moyenne et grande) - 1 placette centrale (314 m²) par trouée – plusieurs placeaux selon taille de la trouée (12,56 m²)
données	▪ semis : identification, hauteur, nombre, abroutissement (inventaire exhaustif) ▪ arbres : arbres en lisière et isolés (essence, localisation, diamètre) (inventaire exhaustif), peuplement environnant (inventaire des perches et de brins de taillis) ▪ végétation : relevé floristique (inventaire exhaustif), strates de végétation ▪ encombrement : rémanents, cépées, souches ▪ caractérisation écologique : informations générales (topologie, pente…), caractérisation édaphique (étude fosse pédologique, étude horizon A chimique – labo), hydromorphie ▪ autres données : photos numériques, localisation par coordonnées géographiques, date de mesure
campagnes	première campagne 2004-2005, deuxième campagne 2009

[5] *Centre Régional de la Propriété Forestière Lorraine-Alsace*

Tableau 3 : Fiche de renseignements d'EcoPlant.

EcoPlant	
informations générales :	
objectifs	▪ caractérisation quantitative des relations entre la distribution des espèces forestières et leur environnement, sur la base de mesures réelles ▪ laboratoire de données phytoécologiques issues des forêts françaises au niveau national
maître d'œuvre	LERFoB
démarrage	2000
localisation	France
nombre de sites	6432
type de propriété	FD et FC
critères	
caractéristiques	▪ gradient altitudinale (0 – 2 000 mètres d'altitude) ▪ gradient climatiques (4 à 18°C température moyenne annuelle, 500 à 2 000 mm précipitations moyennes annuelles) ▪ gradient sol (du plus acide au plus calcaire) ▪ gradient écosystèmes forestiers en France : méditerranéens, océaniques, semi-continentaux, conditions collinéennes, conditions montagnardes ▪ gradient d'hydromorphie (rankers jusqu'aux sols hydromorphes)
protocole :	
nombre de répétitions	pas de répétitions
surface unitaire	1 site (400 m²)
données	▪ végétation : relevé floristique (inventaire exhaustif), strates de végétation ▪ arbres : estimation recouvrement strate arbustive (basse et haute), strate arborée ▪ caractérisation écologique : informations générales (topo pente…), caractérisation édaphique (étude fosse pédologique, étude horizon A chimique – labo), hydromorphie ▪ autres données : localisation relevée, date de mesure
campagnes	1905 - 2005

Tableau 4 : Fiche de renseignement de Sophy.

Sophy	
informations générales :	
objectifs	▪ description des plantes en groupes socio-écologiques dans tous milieux en France et les pays limitrophes ▪ bibliothèque de données phytosociologiques françaises ▪ fournir des méthodes de caractérisation écologique des plantes et relevés aux botanistes
maître d'œuvre	hébergé à l'Université Paul Cézanne de Marseille, France
démarrage	1978
localisation	France et les pays limitrophes : Belgique, Luxembourg, Allemagne, Suisse, Italie, Espagne
nombre de sites	192.352
type de propriété	
critères	
caractéristiques	▪ gradients écologiques ▪ communautés plantes importantes
protocole :	
nombre de répétitions	pas de répétitions
surface unitaire	1 site (400 m² en milieu forestier)
données collectées :	▪ végétation : relevé floristique (inventaire exhaustif), strates de végétation ▪ autres données : localisation relevée, date de mesure
campagnes	1915 – 2009

LES OBSERVATOIRES DE DYNAMIQUES NATURELLES APRES TEMPETE

Un article de vulgarisation a été co-rédigé ave les membres de l'équipe Sylviculture & Reboisement de LERFoB à la demande de l'Institut pour le Développement Forestier (IDF), utilisant les données des deux Observatoires. Ce travail clarifie les critères de choix des sites et décrit les variables mesurées.

L'article est apparu dans un numéro special consacré aux réseaux de reconstitution après tempête de Forêt-entreprise de l'IDF :

3.1.1 Article de vulgarisation [1] Les Observatoires de dynamiques naturelles après tempête

Linde Van Couwenberghe, Eric Lacombe, Pierre Gonin, Annabelle Mengin

Forêt – entreprise n ° 183 - Novembre 2008 pp 33-36

La deuxième campagne de mesures de l' "Observatoire des dynamiques de végétation après tempête" de LERFoB/ UMR INRA-AgroParisTech, ONF et Suf-IDF du CNPPF s'est achevée en 2006. Aujourd'hui les premières analyses ont dégagé les premières grandes tendances dans l'installation des régénérations.

Les tempêtes Lothar et Martin de 1999 ont marqué l'histoire de la sylviculture en France. 100 millions de mètres cubes de chablis se sont retrouvés au sol dans des peuplements situés sur des stations très diverses et concernaient des essences variées. La tempête a créé des ouvertures dans la forêt variant de petites trouées de quelques ares à des ouvertures de plusieurs hectares.

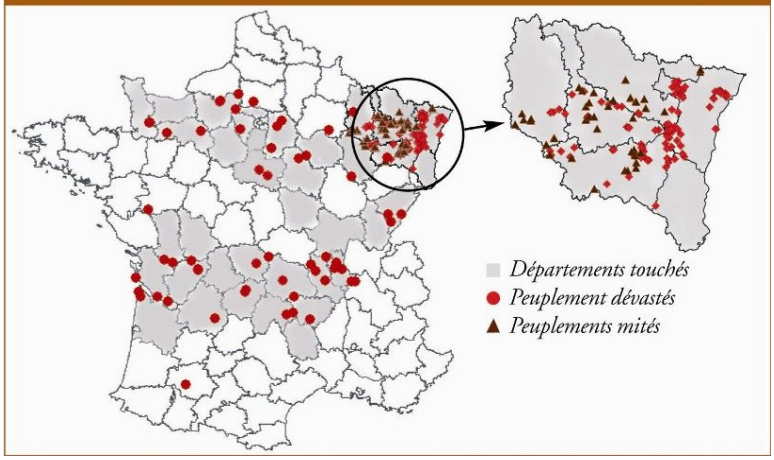
La gestion habituellement pratiquée lors des événements climatiques précédents a mis le plus souvent l'accent sur le reboisement artificiel, majoritairement monospécifique. Or, ce type de reconstitution, outre son coût, génère des inconvénients biens connus, qui ont conduits les gestionnaires forestiers à se poser des questions sur d'autres méthodes de reconstitution. En réponse, le LERFoB/ UMR INRA-AgroParisTech, l'ONF et le Suf-IDF du CNPPF ont mis en place deux Observatoires des dynamiques naturelles après tempête dans le but de disposer d'un réseau de parcelles d'observation à moyen terme (20 ans), sur lesquelles les données dendrométriques et phytoécologiques auront été relevées avec précision depuis l'origine. L'objectif visé est de répondre aux questions suivantes : la régénération sera-t-elle suffisante ? Les essences obtenues seront-elles compatibles avec les objectifs du sylviculteur ? A quel moment le forestier devra-t-il intervenir pour orienter la dynamique naturelle vers ses objectifs ?

3.1.1.1 Deux Observatoires complémentaires

L'Observatoire des dynamiques naturelles, " Peuplements dévastés " a été initié en Lorraine Alsace en 2001, financé par les SERFOB de Lorraine et d'Alsace, puis étendu dans les autres régions avec les financements du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche. Cet Observatoire compte aujourd'hui 186 dispositifs permanents dans des grandes trouées de plus de 2 hectares (figure 1). Un 2ème Observatoire "Peuplements mités", financé par les SERFOB de Lorraine, a été installé en parallèle dans 107 petites trouées allant de 300 m² à 1 ha en Lorraine. A ce jour deux campagnes de mesures ont été organisées dans les grandes trouées, pendant les étés 2002-03 et 2005-06, et une en 2005 dans les petites trouées.

Les dispositifs de l'Observatoire Peuplements dévastés ont été choisis dans des peuplements détruits à plus de 90 % du volume sur pied, sur plus de 2 ha, ne présentant à priori pas ou peu de régénération. Les dispositifs de l'Observatoire Peuplement mités se trouvent dans des trouées d'un peuplement forestier ayant subi des dégâts qui ont touchés 10 à 50 % de sa surface de manière plus ou moins diffuse, représentant trois tailles de trouées (petites trouées de 1 à 4-5 ares, moyennes trouées de 4-5 à 20 ares et grandes trouées de 20 à 50 ares). Pour les deux observatoires l'échantillonnage se fonde sur deux facteurs: la station et le peuplement antécédent. Les dispositifs sont répartis le long d'un gradient trophique du plus acide au plus calcaire et concernent des peuplements représentatifs de la région. Bien que ces observatoires ne visent pas l'exhaustivité des situations, ils permettent de dégager les grandes tendances de dynamique après tempête.

Figure 1 : Carte de localisation des dispositifs des deux Observatoires



Sur chaque dispositif étudié, les mesures sont effectuées à trois échelles spatiales différentes, permettant d'avoir une caractérisation écologique du site, une description de la composition floristique et une évaluation fine de la quantité de semis.

En 2007 une base de données à été constituée sous Access pour l'Observatoire Peuplements dévastés. Cette base permet de stocker toutes les données spatiales et temporelles sur le sol, la végétation, la croissance etc. Dans l'optique de des informations générales sur les Observatoires, des fiches descriptives ont été établies à partir de cette base de données. Les fiches comprennent un résumé des campagnes de mesures pour chaque site ; on y trouve en outre la localisation du site, les données écologiques, la liste floristique, la densité des semis par essence, le recouvrement et l'encombrement des rémanents. Ces informations sont à disposition des opérateurs.

3.1.1.2 Une régénération diversifiée et souvent abondante

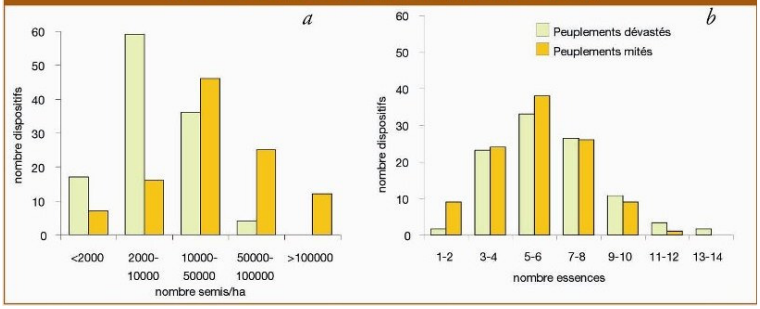
Sur les dispositifs de l'Observatoire Peuplements dévastés, contenant à priori les parcelles posant le plus de problème de régénération, les semis sont plutôt abondants : on observe une densité moyenne de 9 465 tiges/ha (médiane de 4 677 tiges/ha) lors de la deuxième campagne de mesures. En ne conservant que les essences intéressantes pour la production de bois de qualité, 70 % des dispositifs ont une densité supérieure à 2000 tiges nobles/ha. En comparaison, les dispositifs de l'Observatoire Peuplements mités atteignent des densités plus élevées, la majorité des trouées présentant plus de 10 000 tiges/ha (figure 2). Parmi les semis, on note parfois de nombreuses tiges préexistantes apparues avant la tempête.

Les dispositifs à faible densité de régénération pour les deux observatoires, sont pour la majorité des anciennes plantations denses de résineux situées dans des stations très peu adaptées ou les parcelles dans lesquelles se trouve peu de semenciers et une végétation bloquante. La régénération est très diversifiée, avec au moins quatre essences dans plus de 80 % des dispositifs de l'Observatoire Peuplements dévastés (figure 2).

Les deux campagnes de mesures dans les grandes trouées montrent peu d'évolution de la densité et de la composition des semis. Sa variabilité est déterminée en grande partie par l'acidité du sol (niveau trophique) et la nature du peuplement antécédent. En Lorraine et en Alsace on peut conclure que les peuplements résineux sur sols calcaires ou hydromorphes présentent une très faible densité de semis après tempête dans les petites et grandes trouées. A l'inverse, la régénération dans les peuplements feuillus est satisfaisante. Elle se compose essentiellement de chêne et de hêtre sur sols acides. A ces essences,

s'ajoutent l'érable sycomore et le frêne sur les sols plus riches. Le réseau national de L'Observatoire Peuplements dévastés ne se prête pas à cette analyse à cause du peu de répétitions dans chaque région bioclimatique. Ces premiers résultats montrent qu'un diagnostic de la densité et de la composition d'une régénération naturelle est envisageable dès 3 ans après une forte perturbation. Certains points importants concernant la régénération n'ont pas été abordés comme la qualité des tiges. Cet aspect sera étudié dans la prochaine campagne de mesures.

Figure 2 : Histogrammes de la densité (a) et de la diversité en essences (b) pour les deux Observatoires (en 2005-2006)



L'étude de la répartition de la régénération au sein des trouées montre que les densités de semis sont plus importantes à proximité des lisières ; c'est surtout le cas pour le chêne dans les chênaies ou hêtraies-chênaies en Lorraine. En revanche, les semis au centre des trouées, présents en densité inférieure ont des hauteurs supérieures aux tiges situées en bordure. Dans les peuplements feuillus, ce sont donc plutôt les semis de plus de 50 cm de hauteur de frêne, de charme et d'érable qui peuplent la partie centrale. Parallèlement, on constate que cette zone centrale des trouées est envahie par la végétation accompagnatrice composée essentiellement de ronce. On peut supposer que le facteur lumière joue un rôle important dans la répartition de la régénération. L'influence de ce facteur au travers de la surface de la trouée n'a pas clairement été mise en évidence. Cependant, les différences de répartition constatées au sein des trouées laissent présager une croissance différentielle des essences avec des phénomènes de compétition qu'il serait intéressant de suivre.

3.1.1.3 Lien entre végétation et régénération

L'installation et l'évolution de la végétation accompagnatrice ont aussi été étudiées. Dans les grandes trouées, le recouvrement augmente beaucoup entre 2002 et 2005. Cette augmentation semble continuer pour les espèces très concurrentielles comme la ronce, la fougère aigle et le genêt à balais. La ronce

est une espèce fréquente et abondante au sein des deux Observatoires, tout au long du gradient trophique et dans les différentes régions climatiques.

Six ans après la tempête, des espèces comme la molinie en milieu acide et la mélique en milieu riche indiquent l'absence ou la présence d'une régénération; respectivement la molinie montre une régénération très peu présente et la mélique une régénération plutôt dense. Les placeaux à genêt à balais et ronce présentent une densité plutôt faible de semis (< 400 tiges/ha en moyenne), quand leur recouvrement atteint 50% et 75%. L'évolution de la régénération est même légèrement négative dans les dispositifs ayant un recouvrement supérieur à 25% de genêt à balais. Par contre, le simple classement de la végétation en types ne permet pas de prédire la densité atteinte par la régénération.

Ces résultats étayent l'hypothèse qu'il existe pour chaque milieu des espèces indicatrices de la densité de semis ou des situations de blocage. La réalisation d'un catalogue basé sur cette végétation bio-indicatrice est à envisager pour optimiser les travaux dans les régénérations naturelles.

3.1.1.4 Les tendances à retenir et leur valorisation

Ces premiers résultats nous permettent de déterminer les facteurs à prendre en compte pour une évaluation de la réussite d'une régénération, comme le niveau trophique et le peuplement antécédent par région climatique. On a observé que les situations les plus problématiques se rencontrent dans les anciennes plantations de résineux qui ne sont pas en station ou qui sont envahies par une végétation bloquante, ainsi que les grandes parcelles sans semenciers. En dehors de ces situations, quelle que soit la surface de la trouée, les semis se sont installés en densité suffisante composés par une large palette d'essences plus ou moins exigeantes en lumière. La présence ou le recouvrement de certains végétaux bio-indicateur semblent être des variables clefs pour pouvoir identifier des situations de blocage de la régénération après tempête.

Six ans après la tempête, une non intervention peut est recommandée dans la plupart des trouées au sein des Observatoires. Cependant la croissance différentielle des espèces commence à se manifester. Les prochaines mesures devront permettre d'appréhender les phénomènes de compétition entre les semis afin de pouvoir doser le mélange selon les objectifs attendus.

Les résultats issus des Observatoires permettront d'établir des fiches pratiques pour les gestionnaires sous forme de "fiche de conseil" après tempête. Par ailleurs une thèse sur la "Dynamique de la régénération et la végétation après tempête" a démarré en janvier 2008 et poursuivra la valorisation des deux Observatoires "Peuplements dévastés" et "Peuplement mités". Elle permettra

de prédire l'installation et la croissance des mélanges dans une trouée et de modéliser la dynamique des espèces accompagnatrices à l'ouverture du couvert.

3.1.1.5 Remerciements

Un grand merci pour tous ceux qui ont participé à la mis en place des observatoires et aux campagnes de mesures.

Résumé : suite aux tempêtes de 1999, deux réseaux d'observations ont été mis en place aux niveaux national et régional ; qui visent à étudier la dynamique spontanée des peuplements sans intervention dans des trouées forestières. Aujourd'hui ses observatoires montrent les premières grandes tendances dans l'installation de la régénération ligneuse, ce qui aide à mieux comprendre l'évolution des écosystèmes forestiers et à définir des conseils sylvicoles pour les propriétaires et gestionnaires forestiers.

Mots-clés : dynamique naturelle, tempête, observatoire

3.2 SITES ET VARIABLES SÉLECTIONNÉS

Un travail d'inventaire au sein des quatre sources de données a été nécessaire pour extraire les données quantitatives de la végétation et les données caractérisant le milieu en fonction des objectifs des trois études. Il y a donc une sélection de variables et de sites a posteriori. Cette sélection est contrainte par l'existant et la compatibilité entre les bases de données.

Tableau 5 : Les variables étudiées, issues de quatre bases de données (OPD, OPM, EcoPlant, Sophy) et le modèle Aurelhy, en fonction du sujet de l'étude.

		Articles		
variables sélectionnées	source d'information	[1]	[2]	[3]
date	OPD, OPM, EcoPlant, Sophy	x	x	x
coordonnées géographiques	OPD, OPM, EcoPlant, Sophy	x	x	x
espèces avec code abondance, strate < 2 m	OPD, OPM, EcoPlant, Sophy		x	x
altitude	OPD, OPM, EcoPlant, Sophy		x	x
essences avec mesure hauteur, strate < 2 m	OPD, OPM	x		
localisation placeau	OPD, OPM	x		
estimation % couvert strate arborée > 8 m	OPD,OPM, EcoPlant		x	
arbres d1.3 > 7cm (localisation, espèce, d1.3)	OPD, OPM		x	
valeur pH du sol horizon A	OPD, OPM, EcoPlant	x	x	x
type peuplement	OPD, OPM	x		
température moyenne annuelle	Aurelhy		x	x
bilan hydrique de Juin	Aurelhy			x
variables calculées à l'aide d'un SIG				
distance à la lisière		x		
ouverture de la canopée			x	

L'étude de l'article [1] utilise les données de l'OPM, donc la zone d'étude est le Nord-Est de la France. Tous les 38 sites (présentant 107 trouées variant de 86 – 6389 m² et 1 266 placeaux de 2 m²), relevés en 2005, ont été intégrés dans l'analyse. La sélection de variables a posteriori est présentée dans le Tableau 5. Un inventaire des données géo-référencées a permis la création d'un SIG (ArcGis 9.2) qui a servi à calculer des indices reflétant la structure du peuplement.

L'étude de l'article [2] utilise trois bases de données : OPD, OPM et EcoPlant. Comme la zone d'étude des deux observatoires se restreint au Nord-Est de la France, les sites d'Ecoplant à l'extérieur de cette zone n'ont pas été retenus. Au total, 1 202 sites ont été sélectionnés, comprenant 230 trouées, relevés en 2005, issues de deux Observatoires et 972 sites d'EcoPlant, relevés entre 1960 et 2005. La sélection de variables à posteriori est présentée dans Tableau 5. Pour les sites sans une estimation d'ouverture de la canopée directe, mais présentant des données dendrométrique géo-référencées, l'indice ouverture de la canopée a été calculé à l'aide d'un SIG (ArcGIS 9.2).

L'étude de l'article [3] utilise les deux bases de données nationales EcoPlant et Sophy, donc la zone d'étude se situe à l'échelle nationale. Une sélection de sites,

mesurés entre 1960-1990, et des variables a été faite a posteriori (Tableau 5). Au total, 243 espèces vasculaires sur 10 996 sites ont été liées avec leur environnement climatique, 79 espèces sur 2 935 sites ont été liées avec leur environnement édaphique.

Les critères de sélection des sites et variables sont détaillés au sein des trois articles. La localisation des sites sélectionnés pour chaque article est illustrée dans la Figure 6.

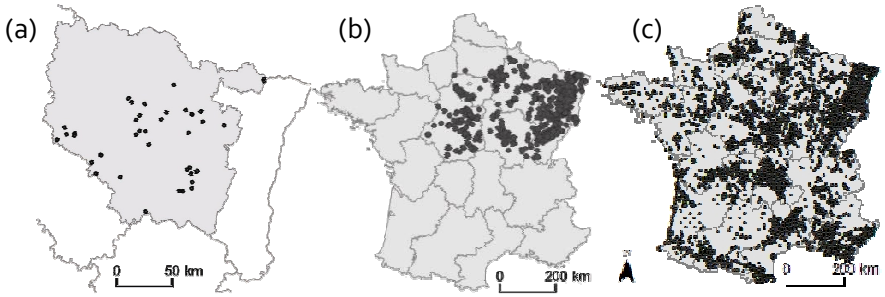


Figure 6 : Localisation des sites pour chaque étude : (a) localisation des trouées (article [1]) en Lorraine; (b) localisation des sites (article [2]) dans le nord-est de la France; (c) Localisation des sites (article [3]) en France.

3.3 MÉTHODES DE MODÉLISATION APPLIQUÉES

La régression logistique est une technique pour analyser les dépendances entre une variable à expliquer (dépendante) binaire et une ou plusieurs variables explicatives (indépendantes) quantitatives et qualitatives (ordinales ou nominales). Elle appartient, comme la régression linéaire à la famille des modèles linéaires généralisés (ou *Generalized Linear Model*, GLM) (Harrell, 2001) et se différencie du fait que la variable dépendante peut être qualitative et les erreurs peuvent ne pas avoir la même variance. L'approche GLM a été élargie, entre autre à l'introduction d'effets aléatoires au niveau de la partie explicative des GLM (*generalized linear mixed model* ou GLMM) (McCulloch and Searle, 2001; Molenberghs and Verbeke, 2006) et à l'explication des variables dépendantes nominales ou ordinales par *Vectoriel General Linear Models* ou VGLM" (Agresti, 2002; Ananth and Kleinbaum, 1997). Nous avons travaillé au sein de ce document de thèse avec les techniques GLMM pour les réponses binaires et VGLM pour les réponses ordinales en classe, les deux se basant sur la méthode de régression logistique.

Pour mettre en œuvre ces techniques, le logiciel R accessible librement en ligne a été utilisé. Il est particulièrement flexible grâce au système des packages, des modules externes compilés, qui permettent de compléter sa bibliothèque de fonctions statistiques. Dans notre étude, nous utiliserons les packages glmmML (Broström, 2009) et VGAM (Yee, 2010).

3.3.1 Le modèle mixte linéaire généralisé pour les réponses binaires

Le modèle mixte, appelé aussi modèle spécifique du sujet, permet de prendre en compte l'existence de corrélations entre les observations effectuées sur un même sujet. A chaque sujet est associé un effet aléatoire spécifique, ce qui implique que les différences entre les sujets sont prises en compte. De manière générale, les individus à l'intérieur de chaque sujet (ou groupe) ont les mêmes paramètres, ce qui introduit une dépendance entre les observations effectuées intra-sujet.

Sachant les effets aléatoires μ_i, le vecteur des variables explicatives associé aux effets aléatoires Z_{ij} et la probabilité d'occurrence $\pi_{ij}= P(Y_{ij}=1| X_{ij}, Z_{ij}, \mu_i)$, le modèle s'écrit:

$$\ln(\pi_{ij} / 1- \pi_{ij}) = X_{ij} \beta + Z_{ij} \mu_i$$

Les effets aléatoires, μ_i, sont supposés indépendants d'un sujet à un autre et distribués selon une loi normale $N(0, \sigma^2)$. X_{ij} est le vecteur des variables explicatives associée aux effets fixes ; β sont les paramètres associés aux

variables explicatives qui pourraient être dépendants du sujet, mais ne le sont pas dans notre cas.

3.3.2 Le modèle de ratios de continuation pour les réponses ordinales

L'approche de la régression logistique polytomique de la famille VGLM à variable dépendante ordinale a été choisie pour modéliser les classes abondances. Plus précisément, le modèle de ratios de continuation a été choisi. Ce modèle s'intéresse à la probabilité d'être dans une catégorie de la réponse conditionné par la probabilité d'être dans une catégorie supérieure. La raison principale pour lequel ce type de modèle a été choisi, est qu'il permet de tester immédiatement la similarité des effets des variables explicatives selon les catégories.

Le modèle est décrit comme suit, soit Y la réponse ordinale avec N catégories et soit $\pi j = P(Y=j)$, la probabilité de présence de la catégorie j. Pour N catégories possibles, le modèle comprend (N-1) équations et une contrainte (somme de probabilité est égal à 1) :

$$\text{Logit}\{P(Y = j|Y \geq j)\} = \log(\pi_j/(\pi_{j+1} + \pi_J)) = \alpha_j + \beta_j X, \qquad j = 1,\ldots, (N-1)$$

L'intercept α et le coefficient β de la covariable X sont dépendants de j : le modèle permet des pentes inégales pour chaque variable explicative, ce qui permet un changement de la probabilité maximale et de l'amplitude de la distribution pour chaque catégorie j.

Au sein du travail de thèse, 3 catégories d'abondances (j = 1 : absence, j = 2 : peu couvrent et j = 3 : très couvrant) ont été considérées ; cela donne les deux équations suivantes :

équation 1: $\text{Logit}\{P(Y = 1|Y \geq 1)\} = \log\{P(Y = 1|Y \geq 1) / (1- P(Y = 1|Y \geq 1))\} = \log\{\pi_1/(\pi_2 + \pi_3)\}$

équation 2: $\text{Logit}\{P(Y = 2|Y \geq 2)\} = \log\{P(Y = 2|Y \geq 2) / (1- P(Y = 2|Y \geq 2))\} = \log\{\pi_2/\pi_3\}$

L'équation 1 présente donc la réponse d'absence d'une espèce *vs.* sa présence, et l'équation 2 indique la réponse de peu couvrant *vs.* très couvrant en sachant que l'espèce est présente.

4 CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES

4.1 ARTICLE [1] GAP PARTITIONING AMONG TEMPERATE TREE SPECIES ACROSS A REGIONAL SOIL GRADIENT IN WINDSTORM-DISTURBED FORESTS

Van Couwenberghe Rosalinde, Collet Catherine, Lacombe Eric, Pierrat Jean-Claude, Gégout Jean-Claude

Forest Ecology and Management 260 (2010) 146-154

doi: 10.1016/j.foreco.2010.04.013

4.1.1 Abstract

Canopy closure and soil characteristics are commonly used to explain regeneration distribution at local and regional scales, although very few studies take both factors into account. The combination of environmental variables defined at broad and local scales is necessary to provide regeneration distribution models with a small resolution (tree scale) that are valid on a large spatial scale (regional scale). Our aim was to quantify how gap partitioning among tree species at the seedling stage varies across large soil and stand type gradients. Regeneration inventories performed five years after gap creation were used to analyse the combined effects of soil type, stand type, and position within canopy gaps on the regeneration development of eight western European broadleaved species: *Acer campestre*, *Acer pseudoplatanus*, *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus sp.*, and *Salix caprea*. A clear pattern of gap partitioning among the eight species was observed. All species had higher density at the gap edge except birch and willow showing highest presence in gap centres. For all species, the probability of presence of tall seedlings (height > 0.5 m) increased from gap edge to gap centre. Small seedlings presented the opposite trend except birch and willow. Soil pH influenced probability of presence for each species, but did not affect the pattern of gap partitioning among species. Both local (location within the gap) and regional (soil pH and stand type) scale factors affect recruitment distribution and are thus necessary to predict seedling distribution. The models developed may be used to determine the optimal gap size in order to obtain a given species composition according to soil and stand type conditions.

Key-words: disturbance ecology, forest management, niche differentiation, distribution models, canopy gap, natural regeneration

4.1.2 Introduction

Tree species habitat modelling studies seek correlations between environmental characteristics and tree species presence. Two main types of approaches have been developed, both based on the niche theory (Grubb 1977) but applied in different contexts:

A. Broad-scale approaches, applied at regional or continental scales, which belong to the field of plant science, focus on worldwide patterns. Species distribution is usually modelled as a function of climatic, topographic, geologic, or edaphic variables, which are postulated to exert a prominent effect on species' natural distribution (Guisan and Zimmermann, 2000; Willis and Whittaker, 2002). In most models, no distinction is made among the different developmental stages (Collins and Carson, 2004). However, it has been clearly stressed in the concept of regeneration niche (Grubb, 1977) that species–environment relationships vary with tree life stage. Consequently, seedlings have different requirements from adults and may therefore have different distribution patterns from adults (Collins and Carson, 2004; Stohlgren *et al.*, 1998).

B. Local-scale approaches, applied at forest or stand scales, are intensively used in forest science and study local processes. Species presence is analysed in relationships with locally defined variables such as stand structure or disturbance characteristics (Bugmann, 2001). These studies often distinguish the different developmental stages (Bugmann, 2001; Busing and Mailly, 2004).

