



**HAL**  
open science

# Effets des grands herbivores sur les cycles biogéochimiques en forêts tempérées

Margaux Carré

► **To cite this version:**

Margaux Carré. Effets des grands herbivores sur les cycles biogéochimiques en forêts tempérées. Sciences de l'environnement. 2022. hal-03987578

**HAL Id: hal-03987578**

**<https://hal.inrae.fr/hal-03987578v1>**

Submitted on 14 Feb 2023

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

# **Effets des grands herbivores sur les cycles biogéochimiques en forêts tempérées**

---

CARRÉ Margaux

Master 2 Biodiversité Ecologie et Evolution parcours Dynamique et modélisation de la  
biodiversité

Université de Grenoble - Alpes

Année universitaire 2021-2022

Encadré par Nathalie KORBOULEWSKY

Directrice de recherche et responsable du dispositif OPTMix

Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement

Unité de Recherche "Ecosystèmes Forestiers" (EFNO)

Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson



## Résumé

### Français :

Le rôle des grands herbivores sauvages dans les écosystèmes présente encore de nombreux questionnements. De récentes études ont pu démontrer une forte influence de ces organismes sur les nutriments au sein des prairies et des forêts boréales. Grâce au dispositif OPTMix, il a été possible de montrer les effets des grands herbivores sur le cycle des nutriments en forêts tempérées. Les ongulés influencent l'abondance des espèces du sous-bois indirectement par la présence de fèces et directement par le broutage sélectif, entraînant une modification de la quantité et la qualité de la litière dans les deux milieux. Les facteurs environnementaux peuvent également influencer la concentration foliaire par l'intermédiaire de la compétition entre les peuplements, permettant une meilleure disponibilité des éléments nutritifs pour les arbres et pour la végétation du sous-bois.

### Anglais :

The role of large wild herbivores in ecosystems presents many questions. Recent studies have shown a strong influence of these organisms on nutrients in grasslands and boreal forests. Thanks to the OPTMix device, it was possible to show the effects of large herbivores on the nutrient cycle in temperate forests. Ungulates influence the abundance of understory indirectly through the presence of feces and directly through selective grazing, resulting in a change in the quantity and quality of litter in both habitats. Environmental factors can also affect leaf concentrations through inter-stand competition, allowing for better availability of nutrients for trees and undergrowth vegetation.

**Mots clés :** herbivores, Oak Pine Tree Mixture (OPTMix), *Pinus sylvestris*, *Quercus petraea*, nutriments

## Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier tout particulièrement Madame Nathalie Korboulewsky, directrice de recherche et maître de stage de m'avoir sélectionnée pour travailler sur ce sujet et accompagnée tout au long de cette expérience professionnelle avec beaucoup de patience et de pédagogie. Je remercie Monsieur Ginisty pour son accueil au sein de son équipe.

Je remercie également l'ensemble des chercheurs, ingénieurs et doctorants pour leur accueil chaleureux et pour les conseils qu'ils m'ont apportés, contribuant au bon déroulement de mon stage.

Je voudrais également remercier les étudiants présents aux Tilleuls, notamment Claire Populus, Romain Ledet, Romain Dous, Elodie Le Lay, Théo Javoy et Antoine Chazal pour leur sympathie, leur bienveillance et leur précieuse aide dans l'analyse de mes données.

Je tiens à remercier l'Unité de Recherche "Ecosystèmes Forestiers" de l'INRAE du domaine des Barres de m'avoir prise en tant que stagiaire.

## SOMMAIRE

<b>I. Introduction</b>	<b>5</b>
<b>II. Matériels et Méthodes</b>	<b>6</b>
<b>Site d'étude</b>	<b>6</b>
<b>Collecte et mesures des feuilles de chênes et des aiguilles de pins fraîches en densité faible</b>	<b>8</b>
<b>Données de recouvrement de la végétation du sous-bois</b>	<b>9</b>
<b>Autres données mises à disposition</b>	<b>10</b>
<b>Traitements et analyses des données</b>	<b>10</b>
<b>III. Résultats</b>	<b>11</b>
<b>Description générale des données chimiques</b>	<b>11</b>
• Chêne sessile	11
• Pin sylvestre	13
<b>Effets des herbivores sur le recouvrement de la végétation du sous-bois</b>	<b>15</b>
<b>Effets des herbivores sur la concentration foliaire des deux essences</b>	<b>16</b>
• Chêne sessile	116
• Pin sylvestre	17
<b>Importance des facteurs environnementaux sur la chimie des arbres</b>	<b>18</b>
• Chêne sessile	18
• Pin sylvestre	19
<b>IV. Discussion</b>	<b>20</b>
<b>Description générale des données chimiques</b>	<b>20</b>
<b>Effets des herbivores sur le recouvrement du sous-bois et la chimie des deux essences</b>	<b>20</b>
<b>Importance des facteurs environnementaux sur la chimie des arbres</b>	<b>23</b>
<b>V. Conclusions et perspectives</b>	<b>24</b>
<b>VI. Références bibliographiques</b>	<b>25</b>
<b>VII. Annexes</b>	<b>27</b>

## I. Introduction

Le rôle des grands herbivores dans les écosystèmes présente de nombreux questionnements depuis quelques années. Plusieurs scientifiques, dont Hairston en 1960, ont pu illustrer le dynamisme des écosystèmes en présence ou non d'herbivores, mais leurs effets sur le cycle des nutriments n'ont pas été abordés (*Hairston, N. G., et al. 2015 and Danell, K., et al. 2009*). En raison d'une forte ubiquité et d'une capacité de reproduction rapide, la plupart des études utilisent les insectes phytophages pour comprendre comment les herbivores contrôlent le cycle des nutriments au sein des écosystèmes. Ces organismes sont les principaux consommateurs de la biomasse végétale, modifiant ainsi la quantité de nutriments dans le milieu (*Déraison, H., 2014 and Mattson, J., et al. 1975*).

Les grands herbivores étaient peu étudiés car on considérait que leur influence sur les nutriments était très faible. Cependant, grâce à de récentes études, les scientifiques ont montré l'inverse. Ces organismes peuvent modifier le cycle des nutriments en régulant positivement ou négativement la quantité d'éléments nutritifs dans les différents niveaux trophiques (*Sitters, J., et al. 2015*). Cette régulation a été démontrée dans différents écosystèmes. Par exemple, les plaines de Serengeti en Afrique sont caractérisées par une consommation quasi totale de la végétation par les herbivores grâce à leur remarquable système digestif pouvant digérer les lignines. Cette adaptation permet d'accélérer le cycle des nutriments, accentuée par la présence de fèces et d'urine : la teneur en azote s'accroît dans le milieu, augmentant la productivité (*Frank, A. D., et al. 1998*). De même, dans le parc de Yellowstone qui présente les mêmes caractéristiques, la productivité est plus élevée en présence des ongulés. A l'inverse, les herbivores présents en forêts boréales vont sélectionner des végétaux, des plantes à feuilles caduques principalement, dont la teneur en lignine est basse. Les plantes consommées sont remplacées par des conifères dont la qualité de la litière sera plus faible, entraînant une diminution de la disponibilité en azote dans le sol (*Danell, K., et al. 2009 et Ritchie, M. E., et al. 1998*). Enfin, dans les milieux tempérés, la réaction aux herbivores serait proche des forêts boréales : les communautés végétales sont modifiées à travers des effets directs, par sélection des espèces broutées et indirectes par la présence de fèces et d'urine. Cependant, ce ne sont que des hypothèses puisque peu d'études ont été réalisées dans ce milieu. Pourtant, les écosystèmes forestiers sont un bon modèle d'étude pour comprendre les cycles biogéochimiques. En effet, les ongulés sont présents dans ce milieu, parfois en forte densité, et peuvent également être capables d'influencer directement

et indirectement la redistribution des éléments nutritifs au sein de l'écosystème, par des modifications chimiques et physiques du sol (*Baltzinger, C., 2020*). De plus, ce sont des milieux pauvres sans pratique culturale produisant une biomasse conséquente, jouant un rôle écologique important (cycle de l'eau, stockage du carbone etc., *Ranger, J., 1995*). Les forêts contiennent une quantité importante d'azote, près de 90% sous forme organique séquestrée dans la biomasse végétale, animale, dans le sol ou sous forme de litière (*Baltzinger, C., 2020*).

La problématique soulevée dans ce travail est : Comment les grands herbivores sauvages peuvent influencer le cycle des nutriments en forêts tempérées ? Pour répondre à cette question, plusieurs hypothèses sont envisagées. Dans un premier temps, on aimerait savoir si les concentrations des nutriments dans les feuilles des chênes et des pins sont modifiées par la présence d'herbivores. Notre première hypothèse est qu'en présence d'herbivores, la quantité d'azote dans les arbres augmente (Hypothèse 1 : H1). Ces modifications peuvent être la conséquence des activités des grands herbivores, comme les dépôts de fèces et d'urine, ou l'abrutissement. Ainsi, dans un second temps nous avons étudié l'impact des herbivores sur le recouvrement des végétaux du sous-bois, influençant en cascade la chimie des arbres. On suppose que le recouvrement des espèces consommées, riches en nutriments et facilement assimilables par les animaux, sera réduit en présence des herbivores (H2). Toutefois, en raison d'un taux de décomposition élevé, la présence de Poacées apportent de la matière organique dans le sol augmentant la concentration dans les feuilles fraîches (H3). Enfin, pour aller plus loin, des facteurs environnementaux peuvent modifier les caractéristiques chimiques des feuilles pour les deux essences. Par exemple, la compétition interspécifique entre le chêne et le pin, qui tend à augmenter la concentration foliaire liée à la complémentarité des ressources (H4). Cette étude s'appuie sur le dispositif OPTMix qui présente plusieurs modalités dont la densité et le mélange de deux essences : le pin sylvestre et le chêne sessile.

## **II. Matériels et Méthodes**

### **Site d'étude**

L'étude est réalisée au sein du projet OPTMix (Oak Pine Tree Mixture), installé dans le Massif de Lorris-Les Bordes en forêt domaniale d'Orléans (48°00' N, 2°09' E, *Korboulewsky, N., et al. 2016, Figure 1*). Ce dispositif expérimental, créé en 2015 par l'Unité de Recherche "Ecosystèmes Forestiers" (EFNO) d'INRAE de Nogent-sur-Vernisson, permet de suivre à

long terme le fonctionnement de la forêt mélangée face au changement climatique. Pour se faire, le dispositif comporte 33 placettes mesurant 0.5 ha chacune, entourée d'une zone tampon de 20 mètres, réparties dans 12 parcelles forestières, sur une surface totale de 40 ha. Chaque placette est préalablement sélectionnée afin d'obtenir des caractéristiques homogènes, dont la présence d'un sol hydromorphe, sablo-limoneux avec un plancher argileux autour de 40-50 cm de profondeur ainsi qu'un sous-bois dominé par la molinie bleue (*Molinia caerulea*), la callune (*Calluna vulgaris*) et la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*). Les peuplements sont gérés en futaie régulière (âgée de 60, 80 ans environ) de chêne sessile (*Quercus petraea*) et de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), en pur et en mélange. Le choix de ces deux essences n'est pas anodin puisque, d'une part, le chêne est considéré comme la première essence en France et est souvent associée au pin sylvestre et, d'autre part, cette association présente plusieurs intérêts comme une meilleure résistance à la sécheresse (Korboulewsky, N., et al. 2016).

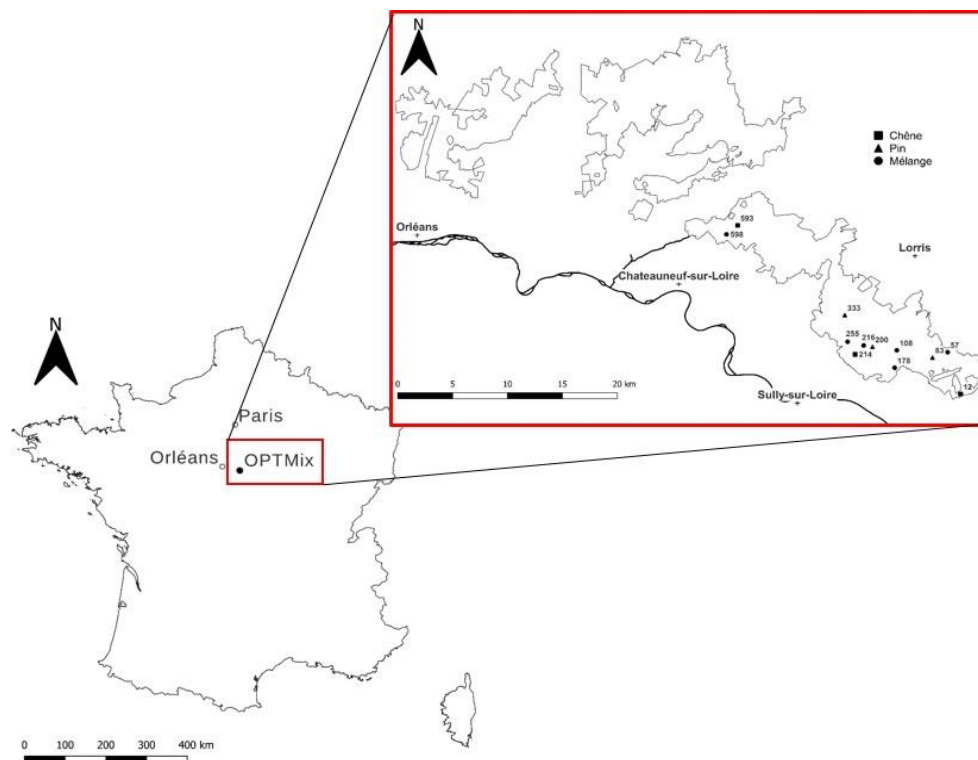


Figure 1 : Localisation des différentes placettes du dispositif OPTMix












Chaque composition (pur chêne, pur pin et mélange) est croisée avec des niveaux de densités d'arbres en fonction de l'indice de densité relative (Relative Density Index ou RDI). Ce paramètre permet d'exprimer le niveau de compétition entre les peuplements rapporté à la taille des arbres. Pour chaque essence, le nombre maximal de tiges vivantes est corrélé



négativement au diamètre moyen. Cet indice est exprimé en pourcentage, compris entre 0 et 1 : la valeur nulle correspond à un peuplement sans arbres alors que la valeur maximale correspond à un peuplement où la diminution du nombre de tiges serait liée à une forte compétition entre les arbres.

