



HAL
open science

Effets des bryophytes sur les microsites de régénération forestière en climat tempéré : implications pour la régénération naturelle de *Pinus sylvestris* et *Quercus petraea* en forêt mélangée

Laura Chevaux

► To cite this version:

Laura Chevaux. Effets des bryophytes sur les microsites de régénération forestière en climat tempéré : implications pour la régénération naturelle de *Pinus sylvestris* et *Quercus petraea* en forêt mélangée. Sciences de l'environnement. Université d'Orléans, ED : Santé, Sciences biologiques et Chimie du Vivant (SSBCV), 2022. Français. NNT: . tel-03740186

HAL Id: tel-03740186

<https://hal.inrae.fr/tel-03740186>

Submitted on 11 Jan 2023

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

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



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

UNIVERSITÉ D'ORLÉANS

ÉCOLE DOCTORALE Santé, Sciences Biologiques et Chimie du Vivant

Unité de Recherche Ecosystèmes Forestiers - INRAE

THÈSE présentée par : **Laura CHEVAUX**

soutenue le : **10 mars 2022**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'Université d'Orléans**
Discipline/ Spécialité : **Écologie**

Effets des bryophytes sur les microsites de régénération forestière en climat tempéré :

implications pour la régénération naturelle de *Pinus
sylvestris* et *Quercus petraea* en forêt mélangée.

THÈSE dirigée par :

M. Philippe Balandier
M. Anders Mårell

Directeur de Recherches, INRAE Clermont-Ferrand
Chargé de Recherches, INRAE Nogent-sur-Vernisson

RAPPORTEURS :

Mme Nicole Fenton
M. Jean-Claude Gégout

Professeure, UQAT Québec
Professeur, AgroParisTech Nancy (Président du Jury)

JURY :

M. Philippe Balandier
Mme Catherine Collet
Mme Nicole Fenton
M. Jean-Claude Gégout
M. Anders Mårell
M. Xavier Morin
M. Régis Fichot

Directeur de Recherches, INRAE Clermont-Ferrand
Chargée de Recherches, INRAE Nancy
Professeure, UQAT Québec
Professeur, AgroParisTech Nancy
Chargé de Recherches, INRAE Nogent-sur-Vernisson
Chargé de Recherches, CNRS Montpellier
Maître de Conférences, Université d'Orléans

Directeur de thèse
Examinatrice
Rapporteuse
Rapporteur
Encadrant
Examineur
Examineur

Résumé

L'ensemble des conditions environnementales nécessaires à la régénération forestière naturelle constitue un microsite favorable pour la germination des graines et la croissance des semis. Parmi ces microsites, les bryophytes terricoles représentent un support important, présent dans la quasi-totalité des écosystèmes. De plus, il a été montré que dans les forêts tempérées, les bryophytes ont un rôle important sur le recrutement de certaines plantes vasculaires. Les bryophytes terricoles, par l'expression de certains traits morphologiques comme la densité ou l'épaisseur du tapis, peuvent modifier les microsites disponibles pour la régénération en modulant les températures, l'humidité et l'accès aux nutriments du sol (théorie des filtres). Cependant, les interactions entre la régénération forestière arborée et les bryophytes restent méconnues. Afin de mieux comprendre les interactions entre les bryophytes et la régénération, nous avons étudié les effets généraux des strates de végétation et des bryophytes sur la régénération forestière naturelle dans un système causal (Modèle d'Équations Structurelles) sur un réseau national de placettes d'observation (Renecofor). Dans un deuxième temps, nous avons réalisé un suivi de régénération en forêt mélangée sur un réseau régional de placettes expérimentales (OPTMix) pour identifier les effets des bryophytes sur la croissance et la survie des semis de chêne sessile (*Quercus petraea*) et pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Nous avons également essayé d'évaluer les effets de deux espèces de bryophytes fonctionnellement différentes sur les conditions abiotiques du microsite en réalisant des suivis de température, d'humidité et de lumière in situ. Enfin, nous avons réalisé une expérimentation en conditions semi-contrôlées en serre pour suivre la germination et la croissance du chêne et du pin sur des tapis de bryophytes ainsi que sur le sol nu, en fonction de deux humidités atmosphériques et de deux humidités édaphiques. Nous montrons et discutons qu'en fonction de leurs traits fonctionnels (orthotrope ou plagiotrope), les différentes espèces de bryophytes n'ont pas le même effet sur l'installation, la croissance ou le taux de survie des semis. Les bryophytes peuvent avoir un effet de barrière physique mais jouent également un rôle sur l'humidité dans les microsites de régénération. Les bryophytes terricoles filtreraient différentes espèces arborées notamment selon la taille de leur graine.

Remerciements

Puisque réaliser une thèse seule est impossible, il est temps de remercier toutes les personnes qui m'ont aidée et soutenue, de près ou de loin, pendant toute ma thèse.

Je tiens tout d'abord à remercier mes encadrants de thèse Philippe Balandier et Anders Mårell pour tous leurs conseils avisés sans jamais m'imposer leurs idées, de m'avoir laissé toute l'autonomie que je demandais et fait confiance pendant ces trois ans.

Je voudrais également remercier mon comité de thèse, Maya Gonzalez, Vincent Boulanger, Fabien Laroche, Marion Gosselin, qui m'a guidé et conseillé avec bienveillance. Je tiens particulièrement à remercier Fabien de m'avoir guidé et accompagné dans les SEMs.

Je remercie les membres de mon jury de thèse d'avoir accepté de relire et d'évaluer mon travail.

Au final, j'aurai passé quatre ans à Nogent. Je tenais à remercier tous mes collègues, ceux que j'ai vu tous les jours, ceux que j'ai croisé. Citer toutes les personnes qui m'ont apporté du soutien reviendrait à remercier l'ensemble du personnel EFNO. Je suis très reconnaissante d'avoir partagé ce travail, mais pas seulement, avec autant de personnes différentes, de toutes les équipes. Merci d'avoir rendu ces quatre ans plus faciles.

Je voulais remercier Yann Dumas de m'avoir appris, avec autant d'entrain, toutes ces connaissances lorsque tu m'as accueillie dans le vaste monde des bryophytes. Merci d'avoir passé autant de temps à chercher, identifier, compter, trier, prélever, photographier autant de bryophytes.

De manière générale, je remercie l'ensemble de l'équipe FONA et particulièrement Adélie Chevalier de m'avoir accompagnée pour les suivis de terrain et d'avoir prêté main forte en serre. Merci également à Jean-Pierre Hamard d'avoir toujours été disponible pour toutes mes questions sur la régénération.

Je tenais à remercier l'équipe OPTMix et particulièrement à Nathalie Korboulevsky de m'avoir laissé utiliser le dispositif. Merci également à Thomas Perot et Sandrine Perret d'avoir été toujours réactifs.

Toutes les expérimentations en serre ou sur le terrain n'auraient pas été possible sans Camille Couteau. Merci d'avoir pris le temps pour les capteurs, les centrales et autres bricolages dignes des idées farfelues d'une thésarde. On demande toujours plus aux doctorants, en moins de temps, j'ai donc eu une chance incroyable de t'avoir pour m'aider sur presque tous les points de ma thèse.

Merci également à Loïc Cotel pour l'aide avec les sondes et d'avoir pris soin des bryophytes pendant le confinement. Merci à vous deux d'avoir été raisonnables quand j'hésitais à aller vivre en serre ou à tout brûler. Pour les suivis en serre, je remercie également Aurore Mignan qui m'a permis d'alléger mon planning pendant cette troisième année ! Merci à l'équipe Geedaaf, en particulier Vincent Bourlon et Stéphane Matz, sans qui je n'aurais eu ni serre ni graine !

Mon aventure nogentaise a commencé en stage, donc en finissant cette thèse, je tiens à remercier Yoan Paillet, qui m'a fait confiance en stage et m'a poussé à postuler à cette thèse. Tu as toujours eu l'air plus convaincu de mes capacités que moi-même.

Merci à Estelle Irazu, arriver en mars 2020 n'était clairement pas la meilleure idée pour mon premier encadrement de stage ! Je te remercie d'avoir tenu le coup, confinée sur le domaine, et pour l'ensemble de ton travail. Merci à Philippe Guillemard pour ce super serveur (et pour les pauses), tu m'auras fait gagner un temps précieux ! Merci à Guilhem Parmain d'avoir pris le temps de me former à l'utilisation de ce magnifique microscope, là aussi j'ai gagné un temps précieux. Merci à Sylvie Le Roux d'avoir toujours été bienveillante et si efficace. Merci à Hilaire Martin d'avoir pris soin de l'accueil et du suivi psychologique de tous les nouveaux arrivants.

J'ai évidemment une pensée pour Nadège Bonnot. Tu as maintenant l'habitude : je te remercie pour les pauses cafés. Mais je retiens de cette merveilleuse rencontre avec « Nédège » bien plus que ça, je te remercie d'avoir gardé ton humour, peut-être violent pour le reste du monde, mais qui s'accordait parfaitement à mon état d'esprit. Merci de ton soutien, de ton objectivité et d'avoir su m'éclairer sur Gérard, avant même que je ne le rencontre.

Je remercie Aurore Desgroux pour le soutien sans faille ! Merci d'avoir été là pendant les moments les plus difficiles de la thèse, et en dehors. A mon tour de te soutenir. Merci également à Jérémy Cours pour le soutien. Merci d'avoir partagé le stress, les angoisses, les JSA, le cinéma, le café et le chocolat. Je te souhaite beaucoup de réussite et un peu plus de gentillesse envers toi, même si tu n'as besoin de personne pour le premier. Je n'oublie pas ceux qui m'ont soutenu, même s'ils sont partis pour de nouvelles aventures. Merci à Nicolas, Ugoline, Tiffani, Ushma, Laura, Romain, et tous ceux qui ont permis à Nogent de rester vivant.

Parce que ceux qui m'ont soutenu ne sont pas toujours des collègues, je remercie Jeanne. Si un jour tu veux sortir de ta cave et braver l'inconscience de parler aux gens, je pense que tu pourrais faire une grande carrière dans le soutien psychologique des thésards ! Merci à Gaston et Paulette de m'avoir fait tenir pendant le premier confinement. Je remercie ma famille, notamment Julie qui est déjà passée par là ! Enfin et surtout, le meilleur pour la fin (les autres me pardonneront, je ne suis pas très objective), merci à Guillaume.

Enfin, je ne remercie pas Gérard.

Table des matières

Résumé	i
Remerciements	ii
Table des matières	iv
Liste des figures	viii
Liste des tableaux	xiii
Liste des illustrations	xvi
Introduction générale	1
Etat de l'art	7
1. <i>Régénération du matériel végétal :</i>	7
1. Le chêne sessile	8
2. Le pin sylvestre	9
2. <i>Les bryophytes :</i>	11
3. <i>Synthèse bibliographique sur les effets des bryophytes sur la régénération</i>	16
1. Notion de microsites favorables à la régénération (« safe site »):	16
2. Prise en compte des bryophytes dans l'étude des microsites favorables :	16
3. Différences selon les conditions de l'étude :	17
4. Différences selon l'espèce vasculaire étudiée :	19
5. Prise en compte des caractéristiques des espèces présentes :	21
4. <i>Conclusion – Effet des bryophytes sur les conditions abiotiques des microsites favorables à la régénération.</i>	25
5. <i>Problématique et hypothèses générales de la thèse.</i>	25
Chapitre 1 : Effets directs et indirects des strates de végétation et des bryophytes sur la régénération forestière - Direct and indirect effects of vegetation layers and bryophytes on forest regeneration	29
1. <i>Introduction</i>	29
2. <i>Methods</i>	33
1. Study site	33
2. Vegetation data	34
3. Climatic data	35
4. Plant traits	35

5. Statistical analyses	36
3. Results	37
4. Discussion	43
1. Main results :	43
2. Competition between vegetation layers:	44
3. Changes in plant community interactions by ungulates:	45
4. Interactions between bryophytes and tree seedlings:	45
5. Consideration of seed size in bryophyte-seed interactions:	46
6. Conclusion :	47

Chapitre 2 : Effets des bryophytes sur la survie et croissance de la régénération de *Pinus sylvestris* et *Quercus petraea* en forêt mélangée d'Orléans : **48**

1. Introduction	48
2. Méthodes	50
1. Le dispositif OPTMix	50
2. Suivis de régénération sur OPTMix	53
3. Calculs des indices	54
4. Analyses des données	55
3. Résultats	56
1. Taux d'accroissement :	56
❖ Semis de la première classe de hauteur	60
❖ Semis de la deuxième classe de hauteur	62
2. Taux de survie	63
❖ Semis de la première classe de hauteur	65
4. Discussion	68

Chapitre 3 : Identifier les conditions microclimatiques dans les tapis de bryophytes qui pourraient avoir un rôle sur la régénération: **71**

Préambule	71
1. Introduction	73
2. Méthodes	75
1. Suivis sur le dispositif OPTMix :	75
2. Mesures de lumières au-dessus du tapis de bryophytes	76
3. Suivis de températures et d'humidité relative de l'air au niveau du tapis de bryophytes.	77
4. Evaporation de bryophytes morphologiquement différentes : <i>Scleropodium purum</i> et <i>Polytrichum formosum</i>	78
5. Prélèvement et traitement des échantillons pour les mesures de biomasse et LAI:	79

6.	Traitement pour les mesures de LAI : _____	80
7.	Calculs du LAI : _____	83
8.	Analyses statistiques _____	84
3.	<i>Résultats</i> _____	84
1.	Statistiques descriptives _____	84
2.	Biomasse et LAI _____	85
3.	Eclairement relatif _____	87
4.	Températures _____	88
5.	Humidité relative de l'air _____	90
6.	Evaporation _____	93
4.	<i>Discussion</i> _____	95
1.	Surface foliaire et biomasse _____	95
2.	Suivis des conditions abiotiques _____	96
3.	Evaporation _____	97
4.	Conclusion _____	99

Chapitre 4 : Identifier les effets des bryophytes sur la régénération et l'installation des semis (*ex situ*) _____ 101

***Préambule* _____ 101**

1. *Introduction* _____ 103

2. *Méthodes* : _____ 105

1.	Choix des espèces de bryophytes : _____	105
2.	Dispositif expérimental : _____	106
3.	Suivis des mesures _____	108
4.	Analyses statistiques _____	110

3. *Résultats* _____ 110

1.	Analyses multivariées pour le choix des espèces _____	110
2.	Suivis de germination en fonction des tunnels _____	113
3.	Croissance des semis en fonction des tunnels _____	115
4.	Survie des semis en fonction des tunnels _____	117
5.	Germination en fonction de l'humidité réelle _____	119
6.	Hauteur des semis en fonction des conditions abiotiques réelles _____	120

4. *Discussion* _____ 123

1.	Les bryophytes comme barrière physique pour la germination des espèces à petites graines: _____	123
2.	Hypothèse du gradient de stress: _____	125
3.	Apports et limites des expérimentations en conditions semi-contrôlées : _____	126

Discussion générale, perspectives, conclusion	128
1. <i>Rappel des hypothèses de travail et synthèses des résultats</i>	128
2. <i>Intérêts de la prise en compte des bryophytes dans les études sur la régénération forestière naturelle</i>	129
3. <i>Limites et autres facteurs à intégrer pour une meilleure compréhension des effets des bryophytes :</i>	132
4. <i>Implications pour l'étude des échecs de la régénération forestière naturelle</i>	135
5. <i>Apports méthodologiques de l'étude</i>	137
6. <i>Perspectives</i>	138
7. <i>Conclusion</i>	140
Références	142
Annexe 1 : Tableau des valeurs réelles de densité (nombre de tiges, surface terrière, RDI) :	166
Annexe 2 : Mesures d'évaporation sur les tapis de bryophyte et sur le sol nu enregistrées grâce à la chambre de transpiration	167
Annexe 3 : étalonnage des capteurs de lumière	169
Annexe 4 : analyse des eaux	170
Annexe 5 : étalonnage sondes d'humidité	172

Liste des figures

- Figure 1** – Schéma simplifié des filtres d'assemblage et des processus structurant les communautés végétales. Adaptée de Lortie et al. 2004. _____ 3
- Figure 2** - Schéma de synthèse du renouvellement et les blocages associés. Adapté de Pausas et al. 2009. _____ 7
- Figure 3** – Dessin de la germination du chêne sessile (*Quercus petraea*). Dessin par L. Chevaux _____ 8
- Figure 4** – Dessin de la germination du pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Dessin par L. Chevaux. _____ 10
- Figure 5** - Arbre phylogénétique des trois clades des bryophytes au sens large adapté de (Stanton and Reeb, 2016) : les anthocerotophytes, les marchantophytes et enfin les bryophytes stricto sensu. Pour chaque famille, un exemple est donné avec une photo pour illustrer la diversité d'espèces et de formes. _____ 11
- Figure 6** - Schéma d'organisation générale pour un exemple de bryophyte : *Polytrichum formosum*. _____ 12
- Figure 7** – Arbre phylogénétique présentant les innovations pour les gamétophytes (barres grises) et pour les sporophytes (barres noires). Adapté de Harrison, 2017. _____ 13
- Figure 8** - Schéma simplifié des deux types de croissance différents : à gauche les acrocarpes, à droite les pleurocarpes. _____ 14
- Figure 9** - Schéma conceptuel de l'organisation générale de la thèse et des différents chapitres. En noir, les principales hypothèses testées dans chaque chapitre. _____ 28
- Figure 10** - General hypothesis diagram. We hypothesize that climate have direct effects on regeneration but also cascade through the different vegetation layers. _____ 32
- Figure 11** - Results of the structural equation modeling for the unfenced plots. Rounds represent latent variables and squares are observed variables. Green arrows are positive effects while red arrows are negative effects. Hum = Humidity; Hum.m = average of humidities; Arbu = shrub layer; A.IC = Competitiveness Index for the shrub layer; Peup = Stand; Tr= Transmittance;

Temp = temperatures; Temp.m = average of temperatures. Herb. = Herbaceous layer; H.IC = Herbaceous layer competitiveness index; Bryo. = Bryophytes; B.I.L = Bryophyte shoot length index; b.IC = Bryophyte competitiveness index; B.rec = Bryophyte cover; Rege. pg = small seedling regeneration; C.pg = small seedling cover; R.pg = small seedling richness; Rege. gg = large seedling regeneration; C.gg = large seedling cover; R.gg = large seedling richness. __ 40

Figure 12 - Results of the structural equation modeling for the fenced plots. Rounds represent latent variables and squares are observed variables. Green arrows are positive effects while red arrows are negative effects. Hum = Humidity; Hum.m = average of humidities; Arbu = shrub layer; A.IC = Competitiveness Index for the shrub layer; Peup = Stand; Tr = Transmittance; Temp = temperatures; Temp.m = average of temperatures. Herb. = Herbaceous layer; H.IC = Herbaceous layer competitiveness index; Bryo. = Bryophytes; B.I.L = Bryophyte shoot length index; b.IC = Bryophyte competitiveness index; B.rec = Bryophyte cover; Rege. pg = small seedling regeneration; C.pg = small seedling cover; R.pg = small seedling richness; Rege. gg = large seedling regeneration; C.gg = large seedling cover; R.gg = large seedling richness. __ 41

Figure 13 - Results of significance tests for a) unfenced plots and b) fenced plots. Temp. = Temperatures; Hum. = Humidity; Arbu. = Shrub layer; Bryo. = Bryophytes; Herb. = Herbaceous layer; Peup. = Stand; Rege.pg = Regeneration of small-seeded seedlings; Rege.gp = Regeneration of large-seeded seedlings. _____ 42

Figure 14 - Localisation des parcelles du dispositif expérimental OPTMix en forêt domaniale d'Orléans - Massif de Lorris - les Bordes. _____ 51

Figure 15 - Organisation de chaque site du dispositif OPTMix présentant trois composition de peuplement (pin pur, chêne pur, mélange), deux densités de peuplement (conservatrice et dynamique), et trois modalités d'herbivorie (ouverte, fermée, sélective). Cet ensemble de 11 placettes est répété trois fois. Adaptée de Korboulewsky et al. 2015. _____ 52

Figure 16 - Effets du recouvrement (en cm²) des bryophytes, total et plagiotropes ou orthotropes, sur l'accroissement des semis de chênes et des semis de pin en fonction de la modalité d'herbivorie. A) et B) Taux d'accroissement sur l'ensemble des semis. C) et D) Taux d'accroissement des semis de la première classe de hauteur. _____ 58

Figure 17 - Taux d'accroissement (en cm) en fonction de la hauteur (en cm) initiale des semis. En rouge, les semis de pins et en vert les semis de chênes. En pointillé rouge : limite entre la

première et la deuxième classe de hauteur pour les pins. En pointillés vert : limite entre la première et la deuxième classe de hauteur pour les chênes. _____ 59

Figure 18 - Effets du recouvrement (en cm²) des bryophytes, total et plagiotropes ou orthotropes, sur la survie des semis de pin et de chêne, en fonction de la classe de hauteur et de la modalité d'herbivorie. A) survie de l'ensemble des semis. B), C) et D) effets sur la survie de la première classe de hauteur des semis. _____ 67

Figure 19 - Schéma synthétique des différentes étapes. 1) les tapis de bryophytes de 100 cm² sont récoltés grâce à un emporte-pièce 2) les tapis sont lavés, puis les individus sont triés 4 en catégories : morts, vivants entiers, cassés et autres espèces. 3) L'ensemble des catégories est pesé. 4a) Parmi les individus entiers, nous échantillons aléatoirement 10 individus pour les mesures de surface foliaire au microscope. 4b) Le reste des individus et les trois autres catégories sont mis à l'étuve à 40°C pendant 48h, puis pesés pour la biomasse sèche. _____ 81

Figure 20 - Suivis lumière pendant 24h sur les trois placettes étudiées. En gras, les données issues du capteur au point à découvert servant de référence, les autres courbes correspondent aux capteurs auto-nivelant sur les trois surfaces étudiées : *P.formosum*, *S.purum* et sol nu. _ 87

Figure 21 - Suivis des températures moyennes (en °C) issues des thermo-hygromètres installés sur les surfaces étudiées sur le dispositif OPTMix de juillet à octobre ; PF = *Polytrichum formosum*, SN = Sol nu et SP = *Scleropodium purum*. _____ 88

Figure 22 - Suivis de l'humidité relative moyenne issue des thermo-hygromètres installés sur les surfaces étudiées sur OPTMix de juillet à octobre ; PF = *Polytrichum formosum*, SN = Sol nu et SP = *Scleropodium purum* _____ 90

Figure 23 - Différence d'humidité moyenne entre les surfaces sur les trois placettes OPTMix : PF = *Polytrichum formosum* ; SN = Sol nu ; SP = *Scleropodium purum* _____ 91

Figure 24 - Différence d'évaporation en fonction des dates et des placettes. Les couleurs correspondent aux surfaces : PF = *Polytrichum formosum*; SN = sol nu et SP = *Scleropodium purum* _____ 93

Figure 25 - Evapotranspiration (mm/s) du *P.formosum*, du *S.purum* et du sol nu pour l'ensemble des sessions de mesures en fonction de la lumière (W/m²). _____ 94

Figure 26 - Schéma simplifié des modalités et des répétitions pour l'expérimentation en serre.

106

Figure 27 - Plan simplifié de la disposition en serre. Au total, 240 pots sont répartis dans quatre tunnels avec deux modalités d'humidité atmosphérique et deux modalités d'humidité édaphique.

109

Figure 28 - Analyse des correspondances multivariées pour les valeurs d'Ellenberg pour la lumière.

111

Figure 29 – Analyse des correspondances multivariées sur la forme de vie (LF1) : Cu = Cushion ; De = Dendroid ; Ms = Mat smooth ; Tf = Turf ; Tuft ; Weft. En vert, les espèces trouvées dans le suivi de 2017

112

Figure 30 – Moyenne du nombre de graines germées pour chaque essence en fonction des quatre tunnels, et des surfaces étudiées : PolFor = *P.formosum* ; SclPur = *S.purum* et Sol nu. He- : humidité édaphique de 30 à 40%, He+ : humidité édaphique de 70 à 80%, Ha- : humidité atmosphérique de 50%, Ha+ : humidité atmosphérique de 70%. Les figures sont classées du tunnel le plus sec à droit jusqu'à l'environnement le plus humide à gauche.

113

Figure 31 - Evolution du nombre de graines germées tout au long des expérimentations pour chaque essence en fonction des quatre tunnels et des surfaces étudiées : PolFor = *P.formosum* ; SclPur = *S.purum* et Sol nu. He- : humidité édaphique de 30 à 40%, He+ : humidité édaphique de 70 à 80%, Ha- : humidité atmosphérique de 50%, Ha+ : humidité atmosphérique de 70%. Les figures sont classées du tunnel le plus sec à droit jusqu'à l'environnement le plus humide à gauche.

114

Figure 32 - Hauteur moyenne des semis (en mm) pour chaque essence en fonction des quatre tunnels et des surfaces étudiées : PolFor = *P.formosum* ; SclPur = *S.purum* et Sol nu. He- : humidité édaphique de 30 à 40%, He+ : humidité édaphique de 70 à 80%, Ha- : humidité atmosphérique de 50%, Ha+ : humidité atmosphérique de 70%. Les figures sont classées du tunnel le plus sec à droit jusqu'à l'environnement le plus humide à gauche.

115

Figure 33 - Evolution de la hauteur des semis (en mm) tout au long de l'expérimentation pour chaque essence en fonction des quatre tunnels et des surfaces étudiées : PolFor = *P.formosum* ; SclPur = *S.purum* et Sol nu. He- : humidité édaphique de 30 à 40%, He+ : humidité édaphique de 70 à 80%, Ha- : humidité atmosphérique de 50%, Ha+ : humidité atmosphérique de 70%.

Les figures sont classées du tunnel le plus sec à droit jusqu'à l'environnement le plus humide à gauche. _____ 116

Figure 34 – Courbes de Kaplan-Meier correspondant à la survie des semis en fonction des tunnels et des surfaces étudiées : PF = *P.formosum* ; SP = *S.purum* et SN = Sol nu. He- : humidité édaphique de 30 à 40%, He+ : humidité édaphique de 70 à 80%, Ha- : humidité atmosphérique de 50%, Ha+ : humidité atmosphérique de 70%. Les figures sont classées du tunnel le plus sec en haut jusqu'à l'environnement le plus humide en bas. _____ 118

Figure 35 - Hauteur des semis de pin (en mm) en fonction de l'humidité atmosphérique (%) mesurées par les thermo-hygromètres. _____ 121

Figure 36 - hauteur des semis de chêne (en mm) en fonction de l'humidité atmosphérique (%) mesurées par les thermo-hygromètres. _____ 122

Figure 37 - Schéma global simplifié des résultats significatifs du chapitre : a) les résultats pour les pins et b) les résultats pour les chênes. Les flèches vertes représentent un effet positif alors que les flèches rouges indiquent un effet négatif. Les traits en gras représentent les effets des bryophytes sur les interactions. Temp. = températures ; PolFor = tapis de *P.formosum* et SclPur = tapis de *S.purum*. _____ 124

Figure 38 - Schéma récapitulatif des traits fonctionnels, des mécanismes et des effets impliqués dans les interactions entre les bryophytes, les ongulés et la régénération forestière naturelle. Ces conclusions découlent directement des résultats des différents chapitres et des résultats déjà publiés dans la littérature _____ 141

Figure 39 - Exemple d'une mesure d'évaporation avec la chambre de transpiration sur une surface de bryophyte le 17 juillet 2020 sur la placette 108_1 (densité forte). Ici l'exemple d'un tapis de *Scleropodium purum*. _____ 167

Figure 40 - Exemple d'un enregistrement d'évaporation pour l'ensemble des substrats étudiés sur la placette 57_1 (densité moyenne), le 17 juillet 2020. PF = *Polytrichum formosum* ; SP = *Scleropodium purum* ; SN = Sol nu. _____ 168

Liste des tableaux

Table 1 - Results of generalized linear mixed models for large- and small-seeded seedling cover, large- and small-seeded seedling richness. CI bryo = bryophyte competitiveness index, LI bryo = bryophyte shoot length index, and BC = bryophyte cover. _____ 43

Tableau 2 - Résultats des statistiques descriptives sur les placeaux étudiés. Nb semis = Nombre de semis total ; Moy Rec B = Moyenne de recouvrement en bryophytes en cm² ; Richesse B = richesse spécifique de bryophytes totale ; Moy Abr P = Moyenne d'abondance relative de bryophytes plagiotropes ; Moy Abr O = Moyenne d'abondance relative de bryophytes orthotropes. _____ 56

Tableau 3 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes sur le taux d'accroissement des semis de chêne et de pin : Herb O = Exclos ; Rec tot B = Recouvrement total de bryophytes ; Rec tot V = Recouvrement total de vasculaire ; Ab P = abondance de bryophytes plagiotropes ; Ab O = abondance de bryophytes orthotropes ; Rec O = Recouvrement des bryophytes orthotropes ; Rec P = Recouvrement des bryophytes de plagiotropes. _____ 57

Tableau 4 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes sur le taux d'accroissement des semis de chêne et de pin de la première classe de hauteur : Herb O = Exclos ; Rec tot B = Recouvrement total de bryophytes ; Rec tot V = Recouvrement total de vasculaire ; Ab P = abondance de bryophytes plagiotropes ; Ab O = abondance de bryophytes orthotropes ; Rec O = Recouvrement des bryophytes orthotropes ; Rec P = Recouvrement des bryophytes plagiotropes. _____ 61

Tableau 5 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes sur le taux d'accroissement des semis de chêne et de pin de la deuxième classe de hauteur : Herb O = Exclos ; Rec tot B = Recouvrement total de bryophytes ; Rec tot V = Recouvrement total de vasculaire ; Ab P = abondance de bryophytes plagiotropes ; Ab O = abondance de bryophytes orthotropes ; Rec O = Recouvrement des bryophytes orthotropes ; Rec P = Recouvrement des bryophytes plagiotropes _____ 62

Tableau 6 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes sur le taux de survie des semis de chêne et de pin : Herb O = Exclos ; Rec tot B = Recouvrement total de bryophytes ; Rec tot V = Recouvrement total de vasculaire ; Ab P = abondance de bryophytes plagiotropes ; Ab O

= abondance de bryophytes orthotropes ; Rec O = Recouvrement des bryophytes orthotropes ;
Rec P = Recouvrement des bryophytes plagiotropes. _____ 64

Tableau 7 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes sur le taux de survie des semis de chêne et de pin en fonction de la classe de hauteur : Herb O = Exclos ; Rec tot B = Recouvrement total de bryophytes ; Rec tot V = Recouvrement total de vasculaire ; Ab P = abondance de bryophytes plagiotropes ; Ab O = abondance de bryophytes orthotropes ; Rec O = Recouvrement des bryophytes orthotropes ; Rec P = Recouvrement des bryophytes de plagiotropes. _____ 66

Tableau 8 - Statistiques descriptives pour les données abiotiques à l'échelle des placettes OPTMix étudiées. L'indice de densité relative (RDI), la surface terrière et l'éclairement relatif (ER) moyens sont calculés grâce aux relevés OPTMix de 2020. La température, l'humidité et l'évaporation (ET) moyens ont été calculés grâce aux capteurs installés pour cette étude. __ 85

Tableau 9 - Résultats des mesures de biomasses et de LAI pour les deux espèces de bryophytes étudiées. _____ 86

Tableau 10- Résultats des ANOVA pour les températures enregistrées par les thermo-hygromètres sur OPTMix. Surface x Placette : interaction entre la surface (*P.formosum*, *S.purum* et sol nu) et la placette. _____ 89

Tableau 11 - Résultats des ANOVA pour l'humidité relative enregistrée par les thermo-hygromètres sur OPTMix _____ 92

Tableau 12 - Résultats des deux modèles de survie pour chaque essence, en fonction des tunnels et des substrats. PolFor = modalité *P.formosum* ; SclPur = *S.purum*. _____ 117

Tableau 13 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes pour la germination en fonction des deux essences. Hum. Atm. = humidité atmosphérique réelle, Hum.atm.x PolFor = Interaction entre l'humidité atmosphérique et la modalité *Polytrichum formosum*, Hum.atm.xSclPur = Interaction entre l'humidité atmosphérique et la modalité *Scleropodium purum*. _____ 119

Tableau 14 - Résultats du modèle linéaire généralisé mixte pour la hauteur des semis de pin _____ 121

Tableau 15 - Résultats du modèle linéaire généralisé mixte pour la hauteur des semis de chêne.

122

Tableau 16 - Coefficients de conversion (k) à appliquer aux capteurs PAR SOLEMS pour obtenir la quantité de photon par unité de surface et de temps ($\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$). Nb obs. : nombre d'enregistrements utilisé pour la régression. k : coefficient de conversion. σ k : erreur standard associée au coefficient k. σ res. : écart-type résiduel de la régression. R2 aj. : R2 ajusté. ___ 169

Tableau 17 - L'étalonnage des sondes d'humidité a été réalisé en mars 2021 avant l'expérimentation en serre. X étant l'humidité indiquée par la sonde. Toutes les valeurs du chapitre 4 ont été corrigées. _____ 172

Liste des illustrations

- Photo 1** - Renecofor oak plots (departments 18 and 54) during the 2010 monitoring. On the left picture, we can see the fenced plots. The decameter indicates the strip to be prospected. Photo by R.Chevalier..... 34
- Photo 2** - A gauche : station météorologique, regroupant la centrale d'acquisition et les capteurs de lumière et d'humidité, installée sur une placette ouverte en mélange (Photo C. Couteau). A droite : placeau de régénération en placette ouverte en pur pin pendant les suivis de régénération 2019 (Photo L. Chevaux). 53
- Photo 3** - A gauche, installation d'un capteur de lumière auto-nivelant au-dessus d'un tapis de *Polytrichum formosum*. A droite, installation d'un thermo-hygromètre, attaché pour éviter le déplacement ou la perte du capteur, dans un tapis de *Polytrichum formosum*..... 76
- Photo 4** - Chambre de transpiration « mobile » pendant une mesure de transpiration d'un tapis de *Scleropodium purum*. 77
- Photo 5** - A gauche, placement de l'emporte-pièce pour prélever un carré de *Scleropodium purum*. A droite, placeau de régénération après prélèvement d'un carré de *Polytrichum formosum*..... 79
- Photo 6** - En haut, feuilles de *Polytrichum formosum* préparées pour mesures de surface. En bas, les surfaces identifiées par couleur grâce au microscope numérique. Les surfaces sont comptées et leur aire mesurée pour les calculs d'estimation du LAI..... 82
- Photo 7** - Coupe de *Polytrichum formosum* pour visualiser la structure en lamelles (Photo par Yann Dumas)..... 95
- Photo 8** - Coupe transversale de tige de *Polytrichum formosum*. Au centre, les cellules hydroïdes présentent une paroi plus épaisse (Photo par Y. Dumas) 98
- Photo 9** - Observations d'un tapis de *S.purum* : A gauche ; test d'un thermo-hygromètre initialement placé pour des tests de capteurs. Le tapis est considéré comme mort. A droite ; sous le thermo-hygromètre, le *S.purum* a survécu. 102

Photo 10 - A gauche : exemple de l'intérieur d'un tunnel. Au milieu, un conduit percé pour propagé la brumisation. A droite : vue de l'extérieur entre deux tunnels. Les tunnels sont réalisés en serre, sous une ombrière, en bâche horticole..... 107

Photo 11 - Exemple d'un pot de *Polytrichum formosum*. A gauche : après plusieurs mois de récolte. A droite : avant le lancement de l'expérimentation, les tapis ont été retailés et un thermo-hygromètres ainsi qu'une sonde d'humidité du sol ont été placés. 108

Photo 12 - Semis de pin sylvestre dans un tapis de *Polytrichum formosum*. Malgré la germination et la croissance du semis, la racicule n'a pas atteint le sol. 134

Introduction générale

La forêt est une des plus importantes sources de services écosystémiques (Thuiller, 2007). Cependant, dans le contexte actuel de changement climatique, le maintien de la dynamique à long terme des peuplements forestiers est un défi majeur pour les gestionnaires forestiers. Ce maintien de la dynamique passe par une étape de renouvellement des peuplements forestiers. L'ensemble des mécanismes naturels, permettant de renouveler les forêts, est défini par la notion de régénération forestière. La régénération dite naturelle est la faculté d'un écosystème à se reconstituer spontanément, après la destruction totale ou partielle du couvert, à partir des graines (semences) des arbres adultes déjà présents. Lorsque les conditions sont favorables (fructification, conditions de germinations), la régénération naturelle permet de recréer un peuplement adapté aux conditions locales et moins vulnérable aux changements climatiques que des essences allochtones. Cependant, la régénération forestière naturelle peut faire face à des blocages dont les causes sont multiples : faible fructification, concurrence de la végétation, sécheresse, manque de lumière par fermeture du couvert, dégâts par les ongulés... De plus, ces blocages sont souvent en interactions les uns avec les autres. En sylviculture, la régénération forestière peut également qualifier l'ensemble des techniques sylvicoles utilisées pour aider le renouvellement des peuplements forestiers. Pour les sylviculteurs, la régénération du matériel végétal se fait par multiplication végétative, incluant le rejet à partir de souches dans le cas du taillis simple ou du taillis sous futaie, ou par la germination de graines. La régénération est alors naturelle, semi-naturelle ou assistée si des travaux de sylviculture facilite l'installation spontanée des graines (préparation du sol). Toutefois, la régénération forestière naturelle est favorisée car elle s'inscrit dans une continuité écologique et permet de réduire les coûts pour les gestionnaires. Dans les forêts publiques françaises, la régénération forestière naturelle, plutôt que la plantation, est privilégiée dans 80 % des cas.

Parmi les peuplements forestiers français, les forêts mélangées (mélanges d'essences feuillues ou résineuses) montrent différents intérêts pour des aspects socio-économiques car elles peuvent montrer une plus grande productivité (Jactel et al., 2018; Morin et al., 2011; Vilà et al., 2013), pour des aspects de politiques publiques notamment en mesure de gestion face aux changements climatiques (Legay et al., 2008), ou encore pour des aspects de conservation et de préservation de la biodiversité. En effet, une plus grande diversité en essences offrirait d'avantages de services écosystémiques (Gamfeldt et al., 2013) et une plus grande diversité d'espèces de la faune et de la flore offrirait une plus grande résistance aux ravageurs (Jactel and

Brockerhoff, 2007). En France métropolitaine, les peuplements mélangés sont présents en majorité dans le Nord-Est et sont majoritairement un mélange chênaie-charmaie (Morneau et al., 2008). De plus, le mélange Chênes-Pins est le premier mélange mixte, c'est à dire en peuplement mélangé feuillus-conifères, représentant 420 000 ha sur toute la France (Morneau et al., 2008).

Afin d'identifier l'ensemble des mécanismes impliqués dans la régénération forestière et les blocages associés, il est nécessaire de comprendre les théories et concepts d'assemblage des communautés forestières. Dans les communautés végétales, les plantes interagissent entre elles de différentes façons entraînant des effets négatifs par la compétition ou des effets positifs par la facilitation. Parmi les interactions à effets négatifs, la compétition interspécifique est une interaction entre des espèces différentes qui s'inhibent mutuellement. L'augmentation de l'abondance d'une espèce entraîne une baisse du taux de croissance de l'autre espèce. Cette compétition pour une même ressource représente une force majeure déterminant l'abondance des espèces, et ainsi la structure des communautés (Tilman, 2007). Deux types de compétition sont reconnus : la compétition par exploitation, se produisant lorsqu'une espèce utilise une ressource réduisant ainsi sa disponibilité pour les autres espèces (par exemple compétition pour l'eau), et la compétition par interférence qui se produit quand une espèce prive une autre espèce d'accès à une ressource limitante (par exemple blocage de l'accès à la lumière). La première se produit lorsque les ressources sont insuffisantes pour les individus des deux espèces, alors que la compétition par interférence peut se produire même quand la ressource est en quantité suffisante. D'autre part, la facilitation se rapporte à une interaction positive d'une espèce qui favorise la germination, la croissance ou le développement d'une autre espèce (Callaway, 1995).

La communauté est une structure hétérogène où des espèces apparaissent et coexistent. La théorie de la coexistence des espèces est basée sur une combinaison de mécanismes régissant la structure des communautés (Kuang and Chesson, 2010). La théorie des assemblages des communautés comprend les processus qui déterminent le nombre et les espèces vivant dans une localité particulière (Wheeler et al., 2011). Les concepts d'assemblage des communautés supposent que la dynamique et la composition des communautés, de l'échelle locale à l'échelle mondiale, sont influencées par les effets combinés des filtres environnementaux, des interactions biotiques et des processus neutres (Götzenberger et al., 2012; Zobel, 1997). La cooccurrence d'espèces végétales d'une communauté est le résultat d'un assemblage d'espèces ayant franchi plusieurs filtres environnementaux (Keddy, 1992). L'intégration des filtres

biotiques et abiotiques permet d'illustrer les mécanismes responsables de l'organisation d'une communauté (**Figure 1**). A partir d'un pool régional d'espèces, plusieurs filtres ont été décrits pour arriver à un assemblage local d'espèces ; le filtre de dispersion, le filtre environnemental et le filtre biotique. Ce dernier comprend l'ensemble des interactions entre espèces. En ce sens, la structure des communautés végétales n'est pas seulement liée aux conditions abiotiques tolérées par les espèces, mais également aux interactions entre elles (Lortie et al., 2004). L'ensemble des filtres varie selon l'espace et le temps, créant des difficultés pour les répertorier et pour établir des schémas généraux de l'assemblage des communautés (Keddy, 1992; Lortie et al., 2004). A une échelle régionale, les filtres peuvent être des processus stochastiques, liés à des événements biogéographiques ou à des limites de dispersion (Forey et al., 2010; Lortie et al., 2004). A l'échelle locale, les filtres intervenant dans l'assemblage des communautés sont liés aux interactions biotiques et abiotiques (Lortie et al., 2004; Roscher et al., 2009; Zobel, 1997). Les filtres engendrent l'adaptation des espèces se traduisant par des variations de leurs

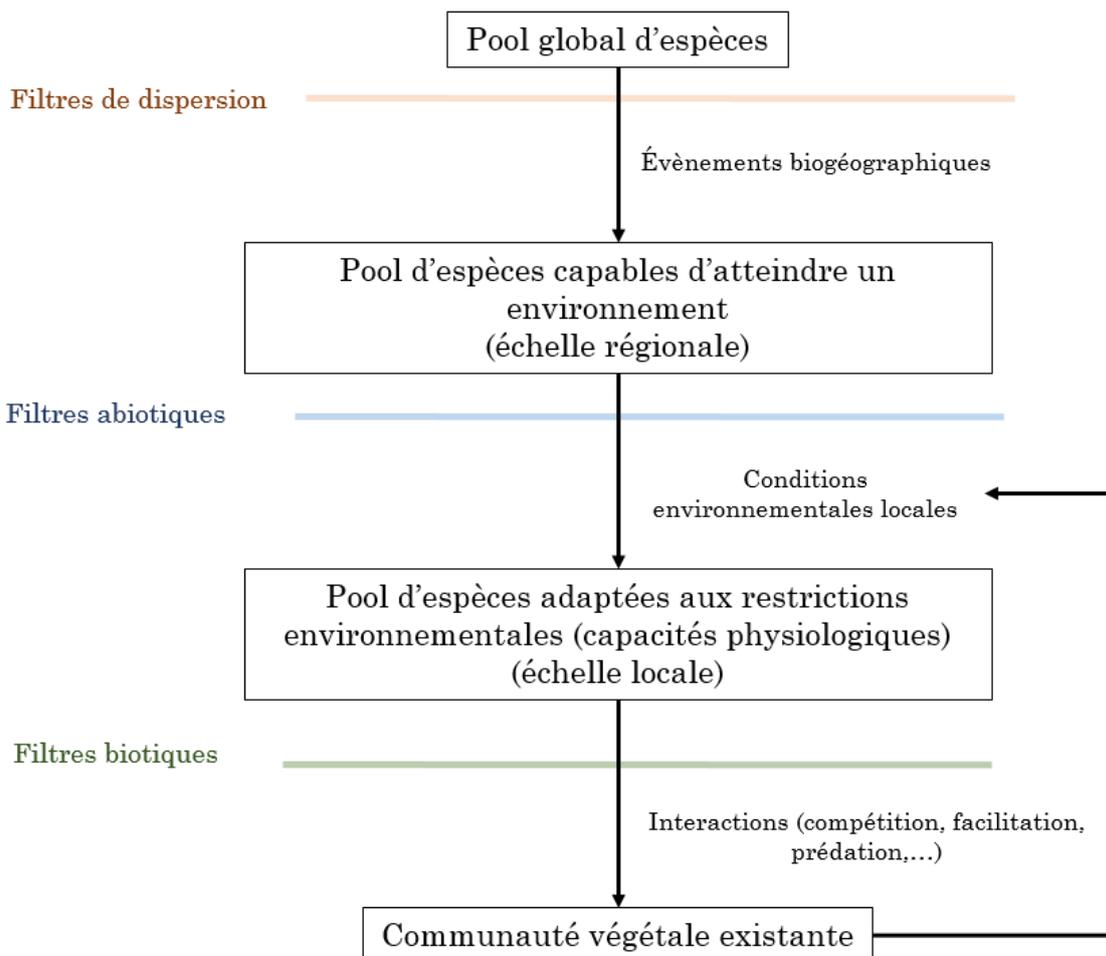


Figure 1 – Schéma simplifié des filtres d'assemblage et des processus structurant les communautés végétales. Adaptée de Lortie et al. 2004.

caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques regroupés sous le terme de traits fonctionnels (Gross et al., 2010; Liancourt et al., 2009). Les traits fonctionnels sont définis comme toute caractéristique morphologique, phénologique ou physiologique qui peut être mesurée au niveau individuel sans référence à l'environnement ou à tout autre niveau d'organisation, et qui affecte indirectement la condition physique par son effet sur les performances (Violle et al., 2007). Les compromis entre les différents traits fonctionnels fournissent une base essentielle expliquant la coexistence des espèces en permettant des stratégies écologiques différentes par des valeurs de traits divergentes entre les espèces coexistantes (Tilman, 2000). L'étude des traits est indispensable pour comprendre les interactions au sein des communautés et des écosystèmes et particulièrement sur les liens entre les traits physiologiques des plantes et la nature des interactions biotiques (Wardle et al., 1998). L'intensité des interactions se reflète par une modification dans la valeur des traits fonctionnels. Une communauté d'espèce peut alors être définie comme un assemblage d'espèces dont l'organisation, c'est-à-dire la distribution, la composition ou la structure, est déterminée par des interactions abiotiques (température, humidité, topographie), biotiques (facilitation, compétition) et des régimes de perturbation (Callaway and Walker, 1997; Gaudet and Keddy, 1988; Lortie et al., 2004).

La niche écologique est définie selon Hutchinson (1957) comme l'ensemble des conditions biotiques et abiotiques où une espèce peut persister (Wiens et al., 2010). Les niches fondamentales sont les niches potentielles occupées en l'absence de compétition. La théorie des niches écologiques stipule que la première cause de compétition interspécifique est le chevauchement dans les ressources utilisées. Des espèces ayant des niches fondamentales similaires seraient fortement en compétition. Cette interaction compétitive peut entraîner un déplacement écologique, par lequel une ou les deux espèces déplacent ou réduisent leur niche jusqu'à ce que la coexistence devienne possible, ou l'exclusion d'une des espèces (principe d'exclusion compétitive ou principe de Gauss) (Connell, 1980; Schoener, 1974). De plus, selon le stade de développement de l'espèce végétale, la niche écologique peut varier. La niche de régénération dépend de la capacité des semis à tolérer les conditions abiotiques locales et la disponibilité de microsites (Grubb, 1977).

La définition de la niche de régénération d'une essence détermine alors sa capacité de recrutement. En effet, le recrutement est défini comme le succès d'une espèce dans une communauté végétale. Les premiers stades de développement des plantes sont plus sensibles que les stades adultes notamment aux changements climatiques. Ils représentent donc un goulot

d'étranglement important au recrutement (Dalglish et al., 2010; Fay and Schultz, 2009; Lloret et al., 2004). Parmi ces premiers stades, la régénération est le stade le plus sensible du développement d'une plante (Kitajima and Fenner, 2000). La régénération est une succession de quatre étapes : la fructification, la dispersion et le stockage des graines, la germination des graines, et enfin l'installation et le développement des semis. La germination commence par une phase d'imbibition de l'eau. L'imbibition est la succession de trois phases : une absorption initiale rapide de l'eau (phase I), une phase de plateau avec peu de changement dans la teneur en eau (phase II) et une augmentation de la teneur en eau coïncidant avec la croissance des racines (phase III). Une fois que la racine a pénétré les tissus qui l'entourent et qu'elle est en croissance, la germination est terminée et la croissance des plantules a commencé (Bradford, 1990).

Pendant les premiers stades de développement, une espèce végétale en régénération est en interaction avec les autres espèces déjà présentes constituant la communauté végétale. Parmi ces espèces, les bryophytes, présentes dans la quasi-totalité des écosystèmes forestiers, sont des éléments structurants des communautés végétales pourtant rarement pris en considération. Les bryophytes répondent rapidement aux changements environnementaux et ont des rôles importants dans les écosystèmes (Huntley et al., 1998). L'abondance et la composition en espèces de bryophytes dépendent des interactions avec les facteurs abiotiques comme les microclimats (Aude & Poulsen, 2000; Donath and Eckstein, 2010), la lumière (Härdtle et al., 2003; Tinya et al., 2009; Tinya and Ódor, 2016), l'humidité et du sol (Cavard et al., 2011), et des facteurs biotiques de l'écosystème forestier, notamment la diversité d'essence ou la structure du peuplement (Király et al., 2013; Márialigeti et al., 2009). De plus, la diversité des bryophytes augmente avec la diversité en espèce d'arbres (Ódor et al., 2013). Réciproquement, la présence de certaines espèces (par exemple la présence de chênes dans une forêt de pins) a un effet positif sur la diversité de bryophytes terricoles forestières à l'échelle du peuplement (Márialigeti et al., 2009).

Dans les forêts tempérées, les bryophytes ont un rôle important sur le recrutement de certaines plantes vasculaires (Soudzilovskaia et al., 2011). Les bryophytes peuvent avoir des effets sur les éléments de l'écosystème en modulant les fluctuations de température (Soudzilovskaia et al., 2013) et l'humidité du sol (Equihua and Usher, 1993). Par exemple, dans les forêts boréales d'Amérique du Nord et d'Eurasie, il a été montré que les bryophytes modifiaient la structure des microsites favorables à la régénération en influençant la température, l'humidité et les nutriments du sol (DeLuca et al., 2002). Les effets des bryophytes sur le recrutement semblent

antagonistes selon le stade de développement des plantes vasculaires. En effet, les effets seraient négatifs sur la germination (Drake et al., 2018; Morgan, 2006; Zamfir, 2000), mais positifs sur la croissance des semis (Equihua and Usher, 1993). Les bryophytes jouent un rôle sur l'établissement et la croissance des semis à travers l'expression de certains traits (Lett et al., 2017; Löbel et al., 2018) comme l'épaisseur du tapis de bryophytes (Donath and Eckstein, 2010). En effet, l'épaisseur du tapis de bryophytes pourrait empêcher la germination de certaines plantes en limitant l'accès à la lumière (Van Tooren, 1990), aux nutriments (Nakamura, 1992) ou encore à l'humidité (Equihua and Usher, 1993). Au contraire, certaines espèces de bryophytes, notamment du genre *Sphagnum*, montrent des effets positifs sur la germination de semis arborés (Pacé et al., 2018). En effet, la structure physique du tapis de bryophytes peut faciliter la croissance des semis en les protégeant des basses températures et de la photoinhibition (réduction de la photosynthèse due à une surexposition à une forte lumière) (Germino et al., 2002). Par ailleurs, les bryophytes sont des organismes poïkilohydriques, c'est-à-dire que leur métabolisme est dépendant de l'humidité ambiante et peut entrer dans un état de dormance si l'atmosphère est trop sèche. En effet, les bryophytes, à l'inverse des plantes vasculaires qui ont des racines, ne puisent pas leurs ressources en eau dans le sol mais peuvent également utiliser l'eau atmosphérique, pouvant ainsi résister à la sécheresse (Denayer, 2000).

L'objectif du travail de thèse sera d'étudier les effets directs et indirects des bryophytes sur la régénération forestière naturelle, en particulier sur la germination et l'installation des semis. Le but est également de caractériser les effets des bryophytes sur les conditions des microsites de régénération arborée, en condition de peuplement mélangé, et de déterminer les implications pour le renouvellement d'un peuplement mélangé chêne-pin. En s'appuyant sur la théorie d'assemblage des communautés végétales, l'objectif est d'évaluer le rôle des bryophytes, souvent peu étudié, comme filtre environnemental.

Etat de l'art

1. Régénération du matériel végétal :

La régénération naturelle se définit par le renouvellement du peuplement forestier à partir des graines issues du peuplement adulte (**Figure 2**). La régénération comprend quatre étapes ; la fructification, la dispersion et le stockage des graines, la germination, et enfin l'installation et le développement des semis. Dans cette thèse, l'étude de la régénération sera focalisée sur les deux dernières étapes ; la germination ainsi que l'installation et le développement des semis. La germination des graines comprend toutes les étapes entre l'absorption de l'eau par la graine sèche quiescente et se termine par l'allongement de la racicule. Le succès de la germination est visible par l'apparition de la racicule (Bewley, 1997). L'installation et le développement des semis dépendent des conditions abiotiques ainsi que des interactions intra- ou interspécifiques. De plus, les conditions favorables de régénération dépendent de chaque espèce arborée.

Dans la thèse, une attention particulière est donnée à la régénération naturelle arborée de Chêne sessile (*Quercus petraea*) et de Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*).

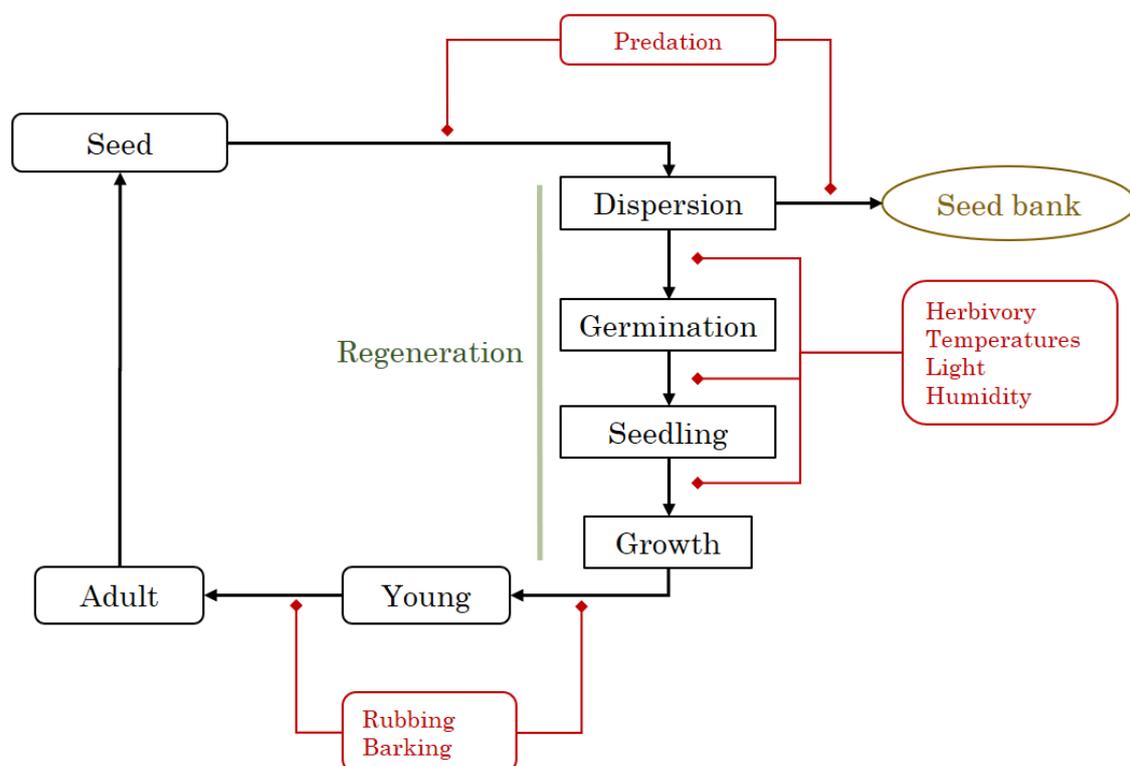


Figure 2 - Schéma de synthèse du renouvellement et des blocages associés. Adapté de Pausas et al. 2009.

1. Le chêne sessile

Le chêne sessile (*Quercus petraea*), également appelé « chêne rouvre », est un arbre feuillu originaire d'Europe. Le chêne sessile est une espèce monoïque pollinisée par le vent. Les glands ne comportent pas de pédoncule, d'où le nom « sessile », et contiennent d'importantes quantités de réserves de nutriments tels que l'azote ou le calcium (Ovington and MacRae, 1960). Même si la dispersion primaire des glands est faite par barochorie, la dispersion secondaire est fortement liée aux oiseaux, comme le geai des chênes (*Garrulus glandarius*), et aux rongeurs (Jensen and Nielsen, 1986; Löff et al., 2018). Des températures prolongées en dessous de -6°C pourraient tuer les glands. Néanmoins la germination des chênes, c'est-à-dire la levée de la dormance et la sortie de l'épicotyle (**Figure 3**), nécessite un refroidissement. La première racine pivot confère une certaine stabilité et permet de résister à des sécheresses modérées en accédant à l'eau profonde du sol. Cette racine permet une croissance rapide des semis de chêne. Les chênes sessiles ont une grande amplitude de conditions climatiques tolérées mais ils sont considérés comme une espèce de demi-ombre et assimilés aux climats suffisamment humides et les sols siliceux ou calcaires (Eaton et al., 2016). La régénération du chêne sessile nécessite toutefois plus de lumière que d'autres espèces arborées comme le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) (Ligot et al., 2013). Le chêne sessile peut supporter des sécheresses passagères peu prononcées.

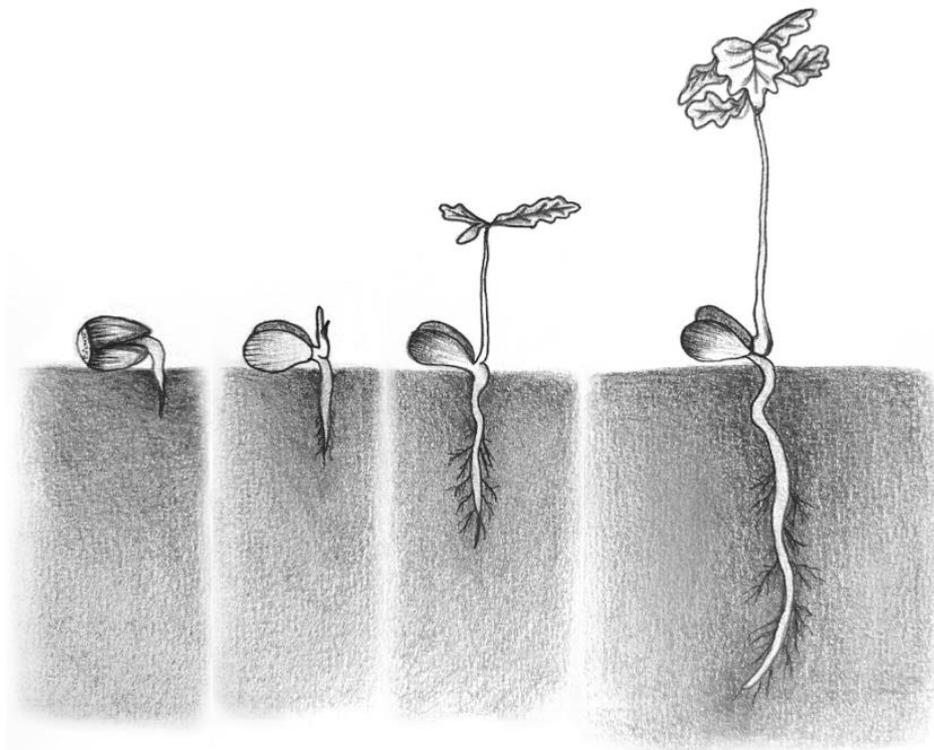


Figure 3 – Dessin de la germination du chêne sessile (*Quercus petraea*). Dessin par L. Chevaux

Cependant, des sécheresses estivales pourraient diminuer leur croissance et leur taux de survie, notamment en France (Sáenz-Romero et al., 2017). En effet, le chêne sessile présente une stratégie anisohydrique, c'est-à-dire le maintien tardif de l'ouverture stomatique face au stress hydrique (Epron and Dreyer, 1990; Grossiord et al., 2014). Les essences anisohydriques continuent leur croissance en cas de courtes sécheresses mais accroissent les risques de dégâts irréversibles, comme l'embolie, pouvant entraîner une mortalité en cas de sécheresse prolongées (Buckley, 2005).

La régénération naturelle du chêne sessile, notamment en France, fait face à de nombreux blocages (Kohler et al., 2020). Parmi ces blocages, les principaux sont la prédation des glands par les petits mammifères (Harmer, 1994; Mellanby, 1968; Shaw, 1968), la compétition végétale, les champignons et insectes parasites (Larsen et al., 1997), ou encore l'abrutissement par les ongulés. La régénération naturelle de chêne serait avantagée dans des sites non ombragés ou légèrement ombragés, où le niveau d'abrutissement est faible (Kelly, 2002). Selon les stades de développement des semis, les besoins diffèrent. Dans les tous premiers stades de régénération, la taille et le poids des glands seraient déterminant pour la germination. Dans les stades suivants, la disponibilité en lumière et enfin la compétition végétale seraient les facteurs les plus importants pour le succès de régénération (Annighöfer et al., 2015).

2. Le pin sylvestre

Le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) est un conifère originaire d'Europe occidentale et septentrionale dont l'aire de répartition actuelle est très large. Il est considéré comme tolérant au froid intense et s'adaptant à la plupart des sols, même s'il se développe moins sur des sols alcalins (calcaire) (Carlisle and Brown, 1968). Le pin sylvestre est considéré comme une espèce pionnière héliophile à croissance rapide et sa régénération naturelle sous le couvert d'autres espèces d'arbres est relativement rare (Carlisle and Brown, 1968). La dispersion des graines de pin sylvestre se fait de mai à juin, selon les conditions environnementales. Les graines peuvent germer à partir de 5-6°C mais les températures optimales sont entre 20 et 25°C (Winsa, 1995). Pour ses températures, une teneur en humidité d'au moins 35 % (poids frais) est nécessaire pour que les graines de pin sylvestre germent (Bergsten 1987 dans Winsa 1995) (**Figure 4**). Le sol minéral est considéré comme le substrat le plus favorable à la régénération des conifères. L'hypothèse avancée est le fait que l'eau du substrat soit facilement disponible pour les graines (Oleskog and Sahlén, 2000). L'établissement des semis de pin sylvestre est influencé par la

densité du couvert végétal, les conditions du sol ou encore l'altitude (Scott et al., 2000). En effet, le couvert végétal est un facteur déterminant pour l'établissement des semis (Castro et al., 2002; Scott et al., 2000; Zackrisson et al., 1995). Selon l'espèce végétale considérée, le couvert de la végétation est plus ou moins favorable. De plus, les conditions générales du peuplement sont plus importantes pour l'établissement des semis de pin sylvestre que la distance par rapport à l'arbre le plus proche (Erefur et al., 2008). De la même façon, la disponibilité en lumière est plus importante que l'apport de nutriments (Erefur et al., 2008). Les perturbations du sol semblent bénéfiques pour l'établissement des semis de pin sylvestre (Gong et al., 1991).

Le pin sylvestre est une essence qui est réputée moins tolérante à la sécheresse en diminuant sa croissance en période de contraintes hydriques, due à une acclimatation précoce à la sécheresse édaphique (Poyatos et al., 2008). Ce mécanisme, lié aux espèces isohydriques (Buckley, 2005), permet une acclimatation plus rapide à des conditions devenant contraignantes au détriment de la croissance. Les essences isohydriques perdent de la résistance sur le court terme en diminuant la fixation de carbone, mais préservent leurs tissus et la résistance à la sécheresse sur le long terme (Hopkins, 1999).

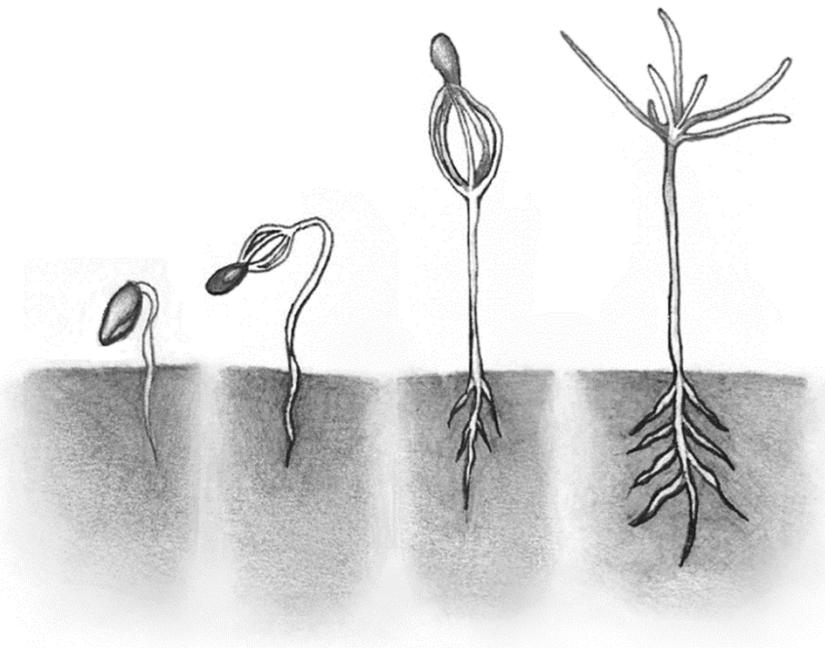


Figure 4 – Dessin de la germination du pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Dessin par L. Chevaux.

