NNT : 2020AGPT0004

Doctorat AgroParisTech

T H È S E

pour obtenir le grade de docteur délivré par

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

(AgroParisTech)

Spécialité : Biologie et écologie des forêts et des agrosystèmes

présentée et soutenue publiquement par

Lucie DIETZ

le 18 décembre 2020

Dynamique spontanée post-tempête de la végétation forestière en contexte de changement climatique

Directeur de thèse : **Jean-Claude GEGOUT**
Co-directrice de thèse : **Catherine COLLET**

Jury

M. Quentin PONETTE, Professeur, Université catholique de Louvain	Président
M. Philippe BALANDIER, Directeur de recherche, INRAE Clermont-Ferrand	Rapporteur & Examinateur
M. Guillaume DECOCQ, Professeur, Université de Picardie Jules Verne	Rapporteur & Examinateur
Mme Meriem FOURNIER, IGPEF, INRAE Centre Grand Est - Nancy	Examinatrice
Mme Claudine RICHTER, Ingénieur, Office National des Forêts	Examinatrice
M. Jean-Claude GEGOUT, Professeur, AgroParisTech	Directeur de thèse
Mme Catherine COLLET, Chargée de recherche, INRAE Champenoux	Co-directrice de thèse
M. Jean-Luc DUPOUEY, Directeur de recherche, INRAE Champenoux	Co-encadrant & Examinateur

AgroParisTech
UMR Silva
14 rue Girardet - CS 14216 - 54042 Nancy Cedex - France

Dynamique spontanée post-tempête de la végétation forestière en contexte de changement climatique

Spontaneous post-storm dynamics of forest vegetation in the context of climate change

REMERCIEMENTS

Je souhaite remercier mon directeur de thèse, Jean-Claude Gégout, pour avoir initié ce projet et accordé sa confiance à une jeune ingénieure agronome qui ne connaissait pas grand-chose au monde forestier. Je remercie également ma co-directrice de thèse, Catherine Collet, pour son suivi, sa rapidité et son efficacité, en particuliers au cours des derniers mois qui furent intenses et où son aide m'a été précieuse. Merci à Jean-Luc Dupouey pour son accompagnement, ses discussions et suggestions toujours pertinentes. Enfin, je remercie Éric Lacombe pour avoir mené le volet opérationnel du projet, qui fut un enrichissement aussi bien pour la thèse que pour mes compétences en gestion forestière.

Merci aux membres du jury, par ordre alphabétique, Philippe Balandier, Guillaume Decocq, Meriem Fournier, Quentin Ponette et Claudine Richter d'avoir accepté d'évaluer et de discuter de mon travail.

Un grand merci à Lisa Laurent pour son dynamisme, sa motivation et son aide tout au long de mon parcours de doctorante. Nous nous souviendrons longtemps de ces protocoles à rallonges, qui se ressemblent mais pas vraiment, de ces bases de données si bien organisées et classifiées, qui nous auront donné du fil à retordre jusqu'à la toute dernière ligne droite.

Merci à toutes les personnes qui ont participé à la prise de mesures sur le terrain, Erwin, Sophie, Cécile, Etienne, Rémi, Jean-Baptiste, Inès, Sylvain, Agathe, Laetitia, Marion, Aimé, Anouchka, Baptiste, Florian, Vincent et Daniel. Sans votre motivation et votre bonne humeur face aux intempéries, et non je ne parle pas de tempêtes, ces nombreux mois en forêt n'auraient pas été les mêmes. Je remercie en particulier Etienne et Jean-Baptiste pour la chanson "Post-tempête", promis je ne la diffuserai pas… Quoique ?

Merci à mes collègues et amis doctorants Adrien, Soline, Clara, Lise, Miguel, Sandrine, Antoine, Baptiste et Nathalie pour avoir partagé cette aventure. Ce sont de belles rencontres qui ont illuminé la grisaille nancéienne. En particulier, Antoine et Baptiste, je vous remercie pour nos petites conversations privées, riches en tout point de vue, qui m'ont toujours donné le sourire. Merci à Nathalie, ma colocataire de bureau cette dernière année, pour ta bonne humeur et tes discussions toujours croustillantes.

Merci à Kurt, expatrié néo-zélandais, pour avoir pris le temps de relire de nombreuses fois mes travaux en anglais. Je te remercie encore plus pour m'avoir offert l'opportunité de visiter ton si beau pays.

Merci aussi à Michel, mon papa, et Charlotte pour leur écoute et soutien sur un monde qui leur était jusqu'alors inconnu. Merci aussi à Germaine pour m'avoir appris la patience et la vulgarisation scientifique.

Je tiens en particulier à remercier Marie-France, ma maman, qui, en plus de m'avoir largement poussé à me lancer dans cette aventure scientifique, a réussi à m'accompagner, me conseiller et

m'aider tout au long de ces trois années, ou plutôt de ces vingt-six années. Merci pour nos discussions, pardon débats (!), sur d'innombrables thématiques, pour ton écoute attentive, et surtout pour tes relectures (très) nombreuses. Quelle chance d'avoir une maman capable de relire mes travaux jusqu'au doctorat !

Comment ne pas remercier ensuite Manon et Silène, collègues, colocataires mais surtout amies, pour avoir partagé cette aventure ensemble. Ce ne fut pas évident tous les jours, mais nous l'avons fait ! Merci à toi Silène pour avoir initié nos petites séances hebdomadaires de yoga, et oui, je peux (presque) toucher mes pieds maintenant… Merci pour ton écoute et tes conseils, je suis heureuse d'avoir pu partager ces moments de vie de doctorantes avec toi. Manon, merci pour nos longues conversations sur de multiples sujets, pour ton aide, tes conseils et ta présence malgré les quelques kilomètres qui nous séparent. Ces trois années, que dis-je ces dix années, n'auraient pas été les mêmes sans ton soutien et ton humour inébranlable. Te remercier pour tout le bonheur que tu m'as apporté en si peu de lignes est une tâche bien compliquée… Je sais que le doctorat ne sera pas la dernière aventure de Manon et Lucie, il nous en reste, je l'espère, beaucoup à vivre.

Comment ne pas remercier Naboo pour toutes ces insomnies et pour m'avoir rappelé à de nombreuses reprises que les tracas d'un doctorant sont bien peu de choses face à une gamelle de croquettes vide.

Enfin, merci à Jonathan pour avoir supporté mes allers-retours quotidiens entre le bureau 202 et le bureau 204, pour nos discussions apaisantes et ton pragmatisme à toute épreuve face à la montagne russe émotionnelle que je suis. Ce projet de thèse m'aura permis d'explorer un nouveau monde, où la plus belle découverte restera sans doute notre rencontre.

AVANT-PROPOS

Cette étude a été réalisée dans le cadre de la formation complémentaire par la recherche financée par Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation pour les ingénieurs de l'agriculture et de l'environnement. Elle a été menée au sein du laboratoire SILVA (UMR 1434), une unité mixte de recherche AgroParisTech, INRAE et Université de Lorraine.

L'encadrement scientifique et l'appui technique ont été assurés par deux équipes du laboratoire SILVA : ForeSTree « Forest, Stand, Tree » et EcoSILVA « Ecologie des Forêts et des Ecosystèmes peu anthropisés ».

Le document présenté est sous le format d'une thèse sur articles, avec des chapitres rédigés en français (introduction, cadre scientifique et objectifs, méthodologie générale, article [1], discussion générale et perspectives) et des chapitres rédigés en anglais (article [2] et article [3]). Les résultats sont rédigés sous le format d'articles scientifiques, ce sont des chapitres qui peuvent se lire indépendamment les uns par rapport aux autres.

RESUME

Dans un contexte où les perturbations sont prédites plus sévères et/ou plus fréquentes, le choix des itinéraires sylvicoles à mettre en œuvre à la suite de perturbations se heurte à la méconnaissance de la dynamique spontanée de la régénération obtenue en contexte de changement climatique. À partir d'un réseau de placettes permanentes installées en France après les tempêtes de 1999, l'objectif de cette étude est d'analyser la dynamique de la végétation de moyen terme observée au sein de trouées forestières, d'identifier ses principaux déterminants et d'évaluer l'interaction entre perturbations et adaptation des communautés végétales au changement climatique. La régénération naturelle ligneuse, obtenue dans les trouées post-tempête, semble être satisfaisante en termes de densité et de diversité en essences, la majorité des sites ayant une densité de plus de 2000 tiges ha^{-1} avec en moyenne 4,4 espèces présentes dans la strate supérieure à 2 m. Les quelques situations préoccupantes ont pu être identifiées dès les jeunes stades de la régénération et regroupent des caractéristiques communes : ce sont des anciens peuplements résineux, sur sol acide où une végétation compétitrice s'est développée, induisant un blocage de la régénération. Dans ces contextes, une intervention sylvicole aurait été souhaitable pour favoriser la régénération. Une étude plus spécifique de la régénération naturelle de trois grandes essences feuillues européennes a été menée : le chêne, le charme et le hêtre. Nous avons ainsi pu mettre en évidence un déclin de l'abondance du chêne au cours du temps, au profit des deux espèces plus compétitrices qui sont le hêtre et le charme. Bien qu'ayant une densité faible, le chêne reste tout de même présent sur 22 % des sites 19 ans après l'ouverture du couvert. Il présente également une croissance équivalente, voire supérieure, à celle du charme et du hêtre, ce qui suggère des stratégies de développements différentes entre les trois essences. Néanmoins, au vu de la dynamique observée du chêne, sans intervention pour favoriser sa régénération, son avenir semble incertain dans les décennies à venir. Enfin, notre étude a permis de mettre en évidence une thermophilisation plus importante des communautés végétales présentes au sein des forêts ayant connues une période d'ouverture du couvert par rapport à celles des peuplements non perturbés. En stimulant la thermophilisation, la perturbation joue donc un rôle écologique majeur dans l'adaptation des communautés végétales au changement climatique. L'importance des perturbations de grande ampleur ne doit donc pas être sous-estimée, en particulier dans un contexte climatique futur où celles-ci risquent de s'intensifier.

Mots clés : Perturbation naturelle, tempête, dynamique de végétation, changement climatique, forêt tempérée, bioindication

ABSTRACT

In a context where the disturbances could be more severe and/or more frequent, the choice of silvicultural management to be implemented following disturbances comes up against the lack of knowledge of the spontaneous dynamics of regeneration obtained in the context of climate change. From permanent plots installed in France following the storms of 1999, the objective of this study is to analyse the medium-term vegetation dynamics observed within forest gaps, to identify its main determinants and assess the interaction between disturbances and adaptation of plant communities to climate change. The natural tree regeneration, obtained in the post-storm gaps, seems to be sufficient in terms of density and species diversity. Most sites have in average more than 2000 stems ha^{-1} and 4.4 species present in the stratum greater than 2 m. The few concerning situations have been identified from the young stages of regeneration and have common characteristics: they are old coniferous stands on acidic soil where competing vegetation has been able to develop, inducing regeneration blocking. In these contexts, a silvicultural intervention would have been desirable to promote regeneration. À specific study of the natural regeneration of three major European hardwood species was carried out: oak, hornbeam and beech. We have highlighted a decline in the abundance of oak over time, in favour of the two most competitive species of beech and hornbeam. Oak is still present on 22% of the sites 19 years after the canopy was opened despite its low density. It also shows growth equivalent or even superior to that of hornbeam and beech, suggesting different development strategies between the three species. Nevertheless, in view of the observed dynamics of the oak, without intervention to promote its regeneration, its future seems uncertain in the coming decades. Finally, our study revealed a greater thermophilisation of the plant communities present in forests that have had an open canopy compared to those in undisturbed forests. By stimulating thermophilisation, disturbance thus plays a major ecological role in the adaptation of plant communities to climate change. The importance of large-scale disturbances should therefore not be underestimated, especially in a future climate context where they are likely to intensify.

Keywords: Natural disturbance, windstorm, vegetation dynamic, climate change, temperate forest, bioindication

CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES ISSUES DE LA THESE

Articles dans des revues internationales à comité de lecture

Dietz, L., Collet, C., Dupouey, J.L., Lacombe, E., Laurent, L., & Gégout, J.C. (2020). Windstorm-induced canopy openings accelerate temperate forest adaptation to global warming. Global Ecology and Biogeography, 29(11), 2067–2077.

Dietz, L., Gégout, J.C., Dupouey, J.L., Lacombe, E., Laurent, L., & Collet, C. (in prep. version du 17/10/20). Natural regeneration of common beech (*Fagus sylvatica*), common hornbeam (*Carpinus betulus*) and oaks (*Quercus robur*, *Quercus petraea*) 20 years after the creation of storm-induced forest gaps.

Article dans une revue française à comité de lecture

Dietz, L., Laurent, L., Dupouey, J.L., Lacombe, E., Laurent, L., Gégout, J.C. & Collet, C. (in prep. version du 17/10/20). Dynamique spontanée de régénération des peuplements 19 ans après la formation des trouées forestières par les tempêtes de 1999.

Communication orale dans un colloque international

Dietz, L., Collet, C., Dupouey, J.L., Lacombe, E., Laurent, L., & Gégout, J.C. (2019). Windstorm-induced canopy openings accelerate temperate forest adaptation to global warming. 10th International Association of Landscape Ecology World Congress « Nature and society facing the Anthropocene: challenges and perspectives for Landscape Ecology », Université de Milano-Bicocca, Milan, Italie.

Communication sous forme de poster

Dietz, L. (2019). Évolution de la régénération naturelle forestière dans les trouées post-tempête. Séminaire de l'Ecole Doctorale SIReNa « Science et ingénierie des ressources naturelles », Université de Lorraine, Nancy.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION **1**

CHAPITRE 1 - CADRE SCIENTIFIQUE ET OBJECTIFS **3**

1.1. DE LA NICHE ECOLOGIQUE A LA DISTRIBUTION DES ESPECES 5
1.1.1. La niche écologique : histoire et controverses 5
1.1.2. Distribution des espèces végétales 5

1.2. THEORIE DE LA SUCCESSION VEGETALE 6
1.2.1. Succession primaire et secondaire 6
1.2.2. Perturbations 7

1.3. DYNAMIQUE SPONTANEE DE LA VEGETATION FORESTIERE OBSERVEE EN CONTEXTE DE PERTURBATIONS 11
1.3.1. Dynamique spontanée de la végétation ligneuse dans les trouées forestières 11
1.3.2. Facteurs influençant la dynamique spontanée de la régénération ligneuse dans les trouées 12
1.3.3. Dynamique spontanée de la végétation herbacée dans les trouées forestières 15
1.3.4. Enjeux pour la forêt feuillue en Europe 16
1.3.5. Effet du changement climatique 16

1.4. OBJECTIF DU TRAVAIL DE THESE 20

CHAPITRE 2 - METHODOLOGIE GENERALE **23**

2.1. DEMARCHE SCIENTIFIQUE 25
2.1.1. Les tempêtes de 1999 en France 25
2.1.2. Les observatoires de la dynamique de végétation après tempête 26
2.1.3. Unités expérimentales remesurées en 2018-2019 31
2.1.4. Unités expérimentales étudiées en 2018-2019 32
2.1.5. Présentation synthétique du protocole de mesures 36
2.1.6. Choix des unités expérimentales en fonction des chapitres 41
2.1.7. Bases de données extérieures 42

2.2. TRAITEMENT ET ANALYSE DES DONNEES 43
2.2.1. Vérification et correction des bases 43
2.2.2. Présentation synthétique des analyses réalisées 44

CHAPITRE 3 - DYNAMIQUE SPONTANEE DE LA REGENERATION POST-TEMPETE LIGNEUSE **45**

3.1. INTRODUCTION 47

3.2. MATERIELS ET METHODES 49
3.2.1. Zone d'étude 49
3.2.2. Organisation des placettes au sein des unités expérimentales 50
3.2.3. Mesurés réalisées 51
3.2.4. Méthodes d'analyses et limites 52

3.3. RESULTATS 53
3.3.1. Dynamique de la densité globale 53
3.3.2. Dynamique de la richesse spécifique en essences 55
3.3.3. Dynamique de la composition de la régénération 56
3.3.4. Diamètre des tiges 19 ans après ouverture 58

3.4. DISCUSSION 60
3.4.1. Une densité de régénération naturelle post-tempête globalement satisfaisante 60

3.4.2. Une richesse spécifique globale stable mais des dynamiques par essence variables 61
3.4.3. Effet de la taille de la trouée et du pH sur la croissance des jeunes arbres 62
3.4.4. Implications pour la gestion 63
3.5. ANNEXES 64

CHAPITRE 4 - REGENERATION NATURELLE DE TROIS ESSENCES MAJEURES DES PEUPLEMENTS FORESTIERS FRANÇAIS ET EUROPEENS 65

4.1. INTRODUCTION 67
4.2. MATERIAL & METHODS 69
4.2.1. Study sites 69
4.2.2. Data collection 70
4.2.3. Statistical analysis 71
4.3. RESULTS 73
4.3.1. Probability of presence 73
4.3.2. Sapling abundance 75
4.3.3. Sapling diameter 77
4.3.4. Sapling height 77
4.4. DISCUSSION 78
4.4.1. The initial seed rain has a predominant effect over interseedling competition and light availability 78
4.4.2. Light availability and interseedling competition modulate the effect of initial seed availability 79
4.4.3. The soil conditions are already shaping the distribution of species of mature stands 79
4.4.4. Regeneration strategies of the three species 80
4.4.5. Management perspectives 81
4.5. SUPPLEMENTARY FIGURES AND TABLES 82

CHAPITRE 5 - ROLE DES PERTURBATIONS SUR L'ADAPTATION DES COMMUNAUTES VEGETALES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE 85

5.1. INTRODUCTION 88
5.2. MATERIALS & METHODS 89
5.2.1. Study area 89
5.2.2. Data collection 91
5.2.3. Spatial climatic normal and climate change 91
5.2.4. Estimation of community temperature and light indices 91
5.2.5. Index of canopy recovery 92
5.2.6. Classification of cold and warm adapted species 93
5.2.7. Statistical analysis 93
5.3. RESULTS 95
5.3.1. Correlation between TIV and Ellenberg light indicator values 95
5.3.2. Changes in community temperature and light indices between 2002 and 2018 95
5.3.3. Effect of the gaps on community thermophilisation 97
5.3.4. A decline in cold adapted species 97
5.4. DISCUSSION 98
5.4.1. Plant community thermophilisation: a result of climate change 98
5.4.2. Disturbances are significant drivers for forest plant communities' adaptation to global warming 99
5.4.3. The coping mechanism of plant communities through disturbances: the role of the microclimate 101
5.5. CONCLUSION 102
5.6. SUPPLEMENTARY INFORMATION 103

5.6.1. Supplementary materials & methods: estimation of temperature indicator value 103
5.6.2. Supplementary figures 104

CHAPITRE 6 - DISCUSSION GÉNÉRALE & PERSPECTIVES 107

6.1. **DISCUSSION GENERALE** 109
6.1.1. Rappel des objectifs 109
6.1.2. Une dynamique spontanée de la régénération ligneuse globalement satisfaisante 110
6.1.3. Le chêne, une essence dont la régénération est incertaine 112
6.1.4. Vers des nouveaux peuplements dominés par le hêtre et le charme 114
6.1.5. Rôle des tempêtes sur la composition des communautés végétales forestières en contexte de changement climatique 115
6.1.6. Retombées opérationnelles pour la gestion forestière 117
6.2. **PERSPECTIVES** 118

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUE 121

ANNEXES 137

INDEX DES FIGURES

Figure 1 | Dommages forestiers induits par des perturbations entre 1971 et 2030 _____ 19
Figure 2 | Représentation de la sévérité des dégâts par généralisation des cartes départementales _____ 25
Figure 3 | Carte des unités expérimentales installées à la suite des tempêtes de 1999 _____ 26
Figure 4 | Schéma d'un dispositif de l'observatoire des peuplements dévastés _____ 29
Figure 5 | Schéma d'un dispositif de l'observatoire des peuplements mités _____ 29
Figure 6 | Classe de taille de trouée de l'OPM en fonction de la taille mesurée _____ 30
Figure 7 | Classification des unités expérimentales non remesurées en fonction des travaux réalisés _____ 32
Figure 8 | Carte des unités expérimentales mesurées et non remesurées en 2018-2019 _____ 33
Figure 9 | Nombre d'unités expérimentales remesurées en fonction des gradients édaphiques, climatiques et altitudinaux _____ 33
Figure 11 | Illustration de la mesure de rectitude, de courbure basale et de la présence de fourche _____ 39
Figure 12 | Illustration de la placette centrale pour la mesure de qualité de tiges à DBH > 5 cm _____ 39
Figure 13 | Réduction du nombre de placettes et placeaux mesurés en 2018-2019 _____ 40
Figure 14 | Carte des 145 unités expérimentales installées en 2001 dans la région Grand Est _____ 49
Figure 15 | Schéma d'installation des placettes et placeaux d'observation dans les grandes (a) et petites (b) trouées des observatoires de la dynamique naturelle après tempête _____ 51
Figure 16 | (a) Dynamique de la densité moyenne par hectare par observatoires, (b) densité d'arbres en 2018 en fonction de la densité initiale en 2002 _____ 54
Figure 17 | Dynamique temporelle de la densité moyenne d'arbre par hectare en fonction de la nature du peuplement antécédent et de la taille de trouée _____ 55
Figure 18 | Dynamique temporelle des densités en fonction de l'espèce et de la taille de la trouée _____ 57
Figure 19 | Densités cumulées par essences en 2018 en fonction du peuplement antécédent et de l'acidité _ 58
Figure 20 | Diamètre quadratique moyen par essence en fonction de la taille des trouées et du pH _____ 59
Figure 21 | Location of the 108 study sites in the areas affected by the windstorms of 1999 in France _____ 69
Figure 22 | Predicted probability of presence of oak, beech and hornbeam saplings for each former stand type (Beech, Mixture or Oak), along (a) the distance to the forest edge and (b) soil C/N _____ 74
Figure 23 | Mean density with standard deviation of the mean of oak, beech and hornbeam according to the former stand type _____ 76
Figure 24 | Predicted density of oak, beech and hornbeam saplings for each former stand type (Beech, Mixture or Oak), along (a) the distance to the edge and(b) soil C/N _____ 76
Figure 25 | (a) Sapling diameter and (b) sapling height of oak, beech and hornbeam along the distance to the edge and the number of non-conspecific saplings in the plot _____ 77
Figure 26 | Diagram of the two experimental devices according to gap size _____ 82
Figure 27 | Map of the 148 gap plots sampled in the areas affected by the windstorms of 1999 in France ___ 90
Figure 28 | (a) Community Temperature Index and (b) Community Light Index in the gap plots, estimated in 2002 (G02) and 2018 (G18), and in the undisturbed forest plots estimated in 2018 (UF18) _____ 95
Figure 29 | Relationship between the Community Temperature Index change between 2002 and 2018 (ΔT) and the Community Light Index change between 2002 and 2018 (ΔL) in the gap plots _____ 96
Figure 30 | Relationships between Community Temperature Index difference between the gap plots and the undisturbed forest plots in 2018 (CTIGap - CTIForest), and Canopy Recovery Index (CRI) _____ 97
Figure 31 | Map of the 70 Météo-France stations located within a 50 km radius of the 139 forest gap plots sampled in the areas affected by the windstorms of 1999 in France. _____ 104
Figure 32 | Mean annual temperature between 1995 and 2018 at the 70 Météo-France stations _____ 104
Figure 33 | Histogram of the number of Météo-France stations as a function of the temperature difference between 2002 and 2018 estimated using a linear regression for each station _____ 105
Figure 34 | Annual precipitation evolution between 1995 and 2018 at the 70 Météo-France stations _____ 105

INDEX DES TABLEAUX

Tableau 1 | Définition des termes permettant de caractériser le régime des perturbations _____ 8
Tableau 2 | Répartition des unités expérimentales de chaque réseau en fonction du peuplement pré-tempête et du niveau d'acidité du sol _____ 27
Tableau 3 | Historique des actions menées au sein des deux réseaux OPD (Alsace-Lorraine et National) ___ 28
Tableau 4 | Historique des actions menées au sein du réseau OPM _____ 30
Tableau 5 | Récapitulatif des gradients climatiques, édaphiques et de caractérisations de la trouée obtenus avec les 186 unités expérimentales mesurées en 2018-2019 _____ 35
Tableau 6 | Répartition des unités expérimentales des réseaux en fonction du peuplement pré-tempête __ 35
Tableau 7 |Nombre de tiges inventoriées au cours des trois campagnes de mesures pour les 186 unités expérimentales OPD et OPM remesurés en 2018-2019 _____ 37
Tableau 8 | Échelle de Braun-Blanquet et pourcentage de recouvrement associé_____ 37
Tableau 9 | Synthèse des mesures réalisées dans les observatoires durant les campagnes de terrain 2018 et 2019 _____ 41
Tableau 10 | Nombre d'unités expérimentales par catégorie de variable étudiées _____ 50
Tableau 11 | Nombre d'unités expérimentales en dessous du seuil des 2000 tiges ha^{-1} en fonction de la campagne de mesures, de la taille de trouée et de la nature du peuplement pré-tempête ____ 55
Tableau 12 | Richesse dendrologique moyenne calculée sur la placette de 10 m de rayon dans les trouées et en forêt non perturbée _____ 56
Tableau 13 | Liste des 48 essences d'intérêts sylvicoles_____ 64
Tableau 14 | Characteristics of sites (C/N, pH), gaps (Gap size) and plots (distance to the edge, number of saplings) in the three former stand types: mean value (min-max)_____ 70
Tableau 15 | Total number of plots and gaps where at least one sapling of the considered species was present, out of 1153 measured plots ; total number of saplings recorded over the 1153 plots; occurrence frequency of the species; mean sapling density (ha^{-1}) calculated over the plots where the species is present; mean maximum height (m) and mean diameter (cm) _____ 71
Tableau 16 | Significance of each parameters of the models used to predict presence, density, diameter and height for oak, beech and hornbeam saplings using type II ANODEV and AIC _____ 75
Tableau 17 | Generalized Linear Mixed Model for occurrence analysis: effect of distance to edge (D), nitrogen availability (C/N), number of stems (IC),) and former stand type (ST) _____ 82
Tableau 18 | Zero Inflated Negative Binomial Mixed Model for density analysis: effect of distance to edge (D), nitrogen availability (C/N), number of stems (IC),) and former stand type (ST) _____ 83
Tableau 19 | Linear Mixed Effect Model for diameter analysis: effect of distance to edge (D), soil pH (pH), number of stems (IC) and former stand type (ST)_____ 83
Tableau 20 | Linear Mixed Effect Model for diameter analysis: effect of distance to edge (D), soil pH (pH), nitrogen availability (C/N) and the number of stems (IC) _____ 84
Tableau 21 | Proportion and mean number of warm and cold adapted species in the gap plots in 2002 and 2018, and in the undisturbed forests in 2018 _____ 98

"*Seul l'arbre qui subit les assauts du vent est vraiment vigoureux,*

car c'est dans cette lutte que ses racines, mises à l'épreuve,

se fortifient" – Sénèque

A Louis Bader,

INTRODUCTION

Les tempêtes Lothar et Martin de décembre 1999, appelées à l'époque « tempêtes du siècle » par les médias, ont entrainé une forte déstabilisation environnementale, économique et sociétale au sein de l'Europe et en particulier en France (Birot, 2004). À l'époque, peu d'évènements météorologiques de cette ampleur avaient été observés ; ces tempêtes ont été à l'origine d'importants dégâts au sein des infrastructures de transports et de distribution, et ont eu de fortes répercussions sur les activités agricoles et sylvicoles. Le secteur forestier s'est retrouvé confronté à des milliers d'hectares de forêts endommagées[1] sans avoir à sa connaissance tous les éléments lui permettant de décider quels itinéraires sylvicoles mettre en œuvre pour obtenir rapidement et à moindre coût une forêt remplissant les objectifs écologiques et économiques. À cette méconnaissance de la dynamique spontanée s'ajoute celle de l'effet du réchauffement climatique en cours, qui a atteint un degré en France au cours du 20ème siècle. Les modèles climatiques actuels prédisent à la fois un climat plus chaud et des occurrences de tempêtes plus fréquentes (Moisselin et al., 2002; Usbeck et al., 2010). Ce réchauffement risque de modifier la composition dendrologique des sites au profit d'essences de climat plus chaud (Lenoir et al., 2008, 2009) et au détriment des essences sylvicoles "traditionnelles" (Charru et al., 2010, 2014). Autant de facteurs susceptibles de modifier l'intérêt écologique et économique des peuplements et nécessitant des changements de sylviculture.

La fin du 20ème siècle coïncide également, pour d'importantes surfaces forestières en France et en Europe, avec une réorientation des pratiques sylviculturales vers une sylviculture multifonctionnelle, en partie plus proche des mécanismes observés naturellement (Pommerening & Murphy, 2004). L'enjeu de la reconstitution des peuplements à la suite des tempêtes de 1999 est triple, en vue d'obtenir un peuplement satisfaisant d'un point de vue économique, écologique et sociétal. L'intensité des interventions sylvicoles à mener dans les peuplements en reconstitution reste un sujet controversé entre les tenants d'interventions limitées au risque d'une évolution naturelle vers des peuplements de faible intérêt économique et ceux d'interventions importantes voire de plantations en vue d'assurer rapidement la reconstitution de peuplements à fort intérêt économique mais sur la base de coûts élevés de mise en place et potentiellement au détriment de l'intérêt écologique de ces peuplements. À cela s'ajoute le questionnement écologique du choix des essences les plus adaptées au contexte climatique futur.

Outre la dynamique spontanée des peuplements forestiers, la végétation forestière, herbacée et ligneuse, présente également plusieurs intérêts : elle représente un réservoir très important de la biodiversité des écosystèmes terrestres et constitue en parallèle le principal compétiteur des essences forestières en phase de régénération (Collet et al., 1996). Cet effet de compétition exercé par les herbacées, principalement sociales, ou par les arbustes, conduit à l'élimination d'essences au stade juvénile ou à des limitations, qui peuvent être fortes, de la croissance des jeunes

[1] 968 000 ha de forêts de productions endommagées à plus de 10% de leurs couverts (Inventaire Forestier National, 2003)

peuplements. Elle peut également conduire, dans des conditions encore mal précisées, à des situations de blocage arrêtant ou ralentissant très fortement la dynamique forestière. Actuellement, outre les connaissances à dire d'expert, les connaissances scientifiques sur les dynamiques spontanées de la végétation forestière post-tempête restent insuffisamment documentées pour accompagner les décisions sylvicoles des gestionnaires forestiers dans les peuplements en cours de reconstitution et définir l'ampleur des moyens humains et financiers à mettre en œuvre pour reconstituer des peuplements à fort intérêt économique et écologique, et ce, dans le nouveau contexte climatique.

L'objectif principal de ce travail de thèse vise à apporter des connaissances scientifiques sur la dynamique spontanée de la végétation observée dans les trouées forestières créées par les tempêtes de 1999 en France. Ces trouées formées sur un vaste territoire géographique et vieilles de plus de 20 ans constituent aujourd'hui un objet d'étude de choix pour analyser, à partir d'une remise à zéro du cycle sylvigénétique, la dynamique de la végétation forestière sur un large gradient spatial et temporel en contexte de réchauffement climatique.

CHAPITRE 1

Cadre scientifique et objectifs

Ce travail de thèse se concentre principalement sur les dynamiques spontanées de la végétation observées au sein de trouées forestières créées par deux tempêtes de vent en 1999 en France. Dans cette optique, l'introduction à ce travail de thèse porte essentiellement sur la notion de succession végétale et du rôle des perturbations dans la dynamique de la végétation forestière, en particulier dans un contexte où le climat connait des modifications importantes.



Photo : Lucie Dietz 2019, Forêt domaniale du Donon

1.1. DE LA NICHE ECOLOGIQUE A LA DISTRIBUTION DES ESPECES

1.1.1. La niche écologique : histoire et controverses

Au début du 20ème siècle, le concept de niche écologique a fait l'objet de nombreux débats avec notamment l'émergence des deux visions distinctes de Grinnell (1917) et de Elton (1927). Ainsi, Grinnell présente la niche écologique comme étant un ensemble de facteurs abiotiques responsables de la présence d'une espèce (conditions thermiques, hydriques et édaphiques) tandis Elton voit la niche écologique comme un ensemble de fonctions assurées par une espèce sur son environnement, en termes de chaine alimentaire et d'impact sur l'environnement (producteur primaire, secondaire ou tertiaire). D'un côté l'environnement est perçu comme le vecteur explicatif de la présence de l'espèce alors que de l'autre l'environnement est la résultante de la combinaison des espèces présentes au sein d'un espace.

Dans les années 50, la définition de la niche écologique évolue avec Hutchinson (1957), qui considère la niche écologique comme un hypervolume à *n* dimensions correspondant aux facteurs environnementaux biotiques ou abiotiques nécessaires pour le développement à long termes de la survie, la croissance et la reproduction de l'espèce. Cette vision de la niche écologique se rapproche donc de la théorie de Grinnell (1917). Deux types de niches sont distingués : la **niche fondamentale** et la **niche réalisée**. La niche fondamentale correspond à l'ensemble des conditions environnementales abiotiques permettant à l'espèce d'exister tandis que la niche réalisée module cette réponse par des interactions biotiques entre espèces (compétition ou symbiose notamment).

Plus récemment, Chase & Leibold (2003) intègrent une dimension démographique à la définition de niche écologique. La niche écologique rassemble les conditions écologiques permettant une démographie positive. Ces auteurs distinguent deux notions : la **niche minimale** (*niche requirement)* correspondant au seuil minimal de ressources nécessaires pour qu'une espèce puisse avoir une démographie positive, et la **niche d'influence** *(impact niche)* correspondant à l'effet d'une espèce sur l'environnement (*e.g.* en puisant dans les ressources pour sa propre démographie). Cette vision de la niche écologique inclut à la fois les besoins environnementaux de l'espèce et son effet sur l'environnement, prenant ainsi en compte les deux visions de niche écologique de Grinnell (1917) et de Elton (1927).

Les niches calculées dans le cadre des études touchant au règne végétal sont presque dans tous les cas des niches de type réalisées d'Hutchinson (1957), les concepts de niches utilisés dans ce travail seront également dans cette lignée.

1.1.2. Distribution des espèces végétales

La **distribution** géographique, ou **aire de répartition**, d'une espèce se définit comme la zone géographique occupée par l'ensemble de la population de l'espèce. La distribution d'une espèce peut être vue comme la projection spatiale de la niche écologique d'une espèce, en

particulier de la niche réalisée. Soberón & Peterson (2005) pointent l'importance de prendre en compte également la capacité de dispersion de l'espèce, la fragmentation des habitats ou encore le relief du milieu, limitant ainsi le lien entre niche écologique et distribution. La niche écologique étant un espace continu alors que l'aire de distribution peut être discontinue (*e.g.* par la fragmentation des paysages) (Soberón & Nakamura, 2009).

La distribution d'une espèce peut être limitée par deux facteurs principaux : les contraintes physiologiques et les contraintes biotiques (Brown, 1995). Les contraintes physiques, notamment induites par le climat, sont reconnues comme étant des variables ayant une grande influence sur la distribution des espèces végétales. À l'échelle globale, il s'agit du premier facteur affectant l'aire de répartition d'une espèce (Pearson & Dawson, 2003). À l'échelle locale, ce sont les conditions édaphiques (*e.g.* disponibilité en eau, nutriments), puis la compétition intra ou interspécifique qui influencent le plus les espèces (contrainte biotique). Ainsi, la prise en compte de l'échelle spatiale est essentielle pour comprendre les variabilités de l'aire de répartition des espèces.

Dans le cadre de la dynamique spontanée en contexte de changement climatique, les concepts de niche écologique et de distribution sont fondamentaux, car ils permettent d'expliquer la variabilité spatiale de la dynamique des espèces dans les trouées en lien avec les variations de l'environnement. À présent, les théories de la succession végétale et de la dynamique de végétation vont être développées.

1.2. THEORIE DE LA SUCCESSION VEGETALE

1.2.1. Succession primaire et secondaire

La conception de la succession végétale comme processus évolutif remontre au début du 20ème siècle. Clements (1916) considérait la succession végétale comme un processus linéaire qui évolue dans le temps et qui s'arrête une fois l'état d'équilibre de l'écosystème atteint, le **climax**. Selon sa théorie, la succession se déroule en six étapes : (1) *nudation*, qui correspond à la phase d'ouverture de l'espace, l'instant « zéro » permettant à la succession de démarrer, (2) *migration,* qui est la phase d'arrivée de nouveaux individus dans l'espace ouvert, (3) *ecesis* représentant l'ensemble des processus permettant aux individus de se développer et croître, (4) *reaction* qui correspond aux changements physiques et biotiques de l'environnement induits par les plantes qui se sont installées, (5) *competition* qui constitue une phase d'inhibition des plantes installées sur le développement de nouveaux individus, et enfin (6) *statibilization* qui est la phase finale correspondant à un état d'équilibre de l'écosystème. Bien que l'essentiel de cette description ait été conservée dans la définition de la succession, la phase finale qui constitue le climax a été remise en cause car elle est rarement atteinte par la végétation (Tansley, 1935).

Dans les années 50, une nouvelle vision de la succession a été élaborée, considérant celle-ci comme étant une répétition cyclique des changements observés plutôt qu'une succession linéaire (Watt, 1947). C'est seulement à partir des années 70 que cette conception cyclique de la succession a réellement été prise en compte, avec notamment l'introduction de la notion de

perturbation comme partie intégrante du cycle de la végétation (White, 1979). La perturbation est alors présentée comme un facteur responsable de la remise à zéro du cycle de végétation. Une fois la perturbation prise en compte dans la succession végétale, deux modèles de succession ont pu être distingués : la **succession primaire** et la **succession secondaire**. La succession primaire correspond à la colonisation d'un espace qui n'était jusqu'alors jamais végétalisé (*e.g.* une coulée de lave, une moraine glaciaire) ; à l'inverse la succession secondaire se réfère à l'établissement d'espèces végétales sur une zone perturbée précédemment végétalisée (*e.g.* ancienne terre agricole) (Finegan, 1984). Par la suite, Connell & Slatyer (1977) étoffent la définition de la succession en proposant trois modèles distincts : la facilitation, la tolérance et l'inhibition. Le modèle de facilitation suggère que l'arrivée et la croissance des espèces de fin de succession sont dépendantes des espèces de début de succession, car elles ont un rôle dans la mise en place de conditions environnementales favorables aux espèces de fin de succession. Le modèle de tolérance, suggère que les espèces de début et de fin de succession sont capables de cohabiter avec des ressources moindres. Enfin, le modèle d'inhibition considère que toutes les espèces ont une relation de compétition avec les autres. Les espèces de début de succession colonisent l'espace et s'y maintiennent jusqu'à ce que l'évolution d'un ou de plusieurs facteurs environnementaux induisent leurs déclins. Lorsque celles-ci seront affaiblies, les espèces de fin de succession pourront coloniser l'espace libéré.

La définition contemporaine établie par Pickett et al. (2009) de la succession, qu'ils qualifient de **dynamique de végétation**, fait référence aux changements sur la composition végétale et/ou la structure spatiale, temporelle et organisationnelle des communautés végétales. Cette nouvelle terminologie permet entre autres de sortir de la vision directionnelle vers un état stable de la définition d'origine de la succession. La dynamique de la végétation est plutôt vue comme un processus ouvert qui n'a pas de fin prévisible. Pickett et al. (2009) présentent trois ensembles de facteurs qui ont une influence sur la dynamique de végétation : les variations des caractéristiques du site, des caractéristiques des espèces, et des performances des espèces. Les variations au sein du site peuvent provenir de fluctuations au niveau des ressources du sol, comme la disponibilité en eau ou en nutriments, ou alors provenir d'un agent perturbateur qui induit des modifications structurelles du milieu. Les caractéristiques des espèces ont également un rôle sur la dynamique de végétation car cela va jouer sur leur capacité de dispersion, ou de persistance au sein d'un milieu. Enfin, la performance d'une espèce installée, influence sa survie, sa croissance et sa reproduction. Cette vision de la succession montre à nouveau le rôle fondamental qu'ont les perturbations dans la dynamique de végétation.

1.2.2. Perturbations

1.2.2.1. Définition d'une perturbation

Pickett & White (1985) définissent la perturbation comme étant un évènement relativement rare qui induit des changements abrupts dans la structure d'un écosystème, d'une communauté, d'une population, ou encore des modifications de la disponibilité des ressources ou de l'environnement physique. Les perturbations peuvent être de nature endogène, provenir du

système lui-même lors d'un « cycle de remplacement », comme par exemple la senescence d'un arbre qui entraîne sa chute et la création d'une trouée, ou être de nature exogène, induite par un agent extérieur comme le vent qui entraîne la chute d'un ou plusieurs arbres (White, 1979). Ces deux types d'évènements sont bien souvent liés, l'un pouvant faciliter l'autre. Dans l'exemple de la chute d'un arbre, le vent peut induire sa chute et celle-ci peut être facilitée par la senescence de l'individu. Les caractéristiques d'une perturbation peuvent varier en fonction de l'écosystème, de la topographie, du climat, des caractéristiques du sol ou encore des perturbations précédentes (White & Jentsch, 2001) : *e.g.* un incendie se propage mieux dans un peuplement dense, en conditions climatiques sèches et lorsque la pente est élevée.

Le régime des perturbations se réfère aux dynamiques spatiales et temporelles des perturbations (Turner, 2010). Ainsi, la fréquence, l'intervalle de retour, la période de rotation, la taille, l'intensité ou encore la sévérité, ont été définis par Pickett & White (1985) et Turner et al. (1998) et permettent de caractériser le régime des perturbations (**Tableau 1**). Il existe plusieurs agents biotiques ou abiotiques caractérisant les régimes de perturbations, les principaux étant : les incendies, les tempêtes de vents, de neiges, les sécheresses, les invasions de pathogènes ou d'insectes. Quel que soit l'agent perturbateur, l'impact est souvent le même : la création d'un espace permettant le recrutement de nouveaux individus de la même espèce ou d'espèces différentes (Sousa, 1984). La suppression de la strate dominante par une perturbation se traduit par une ouverture dans la canopée, et ainsi par une mise en lumière brutale et continue au cours de l'année ou de plusieurs années, ce qui peut déclencher la régénération, la germination et accélérer la croissance des semis (Pickett & White, 1985).