Dans cette étude, nous nous intéressons uniquement à la composition (mélange et pur) et aux placettes en densité faible qui correspondent à une sylviculture dite “dynamique”, présentant un RDI de 0,4. Le facteur de la présence ou non d’ongulés est également ajouté afin d’évaluer leurs impacts sur la dynamique de la végétation (*Tableau 1*). Ce paramètre est caractérisé par des placettes fermées (enclos), ouvertes (exclos) et sélectives. Ce dernier n’est présent que dans les placettes mélangées, accessible uniquement pour les sangliers (*Korboulewsky, N., et al. 2016*). Pour chaque densité et composition, trois répétitions sont présentes.

*Tableau 1 : Récapitulatif des différentes modalités du dispositif. En rouge, les modalités sur lesquelles le présent travail s’est appuyé.*

	Placettes pur pin			Placettes mélangées					Placettes pur chêne		
Densité	Moyenne	Faible	Faible	Forte	Moyenne	Faible	Faible	Faible	Moyenne	Faible	Faible
Accès aux ongulés	Ouverte	Ouverte	Fermée	Ouverte	Ouverte	Ouverte	Fermée	Sélective	Ouverte	Ouverte	Fermée
											
Répétition 1	83-1	83-2	83-3	108	57-1	57-3	57-4	57-2	12-3	12-2	12-1
Répétition 2	200-1	200-2	200-3	178	216-4	216-1	216-3	216-2	214-1	214-2	214-3
Répétition 3	333-3	333-2	333-1	255	598-4	598-1	598-2	598-3	593-1	593-2	593-3

### **Collecte et mesures des feuilles de chênes et des aiguilles de pins fraîches en densité faible**

En 2020, 160 pins sylvestres et 167 chênes sessiles, non dépérissants et équipés d’un dendromètre, ont été utilisés pour récolter les feuilles et les aiguilles fraîches (prélèvement dans le tiers supérieur des houppiers). Pour caractériser le dépérissement des arbres, ces derniers sont notés en fonction de deux critères : la mortalité des branches (MB) et le manque de ramifications (MR) pour les feuillus ou le manque d’aiguilles pour les résineux (MA). Pour chaque arbre observé, une note de 0 à 5 est donnée à MB et MR/MA, 0 étant la note ne

présentant pas de manque. Les deux notes permettent de définir une note Dépéris qui décrit l'état du houppier de chaque arbre. Elle est notée de A à F : D, E et F correspondent à des arbres dégradés alors que A, B et C sont les arbres sains. D étant une note intermédiaire, les arbres présentant cette lettre sont séparés en deux groupes : les individus dont les notes de MB et MR sont inférieures à 3 sont considérés comme arbres sains, ils sont notés D+, alors que les individus ayant une note supérieure ou égale à 3 sont marqués D-. L'échantillonnage s'effectue sur toutes les placettes, et en priorité sur les arbres présentant une note de A à D+. Sur chaque arbre, plus de cinq rameaux ont été coupés, à l'aide d'un système de collecte développé en interne (© Cueillix). Le prélèvement des rameaux pour le chêne s'est déroulé en été (juillet) alors que les aiguilles sont récoltées en automne (oct-nov). Après avoir séparé les rameaux des feuilles et des aiguilles ne présentant pas de dommages apparents (herbivorie, tâches), ces dernières sont séchées séparément pendant 48h à 40°C avant d'être broyées et envoyées dans un laboratoire d'analyses (Laboratoire USRAVE, Inrae Bordeaux). Les éléments nutritifs les plus importants pour le métabolisme de la plante ont été sélectionnés : N, P, K, C, Mg et Ca.

### **Données de recouvrement de la végétation du sous-bois**

Des données de recouvrement végétal du sous-bois ont été récoltées au cours de relevés floristiques réalisés en 2014, 2015, 2016 et en 2019 par Jean-Pierre Hamard sur les 33 placettes du dispositif. Ces mesures proviennent d'un protocole suivant la régénération de semis de pin sylvestre et de chêne sessile afin de comprendre la dynamique de la régénération sous l'influence de la compétition des principales espèces du sous-bois. Ces dernières sont au nombre de sept : la callune (*Calluna vulgaris*), le chèvrefeuille des bois (*Lonicera periclymenum*) et la ronce commune (*Rubus fruticosus group.*) pour les végétaux dit appétents pour les herbivores, et la molinie bleue (*Molinia caerulea*), la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*), le carex (*Carex pilulifera*) et la canche cespiteuse (*Deschampsia cespitosa*) pour les végétaux non appétents. Afin de définir leur recouvrement, l'étude est menée sur 20 placeaux d'un rayon de 2 mètres autour de chaque semis sur chacune des placettes étudiées. Les données de recouvrement du sous-bois réalisées par Yann Dumas en 2016 et en 2020 ont également été utilisées. Les placeaux de régénération sont positionnées selon une disposition particulière : les placettes sont découpées en carrés de 10 m\*10 m où le centre des carrés correspond au centre des placeaux. Pour chaque carré, le recouvrement des végétaux du sous-bois est calculé autour de chaque arbre, en pourcentage.

### **Autres données mises à disposition**

Plusieurs fichiers présentant des données environnementales ont été utilisés. A l'échelle de la parcelle, les caractéristiques physico-chimiques des sols sont récupérées. Ensuite, toutes les autres données sont soit au niveau de l'arbre soit arbre-centré, c'est-à-dire calculé autour de l'arbre étudié dans un rayon de 10 mètres. Il s'agit de l'état sanitaire de chaque arbre, basé sur la note Dépéris, comme précisé précédemment, du recouvrement végétal, et des données dendrométriques. Les données dendrométriques au niveau de l'arbre étudié sont : les mesures de hauteur, de circonférence de tous les arbres, plus l'accroissement pour ceux équipés d'un dendromètre. Ces mesures ont permis de calculer pour chaque arbre étudié : la compétition globale (la densité de chaque peuplement exprimée en nombre de tiges NLocal ou en surface terrière GLocal, Relative Density Index RDI), et la proportion de pin ou de chêne calculée à partir du RDI total et du RDI des pins ou RDI des chênes présents dans le voisinage.

### **Traitements et analyses des données**

Afin de déterminer l'effet des herbivores sur la chimie des arbres, les conditions d'homoscédasticité et de normalité ont été vérifiées par le test de Levene et par le test de Shapiro ainsi que la fonction *ggqqplot*. Si l'ensemble de ces conditions est respecté, l'Anova est utilisée, sinon c'est le test Kruskal-Wallis ( $H_0$  : pas de différence significative de concentration dans les feuilles entre les deux milieux,  $H_1$  : différence significative entre les deux milieux). Les facteurs Herbivore et Composition n'entrant pas interaction, ces derniers sont étudiés séparément. Le facteur fixe est le Dépéris pour le chêne et les effets aléatoires sont la composition et les placettes pour les deux essences.

Concernant l'effet des herbivores sur la végétation du sous-bois, plusieurs tests ont été réalisés. Après vérification (Shapiro, *ggqqplot*, Levene), les données n'étant pas normales, nous avons décidé de les transformer. Plusieurs fonctions ont été envisagées comme *log*, *arcsin*, *cos* et la régression beta mais les données sont toujours non normales. La dernière alternative a été de calculer la différence de recouvrement pour chaque espèce sur trois intervalles de temps (2015-2014, 2016-2014 et 2019-2014), en considérant 2014 comme valeur initiale, afin d'observer leur évolution sur la même parcelle.

Enfin, pour déterminer les autres facteurs pouvant influencer la chimie des arbres, des analyses à composantes principales ont été réalisées. Pour chaque essence, une Analyse à Composantes Principales (ACP) a été faite sur l'ensemble des facteurs environnementaux.

Ensuite, selon la nature des données, d'autres ACP ont été réalisées : une sur les caractéristiques du sol, une sur le recouvrement des végétaux du sous-bois et une autre sur la compétition entre les peuplements. Ces analyses permettent de sélectionner les variables influentes et qui ne sont pas corrélées entre elles. L'analyse canonique des correspondances (ACC) a pu ensuite être réalisée afin de visualiser de manière globale les variables environnementales qui expliquent le mieux la concentration des nutriments dans les feuilles fraîches. Des modèles linéaires à effets mixtes (avec la fonction *lmer*) sont également utilisés afin de compléter l'analyse, en comparant les modèles sur la base du critère AIC (fonction *stepwise*) afin de déterminer le meilleur modèle présentant les variables explicatives sélectionnées.

### III. Résultats

#### Description générale des données chimiques

- Chêne sessile

Un effet du facteur Composition a été observé pour certains éléments (*Figure 2*). Le magnésium et le phosphore montrent une différence significative entre le mélange et le pur (respectivement  $p\text{-value} = 4.49\text{e-}08$  et  $p\text{-value} = 5\text{e-}06$ , test avec Kruskal-Wallis, *Figure 2*). Pour la suite des calculs, la Composition sera considérée comme covariable.

Parmi les éléments étudiés, le phosphore présente une forte carence alors que les autres sont en quantité suffisante dans les feuilles fraîches. Le phosphore présente des concentrations en dessous du seuil de déficience critique, qui est 1.5 mg/g alors que la concentration maximale dans les feuilles fraîches est d'environ 1.3 mg/g, soit 81% des arbres sont en carence. Le magnésium et le calcium présentent des valeurs moyennes supérieures au seuil de déficience (respectivement supérieure à 1 mg/g et 5 mg/g), alors que le potassium a des valeurs moyennes égales au seuil critique (7 mg/g). Quant à l'azote, celui-ci est compris dans le seuil de normalité.

Les ratios N/P et N/Mg présentent également des valeurs significatives entre le mélange et le pur (respectivement  $p\text{-value} = 2.49\text{e-}05$  et  $p\text{-value} = 6.7\text{e-}07$  avec Kruskal-Wallis, *Annexe 2*).

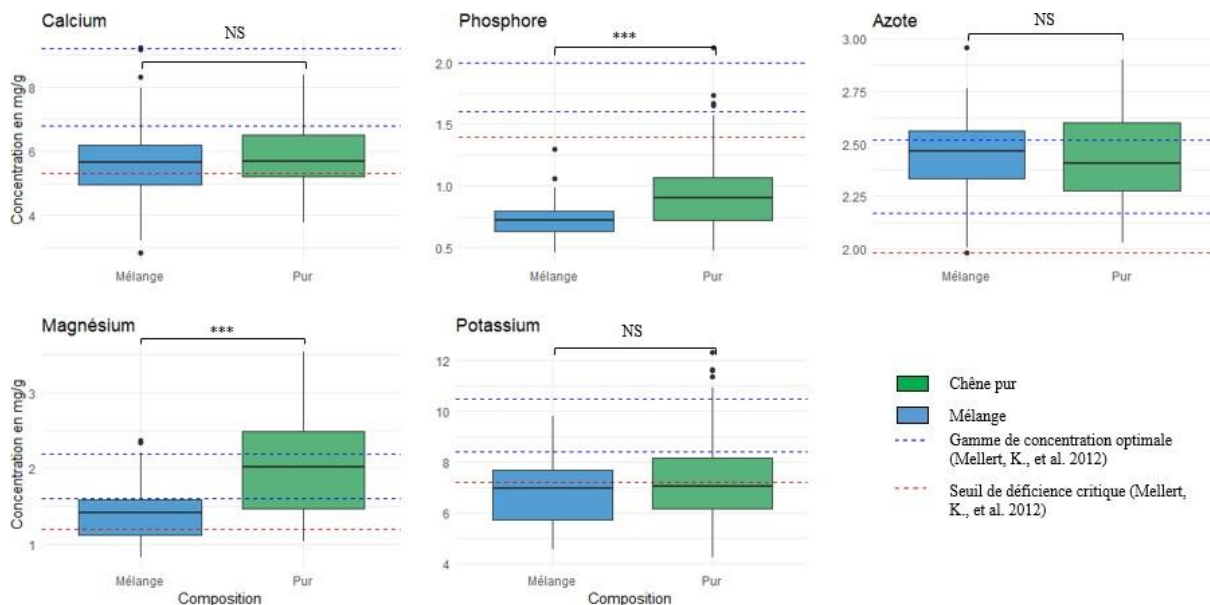
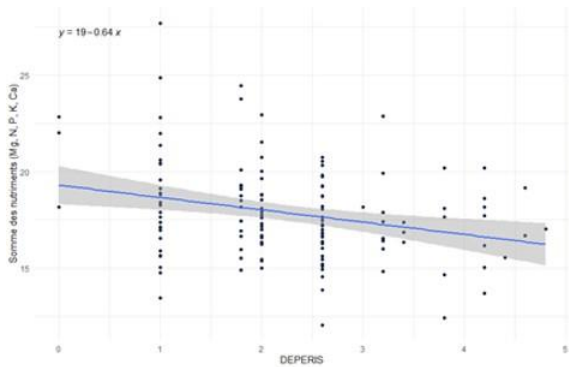