2. Les bryophytes :

Les bryophytes, au sens large, regroupent les marchantiophytes, les anthocérotophytes et les bryophytes *stricto sensu* (Stanton and Reeb, 2016 , **Figure 5**). Ce dernier groupe est constitué des sphaignes et des mousses. Pour la suite du manuscrit, le terme bryophyte se rapportera uniquement aux bryophytes *stricto sensu*. Les bryophytes, terricoles ou épiphytes, comprennent environ 15 000 espèces (Ogwu, 2020).

Le cycle de vie des bryophytes comprend un hétéromorphisme des générations avec des sporophytes et des gamétophytes. Les sporophytes sont fixés sur les gamétophytes (**Figure 6**). Le gamétophyte est la forme dominante puisqu'elle peut résulter d'une multiplication

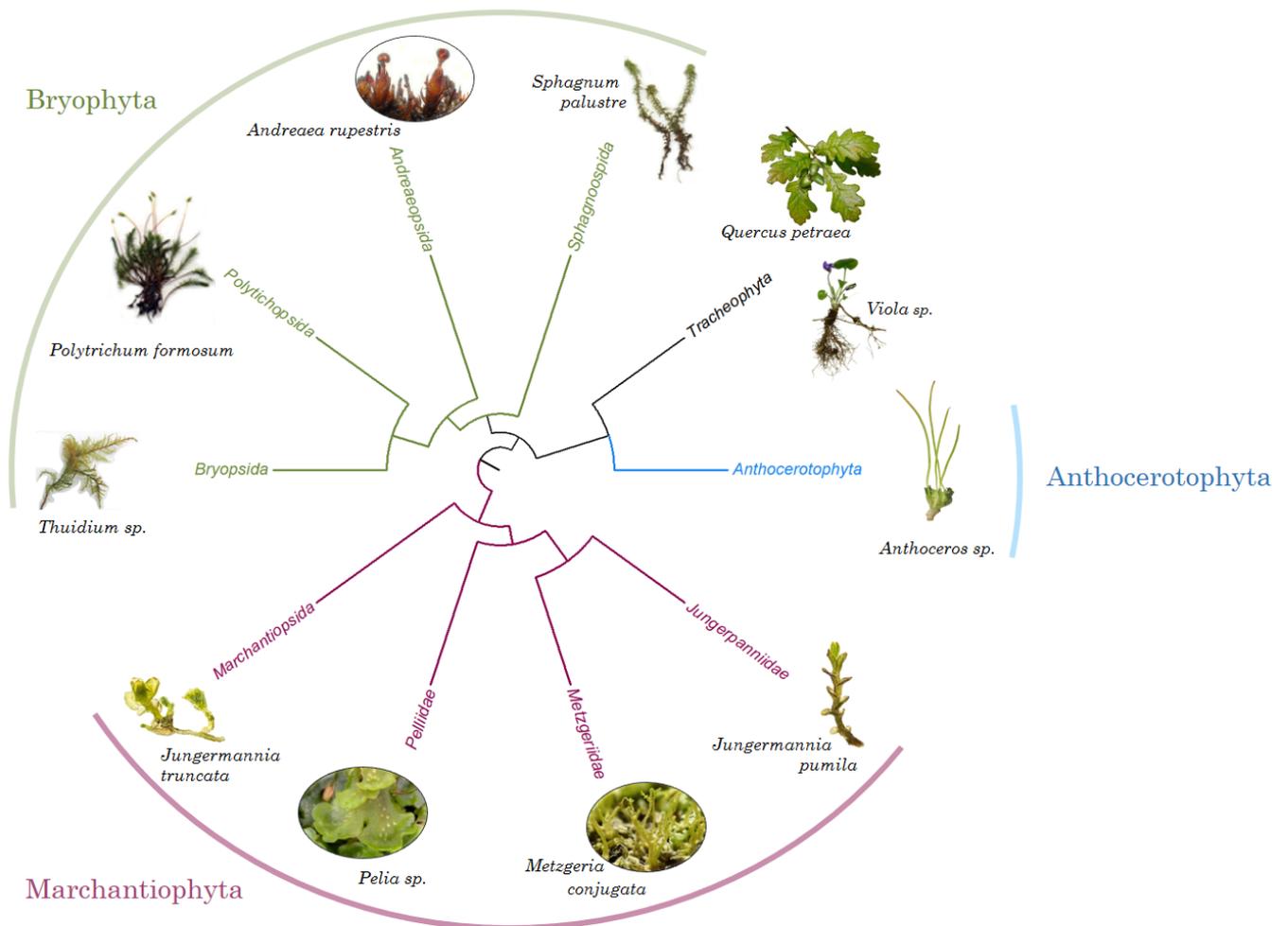


Figure 5 - Arbre phylogénétique des trois clades des bryophytes au sens large adapté de (Stanton and Reeb, 2016) : les anthocerotophytes, les marchantophytes et enfin les bryophytes stricto sensu. Pour chaque famille, un exemple est donné avec une photo pour illustrer la diversité d'espèces et de formes.

végétative. Les bryophytes sont organisées en colonies de nombreux gamétophytes (=tapis) issus de la méiose. La germination des spores, lorsque les conditions environnementales sont favorables, produit des filaments qui se différencient en deux types cellulaires différents : le protonéma chlorophyllien et les rhizoïdes. Le protonéma produit un bourgeon, qui donnera naissance aux axes feuillés, fixés par les rhizoïdes au substrat. Les bryophytes ne disposent pas de racine, les rhizoïdes serviraient uniquement à l'adhésion au substrat (**Figure 6**). Les bryophytes sont alors considérées comme des organismes poïkilohydriques, c'est-à-dire que leur teneur en eau dépend entièrement de leur environnement. La pression partielle de vapeur d'eau des organismes poïkilohydriques s'équilibre avec l'humidité relative de l'air pendant des périodes de sécheresse et peuvent récupérer une humidité maximale et une récupération physiologique complète après réhydratation.

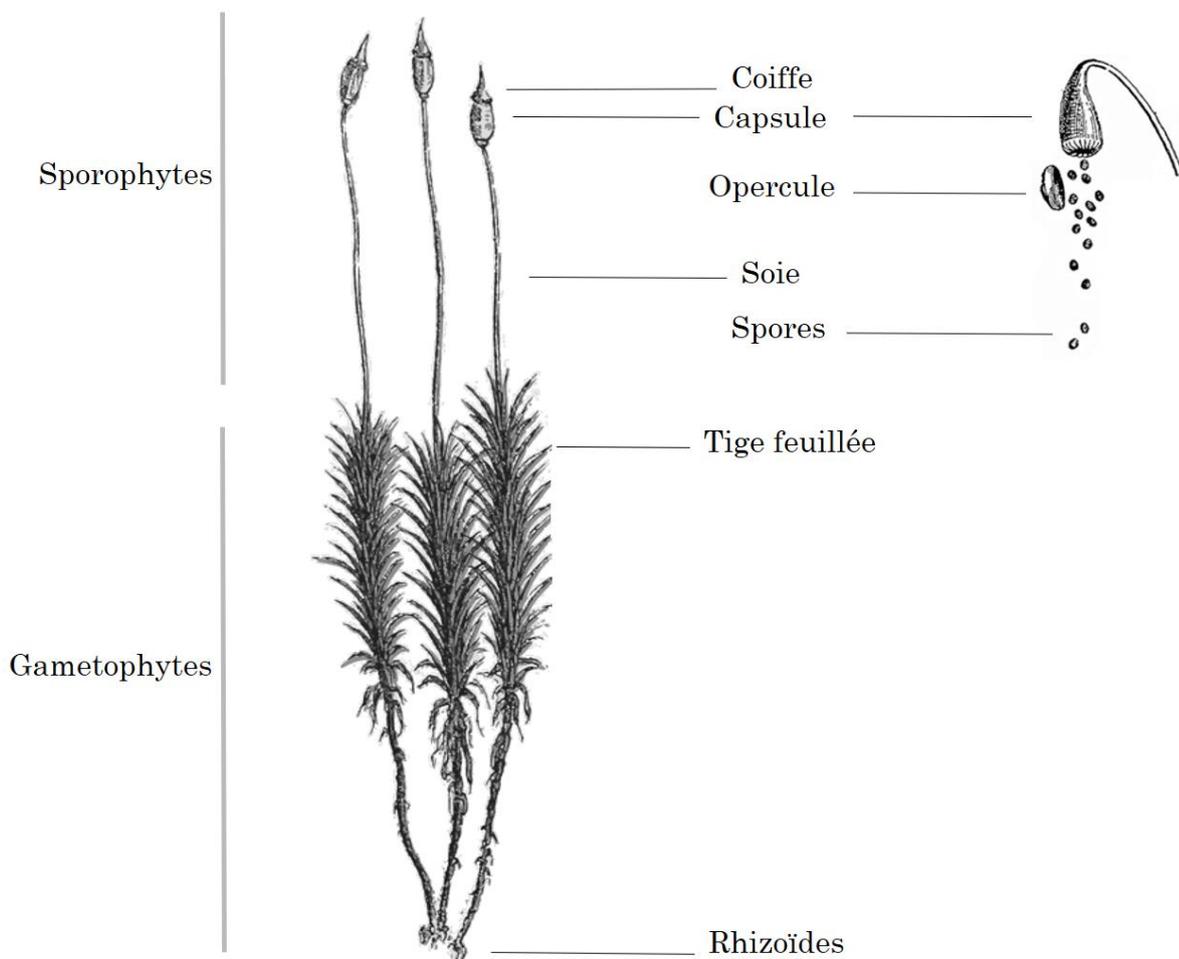


Figure 6 - Schéma d'organisation générale pour un exemple de bryophyte : *Polytrichum formosum*.

Chez les bryophytes, la « forme de croissance », définie initialement par Meusel en 1935, se réfère à l'individu et se définit par la position du point de croissance, l'architecture des ramifications ou encore l'orientation des feuilles. En revanche, le terme « forme de vie » renvoie à la colonie (Mägdefrau, 1982). La forme de vie est considérée comme un niveau d'organisation supérieure car elle comprend les caractéristiques de la forme de croissance dans la colonie (Bates, 1998; Mägdefrau, 1982). Plusieurs études considèrent alors que la forme de vie représente mieux l'unité fonctionnelle pour les bryophytes et pourrait donc refléter les conditions environnementales (Spitale et al., 2020). Afin de décrire la différence de direction de croissance des bryophytes, Bridel définit, dès 1826, deux types de forme de croissance (*Figure 8*) :

- ❖ Les acrocarpes dont les tiges feuillées poussent verticalement. Les sporophytes sont situés au sommet du gamétophyte.
- ❖ Les pleurocarpes, dont les tiges poussent horizontalement, peuvent être distinguées en tiges principales et latérales. Les sporophytes sont situés latéralement par rapport aux tiges.

La forte capacité d'absorption passive de l'eau et des minéraux par les bryophytes est en partie due aux tissus épidermiques constitués d'une seule couche de cellules sans cuticule permettant une augmentation des échanges. Les bryophytes sont donc vulnérables à l'acidification et la pollution de l'air, ainsi qu'à l'eutrophisation des milieux (Kooijman and Bakker, 1994). De plus, les bryophytes joueraient un rôle important dans l'épuration de l'air ou dans l'accumulation

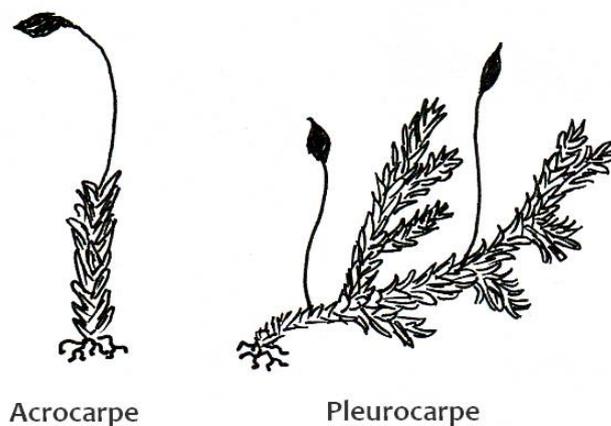


Figure 8 - Schéma simplifié des deux types de croissance différents : à gauche les acrocarpes, à droite les pleurocarpes.

de certains polluants comme les métaux lourds (Samecka-Cymerman et al., 2011; Wojtuń et al., 2013). En ce sens, les bryophytes ont été régulièrement étudiés en tant que bioindicateurs pour la qualité thermohygro-métrique de l'air notamment. Les bryophytes peuvent également être considérées comme des bioaccumulateurs, permettant de suivre certaines pollutions. En effet, des bryophytes aquatiques ont été utilisées pour détecter des pollutions aux métaux comme le plomb ou le cadmium dans des cours d'eau (Burton and Peterson, 1979; Carballeira et al., 2001). Récemment, certains groupes ou espèces de bryophytes, particulièrement les hépatiques et les anthocérotes, ont également été utilisés en tant qu'indicateurs de changement climatique (Ruklani et al., 2021).

La plupart des bryophytes sont des espèces pionnières, jouant un rôle dans les cycles du carbone et de l'azote (Turetsky, 2003). De plus, les bryophytes jouent un rôle sur la faune en fournissant des microhabitats pour de nombreux invertébrés comme des collemboles, tardigrades, coléoptères, isopodes, myriapodes, arachnides ou encore des annélides (Božanić et al., 2013; Jönsson, 2003; Nelson et al., 2020; Pyszko et al., 2021; Traser et al., 2006). Les pouvoirs absorbants et isolants des bryophytes sont utilisés par des rongeurs ou des oiseaux qui les utilisent pour aménager leurs terriers ou leurs nids, respectivement. En effet, une étude américaine réalisant des études sur les nids de 12 espèces de passereaux, a trouvé 65 espèces de bryophytes différentes pour la réalisation des nids (Breil and Moyle, 1976). De plus, la moitié de la masse de ces nids de passereaux était représentée par les bryophytes. Par ailleurs, la synthèse de composés peu appétants tels que les tanins ou les terpenoïdes induit une consommation presque nulle par les ongulés en forêt tempérée. De plus, il a été montré que même en situation de surabondance des ongulés (*Odocoileus hemionus*), les bryophytes n'étaient pas consommées (Chollet et al., 2013). Cependant, dans les zones arctiques, les bryophytes peuvent être consommées par certains mammifères comme le renne (*Rangifer tarandus*) ou le bœuf musqué (*Ovibos moschatus*) en hiver (Bjørkvoll et al., 2009; Ihl and Barboza, 2007). Les bryophytes sont également la base du régime alimentaires de plusieurs espèces de coléoptères, orthoptères, collemboles ou puceron (Pyszko et al., 2021).

3. Synthèse bibliographique sur les effets des bryophytes sur la régénération

1. Notion de microsites favorables à la régénération (« safe site »):

Les microsites, qualifiés de sites favorables à la régénération, sont définis comme l'environnement à l'échelle spatiale la plus fine possible entourant le semis qui possède toutes les conditions nécessaires à la germination et à la survie des plantules d'espèces végétales (Harper et al., 1961). L'existence d'un site sûr est un facteur limitant pour l'établissement des semis (Batllori et al., 2009; Jones and Del Moral, 2005). Les exigences en matière de site sûr sont spécifiques à chaque espèce, mais varient également de façon intraspécifique entre les génotypes ou les différents stades de vie des semis (Leck et al 2008 dans Bürzle et al., 2018). Dans les environnements difficiles, les semis nécessitent d'avoir un abri abiotique (topographique, roches, pierres) et ou des interactions biotiques positives (plantes nurses, interactions mycorhizes...) qui entraînent une amélioration des conditions défavorables du site (Callaway, 1995).

2. Prise en compte des bryophytes dans l'étude des microsites favorables :

Les études sur le microsite de régénération ne prennent pas toujours en compte les bryophytes. La caractérisation des microsites est la plupart du temps centrée sur les conditions abiotiques : topographie (Gray and Spies, 1997; Jones and Del Moral, 2005), lumière (Dusan et al., 2007) ou encore les abris protégeant les semis (Batllori et al., 2009). Les études sur les sites sûrs de régénération sont fréquemment focalisées sur les caractéristiques abiotiques, et notamment l'importance du support et des microreliefs.

Une attention plus rare est donnée aux conditions biotiques particulièrement les interactions interspécifiques, notamment avec des plantes « nurses » qui permettent une meilleure germination ou croissance des semis (Gómez-Aparicio et al., 2008). En ce sens, certaines espèces de bryophytes peuvent être considérées comme des « plantes nurses ». Ainsi, *Polytrichum strictum* est considéré comme une plante nurse pour les sphaignes. Les tapis de *Polytrichum strictum* gardent une humidité nécessaire au développement des sphaignes et réduisent l'amplitude de températures, évitant ainsi le gel, dans certaines tourbières du Québec (Groeneveld et al., 2007). D'autre part, certaines espèces de bryophytes sont considérées comme des plantes nurses pour des espèces herbacées. C'est le cas, par exemple, de

Gymnostomiella longinervis qui favorise la réintroduction d'une espèce rare, *Primulina tabacum*, dans le sud de la Chine (Ren et al., 2010). Cependant, cette notion ne semble pas avoir été mentionnée entre une espèce de bryophyte favorisant une espèce arborée.

Parmi les études prenant en compte les conditions biotiques du microsite, beaucoup sont celles qui regroupent plusieurs taxons : vasculaires, lichen, bryophytes, ... Les effets des bryophytes sont alors confondus avec les autres taxons. Le couvert total d'espèces phanérogames ne semble pas montrer d'effet sur l'émergence et l'établissement de plusieurs espèces herbacées (Keizer et al., 1985). Takahashi et al. (2000) étudient l'établissement de deux espèces d'arbres (*Picea jezoensis* et *Abies sachalinensis*) sur des microsites définis par les interactions entre la décomposition du bois et les mousses.

En revanche, l'étude du couvert total de bryophytes (toutes les espèces confondues) sur la régénération semble montrer des résultats opposés. Par exemple, le couvert total de bryophytes semble associé à une plus grande densité de semis de *Pinus echinata*, *Quercus velutina* et *Quercus coccinea* dans les pinèdes du New Jersey (Collins and Good, 1987). De plus, Ohlson et al. (2001), dans une étude norvégienne, suggèrent que la densité de semis de *Pinus sylvestris* serait plus importante dans les habitats dominés par *Sphagnum*. L'étude du microsite favorable à l'installation de *Austrocedrus chilensis* est décrit, entre autre, par un couvert total de mousse important (Gobbi and Schlichter, 1998). Le couvert total de bryophytes semble avantager la présence de certaines espèces vasculaires *Betula utilis* et *Rhododendron campanulatum* (Bürzle et al., 2018). En revanche, les bryophytes, même un tapis mince, semblent inhiber l'émergence des semis de quatre espèces d'herbacées : *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica spicata*, *Filipendula vulgaris* et *Festuca tina* (Zamfir, 2000). D'autres études ne montrent aucun effet des bryophytes sur la régénération de conifères (Sugita and Nagaike, 2005).

3. Différences selon les conditions de l'étude :

1. *Pas de consensus par région.*

L'étude des effets des bryophytes par région géographique pourrait expliquer les différences de résultats (conditions environnementales différentes). Pourtant, pour le même couple d'espèces étudiées, les résultats semblent différents dans une même région géographique. La majorité des études sur les effets des bryophytes sur la régénération est réalisée dans des régions montagnardes ou des climats subarctiques.

Par exemple, deux études réalisées dans la même forêt subalpine de conifères au Japon, montrent des différences de l'effet du couvert de bryophytes sur la densité de semis de *Picea jezoensis*. Pourtant, le couvert de bryophytes montrait un effet négatif selon Fukasawa et Ando (2018) alors qu'il y avait un effet positif selon Ando et al. (2017). Cependant, ces deux études ne sont pas focalisées sur la même espèce de bryophyte. En effet, Fukasawa et Ando (2018) étudient l'effet d'une espèce plagiotrope, *Hylocomium splendens*, alors que Ando et al. (2017) concluent que *Scapania bolanderi*, une espèce hépatique, a un effet positif sur *Picea jezoensis*. L'identité et les traits associés de l'espèce de bryophyte étudiée sont donc déterminants pour les études sur les microsites favorables.

De plus, le couvert de *Pleurozium schreberi* montrait un effet négatif sur la germination de *Pinus sylvestris* en Suède (Steijlen et al., 1995), alors que dans d'autres études, *Pleurozium schreberi* avait un effet positif sur la germination de *Pinus sylvestris* (Nilsson et al., 1996; Ohlson and Zackrisson, 1992) ainsi que sur la survie des semis (Ohlson and Zackrisson, 1992). Les différences entre ces études viennent principalement de l'écosystème étudié ; en forêt (Nilsson et al., 1996; Ohlson and Zackrisson, 1992) et en prairie (Steijlen et al., 1995). Les interactions entre bryophyte et espèce vasculaire pourraient donc dépendre des conditions abiotiques, pas suivies dans ces études, liées à l'écosystème.

2. Etudes en conditions contrôlées ou semi-contrôlées :

Les résultats des expérimentations en serre ne montrent pas non plus de consensus. La germination, en conditions contrôlées (serre), de plusieurs plantes vasculaires est inhibée par un tapis, même fin, de bryophytes (Zamfir, 2000). Selon l'humidité, l'inhibition par les bryophytes est plus importante sur la germination de ces espèces (Zamfir, 2000). De plus, à partir de tapis de bryophytes intacts prélevés en forêt, certaines espèces de bryophytes comme *Polytrichum* spp ont un effet négatif sur la germination de *Picea glauca* (Parker et al., 1997).

Au contraire, St. Hilaire et Leopold (1995) montrent un effet positif de certaines espèces de bryophyte (*Hypnum imponens*) et un effet négatif d'autres espèces (*Hylocomium splendens*) sur la germination de *Abies balsamea*. Le couvert de bryophyte, toute espèce confondue, a un effet positif sur la germination de *Pinus sylvestris* (St. Hilaire and Leopold, 1995).

D'autres études ne retrouvent pas les mêmes résultats entre les expérimentations sur le terrain et les expérimentations en serre. La germination des graines de *Pinus sylvestris* semble favorisée par la présence d'un tapis de bryophytes, sur le terrain, alors qu'elle est inhibée dans les expérimentation en serre (Castro et al., 2005b). Les auteurs avancent une différence

d'humidité dans le tapis de bryophytes sur le terrain et dans les expérimentations en serre, mais aucune mesure d'humidité n'a été faite dans cette étude. Les interactions entre les bryophytes et la germination de *Pinus sylvestris* pourraient donc être modulées par des facteurs abiotiques comme l'humidité dans les tapis de bryophytes.

4. Différences selon l'espèce vasculaire étudiée :

1. *Selon l'espèce arborée considérée :*

Les études ne semblent pas montrer d'interaction spécifique entre espèce de bryophyte et espèce vasculaire. La germination d'une espèce vasculaire d'arbre peut être inhibée par une espèce de bryophyte et au contraire favorisée par une autre espèce. La germination de *Picea abies* était inhibée par *Hylocomium splendens* et *Pleurozium schreberi*, et au contraire, était favorisée par *Sphagnum* (Hörnberg et al., 1997). La germination de *Abies balsamea* est inhibée par la présence de *Hylocomium splendens* mais favorisée par *Hypnum imponens* (St. Hilaire and Leopold, 1995). De plus, une espèce de bryophyte peut avoir un effet positif sur la germination d'une espèce et négatif sur une autre. Par exemple, *Pleurozium schreberi* montre un effet positif sur la germination de *Pinus sylvestris* (Nilsson et al., 1996; Ohlson and Zackrisson, 1992) mais un effet négatif sur la germination de *Picea abies* (Hörnberg et al., 1997).

2. *Selon le stade de développement :*

❖ La germination :

L'étude des effets des bryophytes sur la régénération ne montrait pas de consensus général. La première explication serait que les bryophytes puissent avoir un effet différent selon le stade de régénération. En effet, certaines études montrent une densité de semis importante dans des habitats dominés par les bryophytes, mais une diminution du couvert de bryophytes avec la croissance des semis de *Pinus sylvestris* (Ohlson et al., 2001).

Dans un premier temps, la germination est considérée comme une étape risquée, car elle représente la transition entre le stade le plus tolérant aux conditions environnementales (graine au repos) et le stade le plus vulnérable du développement (plantule) (Harper et al., 1965). La germination étant un processus irréversible, le moment et le lieux de la germination sont décisifs et peuvent provoquer la mort de l'individu, ce qui a un impact sur le recrutement de la population (Silvertown and Charlesworth, 2009). Différents facteurs environnementaux peuvent

déterminer la germination des graines, bien que l'essentiel soit une combinaison appropriée de température, d'humidité et de luminosité (Castro et al., 2005a).

En effet selon la zone d'étude, les études ont pu mettre en évidence différents effets sur la régénération arborée. Par exemple, dans plusieurs peuplements du nord de la Suède, la germination de *Pinus sylvestris* était inhibée par le couvert total de bryophytes (Steijlen et al., 1995). En accord avec ces résultats, la germination de *Pinus sylvestris* était particulièrement inhibée par la couverture de certaines espèces de bryophytes comme *Pleurozium schreberi* et *Dicranum* spp dans des peuplements finlandais (Hyppönen et al., 2013). En accord également avec ces résultats, le couvert de « feathermoss » telle que *Pleurozium schreberi*, en interaction avec la présence d'une espèce d'arbrisseau (*Empetrum nigrum*), inhibait l'établissement et la croissance de semis de *Pinus sylvestris* en forêt boréale suédoise (Zackrisson et al., 1997). Au contraire, en zone tempérée, le suivi de régénération selon différentes intensités de chablis mettait en évidence un effet favorable du couvert de *Pleurozium schreberi* sur la régénération naturelle de pin sylvestre (Skłodowski, 2020). Le couvert d'une espèce de graminée, *Deschampsia flexuosa*, montrait quant à lui un effet négatif sur la régénération de pin sylvestre (Skłodowski, 2020).

Certaines études ont étudié expérimentalement les conditions d'humidité et le pourcentage de germination de graines de *Pinus sylvestris* en fonction de quatre différents substrats pour la régénération (Oleskog and Sahlén, 2000). L'expérimentation est faite *in situ* au Nord de la Suède, avec deux modalités d'humidité (avec et sans irrigation). L'humidité des graines a été déterminée en pesant régulièrement les échantillons de graines. Les résultats ont montré une absence de germination (sécheresse, humidité des graines – de 15%) dans les conditions sèches, sans irrigation. Les auteurs avancent l'hypothèse que les températures auraient un effet plus important que l'humidité pour la germination.

❖ La croissance et la survie des semis :

Les exigences en matière de site sûr sont spécifiques à chaque espèce, mais varient également de façon intraspécifique entre les différents stades de vie des semis (Leck et al., 2008). En effet, le couvert de bryophytes peut montrer un effet négatif sur la germination et un effet positif sur la survie dans le même système d'étude (Jeschke and Kiehl, 2008). Cependant, l'étude des effets des bryophytes sur la croissance et la survie ne semblent pas montrer de consensus général selon l'espèce vasculaire étudiée. Ando et al. (2017) montre que le couvert total de bryophyte est associé à une plus forte densité de semis. Cependant, le couvert de *Pleurozium schreberi* est

associé à une faible densité de semis de *Picea jezoensis* alors que le couvert d'hépatiques du genre *Scapania* aurait un effet positif sur la densité de semis de *Picea jezoensis*. Une même espèce de bryophyte peut également montrer un effet positif sur l'émergence des semis, mais des effets opposés sur la survie et la croissance. Le genre *Sphagnum*, par exemple, est associé à un effet positif sur l'émergence des semis de *Picea abies* (Hörnberg et al., 1997) et sur la densité de semis de *Pinus sylvestris* (Ohlson et al., 2001). Cependant, *Sphagnum* aurait un effet négatif sur la survie de *Pinus sylvestris* (Ohlson et al., 2001) et de *Picea mariana* (Pacé et al., 2018).

5. Prise en compte des caractéristiques des espèces présentes :

1. *Prise en compte de la biomasse de bryophytes :*

Dans les études montrant un effet négatif des bryophytes sur la régénération des espèces vasculaires, l'explication avancée est principalement un « étouffement » des semis par les bryophytes (Hanssen, 2003; Hörnberg et al., 1997; Stuiver et al., 2014). Par exemple, les semis de *Picea abies* seraient étouffés par les sphaignes (Hanssen, 2003). Quelques études ont essayé de se focaliser sur l'importance de la hauteur des tapis.

Le tapis de bryophytes pourrait empêcher les semis d'atteindre les nutriments ou l'humidité du sol. Dans des tapis de bryophytes épais comme dans les communautés de *Hylocomium-Pleurozium*, la racicule de *Tsuga diversifolia* ne peut pas traverser le tapis afin d'atteindre l'humidité du sol et les nutriments contenus dans la couche d'humus (Nakamura, 1992). Au contraire, dans des tapis fins d'*Heterophyllum*, la racicule peut atteindre la couche d'humus et le tapis de bryophyte agit comme protecteur à l'évaporation de l'humidité du sol (Nakamura, 1992).

Les tapis de bryophytes pourraient également empêcher les semis d'accéder à la lumière. En effet, les semis de *Picea glauca* cultivés sur des tapis de mousses du genre *Polytrichum* avaient une morphologie différente. Les semis étaient plus hauts, avec des épicotyles plus petits et des tiges de diamètre plus faible, ce qui indique une réponse d'étiollement associée à une diminution de l'accès à la lumière (Parker et al., 1997). De plus, les semis avaient des racines de longueur et de ramification plus importantes (Parker et al., 1997).

Plusieurs études semblent montrer l'importance de l'accès à l'eau du sol. En effet, les tapis de bryophytes pourraient empêcher les semis d'accéder à l'eau nécessaire au développement des

semis. Par exemple, la germination de différentes plantes herbacées était limitée sur des tapis de bryophytes multi-espèces (Zamfir, 2000). L'hypothèse avancée est que l'eau, vaporisée dans cette expérience, a probablement été absorbée par les bryophytes avant de pouvoir atteindre les graines des espèces herbacées (Zamfir, 2000). Dans les environnements secs, les mousses pourraient donc entrer en compétition avec les graines en germination (Zamfir, 2000). D'autre part, Parker et al. (1997) avancent l'hypothèse que la mortalité des semis de *Picea glauca* serait expliquée par la sécheresse due à une mauvaise pénétration des racines à travers la couche de bryophytes du genre *Polytrichum*. Cependant, les tapis de *Polytrichum* sont également associés à l'absence de compétition végétale, en empêchant l'installation d'autres espèces vasculaires, et un potentiel hydrique plus élevé du sol minéral sous le tapis de bryophytes (Parker et al., 1997). Pendant une sécheresse, les semis de *Picea glauca* auraient également un taux de survie plus élevé sur un tapis de *Polytrichum* que sur une couche de litière non perturbée. Ces résultats semblent montrer que les tapis de *Polytrichum* peuvent conserver de l'eau pendant une sécheresse, mais que la part de compétition induite par les bryophytes serait négligeable par rapport à la compétition avec une autre espèce herbacée ou ligneuse (Parker et al., 1997). Cependant, une autre étude montrerait qu'une espèce de bryophyte, également du genre *Polytrichum*, pourrait entrer en compétition avec les graines de *Pinus sylvestris* (Stuiver et al., 2014). D'un côté, lorsque les précipitations sont réduites, la croissance de plusieurs espèces de bryophytes diminue exceptée la croissance de *Polytrichum commune*. D'un autre côté, la croissance des semis de *Pinus sylvestris* a diminué uniquement sur le tapis de *Polytrichum commune*, ce qui montrerait que cette espèce de bryophyte est capable de conserver de l'eau, même en période de sécheresse, et entrer en compétition avec les semis de *Pinus sylvestris* (Stuiver et al., 2014).

Malgré l'importance du tapis de bryophytes, peu de mesures d'épaisseurs ou de biomasses ont été réalisées. Cependant, Stuiver et al. (2014) montrent que l'augmentation de la biomasse de bryophyte, en général, diminue la croissance des semis et entraîne une augmentation de la partie souterraine des semis. Les couverts de *Hylocomium splendens* et *Polytrichum commune* diminuent la croissance des semis de *Pinus sylvestris* probablement à cause de leur forme de croissance. La biomasse de *Sphagnum* et *Pleurozium schreberi* ne montrent pas d'effet (Stuiver et al., 2014). Les tapis de bryophytes joueraient un rôle non négligeable sur la température et l'humidité du sol. En effet, un tapis de bryophytes épais pourrait réduire la température de la surface du sol de 0,55°C par rapport au sol nu (Wang et al., 2019). De plus, les tapis de

bryophytes, particulièrement les tapis peu épais et lâches, augmenteraient de manière significative l'humidité du sol et de la surface du sol (Wang et al., 2019).

L'indice de surface foliaire (LAI) est considéré comme un bon indicateur de la croissance mais également de la biomasse végétale (Weiss, 1998). A notre connaissance, très peu d'études ont analysé le nombre de feuilles, la surface moyenne d'une feuille ou encore l'indice de surface foliaire (LAI) chez les bryophytes. Cependant, les résultats du LAI de plusieurs espèces de bryophytes montraient des valeurs proches de celles des espèces vasculaires (Niinemets and Tobias, 2019). En effet, les valeurs pour une espèce orthotrope comme le *Dicranum scoparium* pouvaient atteindre $14,1 \pm 1,2 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$ et $19,5 \pm 5,9 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$ pour une espèce plagiotrope comme *Hypnum cupressiforme* (Niinemets and Tobias, 2019).

2. Traits des bryophytes selon le support

Dans leur étude, Giordani et al. (2014) étudient les niches réalisées par les organismes à la surface des rochers en milieu méditerranéen. Les organismes poïkilohydriques (champignons, lichens, et bryophytes) sont regroupés en 15 guildes fonctionnelles basées sur la forme de croissance, la stratégie de reproduction, et les traits photosynthétiques. Le rayonnement solaire était la variable climatique la plus importante et les traits fonctionnels de ces espèces sont associés à des adaptations écologiques dans cet environnement stressant. La prédiction sur l'occurrence de ces espèces dans cet environnement était cohérente avec les gradients du rayonnement lumineux et de la disponibilité en eau. Une autre étude a utilisé les traits physiologiques et morphologiques de dix espèces hawaïennes de bryophytes (Waite and Sack, 2010). Les résultats ont montré une faible masse foliaire par surface ainsi qu'un faible taux d'échanges gazeux. Contrairement aux vasculaires, le taux de photosynthèse par unité de masse n'était pas en corrélation avec le rayonnement lumineux. Cependant, malgré les différences avec les espèces vasculaires étudiées, des analogies dans les traits physiologiques sont apparues pendant la différenciation écologique (Waite and Sack, 2010). Enfin, plus récemment, Żarnowiec et al. (2021) ont étudié les traits des bryophytes afin de comprendre les traits associés à la colonisation sur le bois morts. Au total, cette étude a pris en compte vingt traits tels que la forme de vie ou encore la forme de croissance (plagiotrope ou orthotrope). Trois guildes basées sur des traits similaires ont été identifiées selon le type de support colonisé.

3. Conséquences sur la germination des vasculaires

Les études des effets des bryophytes sur la germination selon les caractéristiques de l'espèce de bryophyte (traits morphologiques, épaisseur de tapis, densité de feuilles, ...) ou les caractéristiques de l'espèce vasculaire (forme de la graine, longueur de la graine) sont très rares.

En effet, les traits des bryophytes sont principalement étudiés pour expliquer la distribution des espèces (Löbel et al., 2018), parfois en lien avec les conditions environnementales (Rieley et al., 1979; Ross-Davis and Frego, 2002). En revanche, l'épaisseur du tapis semble être un trait déterminant pour l'accès aux nutriments du sol (Nakamura, 1992). L'augmentation de la hauteur du tapis de bryophytes permettrait la réduction de l'amplitude de températures sous le tapis (Soudzilovskaia et al., 2011). En accord avec ces résultats, les semis de *Pinus sylvestris* et de *Betula pubescens* ont une biomasse plus importante en présence de *Hylocomium splendens* lorsque la température était élevée. En revanche, l'effet était différent selon l'espèce vasculaire et selon l'espèce de bryophyte considérée (Lett et al., 2017). De plus, la majorité des études sur les effets des bryophytes plagiotropes semblent montrer un effet négatif sur la germination et la survie des conifères : *Picea abies* (Fukasawa and Ando, 2018; Hörnberg et al., 1997), *Picea jezoensis* (Ando et al., 2017; Hörnberg et al., 1997), *Abies balsamea* (St. Hilaire and Leopold, 1995) et *Pinus sylvestris* (Steijlen et al., 1995). Les études impliquant des espèces de bryophytes orthotropes restent rares, étudiant principalement le genre *Polytrichum* (Kupferschmid and Bugmann, 2005a; Parker et al., 1997; Sedia and Ehrenfeld, 2003; Zagidullina and Tikhodeyeva, 2006).

4. Traits des graines des espèces vasculaires

Tout comme les études sur les traits morphologiques des bryophytes, les études prenant en compte les traits morphologiques des graines sont rares. Selon la taille de leur graine, la germination de deux espèces vasculaires montre des résultats différents en fonction des bryophytes. (Nakamura, 1992) par exemple, montre un effet négatif du tapis de plagiotropes (*Pleurozium schreberi* et *Hylocomium splendens*) sur la germination de *Tsuga diversifolia* (petites graines) mais un effet positif sur *Abies veitchii* (graines plus grosses).

De plus, les hypothèses avancées pour expliquer les résultats de l'effet du tapis de bryophytes sur la régénération mettent en avant l'accès aux ressources du sol par la racicule. Cependant, selon l'espèce vasculaire étudiée, les résultats sont très différents. (Hörnberg et al., 1997) concluent à l'« étouffement » des semis car la racicule de *Picea abies* ne serait pas capable d'atteindre le sol. Au contraire, les tapis de bryophytes (*Hypnum imponens* et *Thuidium delicatulum*) ont montré un effet positif sur la germination, en conditions humides, de *Fraxinus pennsylvanica*, *Acer freemanii* et *Ulmus americana* (Staunch et al., 2012). Les racicules des espèces étudiées ont pu atteindre le sol. Dans cette étude, les graines des espèces étudiées sont plus grosses que celles de *Picea abies*, ce qui semble montrer l'importance des traits des graines des espèces vasculaires étudiées.

4. Conclusion – Effet des bryophytes sur les conditions abiotiques des microsites favorables à la régénération.

Déterminer les microsites favorables à l'installation des semis est primordiale pour comprendre le succès de la régénération forestière. Cependant, beaucoup d'études ne prennent pas en compte les bryophytes alors qu'elles peuvent parfois être considérées comme des plantes nurses. L'identité des espèces, mais également leur biomasse, sont à prendre en compte pour qualifier le microsite favorable. Parmi les différents stades de la régénération, la germination serait le stade le plus sensible aux tapis de bryophytes. Même s'il n'y a pas de consensus sur les effets des tapis de bryophytes sur la régénération forestière, les études semblent montrer un effet souvent positif des tapis de plagiotropes sur la germination des conifères. L'accès aux nutriments du sol, l'eau et la lumière semblent être modulés par les tapis de bryophytes. Il est donc nécessaire de prendre en compte ces variables abiotiques pour comprendre les interactions entre les tapis de bryophytes et la régénération. De plus, des articles récents montrent un intérêt particulier pour ces associations, et notamment avec l'étude des traits des bryophytes (Lett et al., 2018, 2017; Wang et al., 2019). Les résultats ne semblent pas montrer de relation spécifique entre une espèce de bryophyte et une espèce vasculaire, mais la prise en compte des traits morphologiques et fonctionnels des espèces de bryophyte ainsi que des graines pourrait permettre de mieux comprendre comment une espèce de bryophyte modifie le microsite favorable de régénération.

5. Problématique et hypothèses générales de la thèse.

Les études sur les interactions entre la régénération forestière, et particulièrement en forêt mélangée mixte, et les bryophytes sont rares. En effet, les études sur la régénération forestière sont plus souvent réalisées sur les interactions entre les semis d'une espèce arborée et une espèce arbustive ou herbacée (Song et al., 2012). De plus, les études sur le rôle des bryophytes dans le recrutement des plantes vasculaires montrent des effets négatifs mais ces études sont souvent réalisées en tourbières ou plaines (Aude and Ejrnaes, 2005; Gignac and Dale, 2018). Cependant le rôle des bryophytes dans les forêts tempérées dans le recrutement des plantes vasculaires semble prédominant (Soudzilovskaia et al., 2011), par la modification des microclimats du sol en réduisant l'humidité du sol (Equihua and Usher, 1993), en constituant

une barrière physique pour les graines (Morgan, 2006), ou encore en produisant des substances allélopathiques (Steijlen et al., 1995), qui diminueraient la germination et l'installation des semis (Michel et al., 2011).

Ce travail de thèse a pour but de comprendre les effets des bryophytes sur la régénération forestière naturelle, en particulier sur la germination et l'installation des semis. L'objectif est donc d'évaluer les effets directs et indirects des bryophytes sur la régénération naturelle, notamment en caractérisant les effets des bryophytes sur les conditions du microclimat des microsites de régénération arborée. Le travail de thèse a pour objectif de répondre aux questions : (1) quels sont les effets directs et indirects des bryophytes sur la régénération forestière naturelle ? (2) Quels sont les mécanismes (compétition ou facilitation) impliqués dans les interactions entre les bryophytes et la régénération ? (3) Les effets sont-ils les mêmes en fonction des traits fonctionnels des bryophytes et de ceux des graines ? (4) Quels sont les effets des bryophytes sur les conditions abiotiques des microsites de régénération ? (5) Les effets sont-ils toujours les mêmes en fonction du stade de régénération considéré et des conditions d'humidité ?

Les hypothèses testées dans ce travail de thèse sont entre autres (1) l'effet de l'interaction entre l'espèce de bryophyte et le semis serait dépendant des valeurs de traits fonctionnels de l'espèce de bryophyte mais également des traits fonctionnels du semis. Le succès de germination dépendrait particulièrement de la taille de la graine ainsi que de la forme et de la taille du tapis de bryophytes (Donath and Eckstein, 2010). (2) La mortalité des semis devrait être plus importante dans les parcelles ouvertes plutôt que dans les parcelles fermées (Bongi et al., 2017). En effet, le retournement de sol par les sangliers augmente la mortalité des semis (Ickes et al., 2001). De plus, l'herbivorie affecterait en majorité les chênes alors que les frottis affecteraient principalement les pins (Ickes et al., 2001; Mayer et al., 2000). (3) Un recouvrement important de bryophytes est corrélé à une croissance moins rapide des semis. Les bryophytes orthotropes ont un effet plus important que les plagiotropes sur la croissance des semis. L'augmentation de la densité de feuilles induit une surface foliaire élevée. Une surface foliaire importante entraîne donc un taux d'évaporation plus faible, et une hydratation des bryophytes plus importante (Pedersen et al., 2001; Rice et al., 2001). De par la structure des tapis, l'humidité dans les tapis des bryophytes orthotropes (par exemple *Polytrichum formosum*) est plus importante que dans les tapis de plagiotropes (par exemple *Scleropodium purum*) pour une surface d'occupation du sol donnée. L'humidité est plus faible sur sol nu que dans les tapis de bryophytes. En effet, le taux de déshydratation dépend de l'espèce, et plus particulièrement de la forme du tapis (Cruz

de Carvalho et al., 2019). (4) Les tapis de bryophytes induisent un effet de compétition ou de facilitation en fonction des conditions environnementales. En gardant plus d'humidité dans les tapis, les bryophytes orthotropes ont un effet de facilitation lorsque les conditions environnementales sont plus sèches. Au contraire, lorsque l'humidité n'est pas un facteur limitant, les bryophytes auraient un rôle de compétition pour la régénération forestière. L'effet de compétition serait encore plus important sur les semis des espèces à petites graines.

Afin de répondre à ces questions, le travail de thèse est organisé en quatre chapitres, des interactions les plus complexes jusqu'au système le plus simplifié (**Figure 9**).

- ❖ Le premier chapitre utilisera les données d'un réseau de placettes national afin d'évaluer les effets des différentes strates forestières et le climat sur la régénération forestière naturelle dans un schéma causal par modélisation d'équations structurelles. Ces analyses intégreront des indices de compétitivité de la végétation ainsi que des indices basés sur des traits fonctionnels des bryophytes et des graines des ligneux considérés.
- ❖ À une échelle régionale, le deuxième chapitre s'intéressera aux effets des bryophytes sur la régénération de deux espèces arborées d'intérêt le chêne sessile (*Quercus petraea*) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Le suivi de régénération et les relevés de bryophytes seront réalisés sur un dispositif expérimental en forêt d'Orléans en conditions de forêt mélangée.
- ❖ Le chapitre 3 a pour objectif de caractériser les effets de deux espèces de bryophytes morphologiquement et physiologiquement différentes, sur le microclimat mesuré en forêt. Ainsi, des suivis d'humidité, de températures de l'air, et d'évaporation seront réalisés dans des tapis de bryophytes et sur du sol nu.
- ❖ Enfin, dans le but de simplifier le système d'interaction, le dernier chapitre étudiera les effets des deux espèces de bryophytes suivies dans le chapitre 3 sur la germination et la croissance des semis des espèces arborées étudiées dans le deuxième chapitre. Une expérimentation en conditions semi-contrôlées permettra d'évaluer ces effets selon différentes conditions d'humidité édaphique et atmosphérique.

Chapitre 1 :

- ❖ Effets en cascade des conditions environnementales (lumière, la température et l'humidité) sur les strates végétales, modulés par la présence des ongulés.
- ❖ Augmentation du couvert de bryophytes associé à une diminution du couvert et de la richesse des semis, en fonction des traits des graines.

Chapitre 2 :

- ❖ Recouvrement des bryophytes associé à un effet négatif sur la croissance et la survie des semis de *Pinus sylvestris* et *Quercus petraea*.
- ❖ Effet des bryophytes différent en fonction du groupe fonctionnel de bryophytes.

Chapitre 3 :

- ❖ Modifications des conditions abiotiques du microsite de régénération par les bryophytes.
- ❖ Humidité plus importante dans les tapis d'acrocarpes que dans les tapis de pleurocarpes.

Chapitre 4 :

- ❖ Humidité importante : compétition par les bryophytes en agissant comme barrière physique.
- ❖ Humidité faible : facilitation par les bryophytes qui retiendraient l'humidité atmosphérique.
- ❖ Germination plus importante dans les bryophytes acrocarpes que dans les tapis de bryophytes pleurocarpes.

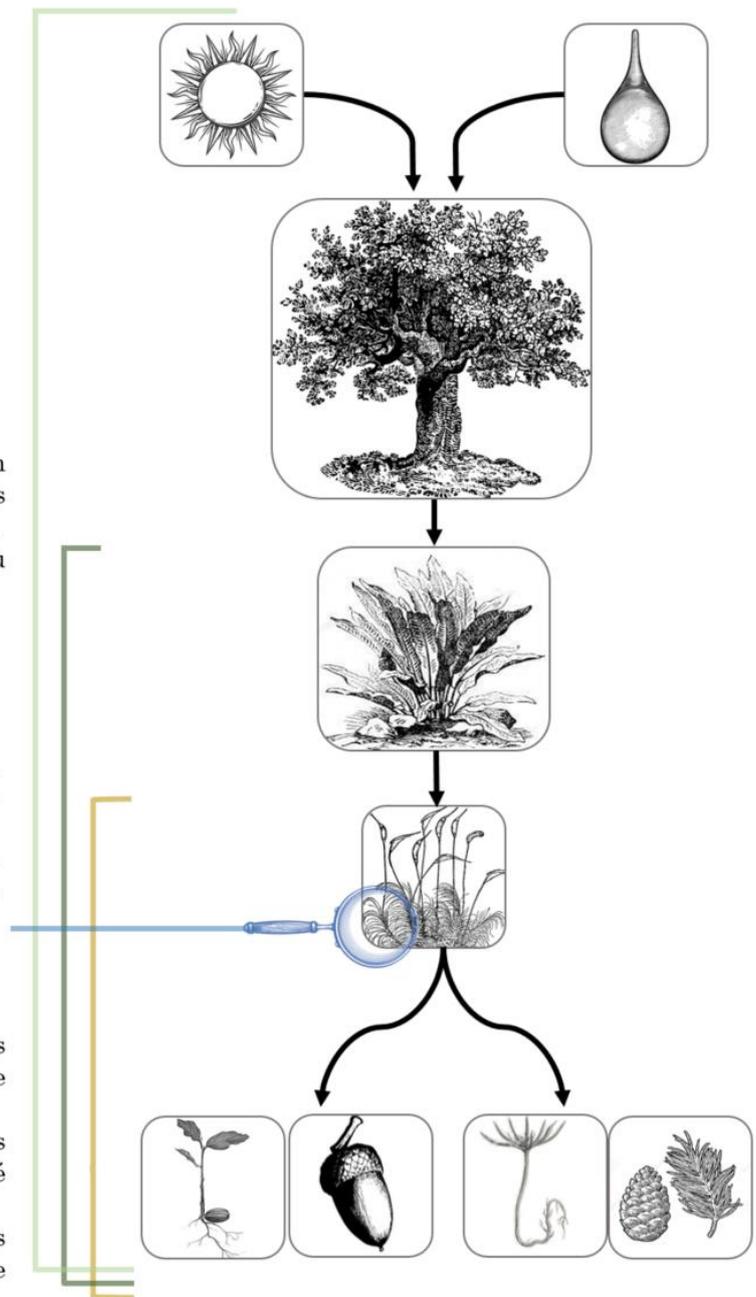


Figure 9 - Schéma conceptuel de l'organisation générale de la thèse et des différents chapitres. En noir, les principales hypothèses testées dans chaque chapitre.

Chapitre 1 : Effets directs et indirects des strates de végétation et des bryophytes sur la régénération forestière -

Direct and indirect effects of vegetation layers and bryophytes on forest regeneration

En collaboration avec (par ordre alphabétique) : Philippe Balandier, Yann Dumas, Marion Gosselin, Fabien Laroche, Anders Mårell

Les chapitres sont organisés de l'échelle la plus large (échelle nationale) à l'échelle la plus fine (expérimentations en conditions semi-contrôlées). Ce premier chapitre a pour but d'évaluer les effets des bryophytes, en interaction avec les différentes strates de végétation et les données climatiques, sur la régénération forestière naturelle. Cette étude s'appuie sur les données du réseau de placettes Renecofor de l'ONF. Le chapitre est rédigé en anglais.

1. Introduction

Multifactorial causes compromise the tree regeneration, i.e. the establishment of a new tree cohort, in temperate forests: natural tree regeneration is constrained by limiting factors such as the availability of water, light and nutrients (Balandier et al., 2006; Dyderski and Jagodziński, 2018; Niinemets and Valladares, 2006). The set of biotic conditions such as intra- and interspecific competition as well as abiotic conditions determines the success of the early stages of tree development (Ponge et al., 1998). Indeed, competition, whether intra-specific or interspecific, is a determining factor in the recruitment of tree seedlings. On the one hand, strong competition between seedlings often jeopardizes successful natural regeneration (De Lombaerde et al., 2019). On the other hand, competition between understory vegetation species is also a major threat to forest regeneration (Davis et al., 1998; De Lombaerde et al., 2019; Humphrey and Swaine, 1997; Maxwell et al., 2019). Understory vegetation can change the abiotic conditions available for regeneration. For example, an important cover of bracken fern (*Pteridium aquilinum*) reduces the available light for oak seedlings (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) (Humphrey and Swaine, 1997). Furthermore, understory vegetation can compete with tree seedlings for abiotic resources such as water. For example, along a moisture gradient, understory vegetation had a negative effect on natural regeneration of oak (*Quercus*

macrocarpa and *Quercus ellipsoidalis*), particularly when water resources were low (Davis et al., 1998). This effect can also be seen in French temperate forests, competition between seedlings and understory vegetation can have a negative effect. Indeed, some monopolistic vegetation, *i.e.* able to colonize the available space to the detriment of other species, such as common heather (*Calluna vulgaris*), grasses (e.g. *Arrhenatherum elatius*) or brambles (e.g. *Rubus fruticosus*), greatly limit seedling development (Coll et al., 2003; Gaudio et al., 2011b; Laurent et al., 2017; Provendier and Balandier, 2008).

Interactions between vascular understory vegetation and tree seedlings are therefore widely studied. However, within vegetation communities, interactions between terricolous bryophytes and vascular vegetation are very poorly studied, particularly in temperate zones, and are primarily conducted in boreal or subalpine regions (Turetsky et al., 2012). In addition, studies on the effects of bryophytes on vegetation recruitment have focused on understory vegetation, but little is known about these effects on tree seedlings in temperate forests. Nevertheless, most bryophytes are pioneer species that rapidly cover the soil and can compete with seedlings, thus affecting forest regeneration (Cao et al., 2020).

Depending on the bryophyte species and their associated traits, the effects on tree species germination could be opposite (St. Hilaire and Leopold, 1995). The life form of bryophytes would be an important characteristic in interactions with forest regeneration. Depending on the life form (or habitat) of the species, the bryophyte cover may be either dense and uniform or sparse and fragmented. It may also be thicker in acrocarps species, which grow vertically, than in plagiotropic species, which grow horizontally. Studies on acrocarps bryophyte species remain rare, and mainly concern the genus *Polytrichum* (Kupferschmid and Bugmann, 2005b; Parker et al., 1997; Sedia and Ehrenfeld, 2003; Zagidullina and Tikhodeyeva, 2006). In some studies, the thickness of the mat is thought to be a determining characteristic for access to soil nutrients (Nakamura, 1992). The majority of studies on the effects of plagiotropic bryophytes appear to show a negative effect on germination and survival of conifers such as *Picea abies* (Fukasawa and Ando, 2018; Hörnberg et al., 1997), *Picea jezoensis* (Ando et al., 2017; Hörnberg et al., 1997), *Abies balsamea* (St. Hilaire and Leopold, 1995) and *Pinus sylvestris* (Steijlen et al., 1995). However, these studies focused on only a few species (mainly *P. schreberi* and *Hylocomium splendens* on *P. sylvestris* and *P. abies* seedlings) and the intensity of the effect is different depending on the considered bryophyte species. A bryophyte species may have a positive effect on germination of one species and a negative effect on another. For example, *P. schreberi* has a positive effect on the germination of *P. sylvestris* (Nilsson et al., 1996; Ohlson

and Zackrisson, 1992) but a negative effect on the germination of *P. abies* (Hörnberg et al., 1997).

In order to face the competition for abiotic resources, some tree species develop adaptive strategies either through the production of small seeds, which facilitates access to the soil, or else through the production of large seeds (large reserves) inducing rapid seedling growth, which results in faster establishment of these species (Kang et al., 2017). Depending on the size of their seed and the microenvironment constituted by the bryophyte cover, the germination of two vascular species may differ. Nakamura (1992), for example, showed a negative effect of plagiotropic mat (*Pleurozium schreberi* and *Hylocomium splendens*) on germination of *Tsuga diversifolia* (small seeds) but a positive effect on *Abies veitchii* (larger seeds). Small seeds that reach the ground would receive little light because they are covered by bryophytes (Donath and Eckstein, 2010; Huber and Kollmann, 2020; Zamfir, 2000). For example, germination of *Pinus sylvestris* appears to be particularly inhibited by the cover of certain bryophyte species such as *P. schreberi* and *Dicranum* spp (Hyppönen et al., 2013).

In addition, within the vegetation community assemblage, interactions, such as interspecific competition, can be altered by disturbance. In temperate forests, disturbances, whether natural or anthropogenic, can modify interactions and thus plant communities. In this sense, wild ungulates can be considered as disturbances by changing the interactions within the plant community (Hobbs, 1996). The diet of wild ungulates includes food preferences according to the palatability of certain plant species (Spitzer et al., 2020). Consumption of some understory vegetation by ungulates may facilitate the establishment of seedlings, by reducing competition with understory vegetation, provided that rather few seedlings are themselves consumed (Gebert and Verheyden-Tixier, 2001; Häslér and Senn, 2012; Nichols et al., 2015). When understory vascular species are removed (grasses, forbs and more rarely ferns, shrubs, etc.), tree seedling growth is highly favored (Chang et al., 1996; Parker et al., 2009). In addition, browsing of understory vegetation by ungulates allows bryophytes to rapidly colonize the created bare surfaces (Bernes et al., 2018; Hegland et al., 2013; Jaroszewicz et al., 2011). Indeed, high rate of browsing by ungulates leads to an increase in the diversity of bryophytes by reducing competition for light (Chollet et al., 2013).

The aim of this study was to characterize the effects of bryophytes on the cover and species richness of tree seedlings of temperate forests within a network of forest plots covering a wide range of climatic conditions and forest stand compositions in France (Renecofor network (Archaux et al., 2009)). The objectives of the study were to analyze the direct and indirect

effects of bryophyte traits on seedling establishment (first year of installation) according to seed size, in interaction with climate. The objective was also to compare these effects on different vegetation layers between presence and absence of ungulates (unfenced plots/fenced plots).

We hypothesized that:

- We assume that the use of a causal model (SEM) will highlight both direct and indirect effects on regeneration. Indeed, the climate conditions, i.e., light, temperature, and moisture, have cascading effects on the forest stand, then all the vegetation layers down to the bryophytes, and finally regeneration (*Figure 10*).

- High bryophyte cover is associated with decreased cover and tree seedling richness. We hypothesized that this effect is greatest for tree species with small seed sizes, as high bryophyte cover would decrease access to soil resources for seeds.

- Under low moisture conditions, high bryophyte cover could be associated with higher regeneration. This effect is due to the poikilohydric capacity of bryophytes, which do not have a strong ability to regulate their water content. In order to maintain a hydrated state, bryophyte colonies and individual species have morphological adaptations to retain free water. This characteristic gives a high water retention capacity in bryophyte mats. The water could then be

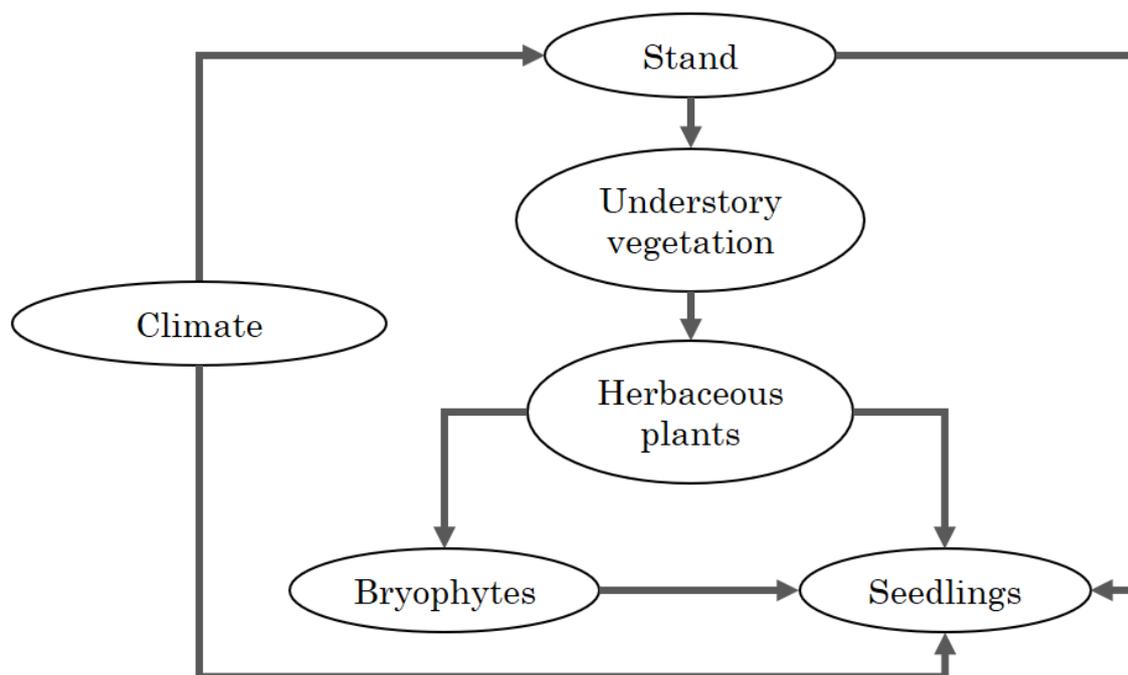


Figure 10 - General hypothesis diagram. We hypothesize that climate have direct effects on regeneration but also cascade through the different vegetation layers.

available for the seeds, promoting the germination of tree seeds in the mats.

- We also hypothesize that the effects of different vegetation layers are modified by the presence or absence of ungulates. By browsing some more or less palatable plants, ungulates modify the abundance of these species. In addition, by browsing some species, ungulates create openings for other species of the same or lower layers.

2. Methods

1. Study site

The Renecofor network includes 102 plots of 2 ha located in temperate and mountainous forests in mainland France. The plots cover a wide range of climatic conditions and vary in altitude between 5 and 1850 m. The stand structure and soil type are homogeneous over the 2 ha. One main tree species (or with a maximum of 20% of mixture with a second main species) composes the stands. The main species are Common Beech (*Fagus sylvatica* L., 1753) with 20 plots, Sessile Oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., 1784) with 19 plots, Scots Pine (*Pinus sylvestris* L., 1753) with 14 plots, Norway Spruce (*Picea abies* (L.) H.Karst., 1881) with 11 plots, Silver Fir (*Abies alba* Mill., 1768) with 11 plots, Pedunculate Oak (*Quercus robur* L., 1753) with 9 plots, maritime Pine (*Pinus pinaster* Aiton, 1789) with 7 plots, Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, 1950) with 6 plots, Sessile or Pedunculate Oak (*Quercus* sp. L., 1753) with two plots, Laricio Pine (*Pinus nigra* subsp. *Laricio* Maire, 1928) with 2 plots and European Larch (*Larix decidua* Mill., 1768) with 1 plot. For each stand, we have species identity and basal area for each year of survey. The basal area of the forest stand represents the cumulative surface of the sections of the trunks, at a height of 1.3m, brought back to the surface of the stand. The basal area is thus a value without unit, but the results are expressed in m²/ha for easier comprehension. The basal area is higher when the forest stand is dense. The plots are located in mature stands, mostly even-aged and pure stands. Within each plot, an area of 0.5ha is fenced (2 m high wire mesh fencing) to exclude wild ungulates (**Photo 1**).



Photo 1 - Renecofor oak plots (departments 18 and 54) during the 2010 monitoring. On the left picture, we can see the fenced plots. The decameter indicates the strip to be prospected. Photo by R.Chevalier.

2. Vegetation data

Floristic monitoring was carried out on eight 100 m² sub-plot areas (50 m x 2 m), four in fenced areas and four unfenced areas. The first vegetation surveys were carried out in 1995 and then were repeated every five years. For our analyses, we will only use data from the 2015 survey because it is the most recent complete year. The surveys included exhaustive inventories of the flora by distinguishing six layers : the muscinal layer/ground layer (bryophytes and liverworts), the seedling layer (seedlings of the year of the woody species, from 2005), the field layer/herbaceous layer (herbaceous and woody plants less than 0.3 m), the lower understory/shrub layer (woody species from 0.3 to 2 m), the higher understory/high shrub layer (woody species from 2 to 7 m) and finally the overstory layer (woody species greater than 7m). For each species, a Braun-Blanquet abundance-dominance coefficient was visually estimated. An overall percentage of cover is estimated for the species of each layer (except seedlings) and for bare soil. Two surveys were done for each monitored year, in the spring and in the summer. To limit observer effects, botanists conducted calibration meetings for vegetation cover estimation (Archaux et al., 2009).

3. Climatic data

For each plot, we extracted meteorological data from the SAFRAN and the ISBA analytical platforms provided by Météo-France (Durand et al., 1993). These data, modelled by 8 km square grids, were superimposed on the plot coordinates in order to obtain the meteorological data corresponding to each plot. Modelled monthly data of temperature (°C), rainfall (mm) and relative humidity (%) were thus collected for each sampling year and the previous year. The Water Vapor Pressure Deficit (VPD) was also calculated because, unlike relative humidity, VPD often has a relationship with vegetation evapotranspiration rate and other evaporation measurements. Thus, an increase in VPD is synonymous with air-drying which allows to take into account the temperature and the relative humidity. It is calculated by taking into account the Saturated Vapor Pressure (SVP) according to the following formula:

$$VPD(Pa) = \frac{100 - RH}{100} * SVP$$

where RH is the annual average relative humidity (%), and SVP is calculated as follows:

$$SVP(Pa) = 610,7 * 10^{\frac{7,5 * T}{237,3 + T}}$$

where T corresponds to the average annual temperature (°K).