Tableau 1 | Définition des termes permettant de caractériser le régime des perturbations (source : Turner, 2010, traduit par L. Dietz).

TERME	DEFINITION
Fréquence	Nombre moyen ou médian d'événements survenant à un point moyen par période de temps, ou fraction décimale d'événements par an ; souvent utilisé pour la probabilité de perturbation lorsqu'elle est exprimée en fraction décimale d'événements par an.
Intervalle de retour	Temps moyen ou médian entre les perturbations ; l'inverse de la fréquence ; la variance peut également être importante, car elle influe sur la prévisibilité.
Période de rotation	Temps moyen nécessaire pour perturber une zone équivalente à une zone d'étude, qui doit être explicitement définie.
Taille	Zone perturbée, qui peut être exprimée en zone moyenne par événement, zone par période de temps ou pourcentage d'une zone d'étude par période.
Intensité	Énergie physique de l'événement par zone et par temps (*e.g.* chaleur dégagée par zone et par période de temps pour le feu ou vitesse du vent pour les tempêtes) ; caractéristique de la perturbation plutôt que de l'effet écologique.
Sévérité	Effet de l'événement perturbateur sur l'organisme, la communauté ou l'écosystème ; étroitement lié à l'intensité, car les perturbations plus intenses sont généralement plus sévères.
Résidus	Organismes ou propagules qui survivent à un événement perturbateur ; également appelés héritages biotiques. Les résidus sont une mesure de la gravité, et donc (au moins à l'intérieur d'une perturbation) un indice d'intensité.

1.2.2.2. Rôle des perturbations dans la dynamique de la végétation forestière

La végétation forestière se distingue par une communauté végétale organisée en plusieurs strates de hauteur, regroupant à la fois des espèces herbacées et ligneuses en majorité pérennes. Trois principales strates sont identifiables, la **strate herbacée**, composée de toutes les plantes herbacées atteignant au maximum 1,5 m de hauteur, la **strate arbustive**, composée d'arbustes ou de buissons atteignant 2 m pour la strate arbustive basse et 2 à 7 m pour la strate arbustive haute, et enfin la **strate arborée** composée d'arbres dont la hauteur débute à 7 m de hauteur (Rameau et al., 1989).

Les perturbations ont un rôle fondamental dans la détermination de la structure et de la composition des communautés végétales forestières car elles permettent de supprimer les espèces de la strate dominante, créant ainsi une opportunité pour l'arrivée et le développement de nouvelles espèces (Oliver & Larson, 1996). En fonction de la sévérité de la perturbation, Oliver & Larson (1996) ont distingué deux dynamiques, correspondant toutes deux à la succession secondaire. À la suite d'une perturbation majeure, une dynamique de « réinitialisation » ou de « remplacement » du peuplement se met en place. Celle-ci débute par un **stade d'initialisation**, ou de **réinitialisation**, avec la disparition des espèces de sous-bois tolérantes à l'ombre et l'apparition de nouveaux individus et nouvelles espèces les années qui suivent la perturbation, souvent des espèces opportunistes héliophiles (Watt, 1923; White, 1979). S'en suit une **phase d'exclusion** au cours de laquelle il n'y a plus apparition de nouveaux individus ou de nouvelles espèces, et certains individus et/ou espèces disparaissent au profit de la croissance en hauteur et en diamètre d'un groupe d'espèces réduit. Lorsque le couvert forestier est reformé, arrive un stade où la **végétation de sous-bois se développe** à nouveau ; cette végétation peut être issue de la régénération du peuplement en place et d'une flore plus tolérante à l'ombre. Enfin, arrive le stade où le **peuplement est mature**, phase de stabilité du peuplement et de la communauté végétale jusqu'à une nouvelle perturbation. Dans le cas des perturbations mineures, la phase de réinitialisation n'est pas observable car bien souvent la reconstitution du peuplement se fait à partir de la régénération qui était présente dans le sous-étage avant la perturbation (Oliver & Larson, 1996). Bien que les évènements de grandes ampleurs soient plus aisément indentifiables, Runkle (1985) souligne que la majorité des perturbations impactent de petites surfaces, créant ainsi de fortes hétérogénéités spatiales appelées **trouées forestières**.

1.2.2.3. Effet de l'ouverture de la canopée sur le microclimat forestier et les caractéristiques du sol

La canopée est un facteur qui a une grande influence sur le microclimat forestier. De fait, un couvert dense induit des conditions climatiques qui sont en moyenne plus fraiches que celles des zones ouvertes (Gray et al., 2002; Ritter et al., 2005). La canopée est un élément majeur permettant de réguler la plupart des processus écologiques qui gouvernent les communautés végétales forestières (Perry, 1994). La disponibilité en lumière, la structure du sol, la disponibilité en eau ainsi que la température au sol et du sol sont autant de facteurs modifiés par l'ouverture de

la canopée (Chen et al., 1999) et déterminants pour l'installation et le développement de la végétation forestière (Clark et al., 1999; Naaf & Wulf, 2007; Diaci et al., 2008). Les études sur les gradients de ressources au sein des trouées forestières sont nombreuses, que ce soient des études empiriques ou de modélisations, elles sont néanmoins très variables sur la méthodologie employée.

Le premier élément influencé par l'ouverture de la canopée est la disponibilité en lumière. L'ouverture abrupte de la canopée à la suite de perturbations naturelles ou anthropiques, entraîne une augmentation de la quantité de lumière et de sa qualité dans le sous-étage (Canham et al., 1990). Ces modifications montrent néanmoins de fortes variabilités spatiales et temporelles (Canham, 1988), en fonction de la situation géographique, des saisons, de la géométrie de la trouée et du peuplement environnant (Collins & Pickett, 1987). Des variations spatiales au sein mêmes des trouées sont également observables (Ritter et al., 2005; Prévost & Raymond, 2012), créant ainsi un gradient de quantité de lumière disponible et aboutissant à une répartition spatiale des essences (Degen, 2006; Mountford, 2006; Van Couwenberghe et al., 2010).

La canopée est connue pour jouer un rôle de régulateur de la température du sol (Bauhus, 1996; Gray et al., 2002; Ritter et al., 2005). Lorsqu'il y a ouverture du couvert forestier, la température du sol a tendance à augmenter en fonction de la taille de la trouée, de la position au sein de la trouée ou encore de la saisonnalité (Carlson & Groot, 1997; Wright et al., 1998; Gray et al., 2002). Il est important de prendre en compte la température du sol lors de la création de trouées forestières car elle joue un rôle sur de nombreux processus qui se produisent au sein même du sol : la germination (Farmer, 1997), la minéralisation de la matière organique (Prescott, 2002; Ritter & Vesterdal, 2006; Scharenbroch & Bockheim, 2007) ou encore sur la croissance des racines (Kaspar & Bland, 1992; Pregitzer et al., 2000). Tous ces processus vont influencer la dynamique de la végétation forestière.

Plusieurs études ont mis en évidence une augmentation de la disponibilité en eau dans le sol à la suite de l'ouverture de la canopée que ce soit en forêts tempérées de feuillus (Breda et al., 1995; Ritter et al., 2005), en forêts tempérées de résineux (Wright et al., 1998; Gray et al., 2002), en forêts méditerranéennes (Helluy et al., 2020; Olivar et al., 2014), ou encore en forêts tropicales (Denslow et al., 1998; Ostertag, 1998). Cette augmentation de la disponibilité en eau dans le sol est sans doute le résultat de plusieurs facteurs combinés, comme la diminution de l'interception des pluies ou la diminution de la densité de racines dans le sol et donc de l'évapotranspiration (Rothacher, 1963; Gray et al., 2002; Cabon et al., 2018). Plusieurs études s'accordent à dire que l'augmentation de la disponibilité de l'eau dans le sol n'est que temporaire et ne dure que les premières années après ouverture du couvert ; avec le temps, la disponibilité en eau dans les trouées diminue (Moore & Vankat, 1986; Gray et al., 2002), potentiellement en lien avec le formation d'un nouveau couvert végétal.

1.3. DYNAMIQUE SPONTANEE DE LA VEGETATION FORESTIERE OBSERVEE EN CONTEXTE DE PERTURBATIONS

L'ouverture de la canopée par une perturbation permet une remise à zéro partielle du cycle de la végétation forestière. De plus, les conditions microclimatiques sont modifiées au sein de la trouée, créant ainsi de nouvelles niches écologiques permettant le développement de la végétation de sous-bois ou l'arrivée de nouvelles espèces. Cette théorie de la dynamique spontanée de la végétation permet d'émettre des hypothèses quant à la dynamique réellement observée au sein des communautés forestières après une perturbation.

1.3.1. Dynamique spontanée de la végétation ligneuse dans les trouées forestières

Les retombées économiques de la régénération ligneuse ont fait de sa dynamique spontanée de régénération après perturbation un objet d'étude préférentiel par rapport à celle de la végétation herbacée. L'ouverture de la canopée a une influence sur la diversité, la composition, la densité et la croissance des essences (Runkle, 1982; Oliver & Larson, 1996). En cohérence avec le schéma théorique de la succession secondaire, de nombreuses études ont montré une augmentation de la diversité et de la densité d'essences de début de succession au sein des trouées (Clinton et al., 1994; Schönenberger, 2002; Cowden et al., 2014). Progressivement, ces essences sont remplacées par des essences de fin de succession, souvent plus tolérantes à l'ombre qui ont pu se développer sous le couvert des essences de début de succession (Jaloviar et al., 2017). Quant au temps nécessaire pour observer ce basculement, il est fortement dépendant du site considéré et de la sévérité de la perturbation. Dans le cas présenté par Jaloviar et al. (2017), le basculement en termes de densité entre la dominance de *Salix caprea*, pionnière, vers *Fagus sylvatica*, espèce de fin de succession, s'observe 20 ans après la perturbation. Toutefois, cette étude reste limitée à la comparaison de deux espèces. De nombreuses études ont remis en question le schéma théorique de la succession en montrant une forte présence d'espèces de fin de succession dès l'ouverture du couvert, en particulier en Europe avec la présence de *Fagus sylvatica* (Caquet et al., 2010; Collet et al., 2008; Nagel et al., 2006). Ces espèces ont la capacité de se régénérer sous couvert très dense, et de former ainsi une strate de semis abondante avant perturbation. Après ouverture du couvert, les semis préexistants sont capables de croître rapidement et de coloniser ainsi l'espace disponible de la trouée (Collet et al., 2001; Wohlgemuth et al., 2002). Dans ce cadre, Arévalo et al. (2000) puis Allen et al. (2012) et Holzmueller et al. (2012) présentent la perturbation comme un effet accélérateur de la succession et non pas comme un déclencheur, car elle permet à la régénération préexistante des espèces tolérantes à l'ombre de coloniser les strates supérieures.

1.3.2. Facteurs influençant la dynamique spontanée de la régénération ligneuse dans les trouées

1.3.2.1. Ouverture de la canopée

De nombreuses études s'accordent à dire que la succession secondaire est principalement influencée par les préférences lumineuses des espèces. La disponibilité en lumière influe sur la composition des communautés végétales et la structure des forêts (Oliver & Larson, 1996). Il est possible de classifier les espèces en fonction de leur préférence lumineuse ou **tolérance à l'ombre**. Kobe et al. (1995) définissent la tolérance à l'ombre comme une variable quantitative qui est fonction de la survie et de la croissance en réponse à une variation de lumière. Une espèce tolérante à l'ombre est capable de survivre et de prospérer dans des conditions de couvert forestier dense. À l'inverse, les espèces héliophiles ou intolérantes à l'ombre ont besoin d'un niveau de lumière suffisant pour pouvoir se régénérer et croître. Deux théories décrivent l'effet de la lumière sur la croissance ligneuse. La première définit une **inversion de rang** dans la croissance des espèces le long du gradient de lumière. Les espèces tolérantes à l'ombre ont une croissance plus importante à niveau de lumière faible, et inversement les espèces intolérantes à l'ombre ont une croissance plus importante en pleine lumière, si bien qu'une inversion de la dominance est observable le long du gradient de lumière (Pacala et al., 1994; Kobe, 1999; Thomas & Bazzaz, 1999). À l'inverse, la seconde théorie présente les espèces intolérantes à l'ombre comme des espèces qui ont toujours une croissance plus rapide, quel que soit le niveau de lumière (Kitajima, 1994; Poorter, 1999). En absence de perturbation, le couvert forestier se referme jusqu'à atteindre un niveau de lumière trop faible pour permettre le développement des plantules des espèces intolérantes à l'ombre. À l'inverse, les espèces tolérantes à l'ombre vont être capables de croître et ainsi remplacer progressivement les espèces héliophiles de la strate dominante. En opposition avec cette seconde théorie, quelques études (Ligot et al., 2013; Petritan et al., 2013; Van Couwenberghe et al., 2013) ont montré une croissance supérieure de certaines espèces tolérantes à l'ombre (*e.g. Fagus sylvatica*) par rapport à des espèces intolérantes l'ombre (*e.g. Quercus petraea*, *Quercus robur*); quel que soit le niveau de lumière. Ces études remettent en cause les schémas théoriques de la succession à la suite de perturbations, ni la théorie de l'inversion de rang ni celle de la croissance plus rapide des espèces intolérantes à l'ombre ne sont observées. Cela démontre que la lumière n'est pas l'unique facteur pouvant expliquer les dynamiques observées au sein des trouées forestières.

1.3.2.2. Production et dispersion des graines

La composition du futur peuplement est liée à différents facteurs, dont l'importance est variable en fonction des espèces. Ainsi, la production de graines et leur dissémination, la régénération préexistante ou encore la multiplication végétative représentent différentes stratégies mises en place par les espèces pour former le nouveau peuplement.

La production de graines, qui va influencer la quantité et la pluie de graines provenant de l'arbre adulte, dépend principalement de deux facteurs : l'espèce et le climat (Shaw, 1968; Sork & Bramble, 1993; Owens, 1995; Hilton & Packham, 1997). En fonction de l'espèce, la

production de graines peut être très variable, allant d'une production régulière annuelle à une production à un pas de temps de plusieurs années (Owens, 1995). Par exemple le hêtre, *Fagus sylvatica,* présente un intervalle régulier de 3 à 5 ans entre deux fainées alors que l'intervalle entre deux glandées du chêne sessile, *Quercus petraea,* semble plus aléatoire (Lebourgeois et al., 2018; Nussbaumer et al., 2016; Övergaard et al., 2007). L'espèce a donc une influence à la fois sur la fréquence et la quantité de graines produites. Le climat, et notamment la température, va jouer sur la fréquence et la quantité de graines produites à chaque cycle de végétation. De nombreuses essences ont besoin d'un niveau de température minimal pour produire des graines en quantité (Lebourgeois et al., 2018; Boucher et al., 2020), conditions qui ne sont pas toujours remplies, ce qui peut expliquer les variations interannuelles observées. D'autres facteurs climatiques, comme la pluie, l'humidité, ou le vent, peuvent avoir une influence en amont sur le transport du pollen et ainsi compromettre la production de graines (Kasprzyk et al., 2014).

Outre la production, la capacité de dispersion, ou de dissémination, des graines va jouer un rôle important dans la régénération des peuplements. La dispersion des graines se définit comme étant la capacité de la plante à se propager au sein de son l'environnement et donc définit sa répartition spatiale. Ainsi, la dispersion des graines est une étape fondamentale pour la régénération des espèces, en particulier dans les trouées forestières (Clark et al., 1999), car elle détermine en partie leur taux de recrutement, leur aire de distribution et leur potentielle expansion (Clark et al., 1998; Nathan & Muller-Landau, 2000). Ce processus dépend à la fois du taxon et de la morphologie de la graine. La plupart des espèces ont plusieurs stratégies de dissémination avec une stratégie principale et des stratégies secondaires, aussi appelées dissémination primaire et la dissémination secondaire (Vittoz & Engler, 2007). Les arbres de forêts tempérées sont en majorités anémochores (Vittoz & Engler, 2007), c'est-à-dire qu'ils ont une stratégie de dissémination par le vent. Néanmoins, certaines essences dominantes en Europe, comme le hêtre ou les chênes, ont des stratégies de dissémination barochore. La dissémination primaire de ces espèces ne leur permet pas de parcourir de grandes distances (Vittoz & Engler, 2007). Par contre, leur capacité de dissémination secondaire, par des mammifères ou oiseaux (zoochorie), leur offre de plus grandes surfaces de dispersion, bien qu'il soit difficile de chiffrer précisément l'importance relative de ce type de dispersion et l'ampleur de la distance parcourue par les graines suivant cette stratégie (Vittoz & Engler, 2007).

1.3.2.3. Semis préexistants et reproduction végétatives, deux processus influençant la constitution du futur peuplement

La présence de semis préexistants peut également avoir une forte influence sur la composition et la densité de la régénération obtenue à la suite d'une perturbation (Antos et al., 2005; Kneeshaw & Bergeron, 1996; Messier et al., 1999). L'abondance de semis préexistants est principalement dépendante de la composition du peuplement en place au moment de la perturbation, qui influence la quantité de graines disponibles dans la banque de graines et la capacité de survie des semis. En fonction de l'espèce présente dans le peuplement, le taux de survie de ses semis varie en fonction de la tolérance à l'ombrage de l'espèce. À l'inverse des

espèces intolérantes à l'ombre, les espèces tolérantes produisent des semis capables de survivre longtemps sous couvert forestier dense (Kobe et al., 1995). Ainsi, les semis préexistants qui ont une croissance relativement faible et une capacité de survie élevée sous couvert (Antos et al., 2000), se caractérisent également par une croissance rapide dès l'ouverture du couvert (Caquet et al., 2010; Collet et al., 2001; Nagel et al., 2006; Wohlgemuth et al., 2002), ce qui peut induire une concurrence directe pour les espèces ayant des besoins en lumière plus élevés. Ainsi, les perturbations induisant une destruction partielle de la végétation (*e.g.* tempête de vent, invasion d'insectes défoliants) sont souvent des évènements favorisant la régénération des espèces tolérantes à l'ombre présentes dans la strate des semis préexistants (Béland & Bergeron, 1993; Webster & Lorimer, 2005).

Enfin, la reproduction végétative sous forme de rejets est également un mode de régénération fréquent à la suite de perturbations, qui est dépendant de la présence d'arbres adultes, de souches ou rémanents (Dietze & Clark, 2008). La capacité à avoir une reproduction végétative est influencée par l'espèce, l'âge et la taille de l'arbre mère (Del Tredici, 2001; Matula et al., 2019; Vesk, 2006). En Europe, certaines espèces *(e.g. Carpinus betulus*, *Tilia cordata*) sont capables de se régénérer sous forme de rejets rapidement et en abondance (Matula et al., 2012). Ce mode de régénération représente une forte compétition pour les espèces qui ne rejettent pas, car un seul rémanent peut être à l'origine de plusieurs tiges de rejets (Bellingham & Sparrow, 2000). La croissance initiale des rejets est plus rapide que celles des semis, permettant ainsi à l'espèce d'être majoritaire dans la régénération post-perturbation (Clarke et al., 2013; Dietze & Clark, 2008).

1.3.2.4. Compétition herbacée et ligneuse

L'ouverture de la canopée par une perturbation crée un nouvel espace libre pour le développement des espèces non seulement ligneuses mais aussi herbacées, ce qui peut induire dans certains cas une compétition importante pour les ressources du milieu. Cette compétition peut provenir de la végétation herbacée de sous-bois, des arbustes ou des essences entre elles que ce soit inter ou intraspécifique.

Après une ouverture de la canopée, des espèces héliophiles compétitrices (herbacées ou ligneuses) sont capables de se développer rapidement et en abondance, recouvrant tout l'espace disponible (Hughes & Fahey, 1991; Clinton et al., 1994; Royo & Carson, 2006) et préemptant rapidement les ressources (lumière, eau, nutriments) disponibles. Les situations de blocage de la régénération peuvent être identifiées dès les jeunes stades ; ce sont souvent des milieux où les conditions environnementales ne sont pas favorables à la régénération ou dans d'anciens peuplements très denses où il n'y avait pas de régénération préétablie avant l'ouverture du peuplement (Quiñones-Nadler et al., 2005; Lacombe & Van Couwenberghe, 2010). Dans ces conditions, des espèces comme *Rubus idaeus*, *Rubus fruticosus* ou encore *Pteridium aquilinum* sont reconnues pour être de grandes compétitrices et empêcher l'installation ou la croissance des essences (Wohlgemuth et al., 2002; Degen et al., 2005; Gaudio et al., 2008). Une intervention mécanique rapide dès les jeunes stades de la régénération semble être nécessaire pour contrôler

la propagation de ces espèces et laisser l'opportunité à la régénération naturelle de se développer (Balandier et al., 2006; Dodet et al., 2011).

La compétition entre les essences pour les ressources du milieu dans les trouées, qu'elle soit intraspécifique ou interspécifique, impacte également la régénération. L'ouverture du couvert, en absence de compétition herbacée, induit souvent un développement rapide et dense de la régénération (Coates, 2002). Rapidement, quelques années après l'ouverture du couvert, une compétition pour les ressources (*e.g.* lumière, eau, nutriments) se fait ressentir, pouvant entraîner une diminution de la croissance radiale (Collet et al., 2014; Collet & Chenost, 2006; De Groote et al., 2018; Wagner & Radosevich, 1991), ou le déclin, et parfois la mort, des espèces moins compétitrices (Coomes & Allen, 2007; Das et al., 2011; Weiner, 1995; Wolf et al., 2004).

1.3.3. Dynamique spontanée de la végétation herbacée dans les trouées forestières

La dynamique de la végétation herbacée à la suite de la formation d'une trouée forestière a fait l'objet de diverses études en Amérique du Nord (Collins & Pickett, 1987; Palmer et al., 2000; Elliott et al., 2002) et en Europe (Fischer, 1992; Wohlgemuth et al., 2002; Degen et al., 2005; Van Couwenberghe et al., 2011). De la même manière que pour la régénération ligneuse, l'ouverture du couvert par une perturbation a une influence sur la diversité, l'abondance et la composition de la strate herbacée forestière, cette influence étant elle-même conditionnée par la taille de la trouée (Collins & Pickett, 1987). Ce sont en partie les mêmes processus qui régissent la dynamique spontanée de la végétation herbacée et celle de la végétation ligneuse, comme la capacité de dispersion de l'espèce (Verheyen & Hermy, 2001), les individus préexistants ou encore la reproduction végétatives (Hughes & Fahey, 1991). Les trouées, sont des espaces propices en termes de disponibilité en lumière pour les espèces héliophiles (Schumann et al., 2003), ce qui leur permet de se développer en abondance et en diversité (Canham et al., 1990; Emborg, 1998; Degen et al., 2005).

A la différence des essences forestières, les graines des espèces herbacées, et en particulier celles des espèces héliophiles de début de succession, ont une persistance plus élevée au sein de la banque de graines (Eriksson, 1995; Leckie et al., 2000; Pickett & McDonnell, 1989), ce qui leur permet de coloniser rapidement l'espace créé par l'ouverture de la canopée (Dzwonko, 1993; Matlack, 1994; Schumann et al., 2003). La taille de la graine semble être le principal facteur expliquant la persistance au sein de la banque de graines, la taille étant négativement corrélée à la survie de la graine (Bekker et al., 1998). Les espèces forestières ont en majorité des graines plus denses, à faible capacité de survie, ayant donc une persistance plus courte dans la banque de graines (Decocq et al., 2004).

1.3.4. Enjeux pour la forêt feuillue en Europe

Les forêts de feuillus en Europe centrale et de l'ouest sont des systèmes fortement exploités (Petritan et al., 2012), présentant un grand intérêt écologique et économique par la diversité d'essences feuillues économiquement intéressantes (Decocq et al., 2005). Parmi les essences les plus présentes, les chênes sessile et pédonculé (*Quercus petraea* et *Quercus robur*), le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le charme (*Carpinus betulus*) sont quatre espèces majeures dont l'aire de répartition se chevauche en Europe (San-Miguel-Ayanz et al., 2016). Le chêne a une grande importance économique (Annighöfer et al., 2015; Thomas et al., 2002) mais également écologique en permettant d'obtenir une plus grande diversité d'espèces dans le sous-bois par rapport au hêtre (Petritan et al., 2012). Néanmoins, des études récentes remettent en question la possibilité d'obtenir une régénération naturelle dominée par le chêne, en mettant un évidence le pouvoir compétiteur des espèces plus tolérantes à l'ombre, comme le hêtre ou le charme, en contexte de perturbation (Ligot et al., 2013; Manso et al., 2020; Tinya et al., 2020). Le déclin du chêne et le développement du hêtre représentent un double questionnement en contexte de réchauffement climatique car le hêtre est une espèce plus montagnarde et plus sensible que le chêne aux sécheresses (Bréda et al., 2006), qui risquent d'augmenter en fréquence et intensité dans les décennies à venir (Geßler et al., 2007; Jump et al., 2006).

1.3.5. Effet du changement climatique

Selon le rapport du Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC, 2014), le changement climatique se traduit en autres par une augmentation de la température moyenne à la surface du globe, une augmentation des précipitations moyennes dans les latitudes moyennes de l'hémisphère Nord, une acidification de l'eau de mer, une diminution de la masse des nappes glaciaires du Groenland et de l'Antarctique et une élévation du niveau moyen des mers. L'ensemble de ces changements sont observés globalement à l'échelle de la planète bien qu'il existe de fortes variations spatiales et temporelles. La principale cause de ces modifications climatiques est l'augmentation des émissions de gaz à effet de serre du début du 20ème siècle à nos jours. Ces émissions de gaz ont pour conséquences des modifications au sein du cycle de vie des espèces terrestres et aquatiques, avec un impact sur leurs aires de répartition, leurs activités saisonnières, leurs migrations, leurs abondances, leurs croissances et leurs phénologies ou encore leurs interactions (GIEC, 2014). Des phénomènes météorologiques et climatiques extrêmes, comme l'augmentation des sécheresses intenses, des incendies, des tempêtes ou des précipitations, sont également en lien avec le changement climatique.

1.3.5.1. Effet du changement climatique sur l'aire de distribution des espèces et des communautés végétales forestières

L'effet du changement climatique sur la végétation forestière a été l'objet de nombreuses observations et ce depuis un dizaine d'années (Lenoir et al., 2008; Bertrand et al., 2011; Gottfried et al., 2012). Toutes ces études s'accordent à montrer un impact du réchauffement

climatique sur la phénologie des espèces, leur abondance et/ou leur aire de répartition (Parmesan, 2006; Helm et al., 2017).

Concernant la modification de l'aire de répartition des espèces, deux types de phénomènes ont pu être observés : une migration d'une espèce pour retrouver des conditions de température plus en adéquation avec ses caractéristiques écologiques (Pitelka et al., 1997) et une extinction locale d'une espèce confrontée à une situation devenue trop défavorable (Thomas et al., 2004). La migration de l'espèce peut être altitudinale, déplacement vers des altitudes plus élevées (Lenoir et al., 2008, 2009; Savage & Vellend, 2015), ou latitudinale, déplacement vers le nord de l'aire de distribution (Groom, 2013; Cavanaugh et al., 2014; Sittaro et al., 2017). Le déplacement altitudinal, en particulier en zone montagneuse, a été plus souvent observé que le déplacement latitudinal en plaine (Colwell et al., 2008; Jump et al., 2009; Lenoir & Svenning, 2015). Ainsi, à ce jour, peu d'études portent sur la modification de l'aire de répartition de la végétation forestière de plaine, alors que de nombreuses études ont été menées et ont montré une modification de l'aire de répartition en montagne (Dullinger et al., 2012; Gottfried et al., 2012; Lenoir et al., 2009).Cette différence peut s'expliquer par la fragmentation plus importante des habitats forestiers en plaine, ce qui limite fortement le déplacement des espèces (Jump et al., 2009). De même, en zone montagneuse, la distance à parcourir pour atteindre une baisse de température est bien plus courte qu'en plaine, ce qui facilite la migration des espèces (Jump et al., 2009; Scherrer & Körner, 2011).

L'augmentation de la température globale étant plus rapide que la vitesse de migration des espèces végétales, un déséquilibre se crée entre le climat et les communautés végétales présentes en forêt (Bertrand et al., 2011). Ce déséquilibre, qui correspond à un retard d'adaptation de la végétation, est appelé aussi **dette climatique**. Plusieurs facteurs peuvent être à l'origine de ce déséquilibre entre climat et communautés végétales : certains traits des espèces, dont leur taux de migration, les interactions biotiques ou encore les caractéristiques environnementales (Svenning & Sandel, 2013). En ce qui concerne l'espèce, les pérennes sont capables de rester dans leur milieu une à plusieurs décennies en fonction de leur durée de vie. Certaines espèces, notamment ligneuses, ont une forte résistance aux variations de températures (Bertrand et al., 2016) ce qui explique leurs capacités à supporter plus longtemps une augmentation de température par rapport aux espèces herbacées (Svenning & Sandel, 2013). Les caractéristiques de l'espèce influencent également le taux de migration, que ce soit par la morphologie des semences, leur capacité de dispersion ou encore la hauteur de la plante (Matlack, 1994; Clark et al., 1999; Nathan & Muller-Landau, 2000). Ainsi, les espèces qui ont des semences denses avec une faible capacité de dispersion sont moins aptes à parcourir de longues distances qui leur permettraient de coloniser de nouveaux milieux. Les interactions biotiques inter et intra espèces peuvent également être responsables du déséquilibre. En effet, la compétition exercée par la végétation présente peut empêcher le développement de nouvelles espèces (Urban et al., 2012; Svenning & Sandel, 2013). Enfin, les caractéristiques du milieu comme la fragmentation des habitats, la pente ou la discontinuité du gradient climatique sont des facteurs qui peuvent

favoriser le déséquilibre entre le réchauffement et l'adaptation des communautés végétales (Honnay et al., 2002; Jump et al., 2009; Bertrand et al., 2011).

1.3.5.2. Effet du changement climatique sur le régime des perturbations naturelles

De nombreuses études en Amérique du Nord (Overpeck et al., 1990; Dale et al., 2001; Westerling, 2006) et en Europe (Schelhaas et al., 2003; Seidl et al., 2017) montrent l'effet du changement climatique sur l'intensification du régime des perturbations naturelles en forêt. L'intensification du régime des perturbations se définit par une augmentation en fréquence et/ou en intensité des perturbations. Un lien direct a été mis en évidence entre changement climatique, notamment l'augmentation des températures, et les incendies (Schelhaas et al., 2003; Westerling et al., 2011), les sécheresses (Allen et al., 2015; Millar & Stephenson, 2015) ou encore les invasions d'insectes ou de pathogènes (Seidl et al., 2009; Kautz et al., 2017). Par contre, le lien entre changement climatique et tempêtes de vents reste incertain (Dale et al., 2001; Seidl et al., 2017). D'après Seidl et al. (2017), les tempêtes sembleraient plus corrélées aux changements des précipitations qu'à l'augmentation de la température. En Europe néanmoins, Seidl et al. (2014) ont démontré que les dégâts forestiers causés par des perturbations, et notamment le vent, avaient augmenté au cours des dernières décennies (**Figure 1**). Il faut noter qu'en fonction de la situation géographique, le principal vecteur responsable des dégâts en forêt diffère. Au sud, en particulier dans la région méditerranéenne, l'augmentation des dégâts forestiers est causée principalement par les feux de forêts. Inversement, au nord, ce sont le vent et plus récemment les scolytes, qui ont induit une augmentation des dégâts forestiers. Les interactions entre ces vecteurs de perturbations sont également à prendre en compte, car elles peuvent dans certains cas amplifier les conséquences sur les écosystèmes forestiers (Buma, 2015; Seidl et al., 2017). Prenons l'exemple de l'interaction entre les tempêtes et les scolytes : les tempêtes ont pour principales conséquences en forêt d'endommager voir de déraciner les arbres ce qui créent des habitats favorables au développement des scolytes (Wermelinger, 2004). La perte de volume sur pied induite par la tempête sera donc amplifiée par l'invasion des scolytes (Seidl & Rammer, 2017). Au vu de l'impact qu'ont une perturbation et ses interactions sur la dynamique forestière (Pickett & White, 1985), l'intensification des perturbations pourrait être le principal facteur de détériorations causées par le changement climatique sur les écosystèmes forestiers (Lindner et al., 2010; Seidl et al., 2014).

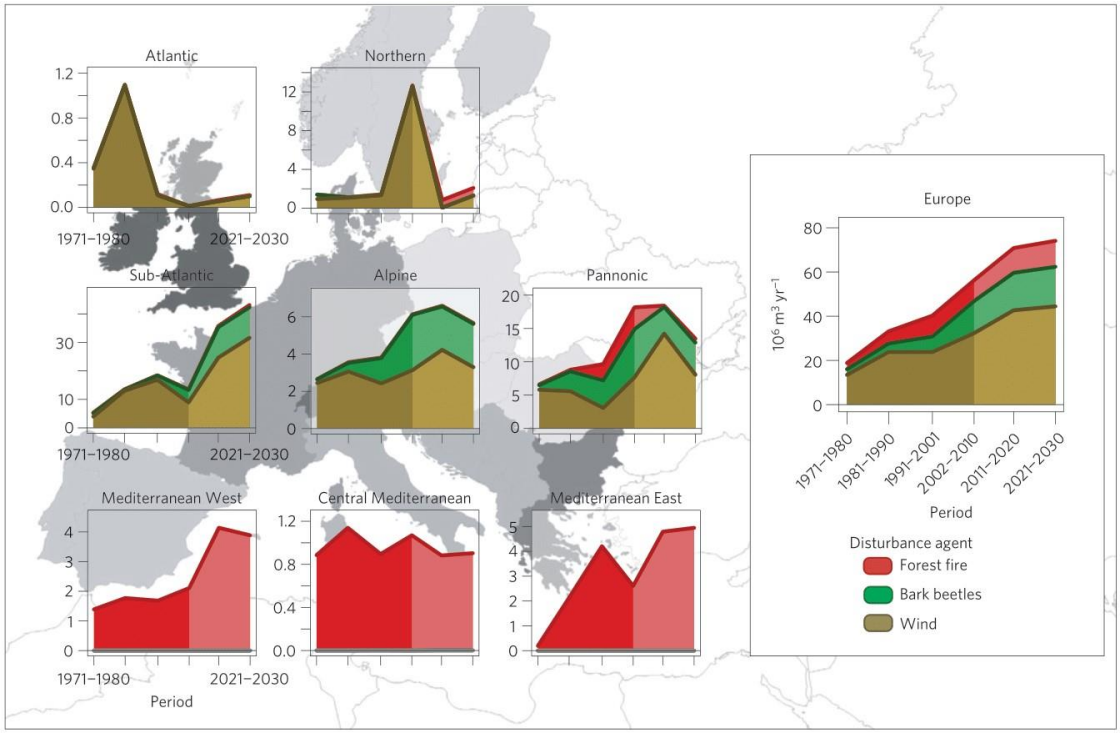


Figure 1 | Dommages forestiers induits par des perturbations entre 1971 et 2030 (source : Seidl et al., 2014)**.**

1.3.5.3. Importance des perturbations pour l'adaptation de la végétation au changement climatique

La dette climatique observée au sein des communautés végétales forestières peut être accentuée par la canopée forestière, reconnue comme étant régulatrice du microclimat forestier (Chen et al., 1999; Norris et al., 2011; Reifsnyder et al., 1971). De Frenne et al. (2013) ont démontré dans leur étude le rôle de la densité du couvert forestier sur la réaction des communautés végétales forestières au changement climatique : plus la canopée est dense, moins la communauté végétale s'adapte à un climat plus chaud et plus la dette climatique est grande. Dans ce cadre, une perturbation qui induit une ouverture abrupte de la canopée, entraîne également une modification du microclimat forestier. En augmentant la disponibilité en lumière et la température du sol (Bauhus, 1996; Wright et al., 1998; Gray et al., 2002), l'ouverture de la canopée pourrait faciliter l'arrivée de nouvelles espèces après avoir entrainé une remise à zéro du cycle de la végétation (Pickett & White, 1985). Ainsi, la perturbation peut être vue comme un catalyseur potentiel de l'adaptation forestière au changement climatique (Thom et al., 2017) en permettant l'arrivée d'espèces plus en adéquation avec le contexte climatique ou en induisant la disparition d'espèces pour lesquelles les conditions climatiques sont devenues trop défavorables. Ceci a déjà été observé en Amérique du Nord par Stevens et al. (2015) et Brice et al. (2019) qui ont montré un effet positif des perturbations sur l'adaptation des communautés végétales à un climat plus chaud. Néanmoins, la question demeure de savoir si l'adaptation des communautés végétales observée au sein des trouées est un phénomène qui résulte de l'ouverture du couvert forestier et qui s'atténuera avec la fermeture progressive, ou s'il s'agit d'un phénomène permanent induit par le changement climatique.

1.4. OBJECTIF DU TRAVAIL DE THESE

La dynamique spontanée de la végétation forestière obtenue à la suite de perturbations de grandes ampleurs est un domaine d'étude qui représente un grand intérêt écologique et économique pour le gestionnaire forestier dans l'optique d'obtenir un peuplement de qualité et adapté au contexte climatique futur. L'objectif principal de ce travail de thèse a été d'analyser la dynamique de la régénération observée au sein de trouées forestières et d'évaluer les modifications induites par le changement climatique sur la dynamique. Cet apport scientifique vise à de former un socle de connaissances sur lequel les gestionnaires forestiers pourront s'appuyer pour définir des itinéraires sylvicoles à mettre en œuvre à la suite de perturbations météorologiques.

Ce travail de thèse se décline en trois axes :

Le **premier axe** concerne **l'évaluation de la dynamique de la régénération naturelle obtenue dans les trouées forestières créées par des tempêtes**. L'étude de la dynamique se décline en plusieurs variables qui sont la diversité, la composition, l'abondance et la croissance des essences dans les trouées, et ce en fonction de variables environnementales structurantes de la régénération comme la lumière, la richesse du milieu ou encore le peuplement pré-tempête. Cette première partie a pour objectif d'évaluer, à l'aide d'une approche par observations, si la régénération obtenue dix-neuf ans après l'ouverture est suffisante pour obtenir un peuplement satisfaisant pour le gestionnaire forestier en termes de diversité et d'abondance, et dans le cas contraire, de mettre en lumière quelles sont les situations de blocages éventuels et si elles auraient pu être détectées en amont.

Le **second axe** concerne une **évaluation plus précise de la régénération, obtenue après 19 ans, de trois essences structurantes des forêts européennes et françaises** : *Carpinus Betulus*, *Fagus sylvatica* et *Quercus sp.* (*Quercus petraea* et *Quercus robur*). Le hêtre et le charme ont rapidement été identifiés comme des espèces ayant potentiellement un impact négatif sur la régénération du chêne, ce chapitre cherchera à de mettre en évidence si le chêne est toujours présent ou non dans la régénération et sous quelles conditions environnementales. La comparaison de ces trois essences est faite par la modélisation de la présence, l'abondance, de la hauteur et du diamètre de chaque essence.

Enfin, le **troisième axe** concerne **l'évaluation de l'adaptation des communautés végétales forestières de trouées au changement climatique en comparaison avec leur évolution sous peuplement non touchés par la tempête**. La comparaison des communautés végétales au sein des trouées trois et dix-neuf ans après ouverture du couvert avec des communautés végétales forestières non impactées par une perturbation met en évidence le rôle joué par la perturbation dans l'adaptation des communautés végétales forestières au changement climatique, et ce en fonction de la taille de l'ouverture créée et de l'altitude.

Ce travail s'insère dans le cadre d'un projet scientifique et technique intitulé « Optimisation des travaux sylvicoles post-tempête »[2]. L'objectif de ce projet est de répondre à des questionnements sur la dynamique des communautés végétales et en particulier de la régénération ligneuse dans les trouées post-tempête. D'un point de vue opérationnel, il vise à produire un outil d'aide à la décision et des conseils sur les itinéraires sylvicoles à mettre en œuvre pour obtenir une régénération ligneuse de qualité à la suite de tempêtes. Pour ce faire, une approche par observation avec un suivi temporel sur vingt ans a été réalisé sur un dispositif installé dans les forêts françaises ayant subies des dégâts plus ou moins importants à la suite des tempêtes de décembre 1999. Trois dates de mesures ont été réalisées, deux préalablement à ce travail de thèse qui ont déjà fait l'objet d'analyses spécifiques et une durant la thèse.

Ce manuscrit est composé de six chapitres. Le **chapitre 1** a mis en lumière le cadre théorique de l'étude ainsi que les avancées scientifiques réalisées dans le domaine. Le **chapitre 2** présente la démarche scientifique qui a été menée pour réaliser cette étude et plus largement les protocoles expérimentaux réalisés depuis l'initiation du projet à la suite des tempêtes de 1999. Les **chapitres 3, 4 et 5** correspondent aux trois articles scientifiques réalisés dans le cadre de ce travail de thèse. Enfin, au sein du **chapitre 6**, une discussion générale sur les apports scientifiques de ce travail de thèse est développée.

[2] https://www6.nancy.inrae.fr/silva/Equipes-de-recherche/ForeSTree/Projets-Recherche/Post-tempete-2017-2020

CHAPITRE 2

Méthodologie générale

La méthodologie générale présentée dans ce chapitre permet de mettre en avant la démarche scientifique élaborée pour cette étude et plus largement de présenter les observatoires de la dynamique de végétation après tempête. Une présentation de l'historique des observatoires, des mesures passées et présentes ainsi que des analyses menées pour cette étude y sont détaillées. Ce chapitre a pour objectif de mettre en avant la richesse du réseau de placettes permanentes de l'observatoire des peuplements dévastés et de l'observatoire des peuplements mités.