Figure 2 : Concentrations des nutriments présents dans les feuilles fraîches de chêne sessile et le ratio N/P en fonction du facteur Composition. Les résultats des tests statistiques de l'effet de la modalité sont indiqués au-dessus de chaque graphique par des étoiles (\*\*\*) :  $\leq 0.001$ , NS : non significatif). Tests : Anova ou Kruskal-Wallis

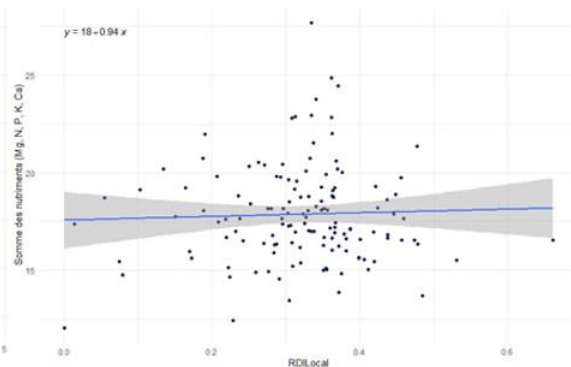
Par l'Analyse en Composantes Principales (ACP), l'axe 1 représente 43% de la variabilité des données, dont les valeurs positives sont associées au potassium, au magnésium et au phosphore, et les valeurs négatives associées au carbone (*Annexe 6*). Ces éléments expliquent le plus la variabilité entre les arbres avec une contribution de 95% à la définition de cet axe. L'axe 2 représente 20% de la variabilité des données, associé au calcium qui contribue à 66%. Concernant la classification hiérarchique des individus, on les sépare en trois groupes (*Annexe 6*). Dans chaque groupe, il y a autant de pur que de mélange.

Certaines variables peuvent avoir une influence sur la concentration des nutriments dans les feuilles : c'est le cas pour la variable Dépéris, représentant l'indice de dépérissement. Plus les chênes sont dépérissants et plus la concentration des nutriments diminue dans les feuilles ( $y = -0.64x + 19$ ,  $p\text{-value} = 0.002$ ,  $R^2 = 0.063$ , *Figure 3*). Pour les prochaines analyses, les arbres les plus dépérissants (D à F) sont supprimés car ces derniers peuvent fortement influencer et masquer l'effet des autres variables, et de plus l'indice Dépéris est considéré comme covariable. Pour le RDI Local décrivant la compétition exprimée en densité d'arbres autour

des individus étudiés, on n'observe pas d'effet ( $y = 0.94x + 18$ ,  $p\text{-value} = 0.67$ ,  $R^2 = 0.001$ , *Figure 4*).



*Figure 3 : Régression linéaire de la concentration des nutriments dans les feuilles fraîches en fonction du DEPERS*



*Figure 4 : Régression linéaire de la concentration des nutriments dans les feuilles fraîches en fonction du RDI Local*

- Pin sylvestre

Pour les aiguilles fraîches, le magnésium et le phosphore présentent une forte carence alors que les autres éléments sont en quantité suffisante. Il n'y a pas d'effet de la composition pour l'ensemble des éléments étudiés ( $p\text{-value} > 0.05$ , Kruskal-Wallis, *Figure 5*). Le phosphore et le magnésium présentent des valeurs inférieures au seuil de déficience critique pour les deux milieux (respectivement inférieure à 1.3 mg/g et à 0.8 mg/g, *Figure 5*). Pour le phosphore, tous les arbres en densité faible sont en carence, alors que pour le magnésium, environ 40% des arbres sont en carence. L'azote et le potassium ont des valeurs comprises dans la gamme de concentration optimale alors que les concentrations moyennes du calcium se situent au niveau du seuil critique (autour de 2 mg/g).

L'ensemble des ratios ne présente pas de différence significative (*Annexe 4*).

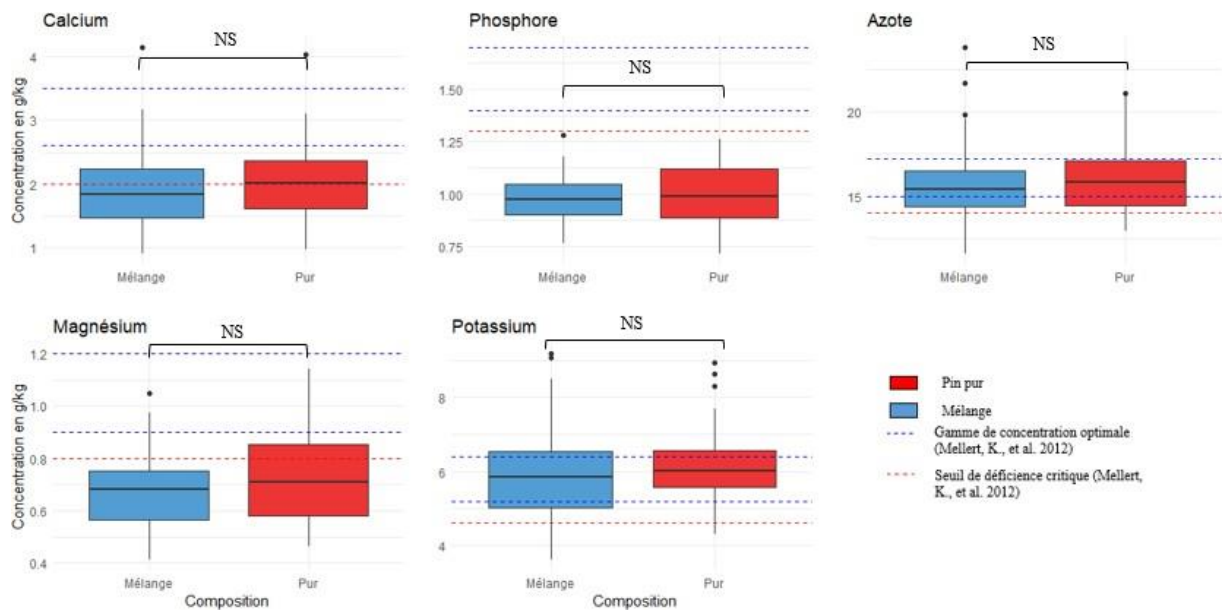


Figure 5 : Concentrations des nutriments présents dans les aiguilles fraîches de pin sylvestre et le ratio N/P en fonction du facteur Composition. Les résultats des tests statistiques de l'effet de la modalité sont indiqués au-dessus de chaque graphique par NS (non significatif).

Tests : Anova ou Kruskal-Wallis

Concernant l'ACP, l'axe 1 représente 31% de la variabilité des données (Annexe 7). Le calcium et le magnésium contribuent à hauteur de 47% de cet axe. L'axe 2 représente 23% de la variabilité des données, dont l'azote, le phosphore et le potassium contribuent pour 83%. Concernant la classification hiérarchique des individus, ces derniers sont séparés en 4 groupes (Annexe 7). Il n'a pas de distinction évidente entre les groupes selon les facteurs testés.

Pour le pin, le Dépéris et le RDI Local n'influencent pas la concentration des nutriments (Dépéris :  $y = 0.26x + 25$ ,  $p\text{-value} = 0.25$ ,  $R^2 = 0.0028$ , Figure 6 et  $y = -0.40x + 26$ ,  $p\text{-value} = 0.85$ ,  $R^2 = 0.008$  pour le RDI Local, Figure 7).

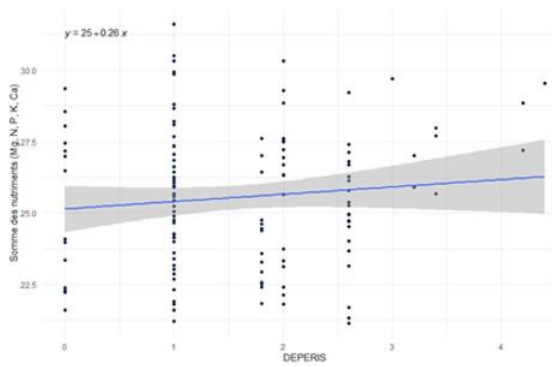


Figure 6 : Régression linéaire de la concentration des nutriments dans les aiguilles fraîches en fonction du Dépéris

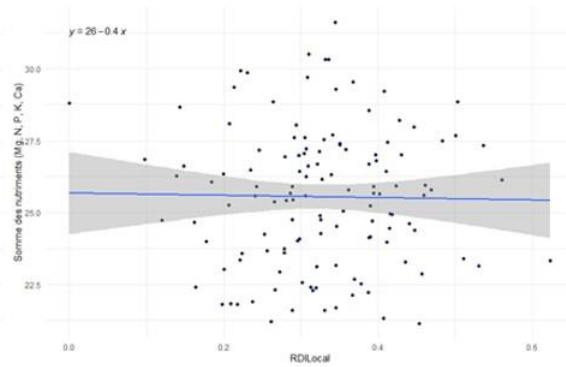


Figure 7 : Régression linéaire de la concentration des nutriments dans les aiguilles fraîches en fonction du RDI Local

### Effets des herbivores sur le recouvrement de la végétation du sous-bois

Globalement, de 2014 à 2019, le recouvrement du sous-bois augmente, quelle que soit l'espèce (sauf le carex dans l'exclos) suite aux interventions sylvicoles de 2014 et 2017 (Figure 8).

Dans cette figure, on distingue trois groupes dont l'évolution est différente : la callune, le chèvrefeuille des bois, la ronce commune et le carex pour le premier groupe, la canche cespiteuse et la fougère aigle pour le deuxième et la molinie bleue pour le troisième groupe. Entre 2014 et 2019, le recouvrement végétal du premier groupe est supérieur en enclos (Figure 10) : la mise en place des enclos a favorisé le développement de ces espèces. En effet, on observe une augmentation presque du double pour la ronce commune et le chèvrefeuille des bois dans l'enclos par rapport à l'exclos, et une augmentation d'environ 33% pour la callune. Pour le carex, le recouvrement augmente dans l'enclos de 7,5% alors qu'il régresse de 5% dans l'exclos.

A l'inverse de ce premier groupe, le recouvrement de la fougère aigle et de la canche cespiteuse est supérieur en milieu ouvert qu'en milieu fermé. Il y a une augmentation du recouvrement en 2015 dans les deux milieux, davantage marqué pour la fougère aigle. En milieu ouvert, cette dernière augmente d'environ 20% alors que la canche cespiteuse augmente de 6%. Pour le milieu fermé, la fougère aigle augmente de 12% contre 4% pour la canche cespiteuse. Le troisième groupe, constitué seulement de la molinie bleue, présente une évolution similaire du recouvrement de 2014 à 2019.