4. Plant traits

We used the TRY trait database to obtain the vascular plants traits (Kattge et al., 2020). Selected traits are those related to abiotic resources (Ellenberg Light Indicator and Moisture values), seed characteristics (tree seed mass, shape, thickness and width) and leaf area. For herbaceous and shrub species, we assigned a score to each species based on competitive ability with forest regeneration (Balandier et al., 2006). These species can be non-competitive (Competitiveness Index (CI) = 0) or competitive and classified into functional groups (CI from 1 to 3) according to their behavior and the resource for which they are mainly competing.

Functional trait data on bryophytes are collected from the BRYOATT trait database (Hill et al., 2007). Based on the same principle as vascular plants, we constructed a competitiveness index against tree regeneration (CI) for bryophytes. We assigned a score (from 1 to 3) to each species

according to its life form (Life-form in BRYOATT). We assume that loose mats would be less competitive for forest regeneration. We therefore assigned the minimum score to species with life forms characterized as turf, tuft, and dendroid. Species with a life form in mat and weft were given a score of 2. Finally, the maximum score was given to species with a cushion life form. We weighted the life form score by the length (Length of shoot or thallus in BRYOATT).

In order to have an average value of the community traits, we have calculated the community-weighted mean of trait attributes weighted by species relative abundance:

$$CWM = \sum_{i=1}^n p_i \times trait_i$$

where p_i is the relative contribution of species i to the community, and $trait_i$ is the trait value of species i . To compile Structural Equations Model analyses, we applied a log function on the CWMs to normalize them.

5. Statistical analyses

We conducted Structural Equation Modelling (SEM), which is a method for developing and testing hypotheses about relationships in a system (Grace and Keeley, 2006). One of the advantages of SEMs is the ability to describe a latent variable that cannot be measured directly by a set of related observed variables. For example, the factor "natural regeneration" can be described by different observed variables (cover, richness...) and can therefore be defined as a latent variable. Moreover, SEMs allow the identification of direct and indirect causal effects, and the indirect effect is caused by latent variables.

For SEM analyses, all observed variables must be quantitative with a normal distribution. Some variables could therefore not be included in the analyses because they were qualitative (e.g. dominant tree species in the stand) or because we were unable to normalize these data to maintain clarity in the analyses (e.g. CWM of leaf area). Given our assumptions and constraints, we decided to perform two different structural equation models for fenced and unfenced plots. The variable "presence-absence of ungulates" being a qualitative variable, we could not integrate it with a normal distribution into the SEMs. Furthermore, there is no browsing index

or indirect measure of ungulate effects, so we could not include this modality as a latent variable.

First, we conducted an a priori measurement model using the observed variables at our disposal with normal distributions that best explain the latent variables of interest. In other words, based on our assumptions from the literature, we tried to assemble the observed variables that best described the latent variables. We used parametric bootstrapping methods to estimate the contribution of each observed variable to the latent variable.

Once this estimated measurement model was validated, we built an a priori relational model, based on our assumptions. In other words, we built a conceptual model a priori, which establishes the directions of the relationships between the latent variables. We also used parametric bootstrapping methods to test the relational model. The fit of the relational model prompted us to add a correlation between large-seeded and small-seeded seedling regeneration.

We tested the completed relational model with the confirmatory analysis model. Finally, we tested the significance of the relationships of the two different structural equation models for fenced and unfenced plots.

We also performed four generalized linear mixed models to investigate the effects of each of the observed bryophyte variables on the regeneration response variables. For each model, the random variables were the plot ID and the fenced or unfenced plots. Finally, seedling cover was studied with a model following a gamma distribution, and a gaussian distribution for seedling richness.

We conducted all the data analyses with the statistical software R version 4.1.1 (R Core Team, 2021). We performed the structural model equation analyses and the graphical representations with the lavaan package version 0.6-9 (Rosseel, 2012). Finally, we performed the generalized linear mixed models with the glmmTMB package version 1.1.2 (Brien and Brooks, 2021).

3. Results

The average basal area in the plots was 31.67 m²/ha with a maximum of 75.49 m²/ha for a maritime pine plot in Corsica. The average transmittance in the plots was 0.153 with a maximum of 0.63 for a scots pine plot. For the year 2015, the average number of tree species in the stand was 2.38 species with a minimum of one species and a maximum of seven species. For the specific richness of the understory vegetation, the average was 20.3 species with a

minimum in a plot where the main tree species are sessile or pedunculate oaks, in northeast of France. The maximum specific richness of understory vegetation was 66 species reached in two plots: a Norway spruce plot in Jura and a silver fir plot. The bryophytes specific richness varied from one to 16 species, in a Douglas-fir plot in the lowland, with an average of 5.4 species. Finally, the number of seedlings species was on average two species, reaching up to 6 species for the same plot in Douglas fir.

All the structural equation modeling results are presented in **Figure 11** and **Figure 12**. After the variable selection and confirmatory analysis model steps, a general scheme was selected for each herbivory modality: unfenced and fenced plots. In both structural equation models, eight latent variables were selected: humidity, temperature, stand, shrub layer, herbaceous layer, bryophytes as a physical barrier, and finally large seed and small seedling regeneration. The observed variables defining humidity and temperature are annual averages. The observed variable defining the stand is the CWM of transmittance. For the other two vegetation layer, the shrub layer and the herb layer, the observed variables are CWM on competition index. The bryophyte physical barrier is defined by three observed variables: the CWM of the bryophyte shoot length index, the CWM of the competitiveness index and the cover alone. Finally for regeneration, we selected two observed variables: richness and cover.

For the unfenced plots, temperatures had no direct effect on the stand but direct negative effects on understory vegetation, herbaceous vegetation and regeneration but only of large seeds. In contrast, humidity had direct positive effects on stand, understory vegetation and small seed regeneration. Contrary to our assumptions, humidity increase had a negative effect on bryophytes (**Figure 11**). Forest stand had no significant effect on understory vegetation but a positive direct effect on herbaceous vegetation. The stand also had a direct positive effect on small-seeded seedlings. Both understory and herbaceous vegetation had a positive direct effect on bryophytes. Bryophytes had only a negative effect on large-seeded seedlings.

In the fenced plots, moisture had a negative effect on bryophytes but direct positive effects on the stand, understory vegetation, and small-seeded seedlings (**Figure 12**). Temperature had negative direct effects on understory vegetation, herbaceous vegetation, and large-seeded seedlings but had no direct effect on stand. Stand had a positive direct effect on herbaceous vegetation but had no significant effect on understory vegetation or bryophytes. Understory vegetation and herbaceous vegetation had a positive direct effect on bryophytes. Bryophytes had a negative effect on large-seeded seedlings but a positive effect on small-seeded seedlings.

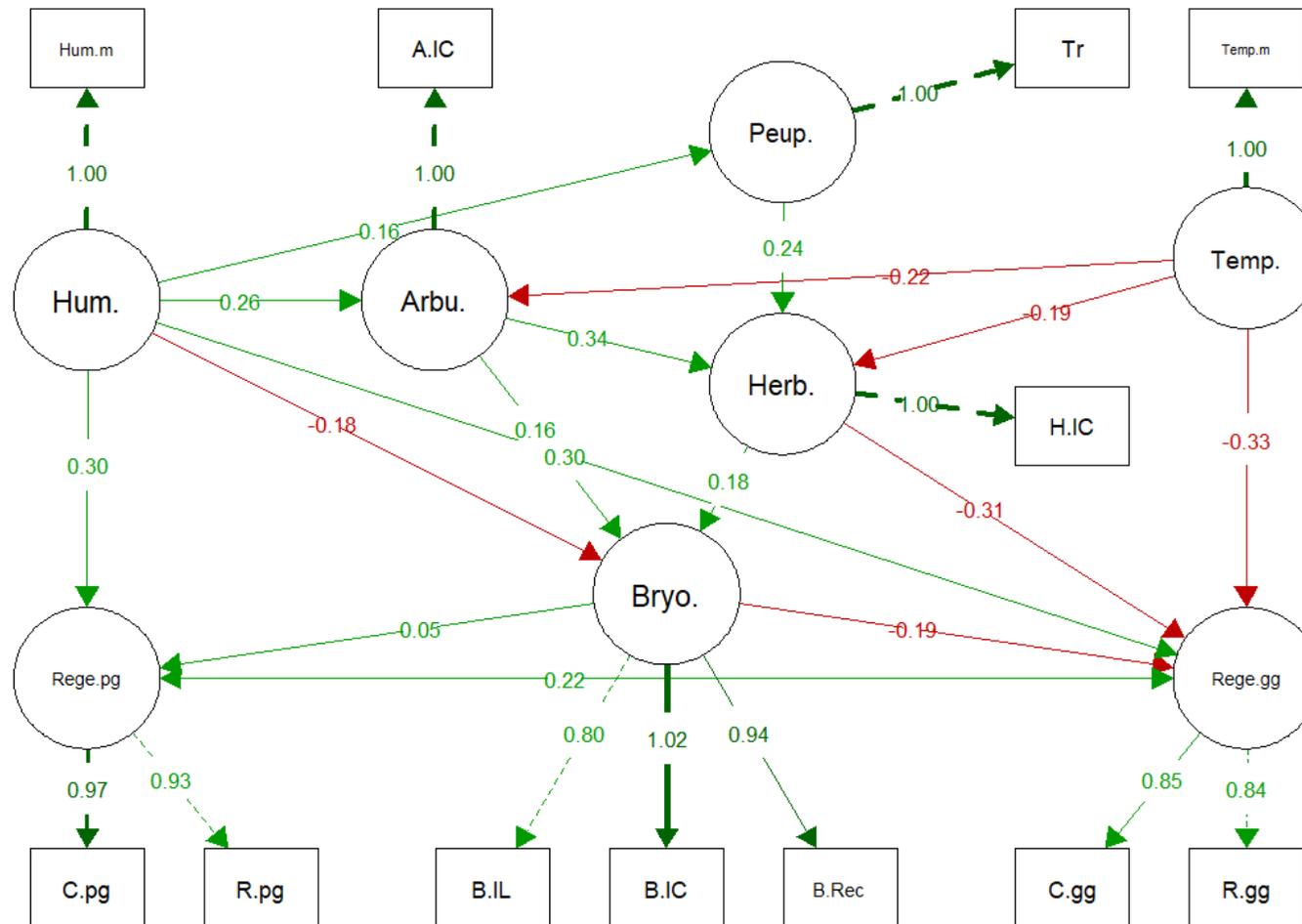


Figure 11 - Results of the structural equation modeling for the unfenced plots. Rounds represent latent variables and squares are observed variables. Green arrows are positive effects while red arrows are negative effects. Hum = Humidity; Hum.m = average of humidities; Arbu = shrub layer; A.IC = Competitiveness Index for the shrub layer; Peup = Stand; Tr= Transmittance; Temp = temperatures; Temp.m = average of temperatures. Herb. = Herbaceous layer; H.IC = Herbaceous layer competitiveness index; Bryo. = Bryophytes; B.I.L = Bryophyte shoot length index; b.IC = Bryophyte competitiveness index; B.rec = Bryophyte cover; Rege. pg = small seedling regeneration; C.pg = small seedling cover; R.pg = small seedling richness; Rege.gg = large seedling regeneration; C.gg = large seedling cover; R.gg = large seedling richness.

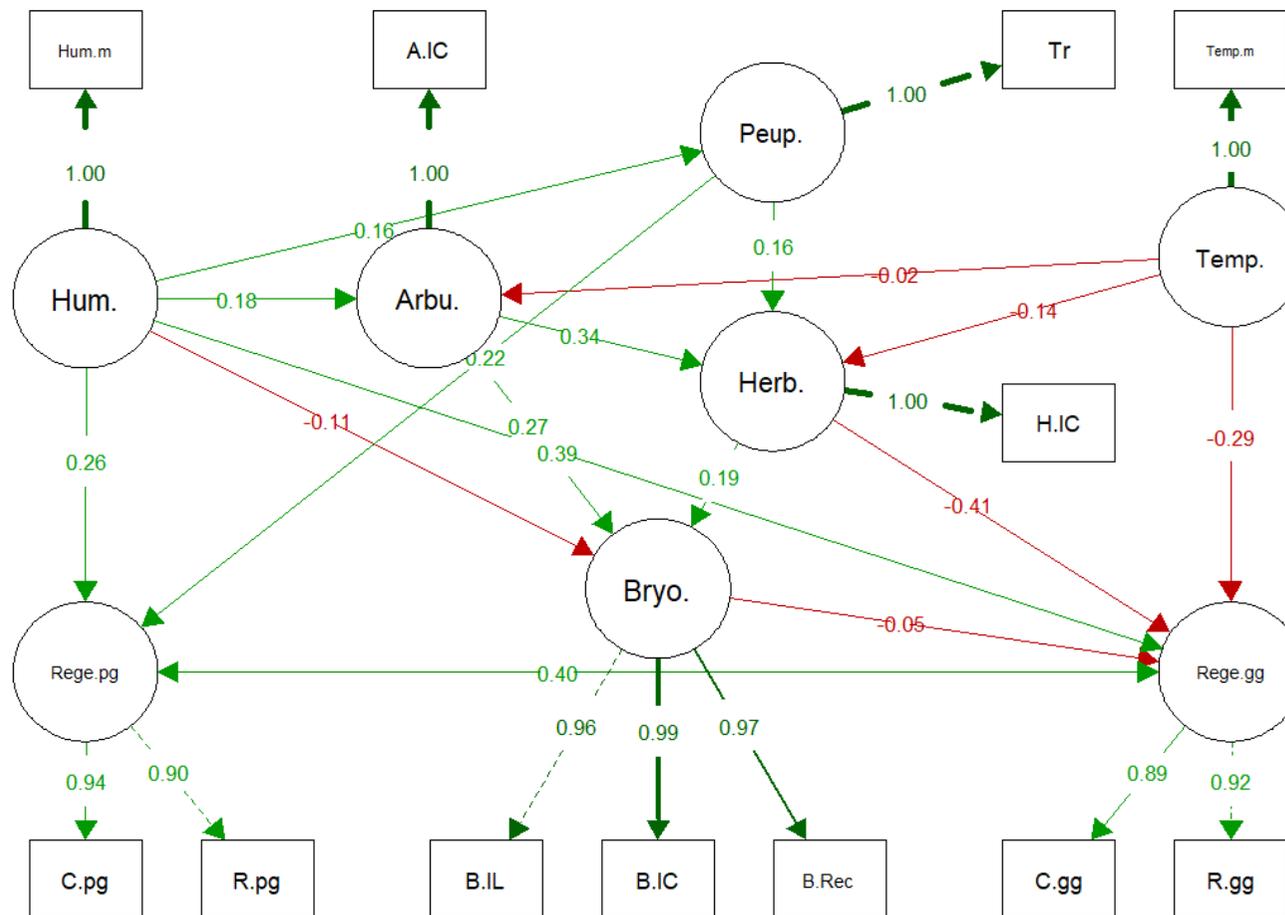


Figure 12 - Results of the structural equation modeling for the fenced plots. Rounds represent latent variables and squares are observed variables. Green arrows are positive effects while red arrows are negative effects. Hum = Humidity; Hum.m = average of humidities; Arbu = shrub layer; A.IC = Competitiveness Index for the shrub layer; Peup = Stand; Tr = Transmittance; Temp = temperatures; Temp.m = average of temperatures. Herb. = Herbaceous layer; H.IC = Herbaceous layer competitiveness index; Bryo. = Bryophytes; B.I.L = Bryophyte shoot length index; b.IC = Bryophyte competitiveness index; B.rec = Bryophyte cover; Rege. pg = small seedling regeneration; C.pg = small seedling cover; R.pg = small seedling richness; Rege.gg = large seedling regeneration; C.gg = large seedling cover; R.gg = large seedling richness.

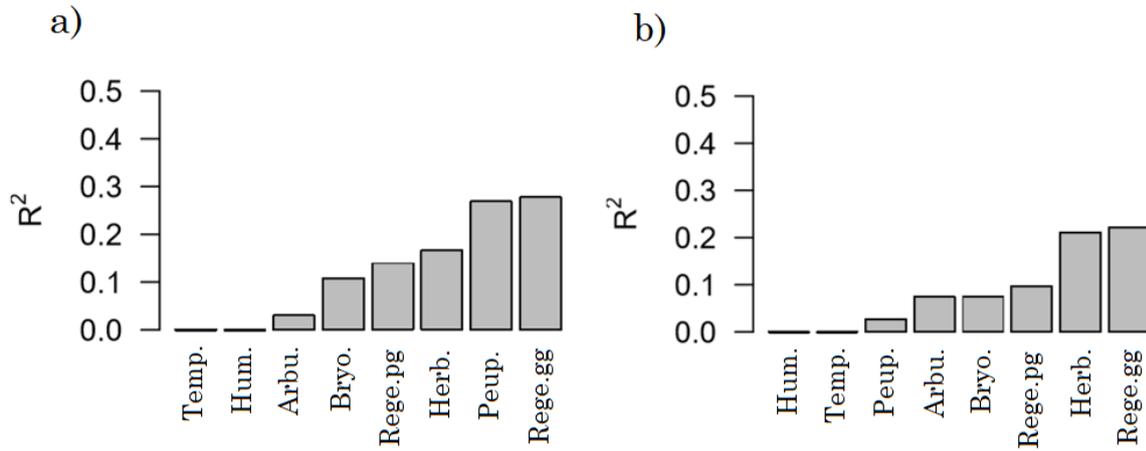


Figure 13 - Results of significance tests for a) unfenced plots and b) fenced plots. Temp. = Temperatures; Hum. = Humidity; Arbu. = Shrub layer; Bryo. = Bryophytes; Herb. = Herbaceous layer; Peup. = Stand; Rege.pg = Regeneration of small-seeded seedlings; Rege.gg = Regeneration of large-seeded seedlings.

Significance tests for both fenced and unfenced plots models show large-seeded seedlings as the best explained latent variable in structural equation modeling (about 30% in unfenced plots and 20% in fenced plots; **Figure 13**).

In generalized linear mixed models, the observed bryophyte variables had no significant effect on small-seeded seedling regeneration, either cover or richness, nor on large-seeded seedling richness. Similar to the structural equation modeling results, bryophytes had a negative effect on large-seeded seedlings. In fact, the bryophyte shoot length index had a positive effect on large-seeded seedlings richness ($\beta = -2,769$; $P < 0,05$; **Table 1**).

Table 1 - Results of generalized linear mixed models for large- and small-seeded seedling cover, large- and small-seeded seedling richness. CI bryo = bryophyte competitiveness index, LI bryo = bryophyte shoot length index, and BC = bryophyte cover.

Response	Predictor	Estimate	Std.Error	Z value	Pr (> z)	AIC
Large-seeded seedling cover	CI bryo	2,856	1,715	1,665	0,096	220,1
	LI bryo	-2,769	1,326	-2,088	0,037 *	
	BC	0,628	0,869	0,722	0,470	
Richness of large-seeded seeds	CI bryo	-0,185	0,168	-1,104	0,270	315,9
	LI bryo	0,136	0,077	1,770	0,076	
	BC	0,092	0,128	0,715	0,475	
Small-seeded seedling cover	CI bryo	0,219	0,988	0,222	0,824	143,6
	LI bryo	-0,117	0,309	-0,379	0,705	
	BC	-0,334	0,747	-0,447	0,655	
Richness of small-seeded seeds	CI bryo	-0,089	0,153	-0,585	0,559	290,9
	LI bryo	0,085	0,068	1,248	0,212	
	BC	0,133	0,118	1,124	0,261	

4. Discussion

1. Main results :

In accordance with our hypotheses, causal models (SEM) were able to show direct and indirect effects of climate on forest regeneration. On the one hand, in the fenced plots, moisture increase had a positive effect on the regeneration of large-seeded seedlings. Temperatures increase, herbaceous vegetation and bryophytes had a negative effect on large-seeded seedlings. In addition, stand and moisture had a direct positive effect on small-seeded seedlings. On the other hand, while in the unfenced plots, moisture had a positive effect on large-seeded seedlings, but temperatures, herbaceous cover and bryophytes had a negative effect on large-seeded seedlings. Moisture and bryophytes had a positive effect on small-seeded seedlings.

Furthermore, in line with our hypotheses, an increase in bryophyte cover was associated with a decrease in tree seedlings regeneration. However, bryophytes did not have a significant effect

on small-seeded seedlings. On the contrary, in the unfenced plots, bryophytes had a positive effect on small-seeded seedlings. Furthermore, the generalized linear mixed models showed no significant effect of bryophytes on small-seeded seedlings. Bryophytes had a significant positive effect on large-seeded seedlings cover but not on richness.

Finally, the hypothesis on the modification of the effects of the different vegetation layers by ungulates was partly validated. The results were different for fenced and unfenced plots, but the effects are very small.

2. Competition between vegetation layers:

Our hypotheses were based on the already known and studied mechanisms of interspecific competition between the different vegetation layers, through the exploitation of abiotic resources by different vegetation layers. The positive effect of the latent stand variable on understory vegetation can be explained by the observed variable used to describe the stand. Indeed, the observed variable was transmittance. This positive effect can be explained by a greater availability of light for the understory vegetation. Indeed, the overall availability of light for the understory vegetation is crucial. For example, the increase in transmittance for understory has increased the cover and richness of the understory vegetation (Dormann et al., 2020). On the contrary, we did not find a direct effect of transmittance on bryophytes. This result is contrary to some studies that claimed a positive effect of transmittance on bryophytes (Tinya and Ódor, 2016). However, this study and (Márialigeti et al., 2009) qualify this result by showing that bryophyte cover was rather related to the presence or absence of significant litter. Indeed, leaf litter from broadleaf trees can have a negative effect on the establishment of bryophyte species such as *Hylocomium splendens* (Jean et al., 2020). Furthermore, in absence of ungulates, transmittance also had a direct effect on the regeneration of small seeds but not on the regeneration of large seeds. In addition, moisture had a direct positive effect on small-seeded seedlings, but not on large-seeded seedlings. Small-seeded seedlings may be more dependent on abiotic conditions, especially light, than large-seeded seedlings. In addition, other studies have shown that light requirements are a limiting resource for tree seedlings, especially for species whose seed size is considered small-seeded seedling in our study (Cavard et al., 2011). In relation to their amount of available reserves, large seeded seedlings would be less dependent on abiotic conditions than small-seeded seedlings.

3. Changes in plant community interactions by ungulates:

First, we observed different interactions between fenced and unfenced plots. The positive effect of understory vegetation on bryophytes and the negative effect of herbaceous vegetation on the regeneration of large-seeded seedlings is less strong in the presence of ungulates. On the one hand, ungulates can cause damage directly to seedlings by trampling or browsing them, especially broadleaf seedlings (Côté et al., 2004; Rooney and Waller, 2003). On the other hand, ungulates, by consuming certain more palatable plant species, can indirectly modify the interactions between vegetation layers (Kuiters and Slim, 2002). Indeed, some of the changes made by wild ungulates can be likened to ecosystem engineering (Crawley 1983). Ecosystem engineering species are defined as organisms that directly or indirectly control the availability of resources for other species (Jones et al., 1994). The negative effect of understory vegetation can be explained by competition for abiotic resources and mainly light. Indeed, conservation by fenced areas has favored competing understory vegetation in these plots (Kalisz et al., 2014; Leonardsson et al., 2015). The fenced areas showed a higher cover of most ferns, for example, which is a type of vegetation known to compete for available light for tree seedlings (Rooney and Waller, 2003).

In addition, bryophyte abundance increases with high wild ungulate density through indirect effects that alter competition for light between the understory, in some cases browsed by ungulates, and the muscinal layer. Moreover, rooting by ungulates, especially wild boar in their foraging behavior creates areas of bare soil. As most bryophytes are pioneer species, the presence of ungulates can favor the presence of bryophytes. The effects of ungulates can also be indirect through increased nutrient concentration, especially nitrogen (Mohr et al. 2005).

4. Interactions between bryophytes and tree seedlings:

Contrary to our hypotheses, we found a positive effect of the cover of the understory vegetation on bryophytes. This result is contrary to other studies that find a negative effect of understory vegetation cover on bryophytes (Bartels and Chen, 2013). However, the observed variables used to describe understory vegetation can explain the positive effects on bryophytes. Indeed, the competitiveness index calculated for each of these layers takes into account the competitiveness for tree seedlings. This index is therefore directly related to the resources needed for the establishment of tree seedlings, which are different from the resources needed by bryophytes. Indeed, bryophytes are more shade tolerant than the tree seedlings of the species

present in our study (Tinya et al., 2009). Bryophytes are tolerant to a wide range of abiotic conditions. However, our study and previous studies do not have the actual transmittance values at the level of terricolous bryophytes. Further studies are needed to understand the microclimate in the near and within the bryophyte mats.

Furthermore, among the traits studied in bryophytes, the bryophyte competitiveness index taking into account life form and shoot length seems to explain well the effects of bryophytes on the regeneration of small-seeded seedlings (**Table 1**). The life form of bryophytes could therefore be a characteristic to take into account when studying the mechanisms involved. Indeed, depending on the shape of the mats and the size of the seeds, bryophytes could have different effects on regeneration. For example, two species of bryophytes with very different forms such as *Pleurozium schreberi* and *Polytrichum sp.* did not show the same effect on the regeneration of the same tree seedling species, *Pinus sylvestris*. The first species had a negative effect (Steijlen et al., 1995), while the second species showed a positive effect (Zagidullina and Tikhodeyeva, 2006). One of the trait to be considered for the study of interactions between bryophytes and regeneration could therefore be the thickness of the bryophyte mat which would limit access to nutrients by the tree seedlings (Nakamura, 1992).

5. Consideration of seed size in bryophyte-seed interactions:

Finally, the results showed different interactions depending on seed size. Bryophytes and other vegetation layers had different effects on small seed regeneration and large seed regeneration. Bryophytes had a negative effect on the regeneration of large-seeded seedlings, and in the fenced plots, they had a positive effect on the regeneration of small-seeded seedlings. The seed size trait therefore appears to be a key trait to consider when assessing the effects of bryophytes, and other vegetation strata, on forest regeneration. Depending on the size of the seeds, the amount of reserve is different. The bryophytes could therefore have different effects on seeds depending on their reserve. A seed with little reserve would be facilitated by bryophytes and, on the contrary, have a negative effect on seeds with large reserves. These results are contrary to some studies. Indeed, mats of plagiotropic bryophytes (*Pleurozium schreberi* and *Hylocomium splendens*) had a negative effect on the germination of *Tsuga diversifolia* (small seeds) but a positive effect on *Abies veitchii* (large seeds) (Nakamura 1992). Bryophytes would therefore not only act as a physical barrier, especially for small seeds, but would be involved in more complex interactions. Indeed, tree seedlings are particularly dependent on the

regeneration microsites, and especially on the microclimate (Vitasse et al., 2021). In addition, studies have already shown that bryophyte mats can change the microclimate, and thus the resources available to tree seedlings. Indeed, increasing the height of the bryophyte mat would allow the reduction of the temperature range under the mat (Soudzilovskaia et al., 2013). For example, a thick bryophyte mat could reduce soil surface temperature by 0.55°C compared to bare soil (Wang et al., 2019). Further studies are therefore needed to understand the effects of bryophytes on the microclimate at a finer scale, and the consequences for tree seedlings. These new studies should take into account the life form of bryophytes and seed size of tree seedlings.

6. Conclusion :

Analyses in causal and large-scale models allowed us to understand the interactions between the different vegetation layers: from canopy to regeneration, depending on the presence or absence of ungulates. Structural equation modelling analysis allowed us to identify relationships in a complex system. These analyses allow us to differentiate between direct and indirect effects. Bryophytes, which are often under-studied, seem to have a positive effect on regeneration, especially the regeneration of small plants. The bryophyte shoot length index is the most explanatory index. The consideration of bryophytes, especially their functional traits, is therefore essential for the understanding of regeneration monitoring.

Dans ce chapitre, nous avons étudié les effets des bryophytes sur la régénération forestière naturelle à l'échelle nationale. Cette étude a montré l'intérêt de prendre en compte les traits associés aux graines et aux bryophytes. En effet, les résultats varient en fonction des tailles des graines et des traits fonctionnels des bryophytes, notamment l'indice de compétitivité basé sur la forme de vie. Le chapitre suivant aura pour but d'étudier à une échelle plus fine les effets des bryophytes sur la survie et la croissance de deux espèces arborées en régénération en condition de forêt mélangée. Les deux espèces arborées d'intérêt présentent des tailles de graines très différentes et peuvent donc être considérées comme des exemple de régénération de semis à petites graines d'un côté et à grosse graines de l'autre.

Chapitre 2 : Effets des bryophytes sur la survie et croissance de la régénération de *Pinus sylvestris* et *Quercus petraea* en forêt mélangée d'Orléans :

En collaboration avec (par ordre alphabétique) : Philippe Balandier, Anders Mårell

Dans le chapitre précédent, nous avons pu étudier les effets des différentes strates de végétation et des bryophytes sur la régénération en fonction de la taille des graines des semis. L'effet des bryophytes semble être différent selon la taille des graines, mais également selon les traits fonctionnels des bryophytes au travers de l'indice de compétitivité. Cependant, le chapitre précédent étudiait un réseau national dont les placettes étaient réparties dans toute la France avec des conditions biotiques et abiotiques parfois très différentes. De plus, les peuplements étudiés sont des forêts monospécifiques. Les suivis de la régénération mis en place sur le réseau RENECOFOR ne permettent pas d'étudier la croissance des semis puisqu'ils ne sont pas identifiés d'un suivi sur l'autre. Afin d'étudier les effets des bryophytes sur deux espèces arborées d'intérêt en forêt mélangée, ce chapitre porte sur le dispositif expérimental OPTMix en forêt d'Orléans. Le but est d'analyser les effets des bryophytes sur la survie et la croissance des semis de chêne sessile (*Quercus petraea*) et de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*).

1. Introduction

Les études sur les effets des forêts mélangées, et plus généralement d'une augmentation de la richesse spécifique dans la canopée, sur la végétation ne semblent pas montrer de consensus. Toutefois, les forêts mélangées semblent abriter une plus grande biodiversité. Elles seraient plus résilientes et offriraient une plus grande productivité. En ce sens, les forêts mélangées pourraient être d'un grand intérêt pour les gestionnaires (Pretzsch et al., 2020). Parmi les forêts mélangées, le mélange chênes-pins est le mélange le plus présent dans les peuplements forestiers français (Morneau et al., 2008).

Cependant, la régénération naturelle forestière est confrontée à plusieurs blocages, tels que la compétition avec la végétation de sous-bois. En effet, parmi les facteurs limitant la régénération,

la compétition intraspécifique et interspécifique pour les ressources abiotiques joue un rôle déterminant pour le succès de la régénération. La régénération naturelle est sensible à la compétition par interférence pour les ressources abiotiques, notamment face aux changements climatiques même mineurs (Lloret et al., 2004). De plus, la compétition avec la végétation du sous-bois a des effets différents en fonction de l'essence considérée et l'étape de régénération. Certains stades, comme la germination et l'installation des semis, apparaissent comme particulièrement sensibles à la compétition (Davis et al., 1999). Cette différence s'explique par les différences des besoins selon l'étape de régénération. Par exemple, les dernières étapes de régénération du chêne sessile (*Q. petraea*) et du chêne pédonculé (*Quercus robur*) se démarquent par un besoin en lumière important (Annighöfer et al., 2015). L'augmentation de la densité de semis de pin sylvestre et de chêne sessile serait en effet liée à l'augmentation de la disponibilité en lumière (Tinya et al., 2009). Il a en effet été relevé l'importance des microsites favorables pour la régénération de certaines espèces de chênes (*Q. robur* et *Quercus rubra*) dans les peuplements mélangés de chêne-pin (Woziwoda et al., 2019). En conséquence, les peuplements forestiers en mélange sont particulièrement affectés par les blocages de régénération. En effet, le renouvellement de ces peuplements nécessite la présence de microsites favorables et adaptés à la régénération pour chacune des espèces en mélange.

La régénération est en compétition directe ou indirecte avec de l'ensemble des strates supérieures. En effet, les caractéristiques du peuplement, comme l'hétérogénéité et la présence d'une couche arbustive importante, ont un rôle majeur sur le succès de régénération (Tinya et al., 2019). La compétition avec une importante densité de végétation de sous-bois représente un obstacle important pour la régénération de chênes (*Q. rubra* et *Quercus alba*) (Lorimer et al., 1994). En effet, la mortalité, la survie ainsi que l'architecture des semis de chêne pédonculé (*Q. robur*) peuvent être modifiées par la compétition avec la végétation vasculaire du sous-bois (Jensen and Löf, 2017). Outre la compétition avec la flore vasculaire, la biomasse de certaines espèces de bryophytes aurait un effet négatif sur la régénération de pin sylvestre (*P. sylvestris*) (Stuiver et al., 2014). En revanche, certains tapis de bryophytes (« feathermoss ») aurait un effet facilitateur sur l'installation des semis de semis d'épinette noire (*Picea mariana*) (Wheeler et al., 2011). Cependant, les effets des bryophytes sont globalement peu étudiés dans les forêts tempérées, et les études sont encore plus rares en forêt mélangée. D'un côté, les effets des bryophytes sur le recrutement de certaines plantes vasculaires semblent pourtant jouer un rôle important en réduisant les amplitudes de températures pendant la germination (Soudzilovskaia et al., 2011). D'un autre côté, certains auteurs avancent l'hypothèse d'un « étouffement » des

semis d'épicéa commun (*Picea abies*) par les bryophytes, entraînant une mortalité élevée des semis (Hörnberg et al., 1997).

Dans cette étude, nous analyserons le taux de survie et la croissance des semis de pin sylvestre et de chêne sessile en fonction du couvert de bryophytes terricoles en forêt mélangée de chênes sessiles et pins sylvestres. Nous analyserons 239 semis répartis sur 90 placeaux pour identifier les effets du recouvrement de bryophytes, notamment en fonction de leur type de croissance, sur la croissance et le taux de survie du chêne sessile et du pin sylvestre.

Les hypothèses sont que (1) le recouvrement total des bryophytes a un effet négatif sur la croissance et la survie des semis, en particulier sur la première classe de hauteur, en empêchant les semis d'accéder aux nutriments et à l'humidité du sol, (2) les semis de chêne, ayant une racine pivot à croissance rapide et plus robuste, sont moins affectés que les semis de pin par le recouvrement de bryophytes, (3) l'effet des bryophytes sur la hauteur et la survie des semis est différent en fonction du groupe fonctionnel de bryophytes. Les bryophytes orthotropes, présentant souvent des formes de colonies plus denses, ont un effet plus important que les bryophytes plagiotropes.

2. Méthodes

1. Le dispositif OPTMix

L'étude a été réalisée en forêt d'Orléans, sur le dispositif expérimental OPTMix (Oak Pine Tree Mixture Experiment) (**Figure 14**). OPTMix est un réseau de placettes expérimentales de suivi à long terme situé en forêt d'Orléans, dont le but est d'étudier le fonctionnement des forêts mélangées tempérées (Korboulewsky et al., 2015). Les parcelles sont situées en plaine à une altitude comprise entre 107 mètres et 174 mètres, présentant un climat continental tempéré avec une influence océanique. Les sols, considérés comme de type planosol, se définissent par une morphologie différenciée et la présence d'un engorgement temporaire par la présence d'un plancher argileux peu perméable (Baize, 1995). En effet, l'horizon superficiel sablo-limoneux et le plancher argileux plus en profondeur conduit à la présence, particulièrement en hiver, d'une nappe d'eau perchée temporaire (Korboulewsky et al., 2015). Pour ce type de sol, les conditions d'hydromorphies induisent un appauvrissement des sols et une augmentation de l'acidité (Baize, 1995).

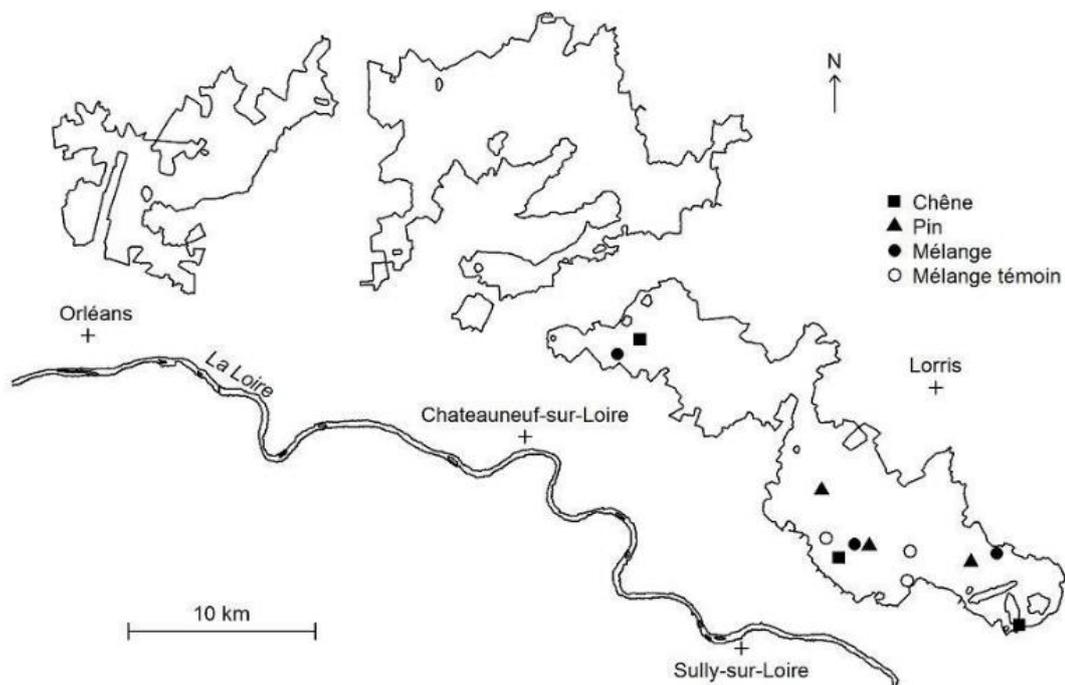


Figure 14 - Localisation des parcelles du dispositif expérimental OPTMix en forêt domaniale d'Orléans - Massif de Lorris - les Bordes.

Le dispositif OPTMix est constitué de trois répétitions du triplet : pur pin, pur chêne et mélange dont les deux essences principales sont le chêne sessile (*Q. petraea*) et le pin sylvestre (*P. sylvestris*) (**Figure 15**). Les densités des peuplements forestiers sont exprimées par l'indice de densité relative (RDI) représentant un indice de compétition au sein du peuplement forestier. Un RDI de 0 représente un peuplement sans compétition entre les arbres alors qu'un RDI de 1 représente la dynamique naturelle, sans intervention humaine. Pour chaque composition de peuplement sur le dispositif OPTMix, deux niveaux de densité des arbres adultes sont appliqués; une densité faible dite « dynamique » (RDI objectif de 0,4) et une densité moyenne dite « conservatrice » (RDI objectif de 0,7) (**Annexe 1**). Le dispositif comprend des placettes ouvertes (exclos) et des placettes excluant les ongulés par une clôture (enclos). Au total, le dispositif est formé d'un ensemble de 33 placettes répartis sur les trois sites (**Figure 15** **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**). Chaque placette couvre une surface de 0,5 ha. Chaque arbre est cartographié. L'ensemble des expérimentations et les cheminements sont localisés et définis pour les mesures récurrentes afin d'éviter le piétinement. Les espèces de sous-bois sont majoritairement la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*), la molinie bleue (*Molinia caerulea*) et la callune (*Calluna vulgaris*).

Site

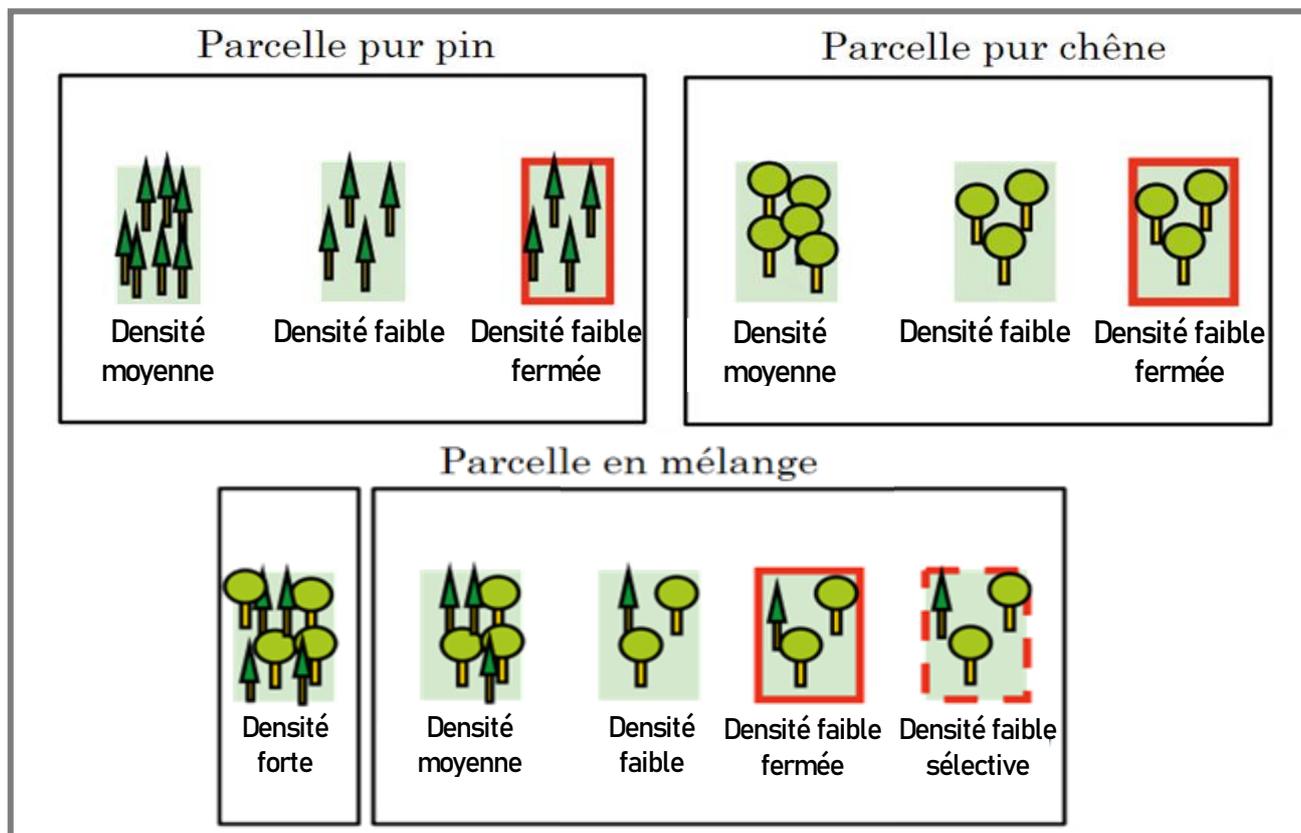


Figure 15 - Organisation de chaque site du dispositif OPTMix présentant trois composition de peuplement (pin pur, chêne pur, mélange), deux densités de peuplement (conservatrice et dynamique), et trois modalités d'herbivorie (ouverte, fermée, sélective). Cet ensemble de 11 placettes est répété trois fois. Adaptée de Korboulevsky et al. 2015.

Un suivi du climat est réalisé dans chaque placette ouverte du dispositif, grâce à l'installation de trois capteurs de rayonnement global à deux mètres de hauteur (SP1110 Campbell Scientific), de deux thermo-hygromètres (CS215 Campbell Scientific) et de deux pluviomètres (ARG100 Campbell Scientific) à 1,65 m de hauteur (*Photo 2*). La teneur en eau du sol est suivie à 20, 40 et 60 cm de profondeur grâce à trois sondes pour chaque palier (CS616 Campbell Scientific). Trois thermocouples (constantan-cuivre) permettent de suivre les températures du sol à 20 cm de profondeur. Le suivi des niveaux de la nappe perchée est réalisé grâce à des tubes piézométriques équipés de capteurs automatiques (CS450 Campbell Scientific) et des tubes piézométriques relevés manuellement. Enfin, l'ensemble de ces capteurs est relié à des centrales d'acquisition de type CR800 et CR1000 (Campbell Scientific) (*Photo 2*). La

description du profil de sol a été réalisée lors de l'installation du dispositif à l'ouverture des fosses.



Photo 2 - A gauche : station météorologique, regroupant la centrale d'acquisition et les capteurs de lumière et d'humidité, installée sur une placette ouverte en mélange (Photo C. Couteau). A droite : placeau de régénération en placette ouverte en pur pin pendant les suivis de régénération 2019 (Photo L. Chevaux).

Dans ce chapitre, les placettes étudiées sont uniquement les placettes en mélange et de densité faible, en enclos et en exclos.

2. Suivis de régénération sur OPTMix

Sur chacun des trois sites du dispositif expérimental OPTMix, deux placettes (enclos et exclos) de 0,5 ha comprenant chacune 20 placeaux de suivi de régénération de 2m de rayon (12,57m²) ont été prospectés (**Photo 2**). Le suivi de la régénération des deux espèces d'intérêt a été réalisé de mai à juillet 2019. L'étude a porté sur 120 placeaux, mais seulement 90 placeaux comportaient des semis déjà identifiés et mesurés. Au total, 239 semis ont été étudiés : 136 chênes et 103 pins.

Sur chacun des placeaux de régénération, l'identification et l'évaluation du recouvrement de la végétation interférente (**Photo 2**), la densité et la composition de la régénération inférieure à 20

cm de haut, ainsi que le suivis individuel et temporel des semis de plus de 20 cm (chêne, pin sylvestre) ont été notés. Le suivi individuel des semis est réalisé sur un maximum de 12 semis de chêne et 12 semis de pin de plus de 20 cm, sur chaque plateau de régénération, tous les trois ans. Les mesures relevées sur chacun des semis est la hauteur, les dommages par les cervidés (aucun dommage, abrouissement, frottis, abrouissement et frottis) et d'autres types de dommages (absence de dégât, parasites, lagomorphes, rongeur, activité humaine, concurrence végétale, sanglier, accident climatique, et autres dégâts).

Sur chacun des plateaux, la végétation interférente (molinie, callune, fougère aigle, ronce) a été évaluée selon des classes de recouvrement. L'identification et l'évaluation du recouvrement des bryophytes ont été faits selon les mêmes classes de recouvrement :

- 5 : recouvrant plus de 75% de la surface
- 4 : recouvrant de 50 à 75% de la surface
- 3 : recouvrant de 25 à 50% de la surface
- 2 : recouvrant de 5 à 25% de la surface
- 1 : recouvrement inférieur à 5% de la surface.

Pour la régénération de plus de 20cm, les 3 semis de chêne et de pin, les plus proches du centre du plateau, ont été identifiés et mesurés depuis 2015.

Afin d'identifier les bryophytes en interaction directe avec les semis, l'identité de toute les espèces de bryophytes terricoles en présence et l'estimation de leur recouvrement (en cm²) ont été relevés autour des trois premiers semis de chaque essence, dans un rayon de 35 cm. Le suivi des bryophytes a été réalisé à l'automne 2019. Au total, 13 espèces de bryophytes terricoles différentes ont été relevées sur les plateaux.

Enfin, un dernier passage en 2021 a permis de noter si les semis suivis étaient dépérissant, morts ou vivants deux ans plus tard.

3. Calculs des indices

Le taux d'accroissement en hauteur (en cm) d'un semis a été calculé comme l'écart entre la mesure initiale du semis et la mesure du dernier suivi, divisé par le temps entre les deux

mesures. La majorité des semis sont suivis depuis 2016, la croissance a donc été calculée sur 3 ans.

Comme dans le Chapitre 1, un score de compétitivité a été attribué à chaque espèce vasculaire en fonction de sa compétitivité pour la régénération forestière (Balandier et al., 2006). Le Community-Weighted Mean (CWM) a été calculé pour chaque placette en pondérant la valeur de l'indice de compétitivité par l'abondance relative des espèces vasculaires.

De plus, un score de compétitivité a également été attribué à chaque espèce de bryophyte en fonction de sa forme de vie et de la longueur moyenne des tiges. Nous avons d'abord assigné un score de 1 à 3 en fonction de la forme de vie. Le score minimum a été attribué aux tapis considérés comme lâches (« turf », « tuft », and « dendroid »). Les espèces ayant une forme de vie en « tapis » (« mat » et « weft ») ont eu la note de 2. Enfin, les tapis de bryophytes les plus denses (« cushion ») ont reçu la note maximale de 3. Le CWM d'indice de compétitivité a été calculé pour chaque placette en pondérant la valeur de l'indice de compétitivité par l'abondance relative des bryophytes.

4. Analyses des données

Des modèles linéaires généralisés à effets mixtes ont été réalisés pour analyser les effets des recouvrements de bryophytes sur la croissance et le taux de survie des semis de chêne et de pin grâce au package `glmmTMB` package version 1.1.2 (Brien and Brooks, 2021) du logiciel R (R Core Team, 2021). Nous avons considéré deux seuils de significativité, $p < 0.05$ (effet significatif) et $p < 0.1$ (effet marginal).

Les mêmes modèles ont été appliqués sur les semis de chêne et de pin séparément. Dans un premier temps, les modèles ont été testés sur l'ensemble des semis. Nous avons réalisé des modèles pour estimer l'effet du recouvrement total des bryophytes et le recouvrement total de la végétation de sous-bois vasculaire, l'effet de l'abondance relative des bryophytes plagiotropes et orthotropes, et enfin le recouvrement des bryophytes plagiotropes et orthotropes. Ces variables explicatives ont été testées sur deux variables réponses : le taux d'accroissement et la survie des semis. Dans un second temps, les modèles ont été réalisés sur deux classes de hauteur : les semis dont la taille est inférieure au premier quartile et ceux supérieurs au premier quartile. Pour les pins, la limite entre les deux classes de hauteur est de 48 cm et de 27 cm pour les chênes. Les variables explicatives étaient les mêmes que pour les modèles sur l'ensemble des semis. Nous avons également testé ces modèles sur le taux d'accroissement et la survie des semis par classe de hauteur.

Pour chaque modèle, le numéro de la placette ainsi que le numéro du plateau ont été fixés en effet aléatoire. Les modèles sur le taux d'accroissement suivent une distribution gaussienne pour le taux d'accroissement, et une distribution binomiale pour la survie.

3. Résultats

Au total, 15 espèces de bryophytes ont été relevées sur les plateaux de régénération : *Campylopus flexuosus*, *Campylopus introflexus*, *Dicranella heteromala*, *Dicranum scoparium*, *Eurhynchium striatum*, *Hylocomium splendens*, *Hypnum jutlandicum*, *Hypnum cupressiforme*, *Leucobryum glaucum*, *Lophocolea bidantata*, *Polytrichum formosum*, *Thuidium tamariscinum*, *Pleurozium schrebreri*, *Scleropodium purum*, et *Bryum sp.* En moyenne, 9 espèces de bryophytes ont été trouvées sur chaque site et 39 semis ont pu être étudiés (**Tableau 2**).

	Site 1				Site 2				Site 3			
	O57_3 ouverte		O57_4 fermée		O216_1 ouverte		O216_3 fermée		O598_1 ouverte		O598_2 fermée	
Essence	Chêne	Pin	Chêne	Pin	Chêne	Pin	Chêne	Pin	Chêne	Pin	Chêne	Pin
Nb semis	15	32	31	22	6	33	27	12	26	2	31	2
Moy Rec B (cm ²)	153,2	371,0	194,0	123,9	210,7	339,8	184,5	204,1	135,1	815,3	91,7	25
Richesse B	10	11	10	9	4	10	8	9	8	6	7	2
Moy Abr P (%)	0,214	0,514	0,083	0,311	0,554	0,738	0,445	0,782	0,387	0,871	0,114	0,000
Moy Abr O (%)	0,536	0,386	0,880	0,437	0,309	0,186	0,424	0,195	0,459	0,129	0,674	0,500

Tableau 2 - Résultats des statistiques descriptives sur les plateaux étudiés. Nb semis = Nombre de semis total ; Moy Rec B = Moyenne de recouvrement en bryophytes en cm² ; Richesse B = richesse spécifique de bryophytes totale ; Moy Abr P = Moyenne d'abondance relative de bryophytes plagiotropes ; Moy Abr O = Moyenne d'abondance relative de bryophytes orthotropes.

1. Taux d'accroissement :

Pour l'ensemble des modèles, la hauteur des semis a un effet positif significatif fort sur le taux d'accroissement des semis de pin et de chêne. La modalité d'herbivorie a un effet significatif négatif sur l'accroissement des semis de pin ($-0,757 < \beta < -0,675$, $P < 0,05$; **Tableau 3**), mais aucun effet sur l'accroissement des semis de chênes. Les recouvrements de bryophytes, qu'ils soient plagiotropes ou orthotropes, ont très peu d'effet significatif sur l'accroissement des semis de chênes et de pins.

Même si la relation n'est pas significative, le recouvrement de bryophytes orthotropes semble avoir un effet positif sur l'accroissement des semis de pins ($\beta = 0,151$, $P = 0,090$; **Tableau 3**), particulièrement dans les placettes ouvertes. Au contraire, le recouvrement total de bryophytes,

en particulier orthotropes, semble avoir un effet négatif sur l'accroissement des semis de pin (*Figure 16*).

Tableau 3 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes sur le taux d'accroissement des semis de chêne et de pin : Herb O = Exclos ; Rec tot B = Recouvrement total de bryophytes ; Rec tot V = Recouvrement total de vasculaire ; Ab P = abondance de bryophytes plagiotropes ; Ab O = abondance de bryophytes orthotropes ; Rec O = Recouvrement des bryophytes orthotropes ; Rec P = Recouvrement des bryophytes de plagiotropes.

Response	Predictor	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	AIC	
Accroissement des pins	Intercept	0,557	0,200	2,781	0,005	103,5	
	Herb : O	-0,757	0,233	-3,248	0,001	103,5	
	Hauteur	0,816	0,091	8,954	0,000	103,5	***
	Rec O	0,151	0,089	1,694	0,090	103,5	.
	Rec P	-0,113	0,088	-1,283	0,199	103,5	
	Intercept	0,533	0,213	2,502	0,012	106,0	
	Herb : O	-0,735	0,248	-2,961	0,003	106,0	**
	Hauteur	0,827	0,095	8,715	0,000	106,0	***
	Rec tot B	0,099	0,091	1,082	0,279	106,0	
	Rec tot V	-0,069	0,107	-0,643	0,520	106,0	
	Intercept	0,481	0,212	2,269	0,023	106,7	
	Herb : O	-0,675	0,247	-2,735	0,006	106,7	**
	IC B	0,026	0,094	0,280	0,780	106,7	
	IC V	0,103	0,103	0,999	0,318	106,7	
	Hauteur	0,821	0,098	8,414	0,000	106,7	***
	Intercept	0,509	0,210	2,421	0,015	107,2	
	Herb : O	-0,700	0,246	-2,847	0,004	107,2	**
	Ab O	0,091	0,127	0,711	0,477	107,2	
	Ab P	0,034	0,129	0,263	0,792	107,2	
	Hauteur	0,825	0,097	8,478	0,000	107,2	***
Accroissement des chênes	Intercept	-0,023	0,099	-0,234	0,815	167,8	
	Herb : O	0,112	0,174	0,645	0,519	167,8	
	Hauteur	0,825	0,075	10,962	0,000	167,8	***
	Rec O	-0,095	0,069	-1,380	0,168	167,8	
	Rec P	-0,001	0,073	-0,010	0,992	167,8	
	Intercept	0,005	0,099	0,046	0,963	167,9	
	Herb : O	0,022	0,179	0,123	0,902	167,9	
	Hauteur	0,825	0,076	10,895	0,000	167,9	***
	Rec tot B	-0,067	0,070	-0,965	0,335	167,9	
	Rec tot V	-0,078	0,084	-0,931	0,352	167,9	
	Intercept	-0,003	0,102	-0,033	0,974	169,3	
	Herb : O	0,053	0,186	0,287	0,774	169,3	
	IC B	0,026	0,067	0,395	0,693	169,3	
	IC V	0,047	0,087	0,544	0,587	169,3	
	Hauteur	0,831	0,076	11,003	0,000	169,3	***
	Intercept	-0,021	0,100	-0,211	0,833	169,3	
	Herb : O	0,111	0,179	0,620	0,535	169,3	
	Ab O	-0,032	0,104	-0,310	0,756	169,3	
	Ab P	0,015	0,103	0,149	0,881	169,3	
	Hauteur	0,828	0,076	10,879	0,000	169,3	***

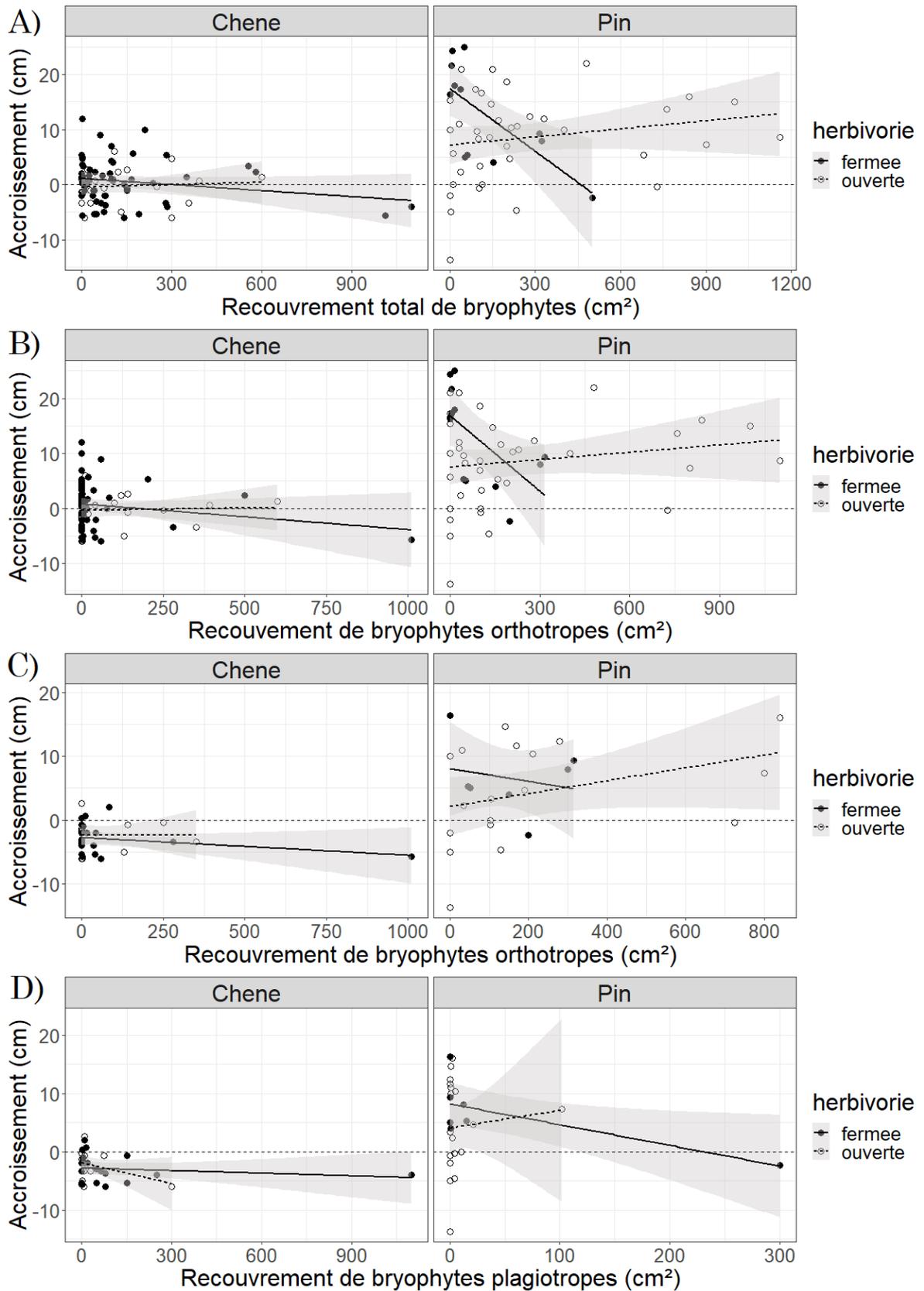


Figure 16 - Effets du recouvrement (en cm^2) des bryophytes, total et plagiotropes ou orthotropes, sur l'accroissement des semis de chênes et des semis de pin en fonction de la modalité d'herbivorie. A) et B) Taux d'accroissement sur l'ensemble des semis. C) et D) Taux d'accroissement des semis de la première classe de hauteur.

Les modèles sur le taux d'accroissement ont montré très peu d'effet significatif autre que la hauteur (**Tableau 3**). En effet, sur l'ensemble des modèles, l'effet de la hauteur initiale des semis était significatif. Ces résultats nous ont amené, ainsi que l'hypothèse selon laquelle les effets des bryophytes étaient différents en fonction du stade de développement, à considérer plusieurs classes de hauteur des semis. Etant donné le faible nombre de semis, nous nous sommes limités à deux classes de hauteur. Pour rappel, nous avons utilisé la valeur du premier quartile comme limite de classe. La limite entre les deux classes de hauteur est donc de 48 cm pour les pins et de 27 cm pour les chênes (**Figure 17**).

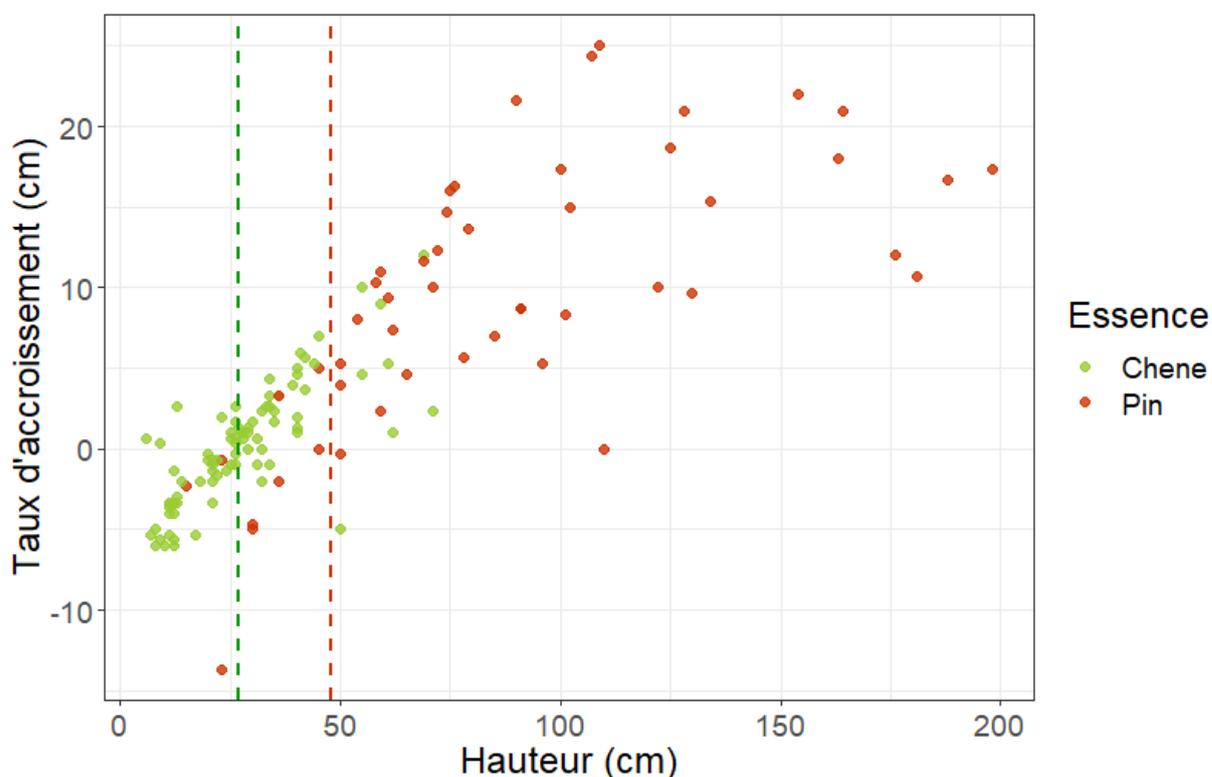


Figure 17 - Taux d'accroissement (en cm) en fonction de la hauteur (en cm) initiale des semis. En rouge, les semis de pins et en vert les semis de chênes. En pointillé rouge : limite entre la première et la deuxième classe de hauteur pour les pins. En pointillés vert : limite entre la première et la deuxième classe de hauteur pour les chênes.

❖ Semis de la première classe de hauteur

De même que pour les modèles sur le taux d'accroissement de l'ensemble des semis, la modalité d'herbivorie a un effet significatif négatif sur l'accroissement des semis de pin de la première classe de hauteur ($-1,676 < \beta < -1,343$; $P < 0.001$; **Tableau 4**). Au contraire, la modalité d'herbivorie n'a pas d'effet sur les semis de chêne de première classe de hauteur.

De même, le recouvrement total des bryophytes n'avait pas d'effet significatif sur l'accroissement des chênes de la première classe de hauteur ($\beta = -0,19$; $P = 0,44$; **Tableau 4**), ni sur les pins de la première classe de hauteur ($\beta = 0,034$; $P = 0,866$; **Tableau 4**). Le recouvrement de bryophytes plagiotropes a un effet significatif négatif sur le taux d'accroissement des semis de pins dont la hauteur est inférieure au premier quartile ($\beta = -0,473$; $P < 0,01$; **Tableau 4**).