2.1. DEMARCHE SCIENTIFIQUE

2.1.1. Les tempêtes de 1999 en France

Les tempêtes de décembre 1999, Lothar et Martin, ont été des plus virulentes pour le secteur forestier français induisant des perturbations environnementales, économiques et sociétales importantes (Birot et al., 2009). Avec des vents supérieurs à 140 km/h, 1,7 million d'hectares de forêts, soit 11 % de la forêt française, ont été exposés à des vents violents (Wencélius, 2002). La France est le pays qui a connu le plus de dégâts devant l'Allemagne et la Suisse avec 45 départements fortement touchés (**Figure 2**) et 7 % de la surface forestière endommagée (Inventaire Forestier National, 2003). Parmi les régions françaises, la Lorraine et l'Aquitaine ont été les plus touchées, les dégâts inventoriés dans ces régions ont représenté un tiers des dégâts nationaux.

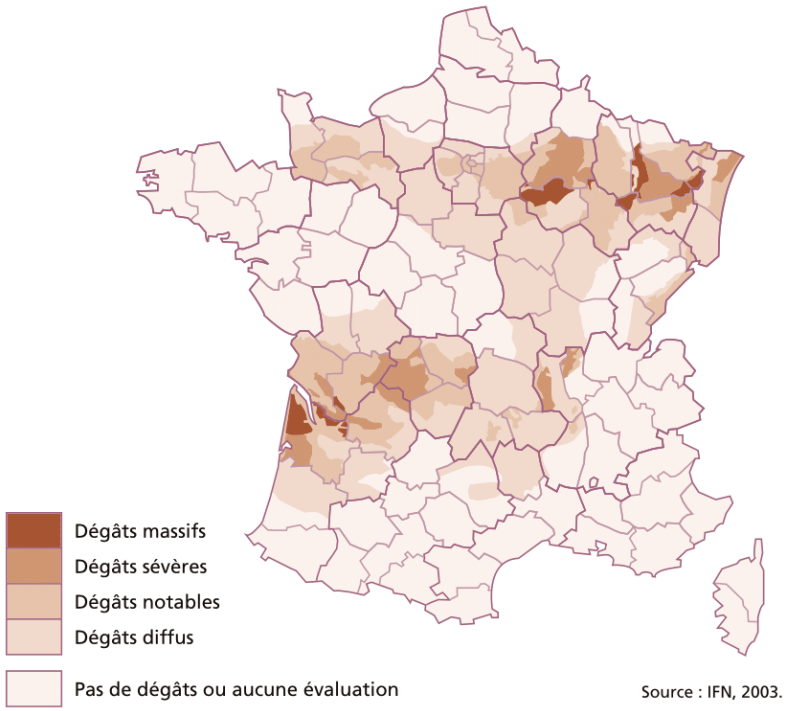


Figure 2 | Représentation de la sévérité des dégâts par généralisation des cartes départementales. Source : Inventaire Forestier National, 2003.

Le volume de dégâts induits par les tempêtes s'élève à 97 millions de m^3 de chablis, composés à 55 % de résineux et 45 % de feuillus. Cette estimation a été réalisée dans les forêts dont le couvert a été détruit à au moins 10 %. Les dégâts diffus n'ont donc pas été pris en compte alors que Pignard et al. (2009) ont soulevé leur importance car ils représentent une part conséquente du volume endommagé. En les prenant en compte, ils estiment un volume total de probablement 176 millions de m^3 de chablis, soit 8,3 % du volume de bois sur pied des forêts françaises. Ce volume ne représente que les dégâts induits directement par les tempêtes. Bien que l'estimation soit difficile, en prenant en compte les chablis secondaires facilités par la tempête (*e.g.* attaques de scolytes), le volume de bois endommagé serait bien plus élevé.

2.1.2. Les observatoires de la dynamique de végétation après tempête

Les observatoires de la dynamique de végétation après tempêtes sont des réseaux de placettes permanentes qui ont été mis en place à la suite des tempêtes de 1999 dans l'optique d'étudier la dynamique spontanée non assistée de la végétation au sein de trouées post-tempête sur une période de 15 à 20 ans. L'objectif principal était d'identifier d'éventuelles situations de blocage de la régénération naturelle et de définir des itinéraires sylvicoles à la suite d'intempéries climatiques comme les tempêtes. Trois réseaux, répondant à différents questionnements et couvrant différentes zones géographiques, ont été mis en place :

- **Observatoire des Peuplements Dévastés Alsace-Lorraine** : réseau de 121 unités expérimentales installées en 2001 par le LERFoB[3], l'ONF[4] et le CRPF[5] Grand Est, en Alsace et en Lorraine sur des peuplements fortement impactés par les tempêtes. En 2018-2019, 74 unités expérimentales sont encore disponibles.
- **Observatoire des Peuplements Dévastés National** : réseau national de 65 unités expérimentales installées en 2001 par l'ONF, le CNPF-IDF[6] avec l'aide du LERFoB, dans des peuplements fortement impactés par les tempêtes dans les autres régions françaises. En 2018-2019, 40 unités expérimentales sont encore disponibles.
- **Observatoire des Peuplements Mités** : réseau de 107 unités expérimentales installées en 2004 en Lorraine par les mêmes partenaires, sur des peuplements plus faiblement impactés. En 2018-2019, 72 unités expérimentales sont encore disponibles.

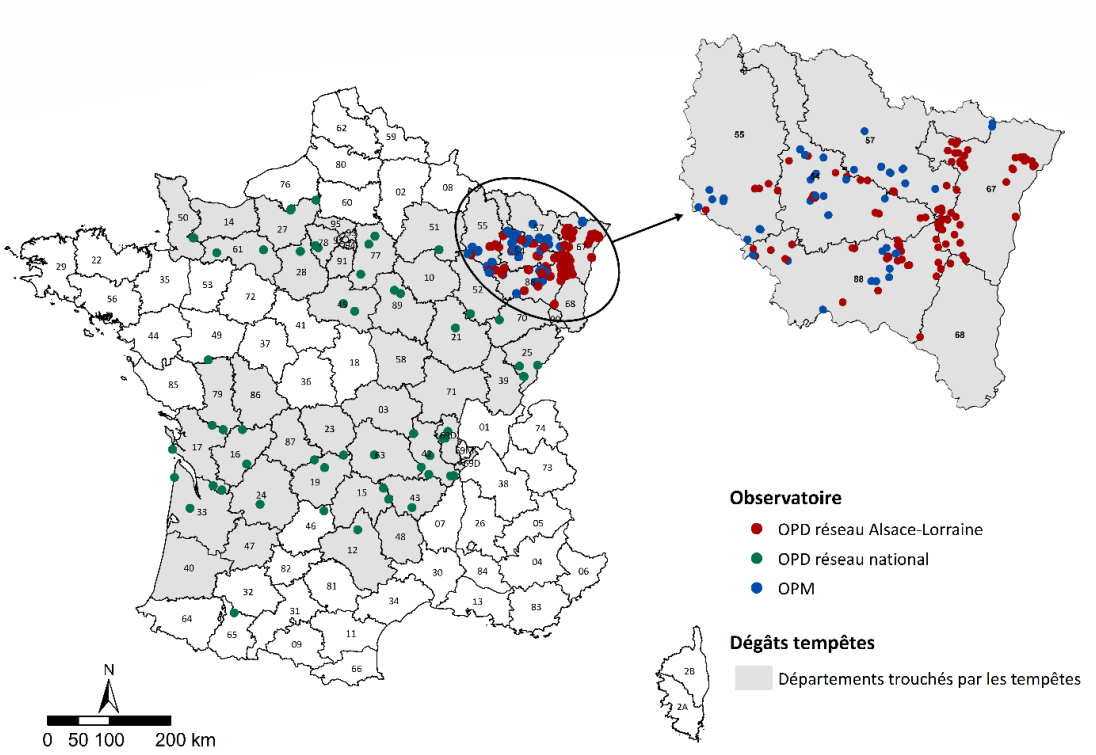


Figure 3 | Carte des unités expérimentales installées à la suite des tempêtes de 1999. Les unités expérimentales des deux réseaux OPD ont été installées en 2002 et celles du réseau OPM en 2004.

[3] Laboratoire d'Etude des Ressources Forêts-Bois, qui aujourd'hui est devenu l'unité mixte de recherche SILVA
[4] Office National des Forêts
[5] Centre Régional de la Propriété Forestière
[6] Centre National de la Propriété Forestière - Institut pour le Développement Forestier

2.1.2.1. Observatoire des peuplements dévastés

2.1.2.1.1. *Critères de choix des sites*

Par convention dans la suite du texte, sauf mention contraire, l'observatoire des peuplements dévastés (OPD) fait référence à l'ensemble de l'OPD Alsace-Lorraine et l'OPD National. L'OPD a été mis en place dans des peuplements fortement touchés par les tempêtes de 1999, avec au moins 90 % du volume sur pied impacté. Toutes les unités expérimentales sont installées dans des trouées d'au moins 2 ha, avec une majorité dépassant les 5 ha. Les unités expérimentales ont été établies dans des peuplements où la régénération préexistante était *a priori* peu ou pas présente et qui étaient considérées comme des sites potentiellement problématiques par le gestionnaire forestier. L'échantillonnage visait l'obtention un large gradient stationnel, basé sur l'analyse du pH du sol avec un minimum à 3,7 et un maximum à 8,1 pour l'horizon de surface, et de type de peuplements pré-tempête, basé sur l'avis des gestionnaires forestiers et sur l'analyse des souches. Le nombre d'unité expérimentale par modalité est présenté **Tableau 2.**

Tableau 2 | Répartition des unités expérimentales de chaque réseau en fonction du peuplement pré-tempête et du niveau d'acidité du sol. La classe « résineux introduits » correspond aux unités expérimentales de moins de 500 m d'altitude avec un peuplement pré-tempête résineux ainsi que toutes les UE avec du douglas ou du pin noir au-dessus de 500 m d'altitude.

		PEUPLEMENT PRE-TEMPETE								
		HET	CHE	CHE - HET	SAP	EPC	SAP - EPC	PSY	Résineux introduits	Autres mélanges
NIVEAU ACIDITE DU SOL	**OPM**									
	3,8 ≤ pH < 4,5	8	5	1	0	0	0	0	4	3
	4,5 ≤ pH < 5,5	6	24	2	0	0	0	0	3	0
	5,5 ≤ pH ≤ 7,9	10	18	9	0	0	0	0	14	0
	OPD Alsace-Lorraine									
	3,7 ≤ pH < 4,5	23	5	4	6	10	5	0	31	2
	4,5 ≤ pH < 5,5	5	5	1	0	0	0	0	1	0
	5,5 ≤ pH ≤ 8,1	14	1	2	0	0	0	0	7	0
	OPD National									
	3,8 ≤ pH < 4,5	4	1	0	2	0	0	1	13	2
	4,5 ≤ pH < 5,5	1	5	1	1	3	4	0	10	2
	5,5 ≤ pH ≤ 7,7	3	0	4	0	1	2	0	3	1

Les abréviations correspondent à : HET = hêtre, CHE = chênes, SAP = sapin pectiné, EPC = épicéa, PSY = pin sylvestre.

2.1.2.1.2. *Historique des actions menées*

Le réseau des observatoires OPD est un projet complexe réunissant de nombreux partenaires, des moyens financiers et humains importants et nécessitant une coordination sur plusieurs années. Les protocoles réalisés ont évolué au cours du temps, à la fois pour ajouter des données manquantes et pour s'adapter à l'évolution de la régénération. Plusieurs études et

publications ont été réalisées depuis l'installation des observatoires, dans lesquelles sont décrits plus ou moins complètement les protocoles adoptés (Lacombe et al., 2009; Mengin, 2006; Quiñones-Nadler et al., 2005; Van Couwenberghe, 2008, 2010, 2011). L'historique des actions menées au sein du réseau depuis sa création est répertorié **Tableau 3**.

Tableau 3 | Historique des actions menées au sein des deux réseaux OPD (Alsace-Lorraine et National). Cet historique provient du rapport intitulé « Observatoire des dynamiques naturelles après tempête Réseau Lorraine Alsace » rédigé par L. Van Couwenberghe en 2007 et complété par L. Dietz.

DATE	ACTION REALISEE
2001 - 2002	Mise en place du protocole
Eté 2002 - 2003	Installation des unités expérimentales et première campagne de mesures
2003 - 2004	Archivage et analyse des données
Mars 2004	Comité de pilotage pour les questions liées à la remesure et de l'installation d'un dispositif complémentaire
Eté 2004	Mesures complémentaires sur l'âge des semis et sur les souches par deux stagiaires BTS
Octobre 2004	Bilan des résultats, prévision de la remesure en 2005 et de la mise en place d'enclos
Janvier - avril 2005	Adaptation du protocole pour la deuxième campagne, comité de pilotage
Eté 2005	Deuxième campagne de mesures
Octobre 2005 - janvier 2006	Archivage de données, construction de la base de données, analyse de données, choix des sites pour les enclos
Février 2006	Comité de pilotage, présentation premier document[1]
Février - juillet 2006	Nettoyage de la base de données, remesures sur le terrain, installation des 7 enclos et mesures en Lorraine
Août 2006 - 2007	Analyses de la 2ème série de mesures, présentation des résultats, rédaction du rapport final[2]
Automne 2007	Intégration des données Alsace-Lorraine dans une base qui contient les données du réseau national
2011	Soutenance de thèse L. Van Couwenberghe basée sur les données du réseau [3]

[1] Quiñones-Nadler et al.(2005), [2] Lacombe & Van Couwenberghe, 2010; Van Couwenberghe, 2007a, 2007b, 2008), [3] Van Couwenberghe (2011)

2.1.2.1.3. *Organisation des unités expérimentales*

Le schéma des unités expérimentales OPD est équivalent quelle que soit la taille de la trouée. Ce sont des sites de 90 m de côté (0,8 ha) avec une zone tampon de 5 m. Quatre placettes circulaires de 10 m de rayon, numérotées de 1 à 4, sont installées à 30 m par rapport au centre de l'unité expérimentale aux grades 50 (placette 2), 150 (placette 3), 250 (placette 4) et 350 (placette 1) (**Figure 4**). Au sein de chaque placette, trois placeaux circulaires de 2 m de rayon, numéroté A, B et C, dont les centres ont été installés à 0 gr (A), 133 gr (B) et 266 gr (C) à 9 m par rapport au centre de la placette considérée.

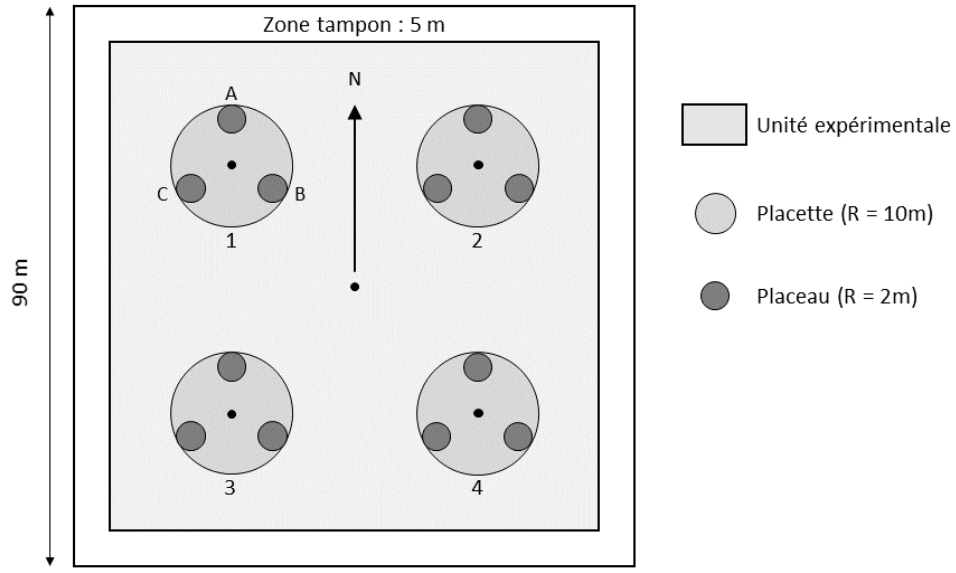


Figure 4 | Schéma d'un dispositif de l'observatoire des peuplements dévastés.

2.1.2.2. Observatoire des peuplements mités

2.1.2.2.1. *Choix des sites*

L'objectif de ce deuxième réseau est d'étudier la dynamique de végétation au sein de forêts peu à moyennement impactées par les tempêtes de 1999. Ainsi, le réseau de l'observatoire des peuplements mités (OPM) regroupe des peuplements forestiers ayant subi des dégâts qui ont touché 10 à 50 % de leur surface de manière plus ou moins diffuse. L'OPM regroupe un ensemble d'unités expérimentales installées dans des trouées de 0,008 à 1 ha en Lorraine, à l'étage collinéen (< 500 m d'altitude), ayant une pente inférieure à 10-20 % et en excluant les fonds de vallons ombragés. Les unités expérimentales ont été sélectionnées de manière à obtenir une variété de peuplements pré-tempête sur un large gradient trophique. Ainsi, 107 unités expérimentales ont été installées sur 40 sites, 2 à 4 unités expérimentales par site, selon le schéma **Figure 5**.

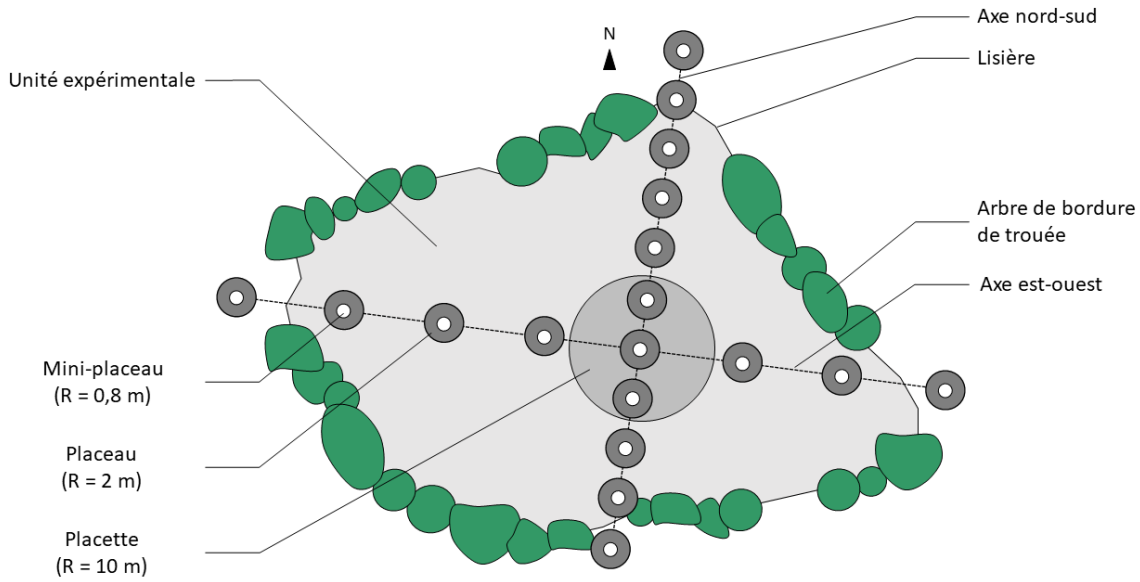


Figure 5 | Schéma d'un dispositif de l'observatoire des peuplements mités.

2.1.2.2.2. *Historique des actions réalisées*

Le réseau OPM a été mis en place après le réseau OPD, pour permettre une évaluation de l'effet des dégâts diffus qui représentent une part importante des dégâts forestiers induits par les tempêtes de 1999, en Lorraine ils représentent 20 % des forêts touchées (Pignard et al., 2009). Les unités expérimentales ont été installées en 2004 et deux campagnes de mesures ont été réalisées en 2004-2005 et 2009. Le **Tableau 4** présente les différentes étapes du projet.

Tableau 4 | Historique des actions menées au sein du réseau OPM. Cet historique provient du rapport intitulé « Observatoire des peuplements mités, 1ère phase de mesures 2003-2006, Rapport final » rédigé par A. Mengin en 2006 et complété par L. Dietz.

DATE	ACTION REALISEE
2002 - 2003	Mise en place du protocole
2004 - 2005	Installation du réseau, mesures sur le terrain et archivage des données
2005 - 2006	Analyse des données de la première campagne [1]
2009	Deuxième campagne de mesures sur le terrain
2011	Soutenance de thèse L. Van Couwenberghe basée sur les données du réseau [2]

[1] Mengin (2006), Van Couwenberghe et al. (2008, 2010), [2] Van Couwenberghe (2011)

2.1.2.2.3. *Organisation des unités expérimentales*

Les unités expérimentales du réseau OPM sont regroupées si possible par trois en fonction de la taille de la trouée. Ainsi, pour chaque site une petite trouée, une trouée moyenne et une grande trouée ont été regroupées dans un triplet localisé dans la même forêt. La **Figure 6** présente la répartition de la taille de la trouée en fonction de la classification petite, moyenne ou grande.

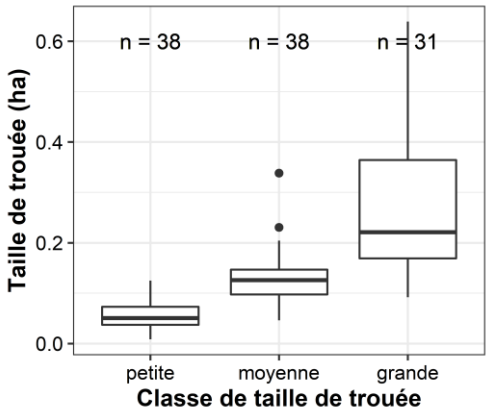


Figure 6 | Classe de taille de trouée de l'observatoire des peuplements mités en fonction de la taille mesurée sous ArcGis.

Quelle que soit la taille, le design expérimental est le même (Erreur ! Source du renvoi introuvable.). La trouée a été délimitée par le tronc des arbres géolocalisés, appelés « arbres de bordure », qui ont permis de réaliser une bordure de trouée sous ArcGis et de calculer le barycentre de la trouée. Le barycentre représente le « centre » de la trouée, où une placette

circulaire de 10 m de rayon a été délimitée. Deux axes ont ensuite été installés, à 5 gr (axe nord-sud) et à 105 gr (axe est-ouest) par rapport au nord. Sur l'axe nord-sud, des placeaux circulaires de 2 m de rayon ont été matérialisés tous les 6 m alors que sur l'axe est-ouest des placeaux de 2 m de rayon ont été matérialisés tous les 12 m. Cette densité de placeaux plus élevée sur l'axe nord-sud a été décidée à l'origine car le gradient de microclimats attendus est plus important sur ce gradient que sur le gradient est-ouest. Enfin, au centre de chaque placeau, un mini-placeau circulaire de 0,8 m de rayon a été délimité pour permettre l'inventaire des semis. Le nombre de placeaux par unités expérimentales varie entre 10 et 27 avec une moyenne de 13 placeaux.

2.1.3. Unités expérimentales remesurées en 2018-2019

L'objectif des réseaux étant d'étudier la dynamique spontanée de la végétation, toutes les unités expérimentales où des travaux ont été réalisés ont été considérées comme « non remesurables ». Ainsi, avant de débuter la campagne de mesures 2018-2019, les gestionnaires des différentes forêts (domaniales, communales et privées) ont été contactés et sollicités pour remplir une fiche d'état des lieux permettant d'identifier s'il y a eu intervention sylvicole ou non dans les unités expérimentales. La fiche d'état des lieux envoyée aux gestionnaires est disponible en **Annexe 1**. Cette fiche a permis d'identifier 60 unités expérimentales, dont 20 du réseau OPM, 28 du réseau OPD Alsace-Lorraine et 12 du réseau OPD National, sur lesquelles il y avait eu une intervention, et qui ont donc été éliminées dans le programme de terrain 2018-2019.

Pour toutes les unités expérimentales pour lesquelles les fiches n'ont pas été remplies par les gestionnaires, une évaluation de leur préservation a été menée directement par l'équipe de terrain. Le choix de supprimer ou non l'unité expérimentale a été fait de la manière suivante :

- OPD : si au moins deux placeaux sont impactés par des travaux sylvicoles, la placette est supprimée ; si plus de deux placettes sont impactées par des travaux, l'unité expérimentale est supprimée.
- OPM : si plus de 50 % des placeaux d'un axe ou la placette centrale sont impactés par des travaux sylvicoles, l'unité expérimentale est supprimée.

Les fiches saisies par les gestionnaires et les critères de sélection appliqués sur le terrain, ont amené à supprimer 48 unités expérimentales du réseau OPD Alsace-Lorraine, 24 unités expérimentales du réseau OPD National et 35 unités expérimentales du réseau OPM. À cela s'ajoute 1 unité expérimentale qui n'a pas pu être mesurée en 2018-2019 car elle était trop isolée. La **Figure 7** présente les différents travaux menés dans les parcelles éliminées et le nombre d'unités expérimentales associées.

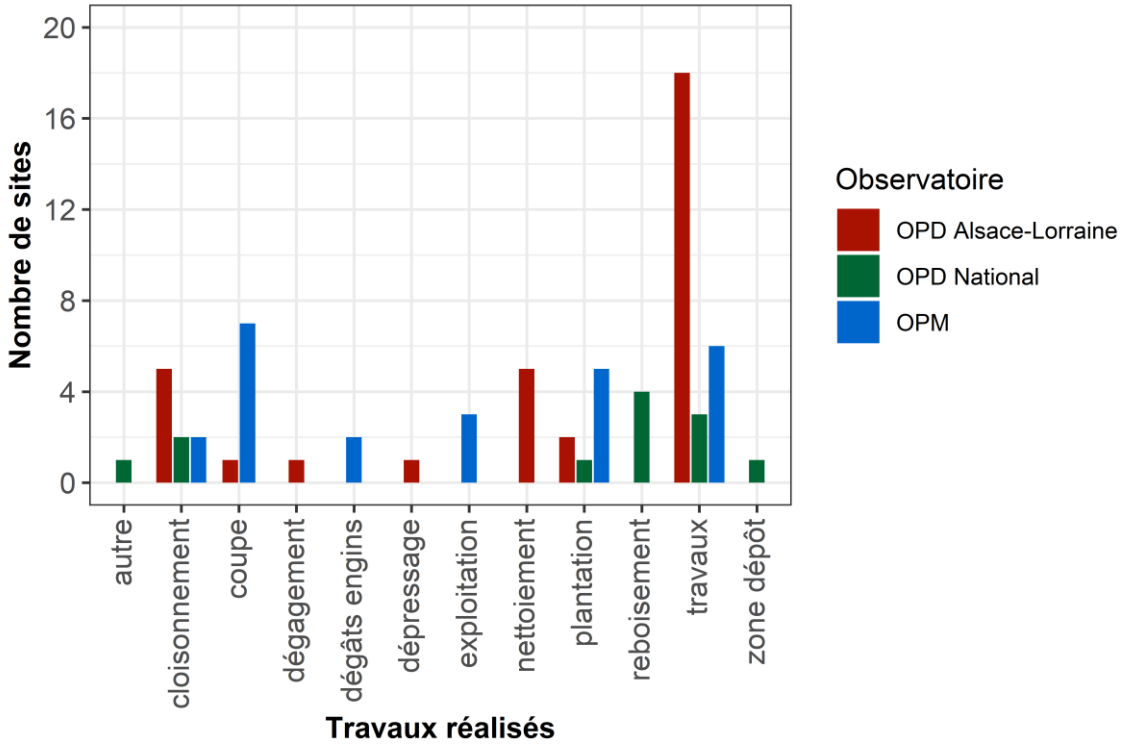


Figure 7 | Classification des unités expérimentales non remesurées en fonction des travaux réalisés. La mention « travaux » regroupe les unités expérimentales pour lesquelles plusieurs interventions différentes ont été réalisées ou les unités expérimentales sans précision sur la nature des travaux ; la mention « autre » désigne l'unité expérimentale remesurable mais qui n'a pas été mesurée car trop isolée.

2.1.4. Unités expérimentales étudiées en 2018-2019

2.1.4.1. Répartition géographique

La zone étudiée se trouve en zone tempérée de la France métropolitaine et couvre la longitude allant de 1°O à 8°E et une latitude allant de 44°N à 49°N. L'ensemble des 186 unités expérimentales étudiées en 2018-2019, dont 74 du réseau OPD Alsace-Lorraine, 40 du réseau OPD National et 72 du réseau OPM, sont installées dans 25 départements français (**Figure 8**). Cette zone d'étude permet de balayer un large gradient climatique car elle prend en compte à la fois des régions sous influence climatique océanique, semi-continentale et montagnarde. Le nombre d'unités expérimentales installées au sein de chaque département est détaillé en **Annexe 2**. L'altitude des unités expérimentales couvre un gradient de 8,6 m à 1385 m.

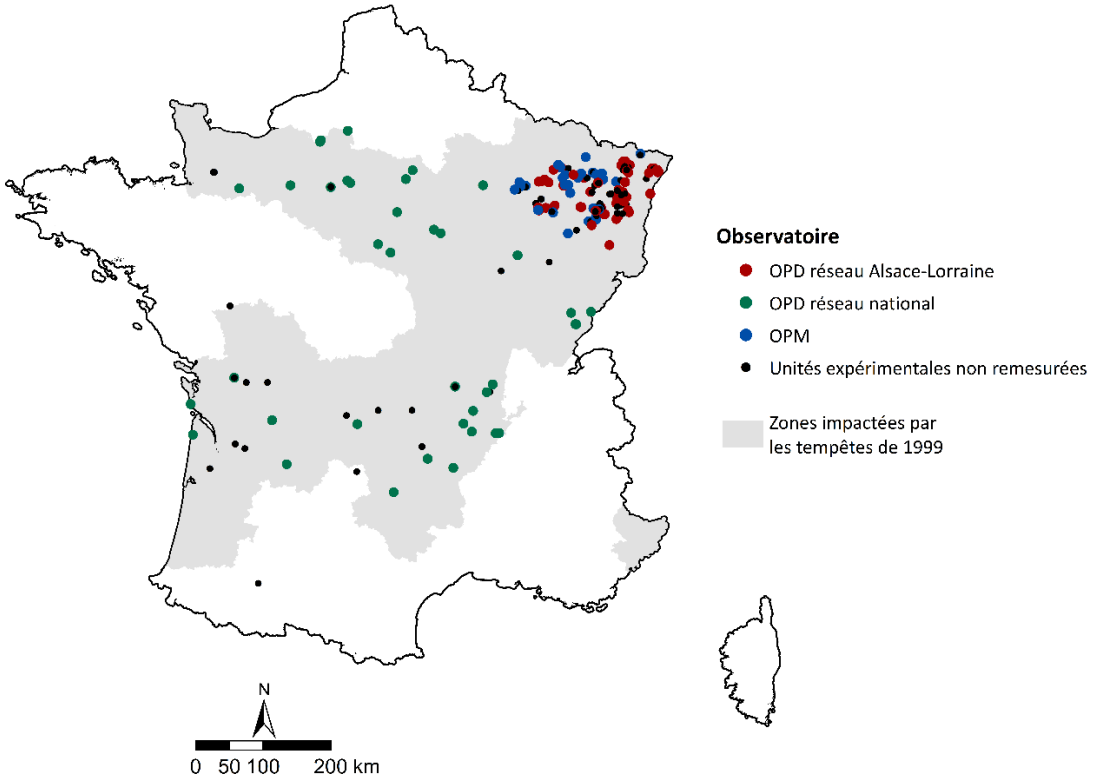


Figure 8 | Carte des unités expérimentales mesurées et non remesurées en 2018-2019 sur les trois observatoires.

Les 186 unités expérimentales remesurées en 2018-2019 ont permis de couvrir de larges gradients de pH, d'altitude et de températures. La répartition du nombre d'unités expérimentales en fonction des différents gradients est présentée sur la **Figure 9**.

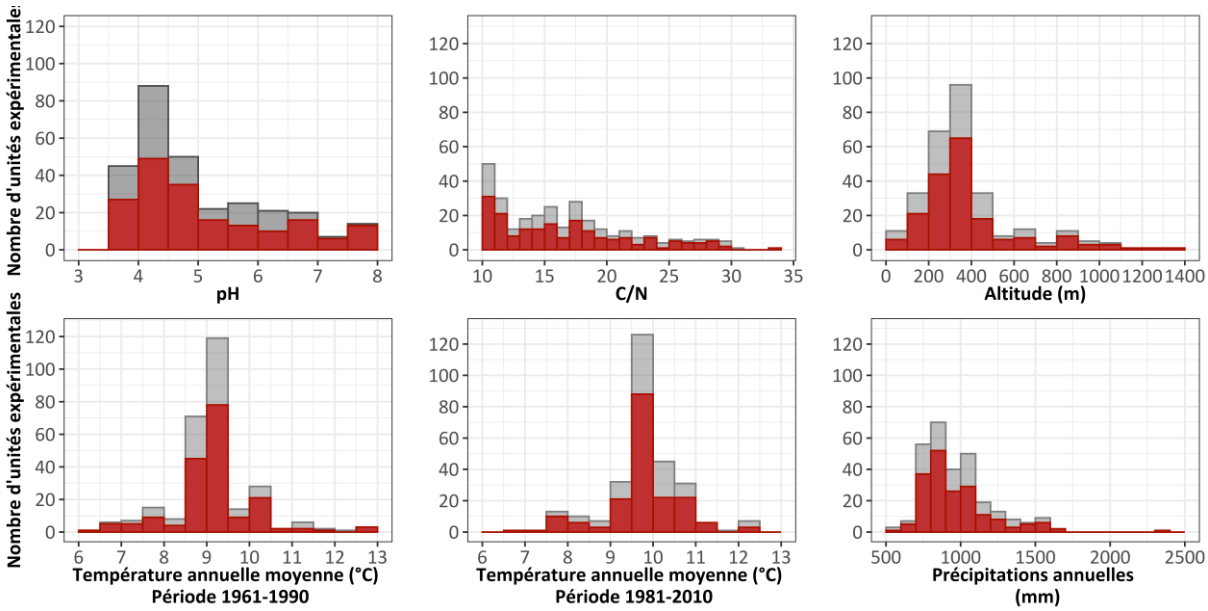


Figure 9 | Nombre d'unités expérimentales remesurées en fonction des gradients édaphiques, climatiques et altitudinaux. En gris, les unités expérimentales OPD et OPM installées en 2002, en rouge, les unités expérimentales remesurées en 2018-2019.

2.1.4.2. Gradient climatique

Pour évaluer la variabilité climatique entre les unités expérimentales, le modèle AURELHY de Météo-France a été utilisé (Benichou & Le Breton, 1987). Le modèle AURELHY regroupe un ensemble de données climatiques mensuelles calculées au pas kilométrique sur deux périodes : 1961-1990 et 1981-2010. Pour chaque unité expérimentale, une extraction sous le logiciel de cartographie ArcGis (version 10.4.1; ESRI Inc., Redlands, CA, USA) de la température moyenne mensuelle a été réalisée pour les deux périodes.

2.1.4.3. Caractérisation édaphique

La caractérisation édaphique de chaque unité expérimentale s'est faite en deux étapes. Dans un premier temps, une fosse pédologique a été creusée au centre de chaque unité expérimentale lors de la première campagne de mesures (2002 pour les OPD, et 2004 pour les OPM) pour réaliser une description détaillée du sol. Ainsi une description par horizon a été réalisée en relevant les variables suivantes : la profondeur du plafond et du plancher (cm), la texture, la structure, la compacité, l'humidité, la nature, la taille et le pourcentage d'éléments grossiers, la profondeur d'apparition d'hydromorphie faible, moyenne ou forte (cm). La classification faible, moyenne et forte de l'hydromorphie a été faite selon la classification suivante :

- Hydromorphie faible : profondeur (cm) d'apparition des premières taches ocre ou décolorées au sein de la matrice.
- Hydromorphie moyenne : profondeur d'apparition (cm) d'un horizon à taches ocre et décolorée sans matrice visible.
- Hydromorphie forte : profondeur d'apparition (cm) d'un horizon gris ou bleuté ou d'un horizon tourbeux lié à une nappe permanente.

Selon cette classification, un même profil de sol peut avoir une profondeur d'apparition d'hydromorphie faible, moyenne et forte. Par la suite, les unités expérimentales ont été séparées en deux classes : présence ou absence d'hydromorphie.

Un prélèvement de sol a été réalisé sur l'horizon 0-5 cm de profondeur lors de la première campagne de mesure, ce qui a permis dans un second temps de faire des mesures en laboratoire du pH-H_2O, de la disponibilité en carbone et en azote selon les protocoles NF ISO 10390, NF ISO 10694 and NF ISO 13878 respectivement. Le pH-H_2O de l'horizon A du sol (pH) et la fertilité (C/N) sont disponibles pour chaque unité expérimentale.

2.1.4.4. Caractérisation de la trouée

2.1.4.4.1. *Taille de la trouée*

L'estimation de la taille de la trouée a été faite à l'aide du logiciel de cartographie ArcGis. Deux protocoles différents ont été appliqués en fonction du réseau. Pour l'OPM, l'identification et la localisation des troncs arbres de bordures a permis de tracer la bordure des trouées et ainsi d'estimer sa taille. Dans le cas de l'OPD, les trouées étant trop grandes (> 2 ha) pour inventorier les arbres de bordures, la taille des trouées a été estimée à l'aide des images satellites Landsat-5

(U.S. Geological Survey) en comparant les images prises avant et après 1999. Les trouées ont ainsi pu être délimitées et leurs surfaces calculées. Le gradient de taille de trouée s'étend de 0,008 ha à 557 ha sur l'ensemble des observatoires.

Le **Tableau 5** présente l'amplitude (moyenne, minimum et maximum) des variables climatiques, édaphiques et de caractérisation de la trouée, en fonction du réseau étudié.

Tableau 5 | Récapitulatif des gradients climatiques, édaphiques et de caractérisations de la trouée obtenus avec les 186 unités expérimentales mesurées en 2018-2019. La moyenne est représentée en gras et les valeurs entre crochets représentent le minimum et le maximum de chaque gradient.

		OBSERVATOIRES		
		OPM 24 sites 72 UE	**OPD Alsace-Lorraine** 74 UE	**OPD National** 40 UE
BILAN CLIMATIQUE	**Température moyenne annuelle (°C)** Modèle Aurelhy, période 1961-1990	**9,14** [8,75 - 10,0]	**8,9** [6,8 - 10,2]	**9,5** [5,6 - 12,9]
	Température moyenne annuelle (°C) Modèle Aurelhy, période 1981-2010	**9,8** [9,2 - 10,6]	**9,6** [7,7 - 10,9]	**10,2** [6,7 - 13,5]
BILAN NUTRITIONNEL	**pH**	**5,5** [3,8 - 7,9]	**4,9** [3,7 - 8,1]	**5,0** [3,9 - 7,7]
	Disponibilité en azote	**14** [11 - 28]	**18** [10 - 30]	**20** [12 - 34]
BILAN LOCALISATION	**Taille de trouée (ha)**	**0,15** [0,008 - 0,6]	**58,3** [1,4 - 557]	**26,3** [2,2 - 161]
	Altitude (m)	**330** [215 - 584]	**390** [121 - 984]	**453** [8,6 - 1385]

2.1.4.4.2. *Peuplement pré-tempête*

La composition du peuplement pré-tempête a été estimée à dire d'expert par les gestionnaires forestiers et en se basant sur l'analyse des souches lors de la première campagne de mesures. Cette caractérisation est importante car le peuplement présent avant la tempête a eu une influence sur la composition de la banque de graines et de la régénération préexistante. À partir des données fournies lors de la première campagne de mesures, neuf classes de peuplements pré-tempête ont été différenciées (**Tableau 6**).

Tableau 6 | Répartition des unités expérimentales de chaque réseau en fonction du peuplement pré-tempête. La classe « résineux introduits » correspond aux unités expérimentales de moins de 500 m d'altitude avec peuplement pré-tempête résineux ainsi que toutes les UE avec du douglas ou du pin noir au-dessus de 500 m d'altitude.

	PEUPLEMENT PRE-TEMPETE								
	HET	CHE	CHE - HET	SAP	EPC	SAP - EPC	PSY	Résineux introduits	Autres mélanges
OPM	20	32	7	0	0	0	0	11	2
OPD Alsace Lorraine	24	7	3	4	7	3	0	26	0
OPD National	6	4	2	3	2	5	1	14	3

Les abréviations correspondent à : HET = hêtre, CHE = chênes, SAP = sapin pectiné, EPC = épicéa, PSY = pin sylvestre.

2.1.5. Présentation synthétique du protocole de mesures

2.1.5.1. Objectifs

L'objectif principal de ce travail de thèse est d'analyser la dynamique de la végétation observée au sein de trouées forestières et d'évaluer les modifications induites par le changement climatique sur cette dynamique. Ces apports scientifiques fournissent un socle de connaissances dans le cadre du projet « Optimisation des travaux sylvicoles post-tempête » 2017-2020 qui a pour finalité d'aboutir à des conseils de gestion pour obtenir une reconstitution d'un peuplement de qualité dans le cadre spécifique du renouvellement forestier post-tempête. Pour ce faire, nous avons souhaité étudier les deux observatoires de la dynamique de végétation post-tempête simultanément. L'OPD et l'OPM ont été conçus séparément, avec des objectifs et un protocole qui leur sont propres. Ce sont des protocoles qui ont évolué dans le temps pour permettre une adaptation des mesures en fonction des stades de la régénération. En 2018, nous avons souhaité comparer les deux observatoires pour permettre une évaluation de l'effet de la sévérité de la perturbation sur la dynamique de la régénération. Ainsi, un troisième protocole a été conçu de manière à intégrer au mieux l'ensemble des variables mesurées dans les précédentes campagnes de mesures dans les deux observatoires et pour permettre une adaptation des mesures en fonction de l'avancé de la régénération. Le protocole de mesures présenté ci-dessous est une version synthétique des protocoles réalisés au cours des trois campagnes de mesures[7].