Tree seedling distribution results from the conjunction of variables defined at different spatial scales (Grubb, 1977). Soil factors are important drivers of community composition (Aerts and Chapin, 2000; Willis and Whittaker, 2002). Specifically, soil pH strongly determines microbiological activity (Fierer and Jackson, 2006) as well as plant communities (Roem and Berendse, 2000) and is correlated with large-scale soil variability ranging from acidic soils on siliceous substrates to calcareous soils with high pH values. The response of tree seedling species to soil nutrients has been studied in controlled garden and greenhouse experiments (Walters and Reich, 2000). However, studies exploring the effects of a wide soil resource gradient on tree regeneration processes in natural temperate forest conditions are less frequent (Bigelow and Canham, 2002). Because seedlings are associated with the same soil types as mature trees, studies have focused on the adult stage or on all stages of the tree cycle together (Finzi *et al.*, 1998).

In temperate forests, canopy gap opening is a major process determining regeneration development (Runkle, 1982) and a vast literature exists on the effects of canopy gaps on tree recruitment patterns (Harcombe *et al.*, 2002;

Kwit and Platt, 2003). The degree of canopy opening is correlated with many abiotic (e.g. light availability, soil and air temperature, air vapour pressure deficit, soil nutrient and water content) and biotic factors (e.g. humus quality, micro-flora and micro-fauna, herbivory) which are known to influence tree seedling establishment and development (Clark *et al.*, 1999; Cote *et al.*, 2004; Diaci *et al.*, 2008). According to the gap partitioning hypothesis, gap opening favours seedling recruitment for all tree species, but differences among species in their responses to environmental gradients running from intact canopy to gap centre result in local-scale spatial variation in tree recruitment species composition (Denslow, 1980). The successive steps of seedling recruitment (seed rain, seed germination, seedling establishment and development) have all been shown to have species-specific distribution patterns within and around canopy gaps (Degen, 2006), creating the base of the gap partitioning effect. According to the seed-seedling conflict defined by Schupp (Schupp, 1995), seedling distribution is determined first by a heterogeneous pattern of seed dispersal and second by environmental variation influencing seed germination, seedling survival, and growth (Battaglia *et al.*, 2004).

With the exception of Grogan (Grogan *et al.*, 2003) and Ediriweera (Ediriweera *et al.*, 2008), who analysed tree regeneration in relationships with soil characteristics (nutrients, pH, texture, and moisture) and canopy opening, very few studies have combined factors defined at local and at broad spatial scales to predict tree regeneration pattern. The main objectives of this study are: (1) to quantify how gap partitioning within gaps according to distance to edge among tree species at the seedling stage varies across large soil and stand type gradients, and (2) to establish models to predict the probability of seedling presence in gaps of different sizes located in different soil and stand types. The study is based on data extracted from a long-term project examining tree seedling and vegetation dynamics in gaps five years after windstorm opening, in northeastern France. The study focuses on eight broadleaved species commonly found in western Europe.

4.1.3 Materials and methods

4.1.3.1 Study sites and gap selection

The study was conducted in northeastern France, in the Lorraine region, which is part of the oceanic climatic domain with slight continental influences. Mean monthly temperature ranges from 0.8 °C in January to 17.5 °C in July. Precipitation is evenly distributed throughout the year with an annual mean of 947 mm. The main forest types are semi-natural broadleaf (Quercus petreae, Quercus robur, Fagus sylvatica, and Carpinus betulus) stands and conifer plantations.

Regeneration inventories extracted from a larger study on vegetation dynamics in gaps created by 1999 storms Lothar and Martin, across large gradients of soil type, stand type, and gap size, were used. Thirty eight study sites were selected in 35 forests in Lorraine, representing 107 gaps (Table 1). All study sites were located in the 5.02–7.61° E and 48.06–49.04° N range and between 200 and 450 m a.s.l.. Study sites were situated in regular high forest stands having 10 to 50% of their surface area damaged. No silvicultural treatments had been performed since the storms.

Three gradients were taken into account to select the study sites and the gaps within the sites. The first was the soil gradient varying from acidic sandstone substrate to calcareous limestone substrate. The pH value of the upper organo-mineral A-horizon ranged from 3.8 for gaps in acidic conditions to 7.9 for gaps in calcareous soils. The second gradient, stand type, was split into two classes: broadleaf and conifer stands. The third gradient, gap size (defined as the ground area within a canopy opening extending to the bases of the dominant trees that were contiguous with the surrounding stand, following Runkle (Runkle, 1981)), ranged from 86 to 6389 m² and was split into three gap size classes (small < 840 m²; intermediate, between 840 and 1500 m²; large > 1500 m²). In each study site, three gaps (one in each gap size class) were pre-identified on orthorectified aerial photographs, and their actual size calculated from field measurements (location of the surrounding trees). For each pre-identified gap, if gap size did not correspond to the target size, another gap was identified on the aerial photographs, and measured. No criterion for gap shape or for regeneration development was used to select the gaps. Twenty-five percent of the gaps sized less than 840 m², and 25% sized more than 1700 m². The average distance between the gaps within each study site was approximately 280 m with a maximum value of 2863 m and a minimum value of 6 m. Standing trees that were not contiguous with the surrounding forest canopy were included in the gaps.

Tableau 6 : Artilce [1]-Table 1. Sampling design: number of gaps sampled in different soil types and stand types, representative of forests in north-eastern France.

Stand type class	Soil type class				Total
	Calcareous	*Eutrophic*	*Loamy*	*Sandstone*	
Oak	7	13	16	1	37
Beech	3	3	5	13	24
Mixed broadleaf	11	8	4	2	25
Coniferous	13	2	2	4	21
Total	34	26	27	20	107

4.1.3.2 Plot selection

For each gap, six to thirty-eight edge trees according to gap size (on average 12 trees) were selected and located by measuring their azimuth and distance to a

reference point, geographically positioned using a GPS (GeoExplorer II Trimble□).

The edge trees were used to map the gap perimeter. Two perpendicular line transects, NNE–SSW (25–225 grads) and ESE–WNW (125–325 grads), passing through the gap barycentre were placed in each gap (Fig. 1). The transects crossed the gap and extended up to 6 m into the surrounding stand. A series of 2,01 m² circular plots (0.8 m radius) were placed at the gap barycentre and along each of the two transects. Plots were centred on the transects and were placed at 6 m and 12 m intervals on the NNE–SSW and ESE–WNW transects, respectively (except for gaps larger than 30 ares, where plots were also placed at 12 m intervals on the NNE–SSW transect). The NNE–SSW transect was more densely sampled to capture the effects of the light gradient within the gap, which is more pronounced along a NNE–SSW than along a ESE–WNW direction (Diaci, 2002). When placing the plots, if adult trees or stumps were present at the plot location, the plot was moved 1 m along the transect in order to avoid any adult tree or stump within the plot. The plots were not moved if dead branches were present on the soil or if pits or mounds occurred. This design resulted in 1266 2 m² plots across all 107 gaps, with an average of 12 plots per gap and 33 plots per study site.

The geographical coordinates of edge trees, trees inside gaps, plots, and axes were mapped using ArcGIS (9.2) software.

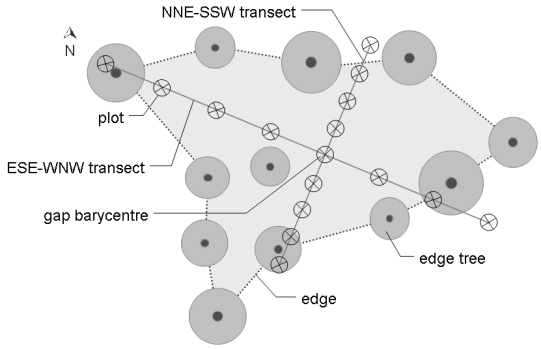


Figure 7 : Article [1]-Fig. 1. Scheme of experimental design within a gap.

4.1.3.3 Dataset

The eight most frequent seedling species within the gaps were studied: field maple (Acer campestre L.), sycamore (Acer pseudoplatanus L.), birch (Betula pendula Roth.), hornbeam (Carpinus betulus L.), beech (Fagus sylvatica L.), ash (Fraxinus excelsior L.), oak (i.e. Quercus petraea (Mattus.) Liebl. and Quercus robur L.), and willow (Salix caprea L.). pH values, shade tolerance indicators,

and dispersal modes were assigned to the most frequent species (pH value range/shade tolerance/dispersal mode), according to Landolt (Landolt, 1977), Niinemets and Valladares (Niinemets and Valladares, 2006), and Vittoz and Engler (Vittoz and Engler, 2007): field maple (5.5-8/3.18/no value), sycamore (4.5-7.5/3.73/wind dispersed), birch (X (i.e. presence along entire soil pH gradient)/2.03/wind dispersed), hornbeam (4.5-7.5/3.97/wind dispersed), beech (X/4.56/animal dispersed), ash (>6.5/2.66/wind dispersed), Quercus petraea (X/2.73/animal dispersed), Quercus robur (X/2.45/animal dispersed), and willow (4.5-7.5/2.16/no value).

In summer 2004, five years after the storms occurred, tree regeneration measurements were performed in the 1266 2 m² plots. All seedlings with diameters at breast height (1.3 m) smaller than 7.5 cm were considered. In each plot, the seedlings were tabulated by species and by height classes (small seedlings: h < 0.5m; tall seedlings: h > 0.5 m).

One soil sample per gap was collected, by taking a 0–5 cm layer of soil below the litter at the gap centre. Chemical analyses were carried out and pH was measured following the NF ISO 10390. Stand composition and structure were recorded on four sampling plots, established along each sampling transect at 30 m from the gap edge into the surrounding stand. Stand basal area of the surrounding stand and the basal areas of the three most important tree species were measured using a relascope.

4.1.3.4 Data analyses

Models predicting spatial distribution of tree recruitment within gaps along a regional pH gradient in broadleaf or conifer forest were established. Models were fitted using (1) the data by species and (2) the data by species and height class. Three explanatory variables were used: soil pH (varying from 3.8 to 7.9) of each gap, surrounding stand type (conifer or broadleaf) of each gap, and plot location within the gap. Six alternate variables were used to described plot location: (1) "edgeD", distance to the gap edge (Collins and Battaglia, 2008) (2) "treeD", distance to the nearest tree, located inside the gap or on the gap edge (Harmer and Morgan 2007) , and (3–6) "az25D", "az125D", "az225D", and "az325D", distances to the gap edge along four possible azimuth directions (25, 125, 225, 325). The distance to edge provided negative distance values for plots located outside the gap in the surrounding stand. In all gaps pooled, 65% of the plots were located inside the gaps.

Gap size was not chosen as an explanatory variable since it is related to plot location (large distance values only exist in large gaps). A preliminary analysis (not shown) performed on a subsample of species indicated that adding gap size to plot location in models predicting probability of seedling presence did not improve the model quality significantly.

Generalized linear mixed models were fitted using the R package glmmML (Broström, 2009). Gap was considered as a random effect. Soil pH (pH), surrounding stand type (ST), and plot location (D) were introduced as fixed effects.

The model is a subject-specific model and can be described as follows. Let Y_{ij} be the binary outcome (absence/presence of a species–height class combination) for plot j in gap i. Knowing the gap-specific effect b_i, (Y_{ij} I b_i), the probability of presence is denoted by $\pi_{ij} = P(Y_{ij} = 1| b_i)$. Furthermore, a logistic model is assumed:

$$\text{Ln}\,(\pi_{ij} / 1 - \pi_{ij}) = a + \text{Gap}_i + X_{ij}\,\beta \qquad \text{(Equation 1)}$$

where $\ln(\pi_{ij} / 1 - \pi_{ij})$ is the logit transformation of π_{ij}, a the model intercept, Gap_i the random effect of gap i sampled from a normal distribution $N(0, \sigma^2)$, X_{ij} the matrix of values of explanatory variables, and β the vector of unknown coefficients (fixed effects). The variance of the random effects expresses the degree to which the intercept of the model varies with the gap.

Model development involved two steps:

(i) The choice of the best model for all species and height class combinations. It was made according to the lowest Akaike Information Criterion (AIC) by comparing for each species and for each height class alternative models containing one of the six plot location variables (edgeD, treeD, az25D, az125D, az225D, az325D). A quadratic form of pH was also tested to account for bell-shaped response curves to pH (Coudun *et al.*, 2006).

(ii) For each species and height class combination, a stepwise backward selection procedure was applied to test the significance of the gap effect and the interactions between the selected variables (omitting parameters when $p < 0.05$) by the Likelihood ratio test to a chi-square distribution. All first- and second-order interactions among edge D, pH, and ST were tested. For all models, pointwise confidence intervals of the predictor were calculated by estimating the standard error from the estimated variance covariance matrix.

4.1.4 Results

A total of 11,579 seedlings were counted in all plots. Average and maximum seedling numbers per plot were approximately 9 (i.e. 44,785 seedlings ha–1) and 118 (i.e. 587,181 seedlings ha–1) seedlings, respectively (Fig. 2a). Most plots (75% of all plots) contained less than 11 seedlings. A total of 366 plots (29% of all plots) were without any seedling, and 141 plots (11% of all plots) had only one seedling. When pooling all gaps and all species, a decreasing probability of recruitment presence towards the gap centre was observed (Fig. 2c).

The main trees species regenerating in the gaps were beech, oak, and hornbeam, appearing in 80%, 71%, and 68% of the gaps, respectively. Ash, field maple, willow, sycamore, and birch seedlings occurred less frequently, occurring in only 36%, 31%, 28%, 21%, and 11% of the gaps, respectively. For all species except birch, tall seedlings were less numerous than small seedlings. For oak, willow, field maple, and sycamore, tall seedlings occurred in less than 10% of the gaps.

The number of tree species per plot that contained at least one seedling varied between one and seven (Fig. 2b), with an average value of 1.98. No effect of the distance to edge was noticed.

4.1.4.1 Model selection

Full models containing all fixed effect variables (one of the six distances, pH, ST) and all first and second order interactions were compared to models from which one of the interactions was removed. Second-order interactions were never statistically significant and were excluded from subsequent models. First-order interactions were also excluded because they were statistically significant only for a small number of species and height class combinations (hornbeam, small hornbeam, beech, small beech, tall beech, tall ash).

Distance to the edge and distance to the nearest tree generally provided better models (lowest AIC) than any of the four distances to edge along the different azimuth lines. According to AIC, models incorporating distance to the edge or distance to the nearest tree had similar performances. Distance to the edge was retained because it is easier to implement.

The model finally selected for all species and height classes was:

$$\text{logit}(\pi_{j(i)}) = a + Gap_i + c \cdot D_{j(i)} + d \cdot pH_i + e \cdot pH_i^2 + f \cdot ST_i \qquad \text{(Equation 2)}$$

where $\pi_{j(i)}$ is probability of seedling presence in plot j of gap i, Gap_i is the effect of gap i, $D_{j(i)}$ is the distance to gap edge of plot j, pH_i is the pH value of gap i, and ST_i is the stand type of gap i.

3.3. Effects of distance to edge and soil acidity on regeneration

3.3.1. Effects of distance to edge

Seedling probability of presence was significantly affected by distance to edge (Table 2, Figs. 3 and 4) for all species and all height classes.

When considering all seedlings irrespective of their height, three groups of species could be identified (Fig. 3): (1) Beech, oak, and hornbeam, with a high probability of presence in the surrounding stand and near the gap edge, which decreased towards the gap centre; (2) willow and birch, which showed an opposite trend with an increased probability of presence from the surrounding stand to the gap centre; and (3) field maple, sycamore, and ash, which showed

almost no variation in their probability of presence with distance to gap edge, although their probability of presence slightly decreased from the surrounding stand to the gap centre. For all species, the confidence intervals of the predictor were large and increased with the estimated value of the probability of presence. However, differences among the three groups of species were clearly visible. Estimated probabilities of presence were always higher for beech and hornbeam than for other species at all distances from the gap edge.

For all species, most seedlings were small (height < 50 cm). In consequence, the probability of presence of small seedlings showed trends similar to the probability of presence of all height classes pooled (Figs. 4a and 4b). On the contrary, the probability of presence of tall seedlings showed a clearly different trend for some species (Table 2, Fig. 4b), with an increase from the surrounding stand to the gap edge for all species (the effect of distance to edge was positive although not statistically significant for beech, field maple, and sycamore). The estimated probability of presence of tall seedlings was higher for beech and hornbeam than for other species at all distances to edges.

4.1.4.2 Effects of soil pH

For each of the eight species, the effects of soil pH were similar for all seedling height classes (Table 2). Soil pH did not affect the probability of seedling presence for oak, beech, birch, and willow. For hornbeam, ash, field maple, and sycamore, the estimated probabilities of presence showed optimums at pH values of 6.2, 6.1, 7.6, and 6.3, respectively (Fig. 5). These four species demonstrated a null probability of presence in acidic conditions with a soil pH lower than 5, whereas oak, beech, and birch reached their highest probabilities of presence in acidic soil conditions (pH 3.5–5).

4.1.4.3 Effects of stand type

For each of the eight species, the effects of stand type showed similar trends for all seedling height classes (Table 2). Stand type significantly affected the probability of presence of all species except birch. The models showed that gaps in broadleaf stands were generally much more propitious for seedling presence than gaps in coniferous stands. Willow was the only species for which more seedlings were found in gaps surrounded by conifers. Little tree recruitment in coniferous plantations is related to the nature of 42% of these plantations: low altitude and soil pH greater than 6.

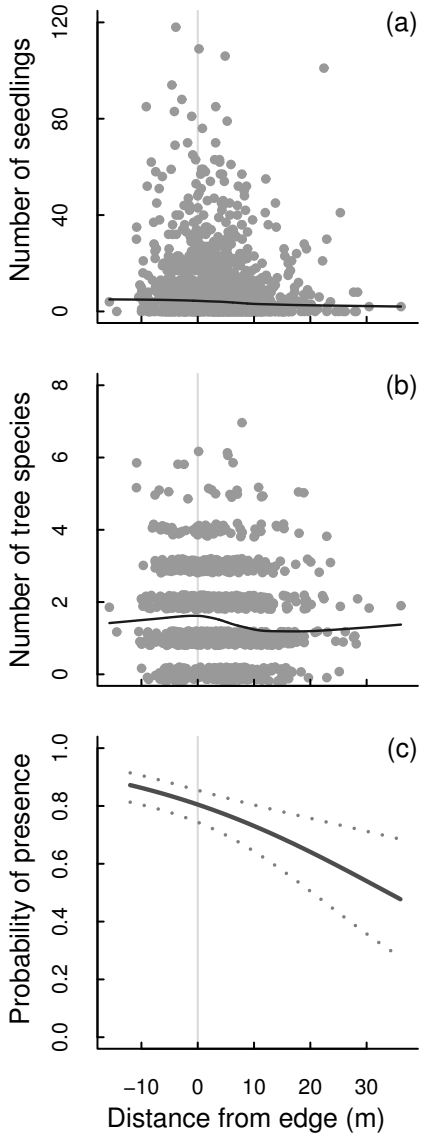


Figure 8 : Article [1]-Fig. 2. Tree regeneration characteristics as a function of distance to edge (0 indicates the edge, and negative values indicate plots located under closed canopy) in all plots. (a) Number of seedlings per plot of 2 m², with locally weighted polynomial regression (2/3 smoother span). (b) Number of tree species per plot with locally weighted polynomial regression. Jittered values of the number of species were used to separate the overplotted points. (c) Probability of seedling presence: predicted values and pointwise 95% confidence intervals of the predictor.

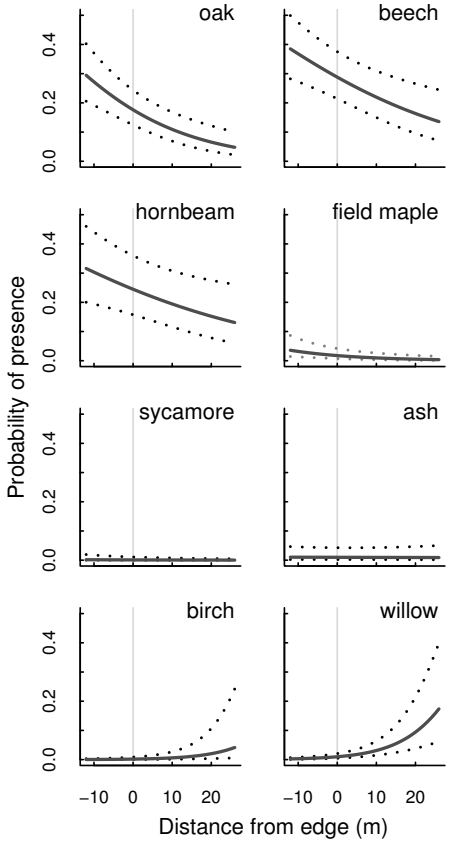


Figure 9 : Article [1]-Fig. 3. Predicted probability of presence for each of the eight species (all seedlings pooled, irrespective of their height) as a function of distance to edge, following Equation 2. To compute the graph, the parameters indicated in Table 2 were used and the random gap effect was considered as 0. Dotted lines represent the 95% pointwise confidence intervals of the predictor.

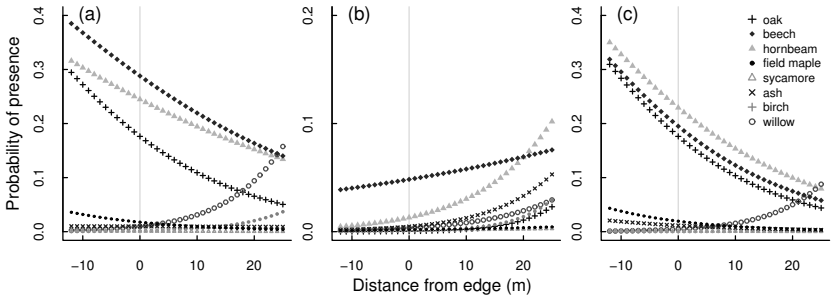


Figure 10 : Article [1]-Fig. 4. Predicted probability of presence of the eight species as a function of distance to edge for (a) all seedlings pooled, (b) tall seedlings (height > 50 cm), and (c) small seedlings (height < 50 cm), following Equation 2. To compute the graph, the parameters indicated in Table 2 were used and the random gap effect was considered as 0. Confidence intervals were not drawn (for a better readability), but were of the same order of magnitude as those shown in Fig. 3.

Tableau 7 : Article [1]-Table 2. Generalized linear mixed model analyses: effect of distance to edge (D), soil pH (pH), stand type (ST), and gap number on the tree species' probability of presence, following Equation 2. For each species, three height class were used: all (all seedlings pooled), tall (seedlings with height > 50 cm), and small (seedlings with height ≤ 50 cm). Coefficient parameters of the fixed effects (D, pH, ST) and their associated p-values (Chi square test) and the standard deviation of the random effect (gap) and its associated p-value.

Species	Height class	Plots	Gaps	Intercept	D		pH		pH²		ST		Gap	
					Coefficient	p	Coefficient	p	Coefficient	p	Coefficient	p	SD	p
Quercus sp.	All	303	76	4.982	−0.056	***	−1.893		0.140		−3.120	***	1.422	***
	Tall	7	6	23.611	0.150	*	6.503		−0.621		−7.859		1.463	
	Small	297	76	5.192	−0.062	***	−1.976		0.148		−3.075	***	1.385	***
Fagus sylvatica	All	439	86	4.052	−0.036	**	−1.319		0.092		−3.777	***	1.325	***
	Tall	119	51	−7.171	0.019		1.311		−0.082		−3.116	***	1.096	***
	Small	348	76	5.208	−0.054	***	−1.689		0.103		−3.516	***	1.432	***
Carpinus betulus	All	449	73	−32.293	−0.031	*	10.559	***	−0.835	***	−4.033	***	1.558	***
	Tall	52	31	−23.449	0.084	***	6.863	**	−0.584	*	−2.705	*	1.082	***
	Small	412	73	−29.395	−0.051	***	9.511	***	−0.748	***	−3.873	***	1.461	***
Acer campestre	All	107	33	−24.678	−0.062	**	5.676		−0.321		−3.681	***	1.387	***
	Tall	12	8	−20.404	0.040		4.033		−0.239		-13.294		0.959	
	Small	96	33	−23.726	−0.071	***	5.484	*	−0.315		−3.362	***	1.204	**
Acer pseudoplatanus	All	89	22	−74.678	−0.045	*	22.826	**	−1.806	**	−3.208	*	2.832	***
	Tall	12	8	−35.545	0.028		9.014		−0.656		−1.158		1.562	*
	Small	79	21	−71.485	−0.061	*	21.924	**	−1.744	**	−3.952	*	2.593	***
Fraxinus excelsior	All	205	38	−59.955	−0.003		19.345	***	−1.586	***	−5.968	***	2.526	***
	Tall	50	22	−57.107	0.097	***	17.507	***	−1.414	***	−11.176		1.326	***
	Small	168	36	−59.468	−0.049	**	19.493	***	−1.632	***	−5.320	***	2.350	***
Salix caprea	All	60	30	−3.080	0.120	***	−0.651		0.058		1.318	**	1.283	***
	Tall	12	10	−37.551	0.083	*	11.745		−1.048		0.809		0.000	
	Small	48	22	2.995	0.123	***	-3.129		0.272		1.566	*	1.647	***
Betula pendula	All	19	12	−20.182	0.124	***	6.023		−0.632		0.478		1.714	***
	Tall	8	7	−43.295	0.151	**	14.674		−1.454		−0.235		1.463	
	Small	11	6	−11.731	0.087	*	2.229		−0.290		1.025		2.496	***

Significance levels:
* $p < 0.05$.
** $p < 0.01$.
*** $p < 0.001$.

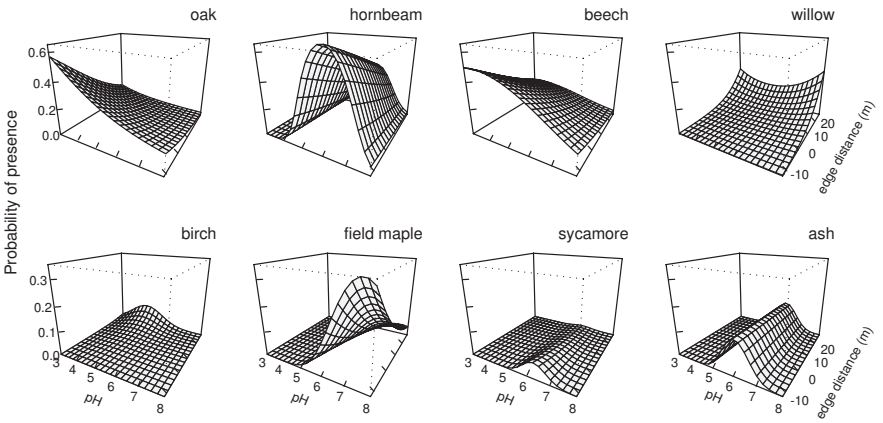


Figure 11 : Article [1]-Fig. 5. Predicted probability of presence for each of the eight species (all seedlings pooled, irrespective of their height) as a function of soil pH and distance to edge, all stand types pooled. In order to compute the graph, the random gap effect was considered as 0.

4.1.5 Discussion

4.1.5.1 Simulation of seedling distribution at local and regional scales

As initially expected, both local- and regional-scale factors are necessary to accurately predict the probability of seedling presence for the different species. These variables were successfully introduced in a single model, which may be applied at various spatial scales to predict the probability of seedling presence, as shown in Figs. 6 & 7. The results of the simulation presented in Fig. 6 illustrate how two different species (ash and oak) differ in their probabilities of presence according to gap size, position within the gap, and soil pH conditions. The simulation shown in Fig. 7 illustrates the preference of ash for more calcareous soil conditions and oak presence all over the region but with higher presence in the more acidic soil conditions.

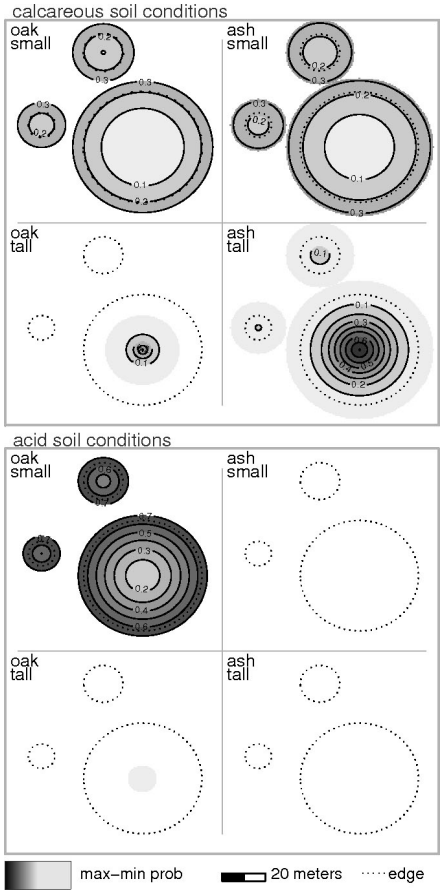


Figure 12 : Article [1]-Fig. 6. Simulated probability of presence of small and tall seedlings of oak and ash in and around gaps in broadleaf forests located in two contrasting soil pH conditions. In each site, three circular gaps with radii equal to 40 m, 35 m, and 10 m were simulated. The simulation was based on Equation 2, using the parameters indicated in Table 2, with random (gap) = 0, ST = "broadleaf", and pH = 6 or 3.5 for the basic or acidic soil conditions, respectively.