Contrairement à l'effet sur le taux d'accroissement total des semis de pins (**Figure 16**), le recouvrement de bryophytes orthotropes ne montre pas d'effet sur le taux d'accroissement des semis de pins dont la hauteur est inférieure au premier quartile ($\beta = 0,226$; $P = 0,16$; **Tableau 4**). L'abondance relative de bryophytes plagiotropes montre un effet négatif marginal sur l'accroissement des semis de pins de la première classe de hauteur ($\beta = -0,359$; $P = 0,096$; **Tableau 4**).

L'abondance de bryophytes orthotropes a un effet négatif sur le taux d'accroissement des semis de chênes dont la hauteur est inférieure au premier quartile ($\beta = -0,787$; $P = 0,019$; **Tableau 4**). De plus, l'abondance de bryophytes plagiotropes montre un effet marginal sur le taux d'accroissement des semis de chênes dont la hauteur est inférieure au premier quartile ($\beta = -0,591$; $P = 0,077$; **Tableau 4**).

Tableau 4 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes sur le taux d'accroissement des semis de chêne et de pin de la première classe de hauteur : Herb O = Exclos ; Rec tot B = Recouvrement total de bryophytes ; Rec tot V = Recouvrement total de vasculaire ; Ab P = abondance de bryophytes plagiotropes ; Ab O = abondance de bryophytes orthotropes ; Rec O = Recouvrement des bryophytes orthotropes ; Rec P = Recouvrement des bryophytes plagiotropes.

Response	Predictor	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	AIC	
Accroissement des pins de la première classe de hauteur	Intercept	1.031	0.262	3.938	0.00	33.61	
	Herb : O	-1.676	0.344	-4.87	0.00	33.61	***
	Rec O	0.226	0.161	1.405	0.16	33.61	
	Rec P	-0.473	0.175	-2.7	0.007	33.61	**
	Intercept	0.991	0.31	3.192	0.001	36.06	
	Herb : O	-1.61	0.423	-3.809	0.00	36.06	***
	Ab O	0.147	0.192	0.765	0.445	36.06	
	Ab P	-0.359	0.216	-1.664	0.096	36.06	.
	Intercept	0.827	0.313	2.639	0.008	39.44	
	Herb : O	-1.343	0.401	-3.349	0.001	39.44	***
	Rec tot B	0.034	0.204	0.168	0.866	39.44	
	Rec tot V	0.182	0.204	0.893	0.372	39.44	
Accroissement des chênes de la première classe de hauteur	Intercept	0.227	0.268	0.846	0.397	54.37	
	Herb : O	-0.643	0.492	-1.306	0.191	54.37	
	Ab O	-0.787	0.335	-2.353	0.019	54.37	*
	Ab P	-0.591	0.335	-1.765	0.077	54.37	.
	Intercept	0.04	0.289	0.138	0.89	55.26	
	Herb : O	-0.263	0.51	-0.515	0.607	55.26	
	Rec tot B	-0.19	0.245	-0.773	0.44	55.26	
	Rec tot V	0.273	0.258	1.061	0.289	55.26	
	Intercept	0.067	0.302	0.22	0.826	55.74	
	Herb : O	-0.401	0.53	-0.758	0.449	55.74	
	Rec O	-0.257	0.247	-1.042	0.297	55.74	
	Rec P	-0.055	0.151	-0.362	0.717	55.74	

❖ Semis de la deuxième classe de hauteur

Tout comme pour les modèles sur le taux d'accroissement de l'ensemble des semis, la modalité d'herbivorie a un effet significatif négatif sur l'accroissement des semis de pin de la deuxième classe de hauteur ($-1,231 < \beta < -1, 137$; $P < 0.01$; **Tableau 5**). Cependant, la modalité d'herbivorie n'a pas d'effet significatif sur les semis de chêne de la deuxième classe de hauteur.

Les recouvrements de bryophytes ne semblent pas avoir d'effet significatif sur le taux d'accroissement des semis de la deuxième classe de hauteur. Le recouvrement total des bryophytes n'avait pas d'effet significatif sur l'accroissement des chênes de la deuxième classe de hauteur ($\beta = 0,105$; $P = 0,397$; **Tableau 5**), ni sur les pins de la deuxième classe de hauteur ($\beta = 0,028$; $P = 0,855$; **Tableau 5**).

Tableau 5 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes sur le taux d'accroissement des semis de chêne et de pin de la deuxième classe de hauteur : Herb O = Exclos ; Rec tot B = Recouvrement total de bryophytes ; Rec tot V = Recouvrement total de vasculaire ; Ab P = abondance de bryophytes plagiotropes ; Ab O = abondance de bryophytes orthotropes ; Rec O = Recouvrement des bryophytes orthotropes ; Rec P = Recouvrement des bryophytes plagiotropes

Response	Predictor	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	AIC	
Accroissement des pins de la deuxième classe de hauteur	Intercept	0.923	0.328	2.818	0.005	105.8	
	Herb : O	-1.138	0.364	-3.123	0.002	105.8	**
	Ab O	-0.244	0.24	-1.017	0.309	105.8	
	Ab P	-0.231	0.239	-0.966	0.334	105.8	
	Intercept	0.998	0.344	2.898	0.004	106.3	
	Herb : O	-1.231	0.387	-3.182	0.001	106.3	***
	Rec tot B	0.028	0.155	0.183	0.855	106.3	
	Rec tot V	0.118	0.149	0.792	0.428	106.3	
	Intercept	0.922	0.341	2.705	0.007	106.3	
	Herb : O	-1.137	0.382	-2.977	0.003	106.3	**
	Rec O	0.012	0.15	0.077	0.938	106.3	
	Rec P	-0.111	0.147	-0.757	0.449	106.3	
Accroissement des chênes de la deuxième classe de hauteur	Intercept	0.027	0.156	0.171	0.864	195.7	
	Herb : O	-0.109	0.283	-0.383	0.702	195.7	
	Rec O	0.01	0.129	0.076	0.939	195.7	
	Rec P	0.176	0.125	1.415	0.157	195.7	
	Intercept	0.034	0.148	0.227	0.821	196.4	
	Herb : O	-0.106	0.27	-0.391	0.696	196.4	
	Ab O	-0.062	0.187	-0.329	0.742	196.4	
	Ab P	0.093	0.187	0.495	0.62	196.4	
	Intercept	0.08	0.157	0.511	0.609	196.6	
	Herb : O	-0.268	0.283	-0.944	0.345	196.6	
	Rec tot B	0.105	0.124	0.847	0.397	196.6	

2. Taux de survie

Pour l'ensemble des modèles sur le taux de survie, la modalité d'herbivorie n'avait pas d'effet significatif sur le chêne ou sur le pin (**Tableau 6**).

La hauteur des semis a un effet significatif positif sur la survie des semis de pins ($\beta = 0,024$; $P < 0,05$; **Tableau 6**) et de chênes ($\beta = 0,022$; $P < 0,05$; **Tableau 6**), même si l'effet est très faible.

Les recouvrements totaux, que ce soit des bryophytes ou des vasculaires, n'ont pas d'effet significatif sur la survie des semis de pin ou de chêne (**Tableau 6**). Le recouvrement total de bryophytes n'a pas d'effet significatif sur la survie des semis de pin ($\beta = 0,252$; $P > 0,05$), ni sur la survie des semis de chêne ($\beta = 1,434$; $P > 0,05$). De même, le recouvrement total des espèces interférentes vasculaires n'a pas d'effet significatif sur la survie des semis de pin ($\beta = -0,482$; $P > 0,05$), ni sur la survie des semis de chêne ($\beta = 0,448$; $P > 0,05$).

Les deux types d'indice de compétitivité, pour les vasculaires et les bryophytes, n'ont montré aucun effet significatif sur la survie des semis (**Tableau 6**). L'indice de compétitivité des espèces vasculaires interférentes n'a pas d'effet significatif sur la survie des semis de pin ($\beta = 0,485$; $P > 0,05$) ou sur la survie des semis de chêne ($\beta = 0,448$; $P > 0,05$). L'indice de compétitivité des bryophytes n'a pas non plus montré d'effet significatif sur la survie des semis de pin ($\beta = 0,044$; $P > 0,05$) ou sur celle des chênes ($\beta = 0,096$; $P > 0,05$).

Le recouvrement des bryophytes plagiotropes n'a pas d'effet significatif sur la survie des semis de chêne ($\beta = -0,254$; $P > 0,05$; **Tableau 6**). Le recouvrement des bryophytes orthotropes ne montre pas non plus d'effet significatif sur la survie des semis de chêne ($\beta = 0,358$; $P > 0,05$; **Tableau 6**).

Enfin, l'abondance relative de bryophytes orthotropes n'a pas d'effet significatif sur la survie des semis de pin ($\beta = 0,229$; $P > 0,05$; **Tableau 6**), ni sur la survie des semis de chêne ($\beta = 0,344$; $P > 0,05$; **Tableau 6**). L'abondance relative de bryophytes plagiotropes ne montre pas d'effet significatif sur la survie des semis de chêne ($\beta = 0,332$; $P > 0,05$; **Tableau 6**). Cependant, l'abondance relative de bryophytes plagiotropes a un effet significatif négatif sur la survie des semis de pins ($\beta = -4,818$, $P < 0,05$; **Tableau 6**).

Tableau 6 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes sur le taux de survie des semis de chêne et de pin : Herb O = Exclos ; Rec tot B = Recouvrement total de bryophytes ; Rec tot V = Recouvrement total de vasculaire ; Ab P = abondance de bryophytes plagiotropes ; Ab O = abondance de bryophytes orthotropes ; Rec O = Recouvrement des bryophytes orthotropes ; Rec P = Recouvrement des bryophytes plagiotropes.

Response	Predictor	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	AIC
Survie des semis de pin	Intercept	3.547	15.17	0.234	0.815	48.65
	Hauteur	1.301	1.872	0.695	0.487	48.65
	Herb : O	-5.529	12.76	-0.433	0.665	48.65
	Ab O	0.229	7.569	0.03	0.976	48.65
	Ab P	-2.851	12.48	-0.228	0.819	48.65
	Intercept	16.68	4.416	3.776	0.000	54.04
	Herb : O	-1.21	3.720	-0.325	0.745	54.04
	Ab P	-4.818	2.446	-1.97	0.049	54.04
	Intercept	0.83	0.799	1.04	0.298	113.2
	Hauteur	0.026	0.013	2.034	0.042	113.2
	Herb : O	-1.092	0.853	-1.28	0.201	113.2
	Rec tot B	0.252	0.333	0.754	0.451	113.2
	Rec tot V	-0.482	0.385	-1.251	0.211	113.2
	Intercept	0.671	0.695	0.966	0.334	113.8
	Hauteur	0.024	0.011	2.152	0.031	113.8
	Herb : O	-0.917	0.700	-1.311	0.190	113.8
	IC B	0.044	0.279	0.158	0.874	113.8
	IC V	0.485	0.371	1.309	0.190	113.8
	Survie des semis de chêne	Intercept	2.18	6.175	0.353	0.724
Hauteur		1.175	0.760	1.547	0.122	49.00
Herb : O		-4.687	7.001	-0.669	0.503	49.00
Rec O		-0.476	1.991	-0.239	0.811	49.00
Rec P		1.596	13.15	0.121	0.903	49.00
Intercept		1.642	5.845	0.281	0.779	49.02
Hauteur		1.187	0.786	1.511	0.131	49.02
Herb : O		-3.966	7.696	-0.515	0.606	49.02
IC B		0.096	1.969	0.049	0.961	49.02
IC V		-0.615	2.449	-0.251	0.802	49.02
Intercept		10.9	3.002	3.63	0.000	59.63
Herb : O		-0.395	2.743	-0.144	0.885	59.63
Rec tot B		1.434	3.522	0.407	0.684	59.63
Rec tot V		0.448	1.591	0.282	0.778	59.63
Intercept		0.883	0.789	1.119	0.263	113.8
Hauteur		0.024	0.012	1.987	0.047	113.8
Herb : O		-1.03	0.826	-1.247	0.212	113.8
Rec O		0.358	0.349	1.026	0.305	113.8
Rec P		-0.254	0.311	-0.817	0.414	113.8
Intercept	0.749	0.700	1.071	0.284	115.1	
Hauteur	0.022	0.011	1.987	0.047	115.1	
Herb : O	-0.816	0.694	-1.175	0.240	115.1	
Ab O	0.344	0.409	0.841	0.400	115.1	
Ab P	0.332	0.412	0.808	0.419	115.1	

❖ Semis de la première classe de hauteur

Les semis de chêne dont la hauteur étaient supérieure au premier quartile n'étaient pas assez nombreux pour appliquer des modèles généralisés à effets mixtes. Cette classe de hauteur n'est donc pas présentée dans le tableau de résultats (**Tableau 7**).

Le recouvrement total de bryophytes n'a pas d'effet significatif sur la survie des semis dont la hauteur est inférieure au premier quartile (**Tableau 7 ; Figure 18**). En effet, le recouvrement total de bryophytes n'a pas d'effet significatif sur la survie des semis de chêne de la première classe de hauteur ($\beta = 1,295$; $P > 0,05$, **Tableau 7**). De même, le recouvrement total de bryophytes n'a pas d'effet significatif sur la survie des semis de pin de la première classe de hauteur ($\beta = 1,272$; $P > 0,05$, **Tableau 7**). Le recouvrement total des plantes vasculaires interférentes n'a pas d'effet significatif sur la survie des pins de la première classe de hauteur ($\beta = -0,857$; $P > 0,05$, **Tableau 7**). Cependant, le recouvrement des plantes vasculaires a un effet significatif positif sur la survie des semis de chênes dont la hauteur est inférieure au premier quartile ($\beta = 1,542$; $P = 0,021$; **Tableau 7**).

Le recouvrement des bryophytes plagiotropes n'a pas montré d'effet significatif sur la survie des semis de chêne ($\beta = 3,682$; $P > 0,05$; **Tableau 7 ; Figure 18**). De même, le recouvrement des bryophytes plagiotropes n'a pas montré d'effet significatif sur la survie des semis de pin de la première classe de hauteur ($\beta = -0,523$; $P > 0,05$; **Figure 18, Tableau 7**). Le recouvrement des bryophytes orthotropes n'a pas d'effet significatif sur la survie des semis de chêne ($\beta = 0,268$; $P > 0,05$, **Tableau 7**). Cependant, le recouvrement des bryophytes orthotropes montre un effet négatif sur le taux de survie des semis de pins dont la hauteur est inférieure au premier quartile ($\beta = -0,988$; $P = 0,095$; **Tableau 7 ; Figure 18**).

❖ Semis de la deuxième classe de hauteur

Le recouvrement de bryophytes total a un effet significatif négatif sur la survie des semis de pins dont la hauteur est supérieure au premier quartile ($\beta = -0,986$; $P = 0,013$; **Tableau 7**). Le recouvrement total des plantes vasculaires interférentes n'a pas d'effet significatif sur la survie des pins de la deuxième classe de hauteur ($\beta = 0,077$; $P > 0,05$, **Tableau 7**).

Le recouvrement des bryophytes plagiotropes n'a pas montré d'effet significatif sur la survie des semis de la deuxième classe de hauteur ($\beta = -0,055$; $P > 0,05$, **Tableau 7**). Le recouvrement des bryophytes orthotropes n'a pas non plus montré d'effet significatif sur la survie des semis de pin de la deuxième classe de hauteur ($\beta = 2,648$; $P > 0,05$, **Tableau 7**).

Tableau 7 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes sur le taux de survie des semis de chêne et de pin en fonction de la classe de hauteur : Herb O = Exclos ; Rec tot B = Recouvrement total de bryophytes ; Rec tot V = Recouvrement total de vasculaire ; Ab P = abondance de bryophytes plagiotropes ; Ab O = abondance de bryophytes orthotropes ; Rec O = Recouvrement des bryophytes orthotropes ; Rec P = Recouvrement des bryophytes de plagiotropes.

Response	Predictor	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	AIC
Survie des semis de chêne de la première classe de hauteur	Intercept	2.53	0.796	3.18	0.001	48.44
	Herb : O	0.891	0.915	0.974	0.33	48.44
	Rec tot B	1.295	1.118	1.158	0.247	48.44
	Rec tot V	1.542	0.667	2.31	0.021	48.44
	Intercept	2.888	1.131	2.553	0.011	54.16
	Herb : O	0.183	0.804	0.228	0.82	54.16
	Rec O	0.268	0.473	0.568	0.57	54.16
	Rec P	3.682	3.066	1.201	0.23	54.16
	Intercept	1.911	0.483	3.958	0.00	55.62
	Herb : O	0.173	0.793	0.218	0.827	55.62
	Ab P	0.301	0.395	0.764	0.445	55.62
	Survie des semis de pins de la deuxième classe de hauteur	Intercept	1.264	1.11	1.138	0.255
Herb : O		0.911	1.143	0.798	0.425	49.48
Rec O		-0.988	0.592	-1.67	0.095	49.48
Rec P		-0.523	0.431	-1.212	0.225	49.48
Intercept		1.217	0.809	1.504	0.133	49.82
Herb : O		0.77	1.02	0.755	0.45	49.82
Rec tot B		-0.986	0.396	-2.489	0.013	49.82
Rec tot V		0.077	0.396	0.195	0.845	49.82
Intercept		2.36	1.524	1.548	0.122	51.91
Herb : O		-0.167	1.288	-0.13	0.897	51.91
Ab O		-0.96	0.744	-1.291	0.197	51.91
Survie des semis de pins de la première classe de hauteur		Intercept	2.118	0.892	2.375	0.018
	Herb : O	-1.487	0.941	-1.58	0.114	60.64
	Rec tot B	1.272	0.894	1.422	0.155	60.64
	Rec tot V	-0.857	0.489	-1.75	0.08	60.64
	Intercept	2.281	0.919	2.483	0.013	63.38
	Herb : O	-1.297	0.795	-1.631	0.103	63.38
	Rec O	2.648	1.696	1.561	0.118	63.38
	Rec P	-0.055	0.324	-0.169	0.866	63.38
	Intercept	1.374	0.53	2.592	0.01	67.98
	Herb : O	-0.788	0.667	-1.181	0.238	67.98
	Ab O	0.621	0.393	1.582	0.114	67.98
	Ab P	0.283	0.385	0.734	0.463	67.98

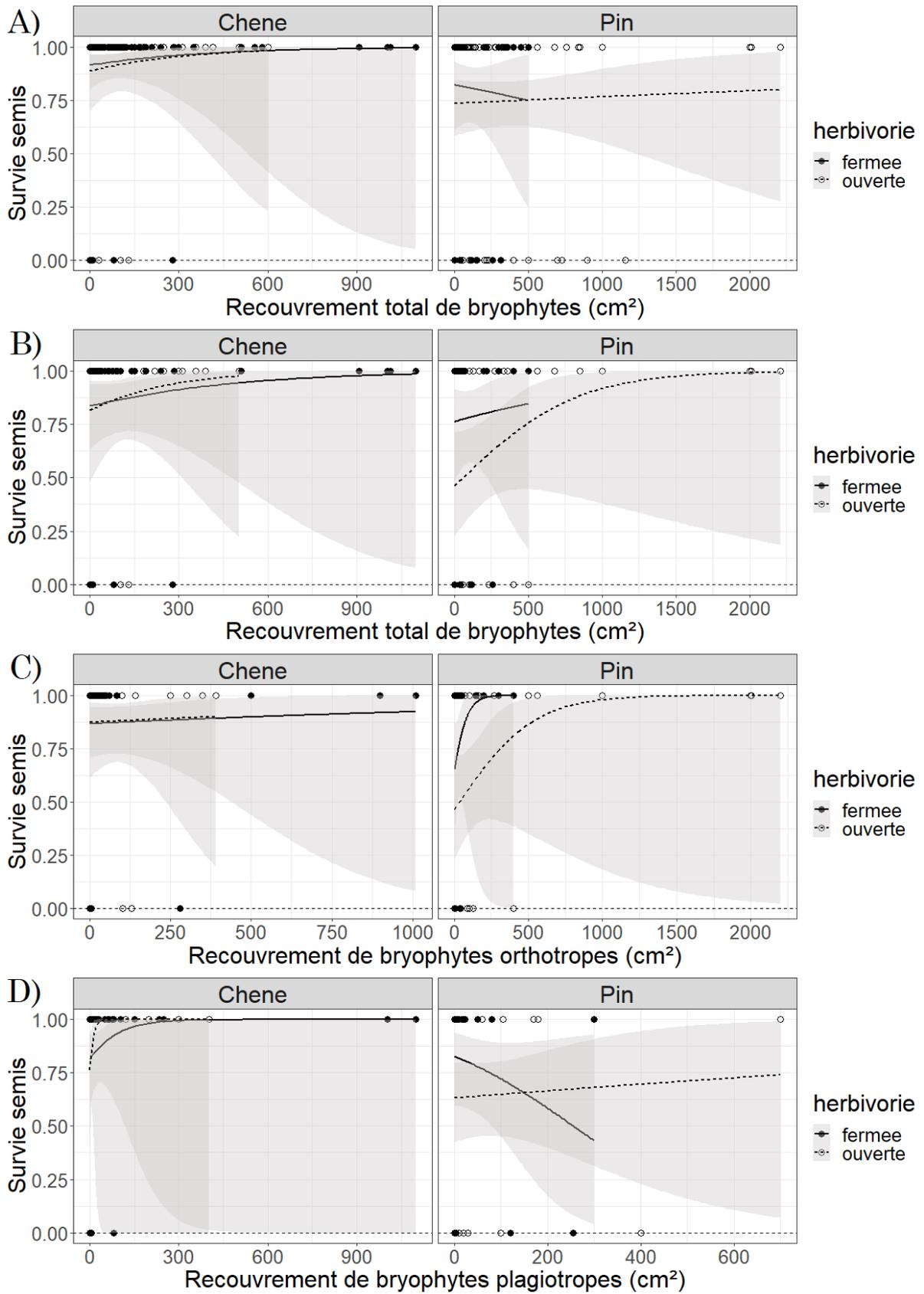


Figure 18 - Effets du recouvrement (en cm^2) des bryophytes, total et plagiotropes ou orthotropes, sur la survie des semis de pin et de chêne, en fonction de la classe de hauteur et de la modalité d'herbivorie. A) survie de l'ensemble des semis. B), C) et D) effets sur la survie de la première classe de hauteur des semis.

4. Discussion

Peu d'effets significatifs du recouvrement des bryophytes sur la régénération de chêne et de pin sont observés. D'une manière générale, les relations entre les recouvrements de bryophytes et l'accroissement ou la survie des semis n'ont pas d'effet fort. Cependant, le recouvrement total de bryophytes a un effet négatif sur la survie des semis de pins et un effet positif sur la croissance des semis de pin. Le recouvrement des bryophytes plagiotropes avait un effet négatif sur la survie des semis de pin et sur la croissance des semis de pins ainsi que sur les semis de chêne. Le recouvrement des bryophytes orthotropes aurait un effet négatif sur la survie des semis de pins et la croissance des semis de chêne, mais un effet positif sur la croissance des semis de pin. Les résultats sur la survie ne montrent pas de tendance claires, probablement à cause du faible taux de mortalité observée en 2021 sur les semis étudiés en 2019.

La modalité d'herbivorie n'avait pas d'effet sur la survie des semis, ni sur la croissance des semis de chêne. Cependant, les enclos semblaient favoriser la croissance des semis de pins. Lors des suivis de régénération, les marques d'abrouissement et de frottis sont notés pour chaque semis. Pour les semis suivis en 2019, seuls deux chênes présentaient de l'abrouissement direct. Les effets de la modalité d'herbivorie sur la croissance des pins ne peuvent donc pas être expliqués par de l'abrouissement direct sur les semis. L'effet de la modalité d'herbivorie pourrait être expliqué par un couvert plus faible de la végétation compétitrice pour les semis de pins en enclos. Comme dans le premier chapitre, la présence des ongulés modifie les relations de compétition entre la végétation de sous-bois et les semis arborés, notamment en créant des ouvertures. En effet, l'abrouissement de certaines espèces compétitrices et le piétinement par les ongulés peuvent modifier les communautés végétales (Murray and Illius, 2000). En enclos, l'absence d'ongulés peut favoriser l'installation de certaines plantes de sous-bois, non compétitrices pour les semis de pins.

Selon l'espèce vasculaire considérée, la compétition avec les semis est plus ou moins importante. Sur les placettes étudiées, les espèces vasculaires présentes avec d'importants couverts sont la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*), la callune (*Calluna vulgaris*) et la molinie (*Molinia caerulea*). L'augmentation de la présence de fougère aigle, considérée comme non appétente pour les ongulés (Meier et al., 2017) et donc peu affectée dans les exclos, a un effet négatif sur la croissance en hauteur des semis de pins (Gaudio et al., 2011b). Ce résultat confirme la présence d'une compétition importante, particulièrement pour la lumière, entre la végétation vasculaire de sous-bois et les semis (Coll et al., 2003; Lorimer et al., 1994).

Cependant, le recouvrement des plantes vasculaires avait peu d'effet dans cette étude, particulièrement sur les semis de chênes. Ce résultat est contraire aux autres études qui montrent un effet positif des enclos sur la croissance et la survie des semis de chêne sessile (Barrere et al., 2021; Petersson et al., 2020). En effet, l'ouverture de la canopée favorise la régénération des semis de chêne sessile (Ligot et al., 2013). Ces études mettent en évidence l'interaction entre les ongulés et l'ouverture de la canopée, mais la disponibilité en lumière n'a pas été prise en compte dans notre étude.

Le recouvrement de bryophytes avait des effets différents selon l'espèce arborée considérée. L'hypothèse selon laquelle la taille des graines des espèces arborées serait déterminante, semble validée. En effet, en accord avec les résultats du Chapitre 1, le recouvrement de bryophytes aurait peu d'effet sur la régénération de semis à grosses graines mais un effet significatif sur la régénération des espèces à petites graines. Dans cette étude, les semis de pin sylvestre sont considérés comme la régénération à petites graines alors que ceux de chêne sessile sont considérés comme la régénération à grosses graines. En effet, en milieu tempéré, les graines de pin sylvestre atteignent en moyenne 0,0079 g (Debain et al., 2003), alors que les glands de chêne sessile pèsent entre 0,06 et 1,35 g (Shaw, 1968). Les petites graines ont moins de réserves que les grosses graines, et donc doivent accéder aux nutriments du sol (Leishman et al., 2000). Les tapis de bryophytes pourraient donc constituer une barrière physique en empêchant les petites graines d'accéder aux nutriments du sol. Au contraire, le chêne sessile, produisant une racine principale (pivot) rapidement (Drénou, 2006), serait moins affecté par la présence d'un tapis de bryophytes.

De même que l'espèce arborée, le stade de régénération devrait être pris en compte dans l'étude des interactions entre les bryophytes et la régénération arborée. En effet, le recouvrement de bryophytes n'avait pas le même effet selon le stade de régénération. Les semis les plus grands étaient résilients au couvert de bryophytes alors que la première classe de hauteur, en particulier de la régénération des espèces à petites graines, était plus sensible. La survie des semis de pins de la première classe de hauteur diminue avec le recouvrement de bryophytes. Ces résultats semblent confirmer l'hypothèse d'un « étouffement » des semis par les bryophytes (Hörnberg et al., 1997). Les semis de chêne seraient plus robustes et donc plus résistants aux recouvrements de bryophytes.

Enfin, les traits fonctionnels liés à la croissance des bryophytes avaient un effet différent sur la croissance et la survie des semis. Les résultats de cette étude montrent un effet positif du recouvrement des bryophytes orthotropes et un effet négatif du recouvrement des bryophytes

plagiotropes sur le taux d'accroissement des plus petits semis de pins. Au contraire, les résultats montrent des effets négatifs du recouvrement des bryophytes plagiotropes et orthotropes sur le taux d'accroissement des plus petits semis de chênes. Les semis de chênes semblent sensibles à la compétition avec le recouvrement de bryophytes plagiotropes ou orthotropes. Cependant, les tapis de bryophytes orthotropes, dont la croissance verticale permettrait une plus grande rétention d'eau entre les gamétophytes, favoriserait la croissance des semis de pins. Les tapis de bryophytes plagiotropes, dont la croissance est horizontale, pourrait constituer un tapis plus dense et plus difficile à traverser pour les racines des semis de pin.

Les résultats de cette étude suggèrent que les effets des bryophytes étaient particulièrement importants dans la première classe de hauteur, et dans les premiers stades de la régénération. Cependant, cette étude s'est basée sur le suivi de régénération qui identifie les semis à partir de 12 cm. De plus, les semis étudiés ne se trouvaient que dans les placettes en mélange. Les effets du mélange, notamment de la compétition interspécifique, sur les semis arborés pourraient induire un biais supplémentaire. Un suivi sur l'ensemble des semis des 33 placettes d'OPTMix permettrait d'identifier les effets du mélange, en comparant les interactions entre la régénération et le recouvrement de bryophytes pour chaque composition de peuplement. Enfin, aucune donnée abiotique n'a été relevée pendant le suivi de régénération. L'humidité, la température et la luminosité sont trois facteurs importants pour la régénération. Les tapis de bryophytes pourraient jouer un rôle sur le microsite de régénération en protégeant les semis des températures extrêmes (Soudzilovskaia et al., 2013) et de la photoinhibition (Germino et al., 2002).

En conclusion, les résultats indiquent une différence d'effets des bryophytes en fonction de leurs traits fonctionnels, mais également en fonction du stade de régénération et des traits fonctionnels des espèces arborées. Cette étude a montré l'importance de la prise en compte des bryophytes pour la régénération des semis de chênes sessiles et de pins sylvestres en forêt mélangée. Afin d'étudier l'effet des bryophytes sur le microsite de régénération, le chapitre suivant aura pour objectif d'évaluer les températures, l'humidité relative et l'éclairement relatif dans les tapis de bryophytes.

Chapitre 3 : Identifier les conditions microclimatiques dans les tapis de bryophytes qui pourraient avoir un rôle sur la régénération:

En collaboration avec (par ordre alphabétique) : Philippe Balandier, Camille Couteau, Yann Dumas, Marion Gosselin, Anders Mårell

Les résultats du chapitre 1 ont montré un effet des bryophytes sur la régénération forestière naturelle. Cet effet est dépendant des traits des espèces en régénération, comme la taille des graines. Dans le chapitre 2, nous avons montré l'intérêt de prendre en compte les traits des bryophytes, notamment la forme de vie au travers de l'indice de compétitivité. L'hypothèse principale est que la forme du tapis de bryophytes induirait des conditions d'éclairement, d'humidité et de températures différentes, ce qui modifierait les ressources abiotiques disponibles pour les semis dans le microsite de régénération. Ce chapitre a pour but d'évaluer les conditions microclimatiques au sein des tapis de deux espèces de bryophytes fonctionnellement très différentes.

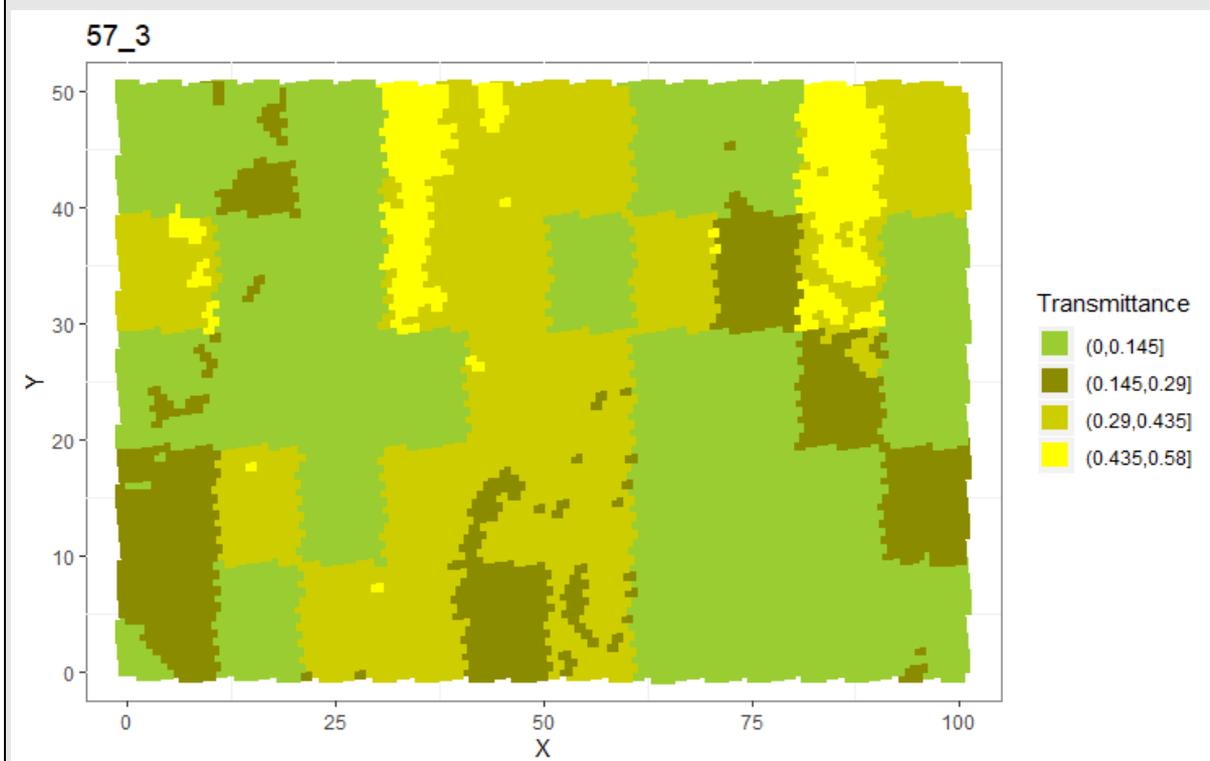
Préambule

Encadré 1. Développement méthodologique :

L'idée initiale était d'échantillonner des triplets sol nu, *Polytrichum formosum*, *Scleropodium purum* dans différentes classes de lumière du dispositif *in situ* OPTMix. Les données de lumière disponibles sur ce dispositif ont été mesurées sous la canopée, au-dessus de la végétation de sous-bois (1m30), et ne reflètent donc pas la quantité de lumière disponible au niveau du couvert de bryophytes. Pour estimer l'éclairement relatif au niveau des tapis de bryophytes, nous avons donc utilisé la transmittance estimée sous la canopée grâce aux données de l'inventaire des arbres adultes fait en 2017 (après éclaircie) (Perot et al., 2017) et la transmittance sous l'espèce interférente dominante selon les équations de Gaudio et al. (2011a). D'une part, la transmittance sous la canopée est estimée à partir de la surface terrière grâce à des modèles de Beer-Lambert ajustés. Ces modèles ont été corrigés en utilisant 163 mesures de transmittance réalisées avec des photographies hémisphériques et des capteurs de lumière sur le dispositif OPTMix pour les trois compositions de peuplement : pur chêne, pur pin et mélange. D'autre part, les trois espèces

interférentes pour la régénération les plus présentes sur OPTMix sont la callune (*Calluna vulgaris*), la molinie (*Molinia caerulea*) et la fougère (*Pteridium aquilinum*). Ces espèces vasculaires interceptent la lumière disponible pour la strate inférieure. Ainsi, un coefficient d'extinction de la lumière pour ces trois espèces avait déjà été calculé (Gaudio et al., 2011a). La dernière estimation de recouvrement de ces espèces a été estimée en 2020. Afin d'estimer la transmittance disponible pour la régénération et les tapis de bryophytes sous la canopée ainsi que la végétation interférente, nous avons corrigé la transmittance estimée sous la canopée par le coefficient d'extinction de l'espèce vasculaire la plus présente sur chaque maille du dispositif (**Encadré 1. Figure 1**).

Nous avons prévu 4 classes de lumière (**Encadré 1. Figure 1**). Cependant, après les prospections de toutes les placettes en mélange, il s'est avéré impossible de faire au moins trois répétitions pour les 4 classes de lumière prévues initialement. En effet, les contraintes sur la taille des tapis de bryophytes ainsi que la nécessité d'avoir des tapis monospécifiques ont rendu ce protocole impossible à réaliser.



Encadré 1. Figure 1 - Exemple de carte réalisée selon la transmittance calculée à partir de la transmittance estimée sous la canopée, corrigée par le coefficient de l'espèce interférente dominante.

1. Introduction

Parmi les ressources limitantes à la régénération forestière naturelle, la présence et la disponibilité d'un microsite de régénération sont déterminantes pour le renouvellement du peuplement forestier (DeLong et al., 1997). Le microsite de régénération favorable au renouvellement d'une espèce est défini par un ensemble de conditions environnementales qui répondent aux besoins d'une espèce pour sa germination et sa croissance (Harper et al., 1965). Dans le cas des peuplements mélangés, le succès de régénération des espèces arborées est donc dépendant de la disponibilité en microsites de régénération adaptés aux besoins des semis de chacune des espèces en présence. Par exemple, la régénération naturelle de chêne pédonculé (*Quercus robur*) et de chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra*) dépend des ressources disponibles et des conditions abiotiques, différentes selon l'espèce, du microsite de régénération (Woziwoda et al., 2019).

Au sein de ces microsites de régénération, l'ensemble des ressources abiotiques disponible pour la régénération peut être considéré comme le microclimat. Tout comme le microsite de régénération, le microclimat favorable à la régénération dépend de l'espèce arborée considérée. Il a été montré, par exemple, que le hêtre (*Fagus sylvatica*) répondait favorablement à un éclaircissement et une disponibilité en eau importantes (Wilkins and Wagner, 2021). Dans le cas des semis de chênes (*Quercus sp.*) et en particulier le chêne sessile, la disponibilité en lumière est une ressource limitante pour la régénération (Dey, 2014; Kelly, 2002). En effet, l'interaction entre la disponibilité en eau et l'intensité lumineuse serait primordiale pour le succès de régénération du chêne (Quero et al., 2006). En effet, une forte augmentation de la disponibilité de lumière pendant une courte période serait favorable à la régénération, particulièrement la croissance, des semis de chêne sessile (Kanjevac et al., 2021). De plus, la régénération du chêne sessile serait sensible aux températures élevées (Krstić et al., 2018). Par ailleurs, la régénération du pin sylvestre serait limitée par l'humidité du sol, mais dépendrait également de la lumière dans certains habitats (Castro et al., 2005b). Cependant, la tolérance du pin sylvestre à la sécheresse dépendrait également de sa provenance, la provenance européenne étant particulièrement sensible au manque d'humidité (Cregg and Zhang, 2001).

Le microclimat peut être modifié par la végétation vasculaire, notamment à travers la compétition par exploitation pour des ressources abiotiques. La régénération arborée est particulièrement affectée par la compétition pour les ressources abiotiques telles que l'eau ou l'éclaircissement (Craine and Dybzinski, 2013). En effet, la régénération semble favorisée par la

réduction de la densité de la végétation de sous-bois, permettant ainsi une augmentation de la luminosité disponible pour le chêne sessile et le chêne pédonculé (Annighöfer et al., 2015). La compétition par exploitation est largement étudiée entre la régénération arborée et les plantes vasculaires. En effet, dans une revue de la littérature, il a été estimé que la compétition interspécifique avec la végétation était responsable de 1.6% de la mortalité des semis arborés (Moles and Westoby, 2004). Les plantes vasculaires de la strate herbacée entreraient en compétition avec la régénération arborée de chêne pour l'eau (Davis et al., 1999). De même, les graminées puiseraient l'eau dans le sol plus efficacement que les semis de hêtre, induisant une réduction de la croissance en diamètre (Coll et al., 2003).

Au contraire, les effets des bryophytes sur le microclimat des microsites de régénération sont beaucoup moins étudiés entre la régénération arborée et les bryophytes terricoles. Néanmoins, certaines études décrivent les microsites avec un tapis de bryophytes comme favorables à la régénération arborée. L'étude du microsite favorable à l'installation des semis de *Austrocedrus chilensis* est décrit, entre autre, par un couvert total de bryophytes important (Gobbi and Schlichter, 1998). Le couvert de *Pleurozium schreberi* dans les microsites aurait par exemple un effet positif sur la régénération d'épinette noire (*Picea mariana*) en protégeant les semis des températures extrêmes (Wheeler et al., 2011). D'autre part, les microsites présentant un couvert de *Polytrichum* et d'*Hylocomium* présentaient un plus grand nombre de semis d'épicéa (*Picea abies*) (Kupferschmid and Bugmann, 2005a). Les bryophytes pourraient modifier le microclimat disponible pour la régénération en modulant certaines variables abiotiques comme les températures ou la disponibilité en azote. En effet, les tapis de bryophytes modifiaient les températures et l'humidité du sol (Lett et al., 2020, 2017). D'autres études ont d'ailleurs montré l'importance de la prise en compte de l'épaisseur des tapis de bryophytes dans la modulation des températures du sol par dix-sept espèces de bryophytes différentes (Soudzilovskaia et al., 2013). Cependant, ces études ont été réalisées dans des conditions particulières de climat subarctique. Dans les forêts tempérées, si l'hypothèse de l'augmentation de l'humidité par les tapis de bryophyte est souvent avancée, elle n'a été que très rarement testée.

L'objectif de ce chapitre est de caractériser et comparer le microclimat (éclairage relatif, températures et humidité de l'air) régnant au sein des tapis de deux espèces de bryophytes (*Scleropodium purum* et *Polytrichum formosum*) et le sol nu, sans tapis de bryophytes. D'autre part, le but est de quantifier l'évaporation sur chaque modalité de couvert ; deux espèces de bryophytes et le sol nu. En effet, l'évapotranspiration chez les plantes vasculaires peut modifier l'humidité édaphique et atmosphérique du microsite. Les bryophytes, contrairement aux

vasculaires, n'ayant pas de moyen de contrôle de la transpiration (cuticule, stomates), nous parlerons dans ce chapitre d'évaporation des bryophytes.

Les hypothèses sur lesquelles repose cette étude sont que les bryophytes modulent les conditions abiotiques du microsite de régénération. Nous nous attendons à avoir une humidité plus importante dans les tapis d'orthotropes (exemple du *Polytrichum formosum*) que dans les tapis de plagiotropes (exemple du *Scleropodium purum*), et une humidité plus faible sur sol nu. En effet, les orthotropes (*Polytrichum formosum*), grâce à leur structure (feuillage plus dense, et plus d'individus par tapis)(Brodribb et al., 2020), conserveraient une humidité importante plus longtemps en leur sein que les plagiotropes (*Scleropodium purum*) lorsque l'humidité atmosphérique diminue. Le taux de dessiccation, c'est-à-dire la capacité à éliminer l'humidité présente, dépendrait donc de l'espèce, et plus particulièrement de la forme du tapis (Cruz de Carvalho et al., 2019). La vitesse d'évaporation dans les tapis de *Scleropodium purum* serait donc plus rapide que dans les tapis de *Polytrichum formosum*.

2. Méthodes

1. Suivis sur le dispositif OPTMix :

Le suivi a été réalisé sur le dispositif expérimental OPTMix (voir Chapitre 2) sur trois parcelles en mélange pin sylvestre-chêne sessile en 2021. Afin d'obtenir des résultats contrastés pour l'éclairage relatif, nous avons utilisé trois placettes avec des densités différentes qualifiées de faible (« dynamique », RDI objectif de 0,4), moyenne (« conservatrice », RDI objectif de 0,7) et forte (« témoin », sans intervention sylvicole RDI = 0,8). Une prospection préalable à l'étude a permis de repérer l'ensemble des tapis monospécifiques de *Scleropodium purum* et de *Polytrichum formosum* d'une surface supérieure à 100 cm² dans ces trois placettes. Au total, 150 tapis, 88 de *P.formosum* et 62 de *S.purum*, ont été repérés sur l'ensemble des placettes. Cependant, pour avoir un minimum de trois répétitions du triplet sol nu, *S.purum* et *P.formosum* sur chacune des placettes, nous n'avons pu sélectionner qu'une seule placette pour chaque densité de peuplement. Les zones définies comme sol nu sont les zones naturellement sans végétation vasculaire ou bryophytes, présentant une absence quasi-totale de litière. Sur chaque placette, trois répétitions du triplet ont été sélectionnées pour les suivis des conditions microclimatiques. Les mesures d'évaporation ont été réalisées sur les mêmes 27 tapis de bryophytes déjà suivis pour la lumière, les températures et l'humidité relative de l'air.



*Photo 3 - A gauche, installation d'un capteur de lumière auto-nivelant au-dessus d'un tapis de *Polytrichum formosum*. A droite, installation d'un thermo-hygromètre, attaché pour éviter le déplacement ou la perte du capteur, dans un tapis de *Polytrichum formosum*.*

2. Mesures de lumières au-dessus du tapis de bryophytes

Sur le dispositif expérimental, des suivis de lumière sont réalisés à 1,30 m du sol. Afin d'évaluer l'éclairement au niveau des tapis de bryophytes, des capteurs de lumière ont été installés à une vingtaine de centimètres du sol (**Photo 3**). Les suivis de lumière ont été réalisés grâce à 9 capteurs mesurant le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR/CBE 80, Solems) auto-nivelant qui mesurent le rayonnement visible de 400 à 700 nm (**Photo 3**). L'ensemble de ces capteurs a été étalonné en 2020 (**Annexe 3**). Au vu du nombre de capteurs disponibles, les mesures des 9 points d'une placette ont été réalisées sur la même journée. Cette méthode a été répétée 3 jours consécutifs, du 4 au 6 août 2020, pour avoir l'éclairement pendant 24h pour chacune des parcelles. Pour calculer l'éclairement relatif, les valeurs de rayonnement ont été rapportées aux données de capteur de lumière (SKP125 Campbell Scientific) sur un site à découvert entre les placettes, servant de référence.

3. Suivis de températures et d'humidité relative de l'air au niveau du tapis de bryophytes.

Afin de caractériser le microclimat au sein des tapis de bryophytes, les températures et l'humidité relative de l'air ont été suivies pendant 4 mois (de juillet à octobre 2020) à l'aide de 27 thermo-hygromètres (iButtons, - 20°C à 85 °C, Maxim Integrated Products). Ces capteurs enregistrent l'humidité relative (en %) et la température (en °C) toutes les dix minutes. Les thermo-hygromètres ont été fixés par une pointe à chevron pour éviter que les capteurs ne soient déplacés, notamment par les ongulés, ou perdus (*Photo 3*).

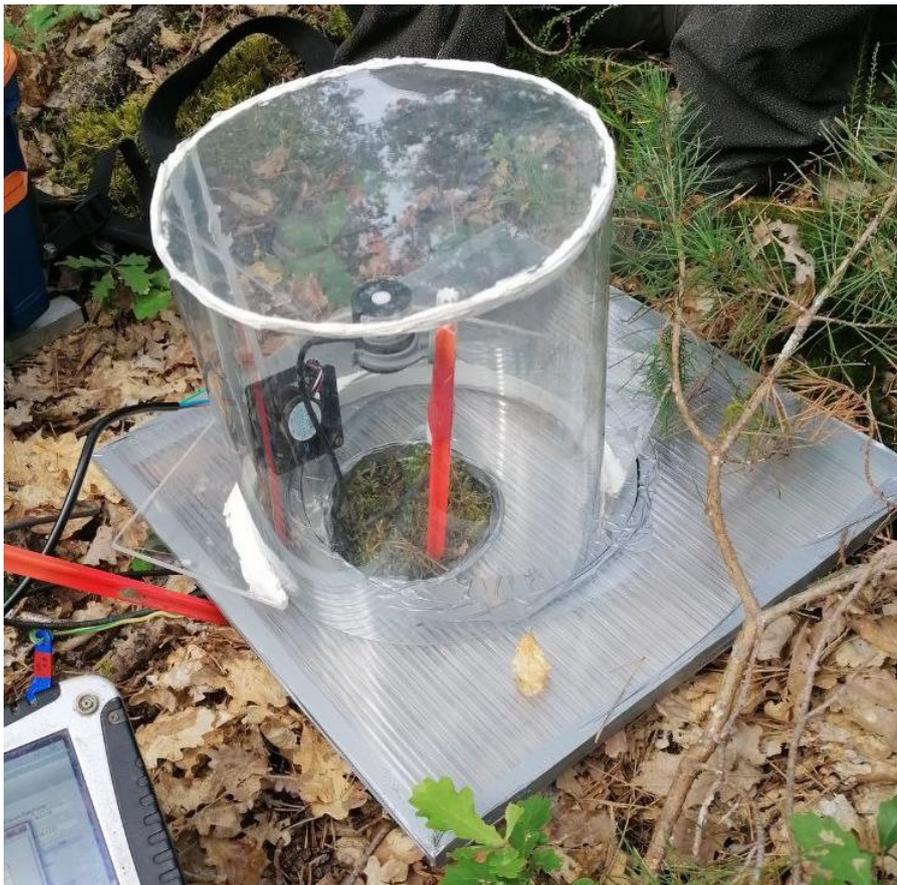


Photo 4 - Chambre de transpiration « mobile » pendant une mesure de transpiration d'un tapis de Scleropodium purum.

4. Evaporation de bryophytes morphologiquement différentes : *Scleropodium purum* et *Polytrichum formosum*

L'évaporation a été mesurée grâce à une chambre de transpiration « mobile » cylindrique de 12cm de diamètre et de 25cm de hauteur, en PVC transparent d'1mm d'épaisseur (**Photo 4**). Un thermo-hygromètre (HygroVUE10 Campbell Scientific) et un capteur de lumière (Déecteur PAR/CBE 80 Solem) sont fixés dans la chambre de transpiration pour suivre l'évolution de la température de l'air, de l'humidité relative de l'air et de la lumière. Des ventilateurs d'ordinateur permettent d'homogénéiser la température à l'intérieur de la chambre de transpiration. Les données sont enregistrées grâce à une centrale d'acquisition (CR 1000) (**Photo 4**). Sur les tapis suivis par les thermo-hygromètres, la chambre de transpiration a été placée pendant deux minutes sur le tapis (Loustau et al. 1991) (**Annexe 2**). Ce suivi a été réalisé lors de 4 sessions de mesures : juillet, aout, septembre, octobre. L'évaporation a été calculée pour chaque mesure selon la formule ci-dessous d'après Najjar et Biron (1998) in Bréda and Peiffer (1999) :

$$ET = \frac{V}{R \times T \times A} \times \left[\frac{dP_w}{dt} - \left(\frac{P_w}{T} \times \frac{dT}{dt} \right) \right]$$

Avec : ET = évapotranspiration (mol.m⁻².s⁻¹)

T = température de l'air dans la chambre (°K)

dT/dt = taux d'accroissement de la température (°K.s⁻¹)

P_w = pression de vapeur dans la chambre (Pa)

dP_w/dt = taux d'accroissement de la pression de vapeur (Pa.s⁻¹)

R = constante des gaz parfaits (8.3m³.mol⁻¹. K⁻¹)

V = volume de la chambre (m³)

A = surface au sol de la chambre (m²)

5. Prélèvement et traitement des échantillons pour les mesures de biomasse et LAI:

Les prélèvements des tapis ont été réalisés sur les placeaux de régénération du dispositif OPTMix en 2019 (Chapitre 2). Les prélèvements ont été réalisés dans un rayon de 35 cm autour d'un semis de chêne ou de pin. Lorsque les tapis étaient monospécifiques et avaient une surface supérieure à 100cm², un échantillon a été prélevé grâce à un emporte-pièce carré de 10cm de côté (**Photo 5**~~Erreur ! Source du renvoi introuvable.~~). L'ensemble de ces étapes est présenté dans la **Figure 19**.

L'ensemble des étapes de traitement des échantillons est réalisé dans l'eau déminéralisée afin de ne pas ajouter d'éléments chimiques qui pourraient déstructurer les bryophytes (Zotz and Kahler, 2007). La manipulation dans l'eau permet également de trier sans casser les individus. Les tapis sont ensuite triés en quatre groupes : les individus entiers, les individus morts, les individus cassés et enfin les autres espèces de bryophytes mélangées non détectées pendant le prélèvement. Les individus entiers sont comptés, puis 10 individus sont mis de côté aléatoirement pour les mesures de LAI. Les quatre groupes sont pesés et leur masse est notée en tant que masse humide. L'ensemble des groupes est ensuite passé en étuve pendant 48h à



*Photo de **Scleropodium purum**. A droite, placeau de régénération après prélèvement d'un carré de **Polytrichum formosum**.*

40°C pour ne pas déstructurer certains organites (Wesołowski and Wierzcholska, 2018). Après 48h, tous les groupes sont pesés pour avoir la masse sèche. Les bryophytes se réhydratant rapidement, les pesées sont réalisées à la sortie de l'étuve. Les dix individus isolés pour les mesures de LAI sont placés en chambre froide pour une meilleure conservation.

6. Traitement pour les mesures de LAI :

Chaque individu est d'abord mesuré entièrement. Ensuite, des tronçons de 1cm sont réalisés à partir du sommet jusqu'à ce que les feuilles ne soient plus vertes. Les feuilles de chaque tronçon sont retirées et placées entre lame et lamelle. Les feuilles doivent être à plat et ne pas se chevaucher. Pour le *Polytrichum formosum*, la partie basale engainant la tige de la feuille est enlevée car cette partie est non chlorophyllienne. Le *Scleropodium purum* étant plagiotrope, des branches peuvent repartir de chaque tronçon. Les branches de chaque tronçon sont comptées mais une seule branche est traitée pour la mesure de LAI.

Les mesures de surfaces foliaires sont faites automatiquement grâce à un microscope numérique (VHX-6000 Keyence) et un objectif (VH-Z20R/Z20T). Grâce à une reconnaissance de chaque forme par couleur, nous obtenons le nombre de feuilles disposées sur chaque lame ainsi que la surface associée (**Photo 6**).

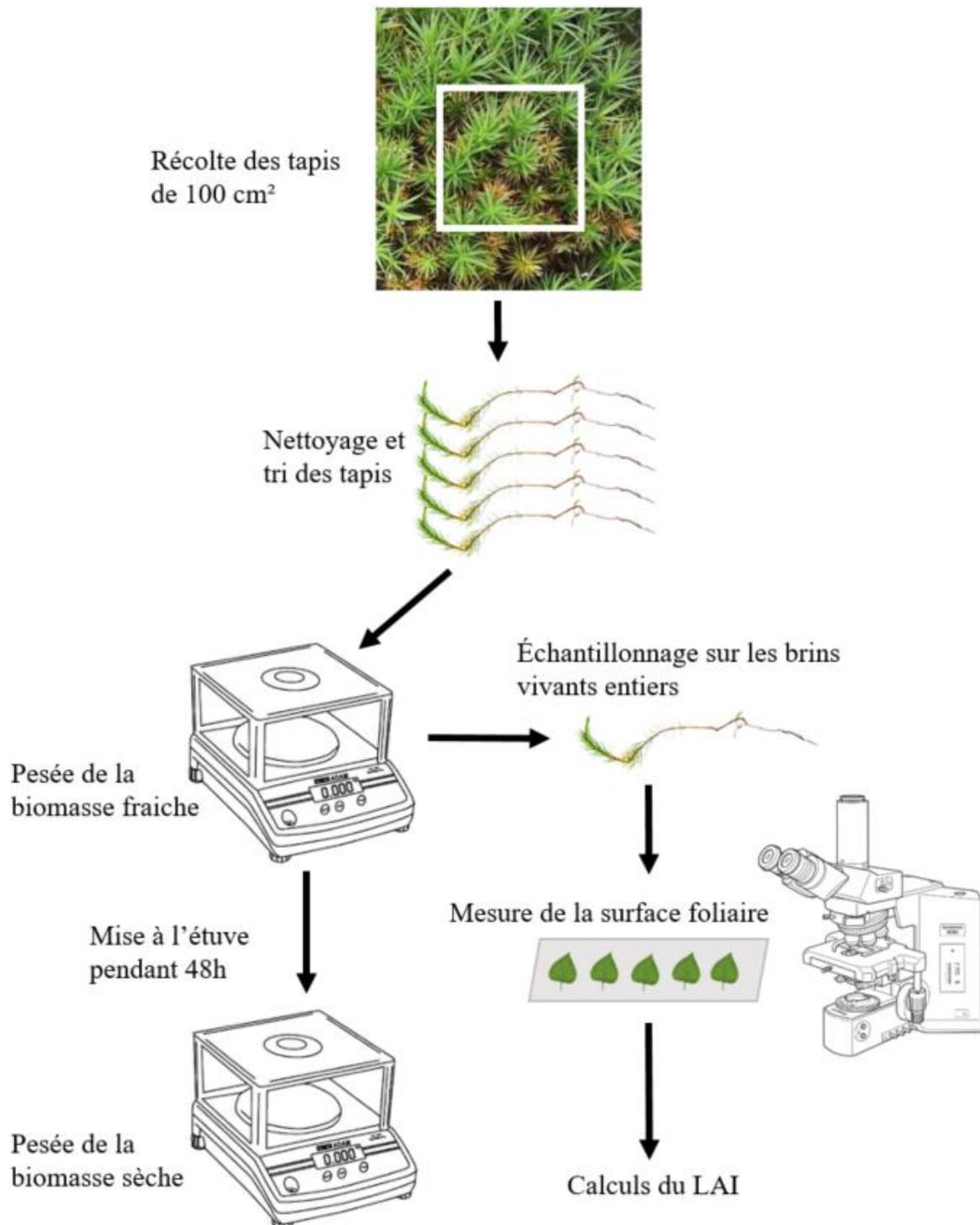


Figure 19 - Schéma synthétique des différentes étapes. 1) les tapis de bryophytes de 100 cm² sont récoltés grâce à un emporte-pièce 2) les tapis sont lavés, puis les individus sont triés 4 en catégories : morts, vivants entiers, cassés et autres espèces. 3) L'ensemble des catégories est pesé. 4a) Parmi les individus entiers, nous échantillons aléatoirement 10 individus pour les mesures de surface foliaire au microscope. 4b) Le reste des individus et les trois autres catégories sont mis à l'étuve à 40°C pendant 48h, puis pesés pour la biomasse sèche.



Photo 6 - En haut, feuilles de Polytrichum formosum préparées pour mesures de surface. En bas, les surfaces identifiées par couleur grâce au microscope numérique. Les surfaces sont comptées et leur aire mesurée pour les calculs d'estimation du LAI.

7. Calculs du LAI :

La surface foliaire moyenne caulinaire pour une tige est calculée selon la formule :

$$SFc = \frac{SFc_{mesurées}}{NFC_{mesurées}} \times Nfc \times Lc$$

Avec :

SFc = Surface foliaire caulinaire (mm²)

$SFc_{mesurées}$ = Surface foliaire caulinaire des feuilles mesurées (mm²)

$NFC_{mesurées}$ = Nombre de feuilles caulinaires mesurées

Nfc = Nombre de feuilles caulinaires

Lc = Longueur totale de la tige (mm)

La surface foliaire moyenne raméales pour l'ensemble des branches est calculée selon la formule :

$$SFr = \frac{SFr_{mesurées}}{NFr_{mesurées}} \times Nfr \times Nr \times Lr$$

Avec :

SFr = Surface foliaire raméale (mm²)

$SFr_{mesurées}$ = Surface foliaire raméale des feuilles mesurées (mm²)

$NFr_{mesurées}$ = Nombre de feuilles raméales mesurées

Nfr = Nombre de feuilles raméales pour une branche

Nr = Nombre de branches

Lr = Longueur de branches

La surface foliaire totale pour les plagiotropes est calculée selon la formule :

$$SFt = SFc + SFr$$

Avec : SFt = Surface foliaire totale (mm²)

Les orthotropes n'ayant pas de branche, la surface foliaire totale pour un individu équivaut à la surface foliaire de la tige :

$$SFt = SFc$$

Enfin, le LAI est calculé selon la formule :

$$LAI = SFt \times Ni$$

Avec :

LAI = Leaf Area Index (mm² de feuilles/100 cm² de sol)

Ni = Nombre d'individus moyen par échantillon

8. Analyses statistiques

L'ensemble des analyses a été réalisé grâce au logiciel R (R Core Team, 2021). Les différences d'humidité, de températures, de lumière et d'évaporation ont été comparées à l'aide d'analyses de variance (ANOVA à deux facteurs) selon le substrat et la placette. Les trois placettes étudiées présentent des densités de peuplement différentes, donc un éclairage relatif différent dans le sous-bois. Les prérequis de normalité et d'homoscédasticité ont été validés par visualisation graphique. L'ensemble des analyses est réalisé avec un risque d'erreur de première espèce de 5 %. Afin de comparer les données abiotiques à certains moments de la journée, les valeurs enregistrées pendant une heure par les capteurs ont été moyennées pour avoir trois moments de référence à 7h, 13h et 19h.

3. Résultats

1. Statistiques descriptives

Les placettes étudiées présentaient des indices de densité relative du peuplement (RDI, voir Chapitre 2) de 0,840 pour la placette la plus dense (placette 108_1) à 0,404 pour la placette la moins dense (placette 57_2) (**Tableau 8**). Les surfaces de terrière des placettes sont comprises entre 16,5 et 35,6 m²/ha. L'éclairage relatif à 2 m de hauteur est de 14,2 % pour la placette la plus dense à 35,8 % pour la placette la moins dense. Les températures moyennes sur l'ensemble des surfaces étaient d'environ 19°C sur la période de suivis. La moyenne de l'humidité relative en pourcentage, quelle que soit la surface considérée, était comprise entre 80,9 et 84,3 %. Enfin, l'évaporation moyenne, présentant le même gradient que l'éclairage relatif, était comprise entre 0,019 mm/s pour la placette la plus dense à 1,281 mm/s pour la placette la moins dense (**Tableau 8**).

Tableau 8 - Statistiques descriptives pour les données abiotiques à l'échelle des placettes OPTMix étudiées. L'indice de densité relative (RDI), la surface terrière et l'éclairement relatif (ER) moyens sont calculés grâce aux relevés OPTMix de 2020. La température, l'humidité et l'évaporation (ET) moyens ont été calculés grâce aux capteurs installés pour cette étude.

Placette	108_1	57_1	57_2
RDI	0,840	0,680	0,404
Surface terrière (m ² /ha)	35,613	28,623	16,469
ER (%)	14,2	18,2	35,8
Température (°C)	19,049 ± 6,898	19,228 ± 7,232	19,773 ± 8,480
Humidité (%)	80,912 ± 22,416	84,313 ± 21,982	81,534 ± 25,687
ET (mm/s)	0,019 ± 0,012	0,027 ± 0,023	1,281 ± 0,010

2. Biomasse et LAI

L'ensemble des résultats est présenté dans le **Tableau 9**. Au total, 12 tapis de *S.purum* ont été triés puis pesés, et 61 de tapis de *P.formosum*. Il apparaît que la différence entre les masses humides et sèches est en moyenne de 15,7g pour les *P.formosum* et de 28,5 pour les *S.purum*. Le nombre d'individus par tapis était de 101,9 pour les *P.formosum* et de 47,1 pour les *S.purum*. Les individus de *S.purum* montrait un nombre de feuilles moyen presque quatre fois supérieur à celui des *P.formosum* avec une moyenne de 392 feuilles contre 100,1. Le ratio entre la biomasse d'individus entiers et la biomasse d'individus morts était très proche entre les deux espèces. De plus, la biomasse vivante de *S.purum*, individus entiers et cassés, était presque le double celle de *P.formosum*. Enfin, le LAI, à cause de la méthode très lourde, n'a pu être calculé que sur une petite partie des tapis disponibles. Le LAI du *S.purum* était plus de cinq fois supérieur à celui de *P.formosum*. Le LAI de *P.formosum* était de 1,25 m² de feuille/m² de sol contre 6,65 m² de feuilles/m² de sol pour le *S.purum*.

Tableau 9 - Résultats des mesures de biomasses et de LAI pour les deux espèces de bryophytes étudiées.

Espèce	<i>Polytrichum formosum</i>	<i>Scleropodium purum</i>
Nombre d'individus moyens pour 100 cm ² de substrat	101,93	47,1
Moyenne feuilles	100,1	392
Moyennes LAI (mm ² /100cm ² de substrat)	12521,8	66499,1
Moyenne LAI (m ² /m ² substrat)	1,25218	6,64991
Masses humides (en g)		
Individus entiers (g)	8,164	14,332
Individus morts (g)	7,358	8,267
Fragments cassés (g)	2,406	5,601
Autres espèces (g)	1,578	3,049
Total	19,506	31,249
Masses sèches (en g)		
Individus entiers (g)	1,927	0,943
Individus morts (g)	1,516	0,734
Fragments cassés (g)	0,561	0,530
Autres espèces (g)	0,182	0,505
Total	4,186	2,712
Différences entre masses humides et sèches (en g)		
Individus entiers (g)	6,625	13,389
Individus morts (g)	5,842	7,532
Fragments cassés (g)	1,845	5,072
Autres espèces (g)	1,396	2,544
Total	15,708	28,537

3. Eclairage relatif

Pour les trois jours de mesure, l'éclairage relatif n'était pas significativement différent au point à découvert entre les trois sessions de mesure ($F = 0,145$; $P = 0,704$; **Figure 20**). L'éclairage relatif moyen en milieu de journée était de 110,6 mV pour la placette 108_1, 168,1 mV pour la placette 57_1 et 434,7 mV pour la placette 57_2 (**Figure 20**).