2.1.5.2. Inventaire des tiges ligneuses

Les tiges ligneuses ont été inventoriées sur les placeaux de 2 m de rayon (**Figure 4 ; Figure 5**). Toutes les tiges lignifiées vivantes de la liste **Annexe 3** et d'une hauteur supérieure à 10 cm ont été identifiées et décrites. Les tiges de franc pied et les cépées sont prises en compte, chaque brin de cépée étant considéré comme une tige distincte. Le protocole de mesures des diamètres et des hauteurs de tiges a évolué dans le temps et diffère en fonction des observatoires OPD et OPM. Dans le cas de l'OPD et pour les deux premières campagnes de mesures, la hauteur des tiges est estimée par classe de 50 cm et seules les tiges supérieures à 3 m de hauteur ont une mesure de diamètre à 1,30 m. Dans le cas de l'OPM (campagne 1 et 2), la hauteur des tiges inférieures à 1,50 m a été estimée par classe de 10 cm sur les mini-placeaux (R = 0,80 m). Pour les tiges supérieures à 1,50 m, la hauteur a été estimée par classe de 50 cm et le diamètre à 1,30 m a été mesuré[8] sur les placeaux (R = 2 m). En 2018-2019, nous avons souhaité homogénéiser les mesures de diamètres et de hauteurs. Ainsi, pour toutes les tiges supérieures à 1,30 m de hauteur, le diamètre a été mesuré à hauteur de poitrine (DBH), c'est-à-dire à 1,30 m. La mesure de la hauteur a été réalisée sur deux tiges par essence par placeau, précision au centimètre, celle ayant le plus gros diamètre et celle ayant le diamètre médian. Le **Tableau 7** synthétise le nombre de tiges inventoriées au cours des trois campagnes de mesures.

[7] Une version détaillée du protocole est disponible en ligne sur le site du projet

[8] NB : absence de mesure de diamètres et de hauteur pour la deuxième campagne de mesure de l'OPM

Tableau 7 |Nombre de tiges inventoriées au cours des trois campagnes de mesures pour les 186 unités expérimentales OPD et OPM remesurés en 2018-2019.

	CAMPAGNE 1	CAMPAGNE 2	CAMPAGNE 3
Nombre total de tiges	27838	61551	31330
Nombre de tiges avec une mesure de diamètre	1587	2892	12978
Nombre de tiges avec une mesure de hauteur	27721	26996	4532

2.1.5.3. Relevés floristiques

Les relevés floristiques ont été réalisés à l'échelle de la placette (R = 10 m) et à l'échelle des placeaux (R = 2 m) (**Figure 4** ; **Figure 5**) pour les trois campagnes de mesures. Ce sont des inventaires exhaustifs de toutes les plantes vasculaires présentes sur la placette. Une note de recouvrement selon l'échelle de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1932) a été attribuée à chaque espèce inventoriée dans chaque relevé en fonction de trois strates de hauteurs : la strate inférieure 0-0,5 m, la strate intermédiaire 0,5-2 m et la strate supérieure > 2 m. L'échelle de Braun-Blanquet est une échelle en 6 classes représentant un pourcentage de recouvrement de l'espèce **Tableau 8**. Les espèces relevées au sein des trois observatoires lors des trois campagnes de mesures sont répertoriées **Annexe 4**, un total de 553 espèces différentes ont été relevées.

Tableau 8 | Échelle de Braun-Blanquet et pourcentage de recouvrement associé. (source : Braun-Blanquet 1932). Le seuil de nombre de pieds pour les notes + et 5 est une adaptation de l'échelle initiale de Braun-Blanquet.

NOTE	POURCENTAGE DE RECOUVREMENT
+	Moins de 5 pieds, recouvrement inférieur à 5 %
1	Recouvrement inférieur à 5 %, plus de 5 pieds
2	Recouvrement compris entre 5 et 25 %
3	Recouvrement compris entre 25 et 50 %
4	Recouvrement compris entre 50 et 75 %
5	Recouvrement supérieur à 75 %

Le recouvrement est estimé par la projection verticale de la surface des organes aériens sur le sol (ou le ciel) sans tenir compte des superpositions. Par convention, toutes les espèces herbacées[9], quelle que soit leur hauteur maximale, sont comprises dans la strate inférieure 0-0,5 m. L'appartenance d'un individu ligneux ou d'une liane à une strate est définie par la hauteur de son bourgeon le plus haut et son recouvrement représente son couvert total.

2.1.5.4. Recouvrement total de la végétation

Le recouvrement total de la végétation a été évalué sur les placeaux (R = 2 m) et les placettes (R = 10 m) des unités expérimentales (**Figure 4** ; **Figure 5**) pour les trois campagnes de mesures. Pour la caractérisation du couvert total de la végétation, chaque strate est considérée comme un bloc indépendant des autres strates. Le recouvrement est estimé par la projection verticale sur le sol de l'ensemble des organes aériens (toutes espèces confondues) contenus dans

[9] La séparation espèces herbacées et ligneuses se réfère à la Flore Forestière Française (Rameau et al., 1989)

le volume de cette strate sans tenir compte des superpositions. Il s'agit d'un pourcentage de recouvrement attribué selon les strates suivantes :

- Le sol nu : correspondant au pourcentage de recouvrement de la litière, du sol nu et des mousses.
- La strate 0-0,5 m : pourcentage de recouvrement occupée par la projection au sol de la végétation totale de hauteur inférieure à 0,5 m.
- La strate 0,5-2 m : pourcentage de recouvrement occupée par la projection au sol de la végétation totale de hauteur supérieure à 0,5 m et inférieure à 2 m.
- La strate > 2 m : pourcentage de recouvrement occupée par la projection au sol de la végétation totale de hauteur supérieure à 2 m.

2.1.5.5. Inventaire de l'encombrement

L'encombrement est défini comme l'ensemble des rémanents morts provenant de la tempête, quel que soit leur diamètre. Le pourcentage de recouvrement de l'encombrement ainsi que sa hauteur maximale sont évalués sur les placeaux (R = 2 m) et les placettes (R = 10 m) (**Figure 4** ; **Figure 5**) pour les trois campagnes de mesures.

2.1.5.6. Nouveauté du protocole 2018-2019

De nouvelles données ont été mesurées lors de la campagne de 2018-2019 dans l'objectif de pouvoir à la fois estimer la qualité du peuplement obtenu et de faire une comparaison des communautés floristiques avec un peuplement non impacté par les tempêtes. Dans le cas de la mesure de qualité, elle a été ajoutée en 2018-2019 car la régénération naturelle a atteint un stade suffisamment avancé pour que cette mesure soit fiable dans le temps, ce qui n'était pas le cas lors des premières campagnes de mesures. À l'inverse, le suivi temporel des communautés végétales dans les forêts non impactées par les tempêtes aurait été pertinent pour mieux évaluer l'effet des tempêtes sur la flore en comparant celle-ci à la flore de peuplements non perturbés. Ces mesures n'ayant pas été intégrées dans les premiers protocoles de mesures, nous avons donc fait le choix de l'ajouter pour la troisième campagne.

2.1.5.6.1. *Estimation de la qualité de la régénération*

La qualité des tiges est une variable importante pour estimer la réussite ou non de la régénération pour les gestionnaires forestiers. Elle peut se définir en fonction d'un ensemble de critères morphologiques, qui, relativement aux objectifs sylvicoles, permettent d'identifier quels sont les arbres d'avenir. Ainsi, un arbre d'avenir rassemble un ensemble de potentialités satisfaisantes pour former le peuplement final. En 2018-2019, 19 ans après l'ouverture de la canopée, les mesures suivantes de qualité ont été réalisées sur les tiges ayant un DBH supérieur à 5 cm.

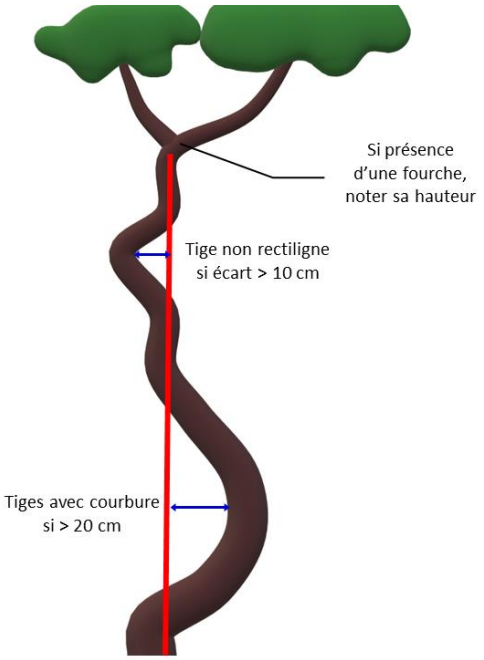


Figure 10 | Illustration de la mesure de rectitude, de courbure basale et de la présence de fourche. Schéma adapté d'après un schéma original de L. Laurent.

- La présence de dégâts ongulés.
- La présence d'une fourche et sa hauteur.
- Le nombre de branches de plus de 3 cm de diamètre.
- La présence d'une courbure basale, et son écart à la verticalité en cm (si supérieure à 20 cm).
- La rectitude de la tige.
- La présence de signes de maladies (chancre, chalarose, autre).
- La présence de cassure sur l'ensemble de la tige.

Dans l'objectif d'obtenir un nombre suffisant de tiges avec une description complète pour évaluer la qualité, au moins 10 tiges, toutes essences confondues, de plus de 5 cm de DBH doivent être relevées par placette (4 placettes pour les OPD donc 40 tiges, 1 placette par OPM donc 10 tiges). Si le nombre de tiges n'est pas atteint dans les placeaux, l'inventaire des tiges de plus de 5 cm de DBH est complété par des arbres situés sur la placette, en prenant dans l'ordre les tiges les plus proches du centre de la placette jusqu'à ce que le nombre cible de tiges soit atteint (**Figure 11**).

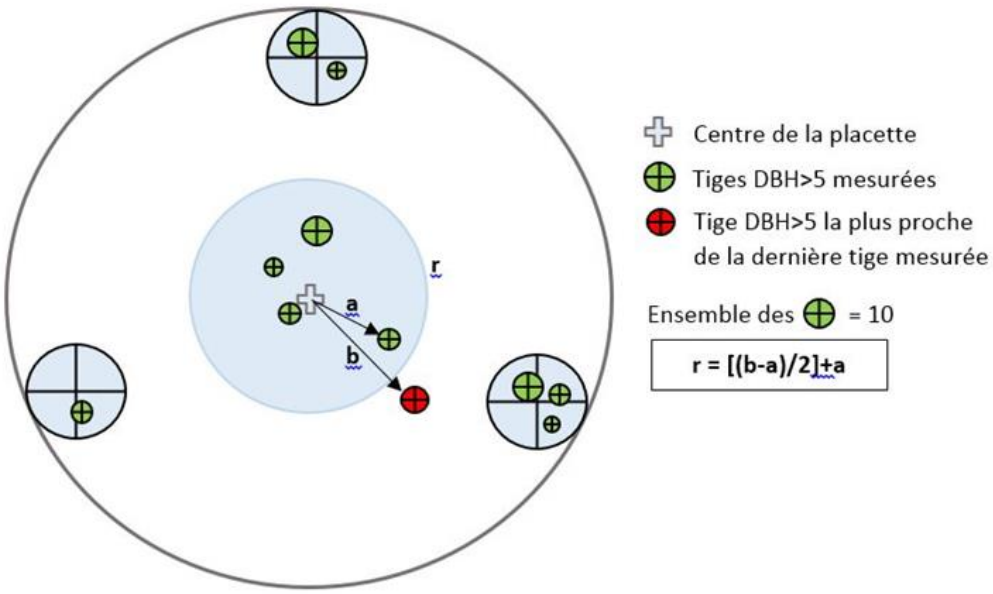


Figure 11 | Illustration de la placette centrale pour la mesure de qualité de tiges à DBH > 5 cm. Cette illustration présente l'exemple d'une des quatre placettes OPD, le même système est appliqué pour les placeaux et la placette des unités expérimentales OPM. Schéma conçu par L. Laurent.

2.1.5.6.2. *Placette de référence en peuplement non impacté par les tempêtes*

Nous avons souhaité étudier l'impact des perturbations sur les communautés végétales forestières. Pour ce faire, une placette de référence a été installée dans un peuplement non impacté par la tempête à proximité de chaque unité expérimentale dans l'optique de réaliser une comparaison. Un certain nombre de mesures ont été réalisées sur cette placette pour contrôler que les conditions environnementales entre placette de référence et trouée étaient équivalentes et permettaient de faire une comparaison. La placette de référence a été placée à au moins 30 m de la bordure de la trouée ou de la lisière de la forêt. L'exposition, la pente, l'altitude, le peuplement environnant et le sol ont été contrôlés pour correspondre au mieux aux conditions des unités expérimentales à laquelle les placettes de référence étaient associées. Au total, de 152 placettes de références ont été installées et mesurées. 34 unités expérimentales n'ont pas eu de référence car il n'était pas possible d'en installer une à proximité. Une placette de 10 m de rayon ainsi que deux placeaux à 0 gr et 133 gr par rapport au centre de la placette ont été installés. Un relevé floristique selon le protocole défini au §2.1.5.3 (page 37) a été réalisé sur la placette et les deux placeaux.

2.1.5.6.3. *Réduction du nombre de placettes et placeaux à mesurer*

Dans l'optique de simplifier, et surtout limiter la durée des mesures sur chaque site, des placettes et/ou placeaux n'ont pas été mesurés en 2018-2019 (**Figure 12**). Dans le cas de l'OPM, seuls les placeaux répartis tous les 12 m ont été pris en compte, à l'exception du dernier placeau de l'unité expérimentale et du placeau sous couvert qui sont systématiquement mesurés. Dans le cas de l'OPD, les mesures concernant les relevés floristiques, le recouvrement total de la végétation et de l'encombrement ont été réalisées sur une placette (par défaut la première) et ensuite sur deux placeaux (A et B) sur les quatre placettes. En ce qui concerne les mesures dendrométriques, elles ont été réalisées sur les 12 placeaux et 4 placettes.

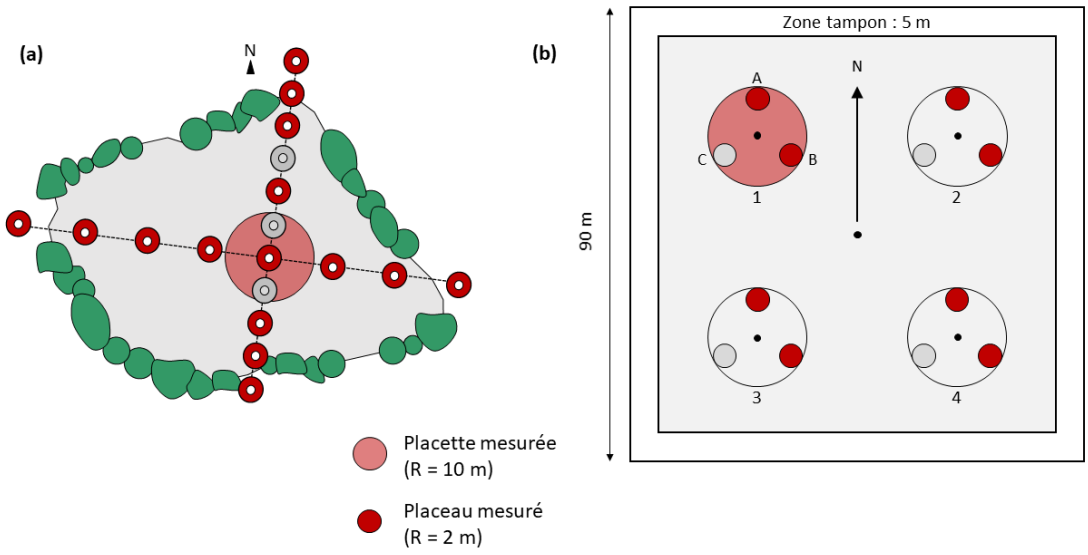


Figure 12 | Réduction du nombre de placettes et placeaux mesurés en 2018-2019. La réduction concerne (a) les relevés floristiques et les mesures dendrométriques pour l'OPM, (b) les relevés floristiques pour l'OPD.

Outre le gain de temps, les simplifications et modifications réalisées dans le nouveau protocole de mesures permettent de rendre plus comparable les deux dispositifs. Les surfaces échantillonnées sont équivalentes quelle que soit l'origine OPD ou OPM de l'unité expérimentale. Le **Tableau 9** permet de faire la synthèse des différentes mesures réalisées en 2018-2019.

Tableau 9 | Synthèse des mesures réalisées dans les deux observatoires durant les campagnes de terrain 2018 et 2019.

ÉCHELLE DE MESURE	MESURES REALISEES		
Unité expérimentale OPD : 0,8 ha OPM : 1 trouée	▪ Vérification si l'unité expérimentale est mesurable et re-matérialisation des placeaux ▪ Prélèvement de sol		
Mini-placeaux et placeaux OPD : R = 2 m OMP : R = 0,8 m puis R = 2 m	**Inventaire tiges ligneuses** ▪ Inventaire et identification de toutes les tiges > 10 cm de hauteur ▪ Mesure du diamètre pour les tiges > 1,30 m de hauteur ▪ Note de qualité pour les tiges avec un DBH > 5 cm ▪ Mesure de la hauteur de la tige qui a le plus gros diamètre pour chaque essence ▪ Mesure de la hauteur de la tige qui a le diamètre médian pour chaque essence	**Inventaire floristique** ▪ Identification de toutes les espèces présentes ▪ Note d'abondance/dominance selon les strates 0-0,5 m, 0,5-2 m et > 2 m ▪ Pourcentage de recouvrement total de la végétation selon les strates 0-0,5 m, 0,5-2 m et > 2 m ▪ Pourcentage de recouvrement de l'encombrement	
Placette OPD : R = 10 m OPM : R = 10 m	Si moins de 10 tiges avec une note de qualité sur les placeaux, complément à 10 tiges sur la placette avec les tiges de DBH > 5 cm	*Cf. inventaire sur mini-placeaux et placeaux*	
Placette de référence floristique OPD : R = 10 m OPM : R = 10 m	**Description du sol** ▪ Sondage avec la tarière et description des horizons ▪ Prélèvement de sol sur 0-5 cm de profondeur	**Inventaire floristique** *Cf. inventaire sur mini-placeaux et placeaux*	**Peuplement** Tour relascopique par essence pour caractériser la surface terrière

2.1.6. Choix des unités expérimentales en fonction des chapitres

En fonction des chapitres et des gradients environnementaux étudiés, nous n'avons pas mené les différentes études sur les mêmes unités expérimentales.

Le **chapitre 3** concernant l'évaluation de la dynamique spontanée de la régénération ligneuse post-tempête a été réalisé dans la région Grand Est, en regroupant l'OPD Alsace-Lorraine et l'OPM, pour un total de 145 unités expérimentales. Les unités expérimentales de l'OPD National se trouvent dans des conditions environnementales, et notamment climatiques, trop éloignées de

celles de la région Grand Est, ne permettant pas de mener une analyse de l'effet de la taille des trouées sans biais lié à la répartition des sites de l'OPD et de l'OPM.

Le **chapitre 4** sur la caractérisation de la régénération du chêne, du charme et du hêtre 19 ans après les tempêtes, a été mené sur l'ensemble des trois réseaux (OPD Alsace-Lorraine, OPD National et OPM) mais en excluant les unités expérimentales ayant un peuplement pré-tempête résineux autochtones ou résineux introduits. Cette sélection a permis de réaliser l'étude dans le cadre de la régénération des peuplements à composition « naturelle » dans la zone d'étude. Au total, 108 unités expérimentales ont été étudiées dans ce chapitre.

Enfin, le **chapitre 5** sur l'effet des perturbations sur la dynamique de végétation forestière en contexte de changements climatique a été mené sur l'ensemble des trois réseaux mais uniquement sur les unités expérimentales pour qui une placette de référence sous couvert forestier non impacté par la tempête a pu être installée en 2018-2019, soit un total de 152 unités expérimentales. Ce choix a été dicté du fait de l'importance de la comparaison avec la placette de référence dans les résultats.

2.1.7. Bases de données extérieures

Des bases de données extérieures ont été incluses dans l'analyse dans le cadre du **chapitre 5** pour évaluer l'évolution de la composition des communautés végétales forestières au sein des trouées et des forêts non perturbées. Ces bases, réalisées à l'échelle de la France ou de l'Europe, ont permis de calculer des indicateurs caractérisant les préférences climatiques et de disponibilité en lumière des communautés végétales forestières dans des contextes écologiques variés. La méthode de calcul a été développée dans le **chapitre 5** §5.6.1 (page 103).

2.1.7.1. EcoPlant

EcoPlant est une base de données phytoécologiques conçue par le laboratoire LERFoB en 2002 pour analyser la distribution des espèces végétales en fonction des conditions et ressources du milieu en France (Gégout et al., 2005). Elle regroupe un ensemble de données concernant (i) des inventaires floristiques, (ii) des variables écologiques mesurées (profil de sol, analyses physiques et chimiques du sol), (iii) une description de la végétation, (iv) des coordonnées géographiques et (v) des informations standardisées sur la manière dont les relevés phytoécologiques ont été réalisés. Environ 9800 relevés ont été répertoriés et proviennent de 152 études réalisées entre 1922 et 2011.

2.1.7.2. Sophy

Sophy est une base de données phytosociologiques créée en 1978 et destinée à décrire les groupes socio-écologiques chez les végétaux (Brisse et al., 1995). Elle regroupe plus de 32000 placettes installées en forêts et inventoriées entre 1914 et 2000. Les données relevées concernent (i) des inventaires floristiques exhaustifs, (ii) des coordonnées géographiques et (iii) des informations standardisées sur le protocole utilisé lors des relevés.

2.1.7.3. Indices d'Ellenberg

Des indices floristiques permettant d'estimer les facteurs environnementaux ont été définis par Ellenberg (Ellenberg et al., 1992) sur la flore présente en Europe centrale et de l'est. À chaque espèce, une note entre 1 et 9 (à 12 pour l'humidité du sol), reflétant la tolérante de l'espèce pour la variable considérée, a été attribuée pour : la lumière (L), la température (T), la continentalité (K), l'humidité édaphiques (F), le pH (R), les nutriments azotés (N) et la salinité (S). Dans notre étude, nous nous sommes servis principalement de l'indice de lumière, 1 représentant les espèces sciaphiles et 9 les espèces héliophiles.

2.2. TRAITEMENT ET ANALYSE DES DONNEES

2.2.1. Vérification et correction des bases

La première étape du traitement des données a été la vérification et la correction des données prises. Toutes les données aberrantes, en termes de hauteur ou diamètre, ont été systématiquement retirées de l'analyse.

Une attention particulière a été donnée à l'indentification des espèces ligneuses de la liste **Annexe 3**. La correction de l'espèce a été réalisée en deux étapes. La première consiste à vérifier la cohérence entre les espèces des relevés floristiques et celles des relevés dendrométriques, les deux relevés étant réalisés par des groupes différents. Ensuite, la cohérence entre campagne de mesures a été vérifiée. Les étapes de corrections pour chaque espèce sont détaillées en **Annexe 5**.

Pour un certain nombre d'espèces ligneuses, nous avons fait le choix de les regrouper sous « *sp.* » car l'identification sur le terrain était difficile et ne nous semblait pas fiable. Ainsi, les bouleaux (*Betula pendula* & *Betula pubescens*) ont été regroupés dans « *Betula sp.* », les chênes (*Quercus petraea* & *Quercus robur*) ont été regroupés dans « *Quercus sp.* », les saules (*Salix alba*, *Salix atrocienerea*, *Salix aurita*, *Salix caprea*, *Salix cinerea*, *Salix fragilis*, *Salix trianda* & *Salix viminalis*) ont été regroupés dans « *Salix sp.* » et les tilleuls (*Tilia cordata* & *Tilia platyphyllos*) ont été regroupés dans « *Tilia sp.* » pour toutes les analyses exceptées les calculs de richesse spécifique.

L'objectif de l'étude étant d'évaluer la régénération naturelle après tempête, les tiges avec un DBH supérieur à 20 cm de diamètre, 218 tiges soit 1,6 % des tiges mesurées, ont été retirées de l'analyse car nous les avons considérées comme étant des individus appartenant aux peuplements présents avant les tempêtes de 1999. De la même manière, dans le cas de l'étude des hauteurs des tiges, un seuil à 13 m de hauteur a été appliqué. Ainsi, 447 tiges ont été supprimées de l'analyse des hauteurs, soit 10 % des tiges mesurées avec une hauteur en 2018-2019. Ce seuil reflète une limite au niveau du matériel de mesures, nous avions à notre disposition des perches de mesures de 13 m. Ainsi, pour les tiges supérieures à 13 m, la différence entre la hauteur de la perche et le haut de l'arbre a été estimée à l'œil nu, ce qui représente une imprécision de mesures trop élevée pour inclure ces tiges dans l'analyse.

Enfin, seules les plantes vasculaires ont été considérées dans cette étude. Ainsi toutes les bryophytes relevées ont été retirées de l'analyse.

2.2.2. Présentation synthétique des analyses réalisées

Chaque chapitre a une section matériels et méthodes plus développée. Ci-dessous, une présentation succincte des analyses réalisées au sein de chaque chapitre.

Le **chapitre 3** a pour objectif de réaliser une description globale de la dynamique spontanée de la régénération post-tempête obtenue au sein des trouées. Ainsi, la diversité en essences, la composition, la densité et le diamètre moyen ont été calculés pour permettre une vue d'ensemble de la régénération obtenue en fonction de variables stationnelles (acidité du sol), de la taille de la trouée et du peuplement pré-tempête. Pour limiter le gradient climatique, seuls les sites présents dans la région Grand Est ont été sélectionnés dans cette étude.

La comparaison de la régénération obtenue du chêne, du hêtre et du charme 19 ans après ouverture de la canopée a été réalisée sur l'ensemble des unités expérimentales qui avaient un peuplement pré-tempête composé de feuillus (**chapitre 4**). La présence, la densité, la hauteur et le diamètre des trois essences ont été évalués par une approche par modélisation. Plusieurs facteurs environnementaux (acidité du sol, disponibilité en azote, taille de la trouée, distance à la lisière, composition du peuplement pré-tempête, indice de compétition) ont été testés pour identifier les variables du milieu qui ont le plus d'influence sur la régénération de chacune des trois essences.

Enfin, au sein du **chapitre 5**, la composition des relevés floristiques au sein des trouées de la première et de la troisième campagne a été comparée. Cette comparaison a également concerné les placettes présentes en trouées et sous forêts non perturbées pour la troisième campagne. Cette comparaison a été réalisée par le biais de la bioindication à l'aide des valeurs indicatrices de lumière d'Ellenberg et de la température moyenne annuelle d'EcoPlant. Une approche par modélisation a été réalisée pour tester l'effet de la taille de la trouée et de l'altitude.

CHAPITRE 3

Dynamique spontanée de la régénération post-tempête ligneuse en fonction du gradient d'ouverture de la canopée, de la composition du peuplement pré-tempête et des conditions édaphiques

Ce chapitre a pour objectif de réaliser une description détaillée de la dynamique spontanée des essences observée au sein des trouées forestières des deux réseaux de placettes permanentes (OPD et OPM). Cette description est faite à travers quatre facteurs caractéristiques de la dynamique : la diversité en essence, la composition de la régénération, l'abondance et le diamètre moyen obtenu 19 ans après l'ouverture du couvert forestier. Cette analyse a été menée dans l'objectif d'évaluer l'effet de la sévérité des perturbations sur la régénération, en prenant également en considération la composition du peuplement pré-tempête et de l'acidité du sol.



Photo : Équipe terrain 2004, Forêt privée de Neunhoffen

Article [1] – Dynamique spontanée de régénération des peuplements 19 ans après la formation des trouées forestières par les tempêtes de 1999

Auteurs : Lucie Dietz, Lisa Laurent, Éric Lacombe, Jean-Luc Dupouey, Jean-Claude Gégout, Catherine Collet

Soumission prévue à la Revue Forestière Française

3.1. INTRODUCTION

Les tempêtes de décembre 1999, Lothar et Martin, ont causé d'importants dégâts à l'échelle des forêts françaises. 8 % de la surface forestière a été impactée (Pignard et al., 2009), la Lorraine et l'Aquitaine étant les deux anciennes régions les plus touchées avec plus de 40 % du volume de chablis national (Degron, 2000). Ces tempêtes ont eu un impact à la fois économique, sociétal et politique, créant une importante crise au sein de la filière forêt-bois (Birot et al., 2009). Le secteur forestier s'est retrouvé confronté à des milliers d'hectares de forêts endommagées sans avoir à leur disposition les connaissances leur permettant de décider quels itinéraires mettre en œuvre pour obtenir rapidement et à moindre coût une forêt remplissant les objectifs écologiques et économiques. À la suite d'évènements météorologiques créant des trouées forestières, le reboisement artificiel est souvent préconisé mais dans le cas de figure des tempêtes de 1999, la surface impactée était très importante. Le manque de moyens humains et financiers pour envisager un reboisement massif a conduit les gestionnaires vers d'autres modes de régénération. La régénération naturelle a été vue comme une alternative à moindre coûts pour obtenir une régénération sur l'ensemble des forêts impactées, mais les connaissances scientifiques sur la dynamique spontanée de la végétation forestière post-tempête étaient insuffisamment documentées pour accompagner les décisions sylvicoles des gestionnaires forestiers dans les peuplements en cours de reconstitution, et ce, dans un nouveau contexte climatique. C'est dans ce contexte que les observatoires de la dynamique naturelle après tempête ont été mis en place (Van Couwenberghe et al., 2008). L'objectif de ces observatoires est d'évaluer sur une période de 20 ans la régénération naturelle obtenue sans aucuns travaux dans des forêts impactées plus ou moins fortement par une tempête.

Au début des années 2000, de nombreuses études scientifiques ont été réalisées dans le but d'évaluer la régénération naturelle à la suite d'évènements météorologiques de grande ampleur, aussi bien sur le continent nord-américain (Palmer et al., 2000; Elliott et al., 2002; Schumann et al., 2003) qu'en Europe (Schönenberger, 2002; Wohlgemuth et al., 2002; Degen et al., 2005). Cependant, aucune d'entre elles ne permet une évaluation de la régénération naturelle sur un large gradient environnemental. Les contextes d'étude étroits et le nombre de répétitions de sites d'étude réduits rendent difficile l'appréhension de la dynamique globale de la régénération après tempête et de sa variabilité spatiale en fonction des conditions de milieu. Les approches réalisées dans les précédentes études n'ont pas permis de rendre compte des potentielles situations de blocage de la régénération et des conditions de milieu dans lesquelles elles prennent place.

L'objectif des observatoires de la dynamique spontanée après tempêtes était d'obtenir des réponses robustes et différenciées dans l'espace biogéographique sur la dynamique spontanée de la végétation forestière, grâce à un large réseau de placettes permanentes installées le long de gradients altitudinaux, de conditions édaphiques, de peuplements pré-tempête et de tailles de trouées (Van Couwenberghe et al., 2008). Les premiers résultats des études menées 3 et 5 ans après les tempêtes sur les observatoires ont permis d'identifier des situations dans lesquelles la régénération posait question : les trouées dans les anciennes plantations d'épicéa sur plateau calcaire, les anciennes chênaies où la régénération des chênes semble difficile ou encore la forte dominance du hêtre et du charme dans la régénération (Quiñones-Nadler et al., 2005; Mengin, 2006). Ces études s'accordent sur le fait que la régénération est fortement influencée par la taille de la trouée, ainsi que par la nature du peuplement pré-tempête. Les premiers résultats ont également montré une densité de plants souvent suffisante en peuplements feuillus. Le questionnement se tourne plutôt vers la composition de la régénération.

Les premiers résultats obtenus dans les observatoires permettent de mettre en évidence la régénération naturelle potentielle au sein des forêts perturbées par la tempête. Néanmoins, il n'est pas possible d'extrapoler ces tendances sur plusieurs années car l'évolution de la régénération obtenue peut fortement varier, positivement ou négativement. Une étude sur le plus long terme semble alors nécessaire pour permettre d'identifier les trajectoires temporelles de la régénération post-tempête et les facteurs qui les influencent. À ce jour, il n'y a cependant aucune étude permettant d'évaluer la dynamique de la régénération naturelle obtenue sur une période de 19 ans après ouverture du couvert, et ce, sur un large gradient environnemental. Dans cette étude, nous souhaitons en particulier évaluer la dynamique de la composition, de la densité et de la croissance de la régénération présente dans les trouées post-tempêtes en fonction de variables environnementales tels que la taille de la trouée, la nature du peuplement pré-tempête et le pH. Des questions restent en suspens : quelle est la densité de régénération ? Est-elle suffisante ? Existe-t-il des situations de blocages expliquant les variations en termes de densité ? Quelles sont les essences qui structurent la régénération 19 ans après ouverture ? Leur diamètre est-il satisfaisant ? Quels facteurs du milieu influencent la dynamique de régénération en termes de composition et de densité ? L'objectif de cet article est d'apporter des éléments de réponse à ces différentes questions.

3.2. MATERIELS ET METHODES

3.2.1. Zone d'étude

Cette étude a été menée au sein des forêts tempérées du nord-est de la France, incluant des peuplements feuillus issus de régénération naturelle dominés par *Quercus petraea*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* et *Carpinus betulus*, et des peuplements régénérés naturellement ou plantés de conifères, dominés par *Abies alba* ou *Picea abies*. L'analyse a été réalisée à l'aide d'un réseau de 145 unités expérimentales (**Figure 13**) provenant de deux observatoires installés dans la région Grand Est à la suite des tempêtes de 1999 : l'Observatoire de Peuplements Dévastés (OPD) et l'Observatoire des Peuplements Mités (OPM). Ils se différencient par la proportion de dégâts induits par les tempêtes de 1999. L'OPD regroupe des trouées de plus de 2 ha ayant subi une perte de plus de 90 % du volume sur pied alors que l'OPM est constitué de plus petites trouées de 80 m² à 1 ha ayant subi une perte de 10 à 50 % de leur volume sur pied. La combinaison de ces deux observatoires permet d'analyser l'effet de la sévérité de la perturbation. Dans la suite de l'article, les unités expérimentales (UE) appelées « grandes trouées » sont issus de l'OPD et les UE appelées « petites trouées » de l'OPM.

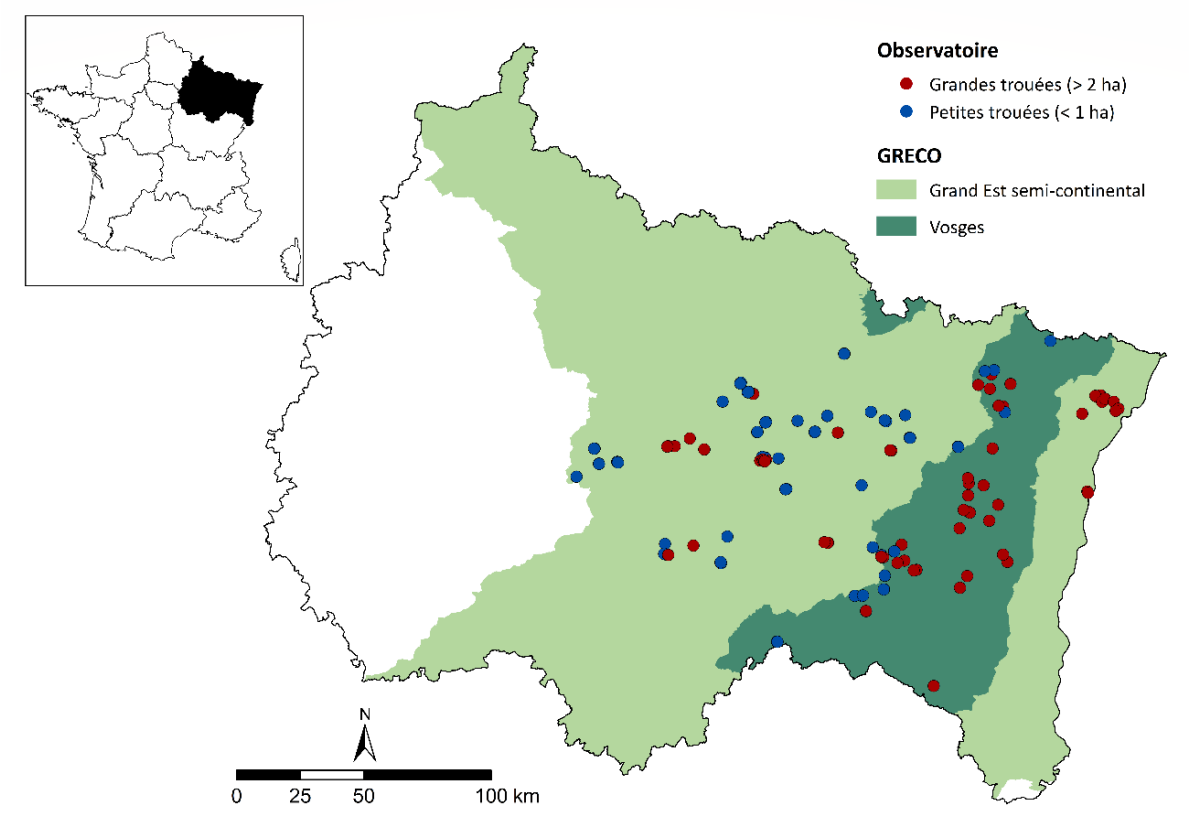


Figure 13 | Carte des 145 unités expérimentales installées en 2001 dans la région Grand Est.

Les UE ont été initialement choisis de façon à couvrir un large gradient de conditions abiotiques, de types de peuplements pré-tempête et de sévérité de perturbation (Quiñones-Nadler et al., 2005; Mengin, 2006). Cet échantillonnage a été fait de manière subjective, après enquêtes auprès des gestionnaires et en recherchant des zones présentant des problèmes potentiels de régénération. Le **Tableau 10** présente la répartition des UE en fonction de ces variables. Trois campagnes de mesures ont eu lieu en 2002, 2005 et 2018/2019 pour les grandes trouées, et 2004, 2009 et 2018/2019 pour les petites trouées. Dans la suite de cet article, 2002-2004, 2005-2009 et 2018-2019 sont appelées « Campagne 1 », « Campagne 2 » et « Campagne 3 » respectivement.

Tableau 10 | Nombre d'unités expérimentales par catégorie de variable étudiées.

	PEUPLEMENT PRE-TEMPETE											
	Chêne			Hêtre			Résineux introduits			Résineux naturels		
	Sols acides	Sols peu acides	Sols riches	Sols acides	Sols peu acides	Sols riches	Sols acides	Sols peu acides	Sols riches	Sols acides	Sols peu acides	Sols riches
Petites trouées (n = 71)	3	18	8	4	11	16	1	4	6	0	0	0
Grandes trouées (n = 74)	0	6	1	5	8	14	3	1	5	28	2	1

La classification sols acides/peu acides/riches a été faite à l'aide du pH du sol sur l'horizon 0-5 cm. Les sols avec un pH > 5,5 sont classifiés en tant que « sols riches », les sols avec pH ≤ 4,2 sont classifiés en « sols acides » et les sols ayant un pH intermédiaire sont classifiés en « sols peu acides ».

3.2.2. Organisation des placettes au sein des unités expérimentales

Le schéma d'installation des UE implantées dans les trouées diffère entre les deux observatoires. Chaque site de l'OPD regroupe un ensemble d'UE ayant une dimension fixe de 0,8 ha. Quatre placettes circulaires de 10 m de rayon ont été installées à 50 grades (gr), 150 gr, 250 gr et 350 gr par rapport au centre de l'UE (**Figure 14a**). Au sein de chaque placette, trois placeaux de 2 m de rayon ont été installés à 0 gr, 133 gr et 266 gr par rapport au centre de la placette, soit un total de 12 placeaux par UE. L'OPM regroupe un ensemble d'UE de dimension variable en fonction de la taille de la trouée. Dans chaque UE les troncs des arbres en bordure de la lisière de la forêt ont été géolocalisés pour permettre de délimiter la trouée et de matérialiser son barycentre. Au niveau du barycentre, une placette circulaire de 10 m de rayon a été installée (**Figure 14b**). Les placeaux de 2 m de rayon ont été installés le long de deux axes, nord-sud et est-ouest. Le premier placeau se trouve au niveau du barycentre, puis il y a un placeau tous les 12 m sur chaque axe, le dernier placeau étant installé sous le couvert arboré. Au centre de chaque placeau, un mini-placeau de 0,80 m de rayon a été installé. Le nombre de placeaux et de mini-placeaux varie entre 10 et 27 par UE.

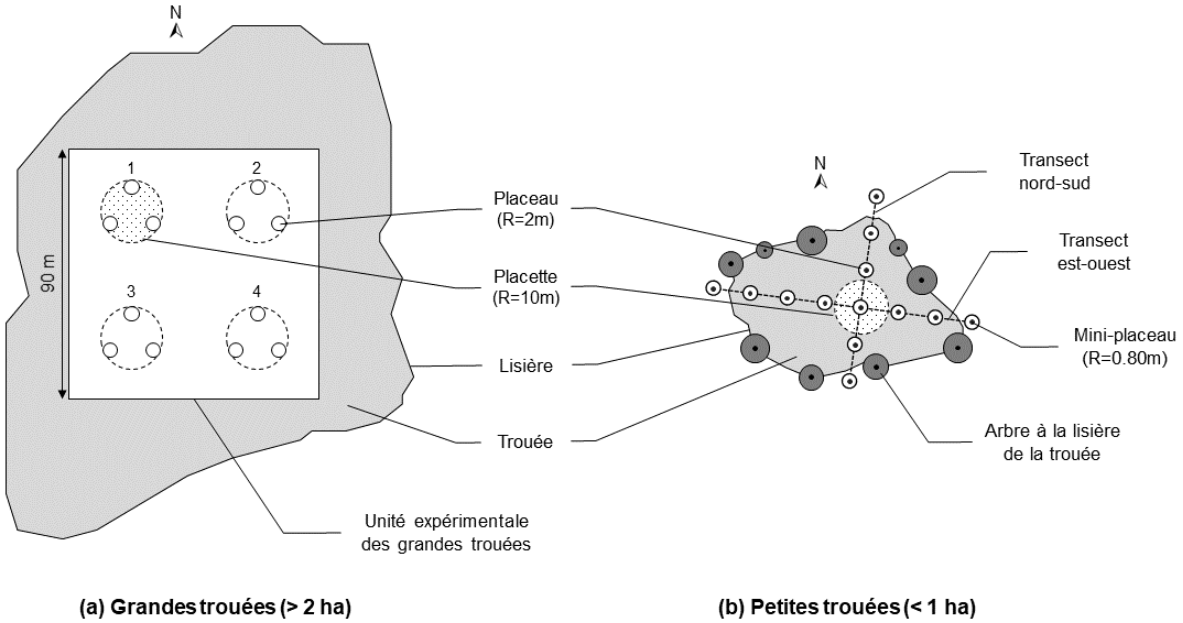


Figure 14 | Schéma d'installation des placettes et placeaux d'observation dans les grandes (a) et petites (b) trouées des observatoires de la dynamique naturelle après tempête.