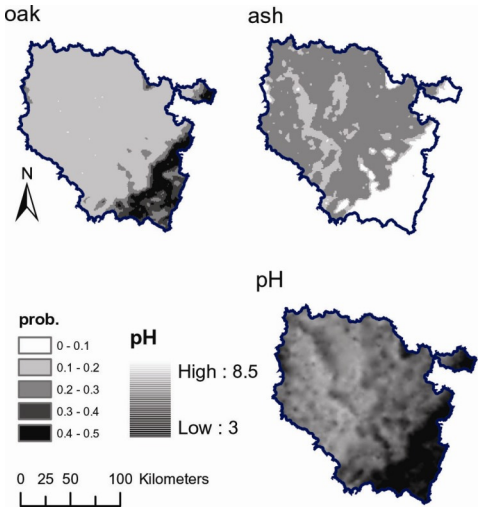


Figure 13 : Article [1]-Fig. 7. Simulated probability of presence of ash and oak seedlings all seedlings pooled, irrespective of their height, in the Lorraine region in north-eastern France. The simulation was based on Equation 2, using the parameters indicated in Table 2, with random (gap) = 0, ST = "broadleaf", and D = 5 m. The soil-pH gradient of the region is presented (source LERFoB).

4.1.5.2 Gap partitioning among tree species

Species recruitment pattern within gaps

A clear pattern of gap partitioning among tree species was observed. Animal-dispersed species such as beech, hornbeam (both shade-tolerant), and oak (intermediate shade-intolerant) achieved the highest probability of presence in the vicinity of gap edges. On the contrary, shade-intolerant wind-dispersed species such as birch and willow, achieved the highest probability of presence at the gap centre. These observations are consistent with recruitment patterns previously reported for oak and beech (Degen, 2006; Mountford *et al.*, 2006) within gaps in western European forests. Similar results were presented by Huth and Wagner (Huth and Wagner, 2006) for birch seedlings, which were more frequent in larger gaps. Although seedling distribution patterns within and around gaps have already been characterised for some of the species described in the present study, it is the first study where all species are described simultaneously, allowing proper interspecific comparisons and quantification of gap partitioning among the main broadleaved species of western European.

Recruitment results from a series of processes (seed rain and germination, seedling establishment and development) which respond differently to the various environmental gradients prevailing in and around canopy gaps. These responses may even be conflicting (Schupp, 1995) and, when analysing the outcome of these processes (seedling presence or absence) at one point in time, it is impossible to assess the dynamic pattern of the process and to quantify the relative contribution of the successive processes.

Seedling size and recruitment pattern

Five years after gap creation, the probability of presence of tall seedlings increased from gap edge to gap centre. On the contrary, small seedlings were more numerous close to the gap edge, except for birch and willow which showed the highest probability of presence in the gap centre also for small seedlings. A positive relationship between seedling height and light availability was expected, as shown in previous field studies (Caquet *et al.*, ; Diaci *et al.*, 2008), suggesting that seedling height growth is primarily determined by light availability. It may also strongly be affected by competition with other tree seedlings (Collet *et al.*, 2008) or with ground vegetation (Paluch, 2005), which is much more intense in the gap centre. In addition, the competition process may increase the suppression of smaller seedlings in the gap centre (Harmer and Morgan, 2007), thus affecting seedling height distribution. Seedling height distribution observed five years after gap opening is the combined result of these different processes.

The opposite distribution patterns for small and tall seedlings illustrate the seed–seedling conflict (Schupp, 1995), showing that the best location for early recruits might not be the best location for larger seedlings (Coates, 2002; Collins and Battaglia, 2008). The distribution pattern of early recruits is first shaped by seed distribution, which is determined by the species' seed dispersal mode, the location and the production of all seed trees (Uriarte *et al.*, 2005). It changes progressively as the seedlings get older and grow as a function of their shade tolerance and ability to compete with other species (Coates *et al.*, 2009; Collins and Battaglia, 2008). However, the present study did not allow to evaluate the relative importance of the different processes. The opposite distribution patterns for small and tall seedlings observed for most species clearly show that (1) distribution of small seedlings cannot be used to predict the distribution of larger seedlings, and (2) it is necessary to distinguish seedlings according to their size when analysing their responses to canopy gaps.

Species recruitment pattern across the soil gradient

Until now, soil nutrient preferences of European plant species have been mainly expressed using empirical classification systems like those of Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1992) or Landolt (Landolt, 1977). Although these classifications were defined at the species level, irrespective of the developmental stage, the results of the present study obtained on seedlings are in general agreement with the classifications,: (1) ash, hornbeam, field maple, and sycamore: the present study indicates soil pH requirements larger than 5, which corresponds to the classification established for these species (2) oak, beech and birch: no effect of soil pH on seedling probability of presence was detected, which is in agreement with the soil pH indifference defined for these species by Ellenberg and Landolt, (3) willow: no effect of soil pH on seedling probability of presence

was detected, whereas the two classification systems disagree for this species (weakly acid to weakly basic soils for Ellenberg, vs. moderately acid soils for Landolt).

These results are related to the high sensitivities of ash, hornbeam, sycamore, and field maple to Al^{3+} toxicity observed experimentally (Sverdrup and Warfvinge, 1993; Weber-Blaschke *et al.*, 2002) or under field conditions (Pinto and Gégout, 2005). The presence of beech and oak along the whole pH gradient is also supported by the work of Sverdrup and Warfvinge (Sverdrup and Warfvinge, 1993) attributing high Al^{3+} tolerance to these species. As a result, recruitment composition changed considerably across the soil gradient observed on a broad-scale. This result confirms the importance of incorporating soil variables when modelling species distributions over regional or national scales. Only few studies model species distribution with directly measured edaphic variables (Coudun *et al.*, 2006). Moreover, species distribution studies did not distinguish the different stage requirements.

For most species, no interaction between soil pH and position within the gap was observed in the prediction of probability of seedling presence, indicating that response trends obtained for a species in a given pH range may easily be extrapolated to other pH conditions with a simple proportional corrective factor.

4.1.5.3 Implications for management

Except in coniferous stands, the total amount of regeneration was adequate to fully stock the gaps created by the windstorms, with an average of 11.2 seedlings per plot (i.e. 56,000 ha–1). In addition, species diversity was high (4.7 species per gap, on average, similar to tree species diversity measured in the neighbouring stand) and the regeneration contained a high number of economically-valuable species such as oak, beech, and sycamore. The regeneration was obtained while no silvicultural treatment were performed (except the extraction of windthrown trees). Other studies performed in the same biogeographical zone drew similar conclusions (Degen, 2006), confirming that in this context forest managers may rely on natural regeneration to successfully regenerate storm-damaged broadleaf stands. On the contrary, low recruitment was observed in coniferous stands. In these stands, approximately two-thirds of the measurement plots contained no tree seedlings and average seedling density was 5,800 ha–1, composed principally of willow and birch, which is considered as insufficient to ensure stand regeneration. Insufficient natural regeneration rates in low-altitude conifer plantations of central and western Europe have been repeatedly reported, and are primarily related to unadequate site conditions for conifer stands (Harmer and Morgan, 2009).

In broadleaf stands, five years after gap creation, seedlings were most abundant at the edge, except for birch and willow, and a gradient from taller seedlings in gap centres to smaller seedlings at the edge was observed. These results suggest that opening small gaps should promote oak, beech, hornbeam, ash, field maple, and sycamore at the expense of birch and willow, but that gaps should be large enough to allow rapid seedling height growth. The models may be used to determine the optimal gap size to obtain a target species composition according to soil and stand type conditions.

4.1.6 Acknowledgments

We thank Vincent Perez who helped with the SIG and Benjamin Faivre-Vuillin for his programming advice. This study was part of the project Observatoire de Peuplements Mités, supported by the Direction Régionale de l'Agriculture et de la Forêt de la Lorraine, Office National des Forêts (ONF), and Centres Régionaux de la Propriété Forestière Lorraine-Alsace. Many people were involved in the establishment and measurements of the sites, with special thanks expressed to Pascal Combaz-Deville and Annabelle Mengin. Rosalinde Van Couwenberghe was funded by a Ph.D. grant from the Lorraine Region and ONF, registered under no. 533-2007.

4.1.7 References

- Aerts, R., Chapin, F.S., 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. Adv. Ecol. Res. 30, 1–67.
- Battaglia, L.L., Collins, B.S., Weisenhorn, P.B., 2004. Quercus michauxii regeneration in and around aging canopy gaps. Can. J. Forest Res. 34, 1359–1364.
- Bigelow, S.W., Canham, C.D., 2002. Community organization of tree species along soil gradients in a north-eastern USA forest. J. Ecol. 90, 188–200.
- Bugmann, H., 2001. A review of forest gap models. Clim. Change 51, 259–305.
- Busing, R.T., Mailly, D., 2004. Advances in spatial, individual-based modelling of forest dynamics. J. Vegetation Sci. 15, 831–842.
- Caquet, B., Montpied, P., Dreyer, E., Epron, D., Collet, C., 2010. Response to canopy opening does not act as a filter to Fagus sylvatica and Acer sp. advance regeneration in a mixed temperate forest. Ann. For. Sci. 67: 105
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., HilleRisLambers, J., 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. Ecology 80, 1475–1494.
- Coates, D.K., 2002. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. For. Ecol. Manage. 155, 387–398.

- Coates, K.D., Canham, C.D., LePage, P.T., 2009. Above- versus below-ground competitive effects and responses of a guild of temperate tree species. J. Ecol. 97, 118–130.
- Collet, C., Piboule, A., Leroy, O., Frochot, H., 2008. Advance Fagus sylvatica and Acer pseudoplatanus seedlings dominate tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standards forest. Forestry 81, 135–150.
- Collins, B., Battaglia, L.L., 2008. Oak regeneration in southeastern bottomland hardwood forest. For. Ecol. Manage. 255, 3026–3034.
- Collins, R.J., Carson, W.P., 2004. The effects of environment and life stage on Quercus abundance in the eastern deciduous forest, USA: are sapling densities most responsive to environmental gradients? For. Ecol. Manage. 201, 241–258.
- Cote, 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.
- Coudun, C., Gégout, J.-C., Piedallu, C., Rameau, J.-C., 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with Acer campestre (L.) in France. J. Biogeogr. 33, 1750–1763.
- Degen, T., 2006. Dynamique initiale de la végétation herbacée et de la régénération ligneuse dans le cas de trouées, au sein d'une hêtraie (Luzulo-Fagetum) Quels enseignements tirer de la tempête de décembre 1999 dans les Vosges du Nord? PhD thesis, Université catholique de Louvain.
- Denslow, J.S., 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. Biotropica 12, 47–55.
- Diaci, J., 2002. Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir–beech forest site in the Slovenian Alps. For. Ecol. Manage. 161, 27–38.
- Diaci, J., Gyoerek, N., Gliha, J., Nagel, T.A., 2008 Response of Quercus robur L. seedlings to north–south asymmetry of light within gaps in floodplain forests of Slovenia. Ann. Forest Sci. 65, 15.
- Ediriweera, S., Singhakumara, B.M.P., Ashton, M.S., 2008. Variation in canopy structure, light and soil nutrition across elevation of a Sri Lankan tropical rain forest. For. Ecol. Manage. 256, 1339–1349.
- Ellenberg, H., Weber, H., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Pauliben, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobot. 18, 1–248.
- Fierer, N., Jackson, R.B., 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 103, 626–631.
- Finzi, A.C., Canham, C.D., 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. For. Ecol. Manage. 131, 153–165.
- Grogan, J., Ashton, M.S., Galvao, J., 2003. Big-leaf mahogany (Swietenia macrophylla) seedling survival and growth across a topographic gradient in southeast Para, Brazil. For. Ecol. Manage. 186, 311–326.
- Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52, 107–145.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecol. Modell. 135, 147–186.

- Harcombe, P.A., Bill, C.J., Fulton, M., Glitzenstein, J.S., Marks, P.L., Elsik, I.S., 2002. Stand dynamics over 18 years in a southern mixed hardwood forest, Texas, USA. J. Ecol. 90, 947–957.
- Harmer, R., Morgan, G., 2009. Storm damage and the conversion of conifer plantations to native broadleaved woodland. For. Ecol. Manage. 258, 879-886.
- Harmer, R., Morgan, G., 2007. Development of Quercus robur advance regeneration following canopy reduction in an oak woodland. Forestry 80, 137-189.
- Huth, F., Wagner, S., 2006. Gap structure and establishment of silver birch regeneration (Betula pendula Roth.) in Norway spruce stands (Picea abies L. Karst.). For. Ecol. Manage. 229, 314–324.
- Kwit, C., Platt, W.J., 2003. Disturbance history influences regeneration of non-pioneer understory trees. Ecology 84, 2575–2581.
- Landolt, E., 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stift. Rübel Zürich 64: 1-208.
- Marage, D., Gegout, J.C., 2009. Importance of soil nutrients in the distribution of forest communities on a large geographical scale. Global. Ecol. Biogeogr. 18, 88–97.
- Mountford, E., Savill, P., Bebber, D., 2006. Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. Forestry 79.
- Niinemets, U., Valladares, F., 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. Ecol. Monogr. 76, 521–547.
- Paluch, J.G., 2005. The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (Abies alba Mill.) regeneration in uneven-aged forests. For. Ecol. Manage. 205, 283–298.
- Pinto, P.E, Gegout, J.C., 2005. The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (Abies Alba Mill.) regeneration in uneven-aged forests. For. Ecol. Manage. 205, 283-298.
- Development Core Team, R., 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roem, W.J., Berendse, F., 2000. Soil acidity and nutrient supply ratio as possible factors determining changes in plant species diversity in grassland and heathland communities. Biol. Conserv. 92, 151–161.
- Runkle, J.R., 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. Ecology 62, 1041–1051.
- Runkle, J.R., 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. Ecology 63, 1533–1546.
- Schupp, E.W., 1995. Seed seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. Am. J. Bot. 82, 399–409.
- Stohlgren, T.J., Bachand, R.R., Onami, Y., Binkley, D., 1998. Species-environment relationships and vegetation patterns: effects of spatial scale and tree life-stage. Plant Ecol. 135, 215–228.

- Sverdrup, H., Warfvinge, P., 1993. Effect of soil acidification on growth of trees and plants as expressed by the (Ca+Mg+K)/Al ratio. Rep. Ecol. Environ. Eng. 2, 1–108.
- Uriarte, M., Canham, C.D., Thompson, J., Zimmerman, J.K., Brokaw, N., 2005. Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest: light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. J. Ecol. 93, 291-304.
- Vittoz, P., Engler, R., 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. Bot. Helv. 117, 109–124.
- Walters, M.B., Reich, P.B., 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. Ecology 81, 1887–1901.
- Weber-Blaschke, G., Claus, M., Rehfuess, K.E., 2002. Growth and nutrition of ash (Fraxinus excelsior L.) and sycamore (Acer pseudoplatanus L.) on soils of different base saturation in pot experiments. For. Ecol. Manage. 167, 43–56.
- Willis, K.J., Whittaker, R.J., 2002. Ecology – species diversity – scale matters. Science 295, 1245– 1248.

4.2 ARTICLE [2] ABUNDANCE RESPONSE OF WESTERN EUROPEAN FOREST SPECIES ALONG CANOPY OPENNESS AND SOIL PH GRADIENTS

Van Couwenberghe Rosalinde, Collet Catherine, Lacombe Eric, Gégout Jean-Claude

Forest Ecology and Management

doi: 10.1016/j.foreco.2011.06.049

4.2.1 Abstract

The aim of this study is to predict the abundance of common herbaceous understorey species locally at the stand level and according different environments. Particularly, we are seeking to model species by factors linked with local stand structure (canopy openness) and regional soil resources (soil pH) factors.

For this floristic inventories performed five years after canopy opening and under closed canopy conditions located in 1202 records north-eastern France were used to analyse the combined effect of canopy openness and soil pH on the abundance of 12 common western European forest species: *Anemone nemorosa*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca altissima*, *Hedera helix*, *Lamium galeobdolon*, *Lonicera periclymenum*, *Molinia caerulea*, *Oxalis acetosella*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus fruticosus*, *Rubus idaeus*, *Vaccinium myrtillus*. Ordinal regression models relating species abundance responses to their environment were developed.

For most species (10 out of 12), distribution was significantly affected by canopy openness and soil pH. Differences among low abundance (i.e. cover < 25%) and high abundance (i.e. cover > 25%) responses were noted for ten species along the canopy openness gradient and four species along the pH gradient. The present study quantifies optimal light and soil nutrient requirements for high abundance responses and quantifies light and soil nutrient tolerance conditions by low abundance responses.

The models developed by this study may be used to define canopy openness thresholds in function of soil characteristics to control the development of species. The species-specific reactions on local canopy openness along a regional soil gradient, illustrates the need of a species-specific management approach.

Key-words: autoecology, light, canopy gap, niche differentiation, distribution models, forest management

4.2.2 Introduction

The understory layer has a key role in maintaining the structure and functions of forests, (Gilliam, 2007; Whigham, 2004). Among all forest strata, the understory layer has the highest species diversity (Gilliam, 2007) and, as such, it influences the direction and the magnitude of vegetation dynamics (Pickett *et al.*, 2009; Royo and Carson, 2006) In addition, understory layer is a main component of macro and microfauna habitat (Bowen *et al.*, 2007) and strongly influences soil properties (Gilliam, 2007). In the forest management practice, the dynamics of

the understory vegetation must be managed to preserve plant species diversity, ensure the regeneration of desired tree species, protect fauna habitat and, more generally, to maintain various functions of the forest ecosystem (Gilliam, 2007; Wagner *et al.*, 2010).

Studies of the ecology of the understory have shown that its composition, structure and its development vary according to soil fertility, acidity and moisture, air temperature, and light (Ellenberg *et al.*, 1992; Landolt, 1977) in managed temperate forests. It is also admitted that management practices strongly affect understory composition and cover through their effects on the above-mentioned factors (Balandier *et al.*, 2006; Barbier *et al.*, 2008). Besides these abiotic factors, understory plant communities may also vary locally due to historical heritage (Dupouey *et al.*, 2002) dispersal limitation (Bossuyt *et al.*, 1999), biotic interactions (Desteven, 1991), and landscape features (Dufour *et al.*, 2006).

Overstory characteristics are one of the most visible factors affecting understory development. They result from the combined effects of progressive stand development, natural disturbance and silvicultural thinning, and show important small-scale spatial variations. Many studies have shown that overstorey composition, structure and density influence the dynamics of understory species on the forest floor through modification of resource availability such as light, water and soil nutrients (Barbier *et al.*, 2008; Wagner *et al.*, 2010). Particularly the effect of overstorey light transmittance on seedling development and on vegetation cover and richness has been fully studied recently (Barbier *et al.*, 2008). A general increase in herbaceous layer diversity in response to canopy openness appears (Ares *et al.*, 2009; Degen *et al.*, 2005; Tinya *et al.*, 2009). Shifts in species composition also appears, with a higher proportion of light demanding species or of species with high dispersal abilities observed in open canopy conditions (Ares *et al.*, 2009; Degen, 2006). From a silvicultural perspective, it has been shown that adjustment of light availability through thinning may be used to control the development of fast growing opportunistic species and allow tree seedling establishment and growth (Barbier *et al.*, 2008; Royo and Carson, 2006; Wagner *et al.*, 2010). However plant light requirements have not been quantified for most taxa growing in the understory. Only a few studies exist, where species-specific approaches and restricted canopy openness ranges were taken into consideration. In most of these studies were carried out in small study areas, which strongly restricts the scope of the results, individual species development being site dependent (Gaudio *et al.*, 2008; Moola and Mallik, 1998; Ricard and Messier, 1996; Shields and Webster, 2007; Tinya *et al.*, 2009). Furthermore, of these studies Ricard and Messier (1996) and Tinya *et al.* (2009) considered small openings and consequently rather closed canopy conditions.

Besides stand characteristics, site factors are major determinants of understory development (Van Couwenberghe *et al.*, 2010; Wagner *et al.*, 2010). More specifically, soil factors have been shown to be important drivers of community composition. Soil pH, ranging from acidic soils to calcareous soils conditions, are known to strongly influence plant communities (Coudun *et al.*, 2006). However, only few quantitative models of individual species response to soil pH exist (Coudun and Gégout, 2007; Van Couwenberghe *et al.*, 2010). In addition, most studies analyzed separately the effects of the various factors, with the exception of Van Couwenberghe et al. (2010) and Grogan et al. (2003) who clearly showed how stand characteristics and site factors interact in their effects on plant species distribution.

In most studies, species distribution patterns are derived from presence-absence data. Alternatively, when the required data are available, it is possible to model abundance distribution (Van Couwenberghe *et al.*, 2010). Abundance models are likely to predict more accurately habitat quality than occurrence models and indicate more precisely the direction and magnitude of vegetation dynamics (Pearce and Ferrier, 2001).

The general objective of this study is to analyse the combined effects of soil pH and canopy openness on the presence and on the abundance of forest understory species. The specific objectives are (i) to quantify individual understory species presence and abundance distribution along canopy openness and soil pH gradients (ii) to identify optimal soil pH and canopy openness for presence and abundance for each species (iii) to identify the most abundant species for different soil pH and canopy openness conditions. The study focuses on 12 species potentially reaching high coverage in the understorey of western European forests. Furthermore, we established habitat-based models for quantifying the species realized niche (Kearney, 2006). More particularly ordinal regression models correlating species responses to their environment were developed on the basis of data extracted from a national forest database and from a regional long-term experimental project.

4.2.3 Materials and Methods

4.2.3.1 Databases, records and site description

In order to assess species responses across large canopy openness and soil pH gradients, two databases, with the similar floristic inventory protocol, were used. Records were extracted from (1) EcoPlant, a phyto-ecological forest site database (Gégout *et al.*, 2005) and (2) the gap-project, a long-term project on vegetation dynamics in gaps created by the 1999 storms Lothar and Martin, (Van Couwenberghe *et al.*, 2010; Van Couwenberghe *et al.*, 2008). EcoPlant records were taken in forest environments, defined by local homogeneous stand conditions. Gap-project records were taken either in large gaps (>2ha) in stands where at least 90% area was damaged by the storm or in small gaps (<2ha) in stands with 10-50% surface area damaged. Records in both databases were selected on three criteria: (1) type of floristic inventory available: records with complete floristic inventory through Braun-Blanquet cover-abundance scores were kept, (2) geographical location: records located beneath 1000 m altitude in north eastern France (between 5.02–7.61°E and 48.06–49.04° N) were kept, and (3) date : records performed between 1960 and 2005 were kept (gap-project records were all taken in 2005).

A total number of 1202 records were selected, 972 from Ecoplant and 230 from the gap-project. Mean monthly temperature in the study area ranges from 1.66°C in January to 18.14°C in July. Precipitation is evenly distributed throughout the year with an annual mean of 865 mm. The main forest types are semi-natural broadleaf (62%), mixed broadleaf-conifer stands (21%) and conifer plantations and stands (17%), containing the following species presented from most frequent to less frequent (appearing in more than 10% of dataset plots): *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Abies alba*, *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* and *Picea Abies*.

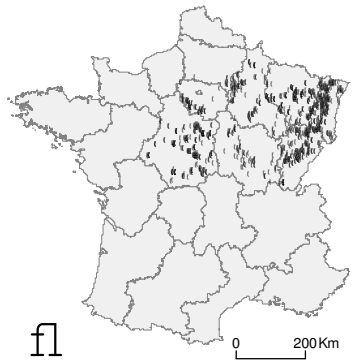


Figure 14 : Article [2]-Fig. 1. Location of the 1202 investigated forest records on the map of France.

Tableau 8 : Article [2]-Table 1. Sample design: number of sites sampled in different canopy openness conditions and soil types.

soil pH	canopy openness					
	0-20%	20-40%	40-60%	60-80%	80-100%	*total*
ph<5	329	187	47	18	120	*701*
5<ph<6.5	189	69	26	15	45	*344*
ph>6.5	81	28	4	10	34	*157*
total	*599*	*284*	*77*	*43*	*199*	*1202*

4.2.3.2 Dataset

Floristic information was available through Braun-Blanquet cover-abundance scores (Braun-Blanquet, 1932) on 400 m² plots, consistent with current phytoecological practice. Floristic plots of the EcoPlant databases represented homogeneous environmental stand conditions, those from the gap-project were situated at the centre of each small gap or at least 50 m from the edge for large gaps. For each species and for each record, Braun-Blanquet scores were used to determine abundance classes. Abundance classes (A) was determined for each species and for each record as follows: A="absent" if Braun-Blanquet score is 0; A="low abundance" if Braun-Blanquet score is +, 1 or 2 (i.e. cover < 25%) and A="high abundance" if Braun-Blanquet score is 3, 4 or 5 (i.e. cover > 25%).

Only species covering more than 25% of the plot surface in at least 25 records were kept for data analysis. Light values (R) and soil-pH values (L) were assigned to the selected species according the ecological classification systems of Landolt (values on a scale of five) and of Ellenberg (values on a scale of nine) (Ellenberg *et al.*, 1992; Landolt, 1977). For both systems, the L-value of the selected species varies from very shady to open field conditions and the R-value varies from extreme acidity to basic conditions on calcareous soils. For each species, the values indicated in brackets are (L/R according to Landolt; L/R according to Ellenberg, with X indicating species presence along entire gradient, and n.a. indicating no value available for the species): *Anemone nemorosa* (2/3; X/X), *Deschampsia flexuosa* (n.a./n.a.; 6/2), *Festuca altissima* (2/3; 3/4), *Hedera helix* (3/3; 4/X), *Lamium galeobdolon* (1/3; 3/7), *Lonicera periclymenum* (1/3; 6/3), *Molinia caerulea* (4/n.a.; n.a./n.a.), *Oxalis acetosella* (1/3; 1/4), *Pteridium aquilinum* (3/2; 6/3), *Rubus fruticosus* (3/3; n.a./n.a.), *Rubus idaeus* (3/3; 7/X) and *Vaccinium myrtillus* (2/1; 5/2).

Each record contained the measured soil pH(H_2O) value of the upper organo-mineral A-horizon. Soil-pH (pH) ranged from 3.3. to 8.2, with a mean of 4.7. Furthermore each record contained a canopy openness (CANOP) estimation defined in this study as the per cent forest area not occupied by the vertical projection of tree crowns, also known as canopy cover (Korhonen et al. 2006). Data used for CANOP estimation was gathered at the same time as the floristic

inventory for each record. The CANOP was estimated using different methods according to the data set. In Ecoplant, an ocular (visual) estimation of the canopy layer coverage above 8 m on the whole plot was performed. This method attributes a percentage of space occupied by vegetation in each layer (van Hees and Mead, 2000). When more than one layer was present (maximum two layers were distinguished: upper and lower canopy layer), the union of the two layers minus their product was considered to obtain the canopy openness value (Ewald, 2006). The procedure is recognized as suitable to obtain canopy cover values but rough errors can incur due to unexperienced operators (Paletto and Tosi, 2009). Due to the large number of records and operators, operator-effects were considered not to bring any significant bias. In the small gaps of the gap-project, CANOP was computed using tree spatial coordinates and diameter at breast-height (dbh). Crown diameter was estimated for each tree from its dbh (Bruciamacchie *et al.*, 2000), and canopy openess above the plot (expressed as a percentage) was computed using ArcGIS (9.2) software. In the large gaps of the gap-project, canopy was considered as fully open (CANOP=100%). In the complete dataset, CANOP was below 10% in 25% of the records, above 50% in 25% of the records (Table 1).

4.2.3.3 Model development

The independent variable, A, being an ordinal variable, generalized linear models were used. Of this family the continuation ratio logit model was chosen as most appropriate (Agresti, 2002; Ananth and Kleinbaum, 1997): (i) the response variable A is continuous but discretized (ii) an observation needs to pass through one category to reach the next in which this case imposes the species presence before being abundant (iii) the extended version of the model permits to directly test similarities among the different response curves of the three abundance levels to the explanatory variables CANOP and pH. Models were fitted using the data by species.

The model is described as follows. Let Y be an ordinal response with J categories and denote by $\delta_j = P(Y=j)$ the probability of presence in the jth category. For an outcome of three possible categories (j=1: absence, j=2: low abundance and j=3: high abundance), there are two equations and one constraint (probability sum equal to 1). The two equations may be summarised using the following continuation ratio model:

$$\text{Logit}\{P(Y=j|Y\geq j)\}=\log(\delta_j/(\delta_{j+1}+\delta_j))= a_j + \beta_j X, \qquad j=1,2 \qquad \text{(Eq. 1)}$$

where the intercepts a_j and the coefficients β_j depend of the covariate X depend on j. The model allows unequal slopes for each explanatory variable among the three categories, leading to a possible change of maximum probability and distribution range for each level of A.

When using soil pH and canopy openness as the explanatory variables the final model is:

$$\text{Logit}\{P(A=j|A\geq j)\}=\log(\delta_j/(\delta_{j+1}+\delta_J))= a_j + b_j\,pH + c_j\,pH^2 + d_j\,CANOP + e_j\,CANOP^2, \quad j=1,2 \qquad \text{(Eq. 2)}$$

$$\delta_1 + \delta_2 + \delta_3 = 1 \qquad \text{(Eq. 3)}$$

where the intercepts a_j and the explanatory coefficients b_j, c_j, d_j, e_j depend on j, pH is the effect of the soil pH and CANOP is the effect of the canopy openness and Eq. (3) is the constraint. A quadratic form of the explanatory variables (pH and CANOP) was introduced to account for possible bell-shaped response curves.

No significant correlation occurred between CANOP and pH (Pearson coefficient of -0.04). For testing the significance of the predictors and differences among the responses, models were separately fitted for each explanatory variable including their quadratic form. Significance of predictors was tested for each species by the Likelihood ratio test to a chi-square distribution (significance level at 0.05) towards the null model and by the Akaike Information Criterion (AIC). Differences in pattern distribution among the three levels of Aj were tested for each species containing different explanatory coefficients (b, c, d, e) for each jthe category outcome against the equation containing identical explanatory coefficients for all three outcome levels (significance level at 0.05) using the Likelihood ratio test with chi-square statistic. Identical coefficients indicate similar pattern distribution among the three Aj levels with intercept variability. Fit and goodness-of-fit estimations were performed using the R package VGAM (Yee, 2010).