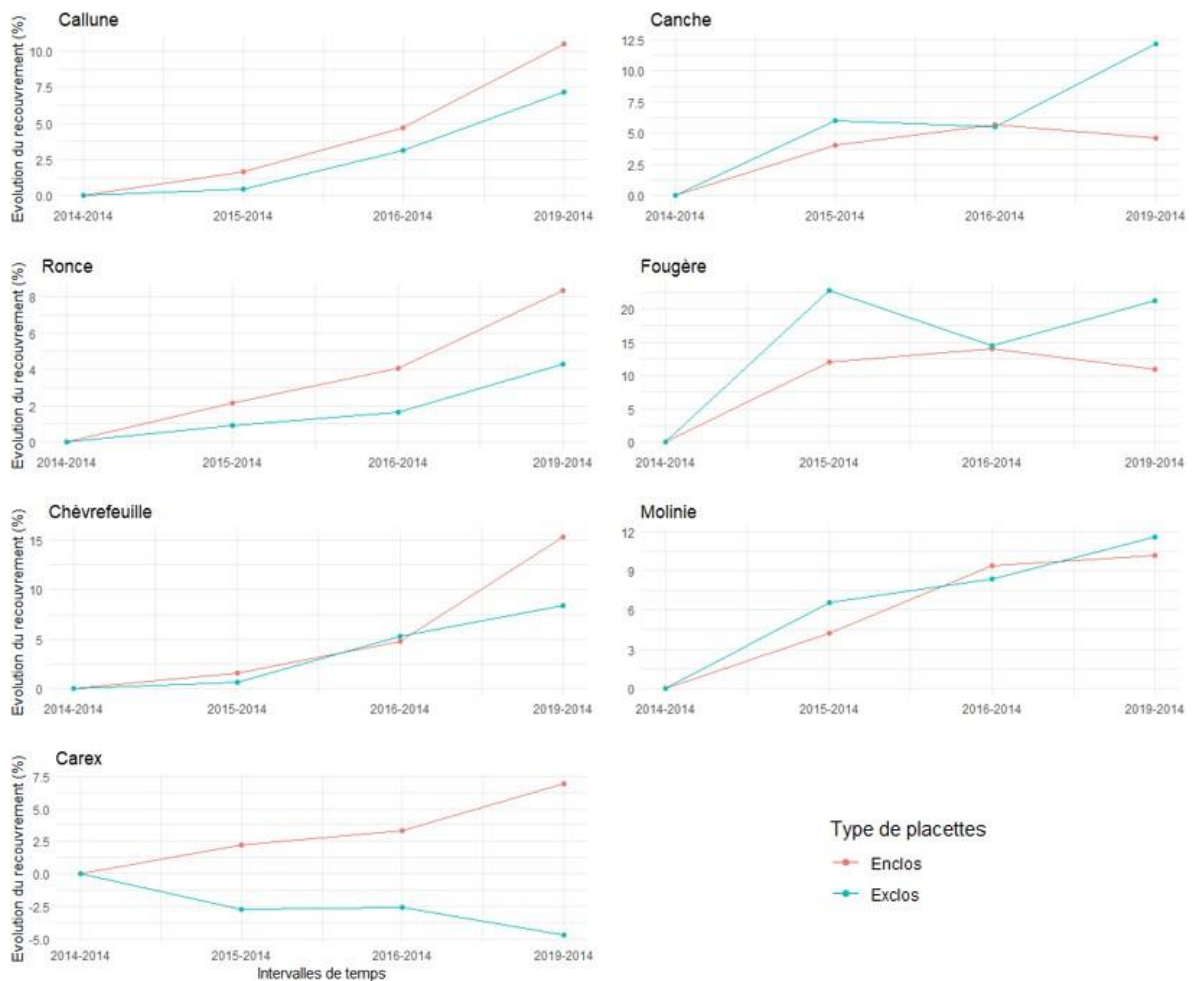


Figure 8 : Evolution du recouvrement de chaque espèce végétale du sous-bois (en %) en fonction de la modalité (enclos: sans ongulés; exclos: avec ongulés)

## Effets des herbivores sur la concentration des nutriments dans les feuilles des deux essences

- Chêne sessile

Pour le facteur Herbivore, l'azote présente une différence significative : la concentration est plus forte en milieu ouvert qu'en milieu fermé ( $p$ -value = 0.01 avec Anova,  $n = 119$ , Figure 9). Il n'y a pas de différence significative pour les autres nutriments ( $p$ -value > 0.05, Anova ou Kruskal-Wallis, Annexe 8). Le carbone semble avoir une plus forte concentration en exclos par rapport aux enclos alors que le phénomène semble inversé pour le calcium, mais les différences sont non significatives. Pour les ratios, il n'y a pas de différence significative (Annexe 3).

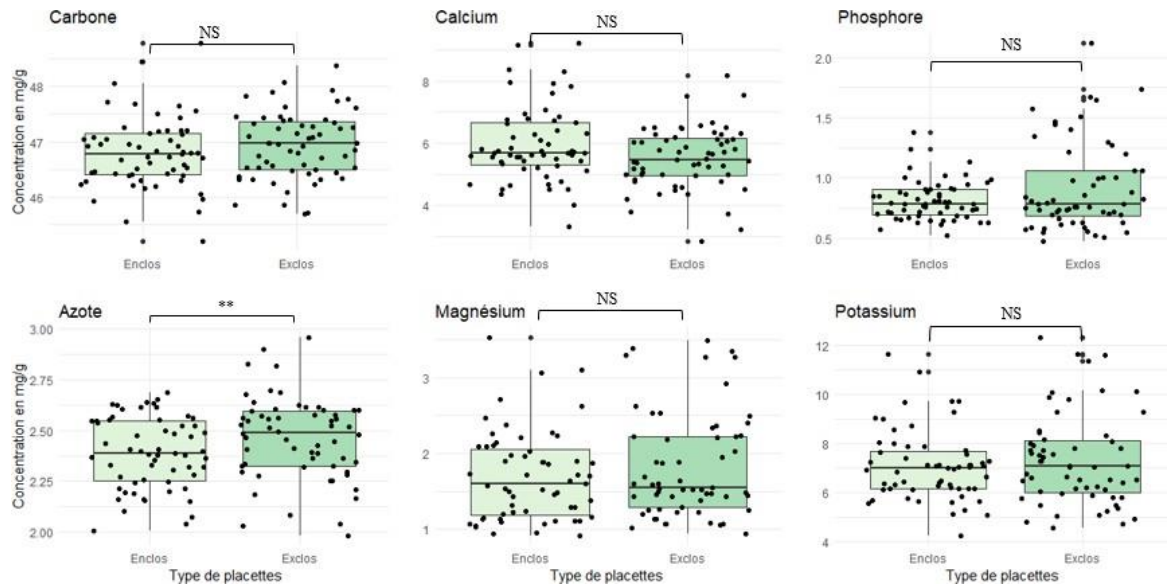


Figure 9 : Concentration de chaque nutriment dans les feuilles fraîches de chêne en fonction de la modalité (enclos: sans ongulés; exclos: avec ongulés). Les résultats des tests statistiques de l'effet de la modalité sont indiqués au-dessus de chaque graphique par des étoiles (\*\* :  $\leq 0.01$ , NS : non significatif). Tests : Anova ou Kruskal-Wallis

- Pin sylvestre

L'ensemble des nutriments étudiés ne présente pas de différence significative entre les deux milieux (p-value > 0.05 avec Anova ou Kruskal-Wallis, n = 125, Figure 10 et Annexe 8). On pourrait voir une tendance pour le phosphore, le potassium et le magnésium qui aurait des concentrations plus importantes en enclos par rapport aux exclos. Le phénomène semble inversé pour l'azote et le calcium.

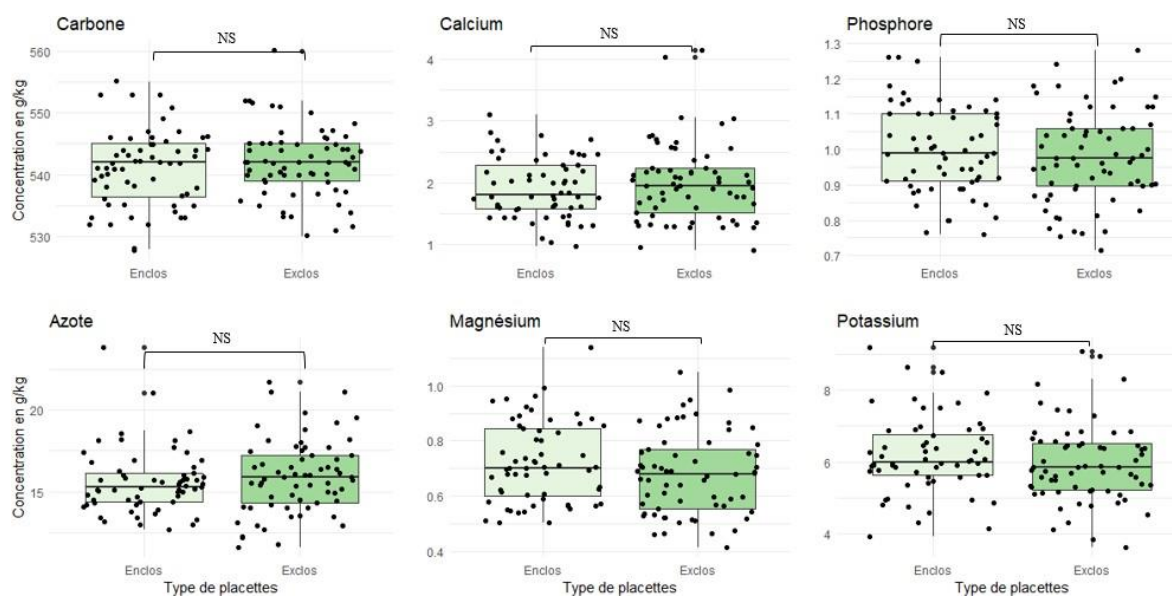


Figure 10 : Concentration de chaque nutriment dans les feuilles fraîches de pin en fonction de la modalité (enclos: sans ongulés; exclos: avec). Les résultats des tests statistiques de l'effet de la modalité sont indiqués au-dessus de chaque graphique par NS (non significatif).

Tests : Anova ou Kruskal-Wallis

### Importance des facteurs environnementaux sur la chimie des arbres

- Chêne sessile

A partir d'une Analyse Canonique des Corrélations (ACC), on remarque que les caractéristiques du sol et la compétition interspécifique influencent la concentration des nutriments dans les feuilles fraîches (Figure 11). En effet, trois variables explicatives ressortent : la concentration de carbone organique dans le sol (Corg\_pct) qui contribue le plus à l'axe 1, la proportion de pin autour des chênes (proportion\_pin\_tot) et les limons (fins et grossiers) qui contribuent le plus à l'axe 2 et 3 respectivement. Les autres variables environnementales semblent moins expliquées la chimie foliaire des chênes.

Afin d'affiner les résultats de l'ACC, les modèles sont comparés entre eux pour chaque élément nutritif. On remarque que la plupart des éléments nutritifs est influencée par le carbone organique du sol (Corg\_pct) et la compétition entre les peuplements (proportion\_pin\_tot et Glocal.tot.ha) (Annexe 10). La ronce commune (RUBFRU) influence le magnésium alors que la callune (CALVUL) modifie la teneur en azote et en carbone. Certains nutriments sont liés à d'autres espèces du sous-bois comme la fougère aigle

(PTEAQU) qui influence l'azote et le calcium, le potassium et le phosphore lié à la molinie bleue (MOLCAE).

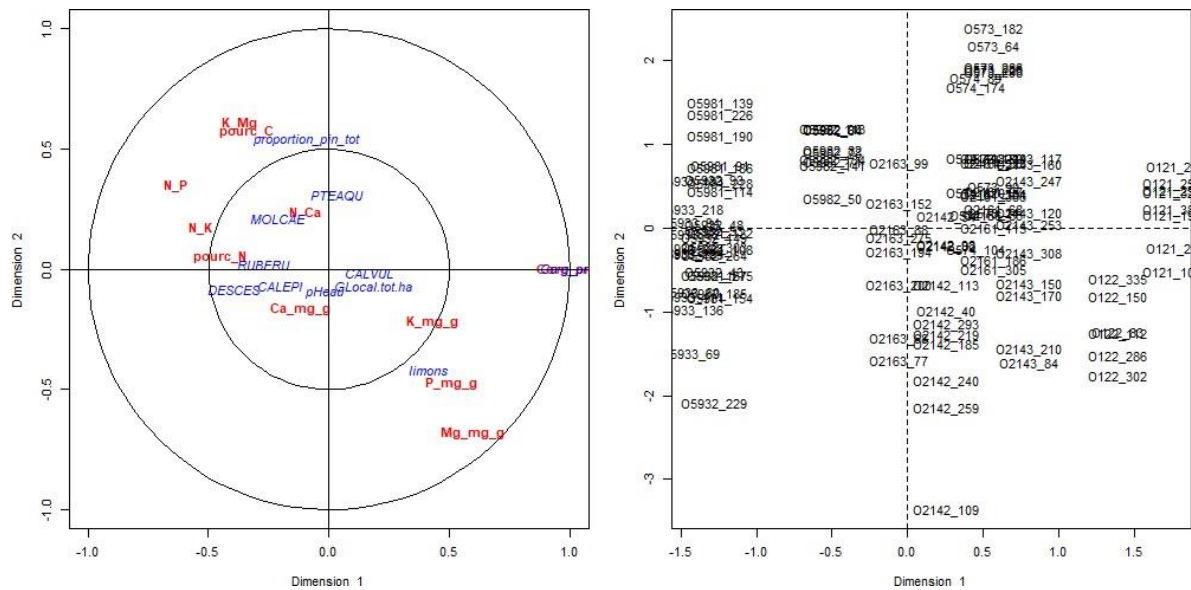


Figure 11 : Représentation sous forme d'ACC des concentrations des nutriments dans les feuilles fraîches expliquées par les variables environnementales sélectionnées

- Pin sylvestre

L'ACC nous indique que le recouvrement végétal du sous-bois influence la concentration des éléments nutritifs dans les aiguilles fraîches (Figure 12). En effet, on remarque que la molinie bleue (MOLCAE) contribue le plus à l'axe 1, et la callune (CALVUL) l'axe 2. Concernant les autres variables environnementales, ces dernières expliquent moins la chimie des pins.

En comparant également les modèles entre eux, on distingue que la plupart des nutriments est effectivement influencée par le recouvrement du sous-bois (PTEAQU), mais aussi par les caractéristiques du sol (Corg\_prct, Annexe 10). En effet, le magnésium et le phosphore sont liés à la compétition interspécifique (proportion\_chene) et la molinie bleue (MOLCAE) respectivement. La callune (CALVUL) influence le potassium, le magnésium et le phosphore (Annexe 10).