En 2018, une placette supplémentaire de 10 m de rayon a été ajoutée à chaque UE dans le peuplement non perturbé par les tempêtes le plus proche, dans l'objectif d'étudier, par comparaison, l'effet de la perturbation sur la composition et la richesse en essence. Pour choisir la localisation de la placette sous peuplement non perturbé, la topographie, le type de peuplement et les conditions édaphiques ont été contrôlés pour être les plus homogènes possibles à la trouée associée. Les placettes sous peuplements non perturbés ont été installées au minimum à 30 m de la lisière de la forêt. Ainsi, 119 UE ont une placette de « contrôle » sous peuplement non perturbé, 26 UE sont sans placette de contrôle car l'ensemble des critères n'ont pas pu être réunis pour réaliser une comparaison fiable.

3.2.3. Mesures réalisées

3.2.3.1. Caractérisation pédologique

Lors de l'installation, au centre de chaque UE, l'horizon 0-5 cm a été prélevé en dessous de la litière pour réaliser la mesure du pH-H_2O en laboratoire selon le protocole NF ISO 10390.

3.2.3.2. Inventaire des espèces d'arbres présentes

Un inventaire des espèces d'arbres présentes dans les UE a été réalisé aux trois campagnes de mesures sur la placette de 10 m de rayon (**Figure 14**). Il s'agit d'un relevé exhaustif de toutes les espèces présentes et considérées comme étant des arbres par le *Larousse des arbres et arbustes* de Becker et al. (1982) sur toutes les strates verticales sans limitation de hauteur. En 2018, un inventaire sur la placette sous peuplement non perturbé a également été réalisé selon le même protocole. Un second inventaire a été réalisé en 2018, sur la strate supérieure à 2 m de hauteur dans les paires trouée - peuplement non perturbé.

3.2.3.3. Mesures dendrométriques sur les ligneux d'intérêt

La caractérisation de la régénération ligneuse concerne les tiges de franc pied et les cépées supérieures à 10 cm de hauteur, chaque brin de cépée étant considéré comme une tige. Elle a été faite par dénombrement des tiges aux trois campagnes de mesures, complétée par une mesure des diamètres lors de la troisième campagne. Le dénombrement des tiges diffère en fonction de l'observatoire et des campagnes de mesures. Dans le cas de l'OPD, l'inventaire des tiges ligneuses d'intérêts sylvicoles (**Tableau 13**) a été réalisé dans les 12 placeaux pour les trois campagnes de mesures. Dans le cas de l'OPM, l'inventaire des tiges ligneuses d'intérêt a été réalisé dans les mini-placeaux de 0,80 m de rayon pour les tiges inférieures à 1,50 m de hauteur et dans les placeaux de 2 m de rayon pour les tiges supérieures à 1,50 m de hauteur dans le cas de la première et deuxième campagne de mesures. Lors de la troisième campagne, les tiges ont été inventoriées dans les placeaux de 2 m de rayon quelle que soit leur hauteur.

Lors de la troisième campagne de mesures, le diamètre à 1,30 m de hauteur a été mesuré pour toutes les tiges dépassant cette hauteur en 2018/2019. Les arbres avec un diamètre supérieur à 20 cm ont été considérés comme étant préexistants aux tempêtes et n'ont pas été inclus dans les analyses ultérieures.

3.2.4. Méthodes d'analyses et limites

3.2.4.1. Analyses

La richesse spécifique des plantes ligneuses a été calculée à partir de l'inventaire des espèces d'arbres présentes sur les placettes (R = 10 m), en comptant le nombre d'espèces d'arbres inventoriées dans chaque UE pour les trois campagnes de mesures et dans la placette sous peuplement non perturbé pour la troisième campagne de mesures. Cette analyse a été réalisée pour les 119 UE qui ont une placette de référence sous peuplement non perturbé pour permettre une comparaison entre trouée et peuplement non perturbé. Une moyenne a été calculée séparément par taille de trouées à chacune des trois campagnes de mesures, toutes strates confondues et pour la strate supérieure à 2 m de hauteur. De la même manière, une moyenne des placettes sous peuplements non perturbés a été réalisée en fonction de la classe de taille de la trouée associée et de la strate.

La densité des tiges de franc pied et des cépées a été estimée sur les 145 UE en rapportant le nombre de tiges à la surface totale échantillonnée dans chaque UE (i) sur les 12 placeaux, soit 151,2 m^2 au total pour les grandes trouées, (ii) sur l'ensemble des placeaux échantillonnés pour les petites trouées, soit une surface totale par UE variant de 126 m^2 à 340,2 m^2. Pour chaque UE, la densité est considérée comme étant satisfaisante pour la gestion forestière lorsqu'elle dépasse 2000 tiges ha^{-1}.

Le diamètre quadratique moyen par essence a été calculé en 2018 à l'échelle de l'UE. Enfin une moyenne générale par essence a été calculée.

3.2.4.2. Limites de la méthode

Notre étude est menée sur deux observatoires dont les modes d'échantillonnage et les protocoles de mesures sont différents. Nous avons souhaité en comparer les résultats pour étudier l'effet de la sévérité de la perturbation. Néanmoins, certaines différences limitent la comparaison entre les deux réseaux, notamment la localisation géographique du réseau des petites trouées, exclusivement installées dans l'étage collinéen (< 500 m d'altitude) en Lorraine. Ce choix d'installation des UE implique un gradient de pH plus réduit, avec notamment peu d'UE sur sols acides par rapport au réseau des grandes trouées (**Tableau 10**). La comparaison de la sévérité de la perturbation n'a pas non plus pu être menée pour les UE avec un peuplement pré-tempête composé de résineux autochtones (sapin pectiné ou épicéa situés en montagne) car toutes les UE du réseau des petites trouées sont des UE avec peuplement pré-tempête de feuillus naturels ou résineux introduits (épicéa, douglas ou pin sylvestre situés en plaine).

Le seuil de 2000 tiges ha^{-1} a été choisi pour permettre une évaluation globale de la régénération. Ce seuil serait à adapter en fonction des caractéristiques de la trouée et des essences souhaitées, ce qui fera l'objet d'un article ultérieur. De plus ce seuil permet de caractériser si la densité est globalement satisfaisante mais ne permet pas de prendre en compte la qualité morphologique des tiges inventoriées. C'est un point crucial pour évaluer la réussite de la régénération naturelle post-tempête.

3.3. RESULTATS

3.3.1. Dynamique de la densité globale

Après une première phase d'augmentation, faible, de la densité des tiges recensées entre la première et la seconde campagne (effectuée 6 à 10 ans après la tempête), une nette baisse est observable à la troisième campagne (19-20 ans après la tempête). La densité de tiges est plus forte dans les petites trouées que dans les grandes trouées, quelle que soit la campagne de mesures (**Figure 15a**), mais l'écart, maximal à la seconde campagne, se réduit nettement lors de la troisième. Les densités moyennes dans les petites trouées sont de 59 774, 116 929 et 23 972 tiges ha^{-1} pour la première, deuxième et troisième campagne respectivement. Pour les grandes trouées, les densités moyennes sont de 11 912, 11 921 et 6 878 tiges ha^{-1} pour les mêmes campagnes, respectivement.

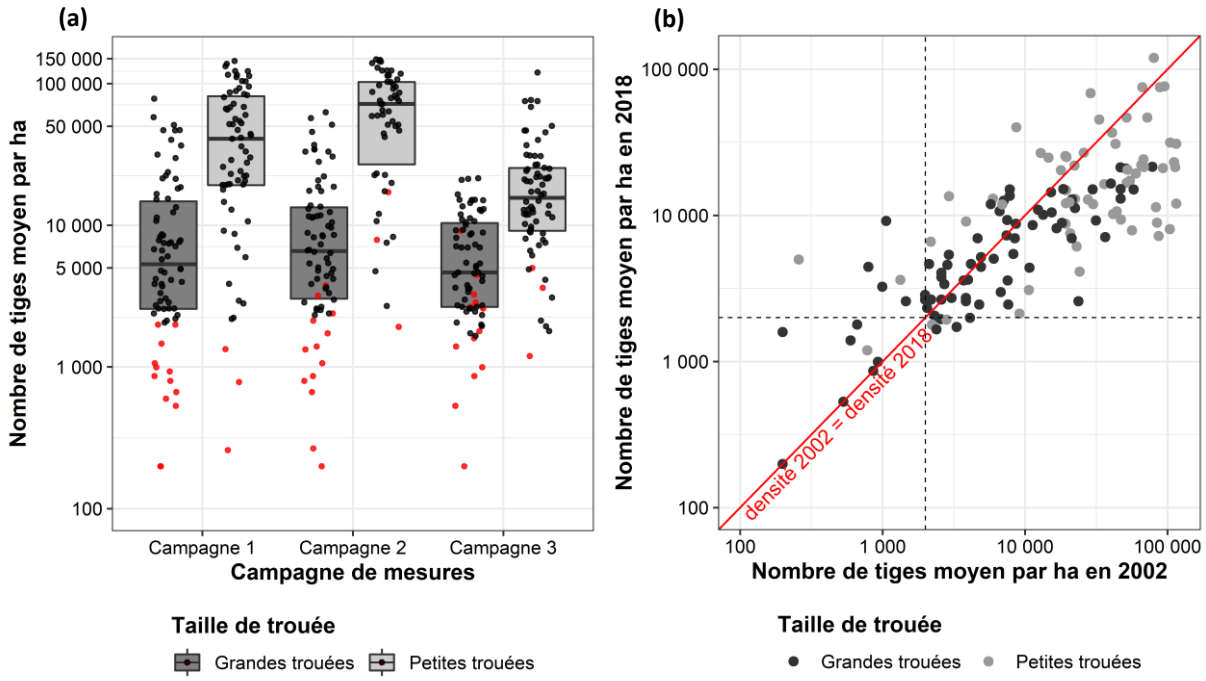


Figure 15 | (a) Dynamique de la densité moyenne par hectare par observatoires, (b) densité d'arbres en 2018 en fonction de la densité initiale en 2002. Les points rouges représentent les sites avec moins de 2000 tiges ha^{-1} en 2002-2004.

En 2002-2004, 16 UE montraient moins de 2000 tiges ha^{-1} (11 % des UE), soit 13 UE dans les grandes trouées (18 % des UE des grandes trouées) et 3 UE dans les petites trouées (4 % des UE des petites trouées). En 2018, 14 UE (10 % des UE) sont en dessous du seuil des 2000 tiges ha^{-1} en 2018, dont 8 qui ont été identifiées en 2002-2003 (7 grandes trouées et 1 petite trouée). Cette dynamique globale est le résultat de flux opposés (**Figure 15b**), car 6 UE qui n'étaient pas en dessous du seuil des 2000 tiges ha^{-1}en 2002-2004, le sont en 2018 (4 grandes trouées et 2 petites trouées).

La densité de la régénération post-tempête sous antécédent résineux est plus faible que sous antécédent feuillus dans les grandes trouées et les petites trouées (**Figure 16**). Cet écart entre antécédents feuillus et résineux tend à se combler, en particulier parce que les sites avec un antécédent de résineux introduits, tous situés à moins de 500 m d'altitude, montrent une augmentation de la densité de la régénération jusqu'à la troisième campagne, en 2018. En 2002-2004, 10 UE avec un peuplement pré-tempête de résineux autochtones sont en dessous du seuil des 2000 tiges ha^{-1}, ce nombre baisse en 2005-2009 et 2018-2019 car il n'y a plus que 6 et 8 UE en dessous du seuil respectivement (**Tableau 11**). La tendance inverse est observable pour les UE avec un peuplement pré-tempête de résineux introduits, avec respectivement 5, 4 et 6 sites sous le seuil des 2000 tiges ha^{-1} en 2002-2004, 2005-2009, et 2018-2019. La seule UE avec un peuplement pré-tempête feuillus en dessous du seuil des 2000 tiges ha^{-1} en 2002-2004 passe au-dessus du seuil à la deuxième campagne de mesures soit en 2005-2009.

Tableau 11 | Nombre d'unités expérimentales en dessous du seuil des 2000 tiges ha^{-1} en fonction de la campagne de mesures, de la taille de trouée et de la nature du peuplement pré-tempête.

	GRANDES TROUEES			PETITES TROUEES		
	Feuillus (n = 34)	Résineux autochtones (n = 31)	Résineux introduits (n = 9)	Feuillus (n = 60)	Résineux autochtones (n = 0)	Résineux introduits (n = 11)
Campagne 1	0	10	3	1	NA	2
Campagne 2	0	6	3	0	NA	1
Campagne 3	0	8	3	0	NA	3

Le pH a également un lien avec la densité : dans les grandes trouées la densité est plus faible en milieu acide, que l'UE ait un peuplement pré-tempête feuillus ou résineux.

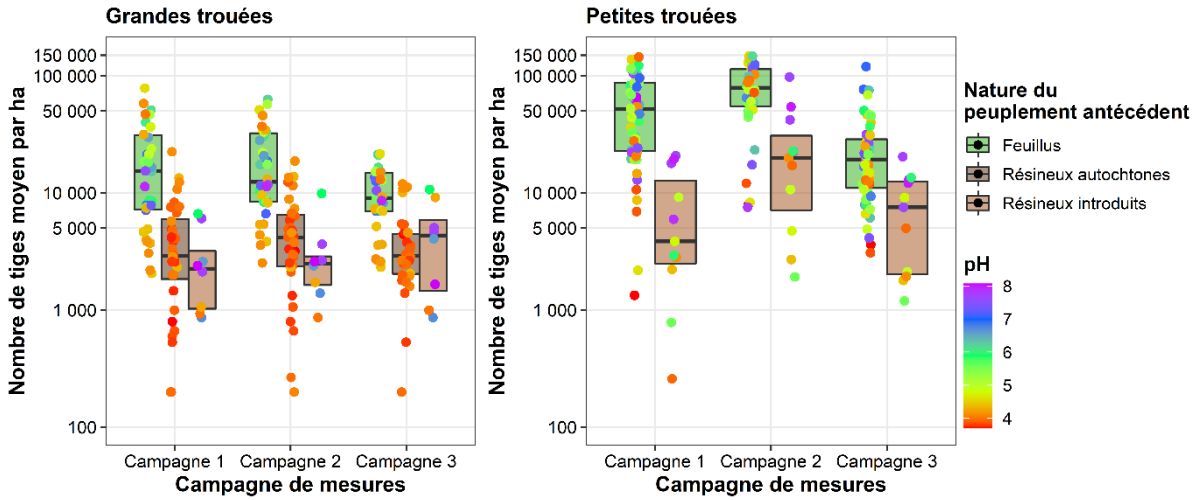


Figure 16 | Dynamique temporelle de la densité moyenne d'arbre par hectare en fonction de la nature du peuplement antécédent et de la taille de trouée. Le pH de chaque UE est indiqué par un gradient de couleur.

3.3.2. Dynamique de la richesse spécifique en essences

La richesse spécifique en essences, toutes strates confondues, augmente au cours du temps quelle que soit la taille de la trouée (**Tableau 12**). L'augmentation ne se fait pas à la même période en fonction de la taille de la trouée. Pour les petites trouées, la richesse spécifique augmente entre la première et la deuxième campagne, avec des valeurs de 4,9 et 6,2, respectivement alors que pour les grandes trouées, l'augmentation se fait entre la deuxième et la troisième campagne de mesures, avec des valeurs de 5,4 et 5,8 respectivement. En 2018, la richesse spécifique des trouées est équivalente à celle des forêts non perturbées indépendamment de la taille de la trouée. Dans le cas particulier de la strate supérieure à 2 m, la richesse spécifique des trouées est supérieure à celle des peuplements non perturbés associés, avec respectivement une richesse spécifique de 4,5 et 3,1 pour les paires grande trouée - peuplement non perturbé, et de 4,3 et 3 pour les paires petite trouée - peuplement non perturbé.

Tableau 12 | Richesse dendrologique moyenne calculée sur la placette de 10 m de rayon dans les trouées et en forêt non perturbée, en fonction de la taille de la trouée, de la campagne de mesures et de la strate. Ces calculs ont été réalisés sur les 119 UE qui ont une placette de contrôle sous peuplement non perturbé.

	CAMPAGNE 1	CAMPAGNE 2	CAMPAGNE 3	FORET NON PERTURBEE CAMPAGNE 3
Toutes strates confondues				
Petites trouées (n =70)	4,9 a	**6,2 b**	6,1 b	6,8 b
Grandes trouées (n =49)	4,8 A	**5,4 A**	5,8 B	5,6 B
Strate > 2m				
Petites trouées (n =70)			4,3 a	3,0 b
Grandes trouées (n =49)			4,5 A	3,1 B

Une ANOVA a été réalisée pour comparer l'évolution de la richesse spécifique au cours du temps, indépendamment pour chaque taille de trouée, les différences sont spécifiées pour des lettres (petite lettre pour les petites trouées, et grandes lettres pour les grandes trouées). Les différences significatives par campagne en fonction de la taille de la trouée sont en gras.

3.3.3. Dynamique de la composition de la régénération

La composition en espèces de la régénération varie en fonction du temps et de la taille de la trouée (**Figure 17**). Dans les grandes trouées, la densité des essences estimée individuellement varie peu entre la campagne 1 et la campagne 2, sauf pour les chênes qui subissent une perte de densité. Entre les campagnes 2 et 3, le frêne et le charme présentent une forte diminution de leur densité, jusqu'à la quasi-disparition pour le frêne alors qu'il faisait partie des essences les plus denses 3 ans après la création de la trouée. Contrairement à ce qui était attendu, ce ne sont pas les essences héliophiles qui sont les plus denses en campagne 1. Le hêtre et le charme sont les deux essences qui ont la densité la plus grande quelle que soit la campagne et donc l'ouverture du couvert.

Dans les petites trouées, les espèces pionnières (bouleaux, saules) sont presque complètement absentes (**Figure 17**). La plupart des essences (charme, chênes, érable champêtre, érable sycomore, frêne et hêtre) ont une densité qui augmente dans les petites trouées entre les campagnes 1 et 2 (respectivement en 2004 et 2009). Puis ces mêmes essences subissent une forte chute de densité entre les campagnes 2 et 3 (2009 et 2018). Les chênes disparaissent presque totalement en 2018 dans les petites trouées alors qu'ils représentaient la deuxième densité la plus élevée en campagne 1. Dans les deux observatoires, la part du hêtre ne fait qu'augmenter au cours du temps, jusqu'à atteindre 36 % des tiges dans les grandes trouées et 30 % dans les petites trouées.

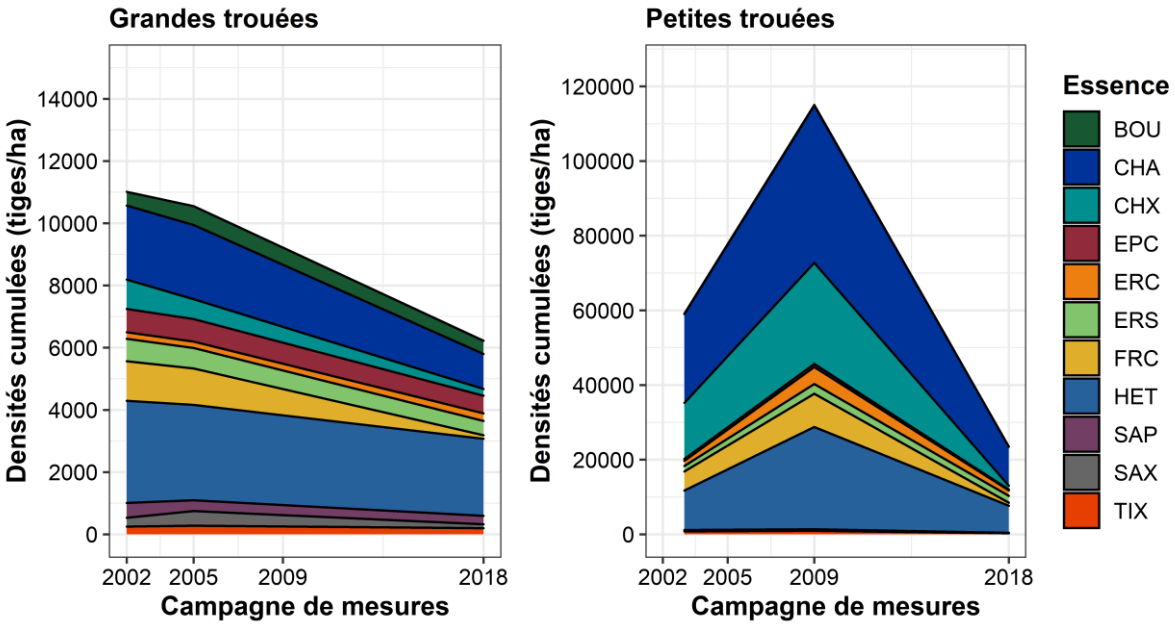


Figure 17 | Dynamique temporelle des densités cumulées en fonction de l'espèce et de la taille de la trouée. Abréviations selon l'ordre d'apparition dans la légende : bouleaux (verruqueux et pubescent regroupés), charme, chênes (sessile et pédonculé regroupés), épicéa, érable champêtre, érable sycomore, frêne commun, hêtre, sapin pectiné, saules regroupés, tilleuls regroupés.

La **Figure 18** permet de comparer la composition et la densité en fonction du peuplement pré-tempête et de la richesse du milieu. Dans les trouées à peuplement pré-tempête résineux naturels, le bouleau, l'épicéa, le sapin pectiné et le hêtre sont les quatre essences les plus fréquentes 19 ans après ouverture. Dans les trouées à peuplement pré-tempête feuillus (CHE ou HET), le pH a une forte influence sur la composition. Sur sols riches (pH > 5,5), ce sont le charme ou le hêtre qui sont les plus abondants, quelle que soit la taille de la trouée. Plus l'acidité du sol augmente moins le charme est abondant, avec une disparition presque totale sur sols acides (pH ≤ 4,2). Les chênes quant à eux sont présents, bien que minoritaires, quel que soit le niveau d'acidité du sol. Mais les sols acides (pH ≤ 4,2) dans les petites trouées avec un peuplement anciennement dominé par les chênes, est l'unique condition où le chêne est dominant en termes de densité. Ils sont quasiment absents des grandes trouées succédant à des chênaies mais paradoxalement présent dans celles succédant à de la hêtraie. L'érable champêtre est peu présent sauf en milieu riche dans les petites trouées. À l'inverse, l'érable sycomore ne semble pas être influencé par la taille de la trouée mais par le niveau d'acidité du sol : il est absent sur sols acides. Enfin le frêne, qui semblait avoir disparu en 2018 est néanmoins présent dans les petites trouées, quel que soit le niveau de pH. Dans les trouées où il y avait précédemment une plantation de résineux, la diversité en essences est grande. Le charme y est l'essence la plus abondante en densité, suivie de l'épicéa. L'épicéa est l'essence la plus abondante des grandes trouées succédant aux résineux de montagne, suivie du hêtre.

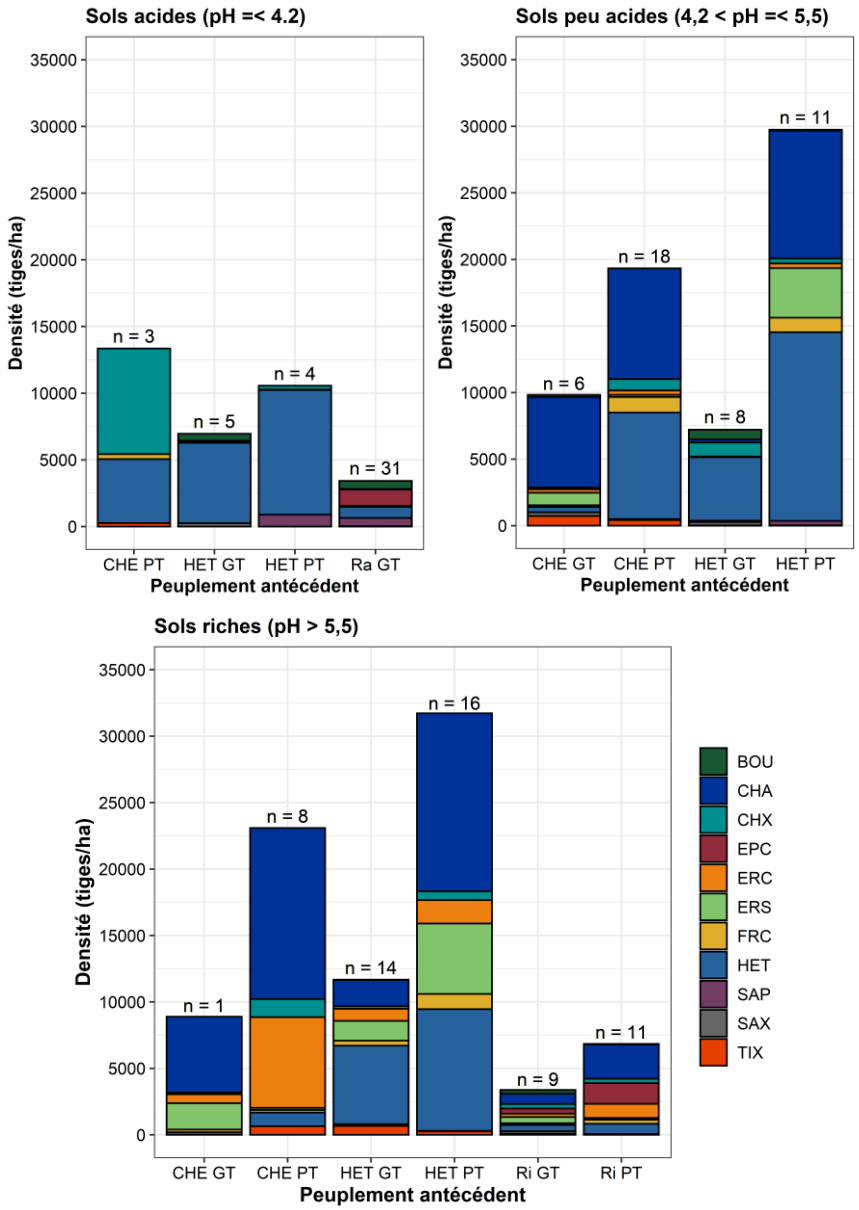


Figure 18 | Densités cumulées par essences en 2018 en fonction du peuplement antécédent et de l'acidité du sol, n représente le nombre d'unités expérimentales par catégorie. Mêmes abréviations qu'à la Figure 17 pour les essences. Ra : résineux autochtones, Ri : résineux introduits. GT : grandes trouées, PT : petites trouées Les unités expérimentales avec peuplement pré-tempête résineux autochtones ont été regroupées dans le graphique dans la catégorie de pH ≤ 4,2. De la même manière, les UE avec peuplement pré-tempête résineux introduits ont été regroupées dans la catégorie de pH > 5,5.

3.3.4. Diamètre des tiges 19 ans après ouverture

Le diamètre quadratique moyen des tiges dans les grandes trouées est plus élevé que celui des tiges dans les petites trouées, avec des valeurs moyennes de 4,4 cm et 2,0 cm respectivement. Le diamètre moyen varie fortement en fonction de l'espèce, de la taille de la trouée et du pH (**Figure 19**). Sur sols acides (pH ≤ 4,2), il semblerait que ce soit la disponibilité en lumière qui influence le plus le diamètre des essences, toutes les essences sauf le hêtre ont un diamètre moyen plus élevé dans les grandes trouées. Cette tendance également observable sur sols peu acides (4,2 < pH ≤ 5,5) où toutes les essences, sauf le sapin pectiné et les saules, ont un diamètre moyen

plus élevé dans les grandes trouées. C'est particulièrement notable pour les essences à tendance héliophile comme les bouleaux, ou l'érable sycomore. Cette tendance est moins marquée, voire inversée, en contexte de milieux riches (pH > 5,5), excepté le bouleau, qui a toujours un diamètre largement supérieur dans les grandes trouées, les autres espèces (charme, frêne, érable champêtre, tilleuls, saules et épicéa) ont un diamètre moyen dans les grandes trouées égal ou inférieur à celui qu'ils ont en moyenne dans les petites trouées.

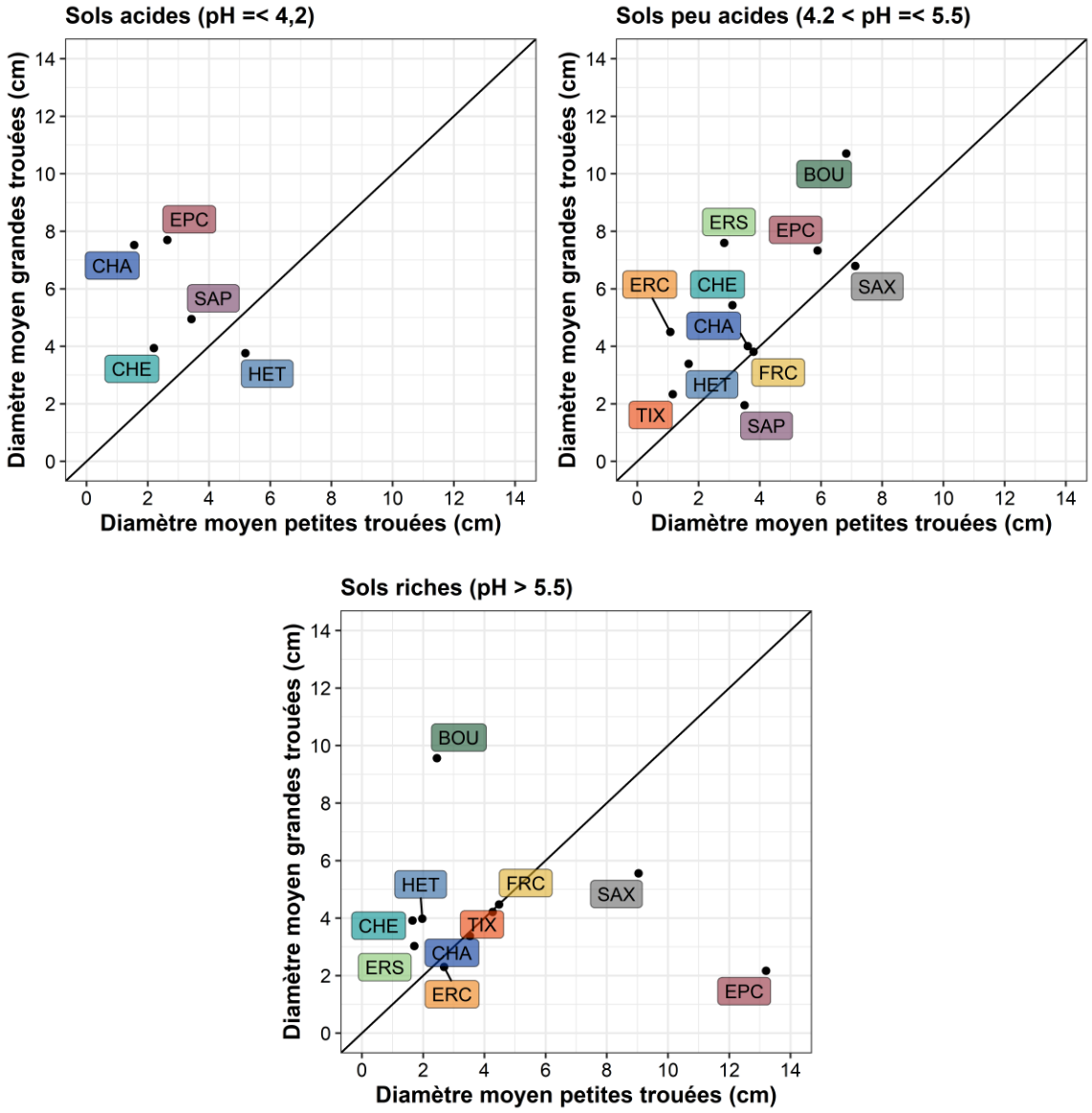


Figure 19 | Diamètre quadratique moyen par essence en fonction de la taille des trouées et du pH. Mêmes abréviations qu'à la Figure 17 pour les essences.

3.4. DISCUSSION

3.4.1. Une densité de régénération naturelle post-tempête globalement satisfaisante

Globalement sur l'ensemble des unités expérimentales, la régénération obtenue au sein des trouées 19 ans après ouverture du couvert est satisfaisante d'un point de vue sylvicole en termes de densité et de richesse en essences. La quasi-totalité des UE (90 %) ont une densité supérieure à 2000 tiges ha^{-1}, avec en moyenne 4,3 ou 4,5 essences différentes dans la strate supérieure à 2 m pour les petites et les grandes trouées, respectivement. Ce résultat est d'autant plus remarquable que les UE ont été sélectionnées, par les gestionnaires locaux, dans les zones considérées comme posant potentiellement des problèmes de régénération post-tempête.

Bien que la disponibilité lumineuse soit plus grande dans les grandes trouées, nous y observons pendant les 19 premières années suivant la perturbation une densité de régénération 4 à 10 fois moins élevée que dans les petites trouées. La sélection des sites à l'origine peut être responsable de la différence entre petites et grandes trouées, en effet les grandes trouées ont été choisies car elles présentaient une régénération préexistante faible voire absente. Ces conditions initiales reflètent en partie les résultats de la densité moyenne obtenue au sein de chaque observatoire. D'autres facteurs, comme la distance des semenciers plus élevée, la compétition herbacée plus forte et le lien, dans notre échantillon, entre la taille des trouées, la nature du peuplement pré-tempête et le type de sol, sont autant de causes qui peuvent expliquer une densité plus faible dans les grandes trouées. Les grandes trouées mesurant plus de 2 ha, la distance aux semenciers potentiels y est plus élevée que dans les petites trouées. La capacité de dispersion des essences est un frein à la recolonisation des espaces et peut donc induire une réduction de la densité avec l'augmentation de la distance à la lisière (Degen, 2006; Gauberville, 2009). Au sein des grandes trouées, des mesures complémentaires (non présentées ici) ont montré que le couvert des espèces compétitrices herbacées ou ligneuses est plus important, créant potentiellement un frein à l'installation et/ou au développement de la régénération. Parmi les espèces les plus fréquemment rencontrées, il y a notamment *Rubus fruticosus*, *Rubus idaeus* et *Pteridium aquilinum* qui sont de fortes compétitrices de la régénération naturelle (Gaudio et al., 2008, 2009; Wohlgemuth et al., 2002). Enfin, nous avons observé que la nature du peuplement pré-tempête induit des variations de densité. Parmi les grandes trouées, il y a plus d'UE avec un peuplement pré-tempête résineux naturels ou résineux introduits, or la densité de tiges y est plus faible, ce qui peut également être un facteur explicatif de la différence avec les petites trouées. Les peuplements de résineux sont souvent denses et relativement fermés, empêchant le développement de la régénération dans le sous-étage. Après ouverture du couvert, avec peu de semis préexistants, la régénération est donc plus faible dans les peuplements avec un antécédent résineux. De plus, les peuplements résineux substitués à des feuillus présentent une plus grande abondance en *Rubus fruticosus* et *Rubus idaeus* dans leur banque de graines (Augusto et al., 2001).

Même si la densité dans les grandes trouées est plus faible, elle semble suffisante car seulement 11 grandes trouées (16,9 % des grandes trouées) sont en dessous du seuil des 2000 tiges ha^{-1} en 2018. Dix de ces trouées, ont plusieurs points communs : elles ont toutes un antécédent de peuplement résineux (dont 3 plantations) et sont situées sur sol très acide (pH inférieur à 4,2). De plus, une végétation compétitrice forte s'est développée sur ces UE. Les espèces suivantes sont presque systématiquement présentes : *Rubus fruticosus*, *Rubus idaeus*, et *Pteridium aquilinum*. Parmi les 11 UE, une seule se situe dans un milieu riche (pH de 8), où une abondante végétation ligneuse s'est développée au-delà 2 m de hauteur, avec notamment *Corylus avellana*, *Crataegus laevigata*, *Crataegus monogyna* et *Prunus spinosa*. Le même constat est réalisable pour une des trois petites trouées en dessous du seuil des 2000 tiges ha^{-1} en 2018, il s'agit d'une UE sur sol riche où une végétation compétitrice ligneuse s'est développée. En ce qui concerne les deux autres, le schéma présenté n'est pas applicable, mais ce sont deux trouées proches du seuil avec 1933 tiges ha^{-1} et 1790 tiges ha^{-1}.

Pour la plupart (8 sur les 14), ces UE, petites ou grandes trouées, ont été identifiées dès 2002-2004 comme présentant une densité faible de régénération. Il est donc en partie possible de faire un diagnostic précoce. Dans ces trouées à faible densité initiale, une intervention rapide, tel qu'un dégagement de la végétation accompagnatrice dès les premières années après l'ouverture, permettrait d'assurer une régénération suffisante en termes de densité. Néanmoins, nous observons également que 8 UE passent au-dessus de la barre des 2000 tiges ha^{-1} entre la première et la troisième campagne, ce qui suggère que dans 5 % des cas, une intervention à la suite de ce diagnostic précoce aurait été inutile.

3.4.2. Une richesse spécifique globale stable mais des dynamiques par essence variables

L'ouverture du couvert est une perturbation qui entraîne très généralement une augmentation de la richesse en ligneux (Clinton et al., 1994). En 2018, nos résultats concordent avec cette hypothèse uniquement pour la strate supérieure à 2 m de hauteur où la richesse spécifique en essence est plus élevée dans les trouées (richesse = 4,4) que dans le peuplement non perturbé (richesse = 3,0). En considérant l'ensemble des strates verticales, le nombre moyen d'espèces d'arbres est peu différent entre les trouées et les peuplements non perturbés, avec une richesse spécifique de 5,9 et 6,2 respectivement. Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer la plus grande richesse ligneuse en trouées. La première met en avant l'effet de la lumière, permettant un meilleure recrutement des ligneux au-dessus de 2 m de hauteur et induisant ainsi une augmentation de la richesse spécifique dans cette strate (Cowden et al., 2014; Schönenberger, 2002). La seconde hypothèse reflète les choix de gestion et la sélection des essences réalisée par le gestionnaire forestier. En effet, les placettes installées dans les peuplements non perturbés ont été placées au sein de forêts gérées, il peut donc y avoir un effet négatif de l'intervention sylvicole sur la richesse spécifique en essences par la sélection d'essences objectif pour le peuplement au détriment des autres essences. De plus, nous constatons que le nombre total d'essences continue d'augmenter jusqu'à la troisième campagne, 19 ans après la tempête,

indiquant que le la colonisation est un phénomène relativement lent. Ceci pourrait expliquer l'absence de différence entre trouée et témoin pour le nombre total d'essences en 2018.

En termes de composition en essences d'intérêt sylvicole, elle n'évolue pas ou peu en 19 ans. En effet, les principales essences sont présentes dès la première campagne et se maintiennent dans le temps. En revanche, nous observons des valeurs de densités différentes en fonction des essences. Le hêtre et le charme, deux essences tolérantes à l'ombre (Ellenberg et al., 1992; Niinemets & Valladares, 2006), sont présents dès les premières années après ouverture du couvert forestier et se maintiennent à une densité élevée. À l'inverse, les chênes et le frêne, sont les essences qui subissent la plus forte chute de densité au cours du temps. Héliophiles, plutôt de début de succession, ce sont des essences sensibles à la compétition interspécifique, notamment celle exercée par le hêtre ou le charme. Le hêtre et le charme se distinguent par leur capacité à se régénérer densément sous couvert fermé. Les semis préexistants jouent donc un rôle fondamental dans leur régénération et nos résultats montrent qu'ils sont capables de coloniser rapidement les trouées après ouverture du couvert, entraînant une compétition forte dès les jeunes stades de la régénération (Ligot et al., 2013; Tinya et al., 2020). De plus, le frêne, fortement touché par la chalarose depuis quelques années, a un taux de mortalité plus important aux jeunes stades d'après Husson et al. (2016), ce qui participe également à son déclin.

Contrairement à l'hypothèse émise par Quiñones-Nadler et al. (2005), la composition de la régénération 19 ans après ouverture ne correspond pas toujours à la composition du peuplement pré-tempête. Cette différence entre type de peuplement pré-tempête et composition de la régénération est particulièrement observable dans les trouées avec peuplements pré-tempête feuillus, et notamment celles précédemment dominées par les chênes. En effet, dans ces trouées, ce sont le charme et le hêtre qui sont les plus denses 19 ans après ouverture. À l'inverse, dans le cas des trouées précédemment dominées par des résineux autochtones, la régénération est essentiellement composée d'essences présentes dans le peuplement pré-tempête. C'est le cas notamment des anciennes trouées de sapin pectiné, d'épicéa ou de mélange sapin-hêtre.