4.2.3.4 Optimum and amplitude

For each species, the distribution along an ecological gradient may be characterised by the species optimum and amplitude (ter Braak and Looman, 1986). For each species, optimum (OPT) and amplitude (AMP) according to both explanatory variables were computed for the three A response curves, respectively occurrence, low abundance and high abundance. For each A response curve, OPT is the value of the explanatory variables for which the response reaches its maximum, within the response shape predicted by both variables. AMP is the explanatory range of the explanatory variable of the distribution containing 80% of the distribution shape and centered on OPT (Gégout and Pierrat, 1998). AMP is calculated for each variable (pH and CANOP) fixing the other variable at its OPT value.

4.2.3.5 Simulated probabilities of occurrence

In order to estimate the most abundant species for different pH (pH= 4, 5.5, 7) and canopy (CANOP= 20, 50, 80) conditions, the probabilities of occurrence for

the three Aj levels were simulated for each species, using Eq.2. The simulated probabilities of occurrence for each species were then tabulated for all nine CANOP-pH combinations.

4.2.4 Results

4.2.4.1 Plot description

A total of 847 species, excluding bryophytes, were observed in the herb-shrub layer. Minimum number of species by plot was 1 and maximum was 71. The average number of species per plot increased with increasing pH (Fig. 1). Species richness estimated per Braun-Blanquet abundance category showed similar responses to pH; with a smaller increase for the high abundance scores. An increasing number of species was also observed from closed canopy to open field conditions for all abundance classes, except the lowest Braun-Blanquet abundance category showed an opposite pattern with highest species richness under closed canopy conditions.

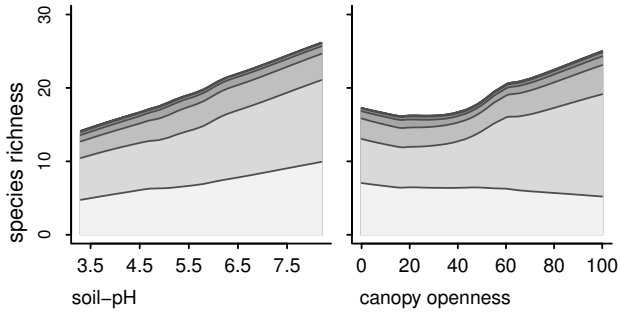


Figure 15 : Article [2]-Fig. 2. Mean cumulative species occurrences per abundance class according to soil-pH and canopy openness, all species pooled. The following four abundance classes were determined: "1" if Braun-Blanquet score is + (<5% and less than 10 individuals), "2" if Braun-Blanquet score is + and 1 (less than 10 individuals < cover <5%), "3" if Braun-Blanquet score is 2 (5%< cover <25%), "4" if Braun-Blanquet score is 3, 4 and 5 (25%< cover).

4.2.4.2 Effect of canopy openness and soil-pH

For most species, distribution was significantly affected by both factors. Out of 12 species, CANOP affected 10 species (except *Pteridium aquilinum* and *Lamium galeobdolon*), and pH affected 11 species (except *Pteridium aquilinum*) (Table 2).

Tableau 9 : Article [2]-Table 2. Continuation ratio logit model analyses following Eq. (2): numbers of records, AIC-values of null models and AIC-values of models containing separately canopy openness (CANOP+CANOP²) and soil pH (pH+pH²) with associated p-values (Chi-square test).

species	records	AIC				
		null model	canopy openness	*p*	soil pH	*p*
Anemone nemorosa	186	1194	1174	***	1145	***
Deschampsia flexuosa	299	1692	1673	***	1598	***
Festuca altissima	163	1183	1141	***	1105	***
Hedera helix	539	2283	2268	***	2132	***
Lamium galeobdolon	260	1441	1443		1422	***
Lonicera periclymenum	322	1618	1572	***	1568	*
Molinia caerulea	140	1049	1043	**	1036	**
Oxalis acetosella	244	1438	1415	***	1391	***
Pteridium aquilinum	244	1508	1508		1509	
Rubus fruticosus	594	2326	2186	***	2183	*
Rubus idaeus	255	1423	1199	***	1189	**
Vaccinium myrtillus	185	1271	1263	**	1177	***

significance level
*<0.05
**<0.01
***<0.001

4.2.4.3 Description of abundance distributions

OPT and AMP values for each species that was significantly affected by CANOP or pH (as indicated in Table 2) are presented in Table 3. The ten species affected by CANOP showed different patterns of low and high abundance along the canopy openness gradient (Table 3). A decrease in AMP between high and low abundance responses was observed for all species except for *Deschampsia flexuosa* and *Molinia caerula*. No general trend of OPT difference between low and high abundance responses to CANOP was detected. Yet differences in OPT values among the three abundance level responses were noted for eight species.

Abundance pattern dissimilarities along the pH gradient were observed for four species: *Rubus fruticosus*, *Deschampsia flexuosa*, *Molinia caerulea* and *Lonicera periclymenum* (Table 3). A smaller AMP of the high abundance response was observed for most species (7). No general trend of differences in OPT in response to pH among the A levels was observed, and, for eight species the differences in OPT between low and high abundance responses were small (less than 1).

Tableau 10 : Article [2]-Table 3. Dissimilarity (diss) of low abundance vs. high abundance responses to canopy openness and to soil pH indicated by the p-value (p) of a likelihood ratio test to a chi-square distribution, models separately fitted for canopy openness (CANOP+CANOP²) and soil pH (pH+pH²) following Eq. (2). Species optimum (OPT) and amplitude (AMP) of presence (P), low abundance (low A) and high abundance (high A) calculated along canopy openness and soil pH following Eq. (2).

species	canopy openness							soil pH						
	diss	OPT			AMP			diss	OPT			AMP		
	p	P	low A	high A	P	low A	high A	*p*	P	low A	high A	P	low A	high A
Anemone nemorosa	0.000***	0	0	0	71	73	36	0.866	7.0	7.1	6.9	2.9	2.8	3.0
Deschampsia flexuosa	0.000***	83	64	99	74	73	99	0.006 **	3.5	3.5	3.5	2.4	2.6	1.7
Festuca altissima	0.000***	38	44	30	63	65	57	0.146	3.5	3.5	3.5	2.3	2.8	1.8
Hedera helix	0.000***	15	0	29	76	77	72	0.597	7.2	6.8	8.0	2.9	2.9	2.9
Lamium galeobdolon	0.000***							0.986	6.8	6.8	7.1	3.0	3.0	3.1
Lonicera periclymenum	0.025*	0	0	26	68	68	65	0.031 *	8.0	8.0	5.0	3.4	3.3	2.4
Molinia caerulea	0.001**	99	99	0	99	99	99	0.037 *	3.5	3.5	4.7	2.9	3.1	2.7
Oxalis acetosella	0.000***	31	35	23	69	71	57	0.836	3.5	3.5	3.5	3.0	2.9	4.5
Pteridium aquilinum	0.143							0.191						
Rubus fruticosus	0.000***	99	99	99	99	99	56	0.027 *	6.7	8.0	5.4	3.5	4.5	3.0
Rubus idaeus	0.000***	99	99	82	54	56	41	0.179	5.3	5.9	5.0	3.1	3.2	2.2
Vaccinium myrtillus	0.000***	81	99	56	75	75	73	0.246	3.5	3.5	3.5	2.2	4.5	2.0

significance level
*<0.05
**<0.01
***<0.001

4.2.4.4 Simulation probability of occurrence

Simulated probability of occurrence of the different A levels in function of canopy and pH computed for the 12 species are presented in Fig. 3. The figure illustrates how all species differ in their probabilities of low and high abundance presence according to CANOP and pH.

In order to simplify the information of Fig 3 and to compare the potential presence of the species, nine CANOP-pH conditions were used, for the ten species significantly affected by CANOP and pH (Table 2). Six species out of ten were potentially highly abundant: *Rubus idaeus*, *Rubus fruticosus*, *Deschampsia flexuosa*, *Hedera helix*, *Festuca altissima* and *Vaccinium myrtillus* (Table 4). Among these species, *Hedera helix* was the most frequent, occurring with a potential high coverage in six out of the nine pH-CANOP combinations. The ten studied species reached higher probabilities of presence in the low abundance class as in the high abundance class.

More species were present on acid than on calcareous sites, with *Festuca altissima* and *Vaccinium myrtillus* appearance strictly on acidic conditions. Species reached higher probabilities of high abundance under open canopy conditions than under closed canopy conditions. No difference was observed in the number of studied species reaching high probabilities of low abundance along the canopy openness gradient.

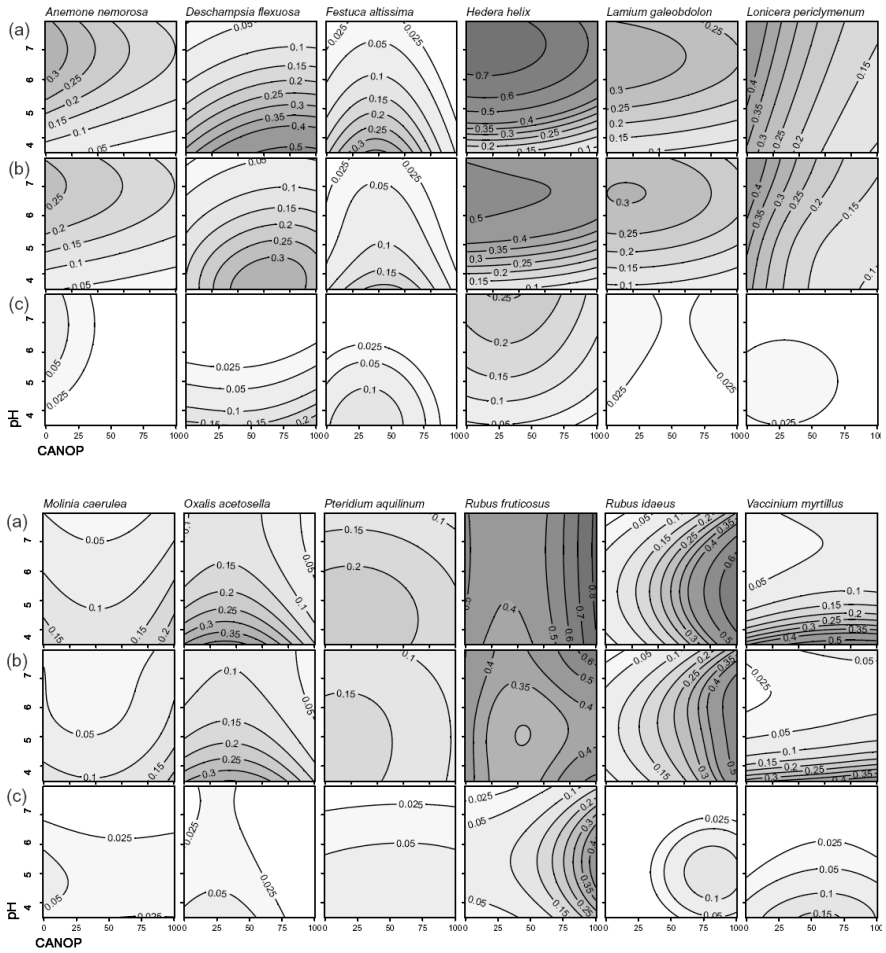


Figure 16 : Article [2]-Fig. 3. Predicted probability of presence for (a) presence (b) low abundance and (c) high abundance as a function of soil pH and canopy openness following Eq. (2), for the twelve species.

Tableau 11 : Article [2]-Table 4. Low and high abundances of the main understory species in nine soil pH (pH) and canopy openness (CANOP) combinations. Eq. (2) was used to simulate low-abundance and high-abundance probability of occurrence for each species in each pH-CANOP combination. In each combination, species with a probability higher than 0.25 are indicated in bold letters, species with a probability between 0.10 and 0.25 are indicated in plain letters and species with a probability lower than 0.10 are not indicated. Species not affected by pH and CANOP were not considered. The following species are tabulated: Anemone nem. (Anemone nemorosa), Deschampsia flex. (Deschampsia flexuosa), Festuca alt. (Festuca altissima), Hedera hel. (Hedera helix), Lamium gal. (Lamium galeobdolon), Lonicera per. (Lonicera periclymenum), Molinia cae. (Molinia caerulea), Oxalis ace. (Oxalis acetosella), Rubus fru. (Rubus fruticosus), Rubus ida. (Rubus idaeus), and Vaccinium myr. (Vaccinium myrtillus).

	CANOP					
	20%		50%		80%	
pH	low abundance	high abundance	low abundance	high abundance	low abundance	high abundance
7	***Anemone nem.***	*Hedera hel.*	*Anemone nem.*	*Hedera hel.*	*Anemone nem.*	*Hedera hel.*
	Hedera hel.		***Hedera hel.***		***Hedera hel.***	
	Lamium gal.		***Lamium gal.***		*Lamium gal.*	
	Lonicera per.		*Lonicera per.*		*Lonicera per.*	
	Oxalis ace.		***Rubus fru.***		***Rubus fru.***	
	Rubus fru.		*Rubus ideaus*		***Rubus ideaus***	
5.5	*Anemone nem.*	*Hedera hel.*	*Anemone nem.*	*Hedera hel.*	*Anemone nem.*	*Hedera hel.*
	Deschampsia fle.		*Deschampsia fle.*	*Rubus fru.*	*Hedera hel.*	***Rubus fru.***
	Hedera hel.		***Hedera hel.***		*Lamium gal.*	*Rubus ideaus*
	Lamium gal.		*Lamium gal.*		*Lonicera per.*	
	Lonicera per.		*Lonicera per.*		***Rubus fru.***	
	Oxalis ace.		*Oxalis ace.*		***Rubus ideaus***	
	Rubus fru.		***Rubus fru.***			
	Rubus ideaus		*Rubus ideaus*			
4	*Deschampsia fle.*	*Deschampsia fle.*	*Deschampsia fle.*	*Deschampsia fle.*	*Deschampsia fle.*	*Deschampsia fle.*
	Festuca alt.	***Festuca alt.***	***Festuca alt.***	*Festuca alt.*	*Hedera hel.*	*Rubus fru.*
	Hedera hel.		*Hedera hel.*	*Vaccinium myr.*	*Lamium gal.*	*Vaccinium myr.*
	Lamium gal.		*Lamium gal.*		*Lonicera per.*	
	Lonicera per.		*Lonicera per.*		*Molinia cae.*	
	Oxalis ace.		***Oxalis ace.***		*Oxalis ace.*	
	Rubus fru.		***Rubus fru.***		***Rubus fru.***	
	Vaccinium myr.		*Rubus ideaus*		***Rubus ideaus***	
			Vaccinium myr.		*Vaccinium myr.*	

4.2.5 Discussion

As initially expected canopy openness and soil pH determine the development of most highly covering species present in the understorey of temperate european forests. Although they are defined at different spatial scales (regional scale for soil pH and local scale for canopy openness), the combination of the two variables allowed the prediction of species occurrence and abundance class. This result is in agreement with previous studies that analysed separately for species-specific distributions the effect of soil pH at regional scale (Coudun and Gégout, 2007; Coudun *et al.*, 2006) and canopy openness at local scale (Gaudio *et al.*, 2008; Moola and Mallik, 1998; Ricard and Messier, 1996; Shields and Webster, 2007; Tinya *et al.*, 2009) and with the few studies that analysed the two variables in combination (Grogan *et al.*, 2003; Van Couwenberghe *et al.*, 2010).

4.2.5.1 Species requirements to canopy openness and soil nutrients

The observed species responses to light and soil nutrients are, on an average, consistent with the classifications of Landolt (1977) and Ellenberg et al. (1992).

As Ellenberg's ecological values are assigned for vegetation in relatively steady state, than our study suggest there validity outside the restricted equilibrium postulate with regard to disturbance dynamics of the forest canopy in temperate forest. Furthermore compared to these classifications, the present study brings a quantification of the species response, with a clear identification of the optimal conditions, the range of tolerance towards each factor, and distinguishes different abundance level responses. Very few studies quantified optimal light requirements for forest species (Gaudio *et al.*, 2008; Moola and Mallik, 1998; Ricard and Messier, 1996; Shields and Webster, 2007) and none of them unravelled their canopy openness optimum with their soil nutrient optimum. The 12 species of the present study, which were among the most documented in previous research, are discussed individually.

Deschampsia flexuosa may be highly abundant under closed canopy as well as in open field, with a strong preference for low pH site. Preference for acid soils in a wide array of European oak and beech forests has been known for a long time (Ellenberg *et al.*, 1992; Lalanne *et al.*, 2010; Pages and Michalet, 2006) while its light requirement has been less documented. Its presence along the entire canopy openness gradient might indicate that it is shade tolerant rather than shade demanding. Species preference for well lit places would be in agreement with previous observations of better growth in gaps without competitive neighbours (Pages and Michalet, 2006) and with Ellenbergs classification indicating the species occurrence in semi-shade too well lit places..

Hedera helix shows highest coverage in deep or intermediate shade, and shows low abundance along the entire canopy openness gradient. Many earlier studies mentioned the high shade tolerance of the species (Ellenberg *et al.*, 1992; Rameau *et al.*, 1989; Sack and Grubb, 2002), in contradiction with Landolt who noticed a large amplitude towards light. The modelling approach where occurrence, low and high abundance are modelled simultaneously allowed to overcome the inconsistencies in previous studies by showing the species high shade tolerance and high abundance in open conditions.

Molinia caerulea shows a higher probability of presence on acid than on calcareous substrate. It also shows different canopy openness optima between low and high abundance levels. In previous literature, the species was described as present on a wide range of soil types and most common in open canopy situations (Rameau *et al.*, 1989; Taylor *et al.*, 2001), which partly contradict the results of the present study. Yet previous studies also indicated that the species abundance and growth rate are primarily determined by soil water saturation, soil aeration and an nutrient supply (Taylor *et al.*, 2001), which were not taken into account in the present study and might explain the difficulty to model *Molinia sp.* abundance patterns from canopy openness and soil pH.

Pteridium aquilinium is the only species which is not affected by either soil pH or canopy openness, although previous literature mentioned the *Pteridium* as a genera for which cover abundance is influenced by light availability (Marrs and Watt, 2006; Wagner *et al.*, 2010) and is mostly found on moderately acidic soils (Ellenberg *et al.*, 1992; Landolt, 1977). Nevertheless *Pteridium* seems to be able to grow in relatively shaded understorey (Gaudio *et al.*, 2010; Marrs and Watt, 2006) and it may also be found on soils with a range from 2.8 to 8.6 (Marrs and Watt, 2006). The results of the present study suggest that other factors, such as site history and changing land management (Marrs and Watt, 2006; Nielsen *et al.*, 2005) may primarily determine *Pteridium aquilinum* development in western Europe.

For *Rubus fruticosus*, the probability of high abundance increases regularly with canopy openness and reaches highest values on calcareous substrate. The species shade tolerance is demonstrated by its low abundance response, which reaches higher probabilities under closed canopy. Rubus response to canopy openness is well known (Landolt, 1977; Mountford *et al.*, 2006), yet fewer studies have demonstrated its high shade tolerance (Mountford *et al.*, 2006). In the present study both the species shade tolerance and its high development in open field conditions were shown by the models developed.

Rubus idaeus development is strongly related to canopy openness, with optimal values for occurrence, low and high abundance at 99, 99 and 82% openness, respectively. The constant increase of the probability of high abundance with canopy openness strikes with the results of Gaudio *et al.* (2008), who found a bell-shaped relation of *Rubus* cover to light intensity. Other studies stressed out simple linear relationships between *Rubus idaeus* development and light conditions (Ricard and Messier, 1996; Shields and Webster, 2007). The large pH amplitude observed for the low abundance level strikes with Ellenberg value for soil pH (which indicates indifference), while the smaller amplitude for the high abundance level towards pH (which indicates moderately acidic soils) is in agreement with Landolt's R value. Our result confirms the both R values, whereas both classifications systems disagree for this species.

Vaccinium myrtillus is highly abundant under intermediate canopy openness and is found strictly on acid substrate. The species preference for acid soil (Coudun and Gégout, 2007; Ellenberg *et al.*, 1992; Landolt, 1977; Moola and Mallik, 1998) and its higher presence under partial shade conditions (Moola and Mallik, 1998; Rameau *et al.*, 1989) are well known.

Anemone nemorosa, *Festuca altissima*, *Lamium galeobdolon*, *Lonicera periclymenum* and *Oxalis acetosella* are all more abundant under shade. *Festuca altissima* and *Oxalis acetosella* require acidic or moderately acidic substrates. *Anemone nemorosa* and *Lamium galeobdolon* prefer higher pH sites. For *Lonicera periclymenum* a large amplitude along the pH gradient was observed, yet the

species requires more strictly acidic conditions when highly covering. These findings correspond with L- and R-values of Landolt and Ellenberg.

4.2.5.2 Diversity and abundance of species along canopy openness and soil pH gradients

The total number of species present in a site is determined by soil pH and canopy openness, with a positive relation with both variables. Higher species richness following natural or anthropic canopy disturbance is a well known process mainly due to the presence of species with high light requirements or high dispersal abilities (Ares et al., 2009; Degen et al., 2005) (Ares *et al.*, 2009; Degen *et al.*, 2005) in addition to pre-disturbance species that may still persist after disturbance (Aikens *et al.*, 2007; Shields and Webster, 2007). Also less light stress stimulate species development, noted by the smaller number of species with lowest abundance score *vs.* the more important number of species with higher abundance scores in open field conditions. This positive correlation of light with total ground floor cover has been confirmed by previous studies (Mountford *et al.*, 2006; Weisberg *et al.*, 2003) as well the positive correlation of light with early successional species cover (Ares *et al.*, 2009) or even most herbaceous species (Whigham, 2004). The observation of higher total species richness on calcareous sites as than on acidic ones is also well known, which may be explained by historical cause (Ewald, 2003) or by generally more favourable nutritional conditions for plants on sites with higher pH (Peet *et al.*, 2003).

4.2.5.3 Vegetation management implications

High species diversity was noticed in the understory layer, confirming that forest plant diversity is largely determined by the understory layer community (Gilliam, 2007). Furthermore most of the 12 studied species responded importantly to canopy openness and soil pH, pointing out their potential role in characterising soil conditions and local disturbance intensity. The regional variation of the understorey layer can thus be explained by a combination of local canopy openness and soil pH despite local particularities of the studied forests. Yet model improvement will occur when considering local particularities such as management practices (Barbier *et al.*, 2008), dispersal of source (Bossuyt *et al.*, 1999), past history (Dupouey *et al.*, 2002) and biotic interactions (Desteven, 1991).

The models developed in the present study may be used to define canopy openness thresholds in function of soil characteristics to control the development of species. Latest allows a vegetation management to preserve species habitats, reduce recalcitrant understorey layers, ensure fauna habitats and, more generally, to regulate various functions of the forest ecosystem.

Moreover the species-specific reactions on canopy disturbance along a soil pH gradient, illustrates that need of a species-specific management approach.

4.2.6 Acknowledgements

We thank Jean-Claude Pierrat and anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript. This study was part of the projects Observatoire de Peuplements Dévastés (OPD), Observatoire de Peuplement Mités (OPM), and EcoPlant. OPD and OPM are supported by the Direction Régionale de l'Agriculture et de la Forêt de la Lorraine and Centres Régionaux de la Propriété Forestière Lorraine-Alsace. The EcoPlant database is financed by the Agence de l'Environnement et la Maîtrise de l'Energie and the Office National des Forêts (ONF). R. Van Couwenberghe was funded by a PhD grant from the Lorraine Region and ONF, registered under no. 553-2007.

4.2.7 references

- Aikens, M.L., Ellum, D., McKenna, J.J., Kelty, M.J., Ashton, M.S., 2007. The effects of disturbance intensity on temporal and spatial patterns of herb colonization in a southern New England mixed-oak forest. For. Ecol. Manage. 252, 144–158.
- Ananth, C.V., Kleinbaum, D.G., 1997. Regression models for ordinal responses: a review of methods and applications. Int. J. Epidemiol. 26, 1323–1333.
- Ares, A., Berryman, S.D., Puettmann, K.J., 2009. Understory vegetation response to thinning disturbance of varying complexity in coniferous stands. Appl. Veg. Sci. 12, 472–487.
- 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.
- 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. Manage. 254, 1–15.
- Bossuyt, B., Hermy, M., Deckers, J., 1999. Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. J. Ecol. 87, 628–638.
- Bowen, M.E., McAlpine, C.A., House, A.P.N., Smith, G.C., 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: A review of their habitat values for recovering forest fauna. Biol. Conserv. 140, 273–296.
- Braun-Blanquet, J., 1932. Plant sociology: the study of plant communities. McGraw-Hill book company, Inc., New York, US.
- Bruciamacchie, M., Grandjean, G., Marechal, J.-P., 2000. Gestion des Peuplements Irréguliers, Réseau A.F.I - E.N.G.R.E.F. In. Engref, Nancy, p.48.
- Coudun, C., Gégout, J.C., 2007. Quantitative prediction of the distribution and abundance of Vaccinium myrtillus (L.) with climatic and edaphic factors. J. Veg. Sci. 18, 517–524.

- Coudun, C., Gégout, J.C., Piedallu, C., Rameau, J.-C., 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with Acer campestre (L.) in France. J. Biogeogr. 33, 1750–1763.
- Degen, T., Devillez, F., Jacquemart, A.L., 2005. Gaps promote plant diversity in beech forests (Luzulo-Fagetum), North Vosges, France. Ann. For. Sci. 62, 429–440.
- Desteven, D., 1991. Experiments on Mechanisms of Tree Establishment in Old-Field Succession - Seedling Emergence. Ecology. 72, 1066–1075.
- Dufour, A., Gadallah, F., Wagner, H.H., Guisan, A., Buttler, A., 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. Ecography. 29, 573–584.
- Dupouey, J.-L., Dambrine, E., Laffite, J.D., Moares, C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. Ecology. 83, 2978–2984.
- Ellenberg, H., Weber, H., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Pauliben, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scr. Geobot. 18, 1–248.
- Ewald, J., 2003. The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the central European flora? Folia Geobot. 38, 357–366.
- Ewald, J., 2006. An improved method to merge cover values in phytosociological plots. In, 5th Workshop « Vegetation databases and monitoring », Bremen, Germany.
- 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.
- Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., Ginisty, C., 2010. 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.
- 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.
- Gégout, J.C., Pierrat, J.C., 1998. L'autécologie des espèces végétales : une approche par régression non paramétrique. Ecology. 29, 473–482.
- Gilliam, F.S., 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. Bioscience. 57, 845–858.
- Grogan, J., Ashton, M.S., Galvao, J., 2003. Big-leaf mahogany (Swietenia macrophylla) seedling survival and growth across a topographic gradient in southeast Para, Brazil. For. Ecol. Manage. 186, 311–326.
- Guisan, A., Harrell, F.E., 2000. Ordinal response regression models in ecology. Journal of Vegetation Science. 11, 617–626.
- Kearney, M., 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? Oikos 115, 186-191.
- Korhonen, L., Korhonen, K.T., Rautiainen, M., Stenberg, P., 2006. Estimation of forest canopy cover: A comparison of field measurement techniques. Silv. Fennica 40, 577-588.

- Lalanne, A., Bardat, J., Lalanne-Amara, F., Ponge, J.F., 2010. Local and regional trends in the ground vegetation of beech forests. Flora. 205, 484–498.
- Landolt, E., 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröffentlichungen des geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich. 64, 5–208.
- Marage, D., Gégout, J.C., 2009. Importance of soil nutrients in the distribution of forest communities on a large geographical scale. Global Ecology and Biogeography. 18, 88–97.
- Marrs, R.H., Watt, A.S., 2006. Biological flora of the British isles: Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. J. Ecol. 94, 1272–1321.
- Moola, F.M., Mallik, A.U., 1998. Morphological plasticity and regeneration strategies of velvet leaf blueberry (Vaccinium myrtilloides Michx.) following canopy disturbance in boreal mixed wood forests. For. Ecol. Manage. 111, 35–50.
- Mountford, E., Savill, P., Bebber, D., 2006. Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. Forestry. 79, 389-408.
- 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.
- Pages, J.P., Michalet, R., 2006. Contrasted responses of two understorey species to direct and indirect effects of a canopy gap. Plant Ecol. 187, 179–187.
- Paletto, A., Tosi, V., 2009. Forest canopy cover and canopy closure: comparison of assessment techniques. Eur. J. For. Res. 128, 265-272.
- 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.
- Peet, R.K., Fridley, J.D., Gramling, J.M., 2003. Variation in species richness and species pool size across a pH gradient in forests of the southern blue ridge mountains. Folia Geobot. 38, 391–401.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Meiners, S.J., 2009. Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. Appl. Veg. Sci. 12, 9–21.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., 1989. Flore forestière française, guide écologique illustré, tome 1 : plaines et collines. Institut pour le développement forestier, Paris.
- Ricard, J.P., Messier, C., 1996. Abundance, growth and allometry of red raspberry (Rubus idaeus L) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. For. Ecol. Manage. 81, 153–160.
- 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.
- Sack, L., Grubb, P.J., 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. Oecologia. 131, 175–185.