De 9h à 15h, l'éclairage relatif n'était pas différent significativement entre les trois types de surface. Au contraire, avant 9h l'éclairage relatif était significativement différent entre les placettes ($F_{7h} = 37,5$; $P < 0,001$), entre les surfaces ($F_{7h} = 6,8$; $P < 0,01$), ainsi que l'interaction entre les placettes et les surfaces ($F_{7h} = 9,9$; $P < 0,001$). A 19h, l'éclairage relatif était significativement différent entre les placettes ($F_{19h} = 6,1$; $P < 0,01$), entre les surfaces ($F_{19h} = 7,9$; $P < 0,001$) ainsi que l'interaction entre les placettes et les surfaces ($F_{19h} = 7,3$; $P < 0,001$).

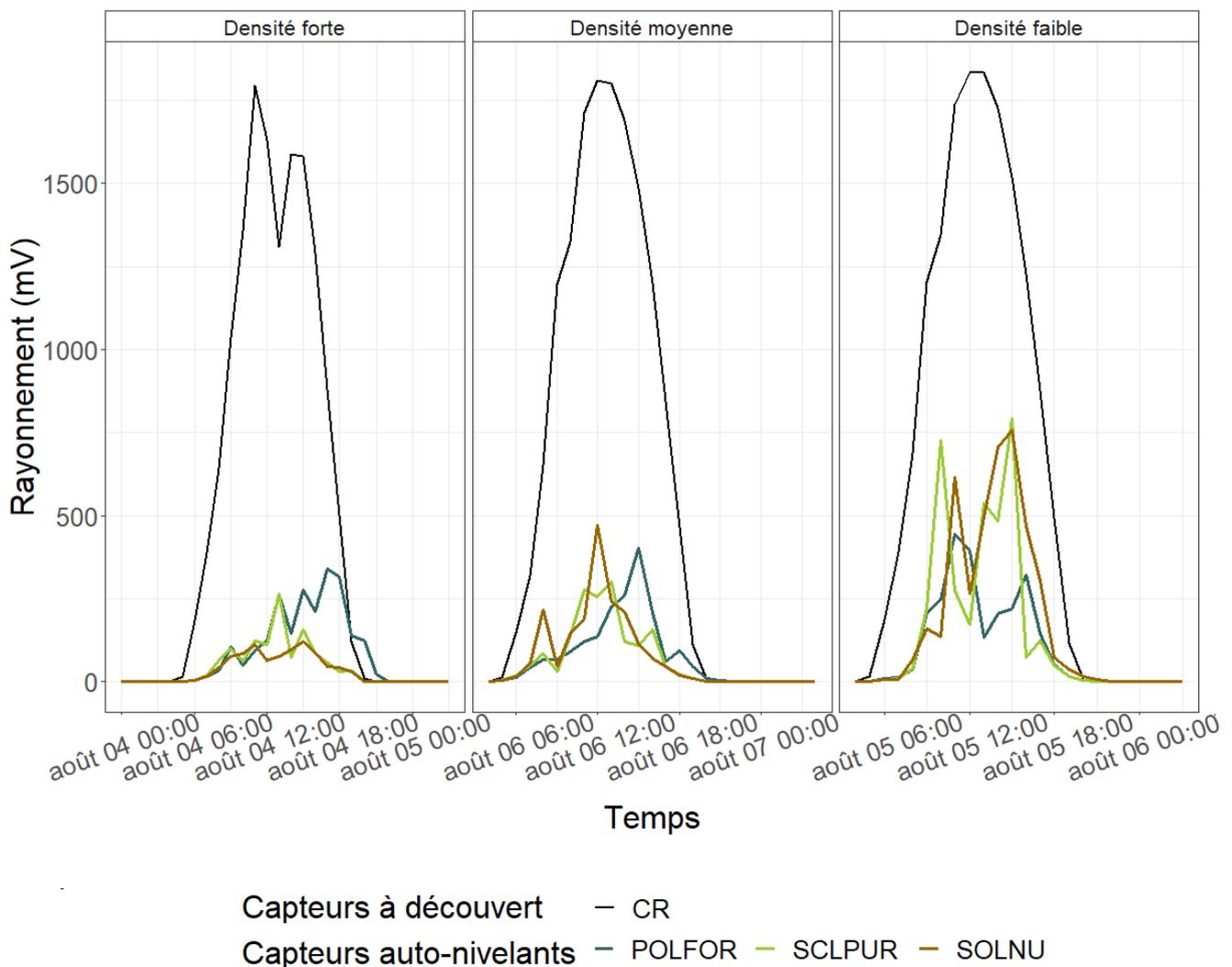


Figure 20 - Suivi lumière pendant 24h sur les trois placettes étudiées. En gras, les données issues du capteur au point à découvert servant de référence, les autres courbes correspondent aux capteurs auto-nivelant sur les trois surfaces étudiées : *P.formosum*, *S.purum* et *sol nu*.

4. Températures

Sur la période étudiée, les températures ne montrent pas de différence significative entre les différentes surfaces (**Figure 21** et **Tableau 10**). Sur l'ensemble de la période de suivis, les températures enregistrées montrent la même évolution au cours du temps quel que soit la surface considérée. L'étude pour les cinq différents jours à chaque créneau horaire n'a montré aucune différence significative entre les températures des surfaces étudiées (**Tableau 10**).

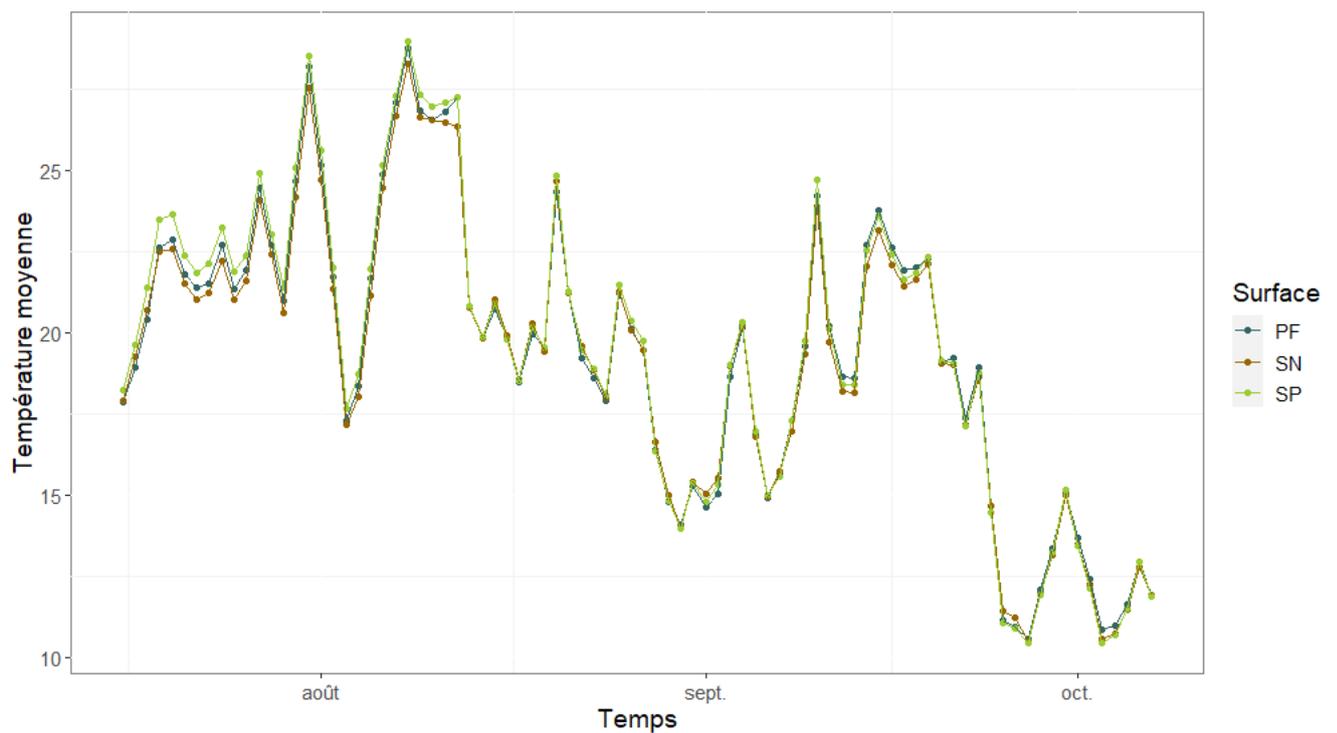


Figure 21 - Suivis des températures moyennes (en °C) issues des thermo-hygromètres installés sur les surfaces étudiées sur le dispositif OPTMix de juillet à octobre ; PF = *Polytrichum formosum*, SN = Sol nu et SP = *Scleropodium purum*.

Tableau 10- Résultats des ANOVA pour les températures enregistrées par les thermo-hygromètres sur OPTMix. Surface x Placette : interaction entre la surface (*P.formosum*, *S.purum* et sol nu) et la placette.

Date	Heure		Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
17/07/2020	7	Surface	2	11,173	5,587	0,319	0,728
		Placette	2	77,895	38,948	2,221	0,112
		Surface x Placette	4	9,363	2,341	0,133	0,970
	13	Surface	2	11,173	5,587	0,319	0,728
		Placette	2	77,895	38,948	2,221	0,112
		Surface x Placette	4	9,363	2,341	0,133	0,970
	19	Surface	2	11,173	5,587	0,319	0,728
		Placette	2	77,895	38,948	2,221	0,112
		Surface x Placette	4	9,363	2,341	0,133	0,970
07/08/2020	7	Surface	2	34,254	17,127	0,156	0,856
		Placette	2	6,585	3,292	0,030	0,970
		Surface x Placette	4	65,027	16,257	0,148	0,964
	13	Surface	2	34,254	17,127	0,156	0,856
		Placette	2	6,585	3,292	0,030	0,970
		Surface x Placette	4	65,027	16,257	0,148	0,964
	19	Surface	2	34,254	17,127	0,156	0,856
		Placette	2	6,585	3,292	0,030	0,970
		Surface x Placette	4	65,027	16,257	0,148	0,964
28/08/2020	7	Surface	2	1,211	0,605	0,047	0,954
		Placette	2	21,374	10,687	0,823	0,441
		Surface x Placette	4	32,079	8,020	0,618	0,651
	13	Surface	2	1,211	0,605	0,047	0,954
		Placette	2	21,374	10,687	0,823	0,441
		Surface x Placette	4	32,079	8,020	0,618	0,651
	19	Surface	2	1,211	0,605	0,047	0,954
		Placette	2	21,374	10,687	0,823	0,441
		Surface x Placette	4	32,079	8,020	0,618	0,651
18/09/2020	7	Surface	2	13,187	6,594	0,119	0,888
		Placette	2	12,757	6,378	0,115	0,892
		Surface x Placette	4	28,343	7,086	0,127	0,972
	13	Surface	2	13,187	6,594	0,119	0,888
		Placette	2	12,757	6,378	0,115	0,892
		Surface x Placette	4	28,343	7,086	0,127	0,972
	19	Surface	2	13,187	6,594	0,119	0,888
		Placette	2	12,757	6,378	0,115	0,892
		Surface x Placette	4	28,343	7,086	0,127	0,972
06/10/2020	7	Surface	2	0,404	0,202	0,059	0,942
		Placette	2	10,040	5,020	1,480	0,231
		Surface x Placette	4	3,737	0,934	0,275	0,894
	13	Surface	2	0,404	0,202	0,059	0,942
		Placette	2	10,040	5,020	1,480	0,231
		Surface x Placette	4	3,737	0,934	0,275	0,894
	19	Surface	2	0,404	0,202	0,059	0,942
		Placette	2	10,040	5,020	1,480	0,231
		Surface x Placette	4	3,737	0,934	0,275	0,894

5. Humidité relative de l'air

L'étude de l'humidité sur la période complète de suivis montre une différence significative entre les trois placettes ($F = 97,01$; $P < 0,001$) et entre les trois surfaces différentes ($F = 24,13$; $P < 0,001$) (**Tableau 11, Figure 22**). L'interaction entre la placette et la surface a également un effet significatif ($F = 23,68$; $P < 0,001$).

Selon la date et l'heure considérées, l'humidité relative peut être significativement différente ou non entre les surfaces étudiées (**Tableau 11, Figure 23**). En juillet, seule l'humidité à 13h était différente significativement entre les trois surfaces ($F = 3,899$; $P = 0,043$; **Tableau 11**). En septembre, l'humidité était différente significativement le matin ($F_{13h} = 9,806$; $P = 0,002$) et à 13h ($F_{13h} = 6,675$; $P = 0,008$) entre les placettes (**Tableau 11**). En revanche, l'humidité le soir était significativement différente entre les surfaces ($F_{19h} = 4,393$; $P = 0,029$; **Tableau 11**). Enfin, aucune différence significative n'a été relevée en août et en octobre entre les placettes ou entre les surfaces étudiées (**Tableau 11**).

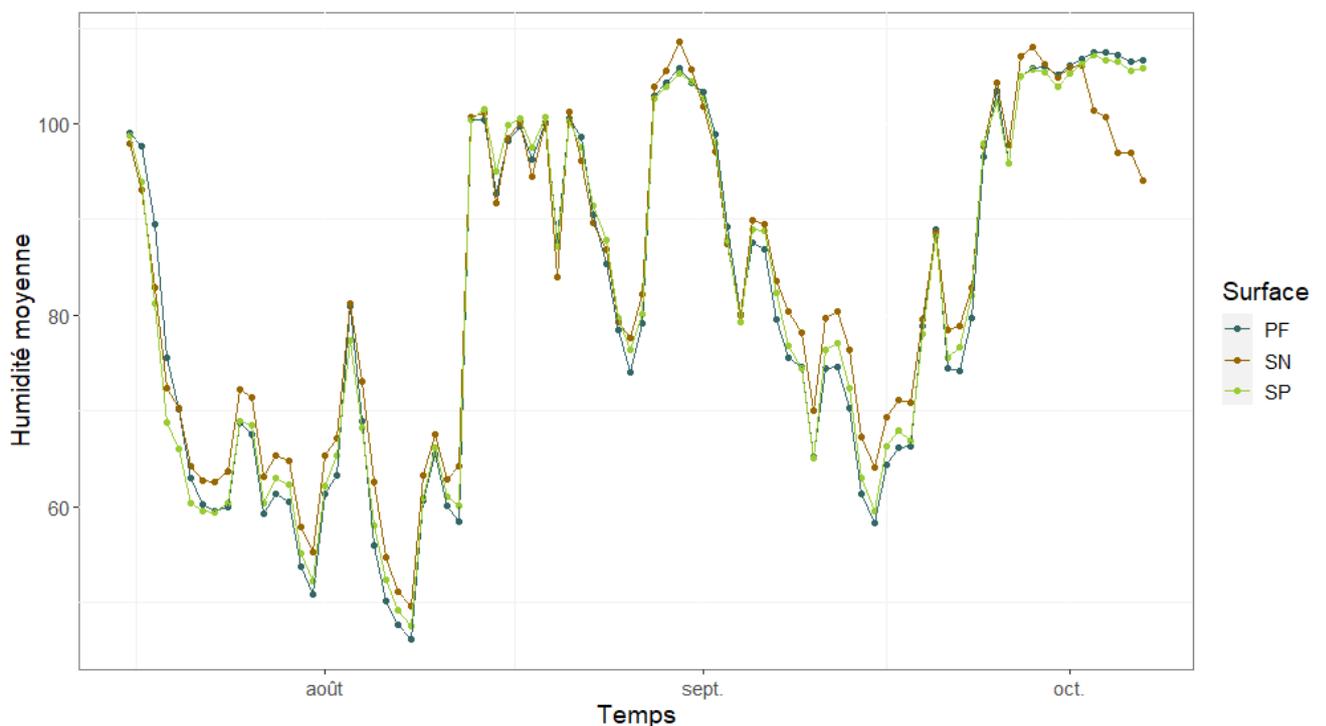


Figure 22 - Suivis de l'humidité relative moyenne issue des thermo-hygromètres installés sur les surfaces étudiées sur OPTMix de juillet à octobre ; PF = *Polytrichum formosum*, SN = *Sol nu* et SP = *Scleropodium purum*

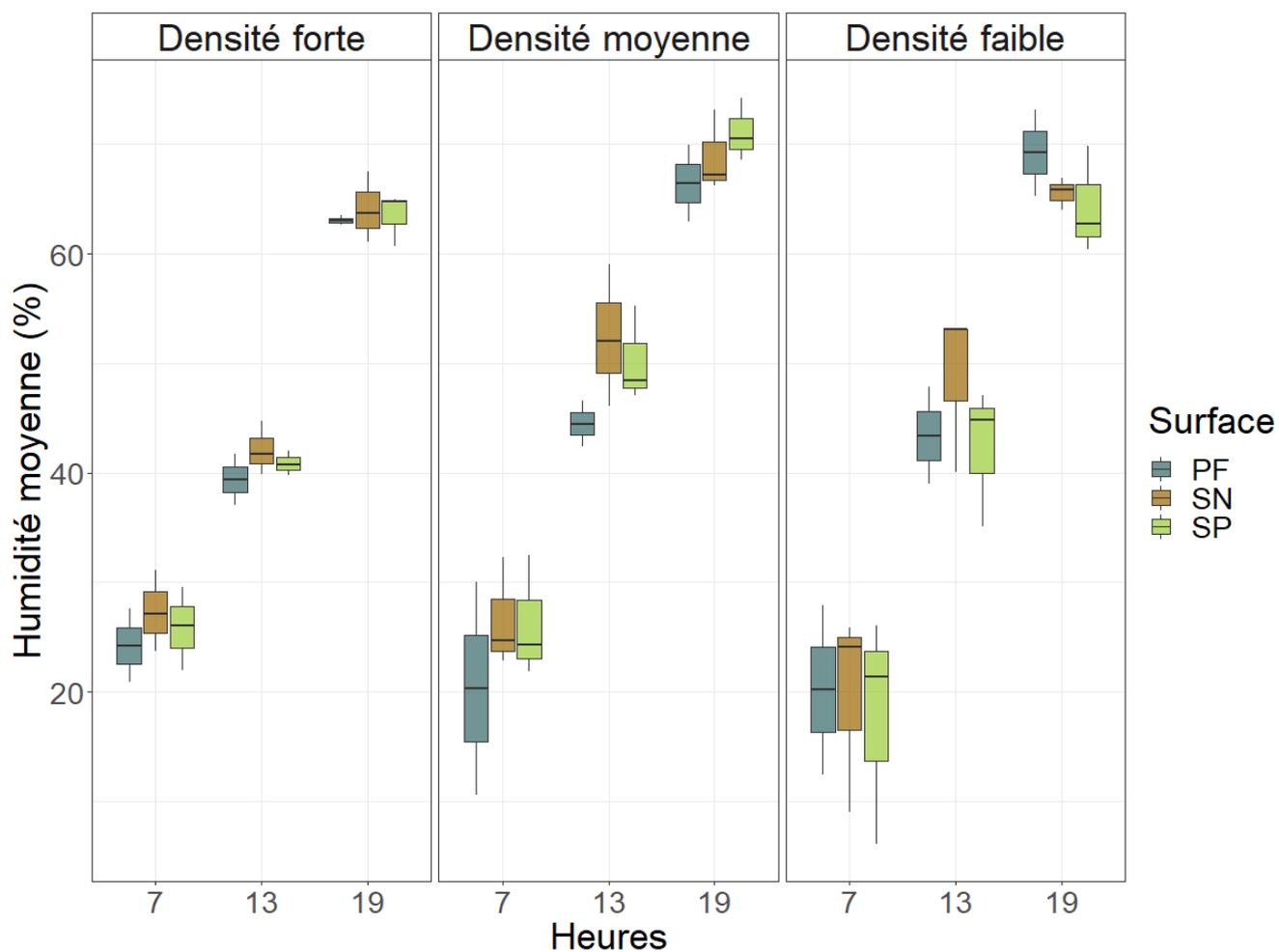


Figure 23 - Différence d'humidité moyenne entre les surfaces sur les trois placettes OPTMix : PF = *Polytrichum formosum* ; SN = Sol nu ; SP = *Scleropodium purum*

Tableau 11 - Résultats des ANOVA pour l'humidité relative enregistrée par les thermo-hygromètres sur OPTMix

Date	Heure	Variable	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
17/07/2020	7	Surface	2	5,02	2,51	0,446	0,649
		Placette	2	24,15	12,07	2,145	0,152
		Surface x Placette	4	2,41	0,6	0,107	0,978
	13	Surface	2	555,06	277,53	3,899	0,043 *
		Placette	2	282,85	141,42	1,987	0,172
		Surface x Placette	4	127,39	31,85	0,447	0,773
	19	Surface	2	123,36	61,68	2,407	0,124
		Placette	2	174,12	87,06	3,397	0,061
		Surface x Placette	4	34,77	8,69	0,339	0,847
07/08/2020	7	Surface	2	0,09	0,05	0,004	0,996
		Placette	2	122,07	61,04	4,929	0,023 *
		Surface x Placette	4	56,61	14,15	1,143	0,374
	13	Surface	2	30,98	15,49	0,261	0,774
		Placette	2	219,26	109,63	1,846	0,192
		Surface x Placette	4	43,75	10,94	0,184	0,943
	19	Surface	2	110,13	55,06	2,118	0,155
		Placette	2	300,13	150,06	5,773	0,014 *
		Surface x Placette	4	45,51	11,38	0,438	0,779
28/08/2020	7	Surface	2	116,86	58,43	2,61	0,104
		Placette	2	15,78	7,89	0,353	0,708
		Surface x Placette	4	23,49	5,87	0,262	0,898
	13	Surface	2	4,55	2,27	0,233	0,795
		Placette	2	3,1	1,55	0,159	0,855
		Surface x Placette	4	3,24	0,81	0,083	0,986
	19	Surface	2	61,12	30,56	1,515	0,25
		Placette	2	22,77	11,38	0,564	0,58
		Surface x Placette	4	18,42	4,6	0,228	0,919
18/09/2020	7	Surface	2	42,73	21,36	3,581	0,052
		Placette	2	116,99	58,49	9,806	0,002 **
		Surface x Placette	4	17,67	4,42	0,74	0,578
	13	Surface	2	108,03	54,02	1,341	0,289
		Placette	2	537,77	268,88	6,675	0,008 **
		Surface x Placette	4	22,5	5,62	0,14	0,965
	19	Surface	2	155,11	77,56	4,393	0,029 *
		Placette	2	18,2	9,1	0,515	0,606
		Surface x Placette	4	40,54	10,14	0,574	0,685
06/10/2020	7	Surface	2	694,75	347,38	1,087	0,361
		Placette	2	213,72	106,86	0,334	0,721
		Surface x Placette	4	389,61	97,4	0,305	0,87
	13	Surface	2	400,15	200,07	0,725	0,5
		Placette	2	341,58	170,79	0,619	0,551
		Surface x Placette	4	580,6	145,15	0,526	0,718
	19	Surface	2	155,5	77,75	0,5	0,616
		Placette	2	443,05	221,53	1,425	0,27
		Surface x Placette	4	686,98	171,74	1,105	0,388

6. Evaporation

Sur l'ensemble de la période de suivis, l'évaporation était significativement différente selon la surface ($F = 23,9$; $P < 0,001$) et la placette ($F=16,2$; $P < 0,001$). En revanche, l'interaction entre la placette et la surface n'était pas significativement différente ($F = 0,97$; $P = 0,423$).

En juillet, l'évaporation était significativement différente entre les placettes ($F = 12,7$; $P < 0,001$) et entre les surfaces ($F = 80,9$; $P < 0,001$). En revanche, l'interaction entre les placettes et les surfaces n'était pas significative ($F = 2,03$; $P = 0,09$). L'évaporation du *P.formosum* ($2,4 \pm 0,56$) était significativement plus élevée que le *S.purum* ($1,78 \pm 0,49$ mm/s) et le sol nu ($1,32 \pm 0,15$ mm/s) (**Figure 24**). L'évaporation en septembre était significativement différente entre les placettes ($F = 99,5$; $P < 0,001$), entre les surfaces ($F = 5,5$; $P < 0,01$) et l'interaction

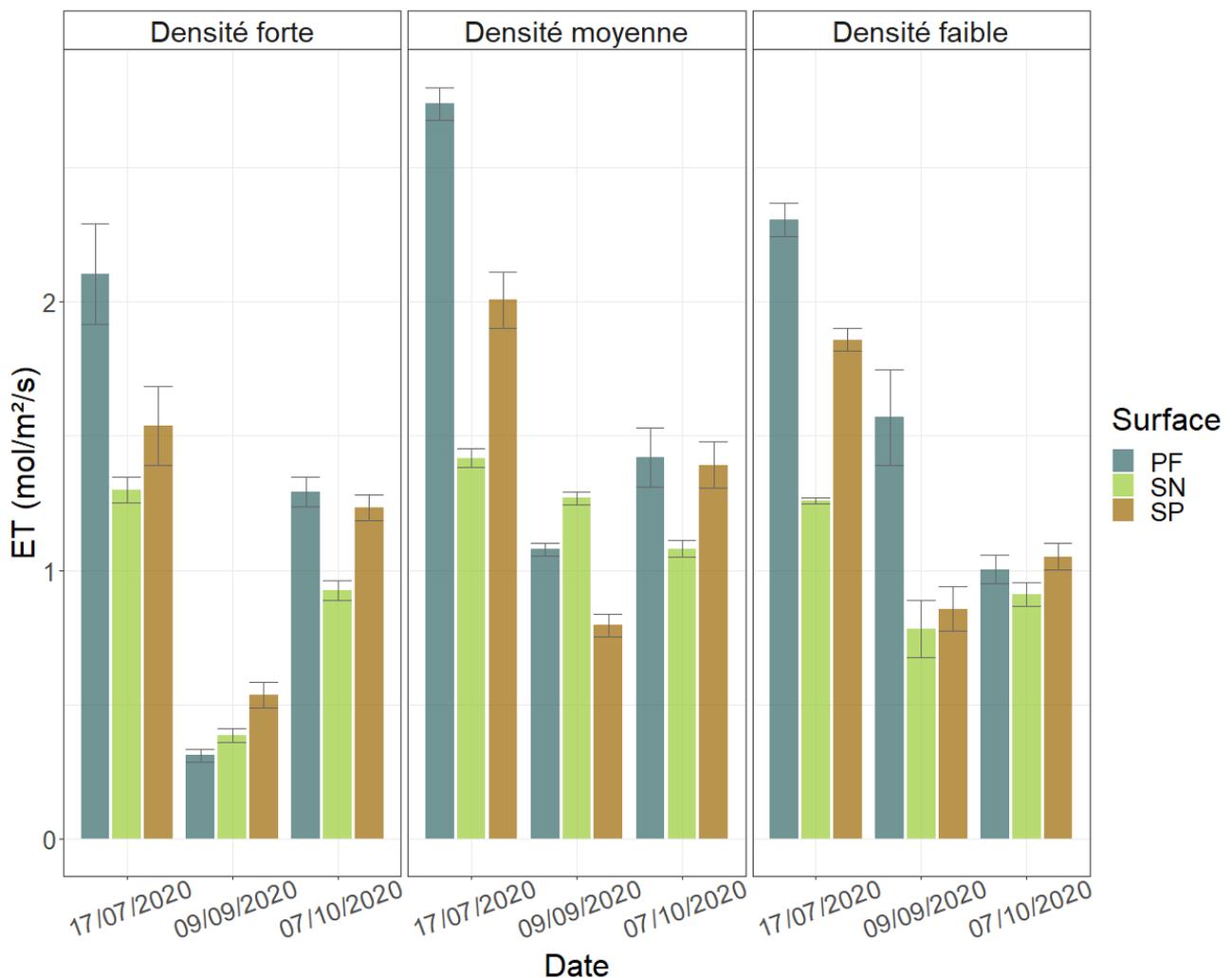


Figure 24 - Différence d'évaporation en fonction des dates et des placettes. Les couleurs correspondent aux surfaces : PF = *Polytrichum formosum*; SN = sol nu et SP = *Scleropodium purum*

entre les placettes et les surfaces ($F=22,76$; $P < 0,001$). Selon les placettes, la surface avec l'évaporation la plus importante était différente (**Figure 24**). Enfin, en octobre, l'évaporation était significativement différente entre les placettes ($F = 16,1$; $P < 0,001$) et entre les surfaces ($F = 19,7$; $P < 0,001$). L'évaporation selon l'interaction entre les placettes et les surfaces n'était pas significativement différente ($F = 1,48$; $P = 0,212$). Le sol nu était la surface présentant la moins forte évaporation ($0,96 \pm 0,16$ mm/s). Selon la placette considérée, la surface présentant la plus forte évaporation était le *P.formosum* ($1,24 \pm 0,34$ mm/s) ou le *S.purum* ($1,25 \pm 0,28$ mm/s) (**Figure 24**).

Sur l'ensemble des mesures, l'évaporation en fonction du rayonnement était plus importante pour le *P.formosum* que l'évaporation du *S.purum*, elle-même plus importante que le sol nu (**Figure 25**).

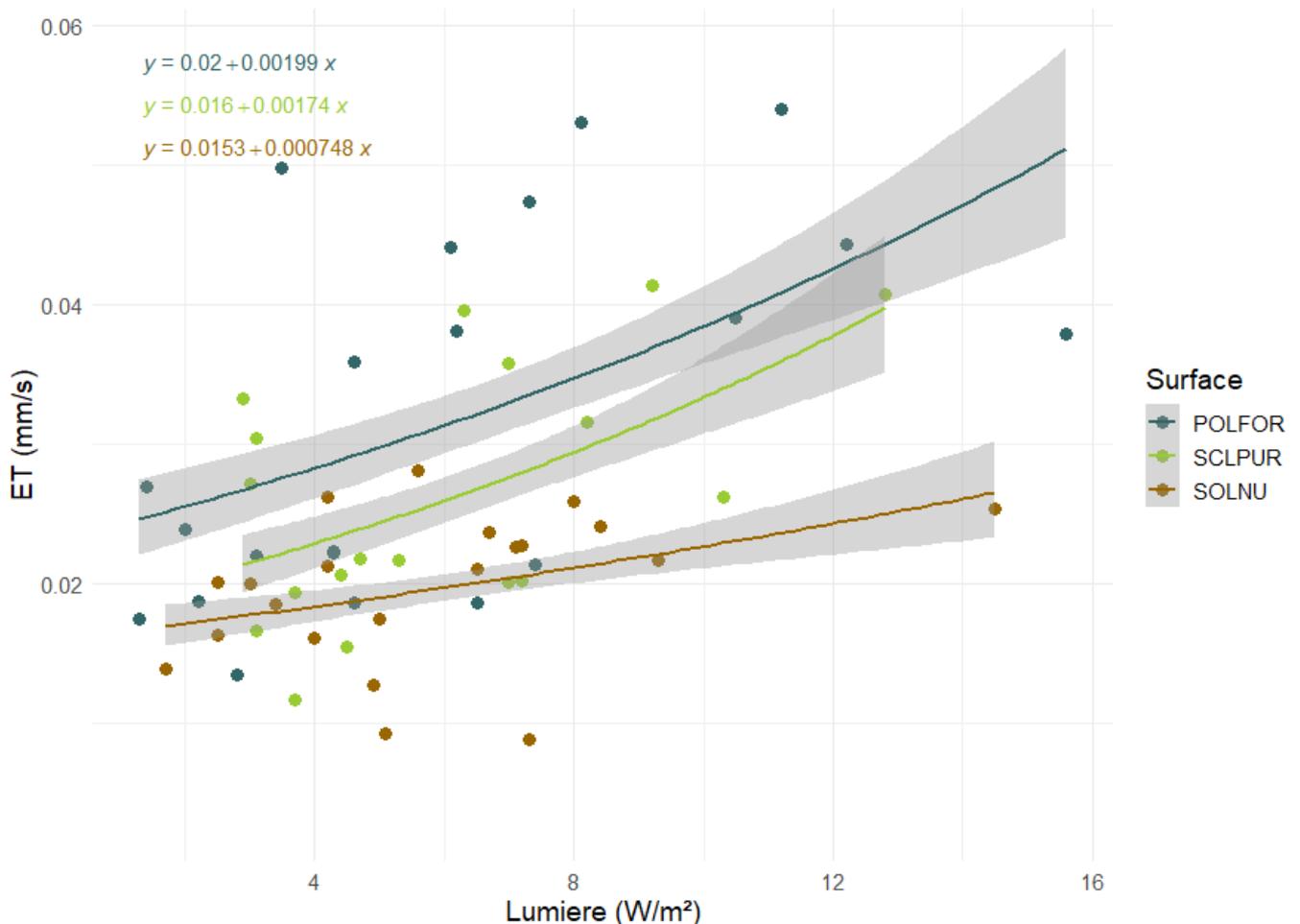


Figure 25 - Evapotranspiration (mm/s) du *P.formosum*, du *S.purum* et du sol nu pour l'ensemble des sessions de mesures en fonction de la lumière (W/m²).

4. Discussion

1. Surface foliaire et biomasse

Le *S.purum* semble montrer un nombre d'individus par tapis moins important que le *P.formosum*, mais avec un nombre de feuilles bien plus important et un LAI nettement supérieur. La quantité de biomasse vivante était presque deux fois moins importante pour le *P.formosum* que le *S.purum*.

De par sa forme de croissance, les individus de *S.purum* étaient plus longs et ramifiés, ce qui rend le tri plus difficile. Le nombre d'individus moyen est donc plus faible chez *S.purum*, mais certains individus ont pu être cassés pendant le tri. De plus, la préparation des lames étant très longue, il n'a pas été possible de réaliser les mesures sur un nombre suffisant d'individus de chaque espèce pour avoir des résultats suffisamment fiables. Cependant, il serait intéressant dans de prochaines études, de multiplier les mesures de surfaces foliaires et de biomasse, afin d'identifier la présence de relations allométriques.

A notre connaissance, il existe très peu d'études qui ont mesuré le LAI des bryophytes. Le 20/10/2021, une recherche en utilisant Web of Science avec les mots clés « bryophyte LAI » ou « moss LAI » trouvait trois études. Parmi ces études, deux ont été réalisés en forêt boréale (Bond-Lamberty and Gower, 2007; Shimoyama et al., 2004). Les calculs de LAI sont parfois peu détaillés (Shimoyama et al., 2004). Enfin, une étude a réalisé des mesures de surfaces foliaires au microscope en prenant en compte la forme de croissance des bryophytes (Ninimets and Tobias, 2019). Les espèces mesurées dans cette étude comprennent des espèces présentes



Photo 7 - Coupe de *Polytrichum formosum* pour visualiser la structure en lamelles (Photo par Yann Dumas)

sur notre site d'étude, notamment le *S.purum*. Les résultats de LAI pour cette espèce était de $15,7 \pm 4,0 \text{ m}^2/\text{m}^2$, c'est-à-dire plus du double de nos résultats. Tout comme la première étude (Bond-Lamberty and Gower, 2007), une autre étude a réalisé des mesures de surfaces foliaires en utilisant un scanner pour calculer un indice de surface foliaire spécifique (Specific Leaf Area) multiplié par la biomasse (Rice and Schneider, 2004). Une autre étude a également mesuré des traits de bryophytes en calculant un indice de surface de tige (Shoot Area Index) (Rice et al., 2011). Enfin, à notre connaissance, il n'y a pas d'étude mesurant le LAI du *P.formosum*.

Enfin, le LAI du *P.formosum* semble beaucoup plus faible que le *S.purum* mais les mesures de LAI ne prennent pas en compte la morphologie du limbe. En effet, la feuille de *P.formosum* est denté et à nervure portant de 60 à 80 lamelles chlorophylliennes permettant des échanges (**Photo 7**).

2. Suivis des conditions abiotiques

L'étude des conditions abiotiques créées par le *P.formosum*, le *S.purum* et le sol nu a permis de préciser les conditions microclimatiques au sein des tapis de bryophytes. Les températures ne semblent pas significativement différentes entre les tapis de bryophytes et le sol nu. En revanche, l'humidité relative dans notre étude semble montrer des différences. Cependant, ces différences semblent être davantage expliquées par la placette plutôt que par la surface. L'étude de l'évaporation, résultant de l'évaporation et de la transpiration, a montré plus de différence en fonction de la surface considérée. En effet, les tapis de *P.formosum* semblent globalement montrer une plus grande évaporation que le *S.purum* et que le sol nu. En fonction de l'éclairement relatif, le *P.formosum* semble montrer une plus forte évaporation que le *S.purum* ou le sol nu. En revanche, ces résultats restent à considérer avec précaution. Les contraintes liées à la taille des tapis de bryophytes monospécifiques sur notre site d'étude ou encore au nombre de capteurs disponibles n'ont pas permis de faire plus de répliques. En revanche, l'étude approfondie des conditions microclimatiques au sein des tapis de bryophytes bénéficierait d'un plus grand nombre de répétitions dans les mêmes conditions mais également sur d'autres sites d'étude.

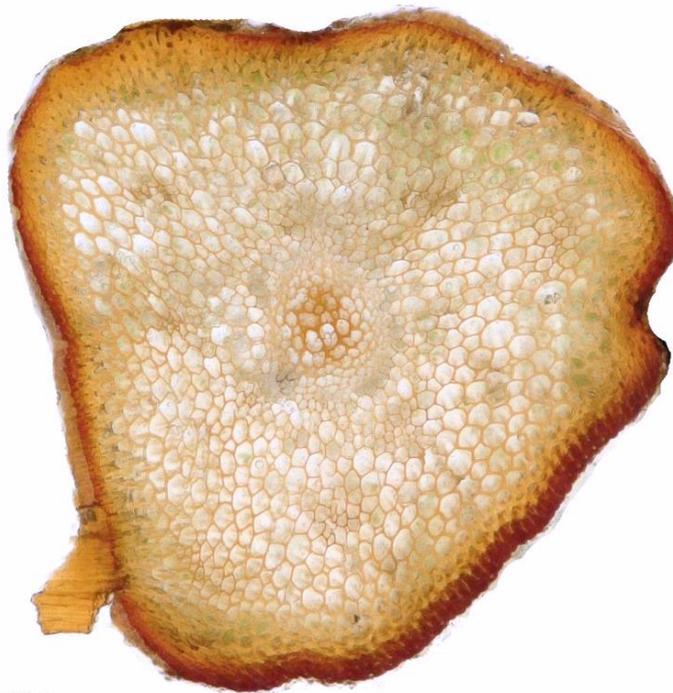
Afin de quantifier et d'évaluer les conditions abiotiques par espèce *in situ*, nous avons décidé d'exclure les tapis mélangés, c'est-à-dire comprenant plus d'une espèce. Les deux espèces étudiées ayant des niches écologiques proches, la contrainte des tapis monospécifiques a limité

le nombre de tapis disponibles. De plus, nous avons décidé de sélectionner le *P.formosum* pour représenter les espèces de bryophytes orthotropes et le *S.purum* pour les espèces plagiotropes. Cependant, pour tenter d'évaluer les conditions abiotiques plus généralement dans les tapis de bryophytes plagiotropes ou orthotropes, il serait nécessaire de suivre les données abiotiques sur un plus grand nombre d'espèces. Néanmoins, plusieurs études avancent l'hypothèse d'une modification des conditions abiotiques du microsite de régénération par les bryophytes (Gobbi and Schlichter, 1998; Keizer et al., 1985; Nilsson et al., 1996; Sedia and Ehrenfeld, 2003; Soudzilovskaia et al., 2011). Cependant, très peu d'études ont réellement mesuré les suivis d'humidité relative ou de températures au sein des tapis de bryophytes. Toutefois, l'humidité dans les tapis de bryophytes a déjà été calculée à partir de prélèvements de bryophytes qui ont ensuite été séchées (Ando et al., 2017). Ces mesures, correspondant à la teneur en humidité, n'ont montré aucun effet sur la régénération d'épicéas (*Picea jezoensis* var. *hondoensis*).

3. Evaporation

Les différences d'évaporation entre plusieurs espèces de bryophytes pourraient être expliquées par l'importante diversité des « formes de vie » des bryophytes. La structure et l'agencement des individus dans un tapis pourrait jouer un rôle sur la quantité d'eau retenue et disponible. En effet, une forme de tapis plus lâche pourrait induire une réhydratation plus lente après la dessiccation des individus (Cruz de Carvalho et al., 2019). Enfin, l'évaporation des bryophytes dans notre étude ne semble pas reliée à leur surface foliaire ou à leur nombre de feuilles par individus. Le *S.purum* aurait un LAI cinq fois supérieur à celui du *P.formosum* et un nombre de feuilles quatre fois plus important (Annexe 1). En revanche, le nombre d'individu par tapis serait deux fois plus grand chez *P.formosum* que chez *S.purum*. L'évaporation serait alors expliquée par la densité du tapis et non par les traits individuels.

Chez les vasculaires, l'évaporation est plus ou moins régulée par la présence de stomates. Les plantes vasculaires protègent le système de transport de l'eau en fermant leurs stomates afin d'éviter la cavitation du xylème (Cardoso et al., 2018). D'autres structures comme la cuticule ou un système lignifié participent à l'évitement de la cavitation. Cependant, certaines espèces vasculaires de sous-bois très communes, comme la callune ou la molinie, semblent avoir une régulation de leur évapotranspiration faible en laissant ouverts leurs stomates même en cas de forts déficits hydriques ou atmosphériques (Gobin et al., 2015). En revanche, même si les colonies de bryophytes disposent de plusieurs mécanismes pour éviter une forte évaporation,



Grossissement: X400,0

Photo 8 - Coupe transversale de tige de *Polytrichum formosum*. Au centre, les cellules hydroïdes présentent une paroi plus épaisse (Photo par Y. Dumas)

les bryophytes ne présentent pas de stomates ou de cuticule, ce qui induirait une absence totale de contrôle de transpiration. Néanmoins, une étude récente sur une espèce de bryophyte très répandue, *Polytrichum commune*, a montré la présence de structures analogues à celles des vasculaires (Brodribb et al., 2020). Ces structures, déjà connues chez les bryophytes, sont des cellules hydroïdes utilisées pour le transport de l'eau. Ces cellules, chez *P.commune*, seraient résistantes et ne se déformeraient pas même en cas de potentiels d'eau faibles, empêchant ainsi la cavitation (Brodribb et al., 2020). Ces résultats suggèrent que les hydroïdes de *P.commune* pourraient contenir des polymères proches de la lignine présentant des caractéristiques mécaniques similaires. Dans notre étude, l'espèce étudiée, proche de *P.commune*, présentent les mêmes cellules hydroïdes apparaissant plus foncées que les autres cellules (**Photo 8**). Cette particularité cellulaire chez *P.commune* pourrait également être présente chez *P.formosum*, expliquant les résultats de suivis d'évaporation observée. En ce sens, les tapis de *P.formosum* présenteraient un mécanisme de contrôle, et nos résultats s'apparenteraient donc plutôt à une forme d'évapotranspiration comme chez les espèces vasculaires.

En forêt tempérée, l'évapotranspiration des forêts et de la végétation vasculaire a été étudiée pour estimer et modéliser à large échelle la gestion des ressources en eau (Ellison et al., 2017). L'évapotranspiration d'une forêt est souvent définie comme résultant de trois composantes : la strate arborée, la strate herbacée, ainsi que la surface du sol et la litière. Les différences d'évaporation entre les études pourraient être expliquées par des exigences climatiques différentes, des différences de composition de la végétation ou encore des stades de développement différents (Loustau et al., 1991). L'évapotranspiration de chaque strate est donc dépendante de la strate supérieure qui modifie le climat. Cependant, les études sur les conditions du microclimat, notamment dans les bryophytes, restent très rares. Certaines études ont pu mettre en évidence l'importance de surface foliaire des bryophytes, comparables à celle des vasculaires dans certains milieux. En forêt tempérée, certaines études trouvent un LAI moyen de la végétation de sous-bois de 1.7 ± 0.6 (Gobin, 2015), alors que d'autres études suggèrent un LAI chez les bryophytes de 2.9 ± 0.7 jusqu'à 26.1 ± 3.5 (Niinemets and Tobias, 2019).

4. Conclusion

Les études sur le microclimat dans les tapis de bryophytes restent rares, particulièrement en forêt tempérée. Plusieurs études ont montré l'importance du rôle des bryophytes dans les conditions microclimatiques des tourbières et des forêts boréales. En modifiant les conditions microclimatiques, les bryophytes auraient donc un rôle dans le recrutement des espèces vasculaires en modifiant les conditions abiotiques de microsite de régénération. En effet, l'augmentation de l'épaisseur des tapis de bryophytes réduirait l'amplitude de températures des microsites de régénération en pelouses calcaires (Jeschke and Kiehl, 2008) et en forêt (Soudzilovskaia et al., 2011). L'humidité dans les microsites de régénération pour certaines espèces arborées est également modulée par les tapis de bryophytes (Staunch et al., 2012). Afin de mettre en avant le rôle des bryophytes dans le fonctionnement des écosystèmes, une étude a proposé le terme de « bryopshère » définie comme un ensemble complexe regroupant les bryophytes vivantes, mortes ainsi que les organismes associés (Lindo and Gonzalez, 2010).

En conclusion, les résultats du Chapitre 1 ont montré des effets différents en fonction des traits des graines des espèces arborées. Les résultats du Chapitre 2 ont également montré des effets différents en fonction des traits des bryophytes sur la croissance et la survie des semis. Les résultats de ce Chapitre 3 ont montré une modification des conditions abiotiques dans les microsites de régénération selon les traits des bryophytes. Cependant, beaucoup de variables restent corrélées et l'effet des tapis de bryophytes sur les premières étapes de régénération des espèces arborées n'est pas connu. Le chapitre suivant aura pour but d'étudier les effets des deux espèces de bryophytes étudiées dans le chapitre 3 sur la germination et l'installation du chêne sessile et du pin sylvestre en conditions semi-contrôlées.

Chapitre 4 : Identifier les effets des bryophytes sur la régénération et l'installation des semis (*ex situ*)

En collaboration avec (par ordre alphabétique) : Philippe Balandier, Camille Couteau, Yann Dumas, Marion Gosselin, Anders Mårell

Les chapitres précédents ont permis d'étudier, d'une part, les effets des bryophytes sur la régénération forestière en conditions naturelles (*in situ*), en fonction de la taille des graines ou du groupe fonctionnel (Chapitres 1 et 2). D'autre part, le chapitre 3 a permis d'identifier les effets des bryophytes sur les conditions abiotiques du microsite de régénération, avec un intérêt particulier pour la disponibilité en eau. Cependant, plusieurs cofacteurs peuvent entrer en jeu dans nos études *in situ*, notamment les interactions avec la strate herbacée vasculaire. De plus, nous n'avons pas encore pu étudier les effets des bryophytes sur les premiers stades de régénération ; la germination et l'installation. Les expérimentations de ce chapitre ont pour but d'évaluer les effets des bryophytes sur la germination en conditions semi-contrôlées.

Préambule

Encadré 1. Développement méthodologique de la culture des bryophytes :

La mise en culture des deux espèces de bryophytes choisies a nécessité plusieurs phases de tests. Au début de la réflexion de ce chapitre, les expérimentations pouvaient avoir lieu en pépinière ou en serre. Cependant, les tapis de bryophytes sont utilisés par certains passereaux pour la confection des nids. De plus, la prédation des graines par les rongeurs semblait difficile à limiter. Les expérimentations ont donc été réalisées en serre où les conditions abiotiques sont particulièrement sèches. Les tapis de *Scleropodium purum* récoltés en 2019 n'ont pas survécu en serre. Après observation des tapis de *S.purum* considérés comme morts (**Photo 9**), l'hypothèse était que l'humidité atmosphérique en serre était insuffisante pour la survie des *S.purum*. En effet, les tapis de *S.purum* sont restés vivants sous les thermo-hygromètres, probablement parce que l'humidité restait sous le thermo-hygromètre. Il a donc été décidé d'installer des cloches afin de garder une humidité atmosphérique suffisante. Par

soucis pratique pendant les suivis et les mesures, nous avons finalement installé des tunnels en bâche horticoles afin de conserver une humidité atmosphérique constante et suffisante. Pour pouvoir conserver cette humidité atmosphérique disponible pour les tapis, il a fallu tester et finalement utiliser un système de brumisation à l'intérieur de l'ensemble du tunnel (**Photo 10**).

A propos de la culture de Scleropodium: "Few people have ever kept them alive for very long, and anyone who can do so is likely to succeed with almost all large pleurocarpous mosses." (Fletcher, 1991)



Photo 9 - Observations d'un tapis de S.purum : A gauche ; test d'un thermo-hygromètre initialement placé pour des tests de capteurs. Le tapis est considéré comme mort. A droite ; sous le thermo-hygromètre, le S.purum a survécu.

1. Introduction

La régénération forestière est définie comme la faculté d'un écosystème forestier à se reconstituer spontanément en établissant une nouvelle cohorte d'arbres (Ponge et al., 1998). Dans le processus de régénération forestière, la germination et l'installation du semis sont les deux dernières étapes cruciales pour le renouvellement des peuplements forestiers. La germination, qui se traduit par la sortie de la radicule (Bradford, 1990), est dépendante des conditions abiotiques. Ces conditions abiotiques peuvent être modulées par la végétation de sous-bois, entraînant une compétition ou une facilitation avec les semis arborés. En effet, la compétition directe ou indirecte entre la végétation de sous-bois et la régénération est déjà largement étudiée (De Lombaerde et al., 2021; Royo and Carson, 2006; Thrippleton et al., 2018). Le couvert de la végétation de sous-bois peut ainsi induire une compétition directe pour les ressources telles que la lumière (Beckage et al., 2000) ou l'humidité (Shovon et al., 2021). De plus, un couvert dense de végétation de sous-bois peut conduire à une compétition indirecte en fournissant des refuges pour les prédateurs de graines des espèces arborées (Royo and Carson, 2008).

Parmi les interactions de sous-bois, une attention particulière a été portée sur la compétition interspécifique. Toutefois, longtemps ignorée, la facilitation, en particulier le long d'un gradient environnemental, structure les communautés, notamment le recrutement de certaines espèces végétales (Soliveres et al., 2015). En effet, la facilitation aurait un effet important sur la régénération forestière naturelle en favorisant la germination, la croissance ou encore le développement d'une autre espèce végétale (Callaway, 1995). Par ailleurs, l'hypothèse du gradient de stress stipule que la fréquence de la compétition diminue et que celle de la facilitation augmente lorsque l'intensité du stress augmente (Bertness and Callaway, 1994). Lorsque le stress diminue, par exemple une disponibilité en eau suffisante, la compétition interspécifique augmente. Au contraire, lorsque le stress augmente, la compétition interspécifique serait moins importante allant parfois jusqu'à un effet de facilitation. L'intensité de stress varie dans l'espace mais également dans le temps et en fonction des caractéristiques du facteur de stress (Maestre et al., 2009).

Dans les interactions de facilitation, les plantes « nurses » favorisent la germination ou la survie des espèces en améliorant les conditions environnementales. Certaines plantes vasculaires peuvent agir comme plantes « nurses » en protégeant les semis arborés des stress abiotiques en atténuant les fortes amplitudes de températures (Gómez-Aparicio et al., 2008). La présence

d'arbustes par exemple à favoriser la survie et la croissance des semis d'*Acer opalus* et *Quercus ilex* en réduisant la sécheresse estivale et le gel hivernal (Gómez-Aparicio et al., 2008). Parmi les interactions entre la végétation de sous-bois et les semis arborés, peu d'études se sont intéressées aux interactions entre les semis arborés et les bryophytes. Cependant, certaines espèces de bryophytes comme le *Polytrichum formosum* ont déjà été considérées comme des plantes « nurses » pour des sphaignes et certaines espèces vasculaires de tourbières en modulant les conditions abiotiques du microclimat (Groeneveld et al., 2007). En effet, les tapis de *P.formosum* conserveraient l'humidité suffisante pour la régénération de certaines plantes et réduiraient les amplitudes de températures protégeant les plantes des températures négatives (Groeneveld et al., 2007). De plus, les tapis de bryophytes dans certains écosystèmes, tels que les écosystèmes de montagne, abritent une plus forte richesse et une plus grande diversité d'espèces vasculaires que le sol nu (Gavini et al., 2019). Les bryophytes peuvent alors être considérées comme des plantes « nurses », ou même comme des espèces ingénieures capables de maintenir des communautés de plantes vasculaires (Gavini et al., 2019). Par ailleurs, les effets des bryophytes sur la régénération de semis arborés a été étudiée le long d'un gradient d'altitude et d'enneigement (Lett et al., 2018). En accord avec l'hypothèse du gradient de stress, des conditions plus difficiles ont induit un effet positif des bryophytes sur la survie des semis de pin sylvestre. Au contraire, des conditions plus favorables ont induit un effet négatif ou neutre des bryophytes sur la survie des semis (Lett et al., 2018). En revanche, ces résultats n'ont été montrés que sur le pin sylvestre mais pas sur la deuxième espèce arborée considérée *Betula pubescens* (Lett et al., 2018). Les conditions environnementales sembleraient donc modifier les interactions entre les bryophytes et les semis arborés.

Cependant, les effets des bryophytes sur la germination et l'installation des semis arborés ne sont pas clairs, particulièrement en forêt tempérée. Selon l'espèce considérée, certaines espèces de bryophytes comme *Hylocomium splendens* ou *Polytrichum commune*, peuvent avoir un effet négatif sur la germination du pin (Stuiver et al., 2014). L'hypothèse avancée est la présence d'une forte compétition entre les bryophytes et les semis arborés pour la lumière. Au contraire, d'autres espèces, par exemple *Pleurozium schreberi*, ne montrent aucun effet sur la régénération de pin sylvestre (Stuiver et al., 2014). Cependant, cette étude a été réalisée en forêt boréale, mais d'autres études dans des forêts tempérées montrent que la présence et l'augmentation du couvert de bryophytes, comme le *P. schreberi*, est favorable à la régénération de pin sylvestre (Skłodowski, 2020).

L'objectif de cette étude est d'évaluer les effets de deux espèces de bryophytes sur la germination et l'installation des semis de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et de chêne sessile (*Quercus petraea*) pour des conditions d'humidité atmosphérique et édaphique différentes. Les espèces de bryophytes étudiées sont des espèces fréquentes en forêt tempérées en terme d'occurrence et de biomasse, appartenant à des groupes fonctionnels différents. Cette étude sera réalisée en conditions semi-contrôlées sur 240 pots pour deux taux d'humidité édaphiques croisés avec deux taux d'humidité atmosphériques.

Les hypothèses sont que (1) dans les conditions d'humidité édaphique importante, la germination serait plus importante et plus rapide sur sol nu. En effet, l'absence de la barrière physique des bryophytes permettrait aux semis d'accéder aux ressources du sol. La germination sur les tapis de bryophytes orthotropes serait alors moins importante que dans les tapis de bryophytes plagiotropes. (2) Dans les conditions d'humidité atmosphérique importante, l'effet des bryophytes sur la germination seraient différents en fonction de la taille des graines. En effet, l'effet pourrait être moins important sur les glands de chênes ayant de plus grandes réserves que les graines de pin. De par leur racine pivot, la croissance des semis de chêne seraient moins affectée que la croissance des semis de pin en présence d'un tapis de bryophytes. (3) En condition d'humidité édaphique faible mais d'humidité atmosphérique importante, la germination serait plus importante dans les tapis de bryophytes qui retiendraient l'humidité dans le microsite de régénération des graines. En effet, selon l'hypothèse de gradient de stress, lorsque le stress augmente, un effet de facilitation des bryophytes est attendu, par exemple grâce à la rétention de l'eau par les tapis de bryophytes. Le microsite de régénération serait alors rendu favorable en terme d'humidité même en conditions de sécheresse. La structure des bryophytes étant déterminante pour les capacités de rétention de l'eau, la germination serait plus importante dans les bryophytes orthotropes que dans les tapis de bryophytes plagiotropes.

2. Méthodes :

1. Choix des espèces de bryophytes :

L'objectif était d'avoir deux espèces de bryophytes courantes en forêt tempérée mais morphologiquement différentes. Le choix des espèces de bryophytes utilisées pour l'expérimentation est fait à partir des derniers suivis de bryophytes, en 2017, sur le dispositif OPTMix. Afin d'avoir la meilleure représentativité de la biomasse et de la diversité

fonctionnelle, le choix des espèces de bryophytes étudiées est réalisé à l'aide d'analyses multivariées de traits fonctionnels sur les espèces présentes. Les valeurs des traits fonctionnels sont extraites de la base de traits (Hill et al., 2007). Les espèces retenues pour les deux premiers volets expérimentaux sont *Polytrichum formosum* (orthotrope) et *Scleropodium purum* (plagiotrope).

2. Dispositif expérimental :

Dans une serre, l'étude sera réalisée sur un total de 240 pots répartis dans quatre tunnels ayant des conditions d'humidité différentes. Dans chaque tunnel comprenant 60 pots, trois substrats seront étudiés : sol nu, *P. formosum* et *S. purum*. Pour chacun de ces substrats, cinq répétitions seront suivies pour chaque type de graines : *Quercus petraea* et *Pinus sylvestris* (**Figure 26**). Les quatre tunnels sont réalisés en bâche horticoles (bâche blanche 200 microns) afin de conserver l'humidité atmosphérique au seuil désiré (**Photo 10**). Afin de réduire encore la luminosité et d'avoir des conditions plus proches des conditions in situ, une ombrière est installée au-dessus des quatre tunnels.

Les quatre conditions d'humidités différentes sont deux modalités d'humidité édaphique croisées avec deux modalités d'humidité atmosphérique. Pour contraster au maximum tout en gardant les bryophytes vivantes, l'objectif était d'avoir une humidité atmosphérique faible de 50%, et une humidité atmosphérique forte de 70%. Les conditions d'humidité édaphique avaient pour objectif 30 à 40% pour l'humidité faible et de 70 à 80% pour l'humidité forte.

Différentes sources d'eau ont été testées (**Annexe 4**). Pour éviter les pollutions par les métaux auxquels sont sensibles les bryophytes ainsi que les produits dé moussants de toiture, un récupérateur d'eau de pluie a été installé sur une toiture ne disposant pas de structure métallique

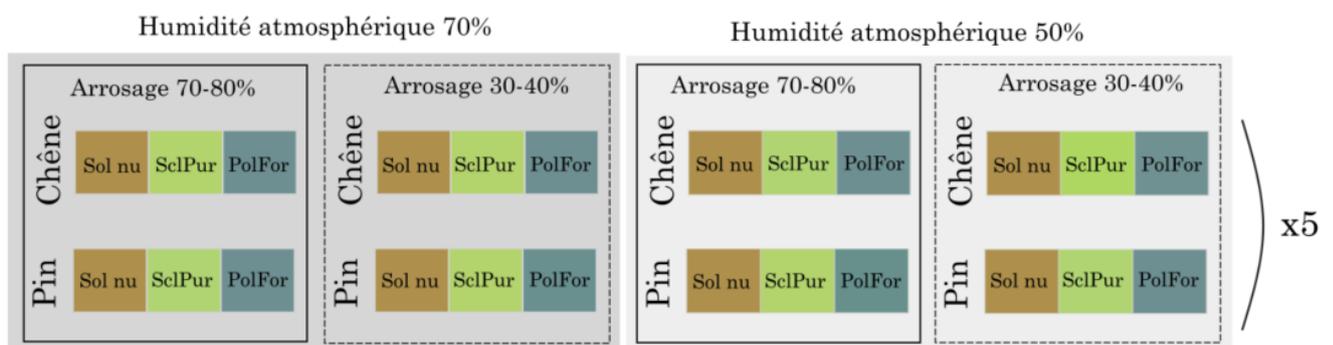


Figure 26 - Schéma simplifié des modalités et des répétitions pour l'expérimentation en serre.



Photo 10 - A gauche : exemple de l'intérieur d'un tunnel. Au milieu, un conduit percé pour propagé la brumisation. A droite : vue de l'extérieur entre deux tunnels. Les tunnels sont réalisés en serre, sous une ombrière, en bâche horticole.

ni de traitement anti-mousse. L'eau de pluie, récupérée grâce à des gouttières en PVC installées en 2020, a été utilisée pour alimenter tous les besoins en eau de l'expérimentation.

Les humidités édaphiques sont régulées grâce à l'arrosage avec l'eau de pluie tandis que les humidités atmosphériques sont contrôlées grâce à deux brumisateurs (humidificateur Ultrason Rodwin) contrôlés par des programmeurs (prise Hygrostat Cornwall Electronics) (**Photo 10**).

Les différents tapis de bryophytes (*S. purum* et *P. formosum*) ont été prélevés en forêt d'Orléans sur un carré de 10 cm de côté grâce à un emporte-pièce. Le sol, sous le prélèvement de bryophyte, a été récupéré pour remplir chaque pot de 5L grâce à une carotteuse à prélèvement de 5L de sol. Les prélèvements ont été réalisés en partie au printemps 2019 et en janvier 2020. L'ensemble des expérimentations nécessite d'avoir 80 tapis de *S. purum* et 80 de *P. formosum*. Pour chaque pot, une couche de 10cm sous les tapis de bryophytes a été mise de côté afin de garder la structure supérieure intacte. Le substrat a été homogénéisé puis répartie selon un poids fixe dans les 240 pots. Enfin, la partie supérieure a été replacée dans chaque pot. Les carrés de bryophytes sont nettoyés et désherbés à la main pour enlever d'autres espèces potentiellement présentes pendant toute la durée de l'expérimentation. Les tapis de 100cm² ont été retaillés en 2021, avant le début de l'expérimentation (**Photo 11**).



Photo 11 - Exemple d'un pot de *Polytrichum formosum*. A gauche : après plusieurs mois de récolte. A droite : avant le lancement de l'expérimentation, les tapis ont été retailés et un thermo-hygromètres ainsi qu'une sonde d'humidité du sol ont été placés.

Enfin, les graines de pins et les glands de chênes sont commandées à la sécherie de la Joux de l'ONF et stockées en chambre froide avant le début des expérimentations. Trois graines par pot, pour chacune des espèces, ont été semées le 30 mars 2021 de façon aléatoire au-dessus des surfaces étudiées. Afin d'étudier la structure du tapis de bryophytes, les graines ne sont pas enfouies, mais laissées tomber pour simuler les conditions naturelles.

3. Suivis des mesures

Au total, 40 sondes d'humidité (Sonde EC-5 Decagon) ont été utilisées. Avant d'être installé, l'ensemble des sondes a été étalonné en mars 2021 (**Annexe 5**). A l'échelle des tunnels, l'humidité est contrôlée grâce à 10 sondes par tunnel : deux sondes sont placées dans des pots de sol nu, tandis que quatre sondes sont placées dans des pots de *S.purum* et quatre dans des pots de *P.formosum* (**Figure 27**). Le choix des pots a été réalisé par tirage aléatoire dans les sept premières rangées de pots, par contrainte de longueur de sondes. Le contrôle de l'humidité édaphique est réalisé avant chaque session de mesures. Lorsque l'humidité était inférieure à la valeur prévue, chaque pot du tunnel a été arrosé avec la quantité d'eau de pluie nécessaire. Le

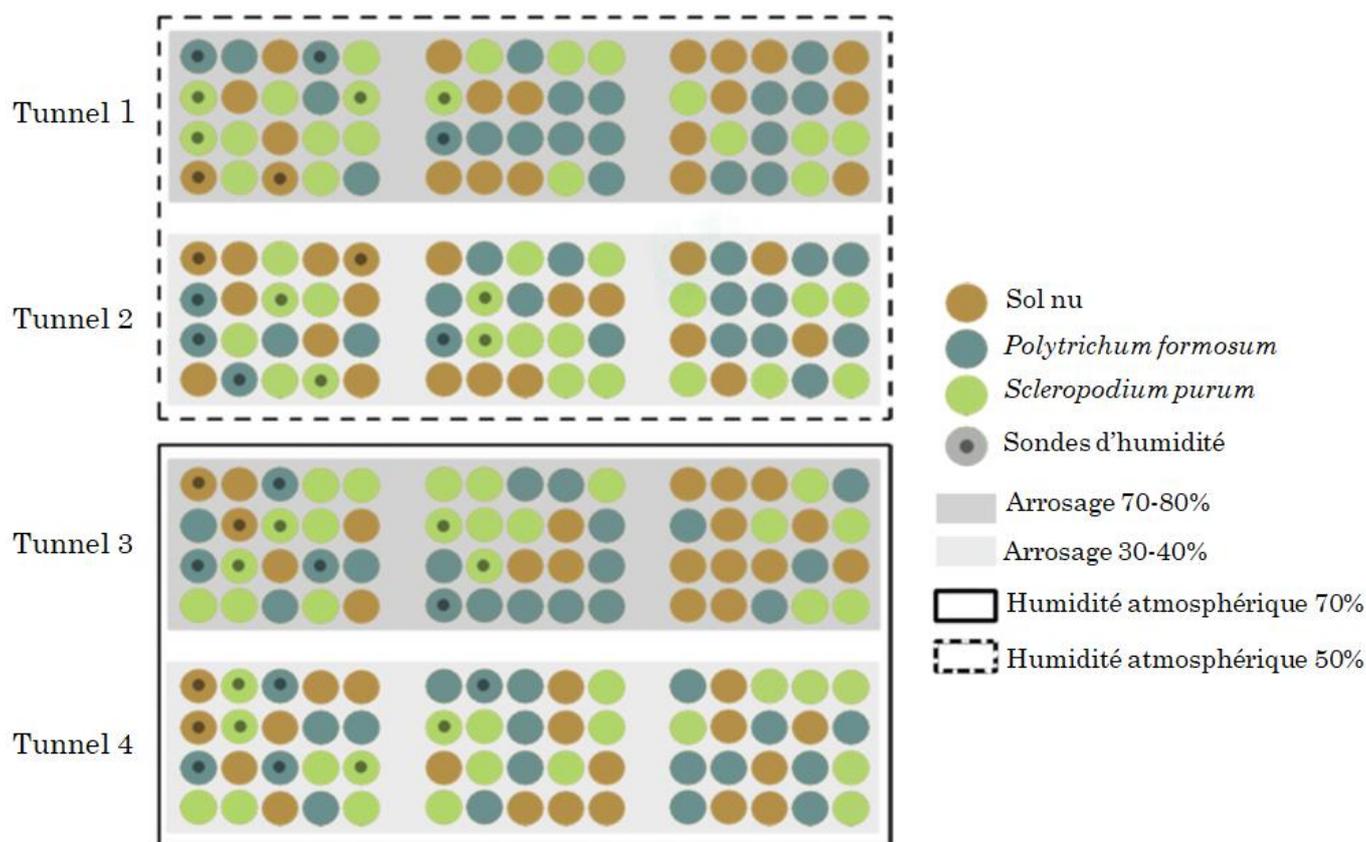


Figure 27 - Plan simplifié de la disposition en serre. Au total, 240 pots sont répartis dans quatre tunnels avec deux modalités d'humidité atmosphérique et deux modalités d'humidité édaphique.

maintien de l'humidité atmosphérique dans chaque tunnel a été réalisée grâce à des brumisateurs reliés à des programmeurs, permettant de déclencher la brumisation lorsque l'humidité atmosphérique était en dessous du seuil désiré.