3.4.3. Effet de la taille de la trouée et du pH sur la croissance des jeunes arbres

Le diamètre moyen des arbres du nouveau peuplement est plus élevé dans les grandes trouées que dans les petites trouées. Cette différence peut s'expliquer par une disponibilité en lumière plus grande et une compétition réduite entre essences dans les grandes trouées, deux facteurs ayant une grande influence sur la croissance des jeunes arbres (Pacala et al., 1994). Nos résultats montrent que les diamètres des tiges sont peu influencés par le niveau d'acidité du sol même si les espèces présentes en milieu acide ont un diamètre légèrement plus élevé que lorsqu'elles sont en milieu riche. Ces résultats inattendus proviennent potentiellement d'une compétition plus importante entre essence sur milieu riche. Comme nous l'avons présenté précédemment, la densité de tiges est plus grande sur milieu riche, induisant une plus grande compétition pour les ressources, et donc des diamètres plus faibles (Coates, 2002; Collet & Chenost, 2006;

De Groote et al., 2018). De la même manière, une végétation arbustive dense s'est développée au sein de certaines trouées sur sol riche (*e.g. Corylus avellana*, *Crataegus laevigata*, *Crataegus monogyna* et *Prunus spinosa*), pouvant à nouveau induire une compétition pour les ressources.

Les essences avec les diamètres les plus élevés sont le bouleau, l'érable sycomore, l'épicéa et les saules, toutes des essences héliophiles qui sont capables de croître rapidement dès l'ouverture (Pacala et al., 1994). Vient ensuite le chêne, qui malgré sa faible densité, a un diamètre moyen supérieur aux autres essences, exceptées les héliophiles, sur milieux riches et peu acides. Le hêtre quant à lui a un diamètre relativement stable, quel que soit le niveau d'acidité du sol, témoignant de sa capacité à se régénérer sur un large gradient stationnel (Rameau et al., 1989; Sardin et al., 2011).

3.4.4. Implications pour la gestion

La taille des trouées va conditionner en partie les actions de gestion. Les rares situations préoccupantes (9,6 % sur l'ensemble des UE) en termes de densité de régénération se trouvent surtout dans les grandes trouées et avaient été identifiées dès les premiers stades de la régénération. Elles sont liées pour la plupart à la compétition avec les ligneux et certaines espèces herbacées. Pour faciliter la régénération naturelle, il peut donc être utile, à la suite d'un diagnostic précoce (d'ici 3 ans après la tempête) dans les trouées de plus de 2 ha, d'envisager une intervention dans l'objectif de réduire cette compétition.

Nous observons un déclin progressif des chênes, qui ont pourtant un fort intérêt économique. La méthode de régénération naturelle sans contrôle de la compétition par les autres essences ne permet pas d'obtenir une abondance satisfaisante de chênes. Si le chêne est une essence objectif, il est souhaitable de réaliser des interventions à différents stades de la régénération (*e.g.* dégagement et/ou nettoiement), pour réduire la compétition d'autres essences (*e.g.* hêtre ou charme). Avec la fermeture progressive du couvert, il est prévisible que ces essences disparaissent de nos UE dans les décennies à venir si aucune intervention n'est réalisée. À ce stade, il est peu probable d'obtenir un peuplement dominé par le chêne. Néanmoins, le chêne fait partie des plus grosses tiges 19 ans après ouverture, il est donc envisageable de le maintenir dans un peuplement mélangé, d'autant qu'il s'agit d'une essence pouvant atteindre des hauteurs supérieures ou égales au hêtre ou au charme (Rameau et al., 1989).

Enfin, dans cet article nous avons analysé principalement la composition et la densité de tiges tous diamètres confondus. Les données acquises vont également permettre d'affiner l'analyse de la régénération en creusant des variables essentielles pour la gestion, comme par exemple la qualité des tiges. Ces aspects feront l'objet d'un prochain article dans le cadre du projet « Optimisation des travaux sylvicoles post-tempête ».

3.5. ANNEXES

Tableau 13 | Liste des 48 essences d'intérêts sylvicoles.

***A**bies alba*	*Fraxinus excelsior*	*Pseudotsuga menziesii*	*Salix trianda*
Abies grandis	***L**arix decidua*	*Pyrus cordata*	*Salix sp.*
Acer campestre	***M**alus sylvestris*	***Q**uercus ilex*	*Salix viminalis*
Acer platanoides	***P**icea abies*	*Quercus petraea*	*Sorbus aria*
Acer pseudoplatanus	*Picea sitchensis*	*Quercus robur*	*Sorbus aucuparia*
Alnus glutinosa	*Pinus nigra*	*Quercus sp.*	*Sorbus domestica*
***B**etula alba*	*Pinus strobus*	***S**alix alba*	*Sorbus torminalis*
Betula pendula	*Pinus sylvestris*	*Salix atrocinerea*	***T**ilia cordata*
Betula pubescens	*Populus canescens*	*Salix aurita*	*Tilia platyphyllos*
***C**arpinus betulus*	*Populus nigra*	*Salix caprea*	***U**lmus glabra*
Castanea sativa	*Populus tremula*	*Salix cinerea*	*Ulmus laevis*
***F**agus sylvatica*	*Prunus avium*	*Salix fragilis*	*Ulmus minor*

CHAPITRE 4

Régénération naturelle de trois essences majeures des peuplements forestiers français et européens : *Carpinus betulus, Fagus sylvatica* & *Quercus sp*

Les chênes (*Quercus petraea* & *Quercus robur*), le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le charme (*Carpinus betulus*) représentent les quatre essences feuillues les plus présentes au sein des forêts françaises. Ce chapitre a pour objectif de mettre en lumière la régénération naturelle obtenue vingt ans après ouverture du couvert forestier de ces quatre essences, et de déterminer quels sont les paramètres du milieu qui permettent de définir leur présence, leur abondance, leur diamètre et leur hauteur. Une approche par modélisation a été menée pour définir le poids relatif des variables environnementales (variables édaphiques, distance à la lisière, composition du peuplement pré-tempête, compétition, …) sur la régénération des chênes, du charme et du hêtre.



Photo : Ji-Elle, 2009. Séquelles de la tempête de 1999 dans la forêt de Rambervillers (Vosges)

Article [2] - Natural regeneration of common beech (*Fagus sylvatica*), common hornbeam (*Carpinus betulus*) and oaks (*Quercus robur, Quercus petraea*) 20 years after the creation of storm-induced forest gaps

Auteurs : Lucie Dietz, Jean-Claude Gégout, Jean-Luc Dupouey, Éric Lacombe, Lisa Laurent, Catherine Collet

Soumission prévue à Forest Ecology and Management

4.1. INTRODUCTION

Oak (*Quercus petraea* (Matt) Liebl., *Quercus robur* L.), European beech (*Fagus sylvatica* L.) and hornbeam (*Carpinus betulus* L.) are key European broadleaved species having distribution areas that largely overlap in Europe (San-Miguel-Ayanz et al., 2016). In the overlapping area, forest managers usually aim to favour oak, which represents greater economic and ecological interest (Thomas et al., 2002; Annighöfer et al., 2015). The prospects for climate change impel towards a more oak-oriented forestry. Indeed, beech and hornbeam being more sensitive to drought than oak (Bréda et al., 2006; Friedrichs et al., 2009), their future remain uncertain in the context of more intense and/or more frequent spring and summer droughts (Jump et al., 2006; Geßler et al., 2007). However, beech and hornbeam are strong competitors for oak, especially during the regeneration stage (Ligot et al., 2013; Petritan et al., 2012; Van Couwenberghe et al., 2013) and have strong negative impacts on the survival, height and diameter growth of young oaks (Jensen & Löf, 2017; De Groote et al., 2018; Maleki et al., 2020). In order to maintain or to promote oak in European forests of the next century, it is crucial to identify which environmental and silvicultural conditions would favour the regeneration of oak compared to that of hornbeam and beech.

Distance to seed source is a major determinant of regeneration success, for all tree species (Clark et al., 1999; Nathan & Muller-Landau, 2000), and has been shown to predominate over competition from tree seedlings or neighbouring vegetation in mixed forests of north-eastern France (Dassot and Collet 2015). Large distance from potential seed sources reduces seedling density, according to patterns that may differ among tree species (Clark et al., 1998; Hewitt & Kellman, 2002; Rozman et al., 2015). The dissemination strategies of oak, beech and hornbeam differ (Vittoz & Engler, 2007): beech and oak are barochory while hornbeam is anemochore and usually disseminates over longer distances (Vittoz & Engler, 2007). Several studies have shown the impact of surrounding stand composition (Petritan et al., 2012; Annighöfer et al., 2015; Manso et al., 2020) or of distance to the gap edge on the density of oak and beech saplings in canopy gaps (Degen, 2006; Van Couwenberghe et al., 2010; Tinya et al., 2020). To date, very few studies (Tinya et al., 2020) have quantified these effects for hornbeam.

Light availability in the understory strongly influences tree species coexistence in the young stages, and thus long-term forest composition and structure (Oliver & Larson, 1996). Controlling the amount of light available for tree saplings is widely used as a management tool to select certain species among the newly appeared trees. Beech is highly shade tolerant (Ellenberg et al., 1992; Modrý et al., 2004; Niinemets & Valladares, 2006), as it may germinate, survive and grow under a wide range of light conditions, including very dense canopy conditions (Watt, 1923; Emborg, 1998; Petritan et al., 2007). Hornbeam is relatively shade-tolerant although less than beech. Conversely, oak is shade intolerant and needs a much greater light availability to establish and grow (Ellenberg et al., 1992; Emborg, 1998; Ligot et al., 2013). Recent studies showed that, during the regeneration stage, beech outcompetes oak along the entire gradient of light availability prevailing in the understory of beech and oak stands, but that differences in diameter and height growth between beech and oak saplings are smaller under high than under low light conditions (Ligot et al., 2013; Manso et al., 2020; Van Couwenberghe et al., 2013). These studies suggest that creating canopy gaps may favour oak, but may not be sufficient to ensure its successful regeneration when growing in mixture with beech (Petritan et al., 2017; Modrow et al., 2019; Jaloviar et al., 2020).

Finally, soil characteristics also influence overall regeneration success and species composition of forest stands (Bigelow & Canham, 2002; Finzi & Canham, 2000; Van Couwenberghe et al., 2010). Oak and beech have large amplitude regarding soil fertility and acidity (Pinto & Gégout, 2005; Walthert & Meier, 2017), especially oak, which is more tolerant to acid soils (Rameau et al., 1989). Conversely, hornbeam does not develop on acid soils (Rameau et al., 1989; Sikkema et al., 2016) and shows an optimum of presence at 5.6 of soil pH (Gégout et al., 2005). Contrary to oak and beech, hornbeam is also sensitive to soil nitrogen availability, and several studies showed a positive correlation between the availability of nitrogen and the probability of presence of hornbeam (Pinto & Gégout, 2005; Walthert & Meier, 2017). A greater tolerance of oak to acid soils and low nitrogen availability compared to beech and hornbeam may potentially promote its regeneration in such conditions.

The aim of our study is to compare the natural regeneration of oak, beech and hornbeam according to local canopy and soil characteristics, in order to identify which conditions would be most favourable to oak regeneration and where oak could dominate over its main competitors. We analysed the regeneration success (sapling presence, density, height and diameter) of each of the three species in storm-induced forest gaps, 20 years after the storms, as a function of former stand composition, distance to gap edge, intersapling competition and soil conditions. We hypothesise that within forest gaps: (1) the presence and density of beech and oak would decrease with increasing distance to the gap edge while the presence and density of hornbeam should be less influenced by the distance to the edge, due to its higher seed dispersal capacity; (2) sapling diameter and height of all species would increase with increasing distance to the gap edge, due to higher light availability away from the edge; (3) the negative effect of the distance to the gap edge on presence and density would be lower for oak, and the positive effect the distance to the gap edge on sapling size would be stronger for oak, compared to beech and hornbeam, due to higher

light requirements of oak saplings; (4) hornbeam would be less present on acid soils than oak and beech. We used an observation network established in France after the 1999 storms, along large gradients of soil conditions, stand types, and gap sizes to investigate the regeneration of the three tree species and test our hypotheses.

4.2. MATERIALS & METHODS

4.2.1. Study sites

The study was conducted in temperate forests in France (**Figure 20**). Selected forests were mainly semi-natural hardwood stands dominated by oak, beech and hornbeam, located in lowlands areas, with an altitude below 600 m. Mean annual temperature ranges between 7.9 °C and 11.85 °C and annual precipitation ranges from 593 mm to 1505 mm.

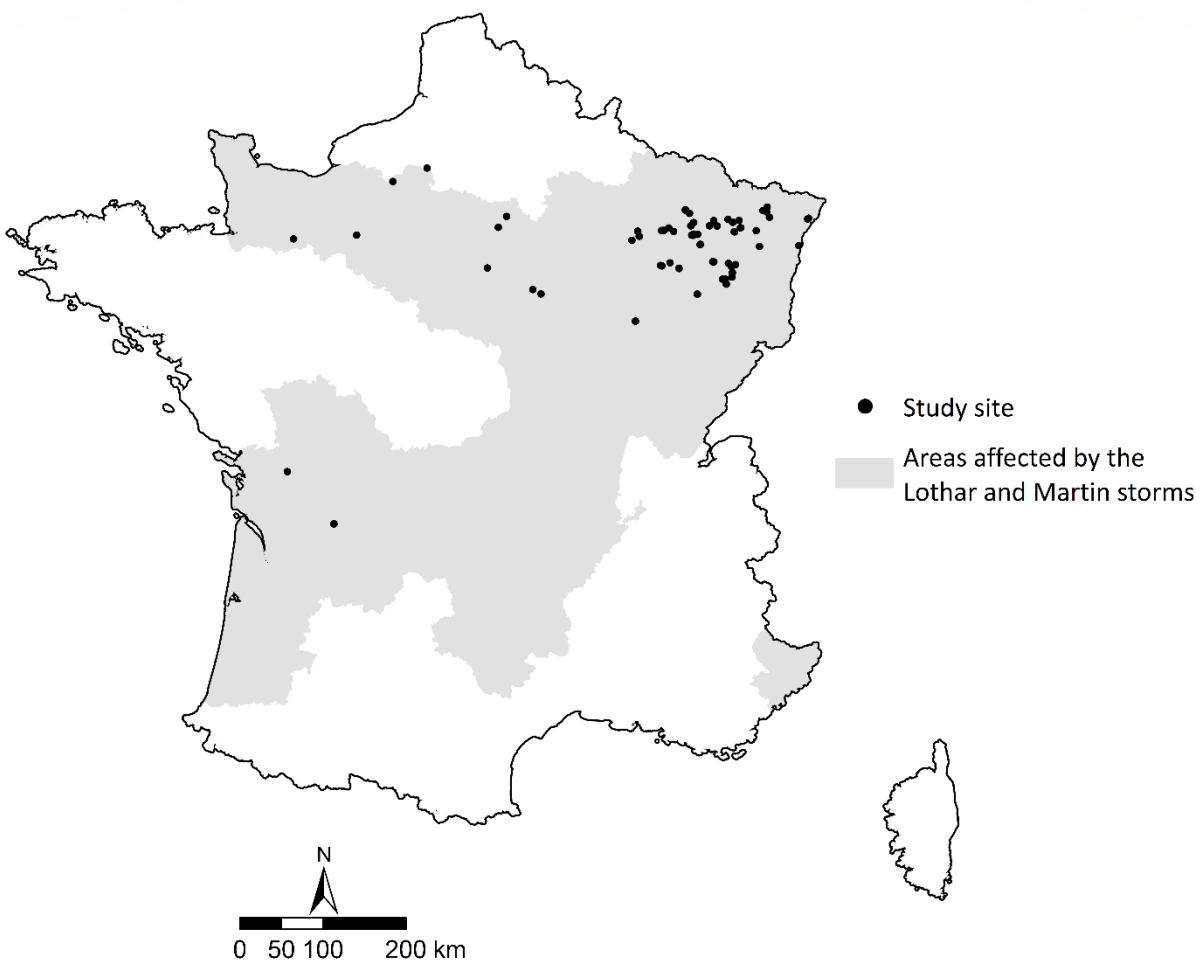


Figure 20 | Location of the 108 study sites in the areas affected by the windstorms of 1999 in France.

In December 1999, 968 000 ha of French forests were affected by two windstorms, Lothar and Martin (Inventaire Forestier National, 2003), which destroyed 8.3 % of French forest resource (Pignard et al., 2009). In 2001, 108 study sites were established in forests impacted by

the windstorms (**Figure 20**). We selected study sites in order to investigate large gradients of disturbance intensity (damaged area ranged between 10 % and 90 % of the forest surface area), soil conditions (pH and C/N of the organo-mineral horizon A ranged from 3.9 to 7.9 and 11 to 28 respectively) and previous stand type (oak-dominated, beech-dominated, or mixed oak and beech) (**Tableau 14**). One to three gaps were selected in each site. The area of selected gaps ranged from 0.02 to 144 ha. In total 108 gaps were selected for the study. No silvicultural operations were performed in the selected gaps after the storms.

Tableau 14 | Characteristics of sites (C/N, pH), gaps (gap size) and plots (distance to the edge, number of saplings) in the three former stand types: mean value (min-max).

Former stand type (ST)	Gap size (ha)	Distance to the edge D (m)	C/N	pH	Number of saplings IC (saplings ha^{-1})
Oak (n = 433)	6 (0.03 - 70)	28 (-14 - 196)	13.6 (11 - 24)	5.3 (4.0 - 7.9)	11988 (0 - 304762)
Beech (n = 553)	21 (0.02 - 143)	67 (-15 - 234)	16.3 (11 - 27)	5.4 (4.0 - 7.9)	8413 (0 - 123571)
Mixture (n = 167)	17 (0.04 - 88)	48 (-11 - 183)	16.1 (11 - 28)	5.6 (3.9 - 7.7)	11111 (0 - 146031)

4.2.2. Data collection

Gaps were classified according to their surface area with a threshold of 1 ha to differentiate small gaps (SG) from large gaps (LG). Two different sampling designs were used for measurements in SG and LG (Supplementary, **Figure 25**). In SG, 2-m-radius circular plots (12.6 m^2) were distributed every 12 m, away from the barycentre of the gaps, along the north-south and east-west axes of the gap. The axes extended outside the gap and one or two plots were placed under the forest cover. The number of plots differed among gaps, and ranged between 7 and 24 plots, depending on gap size. In LG, the centre of the gap was approximately located, and four 10-m-radius circles were established at 50 gr, 150 gr, 250 gr and 350 gr (0 gr indicating north) and 30 m with respect of the gap centre. In each circle, three 2-m-radius circular plots were established at 0 gr, 133 gr and 266 gr respectively with respect to the circle centre. Twelve plots were installed in each LG. A total of 1153 plots of 12.6 m^2 (592 in small gaps, 561 in large gaps) were established between 2001 and 2004 for the study. An agreement with forest managers prohibited any anthropic intervention, allowing the spontaneous dynamic to occur.

In spring and summer 2018 and 2019, (i.e. 19 and 20 growing seasons after the windstorms occurred), tree regeneration measurements were performed in each plot. All trees with a height above 0.1 m were considered. Trees with a diameter greater than 20 cm were considered as pre-existent to the storm and were not considered. The species was recorded for each tree. Diameter at breast height was measured on each tree with a height above 1.3 m. Within each plot and each species, the height at the beginning of the growing season was measured for the tree with the highest diameter and the tree with the median diameter. A total of 19445 saplings were recorded, 7341 and 1756 with a diameter and a height measurement, respectively (**Tableau 15**). The density (number of saplings ha^{-1}), the diameter (cm) and the height (m) of beech, hornbeam and

oak were analysed. For each species, an index of interspecific competition (IC) was estimated as the number of saplings on the plot, excluding the considered species (beech, hornbeam or oak).

Tableau 15 | Total number of plots and gaps where at least one sapling of the considered species was present, out of 1153 measured plots ; total number of saplings recorded over the 1153 plots; occurrence frequency of the species; mean sapling density (ha^{-1}) calculated over the plots where the species is present; mean maximum height (m) and mean diameter (cm). Height and diameter are average values computed over all sites, including sites where the three species are not necessarily mixed.

Species	Number of plots	Number of gaps	Number of saplings	Frequency of occurrence	Sapling density (ha^{-1})	Mean maximum height (m)	Mean diameter (cm)
Oak	250	81	989	0.22	3254	5.9	3.3
Beech	785	103	8746	0.68	8888	6.8	2.4
Hornbeam	498	81	8139	0.43	15317	6.3	3.1

One soil sample per gap was collected in 2001, by taking a 0-5 cm layer of soil below the litter at the gap centre. Chemical analyses were carried out in laboratory and pH-H_20, organic carbon and nitrogen content were measured following the NF ISO 10390, NF ISO 10694 and NF ISO 13878 respectively. Soil pH (pH) and fertility (C/N) values were available for each gap. In each gap, a soil pit was carried out in the gap centre, to characterize the different horizons. For each horizon, its texture, its depth and the presence of traces of oxidation and reduction were recorded. Waterlogging (W), defined as a binary variable (presence or absence), was estimated using the classification of Lévy & Lefèvre (2001).

The former stand type was evaluated using trees located at the edge of the gaps, as well as trees over 7.5 cm in diameter and stumps that were present in 2002 in the gaps. Former stand type (ST) was classified in three classes: oak, beech and mixture. The classification was established according to the dominance of oak or beech. In former "oak" stands, the proportion of oak was greater than the proportion of any other species, in former "beech" stands, the proportion of beech was greater than the proportion of any other species and in former "mixture" stands there were no superior tree species in terms of proportion.

In SG, the gap edge was defined using the edge trees. Each edge tree was geo-located, and gaps were delimited using ArcGis mapping software (version 10.4.1; ESRI Inc., Redlands, CA, USA). In LG, gap edge was defined using Landsat-5 images (U.S. Geological Survey) by comparing images taken before and after 1999. In all gaps, each measurement plot was geo-located, and the distance to the edge (D, m) was estimated by calculating the smallest distance to the edge of the gap. Distance to the gap edge ranged between -15.2 m (plots located in the understory outside the gap, in SG) and 234.2 m (in LG).

4.2.3. Statistical analysis

Mixed models were used to analyse the combined effects of distance to the edge (D), former stand type (ST), waterlogging (W), interspecific competition (IC), pH (pH) and nitrogen availability (C/N) on four variables characterizing tree regeneration for each species: probability

of presence, sapling abundance, sapling diameter and sapling height (**Tableau 15**). Models were fitted for each of the three species separately. Final models contained fixed and random effects, but variable selection was carried out on models including only fixed effects. We used a backward elimination based on AIC evaluation to select variables. Only the variables that were significant for at least one species were kept in the final models. All first-order interactions were tested and interactions that were significant for at least two of the three species were kept in the models. Pearson residuals for the models were evaluated in order to check the absence of visible pattern. The final models used for each variable are presented below.

4.2.3.1. Probability of presence

Probability of presence of each species was evaluated over the 1153 inventoried plots. The presence of species in a plot is a binary variable (0 or 1) that follows a binomial law. For each species, generalized linear mixed models were fitted using the R package 'lme4' (Bates et al., 2015), where species presence is expressed as a function of D, ST, IC, C/N and the interaction between ST and IC as fixed effects, and gap as a random effect. Let Y_{ijk} be the binary outcome (absence/presence of species k for plot j in gap i). Knowing the gap-specific effect b_i, (Y_{ijk} *I* b_{ik}), the probability of presence was denoted by $p_{ijk} = P(Y_{ijk} = 1 \mid b_{ik})$. The logistic model was used:

(1) $$\text{logit}(p_{ijk}) = \log\left(\frac{p_{ijk}}{1 - p_{ijk}}\right)$$

$$= \beta_0 + \beta_1 D_{ij} + \beta_2 \frac{C}{N_i} + \beta_3 IC_{ijk} + \beta_4 ST_i + \beta_5 IC_{ijk} * ST_i + Gap_i + \varepsilon_{ijk}$$

where Gap_i is the random effect sampled from a normal distribution N(0, σ^2), βs the unknown coefficients to be determined, and ε_{ijk} the normally distributed model error. Centered and scaled factors were used in order to solve convergence issues.

4.2.3.2. Sapling abundance

Abundance models of each species were established using the gaps where the species was present in at least one plot, *i.e.* gaps where the species was absent were removed from the dataset used for the species models. In total, 81 gaps and 857 plots were selected for oak, 103 gaps and 1098 plots for beech, and 81 gaps and 870 plots for hornbeam. In these plots, a total of 989, 8746 and 8139 saplings had been recorded for oak, beech and hornbeam respectively.

Due to the high number of 0 in the dataset (oak, beech and hornbeam were absent from 71%, 28% and 43%, respectively, of the plots used in the analysis), we used a Zero Inflated distribution. Using a Zero Inflated Negative Binomial model (Zeileis et al., 2008) from the R package 'pscl' (Zeileis et al., 2008), the overdispersion coefficient was estimated to be less than 1.5 for each of the three species, which is an acceptable threshold (Zuur et al., 2009). To take into account the random effects, we used a mixed model ZINB using the R package 'glmmTMB' (Brooks et al., 2017), where D, C/N, log(IC), ST and the interaction D:ST were fixed effects and Gap was a random effect. Let μ_{ij} be the number of saplings of a species k for plot j in gap i. The followed model was fitted for each species:

(2) $Y_{ij} \sim ZINB(\pi, \mu_{ijk})$

$$logit(\pi) = \gamma$$

$$\log(\mu_{ijk}) = \beta_0 + \beta_1 D_{ij} + \beta_2 \frac{C}{N_i} + \beta_3 \log(IC)_{ijk} + \beta_4 ST_i + \beta_5 D_{ij} * ST_i + Gap_i + \varepsilon_{ijk}$$

where π is the probability of false 0, μ_{ijk} the expected value for the count process, Gap_i the random effect sampled from a normal distribution N(0, σ^2), βs the unknown coefficients, and ε_{ijk} the normally distributed model error. π was modelled to ensure that the logistic part of the model contained only an intercept.

4.2.3.3. Sapling diameter

Sapling diameter was evaluated over all saplings with a height superior to 1.3m, representing a total of 237, 4910 and 2206 saplings respectively for oak, beech and hornbeam. Mixed linear models were used to predict diameter, which was log transformed to satisfy the assumptions of linearity and normality of the residuals. The selected variables were: D, pH, IC, ST, D:IC, pH:IC as fixed effects and Gap as a random effect. Let Y_{ijk} be the diameter for the species *k* on the plot *j* in gap *i*. The following model was used:

(3) $$\log(Y_{ijk}) = \beta_0 + \beta_1 D_{ij} + \beta_2 pH_i + \beta_3 IC_{ijk} + \beta_4 ST_i + \beta_5 D_{ij} * IC_{ijk} + \beta_6 pH_i * IC_{ijk} + Gap_i + \varepsilon_{ijk}$$

where $\log(Y_{ijk})$ is the log transformation of Y_{ijk}, Gap_i the random effect sampled from a normal distribution N(0, σ^2), βs the unknown coefficients, and ε_{ijk} the normally distributed model error.

4.2.3.4. Sapling height

Sapling height was evaluated over two saplings per plot and per species, representing a total of 107, 1139 and 518 saplings respectively for oak, beech and hornbeam. Mixed linear models were used to predict height, which was log transformed to satisfy the assumptions of linearity and normality of the residuals. The selected variables were: D, C/N, pH, log(IC) as fixed effects, and Gap as a random effect.

Let Y_{ijk} be the height for the species *k* on the plot *j* in gap *i*. The following model was used:

(4) $$\log(Y_{ijk}) = \beta_0 + \beta_1 D_{ij} + \beta_2 \frac{C}{N_i} + \beta_3 pH_i + \beta_4 \log(IC)_{ijk} + Gap_i + \varepsilon_{ijk}$$

where $\log(Y_{ijk})$ is the log transformation of Y_{ijk}, Gap_i the random effect of gap *i* sampled from a normal distribution N(0, σ^2), βs the unknown coefficients, and ε_{ijk} the normally distributed model error.

4.3. RESULTS

4.3.1. Probability of presence

The observed frequency of presence of the species at the plot scale in the 1153 inventoried plots averaged to 0.22, 0.43 and 0.68 for oak, hornbeam and beech, respectively.

For each of the three species, the probability of presence decreased when the distance to the forest edge increased (**Figure 21**), but the effect was statistically significant only for oak and beech (p-value < 0.01) (**Tableau 16**). Former stand type significantly influenced the probability of presence of all species. The probability of the presence of oak and hornbeam were highest when former stand was dominated by oak, and the probability of presence of beech was highest when former stand was dominated by beech or was mixed (**Figure 21**; **Tableau 17**). However, regardless of the former stand type and the distance to the forest edge, oak always had a lower probability of presence than beech and hornbeam. Nitrogen availability significantly influenced the probability of presence of oak and hornbeam, but not beech (**Tableau 16**; **Tableau 17**): when C/N increased, the probability of presence increased for oak, while it decreased for hornbeam to reach 0 for C/N > 20 in all former stand types (**Figure 21**). Regarding interspecific competition, IC showed a positive correlation with the probability of the presence of oak (**Tableau 16**; **Tableau 17**).

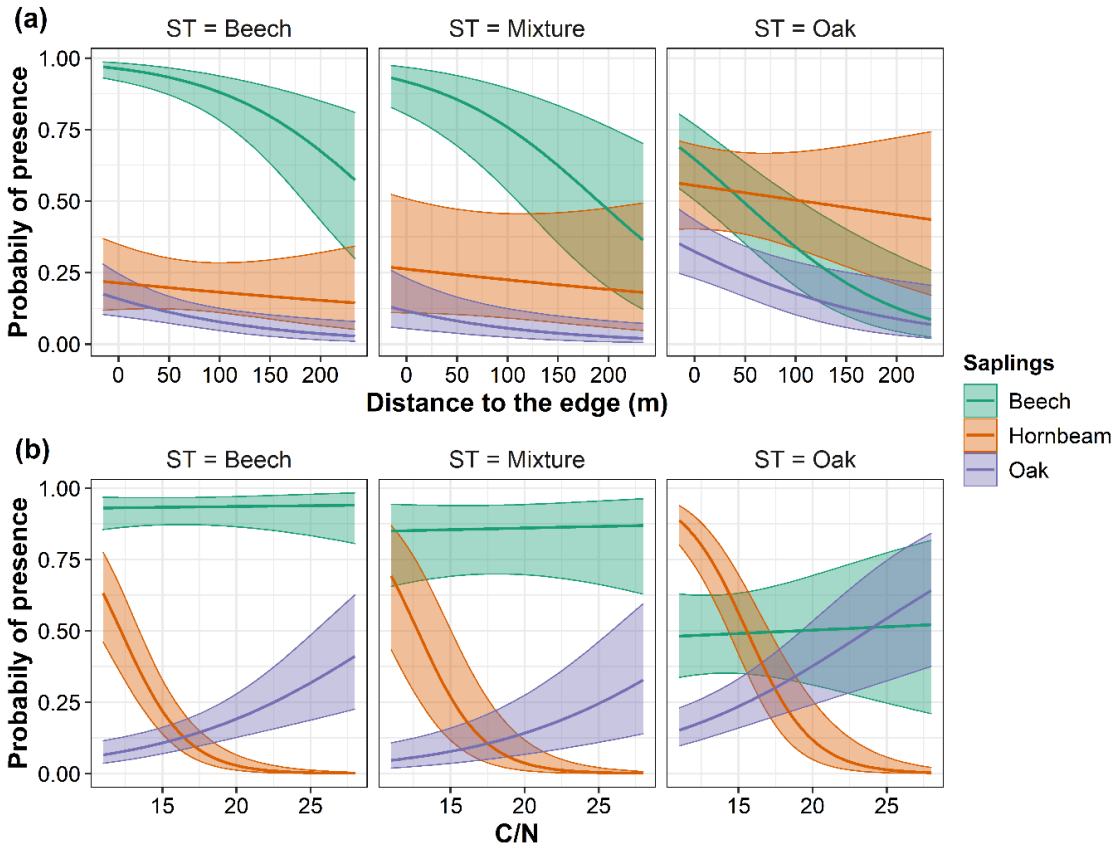


Figure 21 | Predicted probability of presence of oak, beech and hornbeam saplings for each former stand type (Beech, Mixture or Oak), along (a) the distance to the forest edge and (b) soil C/N. Probabilities of presence were calculated using equation 1 adjusted for each species. The 95 % pointwise confidence interval of the predictor is represented.

Tableau 16 | Significance of each parameters of the models used to predict presence, density, diameter and height for oak, beech and hornbeam saplings using type II ANODEV and AIC. Models followed equations 1 to 4 (see text).

MODEL	PREDICTORS	OAK	BEECH	HORNBEAM
		p-value	p-value	p-value
Presence: equation 1				
	D	**<0.01**	**<0.001**	0.50
	C/N	**<0.001**	0.84	**<0.001**
	IC	**<0.001**	0.92	0.08
	ST	**<0.01**	**<0.001**	**<0.001**
	IC:ST	0.15	**<0.01**	**0.03**
Density: equation 2				
	D	**0.01**	**<0.001**	0.49
	C/N	**<0.01**	0.42	**<0.001**
	log(IC)	**<0.001**	0.10	**<0.01**
	ST	**<0.01**	**<0.001**	**<0.001**
	D:ST	**<0.01**	**<0.01**	0.25
Diameter: equation 3				
	D	0.13	**<0.001**	0.07
	pH	0.15	0.71	**0.01**
	IC	**<0.001**	**<0.001**	0.33
	ST	0.91	0.86	**<0.001**
	D:IC	**<0.01**	**<0.001**	**<0.001**
	IC:pH	0.49	**<0.01**	**<0.001**
Height: equation 4				
	D	0.11	**<0.001**	**<0.001**
	pH	**0.03**	**0.02**	0.38
	C/N	0.55	0.12	**0.03**
	log(IC)	**<0.01**	**<0.001**	**<0.001**

D: distance to the forest edge; C/N: nitrogen availability; IC: total number of saplings on the plot excluding the studied species; ST: former stand type.

4.3.2. Sapling abundance

Across the study area, the average density of oak, beech and hornbeam saplings estimated in the plots was 344, 3097 and 3063 saplings ha^{-1} respectively. The abundance strongly depended on former stand type (**Figure 22**). In former oak stands, oak had a density of 1251 saplings ha^{-1} in average, against 289 saplings ha^{-1} in former beech stands. Likewise, beech had a higher density in former beech stands than in former oak stands, respectively 7052 and 4280 saplings ha^{-1}.

The distance to the edge and former stand type strongly influenced the abundance of oak and beech (**Figure 23**): the abundance of the two species decreased with increasing distance from the forest edge. Oak was dominated by hornbeam and beech in former beech or mixed stands. In former oak stands, oak and beech showed similar abundance along the distance to the edge. The abundance of hornbeam was strongly influenced by C/N, and was highest in former oak stands and when C/N was close to 10 (**Tableau 16**; **Figure 23**).

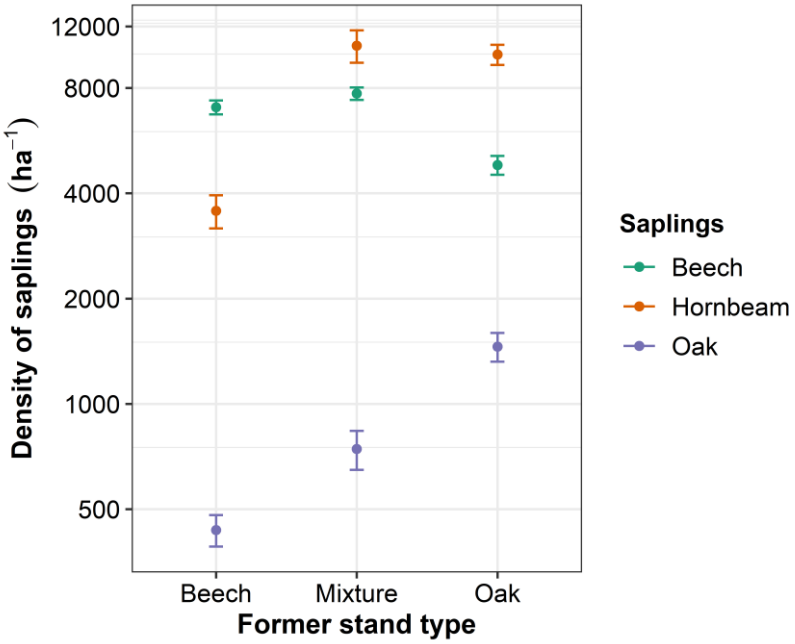


Figure 22 | Mean density with standard deviation of the mean of oak, beech and hornbeam according to the former stand type. Note the logarithmic scale on the vertical axis.

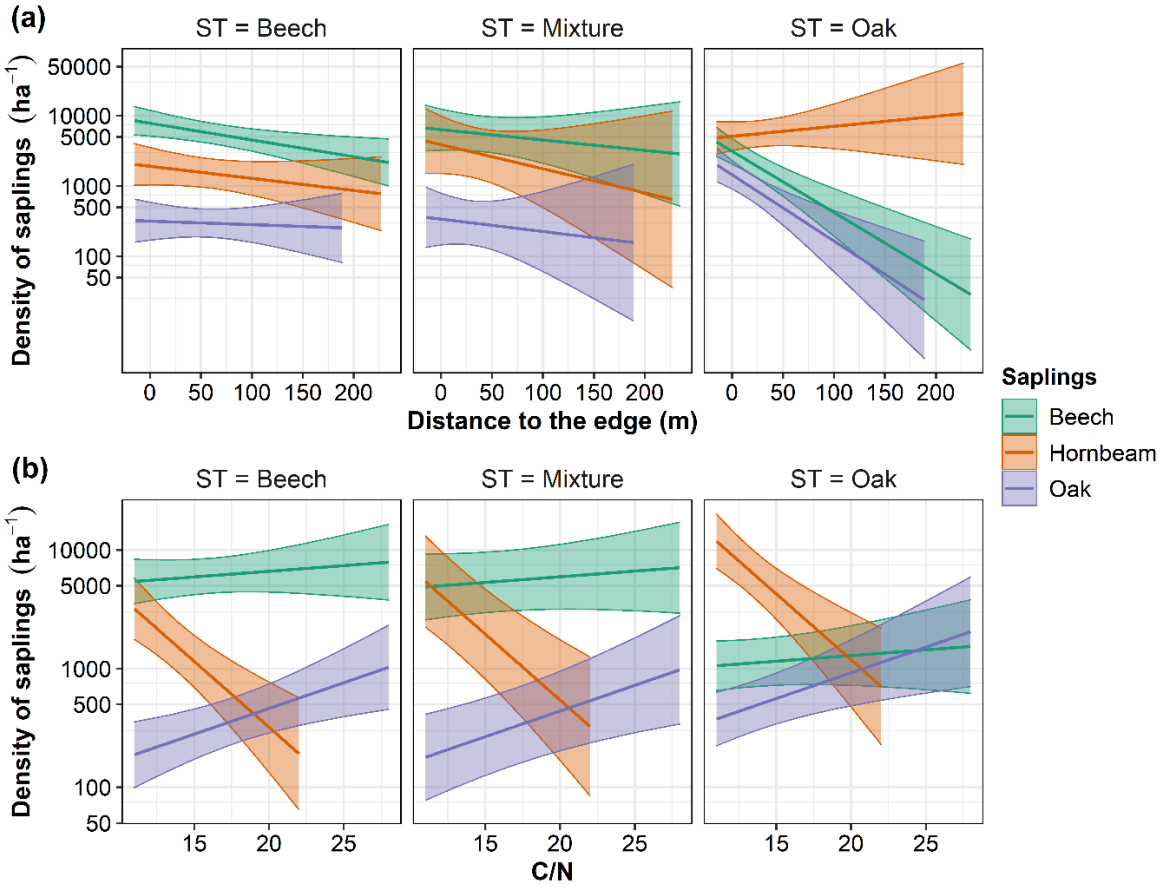


Figure 23 | Predicted density of oak, beech and hornbeam saplings for each former stand type (Beech, Mixture or Oak), along (a) the distance to the edge and(b) soil C/N. Density values were calculated using equation 2 adjusted for each species. The 95 % pointwise confidence interval of the predictor is represented. Note the logarithmic scale on the vertical axis.

4.3.3. Sapling diameter

The average diameter of oak, beech and hornbeam was, 3.9, 3.5 and 3.6 cm, respectively. The distance to the edge had a positive effect on sapling diameter for the three species (**Figure 24a**). Interspecific competition, represented by the number of non-conspecific saplings per plot, has a negative effect on the three species (**Figure 24a**; **Tableau 19**). For an IC beyond 50 saplings per plot, diameter was less than 1 cm, for the three species. Unlike species presence and sapling density, when considering sapling diameter, oak showed better performance than beech and hornbeam. Sapling diameter for hornbeam was negatively correlated with pH whereas diameter for oak or beech were not sensitive to pH variations. Diameter was not correlated with C/N, for any species.

4.3.4. Sapling height

The average sapling height of oak, beech and hornbeam was 5.5, 5.2 and 5.6 m, respectively. Differences among the three species were very slight, along gradients of distances from the edge or numbers of non-conspecific saplings (**Figure 24b**). Sapling height increased with distance from the edge and decreases with increasing competition. Nitrogen availability has a positive effect on hornbeam height but no effect for beech or oak. On the contrary, pH had a positive effect on beech and oak height but not on hornbeam height.