- Salisbury, E.J., 1920. The significance of the calcicolous habit. J. Ecol. 8, 202–215.
- Shields, J.M., Webster, C.R., 2007. Ground-layer response to group selection with legacy-tree retention in a managed northern hardwood forest. Can. J. For. Res. 37, 1797–1807.
- Taylor, K., Rowland, A.P., Jones, H.E., 2001. Molinia caerulea (L.) Moench. J. Ecol. 89, 126–144.
- ter Braak, C.J.F., Looman, C.W.N., 1986. Weighted averaging, logistic-regression and the Gaussian response model. Vegetatio. 65, 3–11.
- Tinya, F., Marialigeti, S., Kiraly, I., Nemeth, B., Odor, P., 2009. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Ars,g, Western Hungary. Plant Ecol. 204, 69–81.
- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Lacombe, E., Pierrat, J.C., Gégout, J.C., 2010. Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests. For. Ecol. Manage. 260, 146–154.
- Van Couwenberghe, R., Lacombe, E., Gonin, P., Mengin, A., 2008. Les Observatoires de dynamiques naturelles après tempête. Forêt Entreprise. 183, 33–36.
- van Hees, W., Mead, B.R., 2000. Ocular estimates of understory vegetation structure in a closed Picea glauca/Betula papyrifera forest. J. Veg. Sci. 11, 195-200.
- Wagner, S., Fischer, H., Huth, F., 2010. Canopy effects on vegetation caused by harvesting and regeneration treatments. Eur. J. For. Res. 10.1007/s10342-010-0378.
- Weisberg, P.J., Hadorn, C., Bugmann, H., 2003. Predicting understorey vegetation cover from overstorey attributes in two temperate mountain forests. Forstwissenschaftliches Centralblatt. 122, 273–286.
- Whigham, D.E., 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 35, 583–621.
- Yee, T.W., 2010. The VGAM package for categorical data analysis. J. Stat. Softw. 32, 1–34.

4.3 ARTICLE [3] CAN SPECIES DISTRIBUTION MODELS BE USED TO DESCRIBE PLANT ABUNDANCE PATTERNS?

Van Couwenberghe Rosalinde, Collet Catherine, Pierrat Jean-Claude, Gégout Jean-Claude

Biological conservation (submitted since 31th May 2011)

4.3.1 Abstract

The aim of this study is to investigate if plant species distribution models derived from presence-absence data in relation to commonly used environmental factors are accurate predictors of abundance distributions, in order to assess whether environmental factors differently affect occurrence and abundance distribution. Therefore we used Braun-Blanquet abundance scores for 243 vascular species on 10,996 French forest sites. Ordinal logistic regression was chosen to analyze the link between the probabilities of the presence of occurrence and abundance scores of the species with regard to the mean annual temperature, June water balance, and soil pH. Differences in the pattern distribution were characterised by the ecological optimum and ecological amplitude of the species.

Comparison between occurrence and high abundance distribution patterns for all species showed similar optima and decreases in amplitude along the three ecological factors. On that account, an abundant-centre distribution was observed in environmental space. Habitat mapping also shows centred, high-abundance suitability within the occurrence habitat of each species, with the latest data presenting the largest or similar spatial area. We conclude that species distribution models derived from the presence-absence data provide useful information on the ecological optima of abundance distributions, but they overestimate the range of the suitable habitats for high species abundance. Given that most conservation biologist and managers have measures of occurrence, yet are interested in population densities, the results of this study indicates the utility of occurrence data for delimiting habitat quality areas defined by broad scale environmental factors.

Keywords: abundant-centre hypothesis, climate, conservation, forest vegetation, habitat quality, niche, spatial patterns

4.3.2 Introduction

Predictive modelling of species distribution has become an increasingly important tool to address various issues in ecology, biogeography, evolution, and conservation biology, particularly in the context of global change (Guisan and Thuiller, 2005). Correlative species distribution models or habitat-based models establish statistical relationships between environmental variables and observed-species occurrence or abundance to predict the distribution of the realized niche (Kearney, 2006). Most habitat models predict species distributions using presence-only or presence-absence data (Pearce and Boyce, 2006; Sagarin *et al.*, 2006), these types of data being more readily available. However, species abundance is likely to be a better predictor of habitat quality than species occurrence since it contains more information to reflect the key demographic traits such as species reproductive success, longevity, and population susceptibility of extinction and viability (Pearce and Ferrier, 2001). The use of species abundance instead of occurrence in habitat models would be beneficial for conservation management, by allowing to classify the species according to the IUCN Red List for threatened species (IUCN, 2001; Rodrigues *et al.*, 2006), to indicate areas that may act as source populations (Schmeller *et al.*, 2008), to focus on the extinction of population rather than of species (Ceballos and Ehrlich, 2002), and to monitor populations (Potts and Elith, 2006; Sagarin *et al.*, 2006), among others. However, large abundance datasets are rare, mainly due to the time-consuming collection process (Potts and Elith, 2006; Stem *et al.*, 2005), and few studies were led to build habitat models from species abundance data using the existing datasets (Pearce and Boyce, 2006). Accordingly, abundance distribution models derived from quantitative relationships between species abundance and environmental factors are currently missing for most taxa (Sagarin *et al.*, 2006; Schmeller *et al.*, 2008) among the plant species (Coudun and Gégout, 2007; Dirnbock *et al.*, 2003; Nielsen *et al.*, 2005; Pearce and Ferrier, 2001; Randin *et al.*, 2009).

A widespread assumption on the relationships between species occurrence and abundance is the 'abundant-centre' hypothesis. The geographical abundant-centre hypothesis postulates that species abundance is highest in the centre of the species geographical range and declines towards the edges (Brown, 1984; Hengeveld and Haeck, 1982). This assumption has been the base of many ecological and evolutionary hypotheses. However, it has rarely been tested by field data, and the few tests that were performed failed to find general evidence supporting the hypothesis (Sagarin *et al.*, 2006).

Another formulation of the abundant-centre hypothesis directly relates species abundance distribution to environmental factors (Sagarin *et al.*, 2006). Both abundance and occurrence are postulated to follow a similar normal distribution

pattern along the gradients of environmental factors within geographic regions (Brown, 1984; Whittaker, 1956). On that account, several predictive habitat models for plant species abundance were developed (Coudun and Gégout, 2007; Dirnbock *et al.*, 2003; Randin *et al.*, 2009) assuming identical ecological optima along the various environmental factors for species occurrence and species abundance within their distribution. Also the assumption that probability of occurrence is positively related to abundance has served as technique to stratify an estimated population into habitat density areas based on a probability of occurrence model (Johnson and Seip, 2008). Although these techniques have been shown promise, specially for conservation biologists and managers, little has been done to test the generality of the occurrence-abundance relationship (Nielsen et al., 2005).

Previous work tested the relationship between presence-absence and abundance data by correlating local species abundance with habitat suitability, derived by environmental distribution models based on presence or presence-absence data. However, with the exception of a study by Vanderwal et al. (2009), most of these studies showed a weak correlation between local abundance and habitat suitability (e.g., Nielsen et al., 2005; Pearce and Ferrier, 2001). Besides the limited number of species for which a statistically significant relationship was found, most of them were animal species. Furthermore, the few abundance models derived from abundance data of plant species in these studies are count models (Nielsen et al., 2005; Pearce and Ferrier, 2001; Potts and Elith, 2006), which are less adapted for the abundance-dominance classes often used in plant science (e.g. phyto – sociology) (Guisan and Harrell, 2000). Guisan and Harrel (2000) demonstrated the utility of ordinal models for predicting plant abundance satisfactorily and for giving as good a result as the popular binary logistic models for predicting presence-absence in plant ecology. Ordinal models allow an evaluation of the relationship between presence-absence and abundance responses. Given that we most often procure presence or absence of plants, conservation and management would benefit if abundance and associated ecological relationships could be inferred from common used binary logistic regression models of occurrence. At present, no global perception of the relationship between plant species occurrence and abundance arises and so it is still unclear whether habitat models based on species occurrence may be used to infer abundance pattern.

The aim of this study was to investigate if plant species distributions derived from presence-absence data in relation to commonly used environmental predictors are accurate predictors of abundance distributions, in order to assess whether it is possible to use occurrence distribution models to derive abundance distribution models without additional information. Data on the occurrence and abundance of the forest vascular plant species along climatic and edaphic variables, which are postulated to exert a prominent effect on

regional plant distribution (Guisan and Thuiller, 2005; Willis and Whittaker, 2002), recorded in the understorey of French forests were used to develop ordinal regression models relating species distribution to environmental factors. The following specific questions were addressed in the study. (1) Do environmental factors such as climatic and edaphic variables differently affect species occurrence and abundance distributions? (2) If so, do any shifts in the ecological optimum and amplitude range occur between occurrence and abundance distributions? (3) Does the relationship between occurrence and abundance distributions confirm the abundant-centre distribution?

4.3.3 Methods

4.3.3.1 Databases, records, and species selection

Records were extracted from EcoPlant, a phytoecological forest site database (Gégout *et al.*, 2005) and from the forest surveys of Sophy, a phytosociological database (Brisse *et al.*, 1995). The two databases cover the metropolitan French territory. In each database, records were selected on the basis of the following three criteria. (1) Type of floristic inventory available: records with complete floristic inventory through the Braun-Blanquet (1932) cover-abundance scores were kept, (2) geographical location: records from sites located at <1000 m altitude and not closer than 500 m from another selected site, in order to reduce spatial autocorrelation, were kept, and (3) date: records collected between 1960 and 1990, a period known for its climatic stability in France (Moisselin *et al.*, 2002), were kept. A total number of 10996 records were selected.

Over a total of 1147 species listed in the selected records, vascular species listed in at least 100 records were kept for data analysis, representing 243 species. Meso- and micro-phanerophytes were excluded due to a more direct potential impact of stand composition, established by silvicultural management, on species presence and density.

4.3.3.2 Data analyses

Species relative abundance

Floristic information was available through the Braun-Blanquet cover-abundance scores on (Braun-Blanquet, 1932) the 400 m2 sites, consistent with current practice in phytosociology. For each species and record, the Braun-Blanquet scores were used to determine a relative abundance (RA) value, defined relatively to the average abundance of the species in all records. As the first step, species were classified as low coverage species (<30 records with the species Braun-Blanquet score of >5%) or high coverage species (>30 records with the species Braun-Blanquet score of >5%). In the second step, the RA was determined for each species and record as follows: RA was considered 'absent'

if the Braun-Blanquet score = 0; RA was considered 'low abundance' if the Braun-Blanquet score was + (some individuals with <5% cover) for low coverage species and if Braun-Blanquet score was + or 1 (cover, <5%) for high coverage species; and RA was considered 'high abundance' for species with higher Braun-Blanquet scores.

Explanatory variables

Explanatory variables were selected on the basis of their ecophysiological significance, characterising the following main fluxes: energy, water and nutrition (Woodward, 1987). Variable selection was also made in function of their predictive importance when describing species distributions at large spatial scales. Pearson and Dawson (2003) demonstrated the importance of climate factors when predicting species variability at a regional or continental scale, while Coudun and Gégout (2007) revealed the improvement of plant species spatial prediction at broad scales when using direct measured soil nutritional factors. Relatively simple models were optioned containing a limited number of variables, due to their generalizability and robustness (Guisan and Thuiller 2005). Therefore we optioned to investigate the relationship between abundance and presence-abundance models for three explanatory variables linked to energy, water and nutrition.The following explanatory variables were calculated: (1) the annual mean temperature calculated for each record using the meteorological model AURELHY (Bénichou and Le breton, 1987); (2) June water balance calculated also using AURELHY model; and (3) soil pH (H2O) value of the upper organo-mineral A-horizon (Table 1).

Tableau 12 : Article [3]-Table 1. Explanatory variables used to model species presence and abundance: number of records (Nb), minimum (Min), maximum (Max), first quartile (Q1) and last quartile (Q3) values.

Name	Variable	Unit	Nb	Min	Max	Q1	Q3
T	Annual temperature	°C	10996	5.6	14.95	9.05	10.6
WB	June water balance*	mm	10996	–149	67	–85	–54
pH	soil pH		2935	3	8.98	4.1	5.6

* (monthly Annual rainfall - Potential evapotranspiration calculated following the Turc formula)

Model development

The independent variable, RA, coming from an abundance-dominance scale in phytosociologie, is considered as ordinal and categorized into binary co-variables in statistical analyses (Guisan and Harrell, 2000). Consequently ordinal models based on logistic regression were considered (Ananth and Kleinbaum, 1997; Guisan and Harrell, 2000). Of this family we haven chosen the continuation ratio models (CR), their originality lies first in the fact that they are not based on the individual probability of each ordinal class but on the probability of being in category j conditional on being categories greater than j; which imposes that an observation needs to pass through one category to reach

the next. Thus for an outcome with three categories of RA_j (j = 1: absence, j = 2: low abundance and j = 3: high abundance) the first category is compared to the second and the third (absence *vs.* presence), and the second is compared to the third (low abundance *vs.* high abundance) knowing the species is not absent. Secondly, the CR model permits directly to test similarities among the response curves of the three RA_j levels to soil pH, mean annual temperature, and June water balance (Harrell *et al.*, 1998).

The model is described as follows. Let Y be an ordinal response with three categories and denoted by $\delta_j = P\ (Y = j)$, the probability of presence in the j^{th} category. For an outcome of three possible categories, there are two ratios of the two conditional probabilities P(Y=j) and P(Y ≥ j) and one constraint (probability sum equal to 1), which may be summarised using the following continuation ratio model (Agresti, 2002; Ananth and Kleinbaum, 1997):

$$\text{Logit}\ \{P(Y = j|Y\ \delta_j)\} = \log\ (\delta_j/(\delta_{j+1} + \delta_J)) = \delta_j + \beta_j X, \qquad j = 1,2 \qquad \text{(Eq. 1)}$$

$$\text{ratio 1: } \log(\delta_{absence}/(\delta_{low\ abundance} + \delta_{high\ abundance})) = \alpha_{absence} + \beta_{absence} X = 1 - (\alpha_{presence} + \beta_{presence} X)$$

$$\text{ratio 2: } \log(\delta_{low\ abundance}/\delta_{high\ abundance}) = \alpha_{low\ abundance} + \beta_{low\ abundance} X$$

Here, the intercept α and the coefficient β of the covariate X depend on j. The model allows thus unequal slopes for each abundance category, leading to a possible change of maximum probability and distribution range for each level of RA. Here, ratio 1 is the species absence *vs.* presence response, and ratio 2 is the species low abundance *vs.* high abundance response, knowing that this species is present.

Differences in the pattern distribution among the three levels of RA_j following Eq. (1) were tested for each species individually using the likelihood test with chi-square statistics against Eq. (1) with identical β coefficients of the predictors among all three levels (significance level at 0.05). Identical explanatory coefficients indicate similar pattern distribution among the 3 levels RA_j with intercept variability. Impact of the explanatory variables on the species distribution was tested for each species following Eq. (1) against the null model using the likelihood test with chi-square statistics (significance level at 0.05).

The models were separately fitted for each explanatory variable. Due to the heterogeneous number of records, models containing climatic variables were fitted to 10996 records and for 243 species (entire database), while models containing pH were fitted to 2935 records and for 79 species (species listed in at least 100 records with pH data). In all models, a quadratic form of the explanatory variable was introduced to account for possible bell-shaped

response curves. Significance of predictors was tested for each species by the Likelihood ratio test to a chi-square distribution (significance level at 0.05) towards the null model and by the Akaike Information Criterion (AIC). Differences in pattern distribution among the three levels of Aj were tested for each species containing different explanatory coefficients for each abundance level against the equation containing identical explanatory coefficients for all three abundance levels (significance level at 0.05) using the Likelihood ratio test with chi-square statistic. This likelihood test was used to split the species into the following two datasets: species with RA pattern similarity (statistically non-significant test) and species with RA pattern dissimilarity (significant test). Finally, a multidimensional model including the three explanatory variables for the 79 species was built. Interactions among the explanatory variables were not considered. Fit and goodness-of-fit estimations were performed using the R package VGAM (Yee, 2010).

Optimum and amplitude

As the modelled response curves for each species are symmetric and unimodal, species distribution can be characterised by ecological optimum, ecological amplitude, and maximum probability of presence of the species along the ecological gradient (ter Braak and Looman, 1986). For each species, optimum (OPT) and amplitude (AMP) according to each explanatory variable were computed for the three RA response curves, respectively occurrence, low abundance, and high abundance, respectively. For each RA response curve, OPT is the value of the explanatory variable for which the probability reaches its maximum within the unimodal response shape. AMP is the explanatory range of the distribution containing 80% of the distribution shape of its standardised probability (Gégout and Pierrat, 1998), defined as the ratio of maximum probability of each abundance level to maximum probability of occurrence. For each explanatory variable, differences in the OPT and AMP values between each pair of the three levels of RA were tested using paired t tests. The tests were performed on different data sets (all species pooled, species with RA pattern similarity, and species with RA pattern dissimilarity), defined for each explanatory variable using the continuation ratio models, as explained above.

As the climatic gradients of the dataset do not represent the whole temperature and water-balance gradients observed in temperate deciduous forests (Whittaker and Niering, 1975), AMP and OPT were considered only for the species with OPT situated within the measured gradient, which was checked after calculation of OPT for all species. The latest condition was only applied when analysing the OPT shift and AMP variance. On the contrary, the AMP and OPT for soil pH were considered for all species because the dataset encompassed a large range of pH values.

Presence and abundance probabilities maps

The model including the three explanatory variables was geographically projected, using the GIS layers that included soil pH (Coudun *et al.*, 2006), mean annual temperature, and June water balance (Piedallu and Gégout, 2008) with a resolution of 1000 × 1000 m, to predict the probabilities of species occurrence, low species abundance, and high abundance for every grid cell in the entire French territory. Geographical distribution projection was evaluated with the geographical location of 33 741 independent 400-m2 large forest records from the French Forest National Inventory (Inventaire Forestier National). This data set presents a different scale of abundance-dominance scores, yet allows location of high habitat quality areas in France.

4.3.4 Results

4.3.4.1 RA classification

Over the 243 species selected for pattern description along climatic gradients, 151 were high coverage species, and 92, low coverage species. The distribution patterns along the soil gradient were described for 79 species, for which 58 were classified as high coverage species, and 21, low coverage species. Mean values of occurrence per species and abundance category were 446 in the low abundance class and 153 in the high abundance class in the entire dataset and 241 and 116, respectively, in the pH subset.

4.3.4.2 Comparison of RA distributions

Using the continuation ratio model, the RA responses tested for each species individually are significantly affected by all variables as follows: mean annual temperature, 98%; June water balance, 99% and soil pH affected 100% of the species. For approximately 50% of the species, significant model improvement was detected when considering different coefficients of the explanatory variables following Eq. (1), leading to pattern dissimilarities between the three RA responses for 123 species to mean annual temperature, 112 species to June water balance and 39 species to soil pH. Examples of pattern similarity and dissimilarity between RA_js are given in Fig. 1, which shows the response curve of two species with similar (*Geum urbanum*) or dissimilar (*Teucrium scorodonia*) patterns.

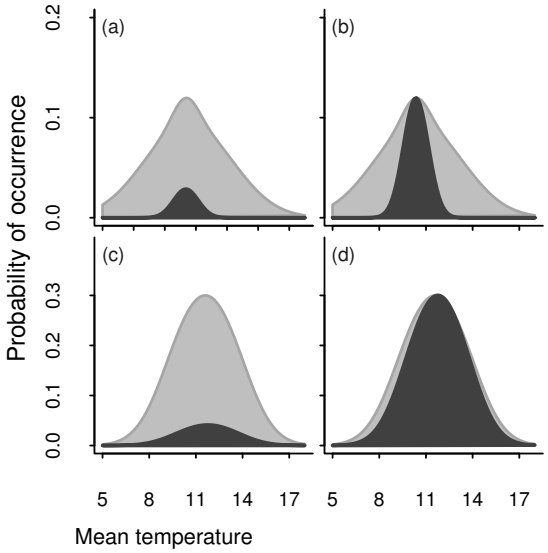


Figure 17 : Article [3]-Fig. 1. Predicted probability (a and c) and standardised predicted probability (b and d) of presence (grey line) and high abundance (black line) as a function of mean annual temperature following Eq. 1 for Geum Urbanum (a and b) and for Teucrium scorodonia (c and d).

4.3.4.3 OPT and AMP

No significant shift in OPT between the low and high abundance responses was observed along the three explanatory variables, irrespective of the dataset (all species pooled, all species with RA pattern similarity, and all species with RA pattern dissimilarity) (Table 3). A reduction of the standardised AMP between high and low abundance responses was observed for all three variables, irrespective of the dataset. The general trend of AMP reduction that was also observed on the species with RA pattern similarity is related to the higher sensitivity of the test when differences with same direction are repeated.

As expected, a general decrease in the AMP between high abundance and occurrence was observed (Fig. 3). The smaller standardised AMP of the high abundance response showed a superior difference for species with RA pattern dissimilarity vs. a lower difference for species with RA pattern similarity, indicating more important amplitude differences among the three RA levels for species with RA pattern dissimilarity (Table 2). The numbers of species having a smaller standardised AMP for high abundance than for occurrence were as follows: 132 species (80.9%) for annual mean temperature, 149 species (83.7%) for June water balance, and 67 species (84.1%) for soil pH.

The average AMP (non-standardised) values for the high abundance distribution for all species pooled were as follows: 3.8°C for annual mean temperature, 54 mm for June water balance, and 2.4 for soil pH. The average AMP reduction between occurrence and high abundance (non-standardised) for

all species pooled were as follows: 1.2°C for annual mean temperature, 10.8 mm for June water balance, and 0.3 for soil pH.

Tableau 13 : Article [3]-Table 2. Significance of optimum shift and width of amplitude variance between the high and low abundance responses, along the three explanatory variables (mean annual temperature (T), June water balance (WB) and soil pH (pH)) using different data sets (all species, species with similar relative abundance (RA) patterns, species with dissimilar RA patterns, see text for explanation). For T and WB, only species with bell shaped response curve were considered.

			Optimum			Amplitude		
	Species selection	Nb Obs	p value	mean	Var	p value	mean	Var
pH	all	79	0.12	–0.13	0.53	<0.001***	0.87	1.19
	RA pattern similarity	40	0.24	–0.09	0.22	<0.001***	0.52	0.78
	RA pattern dissimilarity	39	0.25	–0.17	0.86	<0.001***	1.22	1.37
T	all	163	0.59	–0.06	2.04	<0.001***	1.76	5.04
	RA pattern similarity	82	0.42	–0.09	1.44	<0.001***	0.62	1.70
	RA pattern dissimilarity	81	0.89	–0.03	2.98	<0.001***	2.92	5.75
WB	All	178	0.32	1.4	338	<0.001***	26	543
	RA pattern similarity	102	0.42	0.9	118	<0.001***	11	370
	RA pattern dissimilarity	76	0.49	2.0	637	<0.001***	46	1058

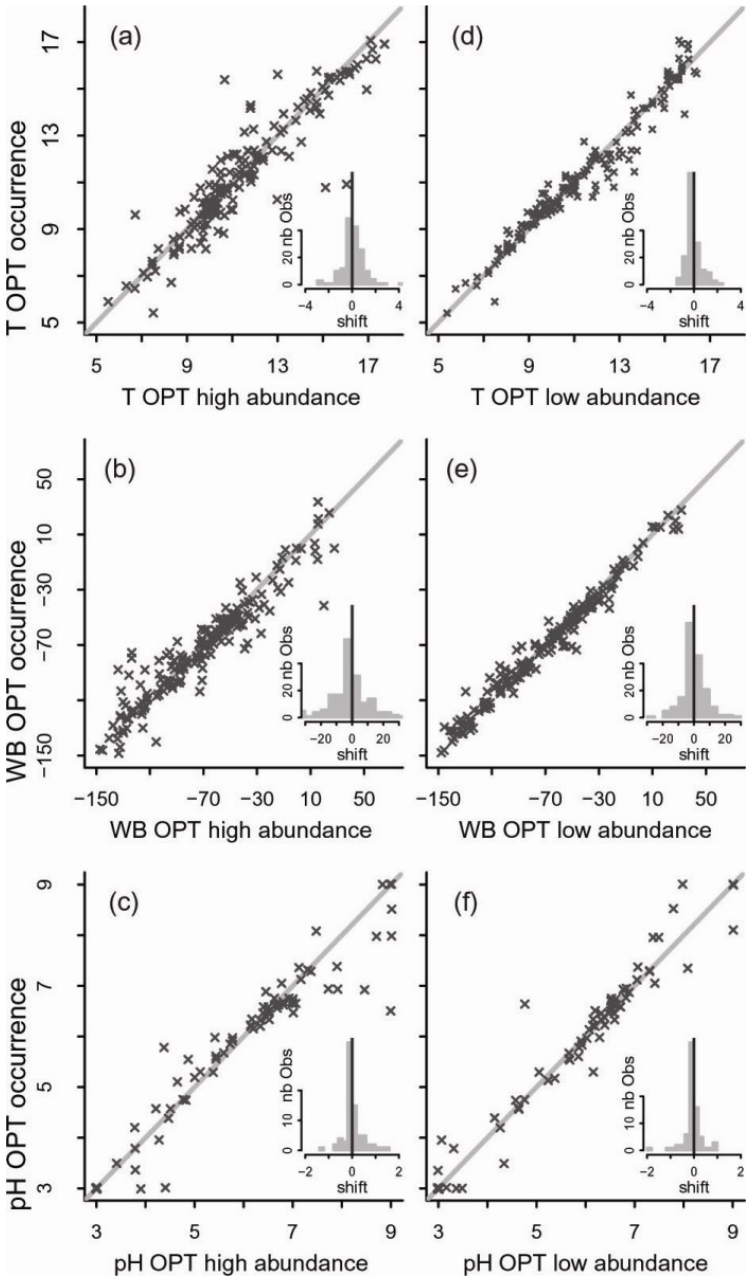


Figure 18 : Article [3]-Fig. 2. Species optimum (OPT). a–c: OPT of occurrence vs. OPT of high abundance and d–f: OPT of occurrence vs. OPT of low abundance, calculated along annual mean temperature (T) in °C, June water balance (WB) in mm, and soil pH (pH). Each point represents one species. For T and WB, only bell-shaped species are drawn. The grey line is the identity line. Inset: frequency distribution of differences between OPT values (a–c: occurrence vs. high abundance and d–f: occurrence vs. low abundance). The black line marks the zero shift.

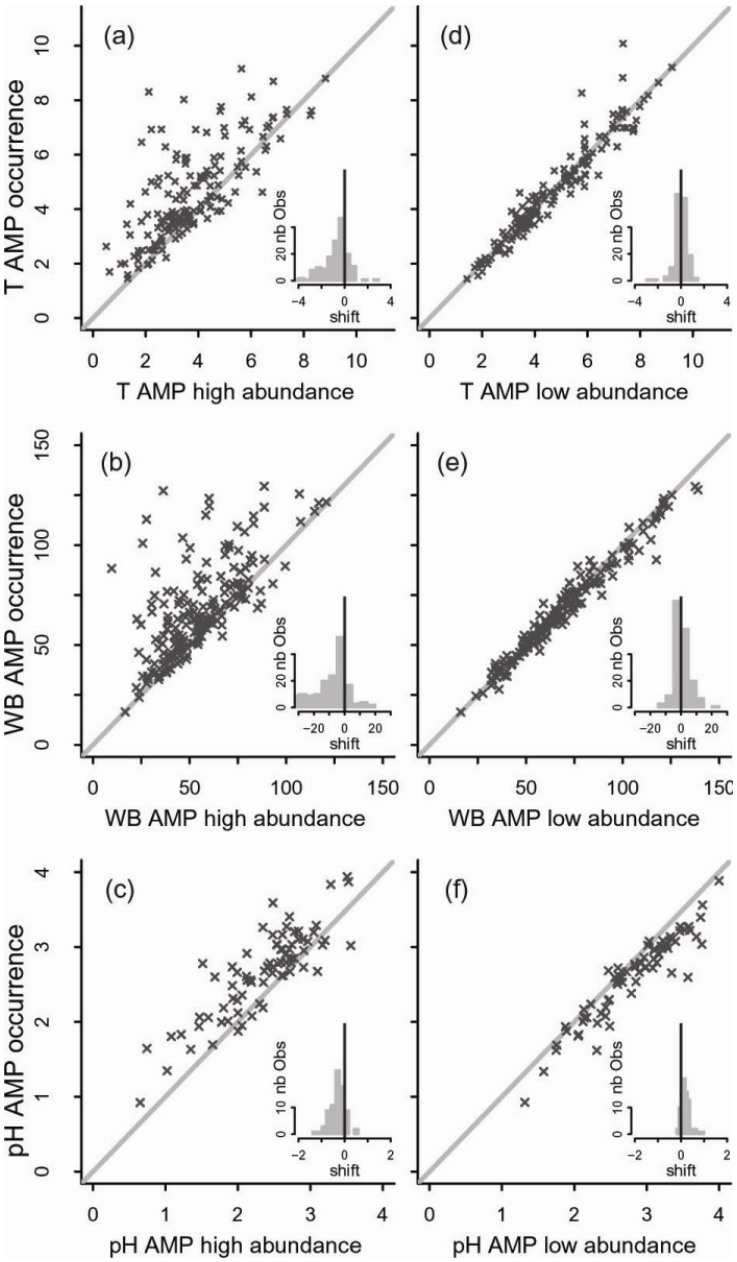


Figure 19 : Article [3]-Fig. 3. Species standardised amplitude (AMP). a–c: AMP of occurrence vs. AMP of high abundance and d–f: AMP of occurrence vs. AMP of low abundance, calculated along annual mean temperature (T) in °C, June water balance (WB) in mm, and soil pH (pH). Each point represents one species. For T and WB, only bell-shaped species are drawn. The grey line is the identity line. Inset: Frequency distribution of differences between AMP values (a–c: occurrence vs. high abundance and d–f: occurrence vs. low abundance). The black line marks the zero shift.

4.3.4.4 Geographical projection of abundance distributions

Potential habitat distribution maps were carried out by predicting the species probabilities of occurrence and high abundance in the French territory. Prediction was determined on a case study with dissimilar RA_j patterns (species name) by fitting the abundance responses to the model containing mean annual temperature, June water balance, and soil pH.