Dans chaque tunnel, deux capteurs de lumière (PAR/CBE 80 Solems) ont été placés à hauteur des pots. Deux de ces capteurs de lumières ont également été placés à l'extérieur de la serre, à découvert. L'humidité et la température des différentes surfaces ont été suivies grâce à des thermo-hygromètres (iButtons) placés à la surface des pots. Au total, 48 thermo-hygromètres ont été répartis dans 4 tunnels. Le suivis de germination a été réalisé trois fois par semaine à partir du 30 mars 2021. Pendant chaque session de suivis, le nombre de graines germées a été compté. La germination a été définie comme le moment où la racicule est fixée dans le sol. Le taux de germination est calculé par pot et par espèce. La mesure de la croissance des semis est réalisée à partir du moment où l'épicotyle est sorti. La hauteur est la mesure entre la base du semis jusqu'au bourgeon apical.

4. Analyses statistiques

Plusieurs analyses des correspondances multivariées ont été réalisées sur les traits des bryophytes afin de sélectionner deux espèces courantes et représentatives des communautés de bryophytes mais également fonctionnellement différentes. Compte tenu des hypothèses, une attention particulière a été donnée aux traits relatifs à l'absorption de l'eau et à la forme de vie reflétant des structures de tapis différentes.

Le nombre de graines germées et la hauteur des semis en fonction des tunnels ont été comparés grâce à des analyses de variance (ANOVA) à deux facteurs : la surface et le tunnel. Pour toutes les comparaisons, les essences, chêne et pin, ont été analysées séparément. La survie des semis a été analysée grâce à des modèles à risques proportionnels de Cox, pour chaque essence, grâce au package Survival (Lumley et al., 2021). Les résultats sont représentés par des estimations des courbes de survie de Kaplan-Meier. Pour aller plus loin que l'analyse par tunnel, des modèles linéaires généralisés mixtes ont été réalisés pour analyser les effets des conditions abiotiques réelles comme variable explicative quantitative avec le package glmmTMB (Brien and Brooks, 2021). Pour chaque modèle, les variables aléatoires étaient l'identifiant du pot ainsi que la date de relevé. Pour la même variable réponse, deux modèles ont été réalisés pour chaque essence. Enfin, la hauteur des semis a été étudié grâce à un modèle suivant une distribution gamma, et une distribution de Poisson pour le nombre de graines germées.

3. Résultats

1. Analyses multivariées pour le choix des espèces

Plusieurs ACM (analyses des correspondances multivariées) sur les traits des bryophytes ont été réalisées pour déterminer les deux espèces utilisées comme modèle biologique pour les expérimentations. Au total, 17 espèces de bryophytes ont été trouvées dans les relevés sur OPTMix en 2017 : *Atrium undulatum* (Atrichum), *Bryum capillare* (Brycap), *Campylopus flexuosus* (Camfle), *Campylopus introflexus* (Camint), *Dicranella heteromalla* (Dichet), *Dicranum polysetum* (Dicpol), *Dicranum scoparium* (Dicsco), *Eurhynchium striatum* (Eurstr), *Hypnum jutlandicum* (Hypjut), *Isothecium myosuroides* (Isomyo), *Leucobryum glaucum* (Leugla), *Pleuridium acuminatum* (Pleacu), *Pleurozium schreberi* (Plesch), *Polytrichum formosum* (Polfor), *Rhytidiadelphus triquetrus* (Rhytri), *Scleropodium purum* (Sclpur) et *Thuidium tamariscinum* (Thutam) (**Figure 28** et **Figure 29**).

Les différentes formes de vie associées à ces espèces sont (**Figure 29**):

- « Cushion » : colonies en forme de dôme formant un coussinet ;
- « Dendroid » : tiges ramifiées avec des stolons d'où naissent des tiges principales avec des branches ;
- « Mat smooth » : tiges qui rampent sur le substrat et dont les branches feuillues sont généralement plates.
- « Turf » : nombreuses tiges verticales en paquets lâches ou serrés avec une ramification limitée ;
- « Tuft » : Touffes, formant des coussins lâches, pas nécessairement d'origine centrale ;
- « Weft » : Couches faiblement entrelacées, généralement richement ramifiées.

L'ensemble des espèces présentes dans les relevés avait des valeurs d'Ellenberg pour la lumière entre 4 et 7 (**Figure 28**). Les espèces ayant des valeurs de 4 à 6 sont qualifiées d'espèce de demi-ombre alors qu'à partir de 7, les espèces sont considérées comme héliophiles.

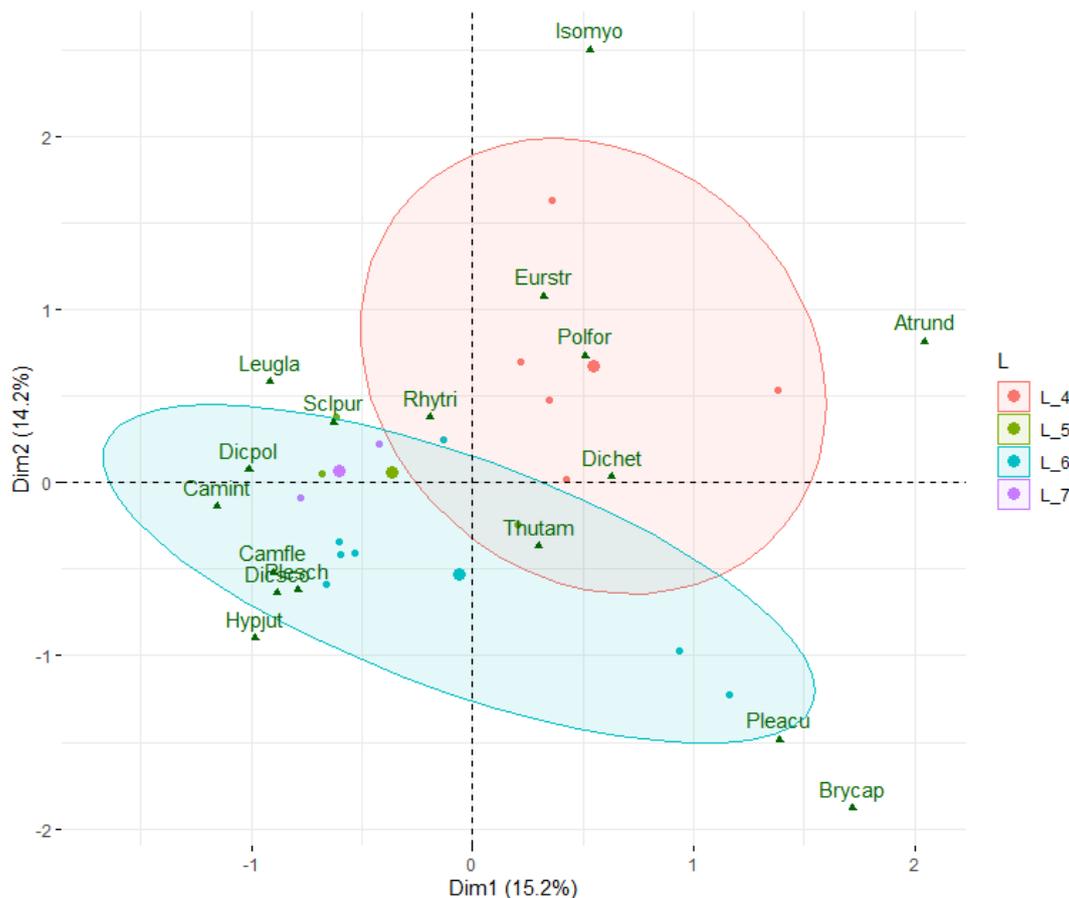


Figure 28 - Analyse des correspondances multivariées pour les valeurs d'Ellenberg pour la lumière.

De plus, les espèces les plus abondantes étaient *Leucobryum glaucum*, *Polytrichum formosum* et *Scleropodium purum*. Cependant, *L.glaucum* étant la seule espèce ayant une forme de vie « cushion », cette espèce était peu représentative des communautés de bryophytes. Nous avons donc sélectionné *P.formosum* et *S.purum*.



Figure 29 – Analyse des correspondances multivariées sur la forme de vie (LF1) : Cu = Cushion ; De = Dendroid ; Ms = Mat smooth ; Tf = Turf ; Tuft ; Weft. En vert, les espèces trouvées dans le suivi de 2017

2. Suivis de germination en fonction des tunnels

La germination de l'ensemble des graines a été comptée et suivie pendant toute la durée de l'expérimentation (**Figure 31**). A la fin du suivi, le nombre de glands de chêne germés était significativement différent en fonction des tunnels ($F = 13,50$; $p < 0,01$) et en fonction des types de surface ($F = 12,37$; $p < 0,01$; **Figure 30**). Dans les tunnels (3 et 4) présentant la plus forte humidité édaphique, le *P.formosum* était la surface avec le plus grand nombre de graines germées. En revanche, le nombre de graines de pin germées n'était pas significativement différent en fonction des tunnels ($F = 3,259$; $p = 0,102$) et en fonction des types de surface ($F = 1,218$; $p = 0,360$; **Figure 30**).

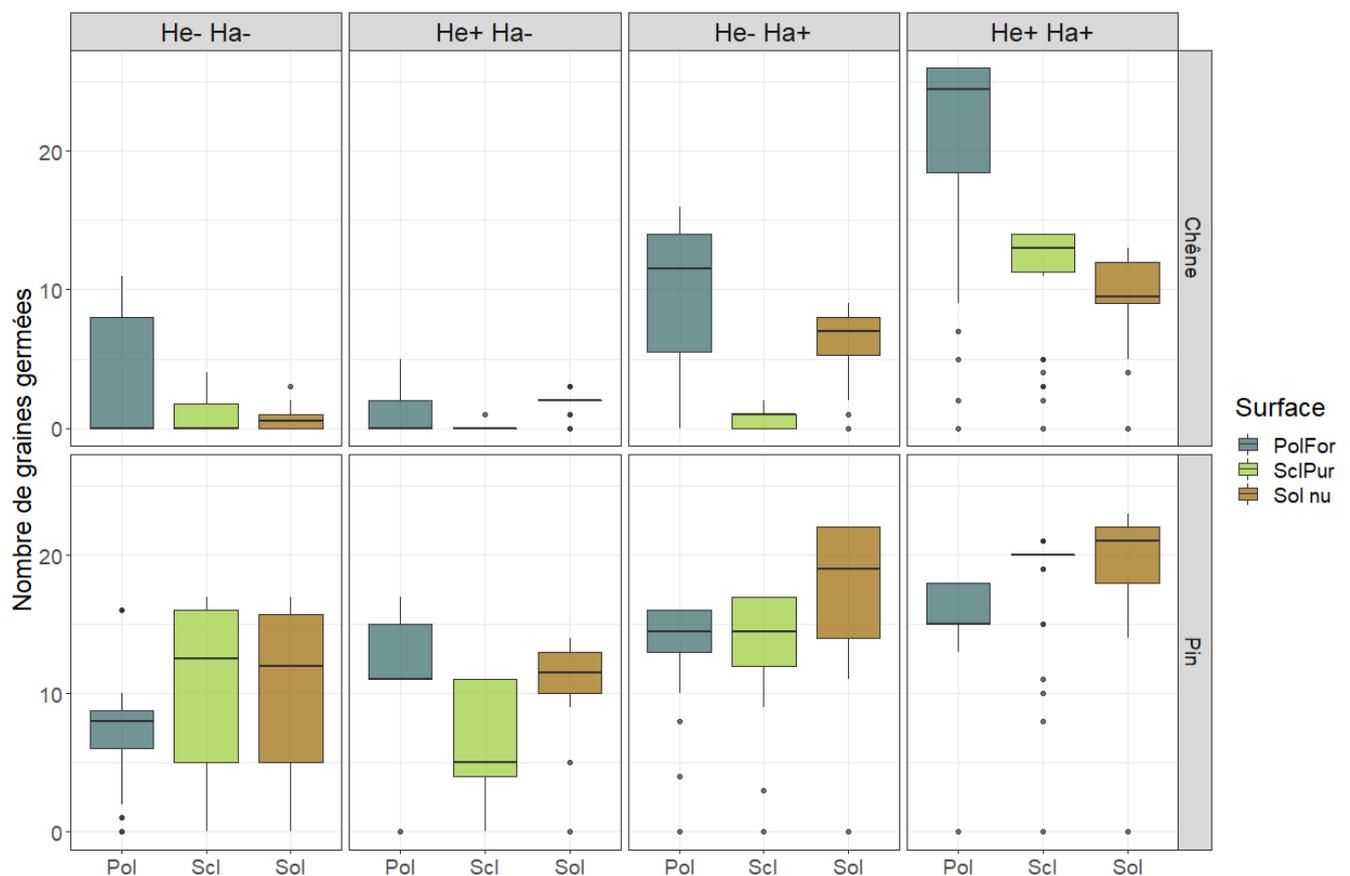


Figure 30 – Moyenne du nombre de graines germées pour chaque essence en fonction des quatre tunnels, et des surfaces étudiées : PolFor = *P.formosum* ; SclPur = *S.purum* et Sol nu. He- : humidité édaphique de 30 à 40%, He+ : humidité édaphique de 70 à 80%, Ha- : humidité atmosphérique de 50%, Ha+ : humidité atmosphérique de 70%. Les figures sont classées du tunnel le plus sec à droit jusqu'à l'environnement le plus humide à gauche.

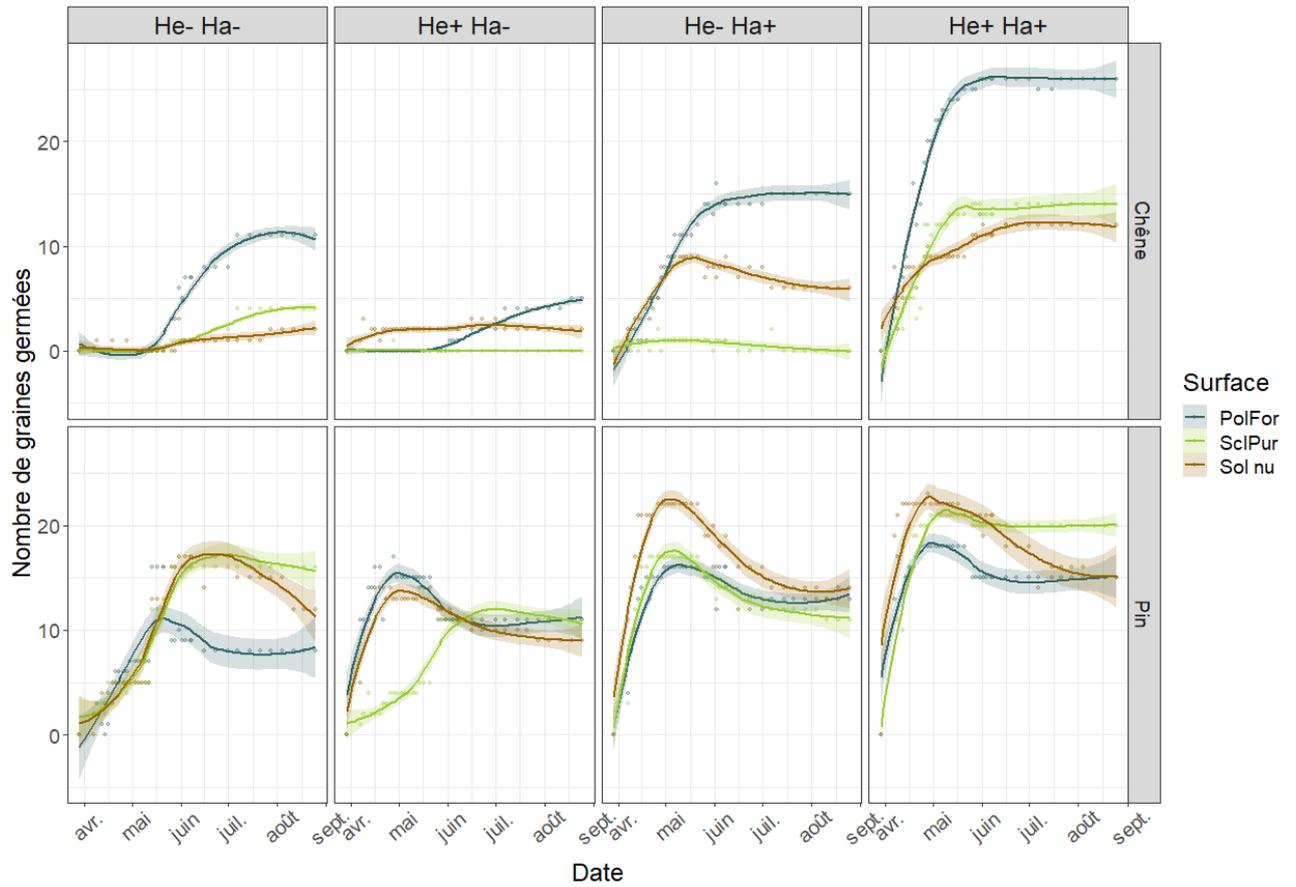


Figure 31 - Evolution du nombre de graines germées tout au long des expérimentations pour chaque essence en fonction des quatre tunnels et des surfaces étudiées : PolFor = *P.formosum* ; SclPur = *S.purum* et Sol nu. He- : humidité édaphique de 30 à 40%, He+ : humidité édaphique de 70 à 80%, Ha- : humidité atmosphérique de 50%, Ha+ : humidité atmosphérique de 70%. Les figures sont classées du tunnel le plus sec à droit jusqu'à l'environnement le plus humide à gauche.

3. Croissance des semis en fonction des tunnels

La croissance des semis a été mesurée et suivie pendant toute la durée de l'expérimentation (**Figure 33**). A la fin du suivi, aucune différence significative de hauteur n'a été trouvée pour les semis de chêne ou de pin (**Figure 32**). La hauteur moyenne des semis de chêne n'était pas significativement différente entre les quatre tunnels (F value = 1,957; p = 0,168) ni entre les surfaces différentes (F value = 1,891 ; p = 0,161). La hauteur moyenne des semis de pin n'était pas significativement différente entre les trois tunnels (F value = 0,253 ; p = 0,269) ni entre les trois surfaces différentes (F value = 1,182 ; p = 0,355). Aucune différence significative n'a été trouvée entre les différentes modalités de surface à l'intérieur de chaque tunnel.

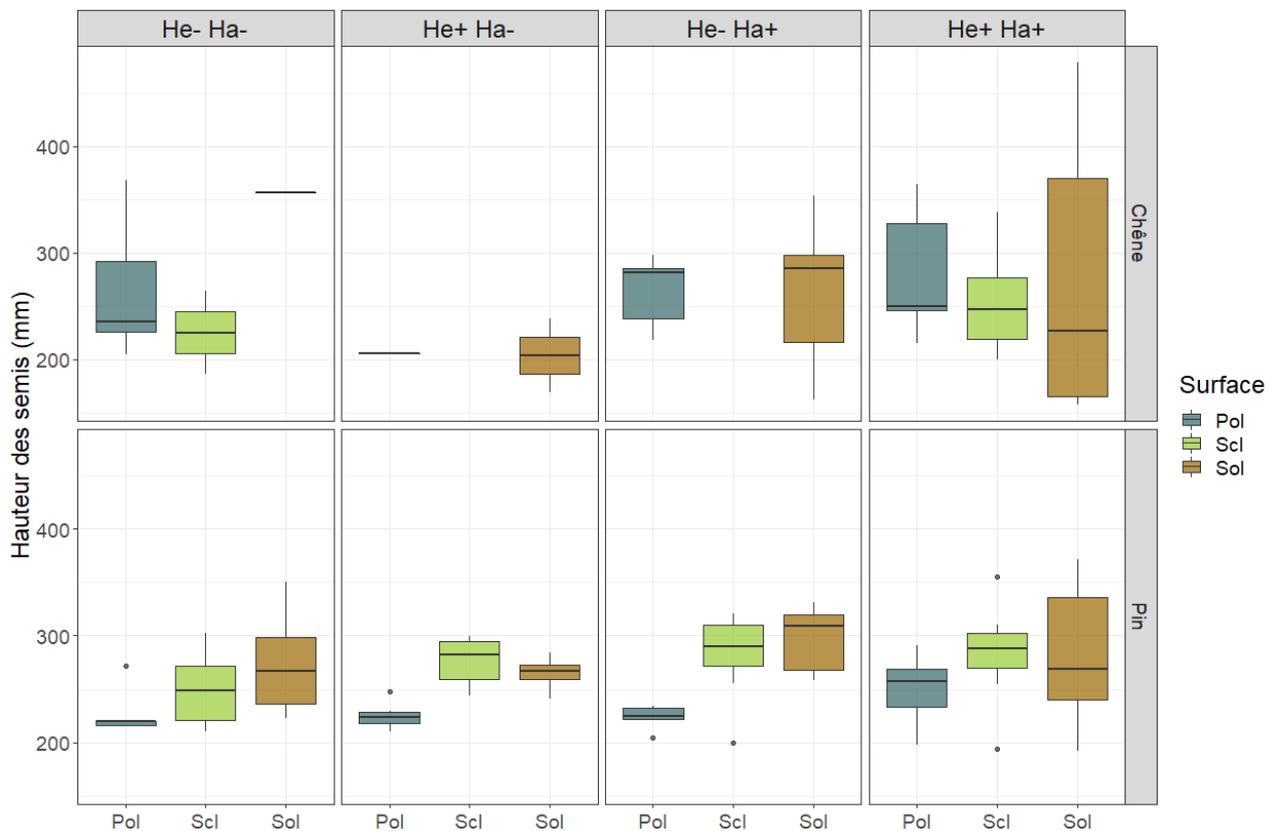


Figure 32 - Hauteur moyenne des semis (en mm) pour chaque essence en fonction des quatre tunnels et des surfaces étudiées : PolFor = *P.formosum* ; SclPur = *S.purum* et Sol nu. He- : humidité édaphique de 30 à 40%, He+ : humidité édaphique de 70 à 80%, Ha- : humidité atmosphérique de 50%, Ha+ : humidité atmosphérique de 70%. Les figures sont classées du tunnel le plus sec à droit jusqu'à l'environnement le plus humide à gauche.

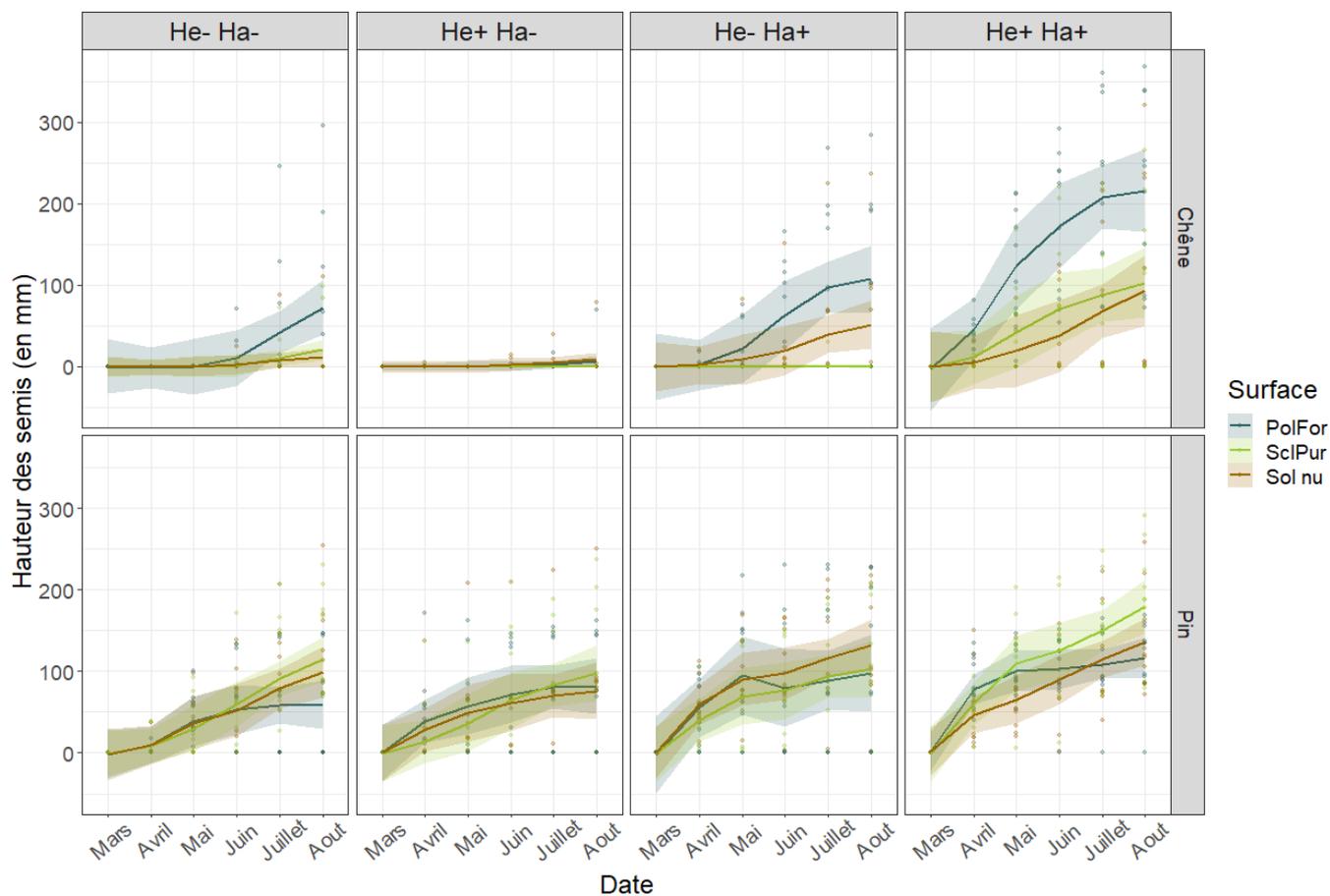


Figure 33 - Evolution de la hauteur des semis (en mm) tout au long de l'expérience pour chaque essence en fonction des quatre tunnels et des surfaces étudiées : PolFor = *P.formosum* ; SclPur = *S.purum* et Sol nu. He- : humidité édaphique de 30 à 40%, He+ : humidité édaphique de 70 à 80%, Ha- : humidité atmosphérique de 50%, Ha+ : humidité atmosphérique de 70%. Les figures sont classées du tunnel le plus sec à droite jusqu'à l'environnement le plus humide à gauche.

4. Survie des semis en fonction des tunnels

Deux modèles de survie pour chaque essence ont été réalisés en fonction des différentes surfaces en interaction avec le tunnel (**Figure 34**).

La survie des semis de pin était affectée significativement par la modalité tunnel ($p < 0,001$; **Tableau 12**). De plus, l'interaction entre le tunnel et la modalité *P.formosum* a un effet significatif sur la survie des semis de pin ($p < 0,001$; **Tableau 12**).

Pour la survie des semis de chêne, la modalité *S.purum* et l'interaction tunnel-*P. Formosum* n'ont pas d'effet significatif sur la survie ($p > 0,05$). Cependant, le tunnel avait un effet significatif ($p < 0,001$; **Tableau 12**), de même que l'interaction entre le tunnel et la modalité *S.purum* ($p < 0,0276$; **Tableau 12**). De plus, la modalité *P.formosum* avait un effet significatif ($p < 0,001$; **Tableau 12**).

Tableau 12 - Résultats des deux modèles de survie pour chaque essence, en fonction des tunnels et des substrats. PolFor = modalité *P.formosum* ; SclPur = *S.purum*.

Variable réponse	Variable explicative	coef	exp(coef)	se(coef)	z	Pr(> z)
Survie des semis de pin	SclPur	-0,018	0,982	0,091	-0,196	0,844
	PolFor	0,159	1,172	0,090	1,770	0,0766 .
	Tunnel	0,273	1,314	0,021	13,170	< 2e-16 ***
	SclPur x Tunnel	-0,051	0,950	0,030	-1,676	0,0936 .
	PolFor x Tunnel	-0,115	0,892	0,030	-3,787	0,000152 ***
Survie des semis de chêne	SclPur	0,287	1,332	0,235	1,218	0,223
	PolFor	0,959	2,610	0,199	4,813	1,49E-06 ***
	Tunnel	0,514	1,672	0,052	9,901	< 2e-16 ***
	SclPur x Tunnel	-0,162	0,850	0,074	-2,203	0,0276 *
	PolFor x Tunnel	-0,018	0,983	0,061	-0,289	0,772

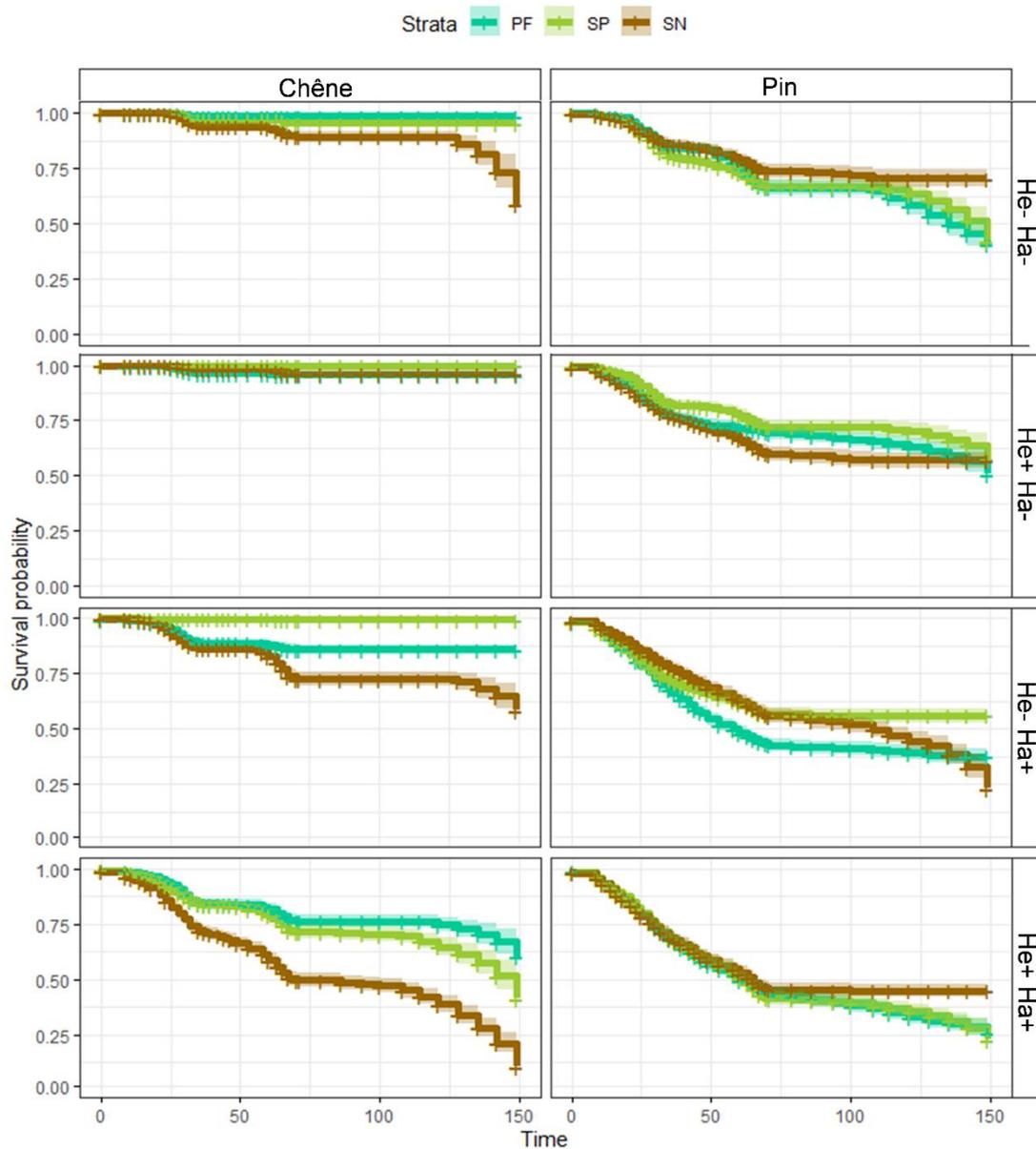


Figure 34 – Courbes de Kaplan-Meier correspondant à la survie des semis en fonction des tunnels et des surfaces étudiées : PF = *P.formosum* ; SP = *S.purum* et SN = Sol nu. He- : humidité édaphique de 30 à 40%, He+ : humidité édaphique de 70 à 80%, Ha- : humidité atmosphérique de 50%, Ha+ : humidité atmosphérique de 70%. Les figures sont classées du tunnel le plus sec en haut jusqu'à l'environnement le plus humide en bas.

5. Germination en fonction de l'humidité réelle

L'augmentation des températures avaient un effet significatif positif sur la germination des graines de pin ($\beta = 0,168$; $P < 0,01$; **Tableau 13**) et également sur la germination des glands de chêne ($\beta = 0,591$; $P < 0,01$). Les deux modalités d'humidité ont eu un effet significatif positif sur la germination des deux essences. En effet, l'humidité édaphique avait un effet significatif positif sur la germination de pin ($\beta = 0,076$; $P < 0,05$) et sur les glands de chêne ($\beta = 0,281$; $p < 0,01$; **Tableau 13**). De même, l'humidité atmosphérique avait un effet positif sur la germination de pin ($\beta = 0,194$; $P < 0,01$) et de chêne ($\beta = 0,646$; $P < 0,01$). En revanche, les tapis de bryophytes, que ce soit le *S.purum* ($\beta = -0,297$; $P < 0,001$) ou le *P.formosum* ($\beta = -0,237$; $P < 0,01$; **Tableau 13**) avaient un effet négatif sur la germination des pins. Il n'y avait aucun effet direct des tapis de bryophytes sur la germination de chêne. Cependant, l'interaction entre l'humidité atmosphérique et les tapis de *P.formosum* avait un effet positif significatif ($\beta = 0,878$; $P < 0,01$; **Tableau 13**) sur la germination de chêne.

Tableau 13 - Résultats des modèles linéaires généralisés mixtes pour la germination en fonction des deux essences. Hum. Atm. = humidité atmosphérique réelle, Hum.atm.x PolFor = Interaction entre l'humidité atmosphérique et la modalité *Polytrichum formosum*, Hum.atm.xSclPur = Interaction entre l'humidité atmosphérique et la modalité *Scleropodium purum*.

Variable réponse	Variable explicative	Estimate	Std Error	z value	p-value
Germination pin	Lumière	-0,083	0,049	-1,700	0,089 .
	Hum. édaphique	0,076	0,038	1,990	0,047 *
	Températures	0,168	0,059	2,850	0,004 **
	Hum. atmosphérique	0,194	0,075	2,570	0,010 *
	SclPur	-0,297	0,080	-3,720	0,001 ***
	PolFor	-0,237	0,080	-2,960	0,003 **
	Hum. atm. x SclPur	-0,089	0,091	-0,990	0,324
	Hum. atm. x PolFor	-0,060	0,090	-0,670	0,506
Germination chêne	Lumière	-0,022	0,089	-0,242	0,809
	Hum. édaphique	0,281	0,100	2,812	0,005 **
	Températures	0,591	0,107	5,519	0,001 ***
	Hum. atmosphérique	0,646	0,209	3,087	0,002 **
	SclPur	-0,302	0,208	-1,454	0,146
	PolFor	-0,294	0,234	-1,257	0,209
	Hum. atm. x SclPur	-0,421	0,269	-1,563	0,118
Hum. atm. x PolFor	0,878	0,279	3,150	0,002 **	

6. Hauteur des semis en fonction des conditions abiotiques réelles

Les températures mesurées par les thermo-hygromètres avaient un effet positif significatif sur la hauteur des semis de pin ($\beta = 0,073$; $P < 0,001$; **Tableau 14**). L'humidité édaphique n'a pas montré d'effet significatif. En revanche, l'humidité atmosphérique dans les tapis de bryophytes ou sur le sol nu a montré un effet positif significatif sur la hauteur des semis de pin ($\beta = 0,0726$; $P < 0,001$; **Tableau 14**). Aucun effet direct significatif de la surface n'a été trouvé sur la hauteur des semis de pin. Les tapis de bryophytes n'auraient donc pas d'effet direct sur la hauteur des semis de pins. Cependant, l'interaction entre l'humidité atmosphérique et les tapis de *S.purum* était significative négative ($\beta = -0,0743$; $P < 0,001$; **Tableau 14**). Autrement dit, les tapis de *S.purum* réduiraient l'effet positif de l'humidité atmosphérique sur la croissance des semis de pin (**Figure 35**).

Contrairement à nos hypothèses, l'humidité édaphique a montré un effet significatif négatif sur la hauteur des semis de chêne ($\beta = -0,097$; $P = 0,017$; **Tableau 15**). Comme pour les semis de pins, l'augmentation des températures a un effet positif significatif sur la hauteur des semis de chêne ($\beta = 0,1255$; $P < 0,01$; **Tableau 15**) sur la hauteur des semis de chêne. De même, l'humidité atmosphérique enregistrée par les thermo-hygromètres a un effet significatif positif sur la hauteur des semis de chêne ($\beta = 0,0715$; $P < 0,05$; **Tableau 15**) sur la hauteur des semis de chêne. Les tapis de *S.purum* n'ont pas montré d'effet sur la hauteur des semis. En revanche, les tapis de *P.formosum* ont un effet positif significatif ($\beta = 0,3981$; $P < 0,01$; **Tableau 15**) sur la hauteur des chênes. De plus, l'interaction entre l'humidité atmosphérique et les tapis de *P.formosum* avait un effet significatif négatif ($\beta = -0,1199$; $P < 0,001$; **Tableau 15**) sur la hauteur des semis de chêne. Lorsque l'humidité atmosphérique dans les tapis de *P.formosum* est importante, l'effet positif du tapis de bryophytes et de l'humidité est moins important (**Figure 36**).

Tableau 14 - Résultats du modèle linéaire généralisé mixte pour la hauteur des semis de pin

Variable explicative	Estimate	Std,error	z value	p-value
Hum. édaphique	0,0042	0,0112	0,38	0,707
Températures	0,0734	0,0144	5,09	0,001 ***
Hum. atmosphérique	0,0726	0,0159	4,56	0,001 ***
SclPur	-0,1496	0,0877	-1,71	0,088 .
PolFor	0,0450	0,0907	0,5	0,620
Hum. atm. x SclPur	-0,0743	0,0164	-4,53	0,001 ***
Hum. atm. x PolFor	-0,0341	0,0183	-1,87	0,062 .

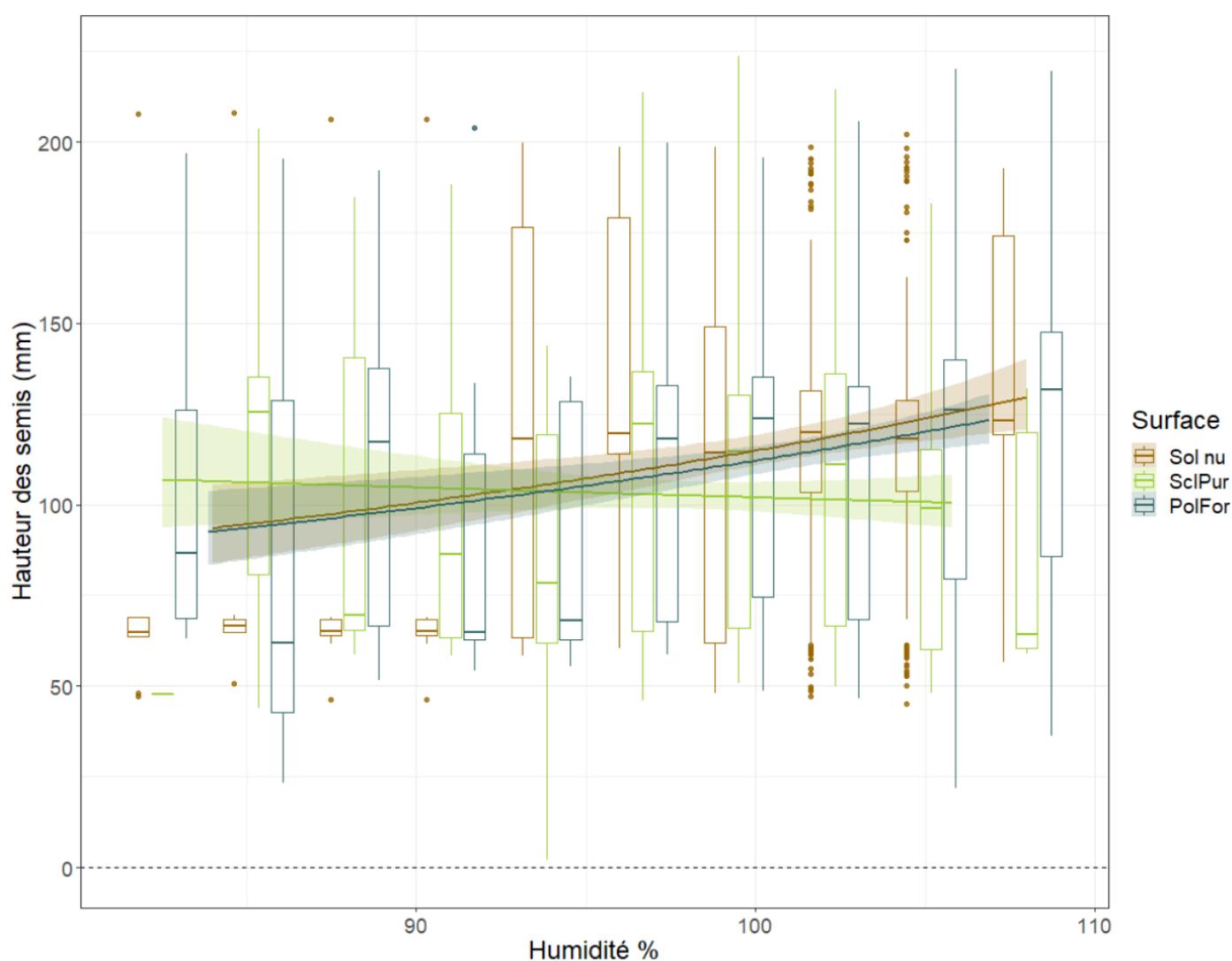


Figure 35 - Hauteur des semis de pin (en mm) en fonction de l'humidité atmosphérique (%) mesurées par les thermo-hygromètres.

Tableau 15 - Résultats du modèle linéaire généralisé mixte pour la hauteur des semis de chêne.

Variable explicative	Estimate	Std,error	z value	p-value	
Hum. édaphique	-0,0970	0,0407	-2,38	0,017	*
Températures	0,1255	0,0470	2,67	0,008	**
Hum. atmosphérique	0,0715	0,0359	1,99	0,046	*
SclPur	0,1570	0,1795	0,87	0,382	
PolFor	0,3981	0,1525	2,61	0,009	**
Hum. atm. x SclPur	-0,0344	0,0494	-0,7	0,486	
Hum. atm. X PolFor	-0,1199	0,0359	-3,34	0,001	***

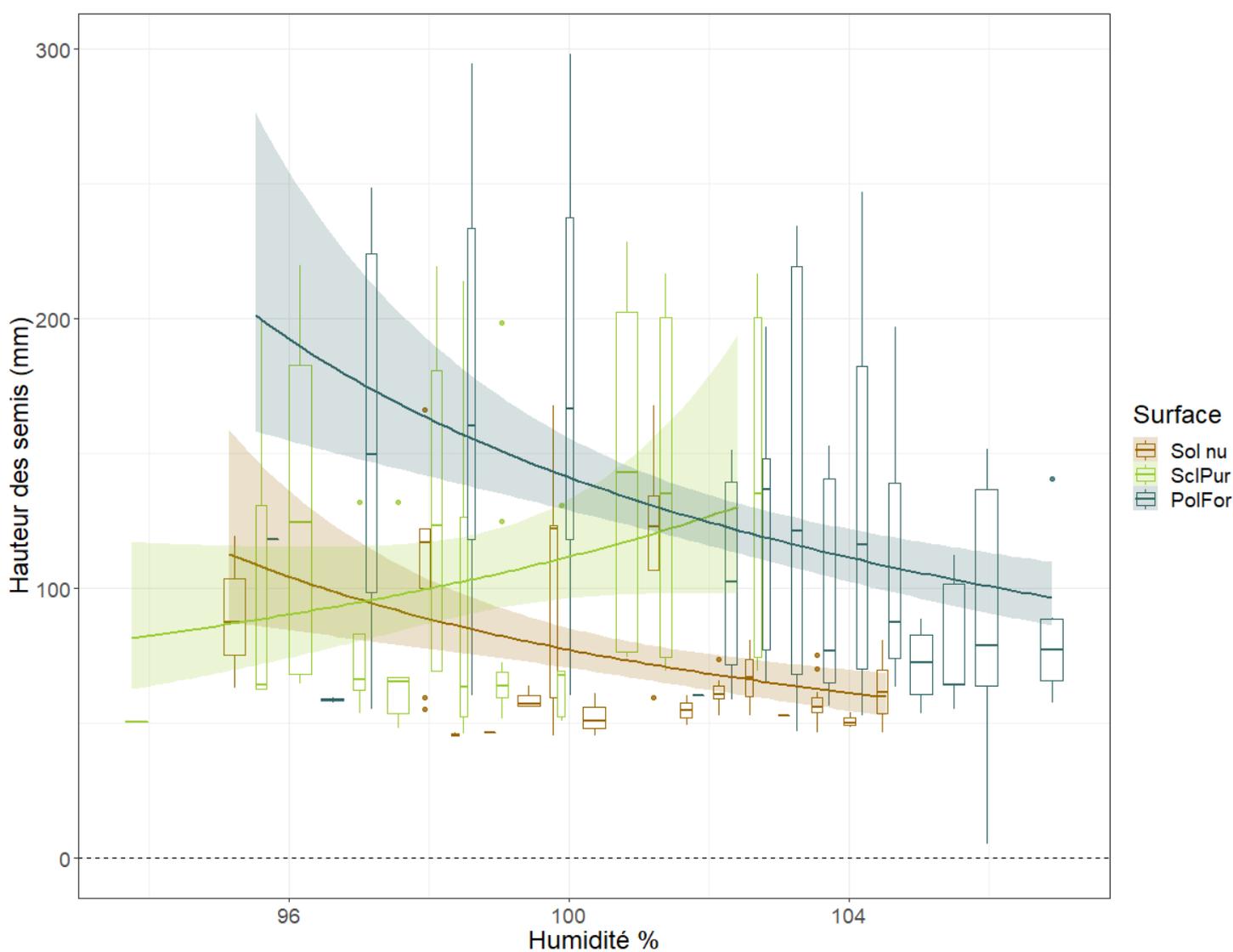


Figure 36 - hauteur des semis de chêne (en mm) en fonction de l'humidité atmosphérique (%) mesurées par les thermo-hygromètres.

4. Discussion

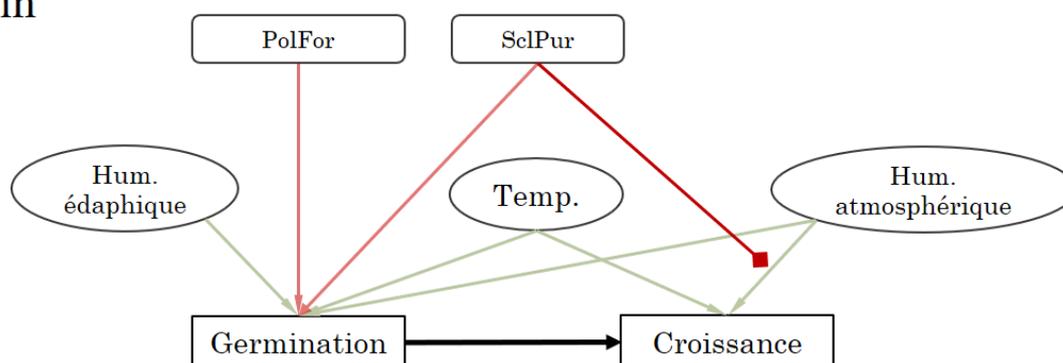
L'étude de la germination et de la croissance des pins entre les tunnels n'a montré aucune différence en fonction de la surface considérée ou en fonction des tunnels (**Figure 31** et **Figure 33**). Pour le chêne, les tunnels 3 et 4 présentant la plus forte humidité édaphique ont présenté un taux de germination plus important (**Figure 30** et **Figure 31**). Les tapis de *P.formosum* était la surface présentant le plus fort taux de germination des glands de chêne. Cependant, il n'y avait pas de différence sur la hauteur des semis de chêne.

Les résultats significatifs sont présentés dans un schéma global simplifié (**Figure 37**). En étudiant les conditions abiotiques réelles, l'humidité édaphique, la température et l'humidité atmosphérique avaient un effet positif sur la germination des pins et des chênes. Les températures et l'humidité atmosphérique avaient également un effet positif sur la hauteur des semis de pins. En plus des températures et de l'humidité atmosphérique, l'humidité édaphique avait également un effet positif sur la hauteur des chênes. Les tapis de *P.formosum* et de *S.purum* avaient des effets directs uniquement sur la germination de pin. Cependant, nous avons montré une interaction négative entre les tapis de *S.purum* et l'humidité atmosphérique sur la hauteur des semis de pin. De plus, nous avons trouvé une interaction positive entre les tapis de *P.formosum* et l'humidité édaphique sur la germination des glands de chênes. D'un autre côté, il y avait une interaction négative entre les tapis de *P.formosum* et l'humidité atmosphérique sur la hauteurs des semis de chêne.

1. Les bryophytes comme barrière physique pour la germination des espèces à petites graines:

L'effet direct négatif des tapis de bryophytes sur la germination de pin pourrait être expliqué par un effet barrière des bryophytes pour l'accès aux ressources du sol par les graines de pin. Les tapis de *P.formosum* et de *S.purum* seraient donc une barrière physique pour les graines de pin. Les graines de petites tailles seraient inhibées par les tapis de bryophytes. La germination des graines de certaines d'herbacées, par exemple, semblent également réduite avec la présence de tapis de bryophytes (Zamfir, 2000). Les tapis de *Polytrichum* spp. réduiraient également le taux de germination des graines de *Picea glauca* en agissant comme une barrière physique (Parker et al., 1997). Cet effet direct semble donc dépendre de la taille des graines des espèces arborées en régénération. En effet, aucun effet direct des bryophytes n'est observé sur la

a) Pin



b) Chêne

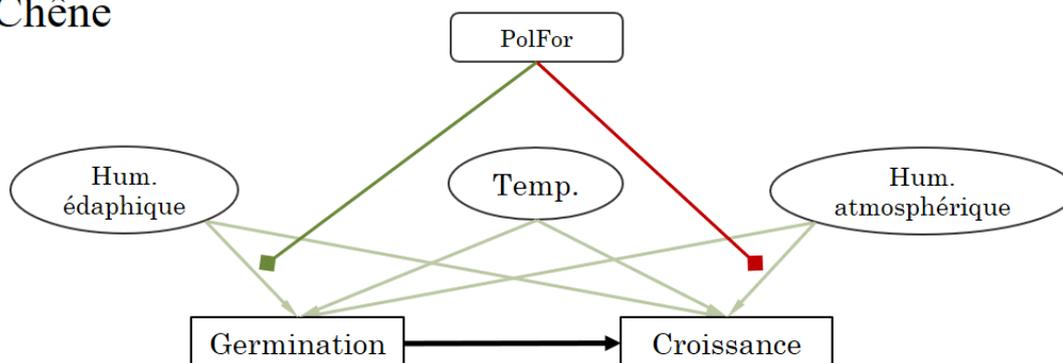


Figure 37 - Schéma global simplifié des résultats significatifs du chapitre : a) les résultats pour les pins et b) les résultats pour les chênes. Les flèches vertes représentent un effet positif alors que les flèches rouges indiquent un effet négatif. Les traits en gras représentent les effets des bryophytes sur les interactions. Temp. = températures ; PolFor = tapis de *P.formosum* et SclPur = tapis de *S.purum*.

germination de chêne, probablement grâce aux réserves, notamment en amidon, contenues dans les glands. De plus, la première racine pivot permettrait aux chênes d'accéder au sol sans être inhibé par les tapis de bryophytes. Des mesures supplémentaires, comme l'épaisseur ou la biomasse des tapis de bryophytes, permettraient d'identifier les effets physiques des bryophytes. En effet, des mesures de hauteur ou de densité de plusieurs tapis d'une même espèce de bryophytes pourraient permettre d'évaluer la présence ou non d'un effet barrière. Afin de mettre en évidence cet effet, il serait également possible de faire une étude de germination de graine présentant un gradient de taille.

2. Hypothèse du gradient de stress:

Selon l'hypothèse du gradient de stress, l'augmentation de l'intensité d'un stress induit l'augmentation de la fréquence de facilitation augmente (Bertness and Callaway, 1994). Dans notre étude, lorsque l'humidité atmosphérique augmente, c'est-à-dire que le stress diminue, les tapis de bryophytes en interaction avec l'humidité atmosphérique ont un effet négatif sur la hauteur des semis. En d'autre terme, les tapis de bryophytes réduiraient l'effet positif de l'augmentation de l'humidité atmosphérique probablement en induisant une compétition pour l'eau disponible. En revanche, les tapis de *S.purum* ont un effet négatif sur l'interaction entre l'humidité atmosphérique et la croissance des pins. Pour la régénération de chêne, ce sont les tapis de *P.formosum* qui ont un effet négatif sur l'interaction entre l'humidité atmosphérique et la croissance des semis. Les tapis de *P.formosum* auraient donc un effet positif sur la germination en favorisant l'interaction avec l'humidité édaphique. Ce résultat est également présent dans les analyses en fonction des tunnels, les tapis de *P.formosum* étant les surfaces présentant le plus fort taux de germination. En ce sens, dans notre étude, le *P.formosum* peut être considérée comme une espèce « nurse » pour la germination des chênes en favorisant les conditions du microsite de régénération. Même si le *P.formosum* est une espèce de bryophyte déjà décrite comme une espèce « nurse » (Groeneveld et al., 2007), cette espèce n'a jamais été associée à la régénération forestière. Par ailleurs, la prise en compte du gradient de stress abiotique pourrait permettre de comprendre les effets contradictoires entre les études sur les interactions entre les bryophytes et la régénération. En effet, les tapis de bryophytes (*Hypnum imponens* et *Thuidium delicatulum*) avaient un effet négatif sur la germination des espèces arborées (*Fraxinus pennsylvanica*, *Acer freemanii* et *Ulmus americana*) même en conditions humides (Staunch et al., 2012). Cependant, contrairement à nos conditions, l'eau disponible n'était pas une ressource limitante dans cette étude. De plus, les résultats conformes à la théorie du gradient de stress n'ont été observés que pour l'étape de croissance des semis. Etant donné la grande résistance des graines aux conditions biotiques et abiotiques, il est possible que le gradient de stress ne soit pas assez poussé pour observer des effets de compétition ou de facilitation par les bryophytes. D'autres mesures complémentaires pourraient rendre compte de la compétition réelle en conditions d'humidité importante. En effet, la biomasse des semis, et particulièrement la part de la biomasse allouée aux parties aériennes ou racinaires, permettrait d'identifier les effets de la compétition par les bryophytes le long d'un gradient de stress. Ces mesures permettraient également de calculer différents indices de compétition (Freckleton et al., 2009).

3. Apports et limites des expérimentations en conditions semi-contrôlées :

Les expérimentations, en veillant à conserver des tapis monospécifiques, nous ont permis de mettre en évidence que des effets différents en fonction des espèces considérées. En effet, les tapis de *S.purum* et les tapis de *P.formosum* ont des effets négatifs sur l'interaction entre l'humidité atmosphérique et sur la croissance, respectivement, des pins et des chênes. Ce résultat indiquerait que les interactions entre les bryophytes et les semis arborés seraient dépendante du couple de l'espèce de bryophyte et de l'espèce arborée considéré. Afin de mieux comprendre les interactions entre les bryophytes et la régénération forestière, les prochaines études pourraient prendre en compte les différentes espèces de bryophytes présentes dans les tapis. En effet, la prise en compte des espèces de bryophytes pourraient expliquer les effets contradictoires de plusieurs études. En effet, les études de l'effet du couvert total de bryophytes, sans prendre en compte les espèces ou leurs traits, sur la régénération de *P.sylvestris* ont parfois relevé des effets positifs (St. Hilaire and Leopold, 1995) ou négatif (Castro et al., 2005a).

Les suivis de germination et de croissance des semis ont permis de suivre les premières étapes de la régénération difficiles à étudier en conditions *in situ*. Il y avait un effet positif des tapis de *P.formosum* sur l'interaction entre l'humidité édaphique et la germination de chêne. Les effets des tapis de *P.formosum* sur la germination des glands différaient de ceux sur la croissance des semis de chêne de l'autre, ce qui met en évidence l'importance de considérer le stade de régénération. En effet, selon le stade étudié, les mécanismes en jeu sont différents et peuvent induire des effets différents. Les études sur la germination des graines arborées évoquent l'hypothèse de la barrière physique constituée par les bryophytes, empêchant l'accès aux ressources (Nakamura, 1992; Parker et al., 1997). En revanche, les études sur la croissance des semis mettent en avant la possibilité de la compétition pour l'eau ou la lumière (Hanssen, 2003; Hörnberg et al., 1997; Stuiver et al., 2014).

Les expérimentations en condition semi-contrôlées ont permis de suivre mais également de fixer certaines conditions abiotiques afin d'identifier certains mécanismes. Les résultats des expérimentations ont mis en évidence l'importance de prendre en compte les données abiotiques pour étudier des interactions interspécifiques. Cependant, les études en fonction des tunnels n'ont pu mettre en évidence que peu de résultat. Le dispositif expérimental n'a pas permis de garder les conditions abiotiques désirées tout au long de l'expérimentation. De plus, les valeurs absolues ne sont pas généralisables pour les conditions *in situ* car les valeurs d'humidité choisies étaient délibérément extrêmes. De même, les brumisateurs ont permis de

maintenir une humidité atmosphérique constante mais ne reflètent pas les conditions *in situ*. Pour aller plus loin, la brumisation pourrait être basée sur des données de terrain et présenter les mêmes variations quotidiennes. Enfin, le nombre de capteurs et de sondes étant insuffisant pour suivre tous les pots ainsi que tous les tapis, les données ont été généralisées par modalité. Cependant, il serait nécessaire de suivre un plus grand nombre de répliques pour rendre compte des variabilités au sein de chaque modalité.

Pour conclure, les chapitres 1 et 2 ont démontré l'importance de prendre en compte les traits des graines et des bryophytes. Le chapitre 3 a montré la modification des conditions abiotiques dans les microsites de régénération selon les traits des bryophytes. Ce chapitre a permis de mettre en évidence certains mécanismes de compétition ou de facilitation en fonction des conditions abiotiques. Selon l'espèce arborée considérée et les traits de graines associés, les bryophytes peuvent avoir un effet direct négatif sur la germination. Les tapis de bryophytes en interactions avec l'humidité, particulièrement l'humidité atmosphérique, induiraient un effet négatif sur la croissance des semis.

Discussion générale, perspectives, conclusion

1. Rappel des hypothèses de travail et synthèses des résultats

Le premier chapitre avait pour but d'évaluer les effets des bryophytes, en interaction avec les différentes strates de végétation et les données climatiques, sur la régénération forestière naturelle en s'appuyant sur les données du réseau de placettes Renecofor. Dans ce chapitre, nous avons étudié les effets des bryophytes sur la régénération forestière naturelle à l'échelle nationale. Cette étude a montré l'intérêt de prendre en compte les traits associés aux graines et aux bryophytes. En effet, les résultats varient en fonction des tailles des graines et des traits fonctionnels des bryophytes, notamment l'indice de longueur des tiges.

Le deuxième chapitre avait pour but d'étudier à une échelle plus fine les effets des bryophytes sur la survie et la croissance de deux espèces arborées en régénération en condition de forêt mélangée. Ce chapitre s'appuyait sur les suivis de régénération réalisés sur le dispositif expérimental OPTMix en forêt d'Orléans. Le but est d'analyser les effets des bryophytes sur la survie et la croissance des semis de chêne sessile (*Quercus petraea*) et de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). En conclusion, les résultats indiquaient une différence d'effets des bryophytes en fonction de leurs traits fonctionnels, mais également en fonction du stade de régénération et des traits fonctionnels des espèces arborées. Cette étude a montré l'importance de la prise en compte des bryophytes pour la régénération des semis de chênes sessiles et de pins sylvestre en forêt mélangée.

Afin d'étudier l'effet des bryophytes sur le microsite de régénération, le troisième chapitre avait pour objectif d'évaluer les températures, l'humidité et la transpiration au sein des tapis de bryophytes. L'hypothèse principale, que la structure du tapis de bryophytes induirait des conditions abiotiques différentes, ce qui modifierait les conditions dans le microsite de régénération. Les résultats de ce troisième chapitre ont montré une modification des conditions abiotiques dans les microsites de régénération dans les tapis de deux espèces de bryophytes morphologiquement et fonctionnellement différentes : *Scleropodium purum* et *Polytrichum formosum*.

Enfin, le chapitre 4 avait pour but d'étudier les effets des deux espèces de bryophytes étudiées dans le chapitre 3 sur la germination et l'installation du chêne sessile et du pin sylvestre dans une étude expérimentale en conditions semi-contrôlées. Ce dernier chapitre a permis de mettre

en évidence certains mécanismes de compétition ou de facilitation en fonction des conditions abiotiques. Selon l'espèce arborée considérée et les traits de graines associés, les bryophytes avaient un effet direct négatif sur la germination. Les tapis de bryophytes en interactions avec l'humidité, particulièrement l'humidité atmosphérique, induisaient un effet négatif sur la croissance des semis.

2. Intérêts de la prise en compte des bryophytes dans les études sur la régénération forestière naturelle

Les études sur les effets des bryophytes sur la régénération forestière naturelle restent rares, en particulier dans les forêts tempérées. Parmi ces études, les bryophytes sont souvent considérées comme une composante de la strate muscinale, sans considération de la diversité spécifique ou fonctionnelle. Lorsqu'elles sont prises en compte, la variable la plus utilisée pour décrire les bryophytes est le recouvrement total. En effet, une étude au Népal, par exemple, a montré que le microsite de régénération d'une espèce arborée, *Betula utilis*, était composé d'environ 80% de couvert de bryophytes sans préciser les espèces de bryophytes en présence (Bürzle et al., 2018). De même, en Argentine, le microsite de régénération de *Austrocedrus chilensis* était défini entre autre par la présence de bryophyte (Gobbi and Schlichter, 1998). De plus, la présence de bryophyte comme caractéristique du microsite de régénération avait un effet positif sur l'occurrence des semis de *Picea albies* (Hunziker and Brang, 2005). Cependant, les espèces de bryophytes dans cette étude ne sont pas renseignées. La prise en compte de certains traits, comme la forme de vie, permettraient de mieux comprendre les mécanismes d'interaction avec la régénération forestière naturelle. En effet, l'ensemble des chapitres a montré les différences d'effet en fonction des traits des bryophytes et des traits des espèces arborées étudiées. Considérer les espèces de bryophytes ainsi que leurs traits associés permettrait de comprendre certains résultats contradictoires. Par exemple, les tapis de *Hylocomium splendens* avaient un effet négatif sur la régénération de *Picea jezoensis* (Fukasawa and Ando, 2018) alors que les tapis de *Scapania bolanderi* avaient un effet positif (Ando et al., 2017). *S.bolanderi* est une bryophyte présentant une forme de vie « Tuft » ou « Turf » (voir Chapitre 4 pour les définitions exactes) et trouvée dans les endroits humides alors que la forme de vie de *H.splendens* est qualifiée de « Weft ». Les tapis de *H.splendens* sont donc plus denses que les tapis de *S.bolanderi*, ce qui pourrait expliquer l'effet négatif de *H.splendens* par un effet barrière. Au

contraire, les tapis de *S.bolanderi* seraient suffisamment lâches pour laisser passer la régénération de *P.jezoensis*.