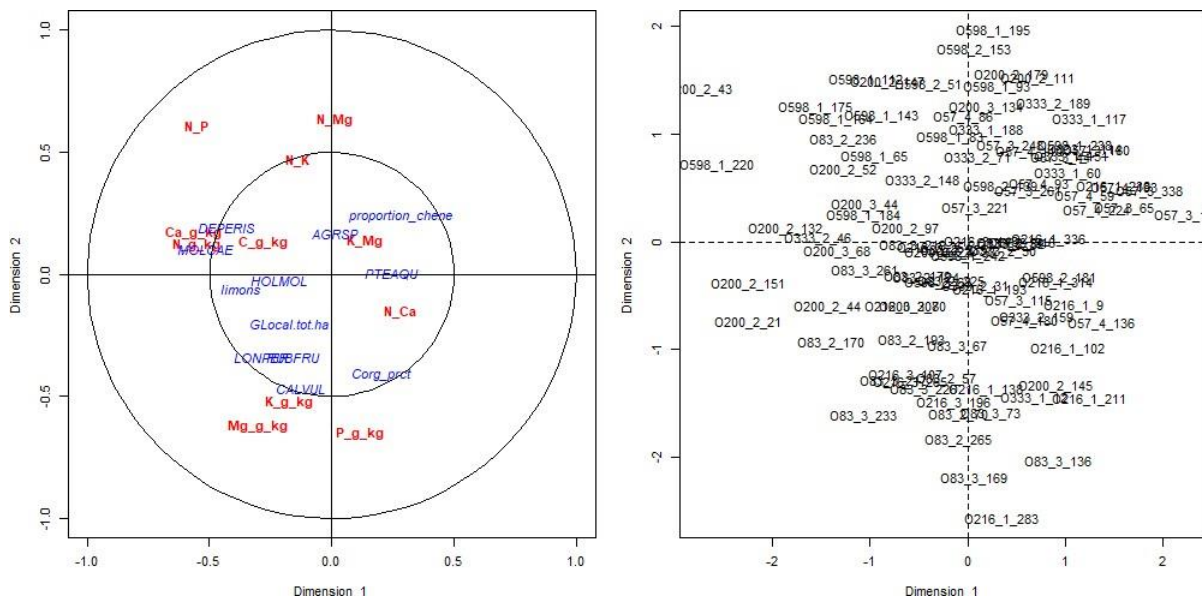


Figure 12 : Représentation sous forme d'ACC des concentrations des nutriments dans les aiguilles fraîches expliquées par les variables environnementales sélectionnées

#### IV. Discussion

##### Description générale des données chimiques

Concernant les concentrations dans les feuilles et les aiguilles fraîches, l'ensemble des résultats semblent cohérents avec la littérature. Pour les deux essences, les éléments nutritifs sont compris dans l'intervalle minimum - maximum des données issues de la publication de Mellert sur les diagnostics foliaires (Mellert, K. et al. 2012). On note que certains nutriments sont en limite (le calcium pour le pin et le potassium pour le chêne) ou en carence (le phosphore pour les deux essences et le magnésium pour le pin). En revanche, en comparant nos résultats avec la base de données TRY, celles-ci présentent des valeurs plus faibles pour le phosphore, l'azote et le potassium (Kattge, J. et al., 2020, Annexe 9). On peut supposer que les résultats issus de TRY sont extraits d'études dont les expériences sont réalisées dans des écosystèmes forestiers avec un sol encore plus pauvres entraînant des concentrations plus faibles, potentiellement associées à des carences.

##### Effets des herbivores sur le recouvrement du sous-bois et la chimie des deux essences

Au sein du dispositif OPTMix, nous observons une augmentation de la concentration d'azote dans les feuilles fraîches en présence d'herbivores. Concernant le pin, la concentration d'azote n'étant pas significativement différente entre les deux milieux, on peut supposer que

l'effet des herbivores est moindre par rapport au peuplement de chêne. En ce qui concerne les autres éléments, il n'y a pas de différences entre l'enclos et l'exclos ni pour le chêne ni le pin. Cette augmentation de l'azote dans les feuilles peut provenir de différentes actions des herbivores sur l'écosystème.

En premier lieu, elle peut être liée à la présence d'urine et de fèces dans le milieu ouvert. L'enrichissement en azote du sol par ces déjections riches en cet élément a été démontré notamment dans le cadre de l'étude de C. Baltzinger (*Baltzinger, C., 2020*). Une plus grande disponibilité d'azote dans le sol entraîne une augmentation de la fertilité et de la disponibilité de cet élément dans ce compartiment, et favorise l'alimentation minérale des végétaux (H1). En plus de l'azote apporté par l'urine, les fèces sont riches en calcium et en magnésium essentiels à la croissance des végétaux. Cet enrichissement entraîne une augmentation de la disponibilité des nutriments dans le sol, directement assimilés par la végétation du sous-bois et les arbres (*Lefebvre, T., et al. 2018*). Ainsi, les espèces de sous-bois peuvent en bénéficier. Cependant, l'abrutissement influence fortement la croissance de certaines espèces. C'est le résultat de ces deux mécanismes qui va déterminer les retours au sol de nutriments et donc l'influence sur la disponibilité des nutriments pour les arbres.

L'alimentation minérale des arbres, donc la chimie des arbres, peut être influencée par les grands herbivores via leur action sur les espèces et le recouvrement du sous-bois. En effet, en fonction du milieu (enclos/exclos), les retours au sol seront différents. Par l'herbivorie, les ongulés vont diminuer la quantité de végétaux appétents qui produisent une litière de meilleure qualité. Cet effet dépend de l'espèce du sous-bois considérée : la ronce commune, le chèvrefeuille des bois, le carex et la callune ont un recouvrement plus élevé en enclos contrairement aux autres espèces du sous-bois. La ronce commune et le chèvrefeuille des bois sont les deux espèces appétentes les plus consommées par les herbivores. Elles sont donc en quantité moins importante dans le milieu où sont présents les ongulés, et davantage présents quand on les exclut (*Baltzinger, C., 2020*). Pour le cerf, ce phénomène a également été observé lors d'une expérience dans le Massif des Vosges : en enclos, le recouvrement de la ronce commune présente une forte augmentation (*Laurent, L., et al. 2017*). Concernant la callune, elle bénéficie également de la pression de l'herbivorie, plus particulièrement des chevreuils (*Gahéry, L., 2020*).

En présence d'ongulés, les espèces non appétentes, comme la canche cespiteuse, la fougère aigle et la molinie bleue, vont pouvoir se développer en raison de la diminution de la compétition avec les espèces appétentes, dont certaines sont compétitives comme la ronce commune, qui sont en quantité plus faible dans ces milieux (*Marquis, D. A., 1981*). Le carex

étant la seule espèce présentant une forte régression, on peut supposer que cette espèce soit plus sensible à la compétition. La présence des grands herbivores a donc réduit le recouvrement des espèces végétales les plus appétentes (chèvrefeuille des bois, ronce commune et callune), riches en nutriments et facilement assimilables par les animaux, au profit des espèces non consommées (canche cespiteuse, molinie bleue, fougère aigle, carex) comme nous l'avions prévu (H2).

Ce changement des espèces de sous-bois au profit d'espèces non broutées pourrait suggérer que, comme observé en forêt boréale, la qualité de la litière sera plus récalcitrante en présence des herbivores, entraînant une diminution du taux de décomposition et des retours au sol. Au contraire, dans nos forêts tempérées, les espèces favorisées sont des espèces qui semblent avoir des caractéristiques favorisant la fertilité des sols.

En effet, certaines espèces, dont la molinie et la callune, sont très dominantes dans ces peuplements. On peut supposer que leurs exsudats racinaires accélèrent la minéralisation de la matière organique du sol (Rahimian, V., 2017). En effet, selon une étude sur des plantations de *Pinus massoniana*, la présence de Poacées a augmenté la teneur en azote et en carbone dans le sol grâce à leur système racinaire fibreux, dont 95% des racines se trouvent dans les premiers centimètres du sol. Cet apport organique permet au ratio C/N d'être à l'équilibre, accélérant le taux de décomposition de la litière (Pan, P., et al. 2018). La matière organique compense le lessivage des autres éléments nutritifs, aboutissant à une meilleure disponibilité de ces nutriments pour les végétaux du sous-bois et des deux essences, entraînant ainsi une augmentation de la teneur en nutriments dans les aiguilles.

On remarque également que la quantité de carbone organique dans le sol augmente dans les peuplements de chêne sessile. Le recouvrement du sous-bois est beaucoup moins important par rapport aux peuplements de pin. La somme des sept espèces végétales étudiées représente environ 17% du recouvrement total en peuplement de chêne pur alors qu'en peuplement de pin, le recouvrement est de plus de 95%. On peut supposer que la molinie modifie également la teneur en carbone dans le sol en chêne pur mais que les effets seront moins visibles contrairement au pin sylvestre. L'hypothèse indiquant que les Poacées apportent de la matière organique dans le sol est validée (H3).

A noter, que l'évolution observée du recouvrement entre 2014 et 2019 n'est pas le seul résultat de la pose d'enclos, puisque l'augmentation du recouvrement de l'ensemble des espèces du sous-bois semble liée à l'éclaircie effectuée en forêt d'Orléans en 2017, entraînant

une augmentation de la lumière dans le milieu. Cet apport de lumière permet aux espèces du sous-bois de croître plus rapidement car celles-ci répondent très positivement à l'augmentation de la lumière, notamment la fougère aigle et la molinie bleue (*Nabuurs, G. J., 1996*).

Les ongulés sauvages influencent l'abondance des espèces du sous-bois indirectement par la présence de fèces et directement par le broutage sélectif. Ces deux effets entraînent une modification de l'abondance des espèces végétales du sous-bois, modifiant ainsi la quantité et la qualité de la litière dans les deux milieux.

### **Importance des facteurs environnementaux sur la chimie des arbres**

Dans la dernière partie, la chimie des arbres semble être influencée par le recouvrement du sous-bois en présence des herbivores. Cependant, ces derniers ne sont potentiellement pas les seuls facteurs explicatifs de la chimie foliaire des arbres. La compétition entre les deux essences d'arbre peut augmenter la teneur foliaire. Ce phénomène peut être lié à une complémentarité de niches entre les deux essences lorsque celles-ci sont en mélange. Des études sur le peuplement mixte de l'épicéa commun et du hêtre européen ont démontré l'existence d'une complémentarité racinaire entre feuillus et résineux (*Bolte, A., et al. 2006*). Leurs racines présentent des caractéristiques différentes leur permettant de limiter la compétition avec leurs voisins. Dans notre cas, le chêne sessile présente un système racinaire profond alors que le pin sylvestre, comme la plupart des résineux, présente un enracinement plus superficiel. Cette prospection différente entraîne une meilleure utilisation des ressources, dont les éléments minéraux (*Fernandez, M., 2016*). L'hypothèse stipulant que la complémentarité vis à vis des ressources entraîne une augmentation de la concentration foliaire est acceptée (H4).

Les facteurs environnementaux peuvent modifier la teneur dans les feuilles et les aiguilles fraîches par l'intermédiaire de la compétition entre les peuplements. Ce facteur permet une meilleure disponibilité des éléments nutritifs pour les arbres et pour la végétation du sous-bois.



## V. Conclusions et perspectives

En se basant sur le dispositif OPTMix, nous avons pu comprendre comment les herbivores modifient le cycle des nutriments dans les forêts tempérées. Nos résultats ont montré une influence positive des grands herbivores sauvages sur la teneur des nutriments dans les feuilles et les aiguilles fraîches en augmentant l'azote dans le sol via les excréments. Les herbivores peuvent également modifier la teneur des nutriments des deux essences en régulant le recouvrement des végétaux du sous-bois : indirectement par la présence de fèces et directement par le broutage sélectif. Ces effets entraînent une modification de la compétition entre les espèces végétales du sous-bois, modifiant ainsi la décomposition de la litière dans les deux milieux. L'ensemble de ces observations semblent se distinguer des forêts boréales puisque ces derniers ont une diminution des retours au sol alors que dans notre cas, les espèces végétales présentes favorisent la fertilité des sols.

Des facteurs environnementaux peuvent modifier la concentration foliaire du chêne sessile et du pin sylvestre. La compétition interspécifique du peuplement engendre une augmentation du carbone organique dans le sol. Celui-ci semble améliorer la stabilité des nutriments dans le sol, aboutissant à une meilleure disponibilité de ces éléments pour les végétaux.

Cette étude montre que les ongulés ont un impact sur le cycle des éléments dans les forêts tempérées par des processus directs et indirects. Cependant, nous nous sommes uniquement focalisés sur un intervalle de temps restreint : 2020 pour la détermination de la teneur des nutriments dans les feuilles fraîches et de 2014 à 2019 pour le recouvrement du sous-bois, ce qui ne permet pas d'avoir suffisamment de recul pour comprendre l'effet des grands herbivores. C'est pourquoi, un suivi de ces paramètres dans les années à venir permettrait de continuer à évaluer l'influence de ces grands herbivores dans ces milieux peu étudiés. Il serait également intéressant d'étudier la chimie des végétaux du sous-bois, par la mise en place d'expériences sur la décomposition afin d'obtenir des données sur le devenir des éléments nutritifs dans le sous-bois. Enfin, il serait envisageable de comparer cette étude avec d'autres expériences réalisées sur des essences différentes de feuillus et de résineux, comme le hêtre et l'épicéa, afin de confirmer les tendances observées en forêts tempérées.