The geographic projection of the three-dimensional niche (Fig. 4) was irregular and fragmented, reflecting scattered habitats. The high abundance distribution was centred in the areas with highest occurrence probabilities. Furthermore the high abundance habitat represented a smaller surface area than the occurrence habitat.

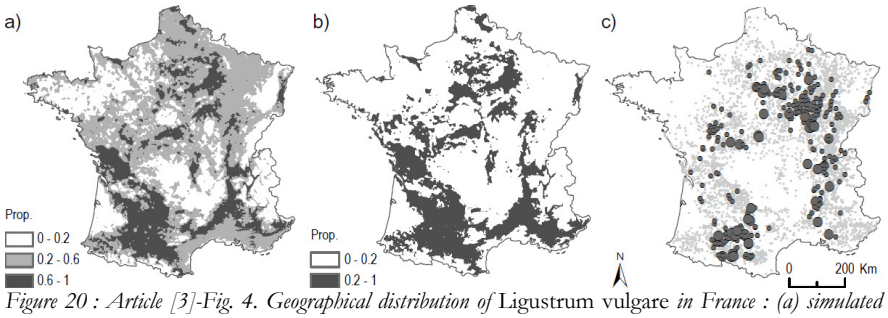


Figure 20 : Article [3]-Fig. 4. Geographical distribution of Ligustrum vulgare *in France : (a) simulated probability of occurrence when present (a) and simulated probability of occurrence when high abundant (b). Simulation was based on Eq. 1 using annual mean temperature (T), June water balance (WB), and soil pH (pH) as predictors with map resolution of 1000 × 1000 m. (c) Geographic location of 33 472 forest records, indicating presence (light grey circles) and high abundance (cover > 50% = small dark grey circles , cover > 75% large dark grey circles) extracted from the French Forest National Inventory (evaluation data set).*

4.3.5 Discussion

4.3.5.1 Distribution dissimilarities

Models of species distribution in response to environmental factors indicate similar optima along the environmental gradients, for species occurrence and high species abundance. For most species, high abundance distributions encompass a narrower range around the optimal values than occurrence distributions. Both tendencies that are observed for all species in the present study and in response to the three factors—temperature, water, and nutrients—may probably be generalized to all vascular plant species.

The main dissimilarity observed among the distributions of the three abundance levels (occurrence, low abundance, and high abundance) was the reduction in amplitude from the occurrence level to the high abundance level. This result contradicts that of Nielsen et al. (2005), who had observed no differences in the responses at different levels of abundance of *Pteridium*

aquilinum to soil nutrient and canopy variables. In the present study, *Pteridium aquilinum* clearly followed the general tendency, with smaller amplitude observed in the distribution for high abundance than that for occurrence, in response to each of the three factors. The study by Nielsen et al. (2005) was performed over a small geographical area where environmental predictors varied within a small range of values, which may have reduced the power of the tests performed to compare the response of the various abundance levels.

The results of the present study invalidate the statement that different abundance levels have identical responses to environmental factors (with only a possible difference in the intercepts among the responses of the different abundance levels), which has been taken as an initial assumption in many studies (Coudun and Gégout, 2007; Dirnbock *et al.*, 2003; Randin *et al.*, 2009). More specifically, this assumption leads to a bias with a systematic overestimation of the amplitude of high species abundance distribution, which is wrongly assumed to be identical to the amplitude of species occurrence distribution.

4.3.5.2 Relationships between occurrence and abundance

As conditions for low and high species abundance optima did not vary with the measured environmental predictors, other unmeasured variables likely predicted the variation of abundance levels within the species occurrence distribution. Similar findings were made by Vanderwal et al. (2009) and Nielsen et al. (2005) that environmental factors influencing abundance may differ from those limiting the occurrence distribution. The first study demonstrated that high occurrence habitat suitability, defined by the climatic predictors for vertebrate species, indicates that the species may be locally abundant but this is not necessarily (Vanderwal *et al.*, 2009). Nielsen et al. (2005) came to the same conclusion, showing that the probability of occurrence, defined by the soil and canopy variables, was not correlated with that of abundance when present for *Pteridium aquilinum*. Presumably, unmeasured abiotic factors or constraints such as biotic interactions, dispersal limitations, site history, and the time since establishment (Nielsen *et al.*, 2005) might depress high abundance in the occurrence-suitable areas (Soberon and Peterson, 2004). This can be linked with the study of Randin et al. (2009) confirming that taking into account the land use improves the prediction of mountain plant abundance but not of occurrence.

The present study shows that high species abundance response fits within the occurrence distribution as shown in Fig. 1, which is consistent with the Brown (1984) abundant-centre hypothesis relating abundance distribution to environmental factors. Previous testing of the abundant-centre theory was conducted mainly using geographical approaches where species abundance is quantified along transects relating the centre of the species geographical range

to its edges. Only few of the studies that used this approach eventually detected the highest abundance at the centre of the range, and instead, many of them observed a spatially fragmented high abundance distribution (Sagarin and Gaines, 2002). This lack of correspondence may lie in an irregular spatial distribution of the environmental factors determining species abundance, which could blur or fragment the geographical distribution of species abundance. The difficulty to deal with situations where environmental factors determining species occurrence or abundance are spatially irregularly distributed is probably a main limitation of the geographical approach.

The present study used a different approach where abundance and occurrence were directly put into relationships with environmental factors. Soberon and Nakamura (2009) noted that irregular and fragmented species distribution shapes in geographical space may correspond to regular species distribution shapes in the environmental space. In the case of such scattered habitats, the abundant-centre hypothesis may be invalidated by a geographical approach and simultaneously validated by an environmental factor approach.

The maps of occurrence and abundance probability (Fig. 4) show a patchwork of suitable habitat sites, which is mainly caused by the irregular spatial distribution of siliceous and calcareous conditions across France. In such conditions, the geographical approach would fail to demonstrate the abundant-centre hypothesis, which would only be possible with uniformly distributed species (Schmeller *et al.*, 2008). On the contrary, modelling the occurrence and abundance distribution using the niche modelling approach undoubtedly corroborated the abundant-centre hypothesis.

4.3.5.3 Implications for future survey

The similarity in the optima calculated for the high abundance and occurrence distributions has broad implications for conservation biology. Presently, habitat-based models developed using the species occurrence data are widely used as tools for species conservation and management (Pearce and Boyce, 2006; Rodriguez *et al.*, 2007). The present study shows that habitat suitability derived from habitat-based models may be expanded to derive optimal areas for high abundance when using broad scale abiotic factors. As we tested the relationship between occurrence and abundance for a total of 243 species, we might suspect a similar behaviour for rare species. If so, similarity of optima may be of great use to identify locations where red- or black-listed plants may reach high coverage, to determine areas for reintroduction of endangered species, or to identify zones with highest sensitivity towards alien species invasion.

The habitat-based and process-based models are also widely applied to estimate the potential impact of climate change on species distribution

(Beaumont *et al.*, 2007; Morin and Thuiller, 2009). As population size is considered a good estimate of the extinction risk (O'Grady *et al.*, 2004), the similarity in optima for the occurrence and abundance distributions may provide a simple method to predict the likely changes in population size associated with distributional changes.

A large amount of information is readily available for many plant and animal taxa across the whole world. The conceptual link between environmental suitability estimated from habitat based-models and occurrence has been widely applied in conservation planning and species management operation (Rodriguez *et al.*, 2007). The present study demonstrated that ecological habitat-based models are a powerful tool that may be used to provide valuable additional information on species abundance.

4.3.6 Acknowledgements

We thank Kris Verheyen and Xavier Morin for their valuable suggestions and Fabrice Elegbede for his programming advice. We thank the people who manage and provide databases for use, particularly Ingrid Seynave and Christian Piedallu. This study was funded through a PhD grant to R. Van Couwenberghe by the Lorraine Region and the Office National des Forêts (ONF), registered under no. 533-2007. The database EcoPlant is financed by the Agence de l'Environnement et la Maîtrise de l'Energie, the Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement and the ONF.

4.3.7 References

- Agresti, A., (2002) Categorical data analysis, 2nd edn. Wiley, US.
- Ananth, C. V. & Kleinbaum, D. G. (1997) Regression models for ordinal responses: a review of methods and applications. International Journal of Epidemiology, 26, 1323-1333.
- Beaumont, L. J., Pitman, A. J., Poulsen, M. & Hughes, L. (2007) Where will species go? Incorporating new advances in climate modelling into projections of species distributions. Global Change Biology, 13, 1368-1385.
- Bénichou, P. & Le breton, O. (1987) Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. La Météorologie, 19, 25-42.
- Braun-Blanquet, J., (1932) Plant sociology: the study of plant communities. McGraw-Hill book company, Inc., New York, US.

- Brisse, H., Ruffray, P., Grandjouan, G. & Hoff, M. (1995) European vegetation survey. The phytosociological database "SOPHY". Part 1. Calibration of indicator plants. Part 2. Socio-ecological classification of the relevés. Annali di Botanica, 53, 177-223.
- Brown, J. H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. American Naturalist, 124, 255-279.
- Ceballos, G. & Ehrlich, P. R. (2002) Mammal population losses and the extinction crisis. Science, 296, 904-907.
- Coudun, C. & Gégout, J. C. (2007) Quantitative prediction of the distribution and abundance of Vaccinium myrtillus (L.) with climatic and edaphic factors. Journal of Vegetation Science, 18, 517-524.
- Coudun, C., Gégout, J. C., Piedallu, C. & Rameau, J. C. (2006) Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with Acer campestre (L.) in France. Journal of Biogeography, 33, 1750-1763.
- Dirnbock, T., Dullinger, S. & Grabherr, G. (2003) A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. Journal of Biogeography, 30, 401-417.
- Figueiredo, M. S. L. & Grelle, C. E. V. (2009) Predicting global abundance of a threatened species from its occurrence: implications for conservation planning. Diversity and Distributions, 15, 117-121.
- 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.
- Gégout, J. C. & Pierrat, J. C. (1998) L'autécologie des espèces végétales: une approche par régression non paramétrique. Ecology, 29, 473-482.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters, 8, 993-1009.
- Harrell, F.E., Margolis, P.A., Gove, S., Mason, K.E., Mulholland, E.K., Lehmann, D., Muhe, L., Gatchalian, S., Eichenwald, H.F., 1998. Development of a clinical prediction model for an ordinal outcome: The World Health Organization Multicentre Study of clinical signs and etiological agents of pneumonia, sepsis and meningitis in young infants. Statistics in Medicine 17, 909-944.
- He, F. L. & Gaston, K. J. (2000) Estimating species abundance from occurrence. American Naturalist, 156, 553-559.
- Hengeveld, R. & Haeck, J. (1982) The distribution of abundance. 1. Measurements. Journal of Biogeography, 9, 303-316.
- IUCN, (2001b) IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. In. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, p. 30.
- Kearney, M. (2006) Habitat, environment and niche: what are we modelling? Oikos, 115, 186-191.
- Moisselin, J. M., Schneider, M., Canellas, C. & Mestre, O. (2002) Les changements climatiques en France au XXe siècle Étude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. La Météorologie, 38, 45-66.

- Morin, X. & Thuiller, W. (2009) Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. Ecology, 90, 1301-1313.
- 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.
- O'Grady, J. J., Reed, D. H., Brook, B. W. & Frankham, R. (2004) What are the best correlates of predicted extinction risk? Biological Conservation, 118, 513-520.
- 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.
- Pearce, J. L. & Boyce, M. S. (2006) Modelling distribution and abundance with presence-only data. Journal of Applied Ecology, 43, 405-412.
- Piedallu, C. & Gégout, J. C. (2008) Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. Agricultural and Forest Meteorology, 148, 1696-1706.
- Potts, J. M. & Elith, J. (2006) Comparing species abundance models. Ecological Modelling, 199, 153-163.
- Randin, C. F., Jaccard, H., Vittoz, P., Yoccoz, N. G. & Guisan, A. (2009) Land use improves spatial predictions of mountain plant abundance but not presence-absence. Journal of Vegetation Science, 20, 996-1008.
- Rodrigues, A. S. L., Pilgrim, J. D., Lamoreux, J. F., Hoffmann, M. & Brooks, T. M. (2006) The value of the IUCN Red List for conservation. Trends in Ecology & Evolution, 21, 71-76.
- Rodriguez, J. P., Brotons, L., Bustamante, J. & Seoane, J. (2007) The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. Diversity and Distributions, 13, 243-251.
- Sagarin, R. D. & Gaines, S. D. (2002) The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? Ecology Letters, 5, 137-147.
- Sagarin, R. D., Gaines, S. D. & Gaylord, B. (2006) Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. Trends in Ecology & Evolution, 21, 524-530.
- Schmeller, D. S., Gruber, B., Budrys, E., Framsted, E., Lengyel, S. & Henle, K. (2008) National responsibilities in European species conservation: A methodological review. Conservation Biology, 22, 593-601.
- Shoo, L. P., Williams, S. E. & Hero, J. M. (2005) Potential decoupling of trends in distribution area and population size of species with climate change. Global Change Biology, 11, 1469-1476.
- Soberon, J. & Nakamura, M. (2009) Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106, 19644-19650.
- Soberon, J. & Peterson, A. T. (2004) Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 359, 689-698.

- Stem, C., Margoluis, R., Salafsky, N. & Brown, M. (2005) Monitoring and evaluation in conservation: a review of trends and approaches. Conservation Biology, 19, 295-309.
- ter Braak, C. J. F. & Looman, C. W. N. (1986) Weighted averaging, logistic-regression and the Gaussian response model. Vegetatio, 65, 3-11.
- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Lacombe, E., Pierrat, J. C. & Gégout, J. C. (2010) Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests. Forest Ecology and Management, 260, 146-154.
- 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. American Naturalist, 174, 282-291.
- Whittaker, R. H. (1956) Vegetation of the Great Smoky Mountains. Ecological Monographs, 26, 1-80.
- Whittaker, R. H. & Niering, W. A. (1975) Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. Ecology, 56, 771-790.
- Willis, K. J. & Whittaker, R. J. (2002) Ecology. Species diversity-scale matters. Science, 295, 1245-1248.
- Woodward, F. I., (1987) Climate and plant distribution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Yee, T. W., (2010) The VGAM package for categorical data analysis. In, Journal of Statistical Software.

5 DISCUSSION

La communauté des espèces forestières comporte une multitude d'espèces ayant des origines phylogénétiques bien différentes, et qui ont développé un large éventail de traits de vie permettant de persister et de se reproduire dans un environnement souvent restreint par la lumière (Whigham, 2004). La lumière est un des facteurs clefs déterminant la croissance et le développement des espèces de sous-bois (Wagner *et al.*, 2010). Outre la lumière, les caractéristiques du milieu abiotique comme le sol ou le climat définissent la présence ou l'absence d'une espèce dans son milieu forestier à plus large échelle spatiale. Par ailleurs les facteurs comme la limitation de la dispersion (Bossuyt *et al.*, 1999; Verheyen and Hermy, 2001), les interactions biotiques (), la gestion sylvicole (Barbier *et al.*, 2008; Lieffers *et al.*, 1999), l'occupation du sol (Dufour *et al.*, 2006) et l'héritage historique (Dupouey *et al.*, 2002) font varier la communauté des espèces forestières localement. Bien que les connaissances sur l'écologie des espèces forestières s'améliorent, seul un faible pourcentage d'espèces a été étudié en détail (Royo and Carson, 2006; Wagner *et al.*, 2010; Whigham, 2004). Les différentes parties de cette thèse ont conduit à quantifier la réponse initiale de la végétation de sous-bois aux trouées dans différents contextes stationnels, ainsi qu'à d'étudier plus particulièrement le lien entre la présence et l'abondance des espèces. Nous avons opté pour une approche générique visant à modéliser la répartition des espèces forestières dans les trouées par l'utilisation de nombreuses placettes implantées dans des conditions stationnelles variées, en considérant un grand nombre d'espèces et une large échelle d'étude (régionale voire nationale).

Notre travail présente trois originalités importantes :

(i) la prise en compte simultanée de facteurs reflétant les variations de lumière liées à la structure du peuplement et de facteurs édaphiques reflétant les conditions d'acidité et les ressources minérales des sols, pour déterminer la distribution des espèces de sous-bois.

(ii) l'amélioration des connaissances sur les déterminants de la distribution des principales essences feuillues de plaine au stade juvénile et des espèces herbacées abondantes associées à la lumière, le long d'un gradient d'acidité du sol (des sols les plus acides sur des substrats siliceux aux sols calcaire).

(iii) l'étude de la relation entre les distributions de présence et d'abondance des espèces végétales forestières.

5.1 PRISE EN COMPTE SIMULTANEE DES FACTEURS DU SOL ET DU PEUPLEMENT POUR DETERMINER LA NICHE ECOLOGIQUE DES ESPECES DE SOUS-BOIS

Comme prévu initialement, les modèles corrélatifs de distribution d'espèces à partir du pH du sol et de l'ouverture de la canopée (articles [1] et [2]) ont fourni des résultats jamais ou très peu mis en évidence. Ceci a permis de quantifier l'hétérogénéité de la répartition de huit essences feuillues communes au stade juvénile et de douze espèces herbacées fréquentes et abondantes en forêts tempérées de l'ouest de l'Europe, selon des conditions variées d'ouverture de la canopée combinées avec un large gradient édaphique. La prise en compte simultanée des deux facteurs représente une approche plus complète du comportement des espèces par rapport la niche à une dimension.

Deux variables liées à la disponibilité en lumière et à la structure du peuplement ont été développées au sein de ce travail: une distance à la lisière (m) de placeaux (12.5m²) répartis au sein des trouées (article [1]), et l'ouverture de la canopée (%) au dessus de la placette centrale (314-400m²) (article [2]). Ces deux variables illustrent le comportement des plantes vis-à-vis de la lumière, et ceci est en lien avec des études utilisant des indices de lumière détaillés (Diaci *et al.*, 2008; Diaci *et al.*, 2005; Gaudio *et al.*, 2008; Shields and Webster, 2007). Nous concluons que des indices simples plutôt grossiers reflétant la structure du peuplement permettent d'évaluer la réponse des espèces à la lumière quand une large zone d'étude et un nombre important de placettes sont considérés. Cependant, alors que le deuxième indice permet de caractériser la réponse d'une communauté de plantes vis-à-vis de la lumière en terme de diversité et d'abondance, le premier est plus approprié pour décrire la répartition des présences-absences des espèces. En effet, la forte variabilité du nombre de semis à l'échelle métrique ne permet pas de quantifier la diversité et l'abondance. En plus d'une différence d'échelle spatiale entre les approches des articles [1] et [2], elles diffèrent également par l'échelle temporelle. Les données de l'article [1] présentent la phase de création du peuplement 5 ans après ouverture, alors que les données de l'article [2] contiennent d'une part les trouées 5 ans après ouverture et d'autre part des sites sous peuplement fermé mûrs. Ces deux études permettront de connaître et prédire la répartition des semis ligneux et celle des espèces herbacées envahissantes 5 ans après ouverture.

Les effets déterminants de l'acidité du sol et de la lumière sur les plantes ont été indiqués de façon indépendante pour chaque facteur par les classements de Landolt et d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1992; Landolt, 1977). Les résultats des deux articles [1] et [2] plaident en faveur de la combinaison des variables abiotiques et biotiques dans la modélisation de la niche. Ceci avait été indiqué comme une piste de recherche prioritaire à développer au sein des modèles de

distribution d'espèces par plusieurs auteurs (Austin, 2002; Guisan and Zimmermann, 2000). Les études de Grogan et al. (2003) et Ediriweera et al. (2008) confirment expérimentalement l'importance de la prise en compte simultanée d'un facteur du sol et d'un facteur relié à la structure du peuplement pour mieux comprendre la distribution des ligneux et/ou la structure du peuplement.

Cependant, rares sont les études prenant en compte simultanément un facteur sol et un facteur de structure du peuplement. L'importance du sol à large échelle spatiale (regional et national) a été illustrée pour certaines espèces (Coudun and Gégout, 2007; Coudun *et al.*, 2006). Cependant la majorité des études ont analysé l'importance du sol sur le développement des espèces sur des dispositifs expérimentaux complètement ou partiellement sous serre (Bigelow and Canham, 2002; Gaudio *et al.*, 2010; Walters and Reich, 2000) et donc très localisé et pas tenant compte des interactions de l'écosystème. Les études observant l'effet de la lumière sur le développement de la végétation ne font en général que le constat de la présence d'une végétation dense en trouée (Frey and Thee, 2002; Lieffers *et al.*, 1999) ou se focalisent sur une augmentation de la diversité spécifique ou fonctionnelle dans des conditions lumineuses (Ares *et al.*, 2009; Degen *et al.*, 2005). Celles quantifiant la réponse espèce-spécifique des espèces herbacées (Gaudio *et al.*, 2008; Moola and Mallik, 1998; Shields and Webster, 2007) ou des essences juvéniles (Diaci *et al.*, 2008; Gaudio *et al.*, 2010; Harmer and Morgan, 2007) à la lumière sont donc rares et se concentrent sur un nombre d'espèces réduit au sein de contextes stationnels homogènes.

5.2 RELATION ENTRE DISTRIBUTION DE LA PRESENCE ET DE L'ABONDANCE D'UNE ESPECE

Nous avons pu étudier la répartition de l'abondance grâce à la réalisation d'un grand nombre de relevés floristiques exhaustifs. Les résultats montrent une similitude d'optimum et une réduction de l'amplitude entre la distribution de la présence et la distribution de l'abondance. La similitude d'optimum permet de déduire les conditions optimales abiotiques pour l'abondance à partir de données de présence-absence. Ainsi la relation observée entre les distributions de présence et d'abondance, couplée à la spatialisation des modèles établis, montre que l'habitat d'abondance est emboîté dans l'habitat de présence, ce modèle étant valable pour une majorité d'espèces.

L'emboîtement des niches d'abondance selon les gradients climatique, édaphique et hydrique est en lien avec l'hypothèse de centre-abondant (Brown,

1984). Les essais antérieurs testant cette hypothèse ont été effectués dans l'espace géographique et peu d'entre eux ont confirmé l'hypothèse: ils ont observé majoritairement une répartition très fragmentée de l'abondance (Sagarin and Gaines, 2002). Ce manque de correspondance peut être expliqué par la distribution irrégulière des facteurs environnementaux dans l'espace géographique (Soberon and Nakamura, 2009), ce qui conduit à une fragmentation des habitats adéquats et donc de la répartition spatiale des fortes abondances de l'espèce étudiée. Le test de l'hypothèse de centre-abondant dans l'espace écologique est une méthode alternative qui constitue une originalité de notre travail. Elle permet en effet de s'affranchir de l'hétérogénéité spatiale des facteurs pour mieux examiner la gamme des gradients écologique la plus favorable aux fortes abondances. La transcription dans l'espace géographique des modèles obtenus dans l'espace écologique est ensuite possible et permet de mieux comprendre les différences de répartition spatiale entre faible et forte abondance.

Le lien entre la distribution de la présence et de l'abondance a rarement été décrit, du fait d'un manque de données d'abondance pour la plupart des taxa, ou d'absence de méthode de comparaison appropriée. Ainsi les quelques modèles corrélatifs de distribution construits avec des données d'abondance supposent dès le départ un effet similaire des variables explicatives pour chaque classe d'abondance (Coudun and Gégout, 2007; Dirnbock *et al.*, 2003; Randin *et al.*, 2009). Nos travaux (articles [2] et [3]) proposent une méthode d'analyse des réponses ordinales par le modèle de ratios de continuation, qui permet de définir pour chaque variable explicative des paramètres spécifiques à la catégorie de réponse. Ce type de modèles issu de la méthode VGLM sont aujourd'hui très utilisés et développés en médecine, et gagneraientt à être plus souvent appliqués dans le domaine de l'écologie car ils permettent de mieux présenter la variabilité de l'impact des facteurs sur les différentes classes d'abondance des espèces.

5.3 APPORTS DES MODELES DE DYNAMIQUE FORESTIERE

Au cours des trois dernières décennies les modèles "individual tree based", simulant la croissance ou la dynamique de peuplements forestiers, ont été développés. Parmi eux les modèles de trouées (*gap models*) comme JABOWA, FORET, ZELIG, FORSKA, FIRE-BGC et PICUS sont devenus très populaires et les modèles spatialement explicites (*distance-dependent tree models*) comme FOREST, SPACE, SORTIE, FORMOSAIC, TROLL et DRYADES voient leur intérêt croître (Bugmann, 2001; Busing and Mailly, 2004). Cependant, pour la majorité des modèles construits, la prise en compte de la régénération reste peu

satisfaisante. De même, la non prise en compte de la strate herbacée reste une lacune dans la simulation des dynamiques forestières.

La simulation de la régénération dans les modèles de trouées reste un problème, lié entre autres à la non spatialisation des arbres individuels et donc la non considération de l'effet lisière (Busing and Mailly, 2004). Or nos résultats ont clairement montré l'importance de l'effet lisière sur l'hétérogénéité de la répartition de la régénération des essences au sein de trouées. Ces modèles ne gèrent donc pas les règles de ségrégation de l'espace entre essences. Nos résultats apportent une variable simple et structurante, la distance à la lisière en phase de régénération, pour expliquer la ségrégation spatiale des espèces dans les peuplements. Cette variable pourrait être intégrée aux différents modèles de dynamique forestière particulièrement à ceux traitant des trouées de tailles petites à moyenne où l'effet lisière est prégnant sur tout l'espace de la trouée.

Nos résultats ayant mis en évidence un lien important entre les contextes stationnels et la diversité de la régénération, la prise en compte du sol dans les modèles de dynamique s'avère importante pour leur application à la gestion forestière. L'emboîtement d'un facteur lumière à l'échelle micro et un facteur sol à l'échelle locale donne une perspective pour mieux décrire l'hétérogénéité de la répartition des espèces inter- et intra- trouées, et pour mieux prédire la composition des mélanges à diverses échelles spatiales.

Par ailleurs, très rares sont les modèles simulant la strate herbacée et donc les interactions entre végétation et régénération, même si l'on sait que ces interactions sont déterminantes pour le futur peuplement. Il est apparu dans nos travaux que l'ouverture de la canopée détermine la distribution de présence et d'abondance des espèces forestières. Comme la force motrice du développement des essences dans les modèles de dynamique forestière est la lumière, la prise en compte du recouvrement des espèces sociales à développement rapide mérite d'être approfondie afin de mieux tenir compte des différents facteurs pouvant intervenir dans l'établissement de la régénération. Ce travail complète les précédentes études concernant l'effet compétiteur des espèces herbacées sur la régénération, qui montrent un effet dépressif marqué sur la régénération des essences ligneuses lorsqu'elles sont abondantes (Gaudio *et al.*, 2010).

5.4 APPORTS SUR LE COMPORTEMENT ECOLOGIQUE DES ESPECES

Les comportements écologiques observés dans les articles [1] et [3] confirment les caractéristiques écologiques fournies par les classifications d'Ellenberg (1992) et de Landolt (1977) et par diverses études expérimentales (Gaudio *et al.*, 2008; Niinemets and Valladares, 2006). Par rapport aux classifications d'Ellenberg et de Landolt, dans lesquelles un grand nombre d'espèces ont été décrites, les articles [1] et [3] apportent une quantification de la réponse, avec une identification exacte des conditions optimales et les conditions de tolérance. Très peu d'études ont quantifié les besoins en lumière pour les espèces forestières, et seul un nombre réduit d'espèces a été considéré. De plus notre étude sépare les conditions optimales de sol et les conditions optimales de disponibilité lumière, du fait de la prise en compte de leur variabilité maximale et de la non-interaction entre les deux pour la plupart des espèces. Les modèles de distribution d'espèces décrits dans nos trois articles permettent une quantification de la réponse des espèces en fonction de plusieurs facteurs édaphique, hydrique, climatique et lumineux. Dans le

Tableau 10 et l'Annexe [1] les optimums et les amplitudes ecologiques sont donnés pour les espèces affectées significativement par le facteur étudié.

Nos résultats (articles [1],[2],[3]) montrent que le comportement optimal pour une espèce selon les variables abiotiques peut se baser uniquement sur les données de présence-absence. En revanche l'ouverture de la canopée, variable dynamique, détermine des niches différentes selon la classe d'abondance ou la taille de l'espèce concernée (articles [1] et [2]). Ces différences de comportement par rapport à l'ouverture de la canopée peuvent expliquer des comportements de tolérance, comme par exemple celui de la ronce présente avec un faible recouvrement à l'ombre alors qu'elle est présente avec un fort recouvrement dans des conditions lumineuses (article [2]). La prise en compte de l'abondance pour les herbacées et de la taille pour les semis a donc permis de mieux comprendre l'autécologie des espèces vis-à-vis la lumière.

5.5 APPORTS POUR LA GESTION FORESTIERE

La régénération naturelle au sein des trouées 5 ans après une tempête est abondante (article [1] et article de vulgarisation [1]). Dans les petites trouées (variant de 86 à 6389 m² et issues de l'Observatoire des Peuplements Mités) la régénération atteint dans la majorité des trouées 10 000 tiges/ha et dans les grandes trouées (> 2ha et issues de l'Observatoire des Peuplements Dévastés) elle atteint une densité moyenne de 9 465 tiges/ha. En revanche nous avons observé dans la zone d'étude (Lorraine et Alsace) une faible densité en semis dans les peuplements résineux plantés à basse altitude sur sols calcaires ou hydromorphes (article [1] et article de vulgarisation [1]). A l'inverse, la régénération dans les peuplements feuillus est abondante. La régénération comporte une grande variété d'essences sur l'ensemble des deux Observatoires avec au moins 4 essences dans plus de 70% des sites. Elle comporte également un grand nombre d'espèces économiquement intéressantes telles que le chêne, le hêtre et l'érable sycomore. Cette diversité peut donc permettre aux forestiers de favoriser le mélange désiré en fonction des objectifs sylvicoles.