La majorité des études prenant en compte la biomasse des bryophytes conclue à des effets négatifs sur la régénération forestière. Cependant, les résultats du chapitre 2 ne confirment pas ces résultats. Pour aller plus loin, certaines mesures permettraient de quantifier la biomasse en interaction avec la régénération. Plusieurs études ont mesuré l'effet des bryophytes sur la régénération selon leur biomasse. Par exemple, dans une étude expérimentale, la biomasse des bryophytes a été contrôlée en plaçant un nombre de tiges de bryophytes suffisant pour obtenir quatre classes de densité de bryophytes de 50 à 500 g.m⁻² (Stuiver et al., 2014). L'augmentation de la biomasse de certaines espèces de bryophytes, *Hylocomium splendens* et *Polytrichum commune*, avait un effet négatif sur la croissance des semis de *Pinus sylvestris* (Stuiver et al., 2014). D'autres espèces de bryophytes comme *Pleurozium schreberi* n'avaient aucun effet sur les semis en régénération (Stuiver et al., 2014). D'autres études ont pris en compte la biomasse des bryophytes en mesurant l'épaisseur des tapis, en considérant que la densité était constante au sein du tapis (Soudzilovskaia et al., 2011). De plus, très peu d'études ont analysé le nombre de feuilles, la surface moyenne d'une feuille ou le LAI chez les bryophytes. Toutefois, les résultats du Chapitre 3 ont montré l'intérêt de prendre en compte le LAI. En effet, les valeurs de LAI du *Polytrichum formosum* (1,25 m² de feuilles/m² de substrat) et du *Scleropodium purum* (6,65 m² de feuilles/m² de substrat) étaient comparables ou supérieures aux LAI à certaines espèces vasculaires. Par exemple, les valeurs de LAI pour une espèce arborée comme le pin maritime (*Pinus pinaster*) seraient d'environ 3 et de 1,2 pour une espèce herbacée telle que la molinie (*Molinia caerulea*) (Berbigier et al., 1991). Par ailleurs, certaines études ont mesuré les surfaces de feuilles de plusieurs espèces de bryophytes et ont également montré des valeurs nettement supérieures à celles des vasculaires (Niinemets and Tobias, 2019). En effet, les valeurs pour une espèce orthotrope comme le *Dicranum scoparium* pouvaient atteindre 14,1 ± 1,2 m²m⁻² et 19,5 ± 5,9 m²m⁻² pour une espèce plagiotrope comme *Hypnum cupressiforme* (Niinemets and Tobias, 2019).

Les études qui considèrent les bryophytes pour l'étude des microsites de régénération sont rares. Les microsites de régénération sont définis comme l'environnement à l'échelle spatiale la plus fine possible entourant le semis qui possède toutes les conditions nécessaires à la germination et à la survie (Harper et al., 1961). En ce sens, les bryophytes devraient être considérées comme un élément important du microsite de régénération. De plus, les chapitre 3 et 4 ont montré l'effet des bryophytes sur les conditions abiotiques au sein du microsite de régénération. En effet, en

fonction des conditions abiotiques dans le peuplement forestier ou au sein même des tapis de bryophytes, les bryophytes ont montré soit un effet de compétition ou au contraire de facilitation sur la régénération. Le chapitre 4 souligne les différences d'effet qu'une espèce de bryophyte pouvait avoir sur une espèce arborée, en fonction des conditions abiotiques. Le chapitre 4 a également mis en évidence un effet de facilitation lorsque l'humidité édaphique était importante. En ce sens, certaines espèces, comme le *Polytrichum formosum*, pourraient être considérées comme une plante nurse. Une autre espèce de bryophyte, du genre *Polytrichum*, a déjà été considérée comme plante nurse (Groeneveld et al., 2007). En effet, le *Polytrichum strictum* a été définie comme telle pour les sphaignes. Cependant, nos résultats indiqueraient pour la première fois qu'une espèce de bryophyte peut être considérée comme une plante nurse pour une espèce arborée.

Les chapitres 3 et 4 illustrent l'importance de la prise en compte des données abiotiques, telles que l'humidité édaphique, l'humidité atmosphérique ou la transmittance, dans l'étude de l'interaction entre les bryophytes et la régénération forestière naturelle. Les études ayant mesurées les conditions abiotiques à l'intérieur ou sous les tapis de bryophytes sont extrêmement rares. Le recouvrement de bryophytes permet toutefois de réduire les températures de l'air par rapport au sol nu dans des conditions arides, facilitant ainsi la régénération arborée (Wang et al., 2019). Cependant ces résultats ont été mesurés sous le tapis de bryophytes, ce qui implique pour les graines de traverser le tapis de bryophytes. De plus, la prise en compte des données abiotiques permet de comprendre les résultats contraires trouvés dans certaines études. En effet, certaines études mettent en évidence un effet positif de *Pleurozium schreberi* sur la régénération de *Pinus sylvestris* (Nilsson et al., 1996; Ohlson and Zackrisson, 1992; Skłodowski, 2020), alors qu'au contraire Steijlen et al. (1995) trouvent un effet négatif. Ces résultats contraires pourraient s'expliquer par les conditions abiotiques très différentes entre ces milieux. Ces études ont été réalisées au nord de la Suède (Nilsson et al., 1996; Ohlson and Zackrisson, 1992; Steijlen et al., 1995) et en Pologne (Skłodowski, 2020). Cependant, les résultats positifs ont été trouvés dans une tourbière (Ohlson and Zackrisson, 1992) et en forêt après une coupe à blanc (Nilsson et al., 1996; Skłodowski, 2020), alors que l'étude mettant en évidence des résultats négatifs a été réalisé en forêt (Steijlen et al., 1995). Aucune de ces études ne mentionnent les conditions abiotiques des milieux analysés, mais les conditions abiotiques des microclimats pourraient expliquer les différences de résultats. En effet, les taux d'humidité édaphique et atmosphérique sont probablement plus importants sous le peuplement forestier. Les résultats de Steijlen et al. (1995), en accord avec les résultats du chapitre 4, ont mis en

évidence un effet négatif des bryophytes sur la croissance des semis de *P.sylvestris* en conditions d'humidité atmosphérique importante. Les espèces de bryophytes étudiées entre l'étude de Steijlen et al. (1995) et notre étude sont différentes mais partagent plusieurs traits similaires. En effet, le *P.schreberi* est une espèce plagiotrope, comme le *S.purum* étudié dans les chapitre 2, 3 et 4, typique des forêts boréales mais également présente dans les forêts tempérées. De même, ces deux espèces présentent la même forme de vie, considérée comme « weft » (Hill et al., 2007).

De plus, le chapitre 4 souligne la différence des effets des bryophytes sur la régénération en fonction du stade de développement des semis. En effet, la même espèce de bryophyte peut avoir des effets différents en fonction du stade de régénération. D'une part, le *Polytrichum formosum*, en interaction avec l'humidité atmosphérique, avait un effet positif sur la germination de chêne sessile mais un effet négatif sur la croissance des semis. D'autre part, d'autres études observent des effets contraires. Les bryophytes avaient un effet négatif sur la germination de *Picea glauca*, mais un effet plus positif sur la croissance des semis, en diminuant la compétition avec d'autres espèces vasculaire (Parker et al., 1997). La compréhension des effets des bryophytes sur la régénération forestière nécessite donc de prendre en compte le stade de développement dont les besoins et les facteurs limitants varient.

Grâce à l'ensemble des résultats des chapitres de la thèse et des études déjà existantes, la prise en compte des bryophytes permettrait de préciser les connaissances sur la régénération forestière naturelle. En effet, les tapis de bryophytes agissent, selon les conditions du milieu et les espèces considérées, comme un filtre environnemental supplémentaire très peu étudié.

3. Limites et autres facteurs à intégrer pour une meilleure compréhension des effets des bryophytes :

La thèse, particulièrement les chapitres 3 et 4, se sont focalisés sur deux espèces de bryophytes : le *Polytrichum formosum* et le *Scleropodium purum*. Cependant, la diversité d'espèces et de traits est très importante chez les bryophytes. L'étude d'autres espèces ainsi que leurs traits associés permettraient de mieux comprendre l'ensemble des mécanismes impliqués dans les interactions entre les bryophytes et la régénération naturelle forestière. En effet, certaines espèces ont été plus étudiées, tels que les tapis de *Pleurozium schreberi* et particulièrement en interaction avec le pin sylvestre (Ohlson and Zackrisson, 1992; Skłodowski, 2020). Cependant,

certaines espèces largement répandues en forêt tempérées ont été très peu étudiées. D'autres études expérimentales, comme présentées dans le Chapitre 4, devraient être réalisées avec différentes espèces présentant des formes de vie différentes. En effet, certaines espèces, comme *Leucobryum glaucum*, présentent des formes de vie très denses ce qui pourrait induire un effet de barrière physique et des modifications plus importantes du microclimat (Rice and Schneider, 2004). Cependant, dans le site expérimental utilisé dans cette étude, les tapis de *L.glaucum* couvraient peu de grandes surfaces.

En plus d'intégrer d'autres espèces de bryophytes dans les études, la prise en compte de traits supplémentaires compléterait les connaissances sur les interactions entre les bryophytes et la régénération forestière naturelle. Pour le chapitre 4, les espèces de bryophytes ont été sélectionnées à partir des valeurs de plusieurs traits comme les valeurs des indicateurs d'habitat (Hill et al., 2007). Cependant, les valeurs des espèces choisies ne représentent pas le gradient de l'ensemble des valeurs possibles. De plus, ces traits n'ont pas été utilisés dans les analyses. Intégrer d'autres traits suggérerait d'autres mécanismes dans les interactions avec la régénération forestière naturelle. Par exemple, de nouvelles expérimentations pourraient être réalisées avec plusieurs espèces de bryophytes présentant un gradient de valeur Ellenberg, en particulier pour l'humidité ou la lumière (Hill et al., 2007).

Les chapitres 1 et 4 ont mis en évidence l'importance de la taille des graines. Cependant, d'autres traits pourraient également rentrer en compte dans les interactions entre les bryophytes et la régénération, par exemple l'épaisseur du tégument, la vitesse de croissance de la radicule... De plus, seulement deux espèces arborées ont été étudiées en détails dans les chapitres 2 et 4, bien que l'effet des bryophytes sur la régénération à l'échelle du réseau Renecofor ait été mis en évidence sur plusieurs espèces arborées dans le premier chapitre. Il serait donc nécessaire de conduire des études poussées sur davantage d'espèces arborées afin de pouvoir identifier un mécanisme général ou en fonction des espèces arborées considérées. Par ailleurs, les différents chapitres ont montré des effets différents en fonction de la taille des graines. Pour affiner les connaissances sur les interactions entre bryophytes et régénération forestière, il serait intéressant d'étudier la variabilité intraspécifique des espèces en régénération dans ces interactions. Par exemple, il serait possible de réaliser des expérimentations en conditions semis contrôlées en utilisant un gradient de la taille de graines au sein d'un seul genre, voire d'une seule espèce arborée.

Dans le Chapitre 4, plusieurs variables pour décrire le succès de la régénération n'ont pas été mesurés. Des observations ponctuelles ont pu mettre en évidence d'autres mécanismes (**Photo**



Photo 12 - Semis de pin sylvestre dans un tapis de *Polytrichum formosum*. Malgré la germination et la croissance du semis, la racine n'a pas atteint le sol.

12). En effet, certains semis de pin sylvestre, principalement dans les tapis de *Polytrichum formosum* assez hauts, n'ont pas réussi à accéder au sol rapidement. La vitesse de croissance et la taille de la racicule, ou encore la morphologie, des semis seraient alors des mesures à prendre en compte pour les prochaines études sur les effets des bryophytes et la régénération. De plus, la contrainte hydrique pendant la croissance des semis induit un changement dans l'allocation d'énergie à la croissance des semis (Eziz et al., 2017). En effet, lors des périodes de sécheresse, l'augmentation de la biomasse racinaire serait favorisée. Les mesures telles que la biomasse des semis, notamment en distinguant les parties aériennes et racinaires, pourraient être intégrées dans les études expérimentales en relation avec les conditions environnementales.

D'autres propriétés des bryophytes ont été peu étudiées dans cette étude. Par exemple, les effets sur la disponibilité des nutriments (Lett et al., 2017), sur la structure de la communauté microbienne du sol (Davey et al., 2012), ou encore sur la production de composés secondaires (Lett et al., 2017; Soudzilovskaia et al., 2011) n'ont pas été pris en compte. En effet, le terme de composés allélochimiques se réfère à certains métabolites dans les plantes qui ne sont pas nécessaires au métabolisme basique (Whitehead et al., 2018). Chez les bryophytes, l'allélopathie reste peu prise en compte et testée sur les espèces arborées. Les extraits hydrosolubles de certaines espèces de bryophytes, comme *Ptychomnion aciculare*, induisaient

une réduction de la germination et de la croissance des semis de *Fuchsia exorticata* (Michel et al., 2011). Cependant, ces résultats dépendaient des espèces de bryophytes et des espèces vasculaires considérées. De plus, dans cette étude, certains extraits hydrosolubles de bryophytes, comme *Dendrohypopterygium filiculiforme*, favorisaient la germination et l'installation d'une espèce arbustive *Melicytus ramiflorus* (Michel et al., 2011). La quantité de substances allélochimiques peut également varier dans le temps et en fonction des conditions de l'environnement. Cependant, les relations entre conditions environnementales et quantité de substances allélopathiques ne sont pas encore claires. En effet, certaines études avancent que la sécheresse induirait, par exemple, une augmentation de l'allélopathie (Löbel et al., 2006; Zamfir, 2000) alors que d'autres études considèrent que l'augmentation de l'humidité favorise l'allélopathie (Otsus and Zobel, 2002). Une revue récente a mis en évidence les incohérences de résultats et les difficultés d'interprétations liés aux méthodes utilisées (Whitehead et al., 2018). Cependant, la litière des plantes vasculaires a également des effets allélopathiques directs négatifs sur les bryophytes (Dzwonko and Gawroński, 2002; Légaré et al., 2005; Startsev et al., 2008).

4. Implications pour l'étude des échecs de la régénération forestière naturelle

Les résultats des différents chapitres ont montré un effet des bryophytes, en fonction des conditions abiotiques, pour la régénération du pin sylvestre et du chêne sessile. Ces résultats permettraient de comprendre certains mécanismes liés aux échecs de régénération.

En France, le pin sylvestre fait face à des échecs de régénération. Les blocages de régénération sont souvent expliqués par un ensemble de facteurs comme la pénurie d'arbres matures porteurs de graines (Miller and Cummins, 1982) ou le climat (Kullman, 1993). De plus, le taux de régénération diffère selon la provenance des graines. L'hypothèse avancée est que la méthode de régénération artificielle aurait déformé les racines et induit un manque de sélection naturelle (Ackzell, 1993). De même, la régénération du chêne sessile est dépendante de la production de glands (masting, année de maturation) (Kohler et al., 2020). Par ailleurs, la régénération du chêne sessile dépend de différentes variables en fonction du stade de développement, comme la disponibilité en lumière, le pH du sol, la composition du sous-étage ou encore la pression d'abrutissement (Annighöfer et al., 2015).

Les dégâts par les ongulés sont un des facteurs fréquemment cité pour expliquer les échecs de la régénération forestière. Pour les semis de pin sylvestre, l'abroustissement par les ongulés causait de nombreux dommages voire une mortalité, en fonction de la partie endommagée du semis (Palmer and Truscott, 2003). Cependant, l'effet des cervidés peut être plus complexe et induire des effets positifs dans certaines circonstances. En effet, la densité de cerfs avait un effet positif sur le nombre de semis de pins (Scott et al., 2000). L'explication possible est la consommation de végétation concurrente aux semis par les ongulés, créant ainsi des zones propices à la germination (Scott et al., 2000). De même, la régénération du chêne sessile dépend de nombreux facteurs abiotiques et biotiques, comme la pression d'abroustissement (Annighöfer et al., 2015). L'effet des ongulés sur la végétation concurrente avait un effet positif sur la survie des semis de chêne (Kelly, 2002). Les recommandations pour faciliter la régénération du chêne étaient donc de prendre en compte les interactions entre les ongulés et la végétation concurrente (Kelly, 2002). Au vu des résultats des différents chapitres, il apparaît donc que les bryophytes, au même titre que les vasculaires et la pression des ongulés sauvages, devraient être prises en compte dans les facteurs en interaction avec la régénération.

Les échecs de la régénération sont donc dépendants des conditions abiotiques climatiques, des perturbations notamment par les ongulés et la végétation de sous-étage. En effet, la végétation de sous-bois entre en compétition avec la régénération forestière naturelle et limite son installation (Royo and Carson, 2006). La couverture et la hauteur de la végétation concurrente était un facteur limitant pour la régénération du chêne sessile (Kohler et al., 2020). De plus, la prise en compte des conditions climatiques, des caractéristiques du site et du peuplement permet une meilleure modélisation de la régénération naturelle (Pukkala and Kolström, 1992). Ces facteurs, particulièrement la végétation de sous-bois en concurrence avec la régénération naturelle, ont induit des pratiques de sylviculture telles que la scarification ou le griffage du sol. Ces pratiques ont pour conséquence de retirer la végétation concurrente en éliminant la compétition avec la régénération. En effet, la scarification favorise l'installation et la croissance de la régénération (Dassot et al., 2017; Prévost, 1997). Toutefois, ces méthodes modifient les conditions abiotiques, comme les températures, dans les microsites de régénération (Devine and Harrington, 2007). De plus, afin de réduire les coûts et pour tendre à une gestion plus proche de la nature, d'autres méthodes ont été testées comme l'installation d'une couverture végétale peu concurrente pour la régénération arborée (Dassot et al., 2017; Frochet et al., 2002). Les espèces végétales semées pour constituer ce couvert végétal peu concurrent sont pour l'instant uniquement des herbacées. Les bryophytes étant des espèces pionnières s'installant rapidement

sur des sols perturbés et pouvant entrer en compétition avec la flore vasculaire, il serait intéressant de considérer les bryophytes dans ces expérimentations.

5. Apports méthodologiques de l'étude

Grâce à l'utilisation de modèles causaux (SEM), le premier chapitre a permis d'avoir un aperçu d'ensemble des interactions au sein d'un écosystème forestier. Ce type d'analyse permet de mettre en évidence les relations directes et indirectes sur la variable d'intérêt. De plus, le réseau Renecofor couvre un grand nombre de type de peuplements à l'échelle nationale. L'utilisation de ce jeu de données a mis en évidence la présence d'un effet des bryophytes sur la régénération forestière, même si l'effet est faible. Cette approche globale incite à détailler les relations pour comprendre les mécanismes à une échelle plus fine.

Les différents suivis sur le terrain ont permis d'intégrer la notion de forêt mélangée pour deux espèces arborées d'intérêt : le chêne sessile et le pin sylvestre. Le dispositif expérimental OPTMix a permis de suivre la régénération et les bryophytes dans des conditions semi-naturelles. Ce dispositif permet également de suivre les données abiotiques grâce à l'installation de différents types de capteurs. De plus, les études sur le terrain ont indiqué la présence d'interactions complexes entre les bryophytes et la régénération naturelle.

Pourtant très peu étudiée, la surface foliaire des bryophytes était comparable à certaines espèces vasculaires en interférence avec les bryophytes. Le chapitre 3 a mis en évidence les différences de biomasses et de surfaces foliaires entre différentes espèces de bryophytes. Ces mesures pourraient également être utilisées pour quantifier les échanges gazeux afin de décrire plus en détails les microclimats.

Enfin, le chapitre 4 en conditions semi-contrôlées a permis de décorréler les différentes variables peu étudiées dans ce système. De plus, grâce à ces expérimentations, nous avons pu suivre la germination, plus difficile à étudier dans des conditions naturelles. Ces expérimentations ont permis d'améliorer nos connaissances sur la culture de bryophytes, notamment pour des études expérimentales. En effet, certains mécanismes, comme les interactions entre les tapis de bryophytes et le gradient d'humidité atmosphérique, sont difficilement observables autrement que dans des expérimentations en conditions contrôlées. Cependant, très peu d'études expérimentales ont été réalisées pour étudier l'effet des bryophytes sur la végétation, encore moins sur la régénération arborée. De plus, le dernier

chapitre a également mis évidence la présence d'interactions entre les effets des bryophytes et un gradient de stress abiotique. Récemment, Huber et Kollmann (2020) ont réalisé une étude de germination de 14 espèces vasculaires de prairies calcaires sur des tapis de bryophytes ou sur sol nu pour évaluer les effets des bryophytes sur l'établissement des communautés végétales. Cette étude conclue que les bryophytes peuvent agir comme un filtre de recrutement sélectif pour espèces vasculaires et recommande la présence de tapis de bryophytes pour induire la diversité beta (Huber and Kollmann, 2020).

6. Perspectives

Les résultats du chapitre 4 ont souligné l'existence des interactions multiples entre les bryophytes, la régénération forestière et les données abiotiques. Afin d'étudier l'ensemble des effets des bryophytes sur la régénération forestière, il serait nécessaire de prendre en compte d'autres interactions et les perturbations du milieu.

Parmi ces perturbations, il serait nécessaire d'ajouter les ongulés à l'étude des interactions entre bryophytes et régénération (chapitre 1). Les espèces ingénieurs des écosystèmes sont définies comme des organismes qui contrôlent directement ou indirectement la disponibilité des ressources pour d'autres espèces (Jones et al., 1994). En ce sens, certaines modifications par les herbivores notamment les ongulés sauvages, peuvent être assimilées à de l'ingénierie des écosystèmes (Crawley, 1983 dans Wilby et al., 2001). La composition et la répartition des espèces végétales semblent être modifiées de façon plus importante par l'ingénierie des écosystèmes que par les effets trophiques (Wilby et al., 2001). En effet certaines études montrent une diminution de la survie des semis de plantes vasculaires par des perturbations non trophiques des herbivores (Song et al., 2012). Parmi ces espèces ingénieurs, le sanglier semble être un élément structurant du sous-bois (notamment à travers les perturbations du sol) (Barrios-Garcia and Ballari, 2012; Vallée et al., 2016). Il serait particulièrement intéressant de tester l'effet de certains comportements fouisseurs des ongulés tel que le retournement du sol par les sangliers. En effet, ce comportement déstructure la litière du sol et modifie les communautés végétales (Burrascano et al., 2015). Le retournement du sol par les sangliers n'avait pas d'effet sur le pin sylvestre, mais un effet négatif sur la régénération du chêne sessile (Bruinderink and Hazebroek, 1996). Toutefois, les études reposent principalement sur des comparaisons enclos-exclos, excluant l'ensemble des ongulés sauvages. Une étude expérimentale a montré une augmentation de la survie des semis dans des parcelles excluant uniquement les sangliers (Bongi et al., 2017). Le retournement du sol par les sangliers aurait un effet négatif sur la survie

de jeunes semis et modifierait la distribution spatiale de la régénération (Gómez and Hódar, 2008). Cependant, à notre connaissance, aucune étude n'a évalué les effets des bryophytes en interaction avec le retournement du sol par les sangliers. En pratique, ce comportement pourrait être testé au sein d'un dispositif expérimental comme OPTMix en semant directement des graines sur le terrain. La comparaison enclos-exclos pourrait permettre d'étudier l'étape clé de la germination *in situ* en présence ou en absence des ongulés. Afin d'étudier uniquement le retournement du sol par les sangliers, des grilles, ainsi qu'une vérification par pièges photographiques, pourraient être installées pour exclure uniquement les sangliers (Bongi et al., 2017). Cette étude permettrait d'évaluer les interactions entre les bryophytes, les ongulés sauvages et la régénération, en testant l'effet du tapis de bryophytes sur la protection des graines ou sur les jeunes semis. Les bryophytes n'étant que très peu consommées par les ongulés, les semis en régénération dans les tapis de bryophytes pourraient être moins soumis aux dégâts par les ongulés sauvages. Cependant, il est difficile de prévoir la fréquentation de ces surfaces par les sangliers. Une première étape pourrait alors être réalisée en conditions semi-contrôlées. Il serait alors envisageable de recréer cette perturbation du sol dans un dispositif comme celui étudié dans le Chapitre 4. Les effets testés seraient alors l'effet du retournement du sol sur la survie des semis à différentes étapes de développement.

Enfin, dans le but de généraliser la prise en compte de l'effet des bryophytes sur la régénération forestière naturelle, il serait intéressant de construire un indice de compétition et de facilitation des bryophytes. En effet, différents types d'indices ont déjà été construits afin de refléter la compétitivité des espèces vasculaires sur le développement des semis arborés (Balandier et al., 2006; Davis et al., 1998; Wagner and Radosevich, 1998). Un tel indice pourrait être calculé en prenant en compte l'effet de la croissance des bryophytes sur le développement des semis. La forme de vie, la croissance en hauteur, la capacité de rétention d'eau, l'augmentation de la surface des tapis ou encore la longueur des rhizoïdes des bryophytes pourraient être pris en compte pour construire l'indice de compétitivité. De plus, un indice de compétitivité des bryophytes pourrait permettre de corriger l'installation de la régénération naturelle forestière dans la modélisation à plus large échelle. En effet, plusieurs types de modèles visent à estimer la réussite ou l'échec de régénération naturelle (Dănescu et al., 2018; Rogers and Johnson, 1998; Vergarechea et al., 2019). Les résultats du dernier chapitre ont mis en évidence une interaction entre les bryophytes et l'humidité, qu'elle soit édaphique ou atmosphérique. La prise en compte des bryophytes affinerait les modèles, notamment lorsque la ressource en eau est limitante.

7. Conclusion

En conclusion, cette étude avait pour but d'identifier les effets des bryophytes à une échelle nationale jusqu'aux effets sur les données abiotiques du microsite de régénération. En ce sens, la thèse a mis en évidence différents mécanismes induits par plusieurs traits fonctionnels (*Figure 38*). Ce travail a permis d'étudier et d'affiner les connaissances sur les interactions entre les bryophytes et la régénération forestière naturelle, en particulier celles du pin sylvestre et du chêne sessile. L'ensemble des chapitres met en évidence la nécessité de prendre en compte les bryophytes comme partie intégrante des microsites de régénération. De plus, une attention particulière a été portée aux traits des bryophytes et des graines en régénération. En interaction avec les conditions abiotiques du milieu, les bryophytes peuvent avoir des effets positifs ou négatifs sur la régénération forestière naturelle, en particulier lors de la phase d'installation. En effet, les bryophytes, par l'expression de certains traits, comme la forme de vie, modulent les conditions abiotiques, notamment l'humidité, du milieu qui sont des facteurs limitants pour la régénération. Les modifications des conditions abiotiques du microsite de régénération pourraient être déterminantes dans un contexte de changement climatique.

Dans ce contexte de changements globaux où la régénération forestière naturelle fait face à de nombreuses situations de blocages, la prise en compte des bryophytes affinera les connaissances des mécanismes impliqués. Une meilleure compréhension de la strate des bryophytes pourrait permettre de préciser les résultats de la modélisation de la régénération forestière naturelle à plus grande échelle. En effet, de nombreux modèles tentent de modéliser, particulièrement face aux changements globaux, la régénération forestière (Gaudio, 2010; Tinya et al., 2019). Les bryophytes en exerçant des effets de compétition ou de facilitation sur certaines espèces vasculaires agissent comme filtres d'assemblage structurant les communautés végétales.

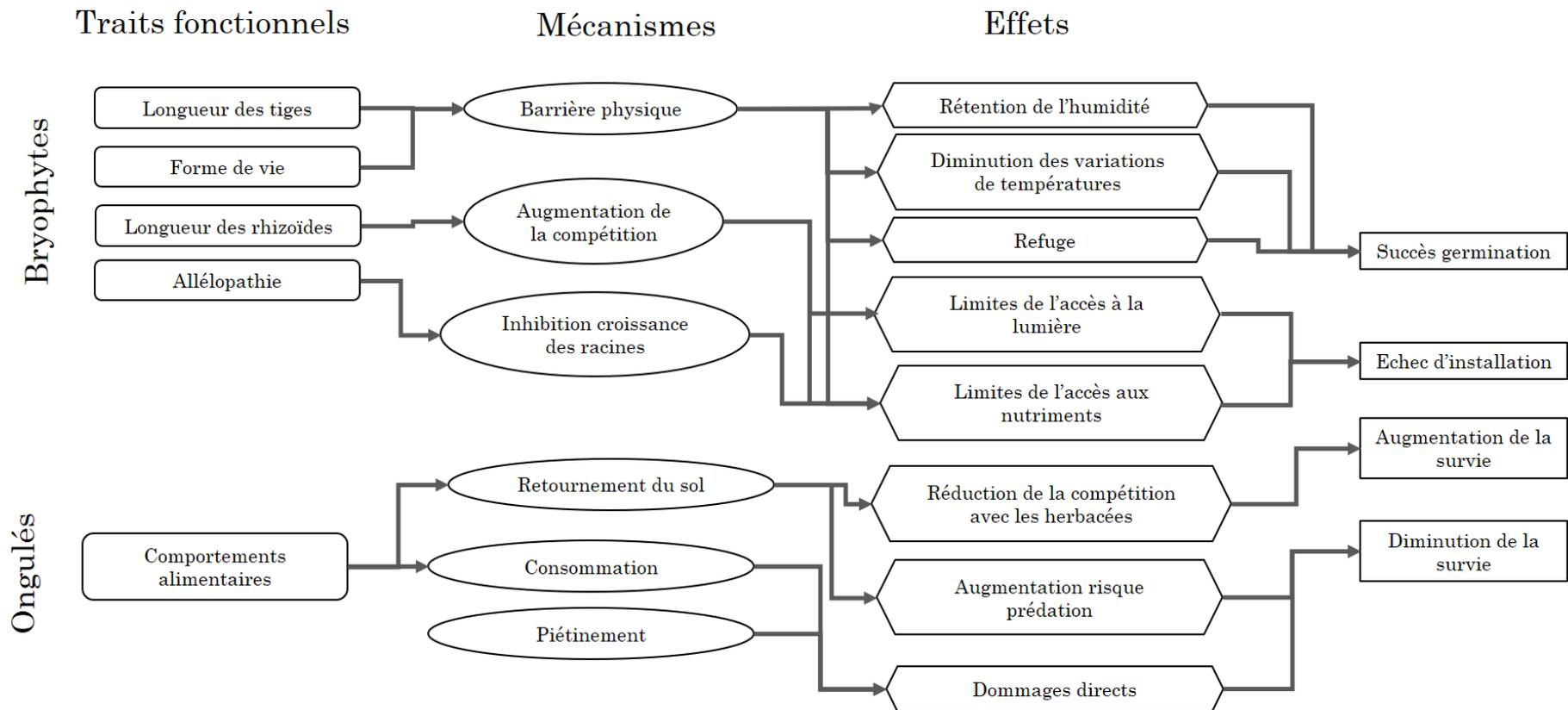


Figure 38 - Schéma récapitulatif des traits fonctionnels, des mécanismes et des effets impliqués dans les interactions entre les bryophytes, les ongulés et la régénération forestière naturelle. Ces conclusions découlent directement des résultats des différents chapitres et des résultats déjà publiés dans la littérature

Références

- Ackzell, L., 1993. A comparison of planting, sowing and natural regeneration for *Pinus sylvestris* (L.) in boreal Sweden. *For. Ecol. Manage.* 61, 229–245. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(93\)90204-Z](https://doi.org/10.1016/0378-1127(93)90204-Z)
- Ando, Y., Fukasawa, Y., Oishi, Y., 2017. Interactive effects of wood decomposer fungal activities and bryophytes on spruce seedling regeneration on coarse woody debris. *Ecol. Res.* 32, 173–182. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1427-y>
- Annighöfer, P., Beckschäfer, P., Vor, T., Ammer, C., 2015. Regeneration patterns of European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) in dependence of environment and neighborhood. *PLoS One* 10, 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134935>
- Archaux, F., Boulanger, V., Camaret, S., Corcket, E., Dupouey, J.L., Forgeard, F., Heuzé, P., Lebret-Gallet, M., Marell, A., Payet, K., Ulrich, E., Behr, P., Bourjot, L., Brêthes, A., Chevalier, R., Dobremez, J.F., Dumas, Y., Dumé, G., Forêt, M., Kieffer, C., Mirlyaz, W., Picard, J.-F., Richard, F., Savoie, J. —M., Seytre, L., Timbal, J., Touffet, J., Triesch, S., 2009. RENECOFOR. Dix ans de suivi de la végétation forestière: aspects méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/1995-2005).
- Aude & Poulsen, 2000. Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish *Fagus* forests. *Appl. Veg. Sci.* 3, 81–88. <https://doi.org/10.2307/1478921>
- Aude, E., Ejrnaes, R., 2005. Bryophyte colonisation in experimental microcosms: the role of nutrients, defoliation and vascular vegetation. *Oikos* 109, 323–330. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13268.x>
- Baize, D., 1995. Les sols argileux appauvris en argile sous climat tempéré humide. *Etude Gest. des sols* 2, 227–240.
- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79, 3–27. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi056>
- Barrere, J., Petersson, L.K., Boulanger, V., Collet, C., Felton, A.M., Löf, M., Saïd, S., 2021. Canopy openness and exclusion of wild ungulates act synergistically to improve oak natural regeneration. *For. Ecol. Manage.* 487. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118976>
- Barrios-Garcia, M.N., Ballari, S.A., 2012. Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: A review. *Biol. Invasions* 14, 2283–2300. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0229-6>
- Bartels, S.F., Chen, H.Y.H., 2013. Interactions between overstorey and understorey vegetation along an overstorey compositional gradient. *J. Veg. Sci.* 24, 543–552. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01479.x>
- Bates, J.W., 1998. Is “Life-Form” a Useful Concept in Bryophyte Ecology? *Oikos* 82, 223.

<https://doi.org/10.2307/3546962>

- Batllori, E., Camarero, J.J., Ninot, J.M., Gutiérrez, E., 2009. Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones. Implications and potential responses to climate warming. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18, 460–472. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00464.x>
- Beckage, B., Clark, J.S., Clinton, B.D., Haines, B.L., 2000. A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: The effects of canopy gaps and shrub understories. *Can. J. For. Res.* 30, 1617–1631. <https://doi.org/10.1139/x00-075>
- Berbigier, P., Diawara, A., Loustau, D., 1991. Étude microclimatique de l'effet de la sécheresse sur l'évaporation d'une plantation de pins maritimes et du sous-bois. *Ann. des Sci. For.* 48, 157–177. <https://doi.org/10.1051/forest:19910204>
- Bernes, C., Macura, B., Jonsson, B.G., Junninen, K., Müller, J., Sandström, J., Lõhmus, A., Macdonald, E., 2018. Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests: effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Environ. Evid.* 7, 13. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0125-3>
- Bertness, M.D., Callaway, R.M., 1994. Positive interactions in communities: a post cold war perspective. *Trends Ecol. Evol.* 9, 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Bewley, J.D., 1997. Seed Germination and Dormancy. *Plant Cell* 82, 1055–1066. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.7.1055>
- Bjørkvoll, E., Pedersen, B., Hytteborn, H., Jónsdóttir, I.S., Langvatn, R., 2009. Seasonal and interannual dietary variation during winter in female svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). *Arctic, Antarct. Alp. Res.* 41, 88–96. <https://doi.org/10.1657/1523-0430-41.1.88>
- Bond-Lamberty, B., Gower, S.T., 2007. Estimation of stand-level leaf area for boreal bryophytes. *Oecologia* 151, 584–592. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0619-5>
- Bongi, P., Tomaselli, M., Petraglia, A., Tintori, D., Carbognani, M., 2017. Wild boar impact on forest regeneration in the northern Apennines (Italy). *For. Ecol. Manage.* 391, 230–238. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.028>
- Božanić, B., Hradílek, Z., Machač, O., Pižl, V., Št'áhlavský, F., Tufová, J., Věle, A., Tuf, I.H., 2013. Factors affecting invertebrate assemblages in bryophytes of the litovelské Luhý National Nature Reserve, Czech Republic. *Acta Zool. Bulg.* 65, 197–206.
- Bradford, K.J., 1990. A Water Relations Analysis of Seed Germination Rates. *Plant Physiol.* 94, 840–849. <https://doi.org/10.1104/pp.94.2.840>
- Breil, D.A., Moyle, S.M., 1976. Bryophytes Used in Construction of Bird Nests 95–98.
- Brien, J.O., Brooks, M., 2021. Package 'glmmTMB.'
- Brodribb, T.J., Carriquí, M., Delzon, S., McAdam, S.A.M., Holbrook, N.M., 2020. Advanced vascular function discovered in a widespread moss. *Nat. Plants* 6, 273–279. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0602-x>
- Bruinderink, G.W.T.A.G., Hazebroek, E., 1996. Wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.) rooting and

- forest regeneration on podzolic soils in the Netherlands. *For. Ecol. Manage.* 88, 71–80. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03811-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03811-X)
- Buckley, T.N., 2005. The control of stomata by water balance. *New Phytol.* 168, 275–292. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01543.x>
- Burrascano, S., Copiz, R., Del Vico, E., Fagiani, S., Giarrizzo, E., Mei, M., Mortelliti, A., Sabatini, F.M., Blasi, C., 2015. Wild boar rooting intensity determines shifts in understorey composition and functional traits. *Community Ecol.* 16, 244–253. <https://doi.org/10.1556/168.2015.16.2.12>
- Burton, M.A.S., Peterson, P.J., 1979. Metal accumulation by aquatic bryophytes from polluted mine streams. *Environ. Pollut.* 19, 39–46. [https://doi.org/10.1016/0013-9327\(79\)90111-3](https://doi.org/10.1016/0013-9327(79)90111-3)
- Bürzle, B., Schickhoff, U., Schwab, N., Wernicke, L.M., Müller, Y.K., Böhner, J., Chaudhary, R.P., Scholten, T., Oldeland, J., 2018. Seedling recruitment and facilitation dependence on safe site characteristics in a Himalayan treeline ecotone. *Plant Ecol.* 219, 115–132. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0782-2>
- Callaway, R.M., 1995. Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61, 306–349. <https://doi.org/10.1007/BF02912621>
- Callaway, R.M., Walker, L.R., 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78, 1958–1965. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1958:CAFASA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2)
- Cao, W., Xiong, Y., Zhao, D., Tan, H., Qu, J., 2020. Bryophytes and the symbiotic microorganisms, the pioneers of vegetation restoration in karst rocky desertification areas in southwestern China. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 104, 873–891. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-10235-0>
- Carballeira, A., Vázquez, M.D., López, J., 2001. Biomonitoring of sporadic acidification of rivers on the basis of release of preloaded cadmium from the aquatic bryophyte *Fontinalis antipyretica* Hedw. *Environ. Pollut.* 111, 95–106. [https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(99\)00331-0](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(99)00331-0)
- Cardoso, A.A., Brodribb, T.J., Lucani, C.J., DaMatta, F.M., McAdam, S.A.M., 2018. Coordinated plasticity maintains hydraulic safety in sunflower leaves. *Plant Cell Environ.* 41, 2567–2576. <https://doi.org/10.1111/pce.13335>
- Carlisle, A., Brown, A.H.F., 1968. *Pinus sylvestris* L. *J. Ecol.* 56, 269–307.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., 2002. Mechanisms blocking *Pinus sylvestris* colonization of Mediterranean mountain meadows. *J. Veg. Sci.* 13, 725–731. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02100.x>
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M., 2005a. Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. *Investig. Agrar. Sist. y Recur. For.* 14, 143. <https://doi.org/10.5424/srf/2005142-00879>
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M., 2005b. Alleviation of summer drought boosts establishment success of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean mountain: An experimental approach. *Plant Ecol.* 181, 191–202. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-6626-5>
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H.Y.H., Paré, D., 2011. Effect of forest canopy composition

- on soil nutrients and dynamics of the understorey: Mixed canopies serve neither vascular nor bryophyte strata. *J. Veg. Sci.* 22, 1105–1119. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01311.x>
- Chang, S.X., Weetman, G.F., Preston, C.M., 1996. Understorey competition effect on tree growth and biomass allocation on a coastal old-growth forest cutover site in British Columbia. *For. Ecol. Manage.* 83, 1–11. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(96\)03707-3](https://doi.org/10.1016/0378-1127(96)03707-3)
- Chollet, S., Baltzinger, C., Le Saout, S., Martin, J.-L., 2013. A better world for bryophytes? A rare and overlooked case of positive community-wide effects of browsing by overabundant deer. *Écoscience* 20, 352–360. <https://doi.org/10.2980/20-4-3627>
- Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., Prévosto, B., Curt, T., 2003. Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Ann. For. Sci.* 60, 593–600. <https://doi.org/10.1051/forest:2003051>
- Collins, S.L., Good, R.E., 1987. The Seedling Regeneration Niche : Habitat Structure of Tree Seedlings in an Oak-Pine Forest. *Oikos* 48, 89–98.
- Connell, J.H., 1980. Nordic Society Oikos Diversity and the Coevolution of Competitors , or the Ghost of Competition Past Author (s): Joseph H . Connell Published by : Wiley on behalf of Nordic Society Oikos Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/3544421> REFERENCES Linked. *Oikos* 35, 131–138.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., Waller, D.M., 2004. Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 113–147. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725>
- Craine, J.M., Dyzinski, R., 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Funct. Ecol.* 27, 833–840. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>
- Cregg, B.M., Zhang, J.W., 2001. Physiology and morphology of *Pinus sylvestris* seedlings from diverse sources under cyclic drought stress. *For. Ecol. Manage.* 154, 131–139. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00626-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00626-5)
- Cruz de Carvalho, R., Maurício, A., Pereira, M.F., Marques da Silva, J., Branquinho, C., 2019. All for one: the role of colony morphology in bryophyte desiccation tolerance. *Front. Plant Sci.* 10, 1360. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2019.01360>
- Dalgleish, H.J., Koons, D.N., Adler, P.B., 2010. Can life-history traits predict the response of forb populations to changes in climate variability? *J. Ecol.* 98, 209–217. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01585.x>
- Dănescu, A., Kohnle, U., Bauhus, J., Weiskittel, A., Albrecht, A.T., 2018. Long-term development of natural regeneration in irregular, mixed stands of silver fir and Norway spruce. *For. Ecol. Manage.* 430, 105–116. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.055>
- Dassot, M., Frauenfelder, A., Wehrle, L., Collet, C., 2017. La scarification du sol et le dosage du couvert forestier permettent de lever des blocages de régénération naturelle. *Rendez-vous Tech. l'ONF* (54), 3–8.
- Davey, M.L., Heegaard, E., Halvorsen, R., Ohlson, M., Kauserud, H., 2012. Seasonal trends in the biomass and structure of bryophyte-associated fungal communities explored by 454

- pyrosequencing. *New Phytol.* 195, 844–856. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04215.x>
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *J. Ecol.* 86, 652–661. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00087.x>
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T., Muermann, C., 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a multiple resource gradient. *Plant Ecol.* 145, 341–350. <https://doi.org/10.1023/a:1009802211896>
- De Lombaerde, E., Baeten, L., Verheyen, K., Perring, M.P., Ma, S., Landuyt, D., 2021. Understorey removal effects on tree regeneration in temperate forests: A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 58, 9–20. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13792>
- De Lombaerde, E., Verheyen, K., Van Calster, H., Baeten, L., 2019. Tree regeneration responds more to shade casting by the overstorey and competition in the understorey than to abundance per se. *For. Ecol. Manage.* 450, 117492. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117492>
- Debain, S., Curt, T., Lepart, J., 2003. Seed mass, seed dispersal capacity, and seedling performance in a *Pinus sylvestris* population. *Écoscience* 10, 168–175. <https://doi.org/10.1080/11956860.2003.11682764>
- DeLong, H.B., Lieffers, V.J., Blenis, P. V., 1997. Microsite effects on first-year establishment and overwinter survival of white spruce in aspen-dominated boreal mixedwoods. *Can. J. For. Res.* 27, 1452–1457. <https://doi.org/10.1139/x97-109>
- DeLuca, T.H., Zackrisson, O., Nilsson, M.-C., Sellstedt, A., 2002. Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature* 419, 917–920. <https://doi.org/10.1038/nature01051>
- Denayer, F.-O., 2000. écotoxicité des éléments traces métalliques chez les bryophytes.
- Devine, W.D., Harrington, C.A., 2007. Influence of harvest residues and vegetation on microsite soil and air temperatures in a young conifer plantation. *Agric. For. Meteorol.* 145, 125–138. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2007.04.009>
- Dey, D.C., 2014. Sustaining oak forests in eastern North America: Regeneration and recruitment, the pillars of sustainability. *For. Sci.* 60, 926–942. <https://doi.org/10.5849/forsci.13-114>
- Donath, T.W., Eckstein, R.L., 2010. Effects of bryophytes and grass litter on seedling emergence vary by vertical seed position and seed size. *Plant Ecol.* 207, 257–268. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9670-8>
- Dormann, C.F., Bagnara, M., Boch, S., Hinderling, J., Janeiro-Otero, A., Schäfer, D., Schall, P., Hartig, F., 2020. Plant species richness increases with light availability, but not variability, in temperate forests understorey. *BMC Ecol.* 20, 1–9. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00311-9>
- Drake, P., Grimshaw-Surette, H., Heim, A., Lundholm, J., 2018. Mosses inhibit germination of vascular plants on an extensive green roof. *Ecol. Eng.* 117, 111–114.

<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.04.002>

- Drénou, C., 2006. Les racines: face cachée des arbres. Forêt privée française.
- Durand, Y., Brun, E., Merindol, L., Guyomarc'h, G., Lesaffre, B., Martin, E., 1993. A meteorological estimation of relevant parameters for snow models. *Ann. Glaciol.* 18, 65–71. <https://doi.org/10.3189/S0260305500011277>
- Dusan, R., Stjepan, M., Igor, A., Jurij, D., 2007. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech-fir forest reserves in South East Europe. *Forestry* 80, 431–443. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm037>
- Dyderski, M.K., Jagodziński, A.M., 2018. Drivers of invasive tree and shrub natural regeneration in temperate forests. *Biol. Invasions* 20, 2363–2379. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1706-3>
- Dzwonko, Z., Gawroński, S., 2002. Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. *Biol. Conserv.* 106, 389–398. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00266-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00266-X)
- Eaton, E., Caudullo, G., Oliveira, S., De Rigo, D., 2016. *Quercus robur* and *Quercus petraea* in Europe: distribution, habitat, usage and threats., in: *European Atlas of Forest Tree Species*. pp. 160–163.
- Ellison, D., Morris, C.E., Locatelli, B., Sheil, D., Cohen, J., Murdiyarso, D., Gutierrez, V., Noordwijk, M. van, Creed, I.F., Pokorny, J., Gaveau, D., Spracklen, D. V., Tobella, A.B., Ilstedt, U., Teuling, A.J., Gebrehiwot, S.G., Sands, D.C., Muys, B., Verbist, B., Springgay, E., Sugandi, Y., Sullivan, C.A., 2017. Trees, forests and water: Cool insights for a hot world. *Glob. Environ. Chang.* 43, 51–61. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2017.01.002>
- Epron, D., Dreyer, E., 1990. Stomatal and non stomatal limitation of photosynthesis by leaf water deficits in three oak species: a comparison of gas exchange and chlorophyll a fluorescence data. *Ann. des Sci. For.* 47, 435–450. <https://doi.org/10.1051/forest:19900503>
- Equihua, M., Usher, M.B., 1993. Impact of Carpets of the Invasive Moss *Campylopus Introflexus* on *Calluna Vulgaris* Regeneration. *J. Ecol.* 81, 359. <https://doi.org/10.2307/2261506>
- Erefur, C., Bergsten, U., de Chantal, M., 2008. Establishment of direct seeded seedlings of Norway spruce and Scots pine: Effects of stand conditions, orientation and distance with respect to shelter tree, and fertilisation. *For. Ecol. Manage.* 255, 1186–1195. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.024>
- Eziz, A., Yan, Z., Tian, D., Han, W., Tang, Z., Fang, J., 2017. Drought effect on plant biomass allocation: A meta-analysis. *Ecol. Evol.* 7, 11002–11010. <https://doi.org/10.1002/ece3.3630>
- Fay, P.A., Schultz, M.J., 2009. Germination, survival, and growth of grass and forb seedlings: Effects of soil moisture variability. *Acta Oecologica* 35, 679–684. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.06.007>
- Fletcher, M., 1991. *Moss grower's Handbook* 43.
- Forey, E., Touzard, B., Michalet, R., 2010. Does disturbance drive the collapse of biotic

- interactions at the severe end of a diversity–biomass gradient? *Plant Ecol.* 206, 287–295. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9642-z>
- Freckleton, R.P., Watkinson, A.R., Rees, M., 2009. Measuring the importance of competition in plant communities. *J. Ecol.* 97, 379–384. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01497.x>
- Frochot, H., Gama, A., Nouveau, M., Wehrlen, G., Armand, G., 2002. La Gestion de la végétation accompagnatrice: état et perspective. *Rev. For. Française* 505–520. <https://doi.org/10.4267/2042/4939>
- Fukasawa, Y., Ando, Y., 2018. Species effects of bryophyte colonies on tree seedling regeneration on coarse woody debris. *Ecol. Res.* 33, 191–197. <https://doi.org/10.1007/s11284-017-1524-6>
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M.C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C.D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J., Bengtsson, J., 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nat. Commun.* 4. <https://doi.org/10.1038/ncomms2328>
- Gaudet, C.L., Keddy, P.A., 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* 334, 242–243. <https://doi.org/10.1038/334242a0>
- Gaudio, N., 2010. Interactions pour la lumière au sein d'un écosystème forestier entre les arbres adultes, les jeunes arbres et la végétation du sous-bois. Application à la régénération du pin sylvestre en peuplement mélangé chêne sessile – pin sylvestre. Thèse en Biol. For.
- Gaudio, N., Balandier, P., Dumas, Y., Ginisty, C., 2011a. Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *For. Ecol. Manage.* 261, 489–498. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.034>
- Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., Ginisty, C., 2011b. Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *Eur. J. For. Res.* 130, 77–89. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0403-2>
- Gavini, S.S., Suárez, G.M., Ezcurra, C., Aizen, M.A., 2019. Facilitation of vascular plants by cushion mosses in high-Andean communities. *Alp. Bot.* 129, 137–148. <https://doi.org/10.1007/s00035-019-00222-6>
- Gebert, C., Verheyden-Tixier, H., 2001. Variations of diet composition of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mamm. Rev.* 31, 189–201. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.2001.00090.x>
- Germino, M.J., Smith, W.K., Resor, A.C., 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecol.* 162, 157–168. <https://doi.org/10.1023/A:1020385320738>
- Gignac, L.D., Dale, M.R.T., 2018. Effects of Fragment Size and Habitat Heterogeneity on Cryptogam Diversity in the Low- Boreal Forest of Western Canada Author (s): L . Dennis Gignac and Mark R . T . Dale Published by : American Bryological and Lichenological Society Stable URL : <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0000-0> 108, 50–66. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0000-0>

- Giordani, P., Incerti, G., Rizzi, G., Rellini, I., Nimis, P.L., Modenesi, P., 2014. Functional traits of cryptogams in Mediterranean ecosystems are driven by water, light and substrate interactions. *J. Veg. Sci.* 25, 778–792. <https://doi.org/10.1111/jvs.12119>
- Gobbi, M., Schlichter, T., 1998. Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *For. Ecol. Manage.* 111, 137–146. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00314-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00314-4)
- Gobin, R., 2015. Contribution relative de la végétation du sous-bois dans la consommation en eau des placettes forestières soumises aux changements de climat et de pratiques.
- Gobin, R., Korboulewsky, N., Dumas, Y., Balandier, P., 2015. Transpiration of four common understorey plant species according to drought intensity in temperate forests. *Ann. For. Sci.* 72, 1053–1064. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0510-9>
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J., Hódar, J.A., 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *J. Veg. Sci.* 19, 161–172. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18347>
- Gómez, J.M., Hódar, J.A., 2008. Wild boars (*Sus scrofa*) affect the recruitment rate and spatial distribution of holm oak (*Quercus ilex*). *For. Ecol. Manage.* 256, 1384–1389. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.045>
- Gong, Y.L., Swaine, M.D., Miller, H.G., 1991. Effects of fencing and ground preparation on natural regeneration of native pinewood over 12 years in glen tanar, aberdeenshire. *Forestry* 64, 157–168. <https://doi.org/10.1093/forestry/64.2.157>
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., Zobel, M., 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biol. Rev.* 87, 111–127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
- Grace, J.B., Keeley, J.E., 2006. A structural equation model analysis of postfire plant diversity in California shrublands. *Ecol. Appl.* 16, 503–514. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[0503:ASEMAO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[0503:ASEMAO]2.0.CO;2)
- Gray, A.N., Spies, T.A., 1997. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology* 78, 2458–2473. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[2458:MCOTSE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[2458:MCOTSE]2.0.CO;2)
- Groeneveld, E.V.G., Massé, A., Rochefort, L., 2007. *Polytrichum strictum* as a nurse-plant in peatland restoration. *Restor. Ecol.* 15, 709–719. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00283.x>
- Gross, N., Le Bagousse-Pinguet, Y., Liancourt, P., Urcelay, C., Catherine, R., Lavorel, S., 2010. Trait-mediated effect of arbuscular mycorrhiza on the competitive effect and response of a monopolistic species. *Funct. Ecol.* 24, 1122–1132. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01713.x>
- Grossiord, C., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M., Bussotti, F., Bonal, D., 2014. Interspecific competition influences the response of oak transpiration to increasing drought stress in a mixed Mediterranean forest. *For. Ecol. Manage.* 318, 54–61. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.01.004>

- Grubb, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52, 107–145.
- Hanssen, K.H., 2003. Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *For. Ecol. Manage.* 180, 199–213. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00610-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00610-2)
- Härdtle, W., Von Oheimb, G., Westphal, C., 2003. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *For. Ecol. Manage.* 182, 327–338. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00091-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00091-4)
- Harmer, R., 1994. Natural regeneration of broadleaved trees in Britain: II seed production and predation. *Forestry* 67, 275–286. <https://doi.org/10.1093/forestry/67.4.275-a>
- Harper, J.L., Clatworthy, J.N., McNaughton, I.H., Sagar, G.R., 1961. The Evolution and Ecology of Closely Related Species Living in the Same Area. *Evolution* (N. Y). 15, 209. <https://doi.org/10.2307/2406081>
- Harper, J.L., Williams, J.T., Sagar, G.R., 1965. The Behaviour of Seeds in Soil: I. The Heterogeneity of Soil surfaces and its Role in Determining the Establishment of Plants from Seed. *J. Ecol.* 53, 273. <https://doi.org/10.2307/2257975>
- Harrison, C.J., 2017. Development and genetics in the evolution of land plant body plans. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372, 20–25. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0490>
- Häsler, H., Senn, J., 2012. Ungulate browsing on European silver fir *Abies alba*: The role of occasions, food shortage and diet preferences. *Wildlife Biol.* 18, 67–74. <https://doi.org/10.2981/09-013>
- Hegland, S.J., Lilleeng, M.S., Moe, S.R., 2013. Old-growth forest floor richness increases with red deer herbivory intensity. *For. Ecol. Manage.* 310, 267–274. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.031>
- Hill, M.O., Preston, C.D., Bosanquet, S.D., Roy, D.B., 2007. BRYOATT - Attributes of British and Irish Mosses, Liverworts and Hornworts. Centre for Ecology and Hydrology.
- Hobbs, N.T., 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *Journal Wildl. Manag.* 60, 695–713. <https://doi.org/https://www.jstor.org/stable/3802368>
- Hopkins, W.G., 1999. Introduction to plant physiology (No. Ed. 2), John Wiley. ed.
- Hörnberg, G., Ohlson, M., Zackrisson, O., 1997. Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Can. J. For. Res.* 27, 1015–1023. <https://doi.org/10.1139/x97-045>
- Huber, J.K., Kollmann, J., 2020. Recruitment filtering by a moss layer disadvantages large-seeded grassland species. *Basic Appl. Ecol.* 42, 27–34. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.11.001>
- Humphrey, J.W., Swaine, M.D., 1997. Factors Affecting the Natural Regeneration of *Quercus* in Scottish Oakwoods. I. Competition from *Pteridium Aquilinum*. *J. Appl. Ecol.* 34, 577–584. <https://doi.org/10.2307/2404908>
- Huntley, B., Baxter, R., Lewthwaite, K.J., Willis, S.G., Adamson, J.K., 1998. Vegetation Responses to Local Climatic Changes Induced by a Water-Storage Reservoir. *Glob. Ecol.*

Biogeogr. Lett. 7, 241. <https://doi.org/10.2307/2997599>

- Hunziker, U., Brang, P., 2005. Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *For. Ecol. Manage.* 210, 67–79. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.019>
- Hyppönen, M., Hallikainen, V., Niemelä, J., Rautio, P., 2013. The contradictory role of understory vegetation on the success of Scots pine regeneration. *Silva Fenn.* 47, 1–19. <https://doi.org/10.14214/sf.903>
- Ickes, K., Dewalt, S.J., Appanah, S., 2001. Effects of native pigs (*Sus scrofa*) on woody understorey vegetation in a Malaysian lowland rain forest. *J. Trop. Ecol.* 17, 191–206. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001134>
- Ihl, C., Barboza, P.S., 2007. Nutritional Value of Moss for Arctic Ruminants: a Test with Muskoxen. *J. Wildl. Manage.* 71, 752–758. <https://doi.org/10.2193/2005-745>
- Jactel, H., Brockerhoff, E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecol. Lett.* 10, 835–848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x>
- Jactel, H., Gritti, E.S., Drössler, L., Forrester, D.I., Mason, W.L., Morin, X., Pretzsch, H., Castagneyrol, B., 2018. Positive biodiversity–productivity relationships in forests: climate matters. *Biol. Lett.* 14, 20170747. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0747>
- Jaroszewicz, B., Sondej, I., Stebel, A., Piroznikow, E., Kwiatkowska-FALIŃSKA, A.J., 2011. Biodiversity of bryophytes growing on the faeces of ungulates - A case study from north-eastern Poland. *Cryptogam. Bryol.* 32, 221–231. <https://doi.org/10.7872/cryb.v32.iss3.2011.221>
- Jean, M., Melvin, A.M., Mack, M.C., Johnstone, J.F., 2020. Broadleaf Litter Controls Feather Moss Growth in Black Spruce and Birch Forests of Interior Alaska. *Ecosystems* 23, 18–33. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00384-8>
- Jensen, A.M., Löf, M., 2017. Effects of interspecific competition from surrounding vegetation on mortality, growth and stem development in young oaks (*Quercus robur*). *For. Ecol. Manage.* 392, 176–183. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.009>
- Jensen, T.S., Nielsen, O.F., 1986. Rodents as seed dispersers in a heath ? oak wood succession. *Oecologia* 70, 214–221. <https://doi.org/10.1007/BF00379242>
- Jeschke, M., Kiehl, K., 2008. Effects of a dense moss layer on germination and establishment of vascular plants in newly created calcareous grasslands. *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 203, 557–566. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.09.006>
- Jones, C.C., Del Moral, R., 2005. Effects of microsite conditions on seedling establishment on the foreland of Coleman Glacier, Washington. *J. Veg. Sci.* 16, 293–300. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02367.x>
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* 69, 373. <https://doi.org/10.2307/3545850>
- Jönsson, K.I., 2003. Population density and species composition of moss-living tardigrades in a boreo-nemoral forest. *Ecography (Cop.)*. 26, 356–364. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03458.x>

- Kalisz, S., Spigler, R.B., Horvitz, C.C., 2014. In a long-term experimental demography study, excluding ungulates reversed invader's explosive population growth rate and restored natives. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111, 4501–4506. <https://doi.org/10.1073/pnas.1310121111>
- Kang, D., Deng, J., Qin, X., Hao, F., Guo, S., Han, X., Yang, G., 2017. Effect of competition on spatial patterns of oak forests on the Chinese Loess Plateau. *J. Arid Land* 9, 122–131. <https://doi.org/10.1007/s40333-016-0024-9>
- Kanjevac, B., Krstić, M., Babić, V., Govedar, Z., 2021. Regeneration dynamics and development of seedlings in sessile oak forests in relation to the light availability and competing vegetation. *Forests* 12, 1–15. <https://doi.org/10.3390/f12040384>
- 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., Aleixo, I., Ali, H., Amiaud, B., Ammer, C., Amoroso, M.M., Anand, M., Anderson, C., Anten, N., Antos, J., Apgaua, D.M.G., Ashman, T.L., Asmara, D.H., Asner, G.P., Aspinwall, M., Atkin, O., Aubin, I., Baastrop-Spohr, L., Bahalkeh, K., Bahn, M., Baker, T., Baker, W.J., Bakker, J.P., Baldocchi, D., Baltzer, J., Banerjee, A., Baranger, A., Barlow, J., Barneche, D.R., Baruch, Z., Bastianelli, D., Battles, J., Bauerle, W., Bauters, M., Bazzato, E., Beckmann, M., Beeckman, H., Beierkuhnlein, C., Bekker, R., Belfry, G., Belluau, M., Beloiu, M., Benavides, R., Benomar, L., Berdugo-Lattke, M.L., Berenguer, E., Bergamin, R., Bergmann, J., Bergmann Carlucci, M., Berner, L., Bernhardt-Römermann, M., Bigler, C., Bjorkman, A.D., Blackman, C., Blanco, C., Blonder, B., Blumenthal, D., Bocanegra-González, K.T., Boeckx, P., Bohlman, S., Böhning-Gaese, K., Boisvert-Marsh, L., Bond, W., Bond-Lamberty, B., Boom, A., Boonman, C.C.F., Bordin, K., Boughton, E.H., Boukili, V., Bowman, D.M.J.S., Bravo, S., Brendel, M.R., Broadley, M.R., Brown, K.A., Bruelheide, H., Brumnich, F., Bruun, H.H., Bruy, D., Buchanan, S.W., Bucher, S.F., Buchmann, N., Buitenwerf, R., Bunker, D.E., Bürger, J., Burrascano, S., Burslem, D.F.R.P., Butterfield, B.J., Byun, C., Marques, M., Scalon, M.C., Caccianiga, M., Cadotte, M., Cailleret, M., Camac, J., Camarero, J.J., Company, C., Campetella, G., Campos, J.A., Cano-Arboleda, L., Canullo, R., Carbognani, M., Carvalho, F., Casanoves, F., Castagneyrol, B., Catford, J.A., Cavender-Bares, J., Cerabolini, B.E.L., Cervellini, M., Chacón-Madrigal, E., Chapin, K., Chapin, F.S., Chelli, S., Chen, S.C., Chen, A., Cherubini, P., Chianucci, F., Choat, B., Chung, K.S., Chytrý, M., Ciccarelli, D., Coll, L., Collins, C.G., Conti, L., Coomes, D., Cornelissen, J.H.C., Cornwell, W.K., Corona, P., Coyea, M., Craine, J., Craven, D., Cromsigt, J.P.G.M., Cseceserits, A., Cufar, K., Cuntz, M., da Silva, A.C., Dahlin, K.M., Dainese, M., Dalke, I., Dalle Fratte, M., Dang-Le, A.T., Danihelka, J., Dannoura, M., Dawson, S., de Beer, A.J., De Frutos, A., De Long, J.R., Dechant, B., Delagrangé, S., Delpierre, N., Derroire, G., Dias, A.S., Diaz-Toribio, M.H., Dimitrakopoulos, P.G., Dobrowolski, M., Doktor, D., Dřevojan, P., Dong, N., Dransfield, J., Dressler, S., Duarte, L., Ducouret, E., Dullinger, S., Durka, W., Duursma, R., Dymova, O., E-Vojtkó, A., Eckstein, R.L., Ejtehadi, H., Elser, J., Emilio, T., Engemann, K., Erfanian, M.B., Erfmeier, A., Esquivel-Muelbert, A., Esser, G., Estiarte, M., Domingues, T.F., Fagan, W.F., Fagúndez, J., Falster, D.S., Fan, Y., Fang, J., Farris, E., Fazlioglu, F., Feng, Y., Fernandez-Mendez, F., Ferrara, C., Ferreira, J., Fidelis, A., Finegan, B., Firn, J., Flowers, T.J., Flynn, D.F.B., Fontana, V., Forey, E., Forgiarini, C., François, L., Frangipani, M., Frank, D., Frenette-Dussault, C., Freschet, G.T., Fry, E.L., Fyllas, N.M., Mazzochini, G.G., Gachet, S., Gallagher, R., Ganade, G., Ganga, F., García-Palacios, P.,

Gargaglione, V., Garnier, E., Garrido, J.L., de Gasper, A.L., Gea-Izquierdo, G., Gibson, D., Gillison, A.N., Giroldo, A., Glasenhardt, M.C., Gleason, S., Gliesch, M., Goldberg, E., Gödel, B., Gonzalez-Akre, E., Gonzalez-Andujar, J.L., González-Melo, A., González-Robles, A., Graae, B.J., Granda, E., Graves, S., Green, W.A., Gregor, T., Gross, N., Guerin, G.R., Günther, A., Gutiérrez, A.G., Haddock, L., Haines, A., Hall, J., Hambuckers, A., Han, W., Harrison, S.P., Hattingh, W., Hawes, J.E., He, T., He, P., Heberling, J.M., Helm, A., Hempel, S., Hentschel, J., Hérault, B., Hereş, A.M., Herz, K., Heuertz, M., Hickler, T., Hietz, P., Higuchi, P., Hipp, A.L., Hiron, A., Hock, M., Hogan, J.A., Holl, K., Honnay, O., Hornstein, D., Hou, E., Hough-Snee, N., Hovstad, K.A., Ichie, T., Igić, B., Illa, E., Isaac, M., Ishihara, M., Ivanov, L., Ivanova, L., Iversen, C.M., Izquierdo, J., Jackson, R.B., Jackson, B., Jactel, H., Jagodzinski, A.M., Jandt, U., Jansen, S., Jenkins, T., Jentsch, A., Jespersen, J.R.P., Jiang, G.F., Johansen, J.L., Johnson, D., Jokela, E.J., Joly, C.A., Jordan, G.J., Joseph, G.S., Junaedi, D., Junker, R.R., Justes, E., Kabzems, R., Kane, J., Kaplan, Z., Kattenborn, T., Kavelenova, L., Kearsley, E., Kempel, A., Kenzo, T., Kerkhoff, A., Khalil, M.I., Kinlock, N.L., Kissling, W.D., Kitajima, K., Kitzberger, T., Kjølner, R., Klein, T., Kleyer, M., Klimešová, J., Klipel, J., Kloeppe, B., Klotz, S., Knops, J.M.H., Kohyama, T., Koike, F., Kollmann, J., Komac, B., Komatsu, K., König, C., Kraft, N.J.B., Kramer, K., Kreft, H., Kühn, I., Kumarathunge, D., Kuppler, J., Kurokawa, H., Kurosawa, Y., Kuyah, S., Laclau, J.P., Lafleur, B., Lallai, E., Lamb, E., Lamprecht, A., Larkin, D.J., Laughlin, D., Le Bagousse-Pinguet, Y., le Maire, G., le Roux, P.C., le Roux, E., Lee, T., Lens, F., Lewis, S.L., Lhotsky, B., Li, Y., Li, X., Lichstein, J.W., Liebergesell, M., Lim, J.Y., Lin, Y.S., Linares, J.C., Liu, C., Liu, D., Liu, U., Livingstone, S., Llusà, J., Lohbeck, M., López-García, Á., Lopez-Gonzalez, G., Lososová, Z., Louault, F., Lukács, B.A., Lukeš, P., Luo, Y., Lussu, M., Ma, S., Maciel Rabelo Pereira, C., Mack, M., Maire, V., Mäkelä, A., Mäkinen, H., Malhado, A.C.M., Mallik, A., Manning, P., Manzoni, S., Marchetti, Z., Marchino, L., Marcilio-Silva, V., Marcon, E., Marignani, M., Markesteijn, L., Martin, A., Martínez-Garza, C., Martínez-Vilalta, J., Mašková, T., Mason, K., Mason, N., Massad, T.J., Masse, J., Mayrose, I., McCarthy, J., McCormack, M.L., McCulloh, K., McFadden, I.R., McGill, B.J., McPartland, M.Y., Medeiros, J.S., Medlyn, B., Meerts, P., Mehrabi, Z., Meir, P., Melo, F.P.L., Mencuccini, M., Meredieu, C., Messier, J., Mészáros, I., Metsaranta, J., Michaletz, S.T., Michelaki, C., Migalina, S., Milla, R., Miller, J.E.D., Minden, V., Ming, R., Mokany, K., Moles, A.T., Molnár, A., Molofsky, J., Molz, M., Montgomery, R.A., Monty, A., Moravcová, L., Moreno-Martínez, A., Moretti, M., Mori, A.S., Mori, S., Morris, D., Morrison, J., Mucina, L., Mueller, S., Muir, C.D., Müller, S.C., Munoz, F., Myers-Smith, I.H., Myser, R.W., Nagano, M., Naidu, S., Narayanan, A., Natesan, B., Negoita, L., Nelson, A.S., Neuschulz, E.L., Ni, J., Niedrist, G., Nieto, J., Niinemets, Ü., Nolan, R., Nottebrock, H., Nouvellon, Y., Novakovskiy, A., Nystuen, K.O., O'Grady, A., O'Hara, K., O'Reilly-Nugent, A., Oakley, S., Oberhuber, W., Ohtsuka, T., Oliveira, R., Öllerer, K., Olson, M.E., Onipchenko, V., Onoda, Y., Onstein, R.E., Ordonez, J.C., Osada, N., Ostonen, I., Ottaviani, G., Otto, S., Overbeck, G.E., Ozinga, W.A., Pahl, A.T., Paine, C.E.T., Pakeman, R.J., Papageorgiou, A.C., Parfionova, E., Pärtel, M., Patacca, M., Paula, S., Paule, J., Pauli, H., Pausas, J.G., Peco, B., Penuelas, J., Perea, A., Peri, P.L., Petisco-Souza, A.C., Petraglia, A., Petritan, A.M., Phillips, O.L., Pierce, S., Pillar, V.D., Pisek, J., Pomogaybin, A., Poorter, H., Portsmouth, A., Poschlod, P., Potvin, C., Pounds, D., Powell, A.S., Power, S.A., Prinzing, A., Puglielli, G., Pyšek, P., Raevel, V., Rammig, A., Ransijn, J., Ray, C.A., Reich, P.B., Reichstein, M., Reid, D.E.B., Réjou-Méchain, M., de Dios, V.R., Ribeiro, S., Richardson, S., Riibak, K., Rillig, M.C., Riviera, F., Robert, E.M.R., Roberts, S., Robroek, B., Roddy, A., Rodrigues, A.V., Rogers, A., Rollinson, E., Rolo, V., Römermann, C., Ronzhina, D., Roscher, C., Rosell, J.A.,

Rosenfield, M.F., Rossi, C., Roy, D.B., Royer-Tardif, S., Rüger, N., Ruiz-Peinado, R., Rumpf, S.B., Rusch, G.M., Ryo, M., Sack, L., Saldaña, A., Salgado-Negret, B., Salguero-Gomez, R., Santa-Regina, I., Santacruz-García, A.C., Santos, J., Sardans, J., Schamp, B., Scherer-Lorenzen, M., Schleuning, M., Schmid, B., Schmidt, M., Schmitt, S., Schneider, J. V., Schowanek, S.D., Schrader, J., Schrodt, F., Schuldt, B., Schurr, F., Selaya Garvizu, G., Semchenko, M., Seymour, C., Sfair, J.C., Sharpe, J.M., Sheppard, C.S., Sheremetiev, S., Shiodera, S., Shipley, B., Shovon, T.A., Siebenkäs, A., Sierra, C., Silva, V., Silva, M., Sitzia, T., Sjöman, H., Slot, M., Smith, N.G., Sodhi, D., Soltis, P., Soltis, D., Somers, B., Sonnier, G., Sørensen, M.V., Sosinski, E.E., Soudzilovskaia, N.A., Souza, A.F., Spasojevic, M., Sperandii, M.G., Stan, A.B., Stegen, J., Steinbauer, K., Stephan, J.G., Sterck, F., Stojanovic, D.B., Strydom, T., Suarez, M.L., Svenning, J.C., Svitková, I., Svitok, M., Svoboda, M., Swaine, E., Swenson, N., Tabarelli, M., Takagi, K., Tappeiner, U., Tarifa, R., Tauougourdeau, S., Tavsanoğlu, C., te Beest, M., Tedersoo, L., Thiffault, N., Thom, D., Thomas, E., Thompson, K., Thornton, P.E., Thuiller, W., Tichý, L., Tissue, D., Tjoelker, M.G., Tng, D.Y.P., Tobias, J., Török, P., Tarin, T., Torres-Ruiz, J.M., Tóthmérész, B., Treurnicht, M., Trivellone, V., Trolliet, F., Trotsiuk, V., Tsakalos, J.L., Tsiripidis, I., Tysklind, N., Umehara, T., Usoltsev, V., Vadeboncoeur, M., Vaezi, J., Valladares, F., Vamosi, J., van Bodegom, P.M., van Breugel, M., Van Cleemput, E., van de Weg, M., van der Merwe, S., van der Plas, F., van der Sande, M.T., van Kleunen, M., Van Meerbeek, K., Vanderwel, M., Vanselow, K.A., Vårhammar, A., Varone, L., Vasquez Valderrama, M.Y., Vassilev, K., Vellend, M., Veneklaas, E.J., Verbeeck, H., Verheyen, K., Vibrans, A., Vieira, I., Villacís, J., Violle, C., Vivek, P., Wagner, K., Waldram, M., Waldron, A., Walker, A.P., Waller, M., Walther, G., Wang, H., Wang, F., Wang, W., Watkins, H., Watkins, J., Weber, U., Weedon, J.T., Wei, L., Weigelt, P., Weiher, E., Wells, A.W., Wellstein, C., Wenk, E., Westoby, M., Westwood, A., White, P.J., Whitten, M., Williams, M., Winkler, D.E., Winter, K., Womack, C., Wright, I.J., Wright, S.J., Wright, J., Pinho, B.X., Ximenes, F., Yamada, T., Yamaji, K., Yanai, R., Yankov, N., Yguel, B., Zanini, K.J., Zanne, A.E., Zelený, D., Zhao, Y.P., Zheng, Jingming, Zheng, Ji, Ziemińska, K., Zirbel, C.R., Zizka, G., Zo-Bi, I.C., Zotz, G., Wirth, C., 2020. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Glob. Chang. Biol.* 26, 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>

Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3, 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>

Keizer, P.J., van Tooren, B.F., During, H.J., 1985. Effects of Bryophytes on Seedling Emergence and Establishment of Short-Lived Forbs in Chalk Grassland. *J. Ecol.* 73, 493. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-30595-53>

Kelly, D.L., 2002. The regeneration of *Quercus petraea* (sessile oak) in southwest Ireland: A 25-year experimental study. *For. Ecol. Manage.* 166, 207–226. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00670-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00670-3)

Király, I., Nascimbene, J., Tinya, F., Ódor, P., 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodivers. Conserv.* 22, 209–223. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0415-y>

Kitajima, K., Fenner, M., 2000. Ecology of Seedling Regeneration, in: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. pp. 331–359.