## VI. Références bibliographiques

Baltzinger, C. (2020). Pour une approche intégrée du rôle des ongulés sauvages dans l'assemblage des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes. 139.

Bolte, A., & Villanueva, I. (2006). Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *European Journal of Forest Research*, 125(1), 15-26. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0075-5>.

Danell, K., Bergstrom, R., Duncan, P., & Pastor, J. (2009). Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation. <https://www.nhbs.com/large-herbivore-ecology-ecosystem-dynamics-and-conservation-book>.

Déraison, H. (s. d.). Effet de la diversité fonctionnelle de communautés d'insectes herbivores sur la diversité et le fonctionnement d'un écosystème prairial. 206.

Fernandez, M. (2016). Distribution spatiale des racines en peuplement forestier mélangé : Le principe de complémentarité de niche a-t-il une réalité physique ?

Frank, D. A., McNaughton, S. J., & Tracy, B. F. (1998). The Ecology of the Earth's Grazing Ecosystems. *BioScience*, 48(7), 513-521. <https://doi.org/10.2307/1313313>?

Gahéry, C. L. (2020). MODE DE REPRODUCTION. 6.

Hairston, N. G., Smith, F. E., & Slobodkin, L. B. (2015). Community Structure, Population Control, and Competition. *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282146>

Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Tautenhahn, S., Werner, G. D. A., Aakala, T., Abedi, M., Acosta, A. T. R., Adamidis, G. C., Adamson, K., Aiba, M., Albert, C. H., Alcántara, J. M., Alcázar C, C., Aleixo, I., Ali, H., ... Wirth, C. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26(1), 119-188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>.

Korboulewsky, N., Pérot, T., Balandier, P., Ballon, P., Barrier, R., Boscardin, Y., Dauffy Richard, E., Dumas, Y. Y., Ginisty, C., & Gosselin, M. (2015). OPTMix—Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mélangée. *Rendez-vous Techniques de l'ONF*, 47, 60–70.

Laurent, L., Mårell, A., Balandier, P., Holveck, H., & Saïd, S. (2017). Understory vegetation dynamics and tree regeneration as affected by deer herbivory in temperate hardwood forests. *IForest - Biogeosciences and Forestry*, 10(5), 837-844. <https://doi.org/10.3832/ifer2186-010>.

Lefebvre, T., & Gallet, C. (2018). Impacts des grands herbivores sur la végétation des prairies et conséquences sur la décomposition de la litière. *INRA Productions Animales*, 30(5), 455-464. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2017.30.5.2276>.

Marquis, D. A. (s. d.). *E T Har Northwestern Pennsylvania*. 12.

Mattson, W. J., & Addy, N. D. (1975). Phytophagous Insects as Regulators of Forest Primary Production. *Science*, 190(4214), 515-522. <https://doi.org/10.1126/science.190.4214.515>.

Mellert, K. H., & Göttlein, A. (2012). Comparison of new foliar nutrient thresholds derived from van den Burg's literature compilation with established central European references. *European Journal of Forest Research*, 131(5), 1461-1472. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0615-8>.

Nabuurs, G. J. (1996). Quantification of herb layer dynamics under tree canopy. *Forest Ecology and Management*, 88(1), 143-148. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03820-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03820-0).

Pan, P., Zhao, F., Ning, J., Zhang, L., Ouyang, X., & Zang, H. (2018). Impact of understory vegetation on soil carbon and nitrogen dynamic in aerially seeded *Pinus massoniana* plantations. *PLOS ONE*, 13(1), e0191952. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191952>.

Rahimian, V. (2017). *Conséquences de l'identité des espèces de plantes herbacées sur la minéralisation de la matière organique du sol* (p. 45 p.). France. Université Paris Saclay (COMUE), FRA. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01603091>.

Ranger, J. (1995). Le cycle biogéochimique des éléments majeurs dans les écosystèmes forestiers. *Étude et gestion des Sols*, 16.

Ritchie, M. E., Tilman, D., & Knops, J. M. H. (1998). *HERBIVORE EFFECTS ON PLANT AND NITROGEN DYNAMICS IN OAK SAVANNA*. 79(1), 13.

Sitters, J., & Olde Venterink, H. (2015). The need for a novel integrative theory on feedbacks between herbivores, plants and soil nutrient cycling. *Plant and Soil*, 396(1), 421-426. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2679-y>.

## VII. Annexes

*Annexe 1 : Tableau récapitulatif des tests statistiques sur les concentrations des nutriments dans les feuilles fraîches de chêne sessile et dans les aiguilles fraîches de pin sylvestre en fonction de la composition (mélange et pur)*



Nutriments	Calcium	Potassium	Magnésium	Azote	Phosphore
Homoscédasticité (test Levene)	0.68	0.06	0.40	0.38	0.002***
Loi normale (test de Shapiro et <i>ggqqplot</i> des résidus)	0.04*	6.3e-06***	1.6e-07***	0.15	3.82e-10***
Test Anova				0.03*	
Test Kruskal - Wallis	0.26	0.96	0.49		0.91

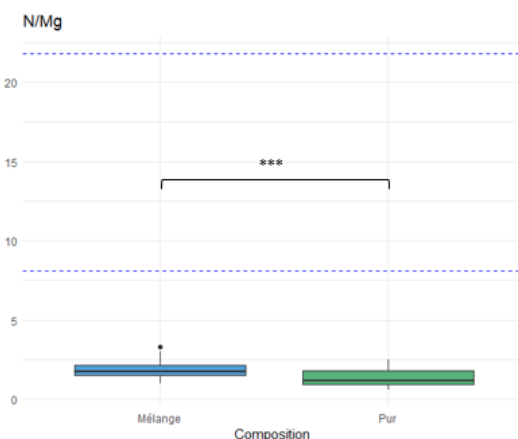
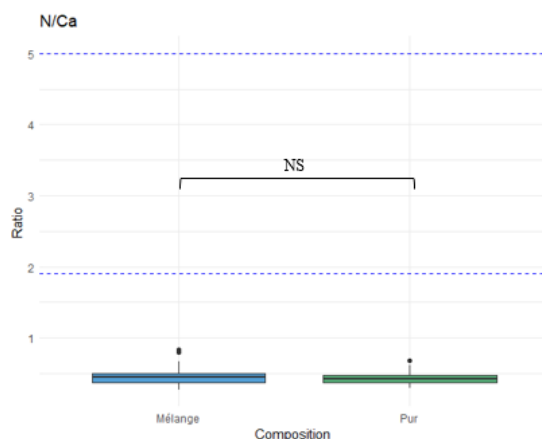
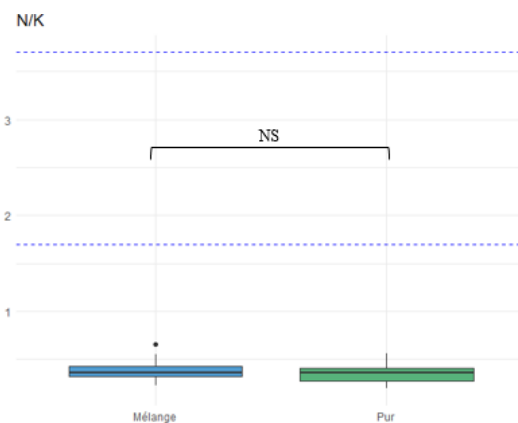
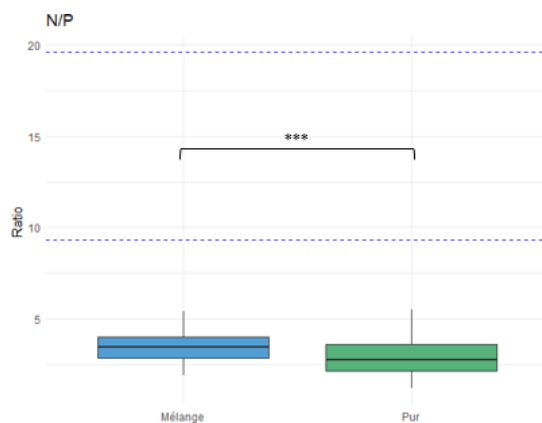


Nutriments	Calcium	Potassium	Magnésium	Azote	Phosphore
Homoscédasticité (test Levene)	0.26	0.81	0.85	0.06	0.79
Loi normale (test de Shapiro et <i>ggqqplot</i> des résidus)	3e-04***	0.02*	0.007***	2e-03***	0.32
Test Anova					0.67
Test Kruskal - Wallis	0.44	0.14	0.13	0.22	

Annexe 2 : Tableau récapitulatif des tests statistiques et graphique représentant les ratios des nutriments dans les feuilles fraîches pour le chêne sessile en fonction de la composition. Les résultats des tests statistiques de l'effet des deux modalités sont indiqués au-dessus de chaque graphique par des étoiles (\*\*\*) :  $\leq 0.001$ , NS : non significatif). Les traits bleus représentent la gamme de concentration optimale selon Mellert, K., et al. 2012.



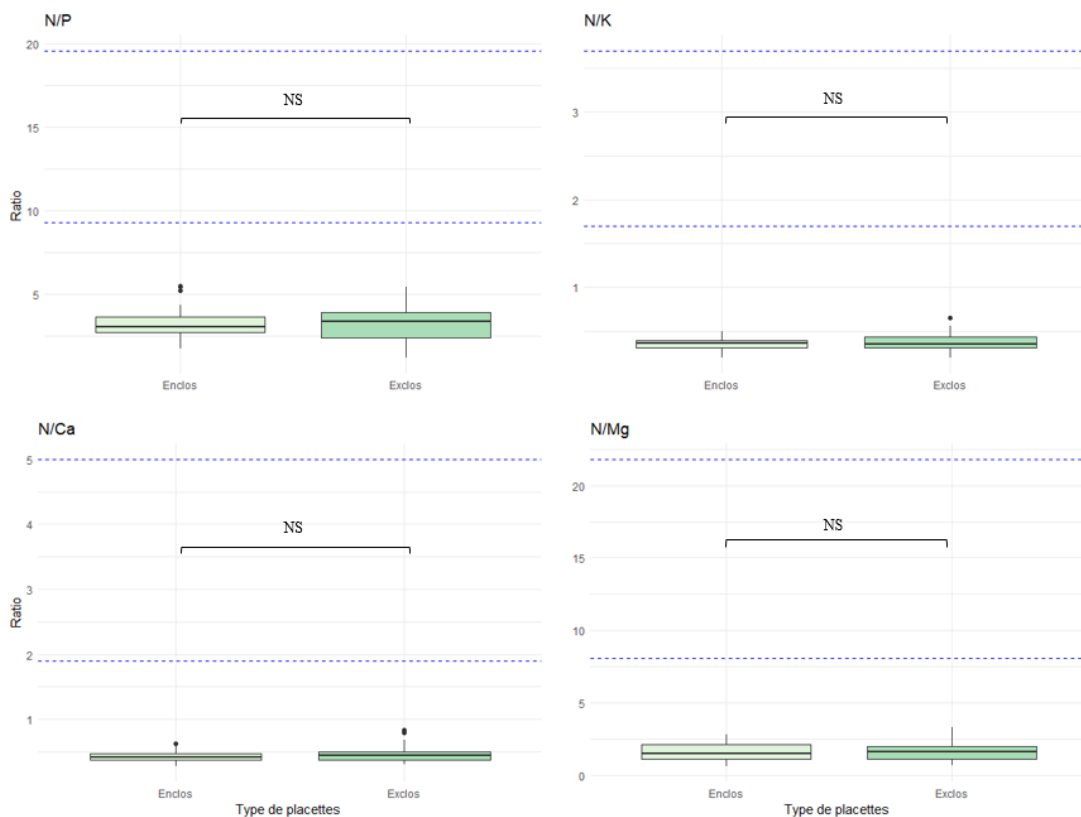
Ratios	N/P	N/K	N/Ca	N/Mg
Homoscédasticité (test Levene)	0.15	0.44	0.03*	0.68
Loi normale (test de Shapiro et <i>ggqqplot</i> des résidus)	0.01**	0.16	1.4e-05***	0.005**
Test Anova		0.70		
Test Kruskal - Wallis	2.49e-05***		0.17	6.7e-07***



Annexe 3 : Tableau récapitulatif des tests statistiques et graphique représentant les ratios des nutriments dans les feuilles fraîches pour le chêne sessile en fonction du type de placettes (exclos/enclos). Les résultats des tests statistiques de l'effet des deux modalités sont indiqués au-dessus de chaque graphique par NS (non significatif). Les traits bleus représentent la gamme de concentration optimale selon Mellert, K., et al. 2012.