Dans les trouées issues du dispositif Peuplements Mités, l'installation initiale a été plus abondante au niveau de la lisière. D'autre part l'accroissement de la taille de la trouée amène à une augmentation du nombre d'essences héliophiles et anémochores, en cohérence avec les résultats obtenus dans l'article [1]. La présence d'une distribution hétérogène en fonction de la surface de la trouée pour le chêne, le hêtre et le bouleau a été confirmée précédemment (Degen, 2006; Harmer and Morgan, 2007; Huth and Wagner, 2006; Mountford *et al.*, 2006). Nous pouvons conclure que l'ouverture de petites trouées (surface < 840 m²) devrait promouvoir le chêne, le hêtre, le charme, le frêne, l'érable champêtre et l'érable sycomore au détriment du bouleau et du saule.

Cependant l'observation de semis de taille importante au centre des trouées suggère que les trouées doivent être agrandies pour assurer une croissance vigoureuse des semis. Les trouées constituent donc un outil de gestion alternatif pour obtenir les mélanges souhaités en travaillant sur la vitesse de croissance au stade initial.

L'accroissement de l'ouverture de la canopée se traduit également sur la communauté végétale par une augmentation du nombre d'espèces de la strate herbacée et du recouvrement des espèces fréquentes (Articles [3] et article de vulgarisation [1]). Les relation entre lumière et nombre d'espèces et entre lumière et recouvrement ont été confirmées par des études expérimentales (Ares *et al.*, 2009; Degen *et al.*, 2005). Au sein des grandes ouvertures, le développement des espèces comme *Rubus fruticosus*, *Rubus idaeus* et *Vaccinium myrtillus* peut devenir important. En effet, les espèces très compétitives vont progressivement dominer les ouvertures importantes (Royo and Carson, 2006; Wagner *et al.*, 2010). L'ouverture de la canopée joue donc un rôle majeur dans la composition de la régénération initiale, le développement des espèces forestières fréquentes et la diversité de la strate herbacée. Par ailleurs les interactions entre semis et végétation ont été étudiées dans l'article de l'annexe 4 qui confirme l'hypothèse qu'il existe pour chaque milieu des espèces indicatrices de la densité de semis ou des situations de blocage de la régénération naturelle.

Outre l'ouverture de la canopée, les conditions édaphiques peuvent influencer la présence et l'abondance des espèces désirées ou non-désirées. Les modèles peuvent donc s'appliquer pour identifier la taille de trouée optimale correspondant à la composition en espèces désirée selon différentes conditions stationnelles.

6 PERSPECTIVES

Cette étude sur la caractérisation du cortège floristique du sous-bois en lien avec différents facteurs environnementaux soulève un certain nombre de questions ou réflexions qu'il serait intéressant d'approfondir dans des recherches futures.

La première perspective concerne l'impact du degré d'ouverture de la canopée dans les modèles corrélatifs de distribution d'espèces, souvent établis à large échelle. Jusqu'à présent ce facteur a été plutôt utilisé dans les modèles de dynamiques forestières qui se rattachent à la théorie de la dynamique en mosaïque et qui représentent les processus à une échelle locale. Nous pouvons donc envisager par la suite, de combiner simultanément des facteurs abiotiques relativement stables dans le temps (échelle pluri-annuelle) et des facteurs biotiques avec une variabilité temporelle dynamique (échelle annuelle).

De même, prédire la distribution des espèces en utilisant des variables abiotiques et biotique donne une description de la niche plus complète. Bien que nos résultats ont montré clairement l'effet déterminant de la station et du peuplement, ils indiquent également l'importance d'autres données. Ceci est illustré par exemple par le Article [1] où la répartition hétérogène des espèces au sein de trouées en lien avec leurs traits de dispersion, indiquent l'importance d'une analyse supplémentaire sur les phénomènes de dispersion et la présence de semencier. Ainsi une analyse des effets des interactions qui s'exercent entre espèces de tempéraments différents dans des situations de lumières différentes peut amener une meilleure caractérisation du comportement et de la distribution des essences en mélange. Cette dernière réflexion sera vérifiée par un travail d'étude du LERFoB sur les dynamiques de jeunes mélange Quercus petraea - Fagus sylvatica, en fonction du microclimat lumineux et des conditions stationnelles. Un dispositif expérimental a été mis en place en 2008 et la récolte de données s'est terminée en 2009. Aujourd'hui il est envisagé d'entamer les analyses, permettant d'évaluer la croissance du chêne sessile en mélange et sa modulation par la compétition interspécifique et la disponibilité en lumière. Ces pistes de recherches vers l'intégration des facteurs biotiques dans les modèles corrélatifs, sont des sujets de recherche prioritaires à développer comme l'ont déjà mentionné les articles de synthèse de Guisan Zimmermann (2000) et Austin (2002). De plus, nos résultats nous montrent l'importance de considérer les causes des différents processus d'installation, de survie et de croissance par les distributions opposées intra-trouée de petit semis et grand semis observées

dans article [1]. Pour cela un suivi répétitif des sites est demandé, en préférence avant l'ouverture de la trouée.

Les modèles corrélatifs utilisés lors de cette étude ont montré une similarité des conditions optimales pour la présence et la forte abondance des espèces forestières selon les larges gradients climatiques et édaphiques. Ceci implique que dans les recherches futures le comportement des espèces forestières selon ces variables peut être déduit des données de présence-absence. Cependant les variables abiotiques n'expliquent pas complètement la variabilité de l'abondance. En revanche une variable biotique et dynamique comme l'ouverture de la canopée nous semble importante pour améliorer la prédiction de l'abondance locale, car l'effet varié de l'ouverture de la canopée sur la présence et l'abondance a été montrée dans l'article [2]. C'est-à-dire que les variables à caractère biotique (comme la compétition, la facilitation, semenciers) seront susceptibles de mieux expliquer la variance de l'abondance (Nielsen *et al.*, 2005; Randin *et al.*, 2009; Vanderwal *et al.*, 2009). Dans les recherches futures nous pouvons envisager de tester l'impact des autres indices comme la compétition et la présence des semenciers, et ceci par le modèle de ratios de continuation.

La dernière perspective concerne l'évolution de la communauté végétale à plus long terme dans des trouées. Cinq ans après perturbation de la strate arborée, la station et l'ouverture de la canopée déterminent considérablement la répartition du cortège floristique (ligneux et non-ligneux). Il sera intéressant d'évaluer l'impact de ces deux paramètres sur plus long terme. Plus particulièrement nous proposons d'échantillonner les changements du cortège floristique en termes d'abondance par inventaire exhaustif au sein des trouées selon différentes conditions stationnelles dans le temps. Ainsi il sera intéressant de suivre le développement de la végétation au niveau de la lisière conforme aux pratiques phytosociologiques. En revanche l'étude de semis demande plutôt un suivi de présence-absence et de taille dans plusieurs petites unités spatiales au sein du même site, à cause de la variance importante en nombre de tiges au sein de la trouée. Aujourd'hui l'équipe Sylviculture et Reboisement du LERFoB possède deux campagnes de mesures amenées dans des dispositifs permanents au sein des trouées créées lors des tempêtes de 1999 (Observatoire Peuplements Mités et Observatoire Peuplements Dévastés). L'analyse de ces données permettra d'observer la dynamique spatio-temporelle de la végétation liée aux facteurs environnementaux et d'évaluer la dynamique observée en fonction des modèles théoriques de successions.

7 RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Pour une plus grande visibilité de l'ensemble des références bibliographiques utilisées dans ce document, toutes les références bibliographiques, y compris celles de trois articles, sont listées ici.

- Aerts, R., Chapin, F.S., 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. In, Advances in Ecological Research, Vol 30, pp. 1-67.
- Agresti, A., 2002. Categorical data analysis - 2nd ed. Wiley, US.
- Aikens, M.L., Ellum, D., McKenna, J.J., Kelty, M.J., Ashton, M.S., 2007. The effects of disturbance intensity on temporal and spatial patterns of herb colonization in a southern New England mixed-oak forest. Forest Ecology and Management 252, 144-158.
- Ananth, C.V., Kleinbaum, D.G., 1997. Regression models for ordinal responses: a review of methods and applications. International Journal of Epidemiology 26, 1323-1333.
- Ares, A., Berryman, S.D., Puettmann, K.J., 2009. Understory vegetation response to thinning disturbance of varying complexity in coniferous stands. Applied Vegetation Science 12, 472-487.
- Austin, M.P., 1985. Continuum Concept, Ordination Methods, and Niche Theory. Annual Review of Ecology and Systematics 16, 39-61.
- Austin, M.P., 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. Ecological Modelling 157, 101-118.
- Austin, M.P., Cunningham, R.B., Fleming, P.M., 1984. New Approaches to Direct Gradient Analysis Using Environmental Scalars and Statistical Curve-Fitting Procedures. Vegetatio 55, 11-27.
- Austin, M.P., Smith, T.M., 1989. A New Model for the Continuum Concept. Vegetatio 83, 35-47.
- 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.
- 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.
- Bastien, Y., Aussenac, G., Frochot, H., 2000. Les changements climatiques: conséquences pour la sylviculture. Revue forestière française 52, 129-138.
- Battaglia, L.L., Collins, B.S., Weisenhorn, P.B., 2004. Quercus michauxii regeneration in and around aging canopy gaps. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere 34, 1359-1364.

- Beaumont, L.J., Pitman, A.J., Poulsen, M., Hughes, L., 2007. Where will species go? Incorporating new advances in climate modelling into projections of species distributions. Global Change Biology 13, 1368-1385.
- Bénichou, P., Le breton, O., 1987. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. La Météorologie 19, 25–42.
- Bigelow, S.W., Canham, C.D., 2002. Community organization of tree species along soil gradients in a north-eastern USA forest. Journal of Ecology 90, 188-200.
- Bormann, F.H., Likens, G.E., 1979. Catastrophic Disturbance and the Steady-State in Northern Hardwood Forests. American Scientist 67, 660-669.
- Borràs Ruiz-Peinado, M., 2007. La régénération naturelle du chêne dans le cas des trouées en Lorraine: les semenciers comme facteur explicatif. In. LERFoB, Nancy.
- Bossuyt, B., Hermy, M., Deckers, J., 1999. Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. Journal of Ecology 87, 628-638.
- Bowen, M.E., McAlpine, C.A., House, A.P.N., Smith, G.C., 2007. Regrowth forests on abandoned agricultural land: A review of their habitat values for recovering forest fauna. Biological Conservation 140, 273-296.
- Braun-Blanquet, J., 1932. Plant sociology : the study of plant communities. McGraw-Hill book company, Inc., New York, US.
- Brisse, H., Ruffray, P., Grandjouan, G., Hoff, M., 1995. European vegetation survey. The phytosociological database "SOPHY". Part 1. Calibration of indicator plants. Part 2. Socio-ecological classification of the relevés. Annali di Botanica 53, 177-223.
- Broström, G., 2009. Generalized linear models with clustering. In. CRAN, p. 14.
- Brown, H.J., 1995. Macroecology. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J.H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. American Naturalist 124, 255-279.
- Bruciamacchie, M., Grandjean, G., Marechal, J.-P., 2000. Gestion des Peuplements Irréguliers, Réseau A.F.I - E.N.G.R.E.F. In. Engref, Nancy, p. 48.
- Bugmann, H., 2001. A review of forest gap models. Climatic Change 51, 259-305.
- Busing, R.T., Mailly, D., 2004. Advances in spatial, individual-based modelling of forest dynamics. Journal of Vegetation Science 15, 831-842.
- Caquet, B., Montpied, P., Dreyer, E., Epron, D., Collet, C., Response to canopy opening does not act as a filter to Fagus sylvatica and Acer sp. advance regeneration in a mixed temperate forest. Annals of Forest Science In press.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. Science 296, 904-907.
- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2003. Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. University of Chicago, Chicago.
- Chesson, P.L., Warner, R.R., 1981. Environmental Variability Promotes Coexistence in Lottery Competitive-Systems. American Naturalist 117, 923-943.

- Chuine, I., Beaubien, E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. Ecology Letters 4, 500-510.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., HilleRisLambers, J., 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. Ecology 80, 1475-1494.
- Clements, F.E., 1916. Plant succession : an analysis of the development of vegetation Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Clements, F.E., 1936. Nature and Structure of the Climax. Journal of Ecology 24, 252-284.
- Coates, D.K., 2002. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. Forest Ecology and Management 155, 387-398.
- Coates, K.D., Canham, C.D., LePage, P.T., 2009. Above- versus below-ground competitive effects and responses of a guild of temperate tree species. Journal of Ecology 97, 118-130.
- Collet, C., Piboule, A., Leroy, O., Frochot, H., 2008. Advance Fagus sylvatica and Acer pseudoplatanus seedlings dominate tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standards forest. Forestry 81, 135-150.
- Collins, B., Battaglia, L.L., 2008. Oak regeneration in southeastern bottomland hardwood forest. Forest Ecology and Management 255, 3026-3034.
- Collins, R.J., Carson, W.P., 2004. The effects of environment and life stage on Quercus abundance in the eastern deciduous forest, USA: are sapling densities most responsive to environmental gradients? Forest Ecology and Management 201, 241-258.
- Connell, J., Slatyer, R., 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. The American Naturalist 111, 1119-1144.
- Cote, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.P., Dussault, C., Waller, D.M., 2004. Ecological impacts of deer overabundance. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 35, 113-147.
- Coudun, C., Gégout, J.C., 2007. Quantitative prediction of the distribution and abundance of Vaccinium myrtillus (L.) with climatic and edaphic factors. Journal of Vegetation Science 18, 517-524.
- Coudun , C., Gégout, J.C., Piedallu, C., Rameau, J.-C., 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with Acer campestre (L.) in France. Journal of Biogeography 33, 1750-1763.
- Coudun, C., Gégout, J.C., Piedallu, C., Rameau, J.-C., 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with Acer campestre (L.) in France. Journal of Biogeography 33, 1750-1763.
- Davis, A.J., Jenkinson, L.S., Lawton, J.H., Shorrocks, B., Wood, S., 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. Nature 391, 783-786.
- Degen, T., 2006. Dynamique initiale de la végétation herbacée et de la régénération ligneuse dans le cas de trouées, au sein d'une hêtraie (Luzulo-Fagetum) Quels

enseignements tirer de la tempête de décembre 1999 dans les Vosges du Nord? In, Département des sciences du milieu et de l'aménagement du territoire Faculté d'Ingénierie biologique, agronomique et environnementale. Université catholique de Louvain Louvain, p. 342.

- Degen, T., Devillez, F., Jacquemart, A.L., 2005. Gaps promote plant diversity in beech forests (Luzulo-Fagetum), North Vosges, France. Annals of Forest Science 62, 429-440.
- Denslow, J.S., 1980. Gap Partitioning among Tropical Rainforest Trees. Biotropica 12, 47-55.
- Desteven, D., 1991. Experiments on Mechanisms of Tree Establishment in Old-Field Succession - Seedling Emergence. Ecology 72, 1066-1075.
- Diaci, J., 2002. Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. Forest Ecology and Management 161, 27-38.
- Diaci, J., Gyoerek, N., Gliha, J., Nagel, T.A., 2008. Response of Quercus robur L. seedlings to north-south asymmetry of light within gaps in floodplain forests of Slovenia. Annals of Forest Science 65, 15.
- Diaci, J., Pisek, R., Boncina, A., 2005. Regeneration in experimental gaps of subalpine Picea abies forest in the Slovenian Alps. European Journal of Forest Research 124, 29-36.
- Diekmann, M., 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology - a review. Basic and Applied Ecology 4, 493-506.
- Dirnbock, T., Dullinger, S., Grabherr, G., 2003. A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. Journal of Biogeography 30, 401-417.
- Dobrowolska, D., 2006. Oak natural regeneration and conversion processes in mixed Scots pine stands. Forestry 79, 503-513.
- Dodet, M., Collet, C., Frochot, H., Wehrlen, L., 2010. Tree regeneration and plant species diversity responses to vegetation control following a major windthrow in mixed broadleaved stands. European Journal of Forest Research 130, 41-53.
- Dufour, A., Gadallah, F., Wagner, H.H., Guisan, A., Buttler, A., 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. Ecography 29, 573-584.
- Dupouey, J.-L., Dambrine, E., Laffite, J.D., Moares, C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. Ecology 83, 2978-2984.
- Dzwonko, Z., 2001. Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. Journal of Applied Ecology 38, 942-951.
- Ediriweera, S., Singhakumara, B.M.P., Ashton, M.S., 2008. Variation in canopy structure, light and soil nutrition across elevation of a Sri Lankan tropical rain forest. Forest Ecology and Management 256, 1339-1349.
- Ellenberg, H., Weber, H., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Pauliben, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18, 1-248.
- Elton, C., 1927. Animal ecology Sidgwick and Jackson, London.

- Ewald, J., 2003. The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the central European flora? Folia Geobotanica 38, 357-366.
- Ewald, J., 2006. An improved method to merge cover values in phytosociological plots. In, 5th Workshop « Vegetation databases and monitoring », Bremen, Germany.
- Fahey, R.T., Puettmann, K.J., 2007. Ground-layer disturbance and initial conditions influence gap partitioning of understorey vegetation. Journal of Ecology 95, 1098-1109.
- Fierer, N., Jackson, R.B., 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 103, 626-631.
- Finzi, A.C., Canham, C.D., Van Breemen, N., 1998. Canopy tree soil interactions within temperate forests: Species effects on pH and cations. Ecological Applications 8, 447-454.
- Frey, W., Thee, P., 2002. Avalanche protection of windthrow areas: A ten year comparison of cleared and uncleared starting zones. Forest Snow and Landscape Research 77, 89-107.
- Frochot, H., Armand, G., Gama, A., Nouveau, M., Wehrlen, L., 2002. La gestion de la végétation accompagnatrice : état et perspective. Revue forestière française 54, 505-520.
- Gaston, K.J., 1991. How Large Is a Species Geographic Range. Oikos 61, 434-438.
- Gaston, K.J., 1994. Measuring Geographic Range Sizes. Ecography 17, 198-205.
- Gaudio, N., 2006. Caractérisation de la végétation colonisatrice des trouées selon la disponibilité en lumière au sein de peuplements d'épicéas (Picea Abies) de la chaîne des Puys. In. Cemagref, INRA, UMR PIAF, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, p. 32.
- Gaudio, N., Balandier, P., Marquier, A., 2008. Light-dependent development of two competitive species (Rubus idaeus, Cytisus scoparius) colonizing gaps in temperate forest. Annals of Forest Science 65, 104.
- Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., Ginisty, C., 2010. Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of Pinus sylvestris seedlings. European Journal of Forest Research 130, 77-89.
- 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.
- Gégout, J.C., Pierrat, J.C., 1998. L'autécologie des espèces végétales : une approche par régression non paramétrique. Ecology 29, 473-482.
- Gill, R.M.A., 1992. A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests .3. Impact on Trees and Forests. Forestry 65, 363-388.
- Gilliam, F.S., 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. Bioscience 57, 845-858.

- Gleason, H.A., 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. Bulletin of the Torrey Botanical Club 53, 7-26.
- Glenn-Lewin, D., van der Maarel, E., 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. In, Plant succession : theory and prediction Chapman & Hall, New York, pp. 11-59.
- Grinnell, 1917. The niche-relations of the California Thrasher. The Auk 34, 427-433.
- Grogan, J., Ashton, M.S., Galvao, J., 2003. Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) seedling survival and growth across a topographic gradient in southeast Para, Brazil. Forest Ecology and Management 186, 311-326.
- Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Revue 52, 107-145.
- Guisan, A., Harrell, F.E., 2000. Ordinal response regression models in ecology. Journal of Vegetation Science 11, 617-626.
- Guisan, A., Theurillat, J.P., Kienast, F., 1998. Predicting the potential distribution of plant species in an Alpine environment. Journal of Vegetation Science 9, 65-74.
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters 8, 993-1009.
- Guisan, A., Weiss, S.B., Weiss, A.D., 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. Plant Ecology 143, 107-122.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling 135, 147-186.
- Harcombe, P.A., Bill, C.J., Fulton, M., Glitzenstein, J.S., Marks, P.L., Elsik, I.S., 2002. Stand dynamics over 18 years in a southern mixed hardwood forest, Texas, USA. Journal of Ecology 90, 947-957.
- Harmer, R., 1995. Natural Regeneration of Broadleaved Trees in Britain .3. Germination and Establishment. Forestry 68, 1-9.
- Harmer, R., Morgan, G., 2007. Development of Quercus robur advance regeneration following canopy reduction in an oak woodland. Forestry 80, 137-189.
- Harmer, R., Morgan, G., 2009. Storm damage and the conversion of conifer plantations to native broadleaved woodland. Forest Ecology and Management 258, 879-886.
- Harrell, F.E., 2001. Regression modeling strategies: with applications to linear models, logistic regression, and survival analysis. Springer, New York.
- Harrell, F.E., Margolis, P.A., Gove, S., Mason, K.E., Mulholland, E.K., Lehmann, D., Muhe, L., Gatchalian, S., Eichenwald, H.F., 1998. Development of a clinical prediction model for an ordinal outcome: The World Health Organization Multicentre Study of clinical signs and etiological agents of pneumonia, sepsis and meningitis in young infants. Statistics in Medicine 17, 909-944.
- Hengeveld, R., Haeck, J., 1982. The distribution of abundance .1. Measurements. Journal of Biogeography 9, 303-316.
- Holt, R.D., Lawton, J.H., Gaston, K.J., Blackburn, T.M., 1997. On the relationship between range size and local abundance: Back to basics. Oikos 78, 183-190.

- Howe, H.F., Smallwood, J., 1982. Ecology of Seed Dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics 13, 201-228.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22, 415-427.
- Huth, F., Wagner, S., 2006. Gap structure and establishment of Silver birch regeneration (*Betula pendula Roth.*) in Norway spruce stands (*Picea abies L. Karst.*). Forest Ecology and Management 229, 314-324.
- IPCC, 2007. Fourth Assessment Report : Climate Change 2007 (AR4). In.
- IUCN, 2001. IUCN Red List Categories and Criteria vesion 3.1. IUCN-SSC http://www.iucnredlist.org/technical-documents/categories-and-criteria/2001-categories-criteria.
- Johnson, C.J., Seip, D.R., 2008. Relationship between resource selection, distribution, and abundance: a test with implications to theory and conservation. Population Ecology 50, 145-157.
- Kearney, M., 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? Oikos 115, 186-191.
- Kwit, C., Platt, W.J., 2003. Disturbance history influences regeneration of non-pioneer understory trees. Ecology 84, 2575-2581.
- Lacombe, E., Borràs, M., Gonin, P., Richter, C., 2008. Perspectives pour les réseaux de reconstitution après tempête. Forêt-entreprise 183, 41-42.
- Lacombe, E., Mengin, A., Van Couwenberghe, L., 2009. Observation de la dynamique naturelle de reconstitution après tempête: organisation et premiers résultats. In: Quae (Ed.), La forêt face aux tempêtes, Versailles, France, pp. 363-371.
- Lalanne, A., Bardat, J., Lalanne-Amara, F., Ponge, J.F., 2010. Local and regional trends in the ground vegetation of beech forests. Flora 205, 484-498.
- Landolt, E., 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröffentlichungen des geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich 64, 5-208.
- Legay, M., Mortier, F., Mengin-Lecreulx, P., Cordonnier, T., 2008. La gestion forestière face aux changements climatiques : tirons les premiers enseignements forêt wallonne 96, 16-27.
- Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science 320, 1768-1771.
- Lieffers, V.J., Messier, C., Stadt, K.J., Gendron, F., Comeau, P.G., 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere 29, 796-811.
- Marrs, R.H., Watt, A.S., 2006. Biological flora of the British isles: Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. Journal of Ecology 94, 1272-1321.
- Mayer, P., 2000. Hot Spot: Forest policy in Europe: achievements of the MCPFE and challenges ahead. Forest Policy and Economics 1, 177-185.

- McCarthy, J., 2001. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. Environmental Review 9, 1-59.
- McCulloch, C.E., Searle, C.R., 2001. Generalized, linear, and mixed models. John Wiley & Sons, INC, New York.
- Moisselin, J.-M., Schneider, M., Canellas, C., Mestre, O., 2002. Les changements climatiques en France au XXe siècle Étude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. La Météorologie 38, 45-66.
- Molenberghs, G., Verbeke, G., 2006. Models for discrete longitudinal data. Springer, New York.
- Moola, F.M., Mallik, A.U., 1998. Morphological plasticity and regeneration strategies of velvet leaf blueberry (Vaccinium myrtilloides Michx.) following canopy disturbance in boreal mixedwood forests. Forest Ecology and Management 111, 35-50.
- Morin, X., Chuine, I., 2005. Sensitivity analysis of the tree distribution model PHENOFIT to climatic input characteristics: implications for climate impact assessment. Global Change Biology 11, 1493-1503.
- Morin, X., Thuiller, W., 2009. Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. Ecology 90, 1301-1313.
- Mountford, E., Savill, P., Bebber, D., 2006. Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. Forestry 79, 389-408.
- 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.
- Niinemets, U., Valladares, F., 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. Ecological Monographs 76, 521-547.
- Nilsson, M.C., Wardle, D.A., 2005. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. Frontiers in Ecology and the Environment 3, 421-428.
- Nilsson, S., Sallnäs, O., 1990. Air pollution and European forests: Policy implications based on simulation models. Unasylva 41.
- O'Grady, J.J., Reed, D.H., Brook, B.W., Frankham, R., 2004. What are the best correlates of predicted extinction risk? Biological Conservation 118, 513-520.
- Odum, E.P., 1959. Fundamentals of ecology - 2nd edition. Saunders, Philadelphia.
- Oldeman, R., 1990. Forests : elements of silvology. Springer-Verlag, Berlin.
- Pacala, S., Roughgarden, J., 1982. Resource Partitioning and Interspecific Competition in 2 2-Species Insular Anolis Lizard Communities. Science 217, 444-446.
- Pages, J.P., Michalet, R., 2006. Contrasted responses of two understorey species to direct and indirect effects of a canopy gap. Plant Ecology 187, 179-187.

- Paletto, A., Tosi, V., 2009. Forest canopy cover and canopy closure: comparison of assessment techniques. European Journal of Forest Research 128, 265-272.
- Paluch, J.G., 2005. The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (Abies alba Mill.) regeneration in uneven-aged forests. Forest Ecology and Management 205, 283-298.
- 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.
- Pearce, J.L., Boyce, M.S., 2006. Modelling distribution and abundance with presence-only data. Journal of Applied Ecology 43, 405-412.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Global Ecology and Biogeography 12, 361-371.
- Peet, R.K., Fridley, J.D., Gramling, J.M., 2003. Variation in species richness and species pool size across a pH gradient in forests of the southern blue ridge mountains. Folia Geobotanica 38, 391-401.
- Perry, G.L.W., Millington, J.D.A., 2008. Spatial modelling of succession-disturbance dynamics in forest ecosystems: Concepts and examples. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics 9, 191-210.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Grove, J.M., 2005. Biocomplexity in coupled natural-human systems: A multidimensional framework. Ecosystems 8, 225-232.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Meiners, S.J., 2009. Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. Applied Vegetation Science 12, 9-21.
- Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York.
- Piedallu, C., Gégout, J.C., 2008. Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. Agricultural and Forest Meteorology 148, 1696-1706.
- Pinto, P.E., Gégout, J.C., 2005. Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. Annals of Forest Science 62, 761-770.
- Potts, J.M., Elith, J., 2006. Comparing species abundance models. Ecological Modelling 199, 153-163.
- Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. Ecology Letters 3, 349-361.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., 1989. Flore forestière française, guide écologique illustré, tome 1 : plaines et collines. Institut pour le développement forestier, Paris.
- Randin, C.F., Jaccard, H., Vittoz, P., Yoccoz, N.G., Guisan, A., 2009. Land use improves spatial predictions of mountain plant abundance but not presence-absence. Journal of Vegetation Science 20, 996-1008.

- Ricard, J.P., Messier, C., 1996. Abundance, growth and allometry of red raspberry (Rubus idaeus L) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. Forest Ecology and Management 81, 153-160.
- Rodrigues, A.S.L., Pilgrim, J.D., Lamoreux, J.F., Hoffmann, M., Brooks, T.M., 2006. The value of the IUCN Red List for conservation. Trends in Ecology & Evolution 21, 71-76.
- Rodriguez, J.P., Brotons, L., Bustamante, J., Seoane, J., 2007. The application of predictive modelling of species distribution to biodiversity conservation. Diversity and Distributions 13, 243-251.
- Roem, W.J., Berendse, F., 2000. Soil acidity and nutrient supply ratio as possible factors determining changes in plant species diversity in grassland and heathland communities. Biological Conservation 92, 151-161.
- 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. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere 36, 1345-1362.
- Rozenbergar, D., Mikac, S., Anic, I., Diaci, J., 2007. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech – fir forest reserves in South East Europe. Forestry 80.
- Runkle, J.R., 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern united states. Ecology 62, 1041-1051.
- Runkle, J.R., 1982. Patterns of Disturbance in Some Old-Growth Mesic Forests of Eastern North-America. Ecology 63, 1533-1546.
- Sack, L., Grubb, P.J., 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. Oecologia 131, 175-185.
- Sagarin, R.D., Gaines, S.D., 2002. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? Ecology Letters 5, 137-147.
- Sagarin, R.D., Gaines, S.D., Gaylord, B., 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. Trends in Ecology & Evolution 21, 524-530.
- Schmeller, D.S., Gruber, B., Budrys, E., Framsted, E., Lengyel, S., Henle, K., 2008. National responsibilities in European species conservation: A methodological review. Conservation Biology 22, 593-601.
- Schupp, E.W., 1995. Seed Seedling Conflicts, Habitat Choice, and Patterns of Plant Recruitment. American Journal of Botany 82, 399-409.
- Schupp, E.W., Fuentes, M., 1995. Spatial Patterns of Seed Dispersal and the Unification of Plant-Population Ecology. Ecoscience 2, 267-275.
- Schütz, J.-P., 1997. Sylviculture 1.
- Schutz, J.P., 2004. Opportunistic methods of controlling vegetation, inspired by natural plant succession dynamics with special reference to natural outmixing tendencies in a gap regeneration. Annals of Forest Science 61, 149-156.