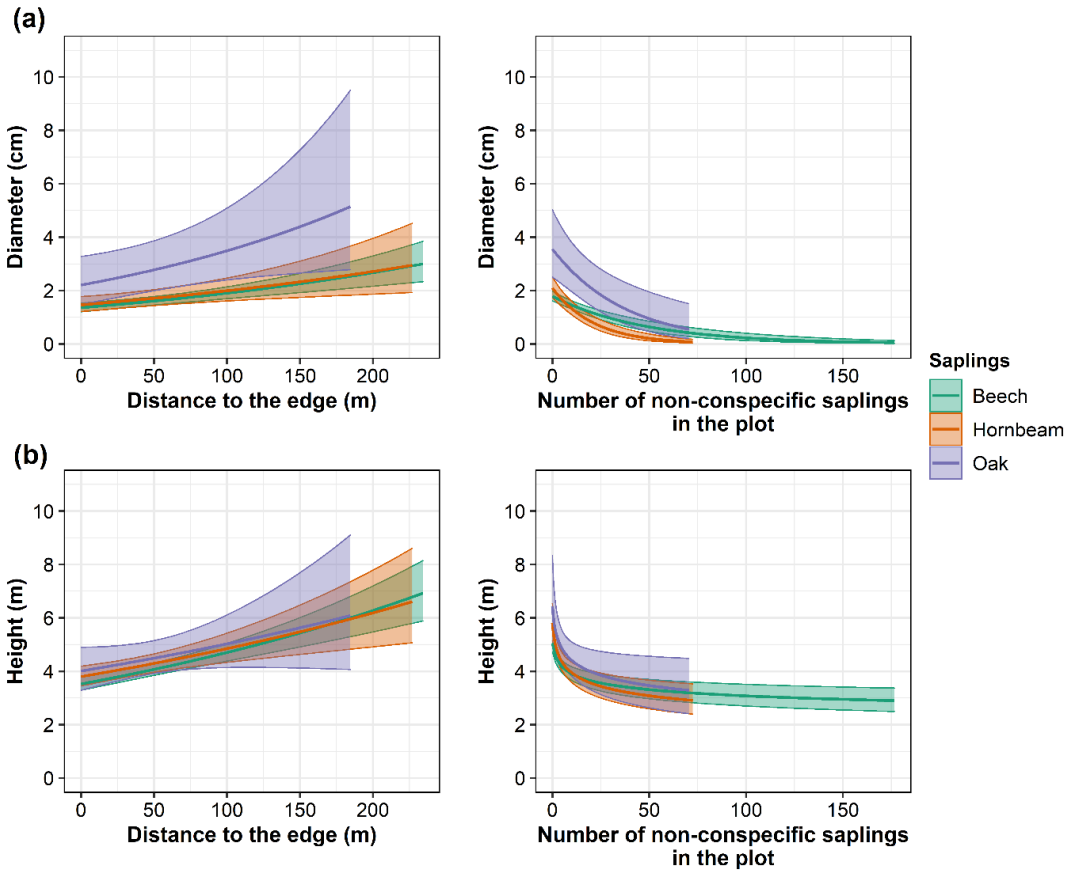


Figure 24 | (a) Sapling diameter and (b) sapling height of oak, beech and hornbeam along the distance to the edge and the number of non-conspecific saplings in the plot. Diameter and height were computed using equation 3 and 4, respectively, adjusted for each species. The 95 % pointwise confidence interval of the predictor is represented.

4.4. DISCUSSION

Our study compared the natural regeneration of oak, beech and hornbeam, three major species of European forests 20 years after storm disturbances. The analysis was carried out using a set of variables (species presence, sapling abundance, diameter and height) that may be used to characterise the performance of the regeneration and that responded differently to environmental and stand factors. The results highlighted the overall dominance of beech and hornbeam saplings over oak saplings, regardless the environmental conditions studied. The probability of presence of oak was two to three times lower than those of hornbeam or beech and oak had an average density ten times lower than those of hornbeam or beech. The three species exhibited strong responses to the environmental gradients explored (C/N, distance to the forest edge, former stand type and competition), which allows to identify environmental and stand conditions that may reduce beech and hornbeam dominance and favour oak dominance. We showed that oak had a higher density in stands formerly composed of oak and near the forest edges, which confirms the low dispersal capacity of the species (hypothesis 1). However, increasing the distance from the forest edge did not have a stronger negative effect on the density of beech compared to oak, which partially invalidates hypothesis 3. Oaks diameter increased with increasing light availability (variable "distance to the gap edge") and was larger than beech or hornbeams diameters, which validates hypothesis 2 and partially validates hypothesis 3. Finally, the oak density was higher on soils poor in nitrogen, which also corresponds to sites where the hornbeam was absent (hypothesis 4).

4.4.1. The initial seed rain has a predominant effect over interseedling competition and light availability

Modelling the density and the probability of presence highlighted the effect of the composition of the former stand and the distance to the forest edge, especially for oak and beech. They were more present and denser when they were dominant in the former stand and near to the forest edge. These two variables represent the seed sources present at the time of disturbance event (variable *former stand type*) or the distance to the seed sources during the stand reconstitution phase (variable *distance to the forest edge*), which are fundamental to explain species occurrence and density (Amm et al., 2012; Clark et al., 1999; Nathan & Muller-Landau, 2000). Beech and oak have a barochory primary dissemination, which implies that their spread distance is relatively short (Sagnard et al., 2007; Vittoz & Engler, 2007; Battaglia et al., 2008) and explains why they were denser near to the forest edge. Our results emphasize the effect of the initial seed rain over the effect of intermeddling's competition or light availability on the abundance of the species. This is in agreement with previous studies that have shown that the presence of oak in the overstory promotes its regeneration (Petritan et al., 2012; Annighöfer et al., 2015; Manso et al., 2020) and conversely, the greater the proportion of beech in the overstory, the less the oak regenerates (Hein & Dhôte, 2006). Our study goes further by showing the predominant effect of initial seed availability on the abundance of the species. Additional measurements to estimate the age of the

seedlings would allow us to identify the origin of the seedlings and thus to determine which variable most influences the species abundance: the former stand type or the distance from the forest edge. This would allow us to identify the main constraint for regeneration.

4.4.2. Light availability and interseedling competition modulate the primary effect of initial seed availability

Oak saplings average diameters are equivalent, or even greater, than beech or hornbeam average diameters in our study. Models highlighted the role of light availability (variable *distance to the forest edge*) on the diameter and height of the three species. The greater the distance to the edge, the greater the light availability, and the greater the diameter and height of the saplings. Unlike Ligot et al., (2013), Van Couwenberghe et al. (2013) or Tinya et al. (2020), we did not observe a dominance from beech or hornbeam over oak diameter or height. This suggests that oak is not yet completely dominated in height 19 years after opening. However, the positive effect of light on the diameter or height of the three species is strongly modulated by interspecific competition. When competition increases, the effect of the distance to the edge is greatly reduced for the three species. As other studies have shown, interspecific competition has a major impact on oak growth (De Groote et al., 2018; Toïgo et al., 2018; Mölder et al., 2019), but also on beech growth (Collet & Chenost, 2006; Collet et al., 2014). Our results complement these studies and showed that competition also had a negative effect on charm growth. Thus, light availability and interspecific competition modulate the initial effect of seed availability. Although the species are more abundant at the gap edge, the saplings have reached a greater diameter and height in the centre. These are therefore different variables that influence the abundance and growth of species.

4.4.3. The soil conditions are already shaping the distribution of species of mature stands

Soil nitrogen availability strongly influenced the regeneration of the three species (presence and density), especially for the hornbeam, which is predicted to be absent in the oligotrophic soils when C/N is greater than 20. Few studies on the distribution of the hornbeam along environmental gradients have been done. However, our results are in agreement with those of Pinto & Gégout, (2005) in their study in France differentiating juveniles from adult stages, and with Walthert & Meier (2017) in Switzerland, C/N is negatively correlated with the probability of presence or abundance of hornbeam. The hornbeam is a species of great ecological amplitude, however it is not found on acid soils, unlike beech and oak (Rameau et al., 1989; San-Miguel-Ayanz et al., 2016). We found this pattern in our results since oak and beech were present along all the C/N gradient. Our study highlights that the trophic niche of 20-years-old juveniles is the same as the trophic niche of adult trees. Compared to the studies cited above, we have provided information on the density of the three species, which makes it possible to precisely assess the quantities of saplings present on the sites. At this stage of development, hornbeam is very competitive on rich soil, with a predicted density always higher than oak predicted density

when C/N is less than 15, and even superior to beech predicted density in former stands dominated by oak. It therefore seems that in ST Oak and on rich soils hornbeam is the main competitor of oak.

4.4.4. Regeneration strategies of the three species

Our study, carried out on an experimental device allowing to study a broad edaphic nutrition gradient over 20 years, highlighted the relative place of the three species in post-storm natural regeneration. We emphasize the important effect of the former stand type on the regeneration of the three species, and more particularly on oak regeneration. Unlike beech or hornbeam, oak regenerates mainly in gaps where the previous stand type was dominated by oak. This is a major point to raise, testifying to its weak capacity to colonize new spaces unlike hornbeam and beech. We found that oak is still present on 22 % of the plots 20 years after the canopy opening despite a strong competitive effect of other species, and contrary to what has been predicted by previous studies (Petritan et al., 2012; Mölder et al., 2019; Manso et al., 2020). Oak was found to form a less dense regeneration than the two competing and shade-tolerant species (beech and hornbeam), nevertheless it was not completely dominated since its growth in height was equivalent and its mean diameter was larger than beech and hornbeam. Species thus appear to have different regeneration strategies: hornbeam and beech tend to regenerate very densely while oak seems to adopt regeneration for the benefit of growth. 19 years after the storm, oak was coexisting with the two other species, which is consistent with the post-pioneer character of oak (Rameau et al., 1989). It is therefore unlikely to obtain an oak-dominated stand as part of natural regeneration.

We wish to emphasize with this study that the qualification of the regeneration success cannot be done through a single variable. It is important to consider several criteria: presence, density, diameter and height. Indeed, the models revealed different responses to these variables according to the environmental factors (*C/N*, *distance to the edge*, *former stand types*, *etc.*). Nevertheless, the study of these four variables is not necessary to obtain the trends that we observed. Presence and abundance have similar responses to environmental factors, as do diameter and height, which suggests a redundancy in the information provided by these two groups of variables. Regarding the height, it is a variable that is difficult to acquire in the field, which in the case of our study does not provide additional information for the comparison of the natural regeneration of the three species. Likewise, presence and abundance present redundant results. The presence of the species is a variable that is quicker to identify in the field, but the abundance enables to know the number of stems, which is necessary to characterize the natural regeneration. These observations suggest simplifications of the measurement protocol and of the analysis that were carried out. By performing only abundance and diameter modelling, the analyses are halved, but the information obtained will be identical.

4.4.5. Management perspectives

It is important for forest management to consider these different strategies to qualify the success of regeneration. Oak has not completely disappeared 20 years after the canopy opening, however with a progressive canopy closure shade-tolerant species could become more and more dominant at oak expense. The competition from shade-tolerant species should therefore not be overlooked and must be considered during the oak regeneration phase by silvicultural operations. If the objective is to obtain a stand dominated by oak, regeneration monitoring should be regular, and an upstream silvicultural intervention would be necessary to reduce interspecific competition.

As we have seen, hornbeam, beech and oak are three species present in natural regeneration. Many studies have focused on the balance between oak and beech, as these two species represent a great economic interest. However, the balance between hornbeam and oak is equally important, especially at the regeneration stage, when hornbeam can strongly compete with oak. We have demonstrated in our study that creating canopy openings greatly favours hornbeam regeneration. Hornbeam is a very structuring essence of regeneration during young stages, as it both forms dense regeneration and presents growth equivalent to oak and beech. It is however often underestimated as it is usually dominated when reaching the adult stage: it only presents heights of 10-25 m against 20-40 m and 30-40 m for oak and beech, respectively (San-Miguel-Ayanz et al., 2016). However, we have also emphasized that this species can induce strong competition on oak during the regeneration phase, due to its ability to regenerate better and faster (Sikkema et al., 2016) ; indeed for the first time its ability to colonize forest gaps in abundance was demonstrated in our study. It is therefore important not to neglect the impact of this species on oak natural regeneration.

The observed evolutions lead to questions about the future of French and European forests in a changing climate context. Storms are climatic phenomena that are predicted to become more severe and/or more frequent in the coming decades. We demonstrated in our study that the formation of forest gaps favours the development of beech, which is recognized as a species more sensitive to drought than oak. In this context, forest management plays an essential role in the composition of future stands by preventing the development of monospecific regeneration of a species that is potentially fragile in the face of climate change.

4.5. SUPPLEMENTARY FIGURES AND TABLES

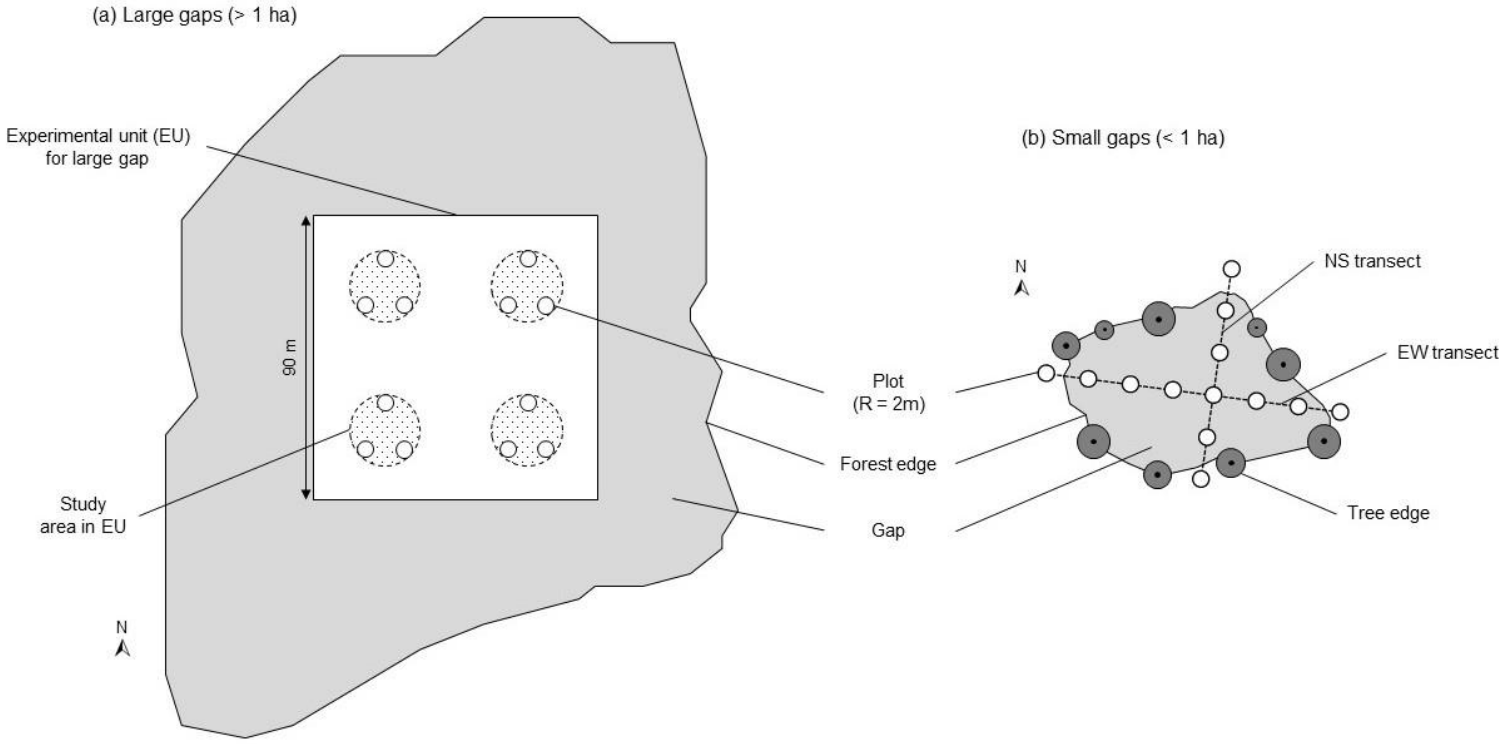


Figure 25 | Diagram of the two experimental devices according to gap size.

Tableau 17 | Generalized Linear Mixed Model for occurrence analysis: effect of distance to edge (D), nitrogen availability (C/N), number of stems (IC),) and former stand type (ST). For each species, all seedlings > 0.1 m were recorded in a plot of 12.6 m². Coefficient parameters of the fixed effects (D, C/N, IC and ST for the former stand type with oak as reference) and their associated p-values (Z test).

SPECIES	PREDICTORS	ESTIMATE	STD.ERROR	Z.VALUE	P-VALUE
OAK	(Intercept)	-1.14	0.25	-4.60	**<0.001**
	D	-0.48	0.17	-2.85	**<0.01**
	C/N	0.58	0.15	3.85	**<0.001**
	IC	1.01	0.23	4.46	**<0.001**
	ST mixture	-1.30	0.48	-2.71	**<0.01**
	ST beech	-0.94	0.35	-2.67	**<0.01**
	IC:ST mixture	-0.58	0.31	-1.83	0.06
	IC:ST beech	-0.47	0.32	-1.46	0.14
BEECH	(Intercept)	-0.03	0.30	-0.11	0.91
	D	-0.75	0.17	-4.36	**<0.001**
	C/N	0.04	0.20	0.21	0.84
	IC	-0.03	0.10	-0.30	0.76
	ST mixture	1.81	0.58	3.10	**<0.01**
	ST beech	2.67	0.48	5.55	**<0.001**
	IC:ST mixture	-0.09	0.31	-0.29	0.77
	IC:ST beech	2.75	0.90	3.07	**<0.01**
HORNBEAM	(Intercept)	0.12	0.30	0.38	0.70
	D	-0.12	0.18	-0.67	0.50
	C/N	-1.95	0.27	-7.16	**<0.001**
	IC	-0.16	0.18	-0.87	0.38
	ST mixture	-1.25	0.59	-2.12	**0.03**
	ST beech	-1.52	0.41	-3.67	**<0.001**
	IC:ST mixture	0.51	0.34	1.52	0.13
	IC:ST beech	0.66	0.25	2.61	**<0.01**

Tableau 18 | Zero Inflated Negative Binomial Mixed Model for density analysis: effect of distance to edge (D), nitrogen availability (C/N), number of stems (IC),) and former stand type (ST). For each species, all seedlings > 0.1 m were recorded in a plot of 12.6 m². Coefficient parameters of the fixed effects (D, C/N, IC and ST for the former stand type with oak as reference) and their associated p-values (Z test).

SPECIES	PREDICTORS	COND.ESTIMATE	COND.STD.ERROR	COND.Z.VALUE	COND.P-VALUE
OAK	(Intercept)	-1.78	0.58	-3.06	**<0.01**
	D	-0.02	0.005	-3.92	**<0.001**
	C/N	0.10	0.03	2.94	**<0.01**
	log(IC)	0.33	0.09	3.53	**<0.001**
	ST mixture	-1.45	0.49	-2.97	**<0.01**
	ST beech	-1.52	0.41	-3.66	**<0.001**
	D:ST mixture	0.02	0.009	1.85	0.06
	D:ST beech	0.02	0.007	3.02	**<0.01**
BEECH	(Intercept)	0.86	0.45	1.92	0.05
	D	-0.02	0.004	-4.80	**<0.001**
	C/N	0.02	0.03	0.80	0.42
	log(IC)	0.08	0.05	1.62	0.10
	ST mixture	0.71	0.40	1.75	0.08
	ST beech	0.92	0.30	3.02	**<0.01**
	D:ST mixture	0.02	0.01	2.79	**<0.01**
	D:ST beech	0.01	0.005	3.13	**<0.01**
HORNBEAM	(Intercept)	4.84	0.84	5.76	**<0.001**
	D	0.00	0.00	0.82	0.41
	C/N	-0.25	0.06	-4.15	**<0.001**
	log(IC)	0.23	0.08	2.88	**<0.01**
	ST mixture	-0.28	0.53	-0.53	0.60
	ST beech	-0.98	0.39	-2.52	**0.01**
	D:ST mixture	-0.01	0.01	-1.37	0.17
	D:ST beech	-0.01	0.01	-1.40	0.16

Tableau 19 | Linear Mixed Effect Model for diameter analysis: effect of distance to edge (D), soil pH (pH), number of stems (IC) and former stand type (ST). For each species, all seedlings > 1.3 m were recorded in a plot of 12.6 m². Coefficient parameters of the fixed effects (D, pH, IC and ST for the former stand type with oak as reference) and their associated p-values (Z test).

SPECIES	PREDICTORS	ESTIMATE	STD.ERROR	T.VALUE	P-VALUE
OAK	(Intercept)	2.52	1.28	1.96	0.05
	D	0.008	0.003	3.21	**<0.01**
	pH	-0.34	0.27	-1.28	0.20
	IC	-0.11	0.15	-0.75	0.45
	ST mixture	-0.07	0.49	-0.14	0.89
	ST beech	-0.11	0.25	-0.43	0.67
	D: IC	-0.0004	0.0001	-3.15	**<0.01**
	IC:pH	0.02	0.03	0.69	0.49
BEECH	(Intercept)	0.45	0.27	1.70	0.09
	D	0.004	0.0007	6.78	**<0.001**
	pH	-0.02	0.05	-0.47	0.64
	IC	-0.04	0.01	-3.52	**<0.001**
	ST mixture	-0.06	0.16	-0.39	0.70
	ST beech	0.02	0.12	0.15	0.88
	D:IC	0.0003	0.00005	-5.04	**<0.001**
	pH:IC	0.006	0.002	3.04	**<0.01**
HORNBEAM	(Intercept)	2.34	0.50	4.65	**<0.001**
	D	0.005	0.001	4.63	**<0.001**
	pH	-0.38	0.09	-4.23	**<0.001**
	IC	-0.15	0.03	-5.28	**<0.001**
	ST mixture	1.08	0.26	4.12	**<0.001**
	ST beech	0.59	0.18	3.21	**<0.01**
	D: IC	0.0006	0.0001	-6.20	**<0.001**
	pH: IC	0.02	0.004	5.51	**<0.001**

Tableau 20 | Linear Mixed Effect Model for diameter analysis: effect of distance to edge (D), soil pH (pH), nitrogen availability (C/N) and the number of stems (IC). For each species, two stems (larger and median diameter) were recorded in a plot of 12.6 m². Coefficient parameters of the fixed effects (D, pH, C/N and IC) and their associated p-values (Z test).

SPECIES	PREDICTORS	ESTIMATE	STD.ERROR	T.VALUE	P-VALUE
OAK	(Intercept)	2.86	0.71	4.01	**<0.001**
	D	0.0002	0.001	1.58	0.12
	pH	-0.18	0.09	-2.12	**0.04**
	C/N	-0.01	0.02	-0.60	0.55
	log(IC)	-0.16	0.06	-2.64	**<0.01**
BEECH	(Intercept)	0.91	0.24	3.74	**<0.001**
	D	0.003	0.0004	6.92	**<0.001**
	pH	0.06	0.03	2.29	**0.02**
	C/N	0.01	0.008	1.55	0.12
	log(IC)	-0.11	0.02	-5.82	**<0.001**
HORNBEAM	(Intercept)	1.33	0.37	3.54	**<0.001**
	D	0.002	0.007	3.51	**<0.001**
	pH	-0.04	0.04	-0.87	0.38
	C/N	0.04	0.02	2.19	**0.03**
	log(IC)	-0.16	0.03	-5.00	**<0.001**

CHAPITRE 5

Rôle des perturbations sur l'adaptation des communautés végétales au changement climatique

Dans ce chapitre, nous avons analysé l'effet de l'ouverture de la canopée sur les changements de composition au sein des communautés végétales forestières. Plus précisément, nous avons souhaité mettre en avant le rôle des perturbations dans le processus de thermophilisation observé au sein des communautés végétales forestières en France. Pour ce faire deux comparaisons ont été réalisées. La première a permis une évaluation dans le temps les modifications observées au sein d'une même trouée en comparant deux dates de mesures, la première campagne (2002/2004) et la troisième campagne (2018/2019). La seconde comparaison révèle l'effet de l'ouverture du couvert forestier sur la thermophilisation via une comparaison des communautés végétales entres forêts perturbées et forêts non perturbées dix-neuf ans après les tempêtes de 1999.



Photo : Équipe terrain 2018, Forêt domaniale d'Orléans

Article [3] - Windstorm-induced canopy openings accelerate temperate forest adaptation to global warming

Auteurs : Lucie Dietz, Catherine Collet, Jean-Luc Dupouey, Éric Lacombe, Lisa Laurent, Jean-Claude Gégout

Global Ecology and Biogeography

DOI:10.1111/geb.13177

ABSTRACT

Aim: Climate change is known to be a driver of changes in forest plant communities and to modify disturbance regimes. We investigated whether forest gaps favoured vegetation adaptation to warmer climates by accelerating the shift of plant communities to a warmer-adapted composition independently of canopy closure linked to natural forest dynamics.

Location: Temperate and mountainous forests of France.

Time period: 2002-2018.

Major taxa studied: Vascular plants.

Methods: Using floristic surveys conducted in 2002 and 2018 in 139 permanent plots set up in unmanaged forest gaps created by the 1999 windstorms, we evaluated the plant communities' changes induced by the global warming. We also compared gap communities to closed communities inventoried in undisturbed forest. A community temperature index (CTI) and a community light index (CLI) were computed for each floristic survey with species temperature optima and Ellenberg light indicator values respectively.

Results: CTI increased significantly in the gaps over the 16 years by 0.11 °C/decade on average. During the same period, the CLI decreased, indicating that community thermophilisation was not the direct result of an increase in solar radiation linked to gap creation. Models showed that, after canopy recovery, thermophilisation was stronger in mountains (+ 0.54 °C) than lowland sites (+ 0.12 °C) compared to undisturbed forests. The difference between former gaps and undisturbed forests resulted from the colonisation of warm adapted species and the decline of cold adapted species in gaps.

Main conclusions: For a given canopy closure, our results show that thermophilisation of understory communities is higher in areas with previous disturbances than in undisturbed forests. By increasing the speed of thermophilisation, the disturbance regime plays a key role in the adaptation of forest communities to climate warming. The importance of large-scale disturbances on forest plant composition should therefore not be overlooked, especially since disturbance regime tends to intensify with climate change.

Keywords: Community temperature index, forest gap, forest succession, global warming, indicator value, natural disturbance, thermophilisation, windstorm.

5.1. INTRODUCTION

Forest plant communities undergo changes in composition as a result of climate change and, in temperate forests, tend to transition towards a composition adapted to a warmer climate (Bertrand et al., 2011; Gottfried et al., 2012). Plant community compositions are modified in favour of warm climate species at the expense of cold climate species, a process termed "thermophilisation" (Gottfried et al., 2012; De Frenne et al., 2013). At a continental scale, the process is reflected by the migration of herbaceous and tree species to higher altitudes and latitudes (Lenoir et al., 2008; Savage & Vellend, 2015; Sittaro et al., 2017). Climate change also influences the forest disturbance regime, with an overall increase in the intensity or in the frequency of abiotic or biotic disturbance events such as wildfires, pathogenic invasions or windstorms as has been observed in recent decades (Overpeck et al., 1990; Dale et al., 2001; Schelhaas et al., 2003; Seidl et al., 2011), leading to an increase in forest damage (Seidl et al., 2014). Disturbances are recognized as a key factor in the dynamics of forest vegetation by facilitating the arrival of new species (Pickett & White, 1985). However, to date, the combined effect of rising temperatures and the intensification of disturbances on the composition of plant communities remains unclear. Whether windstorms may accelerate long-term adaptation of plant communities to climate change remains a critical unexplored question.

Forest canopies regulate microclimate, influencing most of the ecological processes that govern plant communities (Perry, 1994). Closed forest canopies reduce solar radiation intensity, ground and soil temperatures and thus maintain a cooler microclimate than open canopies (Reifsnyder et al., 1971; Chen et al., 1999; Norris et al., 2011). These effects may potentially mitigate the consequences of global temperature increase. Indeed, the thermophilisation of understory plant communities has been shown to be less pronounced when canopies become denser over a resampling interval of 34.5 years (De Frenne et al., 2013). Dense canopy therefore causes an imbalance between the increase in observed temperatures and the adaptation of forest plant communities. This lag in the vegetation response to global warming, referred to as the climatic debt, can also be explained by a second factor: the dispersal capacity of plant species. Only certain species affected by the rise in temperatures have sufficient dispersal capacities to return to their optimal development conditions (Bertrand et al., 2016). Finally, the size of the climatic debt for forest plant communities is also correlated with altitude. Bertrand et al. (2011) reported that thermophilisation between 1965 and 2008 was not observed in lowland forests (< 500 m), while it was detected in mountain forests, indicating that climatic debt is higher at low elevation.

By increasing light availability and mean soil temperature (Bauhus, 1996; Wright et al., 1998; Gray et al., 2002), canopy openings facilitate the establishment of new species and promote a strong resetting of the vegetation dynamic cycle (Pickett & White, 1985). Canopy openings could thus be a catalyst of forest adaptation to a new climatic context (Thom et al., 2017). This has already been observed in North America, where disturbances such as stand thinning or wildfires have facilitated an increase in the proportion of southern species and a decline in more northern

species in plant communities compared to undisturbed areas (Stevens et al., 2015). Brice et al. (2019) also observed changes in tree species composition over three decades in a temperate-boreal ecotone and showed that canopy disturbances amplified the thermophilisation of tree communities. Along the same line, modelling studies performed in North America and Europe indicate that disturbances may favour faster adaptation of the forest vegetation to a new climatic context at the century scale (Vanderwel & Purves, 2014; Thom et al., 2017). However, previous field reports based on floristic inventories (Stevens et al., 2015; Brice et al., 2019) have focused on the thermophilisation process at high elevation at a given date or for a specific taxa. To our knowledge, there are currently no studies that have considered all types of forest vascular plant communities to assess whether thermophilisation might occur along a larger elevation gradient in a context of forest disturbance. Moreover, it is still uncertain whether the thermophilisation process of forest plant communities already observed in canopy openings is a natural phenomenon related to temporary warmer conditions that will disappear with the closing of the canopy of the newly formed stand or whether it is a permanent phenomenon induced by the resetting of plant communities following canopy opening that is maintained by global climate change. Consequently, the evidence that disturbances could facilitate faster adaptation of forest plant communities to climate change compared to an undisturbed forest remains unclear.

In the present study, we investigated whether canopy opening after a windstorm accelerates the process of thermophilisation and reduces the climatic debt of forest vegetation. Our specific objectives were to (i) quantify the magnitude of thermophilisation in windstorm-induced canopy openings; (ii) test whether this thermophilisation was maintained or disappeared with canopy closure; and (iii) identify whether thermophilisation results from a loss of cold climate species, a gain of warm climate species or from the two processes combined. This study is based on a comparison of forest plant communities assessed in 2002 and 2018 in canopy openings of different sizes created by the 1999 storms in France.

5.2. MATERIALS & METHODS

5.2.1. Study area

The present study was conducted in temperate forests in France (**Figure 26**). The forests included in this study are mainly semi-natural hardwood stands dominated by *Quercus petraea*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* and *Carpinus betulus*, semi-natural and planted conifer or mixed stands dominated by *Abies alba*, *Picea abies* and *Fagus sylvatica*, in lowlands or in mountainous areas. Mean annual temperature is between 5.6 °C and 12.9 °C and annual precipitation ranges from 651 mm to 1606 mm.

In 1999, 968 000 ha of French forests were affected by the two windstorms: Lothar and Martin (Inventaire Forestier National, 2003), which destroyed 8 % of French forest resources (Pignard et al., 2009). In 2001, 78 forests that had been impacted by the windstorms were selected for the study. These forests were selected because they allowed us to study a large gap

size gradient, ranging from 80 m² to 161 ha in area. This included a total of 142 gaps (**Figure 26**), in which 1 or 2 plots were established. A total of 148 plots were sampled.

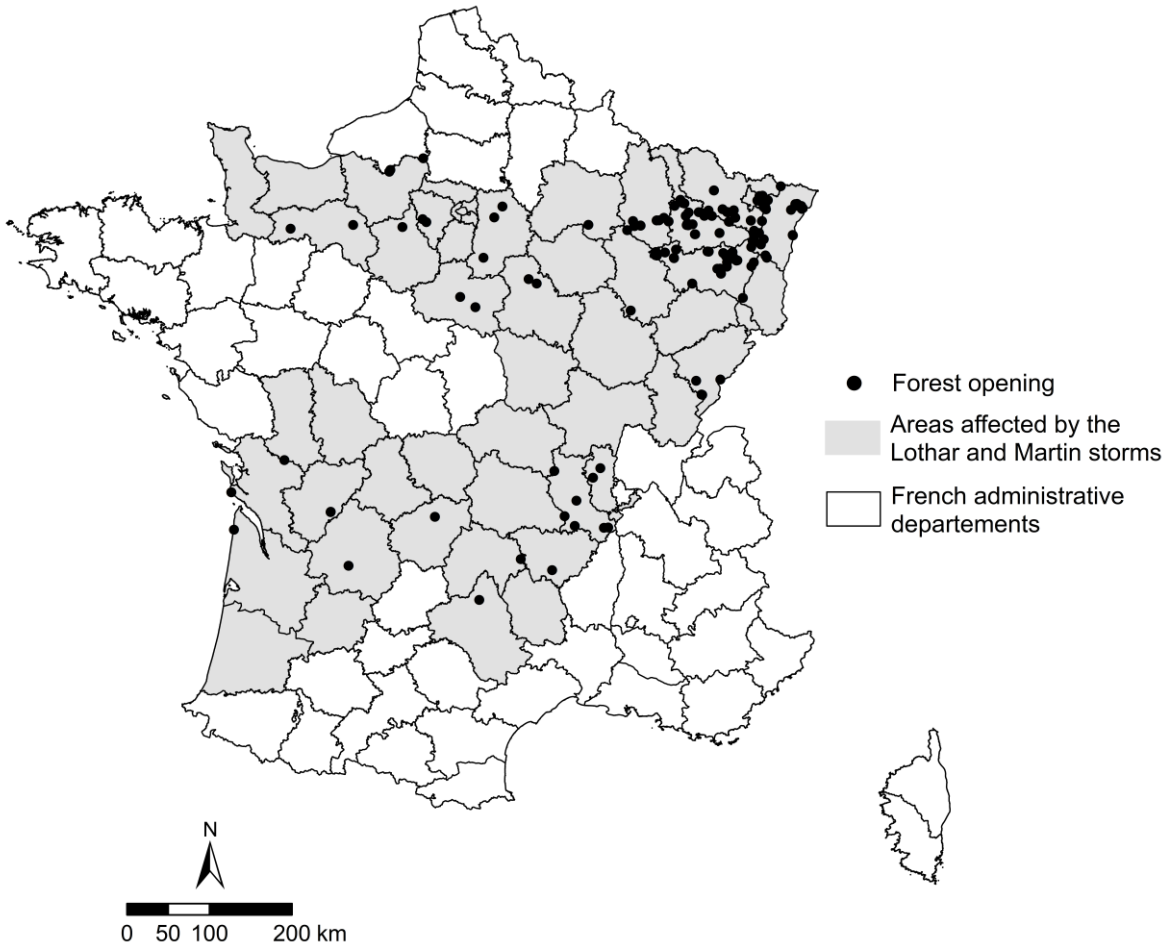


Figure 26 | Map of the 148 gap plots sampled in the areas affected by the windstorms of 1999 in France.

The plots covered a large altitudinal gradient, from 14 m to 1385 m, and were classified into two groups according to their elevation. The 22 plots above 500 m were considered as "mountain gaps" (MG) and the 126 plots below 500 m as "lowland gaps" (LG).

In 2002, 1 or 2 10-m-radius circular measurements plots were established in each gap to study the forest vegetation dynamics after disturbance. In 2018, each plot was re-measured, and an additional measurement plot was established in the closest forest that was not impacted by the 1999 windstorms, in order to compare the gaps to undisturbed forests. To choose the control plot allocated to each gap plot, topography, former stand type and soil conditions were controlled to be as homogeneous as possible to the gap. In addition, control plots were established at least 30 meters from the forest edge. Thus, each gap plot had a corresponding control plot in a forest that had not been impacted by the storms.

5.2.2. Data collection

Floristic inventories were conducted in the centre of each gap plot in 2002 and 2018, respectively 3 and 19 years after the windstorms. In 2018, inventories were also performed in the adjacent undisturbed plots. All vascular plant species (herbaceous plants, shrubs and trees) were recorded. For this study, we only considered plots with at least 5 inventoried plant species. This threshold was determined to maximize the quality of predictions without eliminating an excessive number of plots (Pinto et al., 2016). If a gap or a control plot had fewer than 5 species in a floristic survey, irrespective of the year of sampling, the gap plot and the associated control plot were removed from the analysis. 139 pairs of gap and control plots were used in the analysis (22 MG and 119 LG). On average, 23 species were inventoried per year and per plot. Altogether, 477 plant species were recorded and used in subsequent analyses.

5.2.3. Spatial climatic normal and climate change

To evaluate the overall temperature increase in France between 2002 and 2018, we used homogenized temporal series data from Météo-France stations. Among the 189 stations available, we selected those located within a 50 km radius around the plots. A total of 70 different Météo-France stations were used to estimate the temperature increase (Supporting information **Figure 30**). Monthly minimum and maximum temperatures were used to calculate mean annual temperatures between 1995 and 2018. A linear regression between the mean annual temperature of each station and calendar year indicated an increase of 0.52 °C between 2002 and 2018, *i.e.* 0.26 °C/decade (Supporting information **Figure 31**). Averaging the temperature increase observed at each weather station does not take into account the spatial variability of this increase (Supporting information **Figure 32**). However, we aimed to use global information for our study in order to have an indication of the temperature increase actually observed close to the gaps.

The evolution of annual precipitations recorded by the same 70 Météo-France stations was also controlled using a linear regression between 1995 and 2018 (Supporting information **Figure 33**). We did not observe any significant trend in the annual precipitation over the studied period.

5.2.4. Estimation of community temperature and light indices

Plant species indicator values were used to evaluate the adaptation of plant communities to environmental conditions (temperature and light) in the gaps and in the adjacent undisturbed forests. Temperature indicator values for the plant species studied were calculated using the EcoPlant (Gégout et al., 2005) and Sophy databases (Brisse et al., 1995). A total of 9654 floristic inventories carried out between 1960 and 1990 and spread all over France were used to calculate the indicator value of the species for the average annual temperature. Gridded climate normals at kilometre resolution (AURELHY model from Météo-France) were used to estimate the instrumental mean annual temperature at each plot for the pre-warming period 1960-1990. For each of the species, probability of occurrence along the temperature gradient was calculated using

Gaussian logistic regression. The temperature response curve for each species was summarized by a synthetic value, the temperature indicator value (TIV), defined as the value of the temperature gradient corresponding to the maximum probability of presence (ter Braak & Looman, 1986; Gégout et al., 2003; Gégout, 2006). Among the 477 plants identified, 251 species had a TIV. On average per survey, 91 % of the inventoried species had a TIV. Details of the calculation method are given in supplementary material (Supporting information M&M §5.6.1 p.103).

The Community Temperature Index (CTI) was obtained for each plot and date by averaging the TIV of all species present in the floristic inventory (Ellenberg et al., 1992). CTI was calculated in gap plots for both 2002 and 2018, and only in 2018 for undisturbed forest plots. For each gap plot, the change in CTI between 2002 and 2018 (ΔT, CTI in 2018 minus CTI in 2002) was computed.

Ellenberg et al., (1992) provided plant species indicator values for several ecological factors in order to use flora to estimate the environmental conditions of a given area. Ellenberg species-indicator value for light (L) characterises the light preferences of plant species along a scale of 1 to 9, where 1 represents shade-tolerant species and 9, light-demanding species. Among the 477 plants identified, L was attributed to 302 species. On average per survey, 87 % of the inventoried species had an indicator value for light. For each gap and control plot, the Community Light Index (CLI) was estimated by averaging the indicator values for light L of the recorded plant species. Change in CLI between 2002 and 2018 (ΔL, CLI in 2018 minus CLI in 2002) was computed for each gap plot.

5.2.5. Index of canopy recovery

Using the community light index in each gap plot (CLI_{gap}) and its adjacent undisturbed forest (CLI_{forest}), we built a canopy recovery index (CRI) to evaluate the degree of canopy closure in gaps between 2002 and 2018:

$$CRI = \frac{CLI_{gap\ 2018} - CLI_{gap\ 2002}}{CLI_{forest\ 2018} - CLI_{gap\ 2002}}$$

Given that each CLI value can vary between 1 and 9, the index is theoretically unbounded. However, because the light level was higher in the gaps in 2002 than in 2008, and higher than the adjacent undisturbed forests in 2018, CRI was usually positive. If no canopy recovery occurred (*i.e.* CLI in the gaps was identical in 2002 and 2018), CRI = 0. On the opposite end of the scale, when gap canopy closure in 2018 became similar to that of the adjacent undisturbed forest, CRI was close to 1 and could even exceed it. Thus, CRI estimated the degree to which CLI in the gaps decreased after the disturbance, between 2002 and 2018, in comparison to the reference undisturbed forests.

5.2.6. Classification of cold and warm adapted species

The plant species recorded were classified as cold (SC) or warm (SW) adapted species. This classification was established in order to characterize which type of species induced the observed variations in CTI in the gap plots. Gridded climate normals (kilometre resolution) from Meteo-France (Canellas et al., 2014) were used to estimate the mean annual temperature (TM) for the 1961-1990 (TM61-90) and 1981-2010 (TM81-10) periods at each site. Then, species were classified as either SC or SW using the TIV value of each species. Species with a TIV below the TM61-90 value of the plot were considered as "cold adapted species" and those presenting a TIV above the TM81-10 value of the plot were considered as "warm adapted species". All species with a TIV between the TM61-90 and TM81-10 values were classified as "intermediate species".

5.2.7. Statistical analysis

Changes in CTI (ΔT) and in CLI (ΔL) in the gaps between 2002 and 2018 were tested against zero using a Student t-test (n = 139).

Thermophilic species are often heliophilic. To test this assumption, the correlation between the 215 recorded species with a TIV and an L, was studied. A positive correlation would suggest that there was a confounding effect of higher light level in openings thus explaining their progression towards thermophilic plants. We calculated the Pearson correlation coefficient between TIV and L of the recorded plants and we tested its departure from 0 with a Student t-test (n = 215 species).