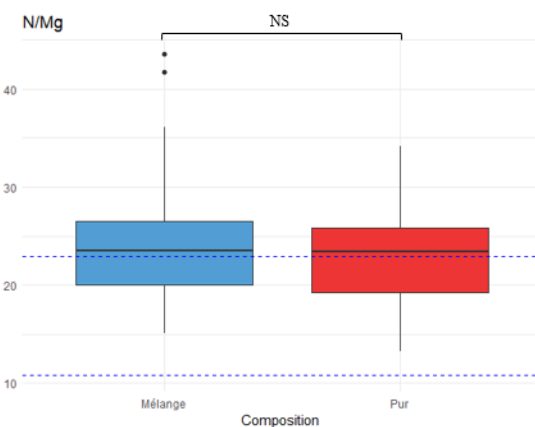
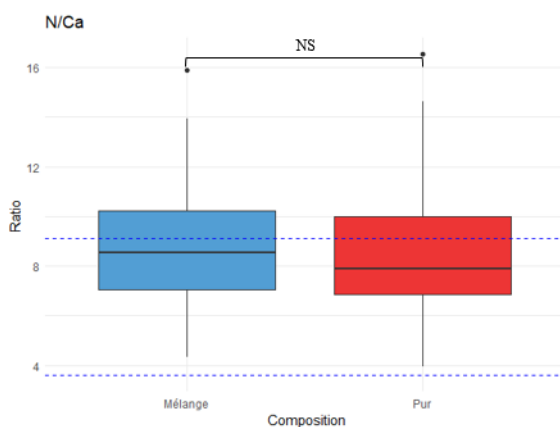
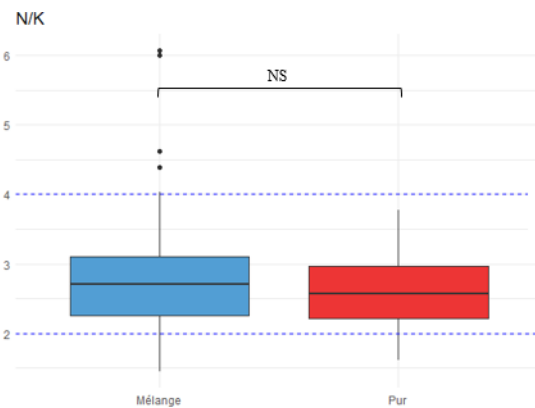
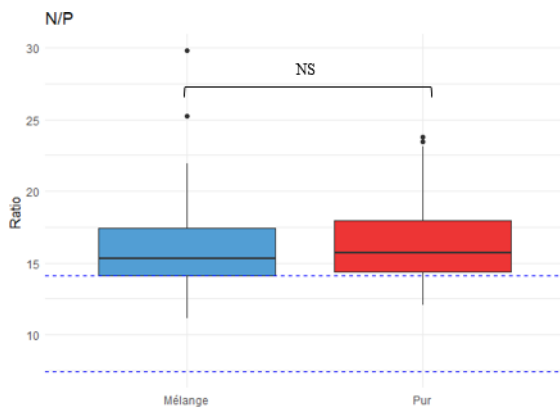
Ratios	N/P	N/K	N/Ca	N/Mg
Homoscédasticité (test Levene)	0.002***	0.008***	0.21	0.89
Loi normale (test de Shapiro et <i>ggqqplot</i> des résidus)	0.01**	0.16	1.4e-05***	0.005***
Test Anova				
Test Kruskal - Wallis	0.75	0.51	0.06	0.77



Annexe 4 : Tableau récapitulatif des tests statistiques et graphique représentant les ratios des nutriments dans les aiguilles fraîches pour le pin sylvestre en fonction de la composition. Les résultats des tests statistiques de l'effet des deux modalités sont indiqués au-dessus de chaque graphique par des étoiles (NS : non significatif). Les traits bleus représentent la gamme de concentration optimale selon Mellert, K., et al. 2012.



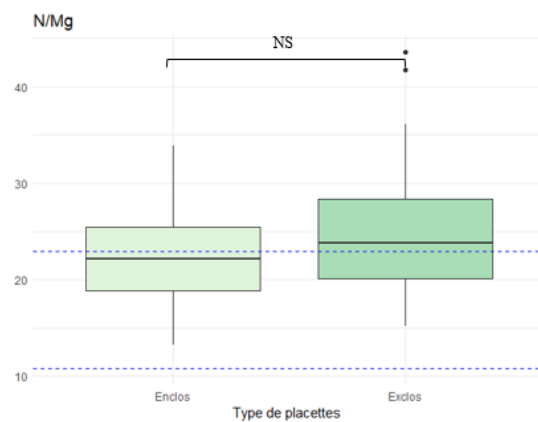
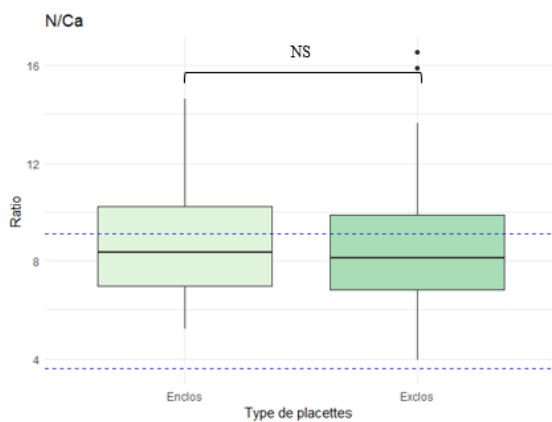
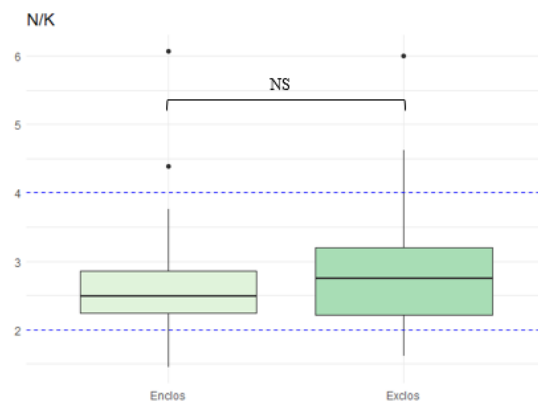
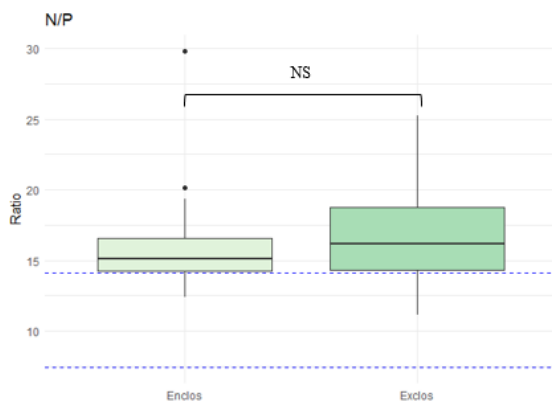
Ratios	N/P	N/K	N/Ca	N/Mg
Homoscédasticité (test Levene)	0.45	0.01*	0.70	0.31
Loi normale (test de Shapiro et <i>ggqqplot</i> des résidus)	3.02e-07***	8.20e-08***	2.27e-04***	3.43e-04***
Test Anova				
Test Kruskal - Wallis	0.52	0.54	0.36	0.57



Annexe 5 : Tableau récapitulatif des tests statistiques et graphique représentant les ratios des nutriments dans les feuilles fraîches pour le pin sylvestre en fonction du type de placettes (exclos/enclos). Les résultats des tests statistiques de l'effet des deux modalités sont indiqués au-dessus de chaque graphique par NS (non significatif). Les traits bleus représentent la gamme de concentration optimale selon Mellert, K., et al. 2012.



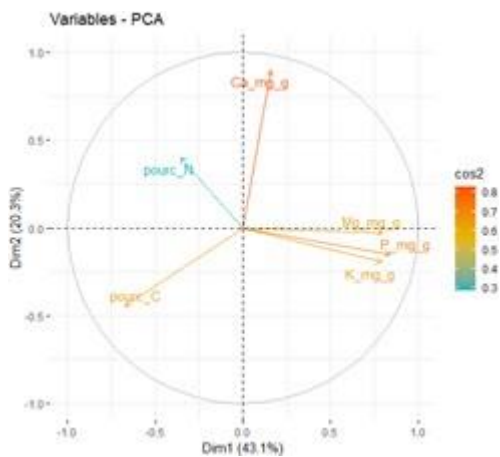
Ratios	N/P	N/K	N/Ca	N/Mg
Homoscédasticité (test Levene)	0.007***	0.19	0.62	0.03*
Loi normale (test de Shapiro et <i>ggqqplot</i> des résidus)	3.02e-07***	8.20e-08***	2.27e-04***	3.43e-04***
Test Anova				
Test Kruskal - Wallis	0.52	0.54	0.36	0.57



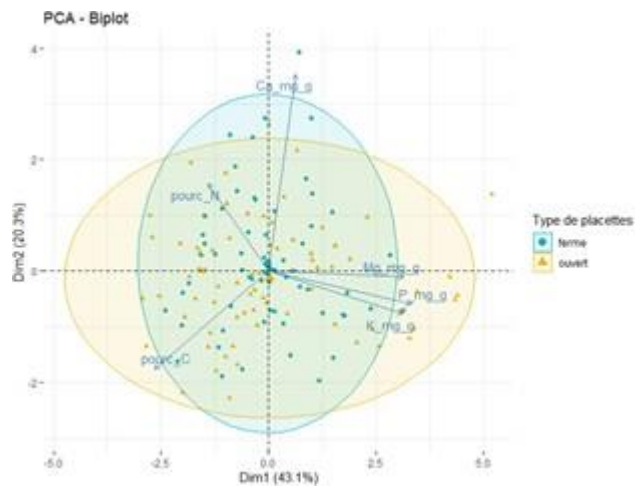


Annexe 6 : Analyses en composantes principales (Concentrations en nutriments dans les feuilles fraîches de chêne). a. Cercle des corrélations colorées par corrélations des variables; b. ACP associant les variables et le type de placettes (ouvert et fermé). c. Tableau des contributions des variables aux dimensions 1 et 2. d. Clusters des individus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH)

a.



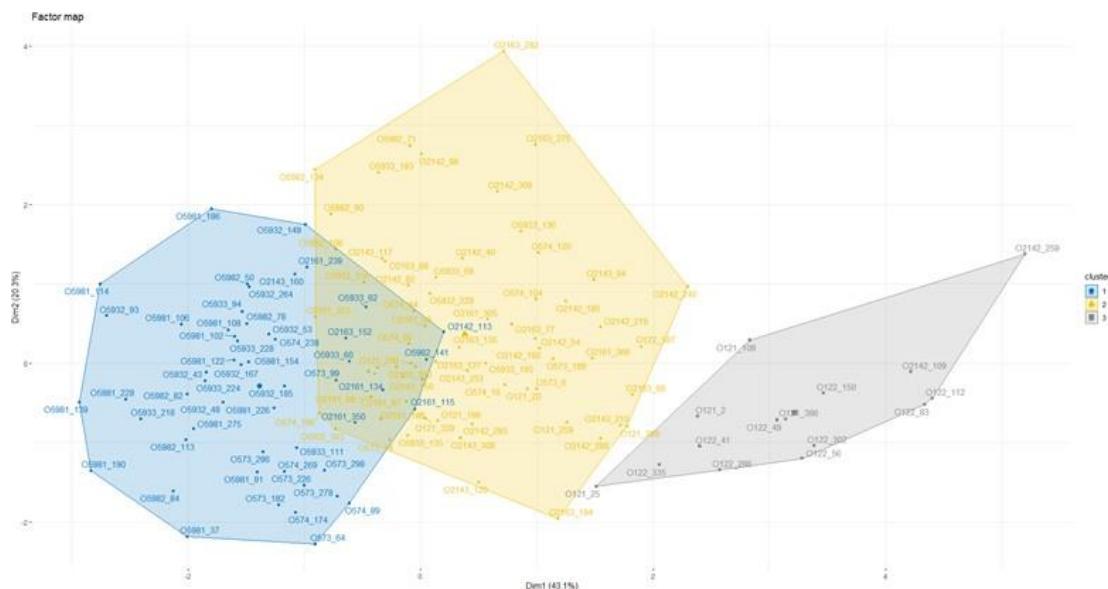
b.



c.

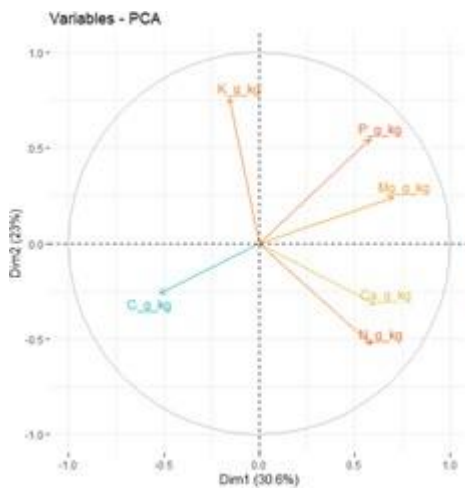
Contribution	Dimension 1 : 43,1 %	Dimension 2 : 20,3 %
Calcium (Ca_mg_g)	1,01 %	65,82 %
Azote (pourc_N)	4,92 %	13,01 %
Carbone (pourc_C)	17,64 %	16,14%
Magnésium (Mg_mg_g)	24,63 %	0,06 %
Potassium (K_mg_g)	24,24 %	3,11 %
Phosphore (P_mg_g)	27,56 %	1,86 %

d.