- Shea, K., Roxburgh, S.H., Rauschert, E.S.J., 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. Ecology Letters 7, 491-508.
- Shields, J.M., Webster, C.R., 2007. Ground-layer response to group selection with legacy-tree retention in a managed northern hardwood forest. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere 37, 1797-1807.
- Soberon, J., Nakamura, M., 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 106, 19644-19650.
- Soberon, J., Peterson, A.T., 2004. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 359, 689-698.
- Stem, C., Margoluis, R., Salafsky, N., Brown, M., 2005. Monitoring and evaluation in conservation: a review of trends and approaches. Conservation Biology 19, 295-309.
- Stohlgren, T.J., Bachand, R.R., Onami, Y., Binkley, D., 1998. Species-environment relationships and vegetation patterns: effects of spatial scale and tree life-stage. Plant Ecology 135, 215-228.
- Sverdrup, H., Warfvinge, P., 1993. Effect of soil acidification on growth of trees and plants as expressed by the (Ca+Mg+K)/Al ratio. Reports in Ecology and Environmental Engineering 1-108.
- Tansley, A.G., 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. Ecology 16, 284-307.
- Taylor, K., Rowland, A.P., Jones, H.E., 2001. Molinia caerulea (L.) Moench. Journal of Ecology 89, 126-144.
- ter Braak, C.J.F., Looman, C.W.N., 1986. Weighted averaging, logistic-regression and the Gaussian response model. Vegetatio 65, 3-11.
- Tilman, D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities Princeton University Press, Princeton.
- Tinya, F., Marialigeti, S., Kiraly, I., Nemeth, B., Odor, P., 2009. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Ars,g, Western Hungary. Plant Ecology 204, 69-81.
- Travis, J.M.J., 2003. Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 270, 467-473.
- Uriarte, M., Canham, C.D., Thompson, J., Zimmerman, J.K., Brokaw, N., 2005. Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest: light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. Journal of Ecology 93, 291-304.
- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Lacombe, E., Pierrat, J.C., Gégout, J.C., 2010. Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests. Forest Ecology and Management 260, 146-154.
- Van Couwenberghe, R., Lacombe, E., Gonin, P., Mengin, A., 2008. Les Observatoires de dynamiques naturelles après tempête. Forêt Entreprise 183, 33-36.

- van Hees, W., Mead, B.R., 2000. Ocular estimates of understory vegetation structure in a closed Picea glauca/Betula papyrifera forest. Journal of Vegetation Science 11, 195-200.
- 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. American Naturalist 174, 282-291.
- Verheyen, K., Hermy, M., 2001. The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen Forest, Belgium. Journal of Ecology 89, 829-840.
- Vittoz, P., Engler, R., 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. Botanica Helvetica 117, 109-124.
- von Humboldt, A., Bonpland, A., 1807. Essai sur la géographie des plantes : accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales, fondé sur des mesures exécutées, depuis le dixième degré de latitute boréale jusqu'au dixième degré de latitute australe, pendant les années 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803. Schoell, Paris.
- Wagner, S., Fischer, H., Huth, F., 2010. Canopy effects on vegetation caused by harvesting and regeneration treatments. European Journal of Forest Research, 10.1007/s10342-10010-10378.
- Walters, M.B., Reich, P.B., 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. Ecology 81, 1887-1901.
- Watt, A.S., 1947. Pattern and Process in the Plant Community. Journal of Ecology 35, 1-22.
- Weber-Blaschke, G., Claus, M., Rehfuess, K.E., 2002. Growth and nutrition of ash (Fraxinus excelsior L.) and sycamore (Acer pseudoplatanus L.) on soils of different base saturation in pot experiments. Forest Ecology and Management 167, 43-56.
- Weisberg, P.J., Hadorn, C., Bugmann, H., 2003. Predicting understorey vegetation cover from overstorey attributes in two temperate mountain forests. Forstwissenschaftliches Centralblatt 122, 273-286.
- Whigham, D.E., 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 35, 583-621.
- White, P.S., 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation The Botanical review 45, 285-299.
- Whittaker, R.H., 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. Ecological Monographs 26, 1-80.
- Whittaker, R.H., Niering, W.A., 1975. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. Ecology 56, 771-790.
- Willis, K.J., Whittaker, R.J., 2002. Ecology - Species diversity - Scale matters. Science 295, 1245-1248.
- Wohlgemuth, T., Kull, P., Wüthrich, H., 2002. Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. Forest Snow and Landscape Research 77, 17-47.

- Yee, T.W., 2010. The VGAM package for categorical data analysis. Journal of Statistical Software 32, 1-34.

8 ANNEXES

8.1 ANNEXE [1]

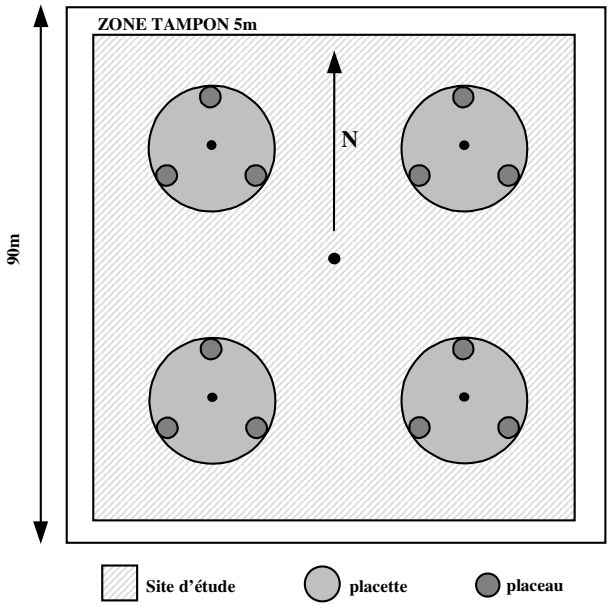
Annexe [1] : Les optimums et les amplitudes de la présence (P), de l'abondance relative forte (très couvrante ou TC) et de l'abondance relative faible (couvrante ou C) des espèces étudiées selon la température moyenne annuelle (température), le bilan hydrique de juin (bilan hydrique) et le pH du sol de l'article [3]; que les espèces avec une forme "bell-shaped" ont été sélectionnées en relation avec la température et le bilan hydrique. NA = réponse non significative de l'espèce.

espece	temperature (°C)						bilan hydrique (mm)						pH sol					
	P OPT	P AMP	TC OPT	TC AMP	C OPT	C AMP	P OPT	P AMP	TC OPT	TC AMP	C OPT	C AMP	P OPT	P AMP	TC OPT	TC AMP	C OPT	C AMP
Achillea millefolium	NA	NA	NA	NA	NA	NA	9	23	19	13	-4	25						
Adoxa moschatellina	9.6	2.2	9.9	1.6	9.5	2.4	49	-4	49	-6	49	-2						
Agrostis capillaris							-2	49	5	21	-8	51	5.3	2.7	5.4	2.0	5.1	3.3
Agrostis gigantea	10.9	3.7	10.3	4.3	11.0	3.4	9	-4	13	-14	9	-2						
Alliaria petiolata	9.7	5.6	10.5	4.6	9.5	5.8	35	19	23	7	39	19						
Allium ursinum	9.7	2.5	9.9	1.7	9.5	3.0	51	11	49	7	53	15						
Anemone nemorosa	9.2	3.5	9.7	2.6	8.7	3.8	57	15	51	-2	63	19	6.3	3.3	6.5	3.1	6.2	3.5
Angelica sylvestris	9.7	5.5	8.7	5.8	10.0	5.1	51	21	53	-2	49	29						
Anthoxanthum odoratum							-34	15	13	7	-36	13						
Aphyllanthes monspeliensis							-34	-14	-48	-18	-32	-14						
Arbutus unedo	15.9	3.7	16.4	3.3	15.8	3.8												
Arenaria montana	12.0	3.4	12.4	3.4	11.7	3.3	5	-22	3	-28	7	-14						
Arrhenatherum elatius							-28	5	-24	5	-32	5						
Arum italicum	13.3	2.5	13.3	2.2	13.4	2.6	-4	3	-6	5	-4	1						
Arum maculatum	9.9	3.0	10.0	1.4	9.7	3.2	57	21	45	-14	61	23	6.9	2.7	7.9	2.4	6.8	3.1
Asarum europaeum	8.2	2.8	8.7	2.6	8.0	2.8												
Asparagus acutifolius	16.7	3.5	17.2	3.3	16.0	3.7												
Asphodelus albus	12.1	2.1	12.4	2.2	12.0	2.0	19	-34	17	-34	19	-34						
Asplenium onopteris							-30	-10	-34	-14	-24	-12						
Asplenium scolopendrium	10.4	7.0	9.3	3.9	11.8	7.4												
Athyrium filix-femina							116	31	134	23	110	33	5.1	3.1	4.6	2.8	5.2	3.4
Blechnum spicant	10.8	8.8	15.1	8.8	10.5	7.4	55	19	57	23	55	19						
Brachypodium phoenicoides							-40	-16	-38	-16	-40	-16						
Brachypodium pinnatum	12.7	7.0	12.5	6.6	12.9	7.1	-4	21	-6	19	-4	23	8.1	2.8	7.5	2.7	9.0	2.8
Brachypodium retusum	15.5	3.5	15.6	3.2	15.4	3.8												
Brachypodium sylvaticum	13.3	8.1	12.0	6.0	14.5	8.3	7	61	15	33	-2	65	6.9	2.8	7.7	2.7	6.8	3.2
Bromus erectus							-24	-6	-18	-10	-26	-6						
Buxus sempervirens	11.4	7.1	10.5	6.7	13.7	5.9												
Calluna vulgaris	12.4	6.7	13.1	6.4	12.0	6.7	-6	39	-40	29	7	41	3.0	1.7	3.9	1.6	3.0	1.8
Caltha palustris	6.7	4.5	8.3	4.5	6.2	4.3	71	27	57	-12	79	27						
Calystegia sepium	12.1	8.3	10.8	2.1	13.0	5.8	15	21	21	-20	-4	25						
Cardamine pratensis	9.9	5.5	10.1	5.5	9.9	5.5	63	27	53	19	63	27	6.2	2.2	6.2	2.4	6.2	2.1
Carex acutiformis	10.1	1.6	10.1	1.3	10.3	1.8	39	-10	41	-14	35	-8						
Carex alba	8.8	2.0	9.1	1.2	8.5	2.0	73	33	67	9	79	35						
Carex brizoides	10.1	2.4	10.4	1.7	9.7	2.9	47	-4	47	-26	51	7						
Carex digitata	7.2	4.5	7.6	4.7	7.2	3.9												
Carex distachya	14.6	3.3	14.3	2.8	15.0	3.5												
Carex flacca							-24	49	21	19	-34	51	7.3	2.8	7.4	2.6	7.3	2.9
Carex humilis	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-30	11	-12	17	-46	5						
Carex montana	9.2	1.4	9.2	1.3	9.2	1.4	53	-6	53	-2	53	-10						
Carex pendula							57	79	45	39	77	87						
Carex pilulifera	10.3	3.5	10.0	1.8	10.3	3.5	43	9	41	-12	45	11	4.2	1.9	3.8	2.0	4.3	1.9
Carex remota	8.4	5.9	9.6	4.9	8.0	5.9	53	9	51	7	53	9	5.8	2.7	5.7	2.5	5.9	2.7
Carex sylvatica	9.2	5.0	9.9	2.2	8.7	5.1	59	23	45	-6	65	25	6.5	2.8	7.0	2.7	6.3	3.1
Carex umbrosa	12.4	7.0	11.7	5.9	13.8	7.5	35	7	35	3	35	7						
Centaurea pectinata	12.4	3.8	12.0	2.5	13.0	4.5	-2	-24	-2	-26	-4	-22						
Circaea lutetiana	9.7	4.2	10.1	1.4	9.2	4.6	55	21	43	-6	59	23	6.5	2.8	6.5	2.4	6.5	2.9
Cistus albidus	15.5	3.5	15.2	3.0	15.5	3.7												
Cistus monspeliensis	15.4	2.8	15.8	2.4	15.1	2.5												
Clematis flammula	15.6	3.7	16.2	3.3	15.2	3.7												
Clematis vitalba													9.0	2.0	9.0	1.8	8.0	2.3
Clinopodium vulgare							-14	5	-14	7	-14	3						
Conopodium majus							15	9	13	7	17	11						
Convallaria majalis	9.6	2.1	10.0	1.7	9.5	2.2	45	-8	43	-14	47	-6	6.5	3.9	9.0	3.5	6.2	4.0
Coriaria myrtifolia	16.3	3.3	16.9	2.5	16.0	3.4	-48	-16	-46	-22	-48	-16						
Cornus mas	9.9	5.6	8.9	3.5	10.4	6.0	31	41	41	9	23	47						
Cornus sanguinea																		
Crataegus laevigata	9.9	2.5	9.9	2.1	9.9	2.6	45	1	45	-6	47	1	6.4	2.5	6.5	2.2	6.4	2.7
Crataegus monogyna	14.2	7.6	11.8	4.9	15.0	7.5	-4	45	19	19	-14	45	7.1	3.2	6.8	2.6	7.4	3.3
Cytisophyllum sessilifolium							-14	-8	-16	-6	-14	-8						
Cytisus scoparius	11.7	5.3	12.0	4.2	11.7	5.4	7	11	-2	-12	9	13	4.6	2.3	4.5	1.9	4.6	2.5
Dactylis glomerata													6.6	3.0	6.5	2.6	6.7	3.3
Danthonia decumbens	12.4	4.2	12.7	4.1	12.0	4.1	11	1	3	-8	17	1						
Daphne laureola	13.9	7.2	13.3	5.8	15.9	7.9												
Deschampsia cespitosa	9.6	2.5	9.6	2.1	9.6	2.6	49	-4	47	-10	51	-2	6.0	2.7	5.8	2.7	6.0	2.7
Deschampsia flexuosa	7.5	6.2	7.5	5.6	7.5	6.6	69	71	79	71	63	71	3.0	1.3	3.0	1.0	3.5	1.6
Dorycnium pentaphyllum	16.0	3.9	16.6	3.8	15.8	4.1												
Dryopteris carthusiana	5.4	3.9	7.5	4.9	5.4	3.8	85	29	71	21	85	29	3.0	2.8	3.0	1.5	3.0	2.9
Dryopteris dilatata							124	15	126	11	122	15	3.0	1.6	3.0	0.7	3.2	2.3
Dryopteris filix-mas													5.5	3.4	4.9	2.7	5.7	3.8
Erica cinerea	12.0	2.9	12.1	3.2	12.0	2.9	5	-18	5	-22	3	-18	4.4	1.8	4.5	1.2	4.2	2.1
Erica scoparia	14.2	4.5	14.7	4.5	14.1	4.1	-16	3	-30	-6	-14	-2						
Eupatorium cannabinum	11.6	7.1	10.1	5.6	12.5	7.0	29	51	41	21	13	55						
Euphorbia amygdaloides	15.6	9.2	13.0	5.6	16.4	9.2							6.7	3.0	7.0	3.2	6.6	3.0

espece	temperature (°C)						bilan hydrique (mm)						pH sol					
	P	P	TC	TC	C	C	P	P	TC	TC	C	C	P	P	TC	TC	C	C
	OPT	AMP	OPT	AMP	OPT	AMP	OPT	AMP	OPT	AMP	OPT	AMP	OPT	AMP	OPT	AMP	OPT	AMP
Iris pseudacorus	10.8	3.5	10.6	3.7	10.8	3.5	37	5	35	-8	37	11						
Jasione montana	12.0	4.3	11.3	3.4	12.6	4.7	1	-16	3	-24	-6	-10						
Juncus effusus	10.1	4.6	9.9	6.4	10.1	4.3	47	1	49	1	47	1	5.2	2.5	5.0	2.1	5.4	2.8
Lamium galeobdolon	8.2	4.3	9.2	3.2	7.6	4.1	87	37	69	27	95	33	6.5	3.2	6.4	2.8	6.6	3.5
Lamium maculatum	10.6	7.0	10.3	2.2	12.0	7.7	27	77	21	-14	53	89						
Lathyrus bauhini	15.5	3.3	15.4	3.2	15.6	3.4												
Lathyrus linifolius subsp. montanus	10.9	10.1	16.0	13.0	9.9	7.4	27	43	-4	39	35	33						
Lavandula stoechas	16.9	2.9	17.7	2.6	16.0	3.2												
Leucanthemum virgatum	15.0	3.5	15.1	3.7	14.8	3.4	-16	-10	-18	-6	-16	-16						
Ligustrum vulgare	12.4	7.7	11.7	4.9	13.5	8.0	13	57	23	29	1	61	7.3	2.7	7.3	2.5	7.3	2.8
Linaria repens	11.8	5.0	11.4	3.2	12.4	5.5	3	-2	5	-6	1	1						
Lonicera etrusca	13.9	4.6	14.8	3.5	13.8	4.7	-16	-8	-12	-22	-16	-8						
Lonicera implexa	17.1	3.4	17.1	2.9	15.6	3.9												
Lonicera periclymenum	11.2	3.9	11.8	3.4	10.6	3.9	31	5	23	-8	35	7	4.8	2.9	4.8	2.1	4.6	3.2
Lonicera xylosteum	8.7	5.1	9.7	4.2	8.5	5.1	75	65	59	33	81	67	8.0	2.5	9.0	1.9	7.5	2.6
Luzula campestris	11.3	3.7	11.6	3.7	11.2	3.5	11	-8	3	-10	15	-8						
Luzula forsteri	14.1	5.8	14.5	5.6	13.7	5.9	-6	5	-8	-4	-4	11						
Luzula luzuloides	7.6	2.5	7.5	2.6	7.6	2.5	89	11	93	13	89	11	3.0	1.6	3.0	1.3	3.0	1.8
Luzula nivea							41	43	39	31	51	53						
Luzula sylvatica							116	33	118	31	116	33	3.0	1.8	3.0	1.1	3.0	2.1
Lycopus europaeus	11.3	4.3	11.8	4.9	11.2	3.8	27	13	25	15	29	11						
Lysimachia nemorum							91	27	99	27	87	21						
Lysimachia vulgaris	10.1	3.5	9.7	3.0	10.3	3.7	43	15	49	-4	41	19						
Maianthemum bifolium	8.5	3.2	8.4	3.4	8.7	2.8	61	1	59	-14	63	7						
Melampyrum pratense	9.6	6.3	6.7	6.6	9.9	5.9	47	27	57	37	47	23	3.0	2.4	3.0	6.0	3.0	6.0
Melica uniflora							57	71	75	67	51	71	6.0	3.2	5.4	2.5	6.3	3.7
Mercurialis perennis													8.0	2.7	8.7	2.4	7.4	3.0
Milium effusum	8.3	3.8	8.7	3.7	8.3	3.8	67	13	63	3	69	15	5.8	3.0	4.4	3.6	5.8	3.8
Moehringia trinervia							59	31	69	43	57	23	5.5	3.3	5.4	2.4	5.7	3.6
Molinia caerulea	10.8	3.7	10.8	2.9	10.6	4.2	37	17	35	3	41	25	3.0	1.9	3.0	2.1	3.0	1.9
Ononis minutissima	15.8	3.5	16.0	3.2	15.1	3.8												
Ornithogalum pyrenaicum	10.4	4.9	9.9	2.5	11.2	5.4	47	35	49	5	33	45	6.8	2.1	7.0	2.0	6.5	2.4
Ostrya carpinifolia							-22	-12	-18	-12	-28	-14						
Osyris alba	14.8	3.7	14.5	3.5	15.0	3.7												
Oxalis acetosella							114	25	104	23	126	23	3.4	2.6	3.8	2.6	3.0	2.5
Phalaris arundinacea	10.6	4.6	10.5	2.0	11.0	5.4	29	13	31	-12	27	21						
Phillyrea angustifolia	16.9	3.3	17.7	2.9	15.8	3.7												
Phillyrea latifolia	14.2	3.4	13.9	3.8	14.2	3.4	-30	-14	-32	-12	-28	-14						
Pistacia terebinthus	15.0	3.8	16.9	3.2	14.8	3.3												
Poa chaixii	8.0	3.3	8.4	3.5	8.0	3.2	65	19	61	35	65	15						
Poa nemoralis	8.8	6.7	10.6	5.0	8.2	6.4	29	65	13	9	45	69	5.9	2.7	5.8	2.9	5.9	2.6
Poa pratensis							-18	-6	-14	-10	-24	-4						
Poa trivialis	12.2	8.0	11.2	3.4	13.1	8.1	27	63	31	-22	9	67						
Polygala nicaeensis							-24	-14	-20	-18	-34	-16						
Polygonatum odoratum	9.2	6.2	9.2	6.6	9.2	5.9	13	31	11	19	15	37						
Polypodium vulgare																		
Potentilla sterilis	9.9	5.3	10.9	3.7	9.7	5.3	43	5	33	-14	45	5	6.2	2.2	6.3	2.3	6.2	2.2
Prenanthes purpurea													3.0	2.1	3.0	1.5	3.0	2.4
Primula elatior	8.9	3.4	9.7	1.3	8.7	3.5	69	27	49	-8	73	27	6.3	2.1	6.3	1.6	6.3	2.2
Primula veris	9.9	6.6	11.0	7.1	9.3	5.9	23	23	17	27	25	19						
Primula vulgaris							-24	23	25	29	-26	19						
Prunella vulgaris							-46	-2	-46	-2	-46	-2						
Pteridium aquilinum	12.0	6.8	11.6	4.3	13.4	7.7	17	47	19	25	13	59	3.5	1.9	3.4	1.5	4.3	2.5
Pulmonaria affinis							25	19	21	11	33	25						
Pulmonaria longifolia	12.1	2.0	12.1	2.1	12.1	2.0	15	-26	15	-26	17	-26						
Pulmonaria obscura	9.2	2.6	9.9	0.5	8.9	2.6	73	39	39	-40	73	27						
Ranunculus auricomus	9.6	1.8	10.0	1.7	9.6	1.7	49	-2	41	-16	49	1	6.6	2.0	6.6	1.9	6.6	2.1
Ranunculus bulbosus							-32	-10	-44	-18	-26	-8						
Ranunculus ficaria	10.1	5.3	10.3	2.9	9.5	6.4	43	25	41	-4	49	39	6.6	2.7	6.7	2.4	6.6	2.9
Ranunculus repens	10.8	5.1	11.3	4.1	10.6	5.3	37	9	31	-8	39	11						
Ribes alpinum	7.9	3.8	8.4	2.1	7.8	3.8	79	51	55	-24	83	53						
Ribes rubrum	10.1	2.0	10.1	1.1	10.0	2.2	45	11	39	-26	51	15						
Ribes uva-crispa	9.2	2.2	9.5	2.8	9.1	2.1	49	5	49	17	49	-2						
Robinia pseudoacacia	12.2	4.6	11.0	2.9	12.6	4.6	9	15	19	-12	1	17						
Rosa arvensis	9.9	3.9	10.3	3.5	9.9	4.1	47	13	41	3	47	15	6.6	2.5	6.7	2.2	6.5	2.6
Rosa canina	12.0	7.0	10.5	2.6	12.2	7.0	5	17	25	-20	3	17						
Rosa sempervirens	15.1	3.2	15.0	2.9	15.2	3.3												
Rosmarinus officinalis	15.8	3.7	14.7	3.0	16.3	3.3												
Rubia peregrina													6.9	3.0	8.5	2.5	6.8	3.3
Rubus caesius	10.5	5.1	10.6	2.5	9.7	5.8	29	53	19	-4	49	65	9.0	2.4	9.0	2.1	9.0	2.8
Rubus fruticosus	9.9	5.3	9.9	4.1	10.1	5.9	63	45	61	33	69	53	5.3	3.9	5.1	3.5	6.2	4.2
Rubus idaeus							128	15	99	17	132	15	3.0	6.0	3.0	6.0	3.0	6.0
Rumex acetosella	11.2	3.5	11.3	3.3	11.0	3.7	15	1	19	-6	11	5						
Rumex sanguineus	11.2	3.5	11.3	3.2	10.9	3.7	25	-14	23	-20	27	-10						

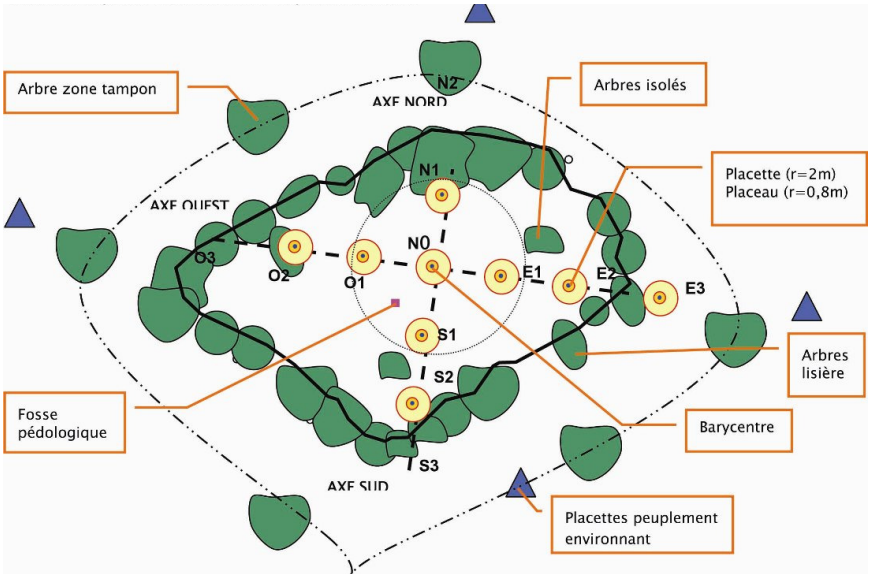
8.2 ANNEXE [2]

Annexe [2] : Site expérimental de l'Observatoire des Peuplements Dévastés.



8.3 ANNEXE [3]

Annexe [3] : Trouée expérimentale de l'Observatoire des Peuplements Mités.



RESUME

Bien que l'importance de la strate herbacée et de la régénération forestière soit aujourd'hui reconnue dans le maintien du fonctionnement et de la structure d'une forêt, seule une minorité de ces espèces a été étudiée en détail. Cette thèse a pour objectif d'analyser et de prédire la présence et l'abondance des espèces de sous-bois localement aux facteurs liés à la structure du peuplement (ouverture de la canopée) et selon différents contextes de milieu (pH du sol). Ainsi, cette thèse vise à évaluer si l'impact du pH du sol, de l'ouverture de la canopée et du climat a un effet similaire sur la distribution, obtenue d'une part par des mesures de présence et d'absence, et d'autre part par des mesures d'abondance. A cet effet, nous avons utilisé des relevés floristiques et dendrométriques effectués cinq ans après l'ouverture de la canopée (293 trouées - Nord-est de la France) et des relevés floristiques sous peuplements fermés (10 996 sites - France). Nous avons modélisé les distributions de présence et d'abondance des espèces (i) premièrement, au niveau régional, en relation avec un facteur local d'ouverture de la canopée et un facteur régional de pH du sol et (ii) deuxièmement, au niveau national, en relation avec un facteur de pH du sol et le climat.

Au niveau régional, les résultats indiquent que la prise en compte simultanée d'un facteur local d'ouverture de la canopée et d'un facteur régional de pH du sol permet de déterminer les distributions des espèces cinq ans après son ouverture. Nous avons pu quantifier les conditions optimales des principales essences feuillues au stade juvénile et des espèces herbacées associées à l'ouverture de la canopée et le pH du sol. Au niveau national, nos résultats montrent que les modèles de distribution d'espèces issus de données présence-absence indiquent l'optimum écologique de l'abondance selon les gradients climatiques et le pH du sol, mais désignent des habitats géographique trop importants à cause d'une surestimation de l'amplitude écologique.

Mots clé : régénération naturelle, lumière, niche, écologie, distribution spatiale, gestion forestière

ABSTRACT

Despite a growing awareness that the understorey layer has key role in maintaining the structure and function of forests, only a small percentage of its species has been studied in detail. The objective of this PhD is to analyse and to predict the presence and abundance of understorey species locally by factors linked with stand structure (canopy openness) and according to different environments (soil-pH). Also the aim is to assess whether soil-pH, canopy openness and climate do have similar effects on species distribution, derived on one hand from presence-absence data, and on the other hand from abundance measurements. For this we used floristic and forest dendrometry inventories performed five years after canopy opening (293 gaps - northeastern France) and under closed canopy conditions (10 996 sites - France). Different spatial scales were used to asses the effect of the factors: local, regional and national scale. First we modelled the presence and abundance distributions (i) first at regional scale in relation with local canopy openness and regional soil-pH factors and (ii) secondly at national scale in relation with soil-pH and climate.

At regional scale, the results indicate that the combination of a local canopy openness factor and a regional soil-pH affect the distribution of understorey species five years after canopy opening. We succeeded to quantify the optimal requirements of the most common broadleaf tree seedlings and herbaceous species along canopy openness and soil pH gradients. At national scale, our results show that the species distribution, derived from presence-absence data, indicate the ecological optimum of abundance when using climate and soil-pH gradients, however give larger geographical habitats because of overestimation of the ecological amplitude.

Key words: natural regeneration, light, niche, ecology, spatial patterns, forest management