Kohler, M., Pyttel, P., Kuehne, C., Modrow, T., Bauhus, J., 2020. On the knowns and unknowns

- of natural regeneration of silviculturally managed sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) forests—a literature review. *Ann. For. Sci.* 77, 1–19. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-00998-2>
- Kooijman, A.M., Bakker, C., 1994. The acidification capacity of wetland bryophytes as influenced by simulated clean and polluted rain. *Aquat. Bot.* 48, 133–144. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(94\)90080-9](https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)90080-9)
- Korboulewsky, N., Pérot, T., Balandier, P., Ballon, P., Barrier, R., Boscardin, Y., Richard, E.D., Dumas, Y., Ginisty, C., Gosselin, M., Korboulewsky, N., Pérot, T., Balandier, P., Ballon, P., Barrier, R., Dispositif, O., 2015. OPTMix – Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mélangée.
- Krstić, M.R., Kanjevac, B.R., Babić, V.P., 2018. Effects of extremely high temperatures on some growth parameters of sessile oak (*Quercus petraea*/Matt./Liebl.) seedlings in northeastern Serbia. *Arch. Biol. Sci.* 70, 521–529. <https://doi.org/10.2298/ABS171215013K>
- Kuang, J.J., Chesson, P., 2010. Interacting coexistence mechanisms in annual plant communities: Frequency-dependent predation and the storage effect. *Theor. Popul. Biol.* 77, 56–70. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2009.11.002>
- Kuiters, A., Slim, P., 2002. Regeneration of mixed deciduous forest in a Dutch forest-heathland, following a reduction of ungulate densities. *Biol. Conserv.* 105, 65–74. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00204-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00204-X)
- Kullman, L., 1993. Pine (*Pinus sylvestris* L.) tree-limit surveillance during recent decades, central Sweden. *Arct. Alp. Res.* 25, 24–31. <https://doi.org/10.2307/1551476>
- Kupferschmid, A.D., Bugmann, H., 2005a. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *For. Ecol. Manage.* 205, 251–265. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.008>
- Kupferschmid, A.D., Bugmann, H., 2005b. Erratum: Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest (*Forest Ecology and Management* (2005) 205 (251-265) DOI: 10.1016/j.foreco.2004.10.008). *For. Ecol. Manage.* 210, 477. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.004>
- Larsen, D.R., Metzger, M.A., Johnson, P.S., 1997. Oak regeneration and overstory density in the Missouri Ozarks. *Can. J. For. Res.* 27, 869–875. <https://doi.org/10.1139/x97-010>
- Laurent, L., Mårell, A., Korboulewsky, N., Saïd, S., Balandier, P., 2017. How does disturbance affect the intensity and importance of plant competition along resource gradients? *For. Ecol. Manage.* 391, 239–245. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.003>
- Leck, M.A., Parker, V.T., Simpson, R.L., 2008. Seedling ecology and evolution. *Seedl. Ecol. Evol.* 1–514. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511815133>
- Légaré, S., Paré, D., Bergeron, Y., 2005. Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant Soil* 275, 207–220. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-1482-6>
- Legay, M., Cordonnier, T., Dhôte, J.-F., 2008. Des forêts mélangées pour composer avec les changements climatiques. *Rev. For. Française* 60, 181–190.

<https://doi.org/10.4267/2042/18142>

- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T., Westoby, M., 2000. The evolutionary ecology of seed size., in: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI, Wallingford, pp. 31–57. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0031>
- Leonardsson, J., Löf, M., Götmark, F., 2015. Exclosures can favour natural regeneration of oak after conservation-oriented thinning in mixed forests in Sweden: A 10-year study. *For. Ecol. Manage.* 354, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.07.004>
- Lett, S., Nilsson, M.-C., Wardle, D.A., Dorrepaal, E., 2017. Bryophyte traits explain climate-warming effects on tree seedling establishment. *J. Ecol.* 105, 496–506. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12688>
- Lett, S., Teuber, L.M., Krab, E.J., Michelsen, A., Olofsson, J., Nilsson, M.C., Wardle, D.A., Dorrepaal, E., 2020. Mosses modify effects of warmer and wetter conditions on tree seedlings at the alpine treeline. *Glob. Chang. Biol.* 5754–5766. <https://doi.org/10.1111/gcb.15256>
- Lett, S., Wardle, D.A., Nilsson, M.C., Teuber, L.M., Dorrepaal, E., 2018. The role of bryophytes for tree seedling responses to winter climate change: Implications for the stress gradient hypothesis. *J. Ecol.* 106, 1142–1155. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12898>
- Liancourt, P., Corcket, E., Michalet, R., 2009. Stress tolerance abilities and competitive responses in a watering and fertilization field experiment. *J. Veg. Sci.* 16, 713–722. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02414.x>
- Ligot, G., Balandier, P., Fayolle, A., Lejeune, P., Claessens, H., 2013. Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. *For. Ecol. Manage.* 304, 391–398. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.050>
- Ligrone, R., Duckett, J.G., Renzaglia, K.S., 2000. Conducting tissues and phyletic relationships of bryophytes. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 355, 795–813. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0616>
- Lindo, Z., Gonzalez, A., 2010. The bryosphere: An integral and influential component of the Earth's biosphere. *Ecosystems* 13, 612–627. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9336-3>
- Lloret, F., Penuelas, J., Estiarte, M., 2004. Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Glob. Chang. Biol.* 10, 248–258. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00725.x>
- Löbel, S., Dengler, J., Hobohm, C., 2006. Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in dry grasslands: The effects of environment, landscape structure and competition. *Folia Geobot.* 41, 377–393. <https://doi.org/10.1007/BF02806555>
- Löbel, S., Mair, L., Lönnell, N., Schröder, B., Snäll, T., 2018. Biological traits explain bryophyte species distributions and responses to forest fragmentation and climatic variation. *J. Ecol.* 106, 1700–1713. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12930>
- Löf, M., Ammer, C., Coll, L., Drössler, L., Huth, F., Madsen, P., Wagner, S., 2018. Regeneration Patterns in Mixed-Species Stands. pp. 103–130. https://doi.org/10.1007/978-3-319-91953-9_4

- Lorimer, C.G., Chapman, J.W., Lambert, W.D., 1994. Tall Understorey Vegetation as a Factor in the Poor Development of Oak Seedlings Beneath Mature Stands. *J. Ecol.* 82, 227. <https://doi.org/10.2307/2261291>
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433–438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Loustau, D., Cochard, H., Sartore, M., Guédon, M., 1991. Utilisation d'une chambre de transpiration portable pour l'estimation de l'évapotranspiration d'un sous-bois de pin maritime à molinie (*Molinia coerulea* (L) Moench). *Ann. des Sci. For.* 48, 29–45. <https://doi.org/10.1051/forest:19910103>
- Lumley, T., S-, R., Elizabeth, A., Cynthia, C., Therneau, M.T.M., 2021. Package 'survival.'
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C.J., 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *J. Ecol.* 97, 199–205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x>
- Mägdefrau, K., 1982. Life-forms of Bryophytes, in: *Bryophyte Ecology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 45–58. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3_2
- Márialigeti, S., Németh, B., Tinya, F., Ódor, P., 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodivers. Conserv.* 18, 2223–2241. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9586-6>
- Maxwell, J.D., Rhodes, A.C., St. Clair, S.B., 2019. Human altered disturbance patterns and forest succession: impacts of competition and ungulate herbivory. *Oecologia* 189, 1061–1070. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04370-8>
- Mayer, J.J., Nelson, E.A., Wike, L.D., 2000. Selective depredation of planted hardwood seedlings by wild pigs in a wetland restoration area. *Ecol. Eng.* 15, 79–85. [https://doi.org/10.1016/S0925-8574\(99\)00074-9](https://doi.org/10.1016/S0925-8574(99)00074-9)
- Meier, M., Stöhr, D., Walde, J., Tasser, E., 2017. Influence of ungulates on the vegetation composition and diversity of mixed deciduous and coniferous mountain forest in Austria. *Eur. J. Wildl. Res.* 63, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s10344-017-1087-4>
- Mellanby, K., 1968. The Effects of some mammals and birds on regeneration of oak. *J. Appl. Ecol.* 5, 359–366.
- Michel, P., Burritt, D.J., Lee, W.G., 2011. Bryophytes display allelopathic interactions with tree species in native forest ecosystems. *Oikos* 120, 1272–1280. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.19148.x>
- Miller, G.R., Cummins, R.P., 1982. Regeneration of Scots pine *Pinus sylvestris* at a natural tree-line in the Cairngorm Mountains, Scotland. *Ecography (Cop.)* 5, 27–34. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1982.tb01014.x>
- Moles, A.T., Westoby, M., 2004. Seedling survival and seed size: A synthesis of the literature. *J. Ecol.* 92, 372–383. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00884.x>
- Morgan, J.W., 2006. Bryophyte mats inhibit germination of non-native species in burnt temperate native grassland remnants. *Biol. Invasions* 8, 159–168. <https://doi.org/10.1007/s10530-004-2881-y>

- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., Bugmann, H., 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecol. Lett.* 14, 1211–1219. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x>
- Morneau, F., Duprez, C., Hervé, J.-C., 2008. Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire forestier national. *Rev. For. Française* 3. <https://doi.org/10.4267/2042/18132>
- Murray, M.G., Illius, A.W., 2000. Vegetation modification and resource competition in grazing ungulates. *Oikos* 89, 501–508. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890309.x>
- Nakamura, T., 1992. Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan. *Ecol. Res.* 7, 155–162. <https://doi.org/10.1007/BF02348494>
- Nelson, D.R., Bartels, P.J., Fegley, S.R., 2020. Environmental correlates of tardigrade community structure in mosses and lichens in the Great Smoky Mountains National Park (Tennessee and North Carolina, USA). *Zool. J. Linn. Soc.* 188, 913–924. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz043>
- Nichols, R. V., Cromsigt, J.P.G.M., Spong, G., 2015. Using eDNA to experimentally test ungulate browsing preferences. *Springerplus* 4, 0–4. <https://doi.org/10.1186/s40064-015-1285-z>
- Niinemets, Ü., Tobias, M., 2019. Canopy leaf area index at its higher end: dissection of structural controls from leaf to canopy scales in bryophytes. *New Phytol.* 223, 118–133. <https://doi.org/10.1111/nph.15767>
- Niinemets, Ü., Valladares, F., 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecol. Monogr.* 76, 521–547. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0521:TTSDAW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2)
- Nilsson, M.-C., Steijlen, I., Zackrisson, O., 1996. Time-restricted seed regeneration of Scots pine in sites dominated by feather moss after clear-cutting. *Rev. Can. Rech. For.* 26(6), 945–953. <https://doi.org/10.1139/x26-104>
- Ódor, P., Király, I., Tinya, F., Bortignon, F., Nascimbene, J., 2013. Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *For. Ecol. Manage.* 306, 256–265. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.001>
- Ogwu, M.C., 2020. Ecological and Economic Significance of Bryophytes. pp. 54–78. <https://doi.org/10.4018/978-1-7998-1226-5.ch004>
- Ohlson, M., Økland, R.H., Nordbakken, J.F., Dahlberg, B., 2001. Fatal interactions between scots pine and sphagnum mosses in ecosystems. *Oikos* 94, 425–432. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.940305.x>
- Ohlson, M., Zackrisson, O., 1992. Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Can. J. For. Res.* 22, 1869–1877. <https://doi.org/10.1139/x92-244>
- Oleskog, G., Sahlén, K., 2000. Effects of seedbed substrate on moisture conditions and germination of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seeds in a mixed conifer stand. *New For.* 20, 119–133. <https://doi.org/10.1023/A:1006783900412>
- Otsus, M., Zobel, M., 2002. Small-scale turnover in a calcareous grassland, its pattern and components. *J. Veg. Sci.* 13, 199–206. <https://doi.org/10.1111/j.1654->

- Ovington, J.D., MacRae, C., 1960. The Growth of Seedlings of *Quercus Petraea*. *J. Ecol.* 48, 549. <https://doi.org/10.2307/2257332>
- Pacé, M., Fenton, N.J., Paré, D., Bergeron, Y., 2018. Differential effects of feather and *Sphagnum* spp. mosses on black spruce germination and growth. *For. Ecol. Manage.* 415–416, 10–18. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.020>
- Palmer, S.C., Truscott, A.-M., 2003. Browsing by deer on naturally regenerating Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and its effects on sapling growth. *For. Ecol. Manage.* 182, 31–47. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00026-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00026-4)
- Parker, W.C., Pitt, D.G., Morneault, A.E., 2009. Influence of woody and herbaceous competition on microclimate and growth of eastern white pine (*Pinus strobus* L.) seedlings planted in a central Ontario clearcut. *For. Ecol. Manage.* 258, 2013–2025. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.046>
- Parker, W.C., Watson, S.R., Cairns, D.W., 1997. The role of hair-cap mosses (*Polytrichum* spp.) in natural regeneration of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). *For. Ecol. Manage.* 92, 19–28. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03956-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03956-4)
- Pedersen, B., Hanslin, H.M., Bakken, S., 2001. Testing for positive density-dependent performance in four bryophyte species. *Ecology* 82, 70–88. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0070:TFPDDP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0070:TFPDDP]2.0.CO;2)
- Perot, T., Mårell, A., Korboulewsky, N., Seigner, V., Balandier, P., 2017. Modeling and predicting solar radiation transmittance in mixed forests at a within-stand scale from tree species basal area. *For. Ecol. Manage.* 390, 127–136. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.023>
- Peterson, L.K., Dey, D.C., Felton, A.M., Gardiner, E.S., Löf, M., 2020. Influence of canopy openness, ungulate exclosure, and low-intensity fire for improved oak regeneration in temperate Europe. *Ecol. Evol.* 10, 2626–2637. <https://doi.org/10.1002/ece3.6092>
- Ponge, J.F., André, J., Zackrisson, O., Bernier, N., Nilsson, M.C., Gallet, C., 1998. The forest regeneration puzzle: Biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics. *Bioscience* 48, 523–530. <https://doi.org/10.2307/1313314>
- Poyatos, R., Llorens, P., Piñol, J., Rubio, C., 2008. Response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.) to soil and atmospheric water deficits under Mediterranean mountain climate. *Ann. For. Sci.* 65, 306–306. <https://doi.org/10.1051/forest:2008003>
- Pretzsch, H., Steckel, M., Heym, M., Biber, P., Ammer, C., Ehbrecht, M., Bielak, K., Bravo, F., Ordóñez, C., Collet, C., Vast, F., Drössler, L., Brazaitis, G., Godvod, K., Jansons, A., de-Dios-García, J., Löf, M., Aldea, J., Korboulewsky, N., Reventlow, D.O.J., Nothdurft, A., Engel, M., Pach, M., Skrzyszewski, J., Pardos, M., Ponette, Q., Sitko, R., Fabrika, M., Svoboda, M., Černý, J., Wolff, B., Ruíz-Peinado, R., del Río, M., 2020. Stand growth and structure of mixed-species and monospecific stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) analysed along a productivity gradient through Europe. *Eur. J. For. Res.* 139, 349–367. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01233-y>

- Prévost, M., 1997. Effects of scarification on seedbed coverage and natural regeneration after a group seed-tree cutting in a black spruce (*Picea mariana*) stand. *For. Ecol. Manage.* 94, 219–231. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03955-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03955-2)
- Provendier, D., Balandier, P., 2008. Compared effects of competition by grasses (Graminoids) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). *Ann. For. Sci.* 65, 510–510. <https://doi.org/10.1051/forest:2008028>
- Pukkala, T., Kolström, T., 1992. A stochastic spatial regeneration model for *Pinus sylvestris*. *Scand. J. For. Res.* 7, 377–385. <https://doi.org/10.1080/02827589209382730>
- Pyszko, P., Plášek, V., Drozd, P., 2021. Don't eat where you sleep: unexpected diversity of food web for beetles feeding on mosses. *Insect Conserv. Divers.* 14, 325–334. <https://doi.org/10.1111/icad.12453>
- Quero, J.L., Villar, R., Marañón, T., Zamora, R., 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: Physiological and structural leaf responses. *New Phytol.* 170, 819–834. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01713.x>
- R Core Team, 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Ren, H., Ma, G., Zhang, Q., Guo, Q., Wang, J., Wang, Z., 2010. Moss is a key nurse plant for reintroduction of the endangered herb, *Primulina tabacum* Hance. *Plant Ecol.* 209, 313–320. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9754-5>
- Rice, S.K., Collins, D., Anderson, A.M., 2001. Functional significance of variation in bryophyte canopy structure. *Am. J. Bot.* 88, 1568–1576. <https://doi.org/10.2307/3558400>
- Rice, S.K., Neal, N., Mango, J., Black, K., 2011. Relationships among shoot tissue, canopy and photosynthetic characteristics in the feathermoss *Pleurozium schreberi*. *Bryologist* 114, 367–378. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-114.2.367>
- Rice, S.K., Schneider, N., 2004. Cushion size, surface roughness, and the control of water balance and carbon flux in the cushion moss *Leucobryum Glaucum* (leucobryaceae). *Am. J. Bot.* 91, 1164–1172. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.8.1164>
- Rieley, J.O., Richards, P.W., Bebbington, A.D.L., 1979. The Ecological Role of Bryophytes in a North Wales Woodland. *J. Ecol.* 67, 497. <https://doi.org/10.2307/2259109>
- Rogers, R., Johnson, P.S., 1998. Approaches to modeling natural regeneration in oak-dominated forests. *For. Ecol. Manage.* 106, 45–54. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00238-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00238-7)
- Rooney, T.P., Waller, D.M., 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *For. Ecol. Manage.* 181, 165–176. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00130-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00130-0)
- Roscher, C., Beßler, H., Oelmann, Y., Engels, C., Wilcke, W., Schulze, E.D., 2009. Resources, recruitment limitation and invader species identity determine pattern of spontaneous invasion in experimental grasslands. *J. Ecol.* 97, 32–47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01451.x>
- Ross-Davis, A.L., Frego, K.A., 2002. Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian Forest: Forest floor bryophyte community and habitat features. *Can. J. Bot.* 80, 21–33. <https://doi.org/10.1139/b01-129>

- Rosseel, Y., 2012. Lavaan: An R package for structural equation modeling. *J. Stat. Softw.* 48. <https://doi.org/10.18637/jss.v048.i02>
- Royo, A.A., Carson, W.P., 2008. Direct and indirect effects of a dense understory on tree seedling recruitment in temperate forests: Habitat-mediated predation versus competition. *Can. J. For. Res.* 38, 1634–1645. <https://doi.org/10.1139/X07-247>
- Royo, A.A., Carson, W.P., 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Can. J. For. Res.* 36, 1345–1362. <https://doi.org/10.1139/x06-025>
- Ruklani, S., Rubasinghe, S.C.K., Jayasuriya, G., 2021. A review of frameworks for using bryophytes as indicators of climate change with special emphasis on Sri Lankan bryoflora. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 28, 60425–60437. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-16588-2>
- Sáenz-Romero, C., Lamy, J.B., Ducouso, A., Musch, B., Ehrenmann, F., Delzon, S., Cavers, S., Chalupka, W., Dağdaş, S., Hansen, J.K., Lee, S.J., Liesebach, M., Rau, H.M., Psomas, A., Schneck, V., Steiner, W., Zimmermann, N.E., Kremer, A., 2017. Adaptive and plastic responses of *Quercus petraea* populations to climate across Europe. *Glob. Chang. Biol.* 23, 2831–2847. <https://doi.org/10.1111/gcb.13576>
- Samecka-Cymerman, A., Wojtuń, B., Kolon, K., Kempers, A.J., 2011. *Sanionia uncinata* (Hedw.) loeske as bioindicator of metal pollution in polar regions. *Polar Biol.* 34, 381–388. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0893-x>
- Schoener, T.W., 1974. Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* (80-). 185, 27–39. <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>
- Scott, D., Welch, D., Thurlow, M., Elston, D.A., 2000. Regeneration of *Pinus sylvestris* in a natural pinewood in NE Scotland following reduction in grazing by *Cervus elaphus*. *For. Ecol. Manage.* 130, 199–211. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00191-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00191-7)
- Sedia, E.G., Ehrenfeld, J.G., 2003. Lichens and mosses promote alternate stable plant communities in the New Jersey Pinelands. *Oikos* 100, 447–458. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12058.x>
- Shaw, M.W., 1968. Factors Affecting the Natural Regeneration of Sessile Oak (*Quercus Petraea*) in North Wales: I. A Preliminary Study of Acorn Production, Viability and Losses. *J. Ecol.* 56, 565. <https://doi.org/10.2307/2258251>
- Shimoyama, K., Hiyama, T., Fukushima, Y., Inoue, G., 2004. Controls on evapotranspiration in a west Siberian bog. *J. Geophys. Res. Atmos.* 109, 1–12. <https://doi.org/10.1029/2003jd004114>
- Shovon, T.A., Gagnon, D., Vanderwel, M.C., 2021. Boreal conifer seedling responses to experimental competition removal during summer drought. *Ecosphere* 12. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3391>
- Silvertown, J., Charlesworth, D., 2009. Introduction to plant population biology, John Wiley. ed.
- Skłodowski, J., 2020. Two directions of regeneration of post-windthrow pine stands depend on the composition of the undergrowth and the soil environment. *For. Ecol. Manage.* 461, 117950. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117950>

- Soliveres, S., Maestre, F.T., Berdugo, M., Allan, E., 2015. A missing link between facilitation and plant species coexistence: Nurses benefit generally rare species more than common ones. *J. Ecol.* 103. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12447>
- Song, G.Z.M., Yates, D.J., Doley, D., 2012. Rain forest understorey ferns facilitate tree seedling survival under animal non-trophic stress. *J. Veg. Sci.* 23, 847–857. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01398.x>
- Soudzilovskaia, N.A., Graae, B.J., Douma, J.C., Grau, O., Milbau, A., Shevtsova, A., Wolters, L., Cornelissen, J.H.C., 2011. How do bryophytes govern generative recruitment of vascular plants? *New Phytol.* 190, 1019–1031. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03644.x>
- Soudzilovskaia, N.A., van Bodegom, P.M., Cornelissen, J.H.C., 2013. Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation. *Funct. Ecol.* 27, 1442–1454. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12127>
- Spitale, D., Mair, P., Nascimbene, J., 2020. Patterns of bryophyte life-forms are predictable across land cover types. *Ecol. Indic.* 109, 105799. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105799>
- Spitzer, R., Felton, A., Landman, M., Singh, N.J., Widemo, F., Cromsigt, J.P.G.M., 2020. Fifty years of European ungulate dietary studies: a synthesis. *Oikos* 129, 1668–1680. <https://doi.org/10.1111/oik.07435>
- St. Hilaire, L.R., Leopold, D.J., 1995. Conifer seedling distribution in relation to microsite conditions in a central New York forested minerotrophic peatland. *Can. J. For. Res.* 25, 261–269. <https://doi.org/10.1139/x95-031>
- Stanton, D.E., Reeb, C., 2016. Morphogeometric approaches to non-vascular plants. *Front. Plant Sci.* 7, 1–8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00916>
- Startsev, N., Lieffers, V.J., Landhäusser, S.M., 2008. Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: Implication for forest floor development. *J. Veg. Sci.* 19, 253–260. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18367>
- Staunch, A., Redlecki, M., Wooten, J., Sleeper, J., Titus, J., 2012. Moss and Soil Substrates Interact with Moisture Level to Influence Germination by Three Wetland Tree Species. *ISRN Bot.* 2012, 1–6. <https://doi.org/10.5402/2012/456051>
- Steijlen, I., Nilsson, M.-C., Zackrisson, O., 1995. Seed regeneration of Scots pine in boreal forest stands dominated by lichen and feather moss. *Can. J. For. Res.* 25, 713–723. <https://doi.org/10.1139/x95-079>
- Stuiver, B., Wardle, D., Gundale, M., Nilsson, M.-C., 2014. The Impact of Moss Species and Biomass on the Growth of *Pinus sylvestris* Tree Seedlings at Different Precipitation Frequencies. *Forests* 5, 1931–1951. <https://doi.org/10.3390/f5081931>
- Sugita, H., Nagaike, T., 2005. Microsites for seedling establishment of subalpine conifers in a forest with moss-type undergrowth on Mt. Fuji, central Honshu, Japan. *Ecol. Res.* 20, 678–685. <https://doi.org/10.1007/s11284-005-0086-1>
- Takahashi, M., Sakai, Y., Ootomo, R., Shiozaki, M., 2000. Establishment of tree seedlings and

- water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea-Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Can. J. For. Res.* 30, 1148–1155. <https://doi.org/10.1139/x00-042>
- Thrippleton, T., Bugmann, H., Snell, R.S., 2018. Herbaceous competition and browsing may induce arrested succession in central European forests. *J. Ecol.* 106, 1120–1132. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12889>
- Thuiller, W., 2007. Biodiversity: Climate change and the ecologist. *Nature* 448, 550–552. <https://doi.org/10.1038/448550a>
- Tilman, D., 2007. Interspecific competition and multispecies coexistence, in: *Theoretical Ecology*. pp. 84–97. <https://doi.org/10.2307/4085526>
- Tilman, D., 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405, 208–211. <https://doi.org/10.1038/35012217>
- Tinya, F., Márialigeti, S., Bidló, A., Ódor, P., 2019. Environmental drivers of the forest regeneration in temperate mixed forests. *For. Ecol. Manage.* 433, 720–728. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.051>
- Tinya, F., Márialigeti, S., Király, I., Németh, B., Ódor, P., 2009. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Órség, Western Hungary. *Plant Ecol.* 204, 69–81. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9566-z>
- Tinya, F., Ódor, P., 2016. Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in an old-growth, temperate mixed forest. *For. Ecol. Manage.* 381, 84–92. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.027>
- Traser, G., Szücs, P., Winkler, D., 2006. Collembola Diversity of Moss Habitats in the Sopron Region, NW-Hungary. *Acta Silv. Lignaria Hungarica* 2, 69–80.
- Turetsky, M.R., 2003. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. *Bryologist* 106, 395–409. <https://doi.org/10.1639/05>
- Turetsky, M.R., Bond-Lamberty, B., Euskirchen, E., Talbot, J., Frohling, S., McGuire, A.D., Tuittila, E.S., 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytol.* 196, 49–67. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x>
- Vallée, M., Lebourgeois, F., Baudet, É., Saïd, S., Klein, F., 2016. Le sanglier en Europe : une menace pour la biodiversité? *Rev. For. Française* 68, 505. <https://doi.org/10.4267/2042/62398>
- Van Tooren, B.F., 1990. Effects of a bryophyte layer on the emergence of seedlings of chalk grassland species. *Acta Oecologica* 11, 155–163. <https://doi.org/19900738689>
- Vergarechea, M., Calama, R., Fortin, M., del Río, M., 2019. Climate-mediated regeneration occurrence in Mediterranean pine forests: A modeling approach. *For. Ecol. Manage.* 446, 10–19. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.023>
- Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M., Trasobares, A., 2013. Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production. *PLoS One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053530>

- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Vitasse, Y., Baumgarten, F., Zohner, C.M., Kaewthongrach, R., Fu, Y.H., Walde, M.G., Moser, B., 2021. Impact of microclimatic conditions and resource availability on spring and autumn phenology of temperate tree seedlings. *New Phytol.* 232, 537–550. <https://doi.org/10.1111/nph.17606>
- Wagner, R.G., Radosevich, S.R., 1998. Neighborhood approach for quantifying interspecific competition in coastal Oregon forests. *Ecol. Appl.* 8, 779–794. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0779:NAFQIC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0779:NAFQIC]2.0.CO;2)
- Waite, M., Sack, L., 2010. How does moss photosynthesis relate to leaf and canopy structure? Trait relationships for 10 Hawaiian species of contrasting light habitats. *New Phytol.* 185, 156–172. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03061.x>
- Wang, Q., Zhao, C., Zheng, Y., Ashiq, M.W., Wang, X., Zhou, S., Zhao, Y., Dang, H., Xu, M., 2019. Moss coverage improves the microclimates of subalpine forests: Implications of qinghai spruce recruitment in Qilian Mountains, Northwest China. *Pakistan J. Bot.* 51, 1719–1735. [https://doi.org/10.30848/PJB2019-5\(25\)](https://doi.org/10.30848/PJB2019-5(25))
- Wardle, D.A., Barker, G.M., Bonner, K.I., Nicholson, K.S., 1998. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *J. Ecol.* 86, 405–420. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00268.x>
- Weiss, M., 1998. Développement d'un algorithme de suivi de la végétation à large échelle. Université Nice Sophia Antipolis.
- Wesołowski, T., Wierzcholska, S., 2018. Tits as bryologists: patterns of bryophyte use in nests of three species cohabiting a primeval forest. *J. Ornithol.* 159, 733–745. <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1535-2>
- Wheeler, J.A., Hermanutz, L., Marino, P.M., 2011. Feathermoss seedbeds facilitate black spruce seedling recruitment in the forest-tundra ecotone (labrador, canada). *Oikos* 120, 1263–1271. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18966.x>
- Whitehead, J., Wittemann, M., Cronberg, N., 2018. Allelopathy in bryophytes - A review. *Lindbergia* 41. <https://doi.org/10.25227/linbg.01097>
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H. V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M., Stephens, P.R., 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol. Lett.* 13, 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- Wilby, A., Shachak, M., Boeken, B., 2001. Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. *Oikos* 92, 436–444. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920305.x>
- Wilkens, J.F., Wagner, S., 2021. Empirical survival model for European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in response to interactive resource gradients and (a-) biotic conditions within an experimental canopy gap study. *For. Ecol. Manage.* 499, 119627.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119627>

- Winsa, H., 1995. Influence of Rain Shelter and Site Preparation on Seedling Emergence of *Pinus sylvestris* L. after Direct Seedling. *Scand. J. For. Res.* 10, 167–175. <https://doi.org/10.1080/02827589509382881>
- Wojtuń, B., Samecka-Cymerman, A., Kolon, K., Kempers, A.J., Skrzypek, G., 2013. Metals in some dominant vascular plants, mosses, lichens, algae, and the biological soil crust in various types of terrestrial tundra, SW Spitsbergen, Norway. *Polar Biol.* 36, 1799–1809. <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1399-0>
- Woziwoda, B., Dyderski, M.K., Kobus, S., Parzych, A., Jagodziński, A.M., 2019. Natural regeneration and recruitment of native *Quercus robur* and introduced *Q. rubra* in European oak-pine mixed forests. *For. Ecol. Manage.* 449. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117473>
- Zackrisson, O., Nilsson, M., Dahlberg, A., Jäderlund, A., Jäderlund, A., 1997. Interference Mechanisms in Conifer-Ericaceae-Feathermoss Communities. *Oikos* 78, 209. <https://doi.org/10.2307/3546287>
- Zackrisson, O., Son, M.N., Steijlen, I., Hornberg, G., 1995. Regeneration Pulses and Climate-Vegetation Interactions in Nonpyrogenic Boreal Scots Pine Stands. *J. Ecol.* 83, 469–483.
- Zagidullina, A., Tikhodeyeva, M., 2006. Spatial patterns of tree regeneration and ground cover in dry Scots pine forest in Russian Karelia. *Écoscience* 13, 203–218. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-2-203.1>
- Zamfir, M., 2000. Effects of bryophytes and lichens on seedling emergence of alvar plants: Evidence from greenhouse experiments. *Oikos* 88, 603–611. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880317.x>
- Żarnowiec, J., Staniaszek-Kik, M., Chmura, D., 2021. Trait-based responses of bryophytes to the decaying logs in Central European mountain forests. *Ecol. Indic.* 126. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107671>
- Zobel, M., 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends Ecol. Evol.* 12, 266–269. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01096-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01096-3)
- Zotz, G., Kahler, H., 2007. A moss “canopy” - Small-scale differences in microclimate and physiological traits in *Tortula ruralis*. *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 202, 661–666. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.05.002>

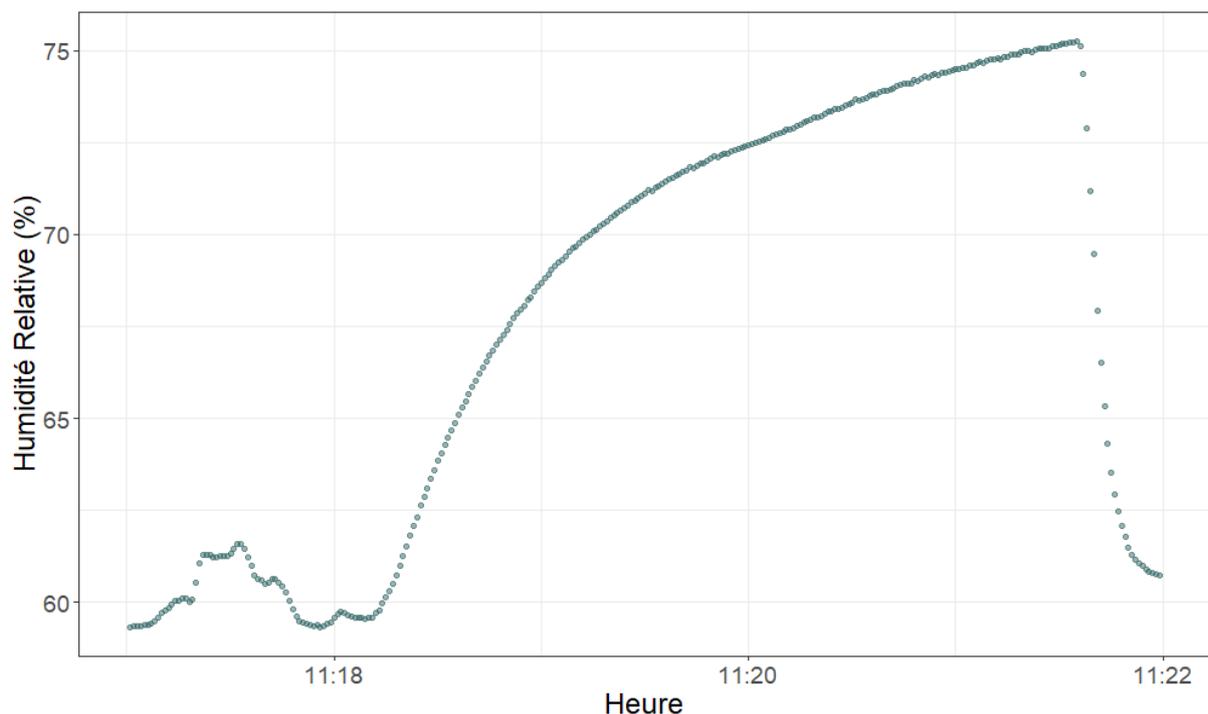
Annexe 1 : Tableau des valeurs réelles de densité (nombre de tiges, surface terrière, RDI) :

Parcelle	Placette	Année de mesure	éclaircie	Surface mesure totale	Nombre de tige par hectare	Surface terrière totale	Nombre de tiges de pin (/ha)	Surface terrière pin	Hauteur dom, Pin	RDI pin	Nombre de tiges de chêne (/ha)	Surface terrière chêne	Hauteur dom, Chêne	RDI chêne	RDI total
O108	1	2011	avant	4212,539	612,457	34,767	211,274	24,261	23,398	0,537	310,976	9,293	21,242	0,249	0,786
O108	1	2013	avant	4212,539	538,867	35,089	211,274	24,686	23,648	0,547	261,125	9,288	21,902	0,251	0,798
O108	1	2013	apres	4212,539	451,034	32,870	201,779	23,780	23,648	0,527	246,882	9,011	21,902	0,244	0,771
O108	1	2015	avant	4212,539	451,034	33,883	201,779	24,326	23,900	0,540	246,882	9,475	22,279	0,257	0,797
O108	1	2017	avant	4212,539	451,034	34,619	201,779	24,648	24,138	0,547	246,882	9,886	22,796	0,268	0,816
O108	1	2020	avant	4212,539	441,539	35,613	199,405	24,997	39,951	0,556	235,013	10,402	23,739	0,284	0,840
O57	1	2010	avant	5004,305	501,568	26,838	143,876	15,487	22,234	0,342	325,720	10,957	20,270	0,295	0,637
O57	1	2012	avant	5004,305	501,568	27,749	143,876	15,979	22,526	0,353	325,720	11,368	20,604	0,307	0,660
O57	1	2012	apres	5004,305	443,618	26,613	143,876	15,979	22,514	0,353	299,742	10,634	20,658	0,287	0,640
O57	1	2013	avant	5004,305	443,618	27,061	143,876	16,199	22,653	0,358	299,742	10,862	20,771	0,294	0,652
O57	1	2013	apres	5004,305	431,628	26,123	133,885	15,282	22,665	0,338	297,744	10,841	20,771	0,293	0,631
O57	1	2015	avant	5004,305	429,630	27,030	133,885	15,786	22,760	0,350	295,745	11,244	20,371	0,305	0,655
O57	1	2017	avant	5004,305	425,634	27,870	133,885	16,290	22,822	0,362	291,749	11,580	19,918	0,314	0,676
O57	1	2020	avant	5004,305	417,640	28,623	131,886	16,652	23,146	0,370	273,764	11,373	133,493	0,309	0,680
O57	2	2011	avant	5000,224	469,979	24,833	93,996	11,126	22,385	0,247	329,985	12,603	19,933	0,341	0,588
O57	2	2012	avant	5000,224	469,979	25,352	93,996	11,396	22,560	0,253	329,985	12,832	20,091	0,348	0,601
O57	2	2012	apres	5000,224	285,987	19,500	91,996	11,238	22,417	0,250	193,991	8,262	19,987	0,225	0,475
O57	2	2013	avant	5000,224	285,987	19,961	91,996	11,460	22,584	0,255	193,991	8,502	20,179	0,232	0,487
O57	2	2013	apres	5000,224	275,988	19,000	81,996	10,498	22,577	0,234	193,991	8,502	20,134	0,232	0,466
O57	2	2015	avant	5000,224	275,988	19,893	81,996	10,981	22,718	0,245	193,991	8,913	19,953	0,244	0,489
O57	2	2017	avant	5000,224	275,988	20,789	81,996	11,495	22,889	0,257	193,991	9,294	19,732	0,255	0,512
O57	2	2017	apres	5000,224	181,992	15,509	59,997	8,698	22,738	0,195	121,995	6,812	19,690	0,188	0,383
O57	2	2020	avant	5000,224	179,992	16,469	57,997	8,970	23,226	0,202	117,995	7,305	90,961	0,203	0,404

Annexe 2 : Mesures d'évaporation sur les tapis de bryophyte et sur le sol nu enregistrées grâce à la chambre de transpiration

Les mesures d'évaporation sont réalisées en mesurant l'humidité relative dans la chambre de transpiration pendant environ deux minutes (*Figure 39*). Le taux d'accroissement de la température ($^{\circ}\text{K.s}^{-1}$) est calculé par la différence de températures entre les premières mesures de températures enregistrées et les températures enregistrées au plateau, atteint en environ deux minutes, divisé par la durée en secondes.

Ces mesures ont été réalisées pour toutes les surfaces suivies sur les trois parcelles (*Figure 40*) pour quatre sessions de mesures (juillet, août, septembre et octobre).



*Figure 39 - Exemple d'une mesure d'évaporation avec la chambre de transpiration sur une surface de bryophyte le 17 juillet 2020 sur la placette 108_1 (densité forte). Ici l'exemple d'un tapis de *Scleropodium purum*.*

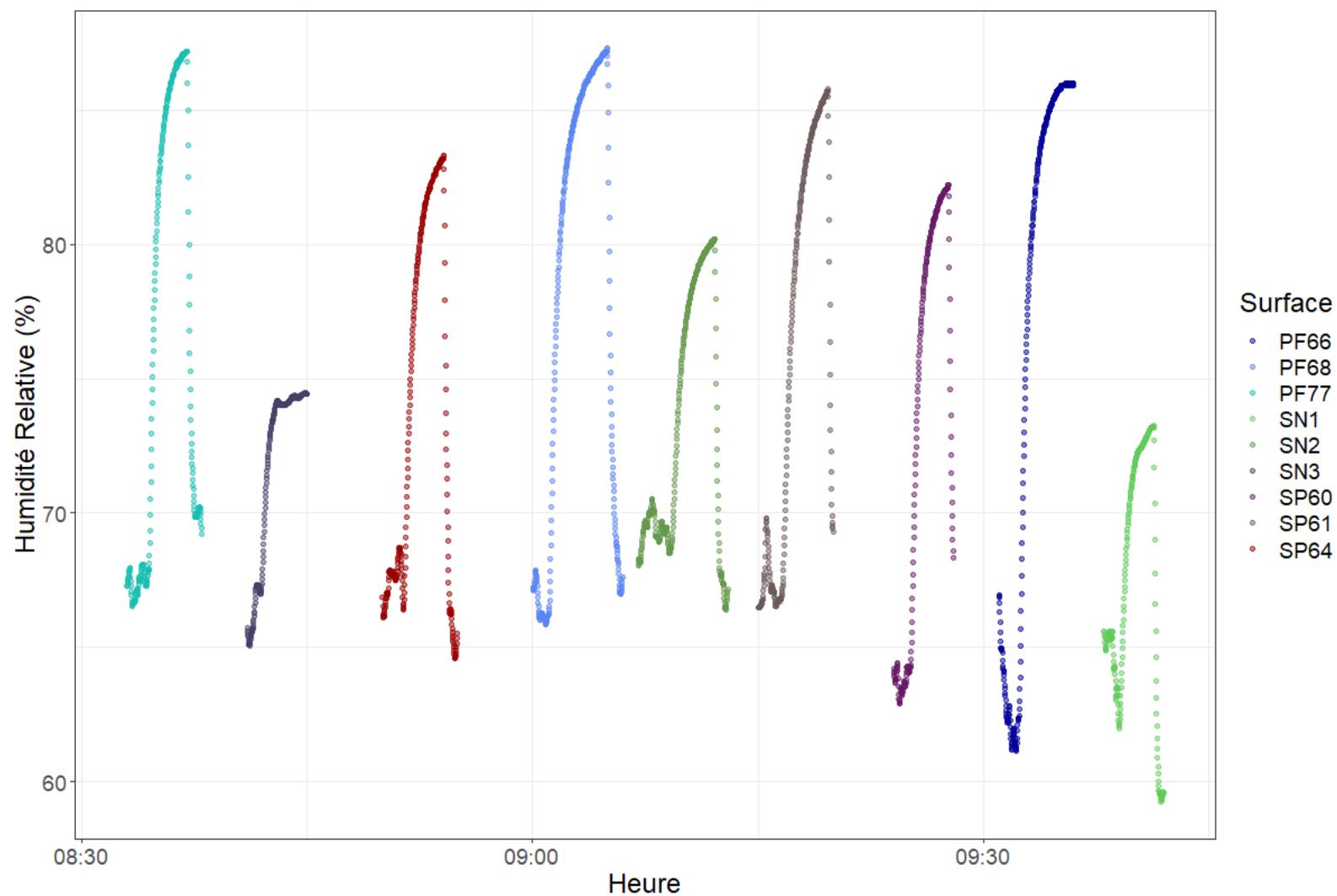


Figure 40 - Exemple d'un enregistrement d'évaporation pour l'ensemble des substrats étudiés sur la placette 57_1 (densité moyenne), le 17 juillet 2020. PF = Polytrichum formosum ; SP = Scleropodium purum ; SN = Sol nu.

Annexe 3 : étalonnage des capteurs de lumière

Les capteurs de lumière (PAR, Solems) utilisés dans le chapitre 3 ont tous été étalonnés pendant l'été 2020. Les données utilisées dans la chapitre 3 ont été corrigées par le coefficient de correction (*Tableau 16*).

Tableau 16 - Coefficients de conversion (k) à appliquer aux capteurs PAR SOLEMS pour obtenir la quantité de photon par unité de surface et de temps ($\mu\text{mol.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$). Nb obs. : nombre d'enregistrements utilisé pour la régression. k : coefficient de conversion. σk : erreur standard associée au coefficient k . $\sigma \text{ res.}$: écart-type résiduel de la régression. $R2 \text{ aj.}$: $R2$ ajusté.

id_capteur	nb obs.	k ($\mu\text{mol.s}^{-1}.\text{m}^{-2} / \text{mV}$)	σk ($\mu\text{mol.s}^{-1}.\text{m}^{-2} / \text{mV}$)	$\sigma \text{ res.}$ ($\mu\text{mol.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$)	$R2 \text{ aj.}$
1	337	39.0596253	0.12034182	65.7088757	0.99681122
2	337	38.3414345	0.10365781	57.6803716	0.99754285
3	336	36.4990392	0.09306184	54.4057486	0.99782041
4	337	35.7684129	0.10877082	64.8583763	0.99689324
7	337	35.1311753	0.11485321	69.7106329	0.996411
9	337	36.2523673	0.10402828	61.2127794	0.99723268
10	325	35.6635149	0.09511925	56.9074208	0.9976934
11	335	36.9101902	0.09864414	57.020972	0.99761296
12	337	38.1398634	0.10487672	58.6645829	0.99745828
13	337	36.8808692	0.10383928	60.0634025	0.99733562
14	337	35.8409977	0.10608412	63.1333809	0.9970563
15	337	37.6005192	0.09665252	54.8485012	0.9977782
17	336	34.6698469	0.10143222	62.4064139	0.99713223
18	168	34.8212294	0.14642979	63.2953754	0.9970379
19	337	35.0439078	0.09329681	56.8021497	0.9976171
21	168	35.5088267	0.26637272	112.550968	0.99063401

Annexe 4 : analyse des eaux

Rapport d'analyse des eaux : Eau « Carrefour de la Résistance » - ECR ; « Eau Grande Mare » - EGM

Eau Puits du Loup » - EPL

Réception des échantillons le 6 juin à 12h00 – échantillons décongelés.

A leur arrivée au laboratoire, les échantillons ont été filtrés sur filtre Whatman (porosité 2,5 µm) puis séparés en 3 fractions (A, B, C). Les fractions B et C sont stockées au congélateur (-20°C), les fractions A sont stockées à +4°C en vue de leur analyse.

Analyse des eaux : analyse par ICP-OES

Pour chaque analyte, 2 longueurs d'ondes ont été choisies :

Mg : 279.553 nm, 280.270 nm en mode

radial Ca : 393.368 nm, 396.847 nm en

mode radial Zn : 213.856 nm, 202.548 nm

en mode axial Pb : 220.353 nm, 216.699

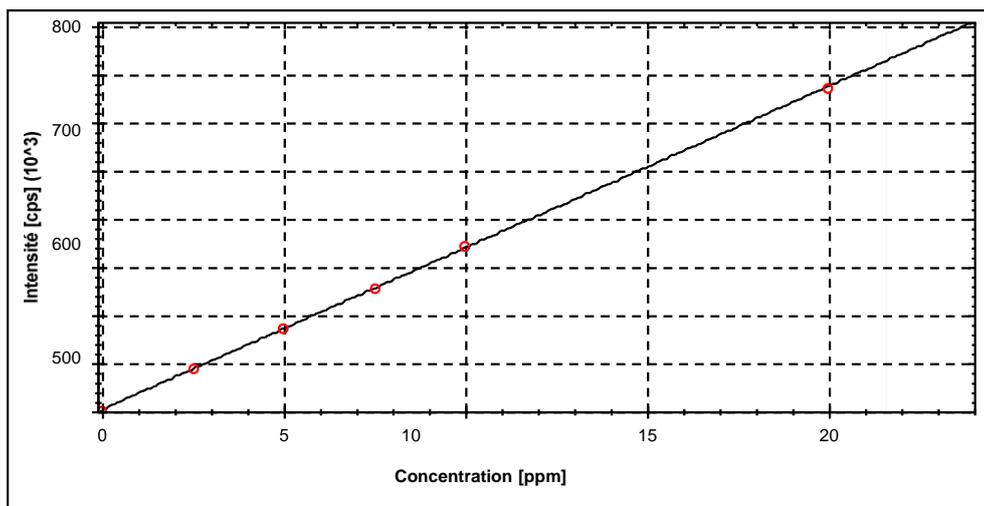
nm en mode axial

Pour chaque longueur d'onde, la mesure a été réalisée 3 fois.

Une gamme de calibration multi-élémentaire est réalisée à partir de 5 solutions standards (solutions étalons standards à 1000 ppm et dilutions dans HNO₃ 0,2% v/v).

Standard N°	1	2	3	4	5
[Mg ²⁺] ppm	0.25	0.5	1	2	3
[Ca ²⁺] ppm	2.5	5	7.5	10	20
[Zn ²⁺] ppm	0.025	0.05	0.1	0.3	0.5
[Pb ²⁺] ppm	0.001	0.003	0.005	0.008	0.01

Les droites de calibrations ont été établies pour chaque analyte à chacune des longueurs d'onde (exemple ci-dessous : droite de calibration du Ca²⁺, à 396.847 nm ; équation de droite $f(x) = b \cdot x + a$, $a = 3471.6$, $b = 33556$, $R^2 = 1$)



Les résultats obtenus pour les eaux sont les suivants (avant analyse, les eaux sont filtrées sur filtre seringue (filtre Millex, porosité 0,45 μm) :

Eau	[Mg ²⁺] ppm	[Ca ²⁺] ppm	[Zn ²⁺] ppm	[Pb ²⁺] ppm
ECR	2,305	8,442	3,298	0,002
EGM	2,296	8,397	3,309	0,002
EPL	1,757	23,432	0	0,001

Dr. Laurent Mignot
 Maître de Conférences
Laboratoire Ecodiv
 URA IRSTEA / EA 1293 - FR CNRS 3730 SCALE
 UFR Sciences et Techniques, Université de Rouen
 76821 Mont Saint Aignan cedex - France

+33 (0) 2 35 14 71 75
 +33 (0) 2 35 14 21 17
 Port: 06 78 32 51 89

✉ laurent.mignot@univ-rouen.fr
<http://ecodiv.univ-rouen.fr>




Annexe 5 : étalonnage sondes d'humidité

Tableau 17 - L'étalonnage des sondes d'humidité a été réalisé en mars 2021 avant l'expérimentation en serre. X étant l'humidité indiquée par la sonde. Toutes les valeurs du chapitre 4 ont été corrigées.

Sonde	Equation polynomiale
1	$3.06863X^2+0.21606X$
2	$2.9286X^2 +0,2944X$
3	$3.22185X^2+0,20818X$
4	$4.31967X^2-0,08302X$
5	$1.00235X^2+0,75504X$
6	$3,13209X^2+0,26243X$
7	$2,45937X^2+0,39174X$
8	$2,59666X^2+0,17912X$
9	$2,04268X^2+0,37792X$
10	$2,09546X^2+0,31618X$
35	$3,42699X^2+0,04870X$
36	$3,10351X^2+0,20870X$
11	$3,19719X^2+0,14456X$
12	$2,71659X^2+0,25126X$
13	$4,46236X^2-0,20408X$
14	$6,85186X^2-0,72530X$
15	$2,14552X^2+0,29946$
16	$3,13209X^2+0,26243X$
17	$4,82550X^2-0,22552X$
18	$5,92353X^2-0,49025X$
19	$2,04268X^2+0,37792X$
20	$3,50733X^2+0,09008X$
21	$2,57199X^2+0,24605X$
22	$2,14740X^2+0,35670X$
23	$1,69360X^2+0,68470X$
24	$2,66486X^2+0,40882X$
25	$2,39122X^2+0,39869X$
26	$2,73019X^2+0,48902X$
27	$3,91950X^2+0,16568X$
19A	$3,01008X^2+0,50491X$
29	$1,29671X^2+0,75074X$
27A	$3,25616X^2+0,22336X$
31	$2,55198X^2+0,25550X$
32	$2,54658X^2+0,34278X$
33	$0,79695X^2+0,92916X$
34	$3,43960X^2+0,03382X$
37	$3,25386X^2+0,14728X$
38	$2,96832X^2+0,13572X$
39	$3,6151X^2+0,2158X$
40	$2,07555X^2+0,28484X$

Effets des bryophytes sur les microsites de régénération forestière en climat tempéré : implications pour la régénération naturelle de *Pinus sylvestris* et *Quercus petraea* en forêt mélangée

Résumé : L'ensemble des conditions environnementales nécessaires à la régénération forestière naturelle constitue un microsite favorable pour la germination des graines et la croissance des semis. Parmi ces microsites, les bryophytes terricoles représentent un support important, présent dans la quasi-totalité des écosystèmes. De plus, les bryophytes ont un rôle important sur le recrutement de certaines plantes vasculaires dans les forêts tempérées. Les bryophytes terricoles, par l'expression de certains traits morphologiques comme la densité ou l'épaisseur du tapis, peuvent modifier les microsites de régénération en modulant les températures, l'humidité et l'accès aux nutriments du sol (théorie des filtres). Cependant, les interactions entre la régénération forestière arborée et les bryophytes restent méconnues. Afin de mieux comprendre les interactions entre les bryophytes et la régénération, nous avons étudié les effets généraux des strates de végétation et des bryophytes sur la régénération forestière naturelle dans un système causal (Modèle d'Équations Structurelles) sur un réseau national de placettes d'observation. Dans un deuxième temps, nous avons réalisé un suivi de régénération en forêt mélangée sur un réseau régional de placettes expérimentales pour identifier les effets des bryophytes sur la croissance et la survie des semis de chêne sessile (*Quercus petraea*) et pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Nous avons également essayé d'évaluer les effets de deux espèces de bryophytes fonctionnellement différentes sur les conditions abiotiques du microsite en réalisant des suivis de température, d'humidité et de lumière in situ. Enfin, nous avons réalisé une expérimentation en conditions semi-contrôlées en serre pour suivre la germination et la croissance du chêne et du pin sur des tapis de bryophytes ainsi que sur le sol nu, en fonction de deux humidités atmosphériques et de deux humidités édaphiques. Nous montrons et discutons qu'en fonction de leurs traits fonctionnels, les différentes espèces de bryophytes n'ont pas le même effet sur l'installation, la croissance ou le taux de survie des semis. Les bryophytes peuvent avoir un effet de barrière physique mais jouent également un rôle sur l'humidité dans les microsites de régénération. Les bryophytes terricoles filtreraient différentes espèces arborées notamment selon la taille de leur graine.

Mots clés : bryophytes terricoles, régénération, semis, assemblage des communautés, chêne sessile, pin sylvestre.

Effects of bryophytes on forest regeneration microsites in temperate climate: implications for natural regeneration of *Pinus sylvestris* and *Quercus petraea* in mixed forest

Summary: All the environmental conditions necessary for natural forest regeneration constitute a favorable microsite for seed germination and seedling growth. Among these microsites, terricolous bryophytes represent an important support, present in almost all ecosystems. In addition, bryophytes have an important role in the recruitment of certain vascular plants in temperate forests. Terricolous bryophytes, through the expression of certain morphological traits such as density or mat thickness, can modify regeneration microsites by modulating soil temperatures; moisture and access to nutrients (filter theory). However, the interactions between tree forest regeneration and bryophytes remain poorly understood. In order to understand the interactions between bryophytes and regeneration, we studied the general effects of vegetation strata and bryophytes on natural forest regeneration in a causal system (Structural Equation Modelling) on a national network of observation plots. In a second step, we conducted a regeneration monitoring in mixed forest on a regional network of experimental plots to identify the effects of bryophytes on the growth and survival of sessile oak (*Quercus petraea*) and Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings. We also tried to evaluate the effects of two functionally different bryophyte species on the abiotic conditions of the microsite by monitoring temperature, humidity and light in situ. Finally, we conducted a semi-controlled greenhouse experiment to monitor germination and growth of oak and pine on bryophyte mats as well as on bare soil as a function of two atmospheric and two edaphic humidities. We show and discuss that, depending on their functional traits; different bryophyte species do not have the same effect on seedling establishment, growth, or survival rates. Bryophytes may have a physical barrier effect but also play a role on moisture in regeneration microsites. Terricolous bryophytes would filter out different tree species depending on their seed size.

Keywords: terricolous bryophytes, regeneration, seedlings, community assembly, sessile oak, Scots pine.