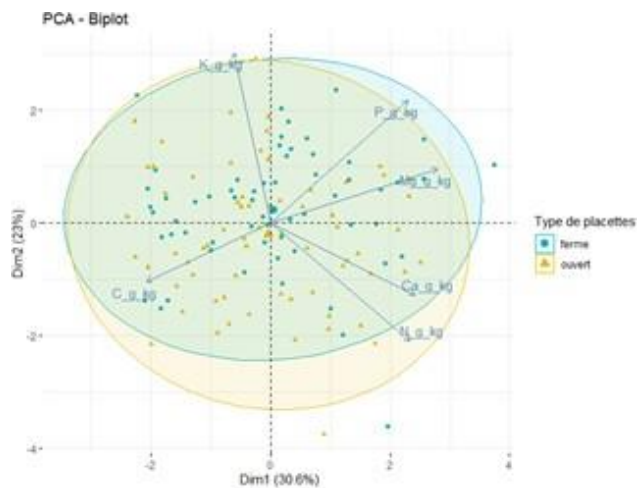


Annexe 7 : Analyses en composantes principales (Concentrations en nutriments dans les aiguilles fraîches de pin). a. Cercle des corrélations colorées par corrélations des variables; b. ACP associant les variables et le type de placettes (ouvert et fermé); c. Tableau des contributions des variables aux dimensions 1 et 2; d. Clusters des individus à partir de la classification ascendante hiérarchique (CAH)

a.



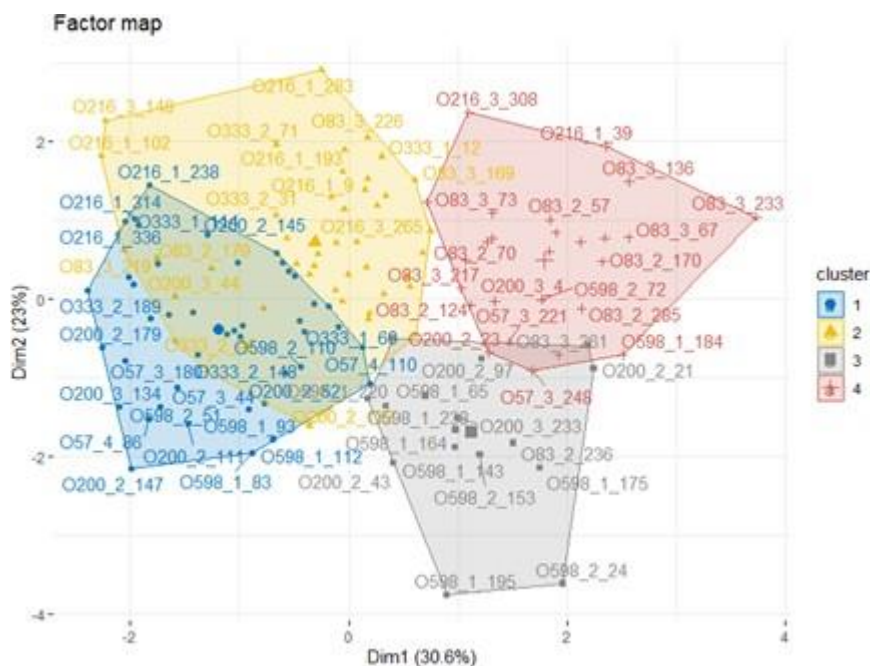
b.



c.

Contribution	Dimension 1 : 30,6 %	Dimension 2 : 23 %
Calcium (Ca_g_kg)	20,05 %	7,47 %
Azote (N_g_kg)	18,69 %	20,14 %
Carbone (C_g_kg)	14,78 %	4,93 %
Magnésium (Mg_g_kg)	26,93 %	4,20 %
Potassium (K_g_kg)	1,31 %	41,60 %
Phosphore (P_g_kg)	18,22 %	21,65 %

d.



Annexe 8 : Tableau récapitulatif des tests statistiques sur les concentrations des nutriments dans les feuilles fraîches de chêne sessile et dans les aiguilles du pin sylvestre en fonction du type de placettes (enclos, exclos)




Nutriments	Carbone	Calcium	Potassium	Magnésium	Azote	Phosphore
Homoscédasticité (test Levene)	0.89	0.50	0.07	0.45	0.53	0,7e-03**
Loi normale (test de Shapiro et <i>ggqqplot</i> des résidus)	0.77	0.009**	0.3e-04***	0.5e-07***	0.15	7.04e-10***
Test Anova	Herbivores 0,39 Dépéris 0.57				Herbivores 0.01** Dépéris 0.29	
Test Kruskal - Wallis		0.10	0.61	0.41		0.62
Interprétations	Pas de différence entre enclos et exclos	Pas de différence entre enclos et exclos	Pas de différence entre enclos et exclos	Pas de différence entre enclos et exclos	Différence entre enclos et exclos	Pas de différence entre enclos et exclos




Nutriments	Carbone	Calcium	Potassium	Magnésium	Azote	Phosphore
Homoscédasticité (test Levene)	0.41	0.30	0.77	0.91	0.10	0.61
Loi normale (test de Shapiro et <i>ggqqplot</i> des résidus)	0.24	2e-04**	0.02*	0.01**	0.001* **	0.25
Test Anova	Herbivores 0.54					Herbivores 0.59
Test Kruskal - Wallis		0.61	0.17	0.10	0.27	
Interprétations	Pas de différence entre enclos et exclos	Pas de différence entre enclos et exclos	Pas de différence entre enclos et exclos	Pas de différence entre enclos et exclos	Pas de différence entre enclos et exclos	Pas de différence entre enclos et exclos

Annexe 9 : Tableaux de comparaison des concentrations en nutriments dans les feuilles fraîches et dans les aiguilles fraîches à la littérature (base de données TRY, Kattge, J., et al. 2020)



Chêne						
	Concentration d' <b>azote</b> dans les feuilles fraîches (%)		Concentration de <b>phosphore</b> dans les feuilles fraîches (mg/g)		Concentration de <b>potassium</b> dans les feuilles fraîches (mg/g)	
	Données	TRY	Données	TRY	Données	TRY
Moyenne	2.44	2.13	0.84	1.56	7.10	8.21
Médiane	2.48	2.12	0.78	1.41	7.03	6.30
Valeur min	1.98	0.71	0.46	0.70	4.22	5.39
Valeur max	2.96	4.94	2.12	3.60	12.33	15.82
Nombre de valeurs	135	1349	135	77	135	11



Pin						
	Concentration d' <b>azote</b> dans les aiguilles fraîches (g/kg)		Concentration de <b>phosphore</b> dans les aiguilles fraîches (g/kg)		Concentration de <b>potassium</b> dans les aiguilles fraîches (g/kg)	
	Données	TRY	Données	TRY	Données	TRY
Moyenne	15.83	13.27	0.99	1.29	6.05	3.99
Médiane	15.40	13.05	1	1.29	6.12	3.53
Valeur min	11.60	0.40	0.71	0.10	3.62	0.30
Valeur max	23.80	46.34	1.28	8.70	9.19	9.64
Nombre de données	125	2281	125	1650	125	54

Annexe 10 : Tableaux représentant les différentes variables environnementales sélectionnées par comparaison d'AIC en utilisant un modèle linéaire à effets mixtes (fonction lmer) pour chaque élément nutritif (les croix rouges sont les variables sélectionnées après avoir enlevé les corrélations entre les variables)

	<b>Abréviations des Variables sélectionnées</b>	<b>Signification des variables</b>
Chêne sessile et pin sylvestre	PTEAQU	<i>Pteridium aquilinum</i>
	MOLCAE	<i>Molinia caerulea</i>
	CALVUL	<i>Calluna vulgaris</i>
	RUBFRU	<i>Rubus fruticosus group.</i>
	GLocal.tot.ha	Surface terrière des arbres au total dans le voisinage en m <sup>2</sup> /ha
	Corg_prct	Carbone organique total dans le sol
	limons	Somme des limons fins et des limons grossiers totaux présents dans le sol
Pin sylvestre	DÉPÉRIS	Indice de dépérissement
	HOLMOL	<i>Holcus mollis</i>
	LONPER	<i>Lonicera periclymenum</i>
	proportion_chene	Nombre de chênes total présents autour de chaque pin
Chêne sessile	CALEPI	<i>Calamagrostis epigejos</i>
	DESCES	<i>Deschampsia cespitosa</i>
	proportion_pin_tot	Nombre de pins total présents autour de chaque chêne



lmer(Azote ~ PTEAQU + MOLCAE + CALVUL+ RUBFRU + CALEPI + DESCES + GLocal.tot.ha + proportion\_pin\_tot + Corg\_prc + limons + (1|(placette/parcelle)), data = ...)

<b>Azote</b>	AIC=-370.19 Azote ~ PTEAQU + CALVUL + GLocal.tot.ha + Corg_prc
<b>Carbone</b>	AIC=-108.39 Carbone ~ CALVUL + proportion_pin_tot + Corg_prc
<b>Calcium</b>	AIC=10.46 Calcium ~ PTEAQU + GLocal.tot.ha + proportion_pin_tot
<b>Potassium</b>	AIC=79.42 Potassium ~ MOLCAE + Corg_prc + limons
<b>Magnésium</b>	AIC=-172.22 Magnésium ~ RUBFRU + proportion_pin_tot + Corg_prc + limons
<b>Phosphore</b>	AIC=-338.66 Phosphore ~ MOLCAE + GLocal.tot.ha + proportion_pin_tot + Corg_prc + limons
<b>Ratio N/P</b>	AIC=-80.13 N/P ~ MOLCAE + proportion_pin_tot + Corg_prc
<b>Ratio N/K</b>	AIC=-575.09 N/K ~ PTEAQU + MOLCAE + Corg_prc
<b>Ratio K/Mg</b>	AIC=45.96 K/Mg ~ MOLCAE + CALEPI + GLocal.tot.ha + proportion_pin_tot + Corg_prc
<b>Ratio N/Ca</b>	AIC=-530.54 N/Ca ~ PTEAQU + GLocal.tot.ha + proportion_pin_tot
<b>Ratio N/Mg</b>	AIC=-196.27 N/Mg ~ GLocal.tot.ha + proportion_pin_tot + Corg_prc

	PTEAQU	MOLCAE	CALVUL	RUBFRU	CALEPI	DESCES	Glocal.tot.ha	Proportion_pin_tot	Corg_prc	Limons
Azote	×		×				×		×	
Carbone			×					×	×	
Calcium	×						×			
Potassium		×							×	
Magnésium				×				×	×	
Phosphore		×					×		×	
N/P		×							×	
N/K	×								×	
K/Mg							×	×	×	
N/Ca	×						×	×		
N/Mg							×	×	×	



lmer(Azote ~ DEPERIS + Corg\_prct + HOLMOL + LONPER + AGRSP + PTEAQU + MOLCAE + CALVUL + RUBFRU + proportion\_chene + GLocal.tot.ha + limons + (1|(placette/parcelle)), data = ...)

<b>Azote</b>	AIC=133.4 Azote ~ Corg_prct + PTEAQU + proportion_chene + limons
<b>Carbone</b>	AIC=360.45 Carbone ~ limons
<b>Calcium</b>	AIC=-119.43 Calcium ~ DEPERIS + Corg_prct + HOLMOL + PTEAQU + MOLCAE + RUBFRU
<b>Potassium</b>	AIC=6.37 Potassium ~ LONPER + PTEAQU + CALVUL
<b>Magnésium</b>	AIC=-391.92 Magnésium ~ Corg_prct + HOLMOL + LONPER + PTEAQU + CALVUL + proportion_chene
<b>Phosphore</b>	AIC=-429.05 Phosphore ~ LONPER + AGRSP + MOLCAE + CALVUL + limons
<b>Ratio N/P</b>	AIC=179.58 N/P ~ DEPERIS + Corg_prct + PTEAQU + CALVUL + proportion_chene + GLocal.tot.ha + limons
<b>Ratio N/K</b>	AIC=-83.17 N/K ~ Corg_prct + PTEAQU + CALVUL
<b>Ratio K/Mg</b>	AIC=192.77 K/Mg ~ PTEAQU
<b>Ratio N/Ca</b>	AIC=179.69 N/Ca ~ Corg_prct + HOLMOL + RUBFRU
<b>Ratio N/Mg</b>	AIC=332.36 N/Mg ~ Corg_prct + LONPER + CALVUL + GLocal.tot.ha

	Dépéris	HOLMOL	LONPER	AGRSP	PTEAQU	MOLCAE	CALVUL	RUBFRU	Proportion_chene	Glocal.tot.ha	Corg_prct	Limons
Azote					×						×	
Carbone												×
Calcium		×			×			×			×	
Potassium			×				×					
Magnésium		×	×		×		×		×		×	
Phosphore			×			×	×					
N/P	×				×							
N/K					×						×	
K/Mg					×							
N/Ca		×						×			×	
N/Mg			×								×	