To assess whether thermophilisation of forest plant communities was linked to changes in light level, we studied the relationship between ΔT and ΔL using a linear regression model. As light level is dependent on the surface area of the opening, we integrated this variable into the model to test whether ΔT depends on the surface area of the openings. In the same way, we integrated the altitudinal class in order to test whether ΔT depends on the elevation of the gaps. We tested the effect of the distance to the nearest edge separately from the size of the gap because these variables are positively correlated (Pearson's correlation coefficient r = 0.63 in our sample). Finally, as several canopy openings were located on the same forest, each forest was considered to be a site, and we integrated site into the model as a random effect with "lme4" package (Bates et al., 2015):

$$(1) \quad \Delta T_i = \beta_0 + \beta_1 \Delta L_1 + \varepsilon_i$$

with ΔT_i the change in community temperature index (CTI) of plot i (n = 139), β_0 the intercept, β_1 the slope for ΔL (change in community light index) and ε_i the random error. We used a type III ANOVA F-test, from the package "car" (Fox & Weisberg, 2019), to evaluate the significance of the β_1 parameter, after examination of the homogeneity of residuals. In an initial phase, gap size (log transformed) or distance to the edge, altitudinal class (lowland or mountain) and a site random effect were introduced in the model. Akaike Information Criterion (AIC) was not improved with the site random effect, so we removed it from the model. As gap size, distance to

the edge and altitudinal class were not significant (p-value > 0.05), they were also discarded from the final model. Then, we tested whether significant thermophilisation persisted at a constant light level ($\Delta L = 0$) by testing whether β_0, the intercept of the model, was significantly different from 0.

To test whether thermophilisation may persist after the forest canopy in the gaps had closed, we compared the difference between CTI in the gaps with the CTI of the undisturbed forest to the CRI. The projection of CRI = 1 allowed us to estimate the difference in CTI when the light level was equivalent between disturbed and undisturbed areas. Again, the altitudinal class, gap size or distance to the edge and site random effect were integrated into the initial model. The following linear regression was carried out on the 2018 data:

$$(2) \quad (CTI_{Gap} - CTI_{Forest})_{ij} = \beta_0 + \beta_1 CRI_{ij} + altitudinal\ calss_j + \varepsilon_{ij}$$

with $(CTI_{Gap} - CTI_{Forest})_{ij}$ the difference in community temperature index between gap and adjacent undisturbed forest for plot i of altitudinal class j, β_0 the intercept, β_1 the slope for CRI (degree of canopy closure), altitudinal $class_j$ the fixed effect of altitudinal class j (j = 1 or 2, lowland or mountain) and ε_{ij} the random error. Neither gap size, distance to the edge nor random site effect were significant and were therefore discarded from the model. The interaction between CRI and the altitude class was also not significant, and thus not included in the model. Based on model 2, a contrast test (null hypothesis: $\beta_0 + \beta_1$ + altitudinal $class_j = 0$) was used to test whether thermophilisation was still detected in openings at complete canopy recovery, *i.e.* if $CTI_{Gap} - CTI_{Forest}$ was different from 0 when CRI = 1, separately for the two altitudinal classes, lowland and mountain (j = 1 or 2).

Finally, to characterize the type of species responsible for the variations in CTI, we compared the proportion of cold (SC) and warm (SW) adapted species between gaps in 2002 and 2018. The proportions of SC and SW between gaps and adjacent undisturbed forests in 2018 (respectively ΔSC and ΔSW) were also studied. After confirming that the distribution of SC and SW for 2002 and 2018 followed a normal distribution, the comparisons of the proportion's distribution were performed using Student paired t-tests. In addition, we carried out two linear regression models to study the variation in SC and SW, while considering the level of canopy closure. We wanted to test whether ΔSC and ΔSW are maintained at the equivalent canopy closure level (CRI = 1):

$$(3) \quad \Delta SC_i = \beta_0 + \beta_1 CRI_i + \varepsilon_i$$
$$(4) \quad \Delta SW_i = \beta_0 + \beta_1 CRI_i + \varepsilon_i$$

with the same definitions as in previous models. Using a contrast test (null hypothesis: $\beta_0 + \beta_1 = 0$), these two regression models allowed us to evaluate whether ΔSC and ΔSW were significantly different from 0 when the canopy was completely recovered, at CRI = 1.

For all statistical tests, the level of significance was fixed at 95 %. Analyses were performed in the R programming language, version 3.5.3 (R Core Team, 2019).

5.3. RESULTS

5.3.1. Correlation between TIV and Ellenberg light indicator values

As expected, at the species level, the Ellenberg light indicator of the recorded plants was significantly and positively correlated to the Temperature Indicator Value (TIV), although the correlation was moderate ($r = 0.21$, p-value $= 0.002$, $n = 215$ species). It was thus appropriate to consider the variation in light indicator values for the analysis of variation in temperature indicator values.

5.3.2. Changes in community temperature and light indices between 2002 and 2018

In 2002, the average Community Temperature Index (CTI) in the gaps was 9.3 °C, with a maximum of 12.3 °C and a minimum of 6.3 °C (**Figure 27a**). In 2018, the average CTI was 9.4 °C, with a maximum of 12.5 °C and a minimum of 6.8 °C (**Figure 27a**). Within 16 years, CTI in forest gaps significantly increased by 0.18 °C on average (p-value = 0.0003). Yet, Community Light Index (CLI) in the gaps was found to significantly decrease (p-value < 3e-16) between 2002 and 2018, from 5.3 to 5 (**Figure 27b**), showing that the light level decreased in the gaps within the 16 years. Despite the decrease in CLI, CTI was found to increase, indicating that the shift in the plant communities towards species with higher temperature preferences was not due to an increase in the presence of light-demanding species.

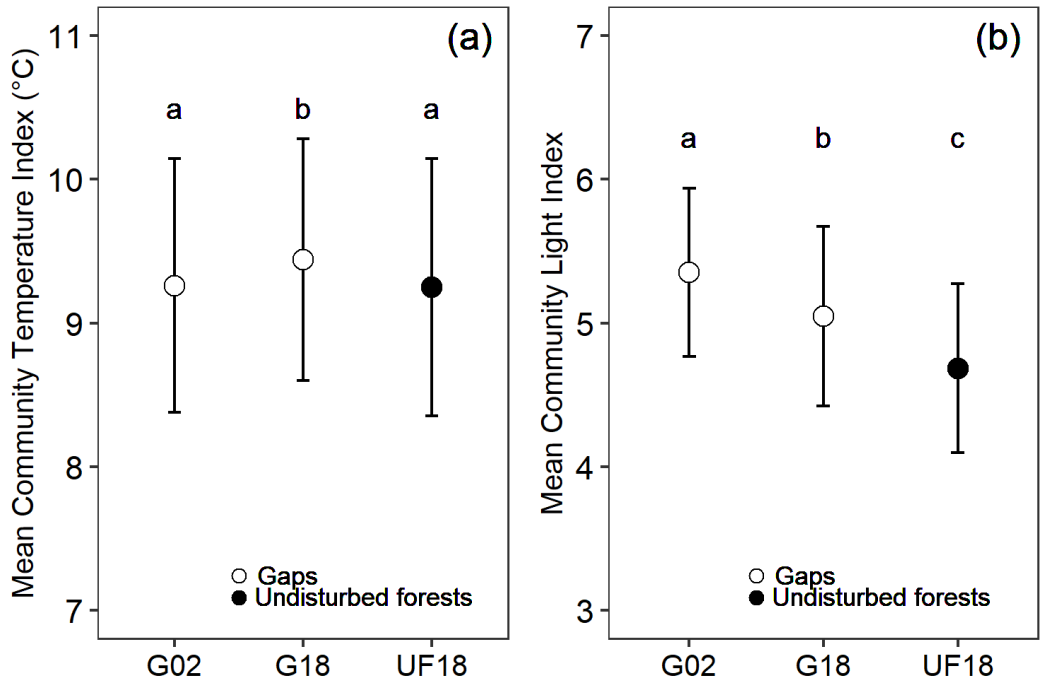


Figure 27 | (a) Community Temperature Index and (b) Community Light Index in the gap plots, estimated in 2002 (G02) and 2018 (G18), and in the undisturbed forest plots estimated in 2018 (UF18). Mean values and standard errors. Within each panel, means annotated with the same letter do not significantly differ according to Student's paired sample tests at $p < 0.05$.

The analysis of variance showed that gap size, distance to the forest edge and altitude class had no significant effect on the changes in community temperature index between 2002 and 2018 (ΔT) in the gaps, with p-values of 0.34 and 0.21, respectively. Thermophilisation of the communities occurred at the same pace in all gaps irrespective of their size. Although not significantly, ΔT was higher in mountain sites than in lowland sites (0.31 °C and 0.16 °C, respectively).

Comparing the difference in community temperature index between 2002 and 2018 (ΔT) with the difference in community light index between 2002 and 2018 (ΔL) confirmed that the increase in CTI was not driven by an increase in the CLI. As shown in **Figure 28**, model (2) predicts that when ΔL is equal to 0, ΔT is estimated at 0.33 °C, significantly differing from 0 (p-value = 1e-7). In other words, CTI was found to be higher in 2018 than in 2002, before and after controlling for differences in the light level.

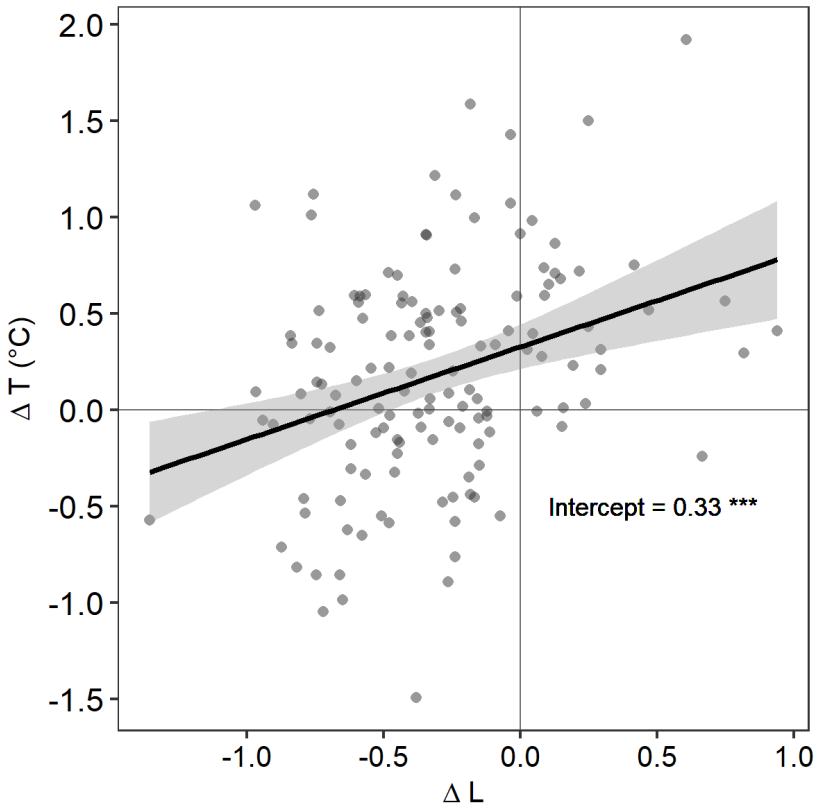


Figure 28 | Relationship between the Community Temperature Index change between 2002 and 2018 (ΔT) and the Community Light Index change between 2002 and 2018 (ΔL) in the gap plots. Regression line and 95 % confidence interval are displayed. The departure from 0 of ΔT when ΔL = 0 (intercept of the regression line) is indicated and tested (***: p < 0.001).

5.3.3. Effect of the gaps on community thermophilisation

To further investigate the impact of canopy opening on the thermophilisation process, we compared CTI values in gaps to CTI in adjacent undisturbed forest plots (**Figure 27**). In 2018, CTI was significantly (p-value = 1e-4) higher in gaps than in undisturbed forests (9.4 °C and 9.2 °C, respectively).

Comparing lowland and mountain sites revealed that the effect was more pronounced in mountain sites (**Figure 29**). The difference in CTI between gaps and undisturbed forests, with CRI equal to 1, was significantly different from 0 in both elevation classes. But the difference was larger (p-value = 0.003) in mountain sites (0.54 °C) than in lowland sites (0.12 °C). Gap formation induced a leap forward in the thermophilisation of flora with a stronger pattern of thermophilisation detected in mountain sites.

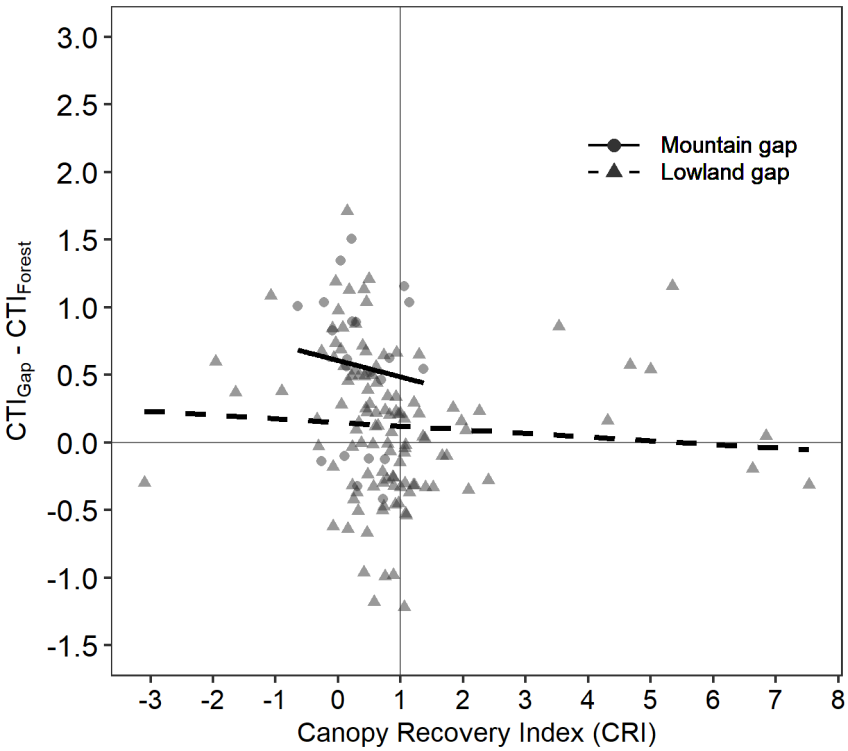


Figure 29 | Relationships between Community Temperature Index difference between the gap plots and the undisturbed forest plots in 2018 (CTI_{Gap} - CTI_{Forest}), and Canopy Recovery Index (CRI), estimated in gaps of the mountain (circles, plain line) and lowland (triangles, dotted line) sites. The 1 value in x means a complete recovery cover (*i.e.* an identical cover for gap and forest closer plot).

5.3.4. A decline in cold adapted species

The proportion of warm adapted species (SW) appeared to be slightly higher in 2018 than in 2002 in the gaps (**Tableau 21**), and was significantly higher in the gaps compared to undisturbed forests in 2018 (Student paired tests; p-value = 0.05, and p-value = 0.0002, respectively). The proportion of cold adapted species (SC) was significantly lower in 2018 than in 2002 in the gaps (Student paired test; p-value = 0.003) and it was significantly higher in undisturbed forests when

compared to gaps in 2018 (**Tableau 21**) (Student paired test; p-value = 8e-05). According to the linear regression model (3), the predicted value of ΔSC when CRI = 1 was negative and significantly different from 0 (contrast test: p-value = 0.0001) meaning that, at the same level of canopy cover, the predicted proportion of cold adapted species was higher in the undisturbed forests than in the gaps. Similarly, the predicted value of ΔSW when CRI = 1 in the linear regression model (4) was positive and significantly different from 0 (contrast test: p-value = 0.0006). The predicted proportion of warm adapted species was higher in the gaps than in the undisturbed forests.

Tableau 21 | Proportion and mean number of warm and cold adapted species in the gap plots in 2002 and 2018, and in the undisturbed forests in 2018. Differences between years and between disturbance regimes have been calculated and entered in the table.

	GAP 2002 (G02)	GAP 2018 (G18)	UNDISTURBED FOREST (UF18)	G18 - G02	G18 - UF18
Warm adapted species (SW)					
Proportion	0.44 (0.13)	0.46 (0.14)	0.42 (0.15)	**0.017 .**	**0.037 ****
Number	10.9	11.1	9.5	0.16	**1.5 ****
Cold adapted species (SC)					
Proportion	0.43 (0.12)	0.40 (0.12)	0.44 (0.14)	**-0.027 ****	**-0.041 *****
Number	10.3	9.3	9	**-1.1 ****	0.26
Intermediate species (SI)					
Proportion	0.13 (0.08)	0.14 (0.1)	0.14 (0.14)	0.01	0.0049
Number	3.3	3.4	3.9	0.11	**0.51 ***

The average proportion for each species category over all plots is given with in parentheses its standard deviation. Significance of differences was tested with a Student's paired t-test (.: p < 0.1, *: p < 0.05, **: p < 0.01 and ***: p < 0.0001, non-significant otherwise).

5.4. DISCUSSION

The present study highlights the key role of windstorms on the dynamic and adaptation of forest plant communities over a wide environmental gradient. Both mountain and lowland forest communities which have experienced a canopy-opening period, are better adapted to the current climate than those that remained under closed canopy cover. Two decades after a windstorm, our results show that for a given canopy closure, plant communities in historic gaps have reduced their climatic debt more quickly than plant communities in undisturbed forests.

5.4.1. Plant community thermophilisation: a result of climate change

Studying the evolution of plant forest communities in windstorm induced gaps between 2002 and 2018 revealed a thermophilisation process reaching 0.11 °C/decade, in agreement with the changes in plant composition previously observed in other forests (Lenoir et al., 2008; Chen et al., 2011; Savage & Vellend, 2015). In France, the observed climatic increase in temperature during the same period was about 0.26 °C/decade (see Materials and Methods). Thus, there is a difference of 0.15 °C/decade between the trends observed in instrumental records and what was bioindicated in the gaps, showing that community adaptation lagged behind the actual increase in temperature. It should be noted that the air temperature recorded by the nearest weather stations

but located outside of forests might not be entirely representative of the temperature experienced by the plant species inside the gaps. Indeed, the abrupt opening of the canopy would have caused a local increase in ground temperature (Gray et al., 2002), likely exceeding the temperature increase recorded by weather stations. Thus, considering microclimatic warming, the climatic debt of the vegetation might be even greater.

Previous studies described a lag between the adaptation of vegetation and global warming (Bertrand et al., 2011, 2016; Brice et al., 2019). Recently, Brice et al. (2019) observing tree species in Canada, described a plant community thermophilisation of 0.044 °C/decade and an increase in background temperature of 0.14 °C/decade in forest openings. Several factors might explain the higher thermophilisation observed in openings in France, including a higher increase in background temperature compared to Canada (0.26 °C/decade and 0.14 °C/decade, respectively), the higher resistance of tree species to temperature variation (Bertrand et al., 2016) and the fact that woody renewal takes longer than herbaceous plant renewal (Svenning & Sandel, 2013). The rate of species migration stands out as the key factor that explains the relatively strong disequilibrium between vegetation and climate change (Svenning & Sandel, 2013). Species migration can both be influenced by the characteristics of the species, biotic interactions and environmental characteristics. Here we recorded all vascular plant species including herbaceous plants, shrubs and trees over a wide environmental gradient. We found that despite the greater thermophilisation observed in gaps, a significant lag persisted compared to the increase in the observed temperatures. As projections for the coming decades show increasing temperatures, our results suggest that plant communities will not adapt as quickly as the increase in temperature and that lags will widen.

5.4.2. Disturbances are significant drivers for forest plant communities' adaptation to global warming

In this study, we showed that plant communities that have experienced an opening in the forest canopy due to a wind disturbance, are more thermophilic than those that have not experienced an opening. The amplifying effect of disturbances on thermophilisation has been reported in previous studies (Stevens et al., 2015; Thom et al., 2017; Brice et al., 2019). By comparing disturbed and undisturbed areas in mountains (> 1200 m), Stevens et al. (2015) described a correlation between the intensity of the disturbance, like forest thinning or wildfire, and the thermophilisation of Californian forests plant communities. Likewise, Brice et al. (2019) reported an effect of disturbances and gap size on the thermophilisation process of tree communities in Canada. Thermophilisation was higher in disturbed areas (0.044 °C/decade) compared to areas without disturbances (0.03 °C/decade). In the present study, we measured thermophilisation of plant communities including trees and understory vegetation along a large elevation gradient and a wide range of gap sizes. Thermophilisation of 0.11 °C/decade was observed despite the progressive closure of the canopy and the subsequent decrease in light demanding species. Taken alone, this canopy closure should have led to a decrease instead of an increase in the community temperature index, according to the positive correlation between the

temperature and light-related traits of the recorded plants. Yet, the abrupt opening of the canopy, by a storm for example, caused a rapid change in the composition of the vegetation, leading to thermophilisation. Compared to undisturbed forests, gaps had a 0.19 °C higher community temperature index. At complete canopy closure (when CRI = 1), this difference was predicted to be even higher, 0.54 °C and 0.12 °C for mountain and lowland gaps, respectively. Due to climate warming, these changes in vegetation composition towards warmer communities are likely to persist after the complete recovery of the canopy, as was observed in plots that had already reached the closure stage of the adjacent undisturbed forest (**Figure 29**).

In a previous study, Bertrand et al. (2011) described the modification of forest plant community composition along an elevation gradient in France. They observed an elevation-dependent response: lowland (< 500 m) plant communities lagged behind the increase in temperature whereas mountain plant communities responded faster. In our study, plant community thermophilisation occurred in both lowland and mountain forests. But compared to the undisturbed forests, the bioindicated increase in temperature in gaps was much larger in mountain sites compared to lowland sites (0.54 °C and 0.12 °C, respectively). As highlighted by Jump et al. (2009) and Lenoir & Svenning (2015), few studies have reported thermophilisation of lowland vegetation, most likely because thermophilisation is weaker in lowlands than in mountains (Bertrand et al., 2011). This difference can partly be explained by the shorter distance necessary for a decrease in temperature in mountains as compared to lowlands. It is therefore easier for plants to change their distribution upward in mountains than poleward in lowlands to compensate for the recent climate warming (Colwell et al., 2008; Jump et al., 2009). Here, we highlighted the major role of disturbances on the dynamic adaptation of plant communities both in mountains and lowlands. After experiencing a canopy-opening period, forest plant communities do not return to a thermal state similar to that of forests not impacted by storms. It is important to emphasize that the disturbance regimes themselves are also impacted by climate change (Overpeck et al., 1990; Dale et al., 2001; Schelhaas et al., 2003; Seidl et al., 2011), resulting over the last century in an increase in storm-caused forest damages (Seidl et al., 2014). Similar trends over the 21st century might drive plant communities' adaptation to climate change faster than would otherwise be expected. To date, there is little information available on the effect of altitude on disturbance, in particular windstorm regimes. More information would make it possible to better differentiate hypotheses on the trajectories of thermophilisation in lowlands and in mountains forests. In any case, windstorms, and more generally disturbances, stimulate plant community adaptation, a process that could have major importance for the adaptation of lowland plant communities to a warmer climate.

5.4.3. The coping mechanism of plant communities through disturbances: the role of the microclimate

Our study reveals the importance of canopy opening history on the adaptation of plant communities. One possible mechanism explaining this faster adaptation might be related to the microclimate generated by the opening of the canopy. Gap creation mostly affects the light regime, air temperature, soil temperature and moisture (Canham et al., 1990; Gray et al., 2002; Heithecker & Halpern, 2006). Light availability, air and soil temperatures, and water availability tend to increase in gaps, and are generally positively correlated to the gap size (Gray et al., 2002). The buffering effect of the forest canopy on the ground-level microclimate is reduced, thus favouring the development of light-demanding and edge species (Wohlgemuth et al., 2002; Schumann et al., 2003; Degen et al., 2005; Naaf & Wulf, 2007). This is in agreement with our 2002 observations in the gaps created by the storms. Plant communities were significantly more light demanding in gaps than in adjacent closed undisturbed forests. The abrupt cover decrease in the tree layer, induced by thinning or climatic disturbances, likely led to changes in the understory composition, facilitating the appearance of light-demanding and early-successional generalist species (Whitney & Foster, 1988; Halpern, 1989; Fischer et al., 2002; Wagner et al., 2011). De Frenne et al. (2013) have previously described the preponderant role of the forest canopy on the vegetation thermophilisation process. When forest canopies became denser, thermophilisation was lower while thermophilisation was higher when canopies opened. However, their study focused more on the buffering effect of a more or less dense canopy cover on plant community thermophilisation rather than on the persistent effects of a sudden opening of the canopy. Compared to their study, the present study highlights the long-term persistence of the communities' thermophilisation during the canopy closure. We found that differences in the community temperature index between the gaps and the undisturbed forests in 2018 was the result of both the colonisation of warm adapted species and the local extinction of cold adapted species. This is in agreement with results obtained in mountain areas by Stevens et al. (2015) and Stevens et al. (2019)who observed both a decrease in the proportion of cool-mesic species and an increase in warm-xeric species which persisted over time after fires of varying intensity. In our study, a wider altitudinal gradient was used, allowing us to show that the disappearance of the cold adapted species and the increase of warm adapted species occurs in lowlands as well as in mountains. Our study therefore partially contradicts Kuhn & Gégout (2019) who only showed a significant decrease in cold adapted plants in lowland forests during the 20th century in France. One possible explanation for this difference is that canopy opening resets forest succession and promotes the arrival of new species that are more adapted to warmer climate conditions. However, the loss of cold adapted species was higher than the gain of warm adapted species. This apparent discrepancy can be explained by the fact that the majority of our study sites were located in lowland areas where forests face greater habitat fragmentation with reduced opportunity for short-distance dispersal and the appearance of new warm-adapted species (Jump et al., 2009; Scherrer & Körner, 2011).

To summarise, microclimatic conditions play a predominant role on the long-term dynamics of plant communities (Zellweger et al., 2020). By creating canopy openings, disturbances cause significant changes to the microclimate. These local variations are currently at the origin of the thermophilisation observed at the scale of forest plant communities emphasizing the importance of quantifying variation in local-scale environmental conditions to understand the global changes observed in plant communities.

5.5. CONCLUSION

This study is the first that investigated the process of thermophilisation during canopy closure after wind disturbance. It was performed during the first 20 years following a windstorm, which corresponds to the early stage of forest dynamics. This is probably not long enough to definitively establish that the colonisation of warm adapted species and the loss of cold adapted species observed in the gaps are irreversible. However, the increase in the community temperature index caused by the opening of the canopy and the resetting of the forest succession is beyond question, due to the gradual closure of the canopy and the return to forest microclimatic conditions.

Our findings suggest that the synergy between climate warming and the disturbance regime plays a key role in forest vegetation modifications under climate change by increasing the speed of thermophilisation. Windstorms disrupt microclimatic conditions by canopy removal and these variations in local climate largely explain the changes in plant communities that can be observed globally. The creation of the openings allows an adaptation by leaps of the plant communities, which is maintained over time. Thus, forest plant communities that have experienced a canopy-opening period are more in balance with the current climate. The importance of large-scale disturbances on the composition of the forest should therefore not be overlooked, especially since these unpredictable events tend to intensify with climate change.

5.6. SUPPLEMENTARY INFORMATION

5.6.1. Supplementary materials & methods: estimation of temperature indicator value

The calculation of the temperature indices of the plant species of the French forests was carried out nationwide using EcoPlant (Gégout et al., 2005) and Sophy (Brisse et al., 1995) databases. EcoPlant is a phyto-ecological database with a focus on forest ecosystems and comprising 9028 plots inventoried from 1922 to 2011. Sophy is a compilation of phyto-sociological studies containing more than 32 000 forest plots inventoried between 1914 and 2000. A total of 9654 floristic inventories, carried out between 1960 and 1990 and spaced at least 500 m apart were used to calculate the indicator value of the species for the average annual temperature. Gridded climate normals (kilometre resolution) of AURELHY model from Météo-France (Benichou & Le Breton, 1987) were used to estimate the instrumental mean annual temperature at each plot for the pre-warming period 1960-1990. Only the 599 species occurring in at least 50 plots were retained. This threshold of 50 occurrences has been shown in order to maximize the quality of the estimate of the indicator value (Coudun et al., 2006; Wisz et al., 2008).

For each of the species, probability of occurrence along the temperature gradient was calculated using Gaussian logistic regression, a type of generalized linear models (GLMs) widely used in species distribution modelling (Pearce & Ferrier, 2000), which allows the modelling of bell-shaped probability response curves:

$$(1) \quad P_i\left(\frac{ipresent}{x}\right) = P_i(x) = \frac{1}{(1+\exp(a_i+b_i x+c_i x^2))}$$

where a_i, b_i, c_i are the regression coefficients of species i for the variable x.

Each species response curve for temperature was summarized by a synthetic value, the indicator value, defined as the value of the gradient corresponding to the maximum probability of presence (ter Braak & Looman, 1986). This indicator value allowed to provide an alternative, based on species distribution modeling, of empirical widely used Ellenberg indicator values (Ellenberg et al., 1992; Martin et al., 2019). This approach was defined by ter Braak and Looman (1986) and already used in Britain and France to compute indicator values (Roy et al., 2000; Gégout et al., 2003; Gégout, 2006) and to estimate environmental gradients in ecological studies (Bertrand et al., 2012; Piedallu et al., 2016).

5.6.2. Supplementary figures

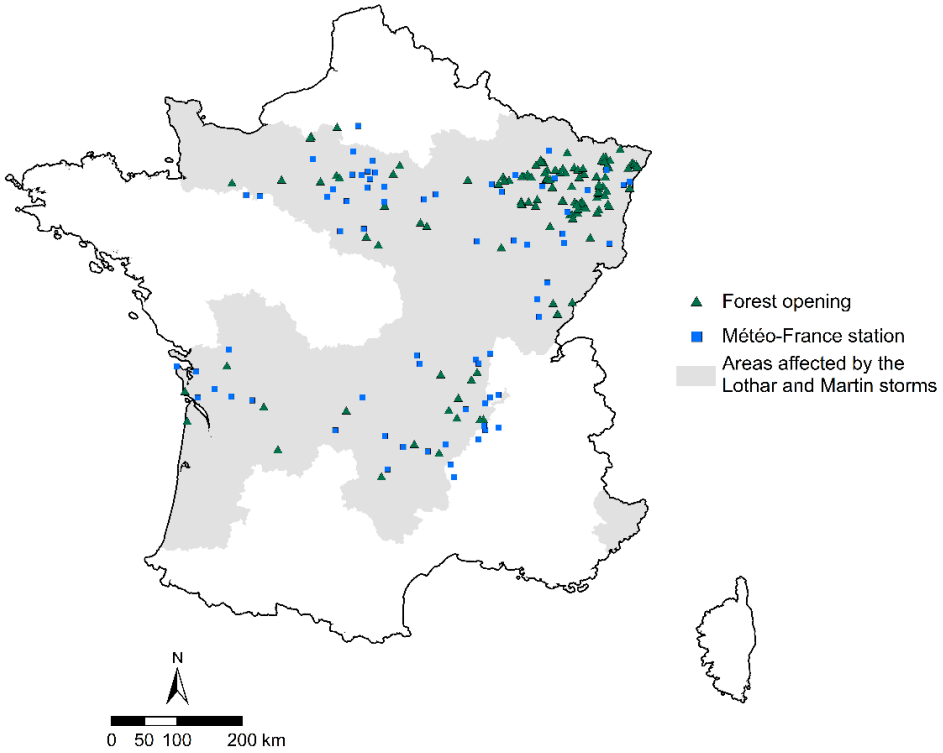


Figure 30 | Map of the 70 Météo-France stations located within a 50 km radius of the 139 forest gap plots sampled in the areas affected by the windstorms of 1999 in France.

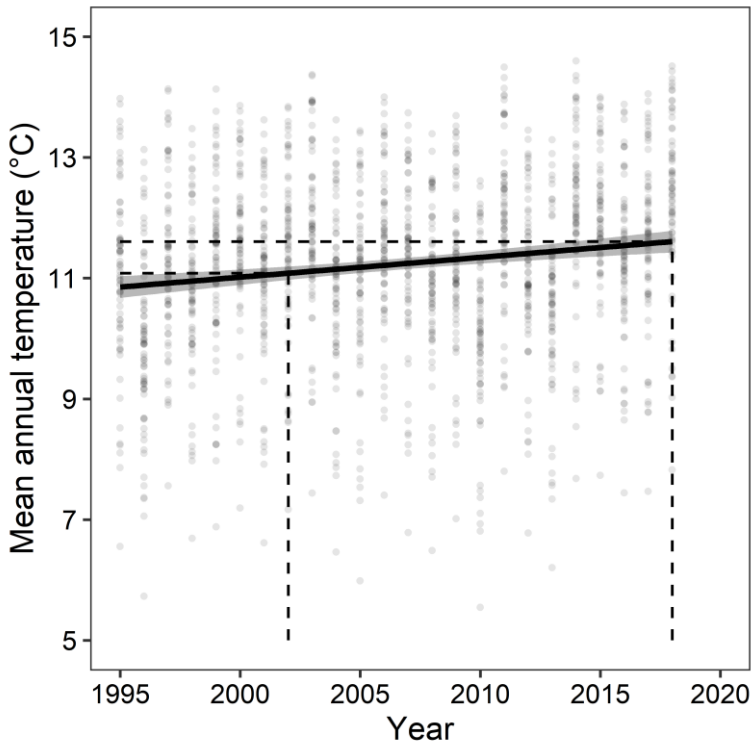


Figure 31 | Mean annual temperature evolution between 1995 and 2018 at the 70 Météo-France stations. The dotted line indicates the temperature values for the two years when the floristic surveys were carried out (2002 and 2018). Regression line and 95 % confidence interval are displayed.

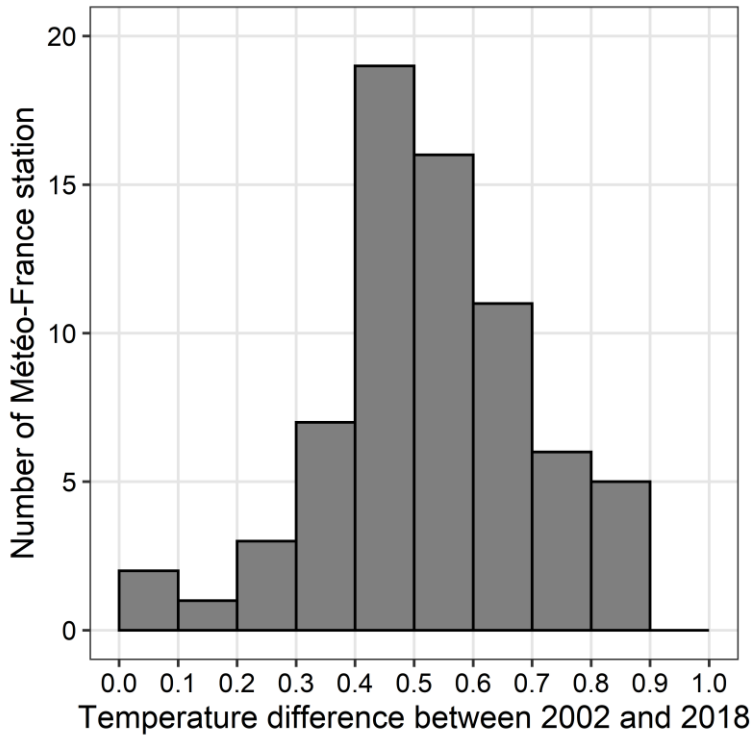


Figure 32 | Histogram of the number of Météo-France stations as a function of the temperature difference between 2002 and 2018 estimated using a linear regression for each station.

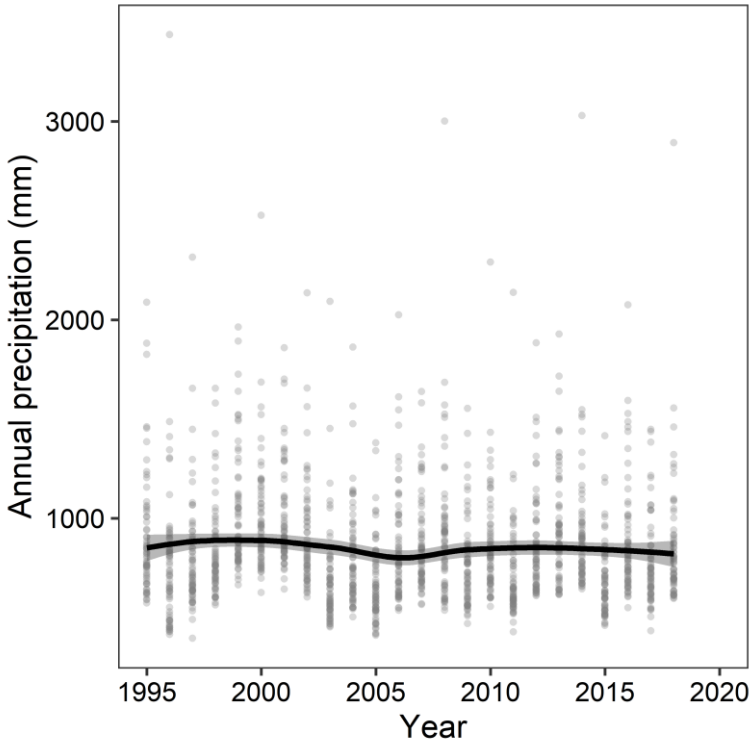


Figure 33 | Annual precipitation evolution between 1995 and 2018 at the 70 Météo-France stations. Regression line and 95 % confidence interval are displayed.

CHAPITRE 6

Discussion générale & perspectives

Ce dernier chapitre synthétise les objectifs de l'étude ainsi que les principaux résultats obtenus. Une analyse combinée des trois chapitres de résultats y est menée pour mettre en lumière les apports scientifiques fournis par ce travail. Des perspectives pour la gestion forestière y sont également présentées.



Photo : Étienne Voisin 2019, Forêt domaniale du Lac du Bouchet



Photo : Équipe terrain 2019, Forêt communale de Chassey



Photo : Lucie Dietz 2019, Forêt domaniale du Donon



Photo : Équipe terrain 2004, Forêt privée de Neunhoffen

6.1. DISCUSSION GENERALE

6.1.1. Rappel des objectifs

Cette thèse s'intègre dans le projet « Optimisation des travaux sylvicoles post-tempête » conduit par l'UMR SILVA, le Centre National de la Propriété Forestière et l'Office National des Forêts. L'objectif principal du projet est d'étudier la dynamique spontanée de la végétation après la perturbation majeure des tempêtes de 1999, afin de déterminer les situations pour lesquelles le recours à des travaux sylvicoles serait nécessaire pour assurer l'acquisition de la régénération ligneuse. L'étude combinée de la régénération naturelle sur le moyen terme (15-20 ans) en contexte post-tempête et sur un large gradient environnemental constitue l'une des originalités de notre travail. Cette combinaison est essentielle pour permettre une analyse de la trajectoire temporelle de la régénération et de sa variabilité en fonction du milieu. À vingt ans, les tiges ont atteint un stade suffisamment avancé pour pouvoir estimer le degré de réussite de la régénération naturelle. Mais la tempête est une perturbation venant s'insérer dans une autre perturbation à plus large échelle temporelle, le changement climatique, la première étant d'ailleurs peut-être causée par la seconde. Le réchauffement du climat modifie, entre autres, la composition des communautés végétales forestières, ce qui a bien été démontré dans les forêts matures. La façon dont il impacte les trajectoires temporelles dans les trouées de tempêtes est beaucoup moins bien connue. Nous avons mobilisé deux réseaux, mis en place à la suite des tempêtes de 1999 en France, dans l'objectif de fournir une évaluation sur 20 ans de la dynamique de végétation obtenue dans les trouées forestières et de ses déterminants environnementaux.

Dans ce contexte, cette étude avait pour objectif d'effectuer une évaluation de la dynamique de la régénération ligneuse obtenue dans les trouées post-tempête et de l'impact de l'ouverture du couvert sur les communautés végétales en contexte de changement climatique. Les trois parties suivantes ont été abordées :

(i) Dans un premier temps une étude de la dynamique spontanée de la régénération ligneuse a été effectuée à partir de trois dates de mesures, permettant ainsi de déterminer les trajectoires temporelles de la régénération et ses déterminants ;

(ii) Une évaluation de la régénération obtenue vingt ans après ouverture du peuplement a été approfondie pour trois essences clés des écosystèmes forestiers tempérés : le charme, le chêne et le hêtre. En réalisant des modèles de présence, de densité, de hauteur et de diamètre, ce chapitre a permis de mettre en lumière les caractéristiques environnementales qui influent sur les traits caractéristiques (abondance, croissance) de la régénération.

(iii) Enfin, le dernier chapitre montre le rôle joué par l'ouverture de la canopée due à la perturbation tempête dans l'adaptation des communautés végétales au changement climatique.

Ces différentes parties ont été réalisées grâce à l'étude de la composition végétale et de la régénération ligneuse dans les deux réseaux installés après les tempêtes de 1999. Les principaux résultats obtenus, les avancées scientifiques et opérationnelles qu'ils ont permises ainsi que les perspectives d'approfondissement qu'ils ouvrent sont présentés dans cette synthèse.

6.1.2. Une dynamique spontanée de la régénération ligneuse globalement satisfaisante

Le secteur forestier a été ébranlé par les tempêtes de 1999 qui ont endommagé plusieurs milliers d'hectares de forêts en France et en Europe. Face à l'ampleur des dégâts, le choix de la régénération naturelle pour la reconstitution des peuplements a été confronté à un manque de connaissances sur les méthodes sylvicoles permettant d'obtenir un peuplement de qualité, remplissant les objectifs écologiques, économiques et sociétaux souhaités. Grâce aux larges gradients édaphiques et de tailles de trouées étudiés, nous avons pu évaluer la dynamique globale au sein des trouées formées par les tempêtes de 1999 et obtenir des résultats originaux sur la dynamique spontanée de la régénération post-tempête.

L'évaluation de la régénération naturelle post-tempête qui a été réalisée dans la région Grand Est (*Article [1]*) met en évidence une réussite globale de la régénération ligneuse en termes de densité de tiges, avec une moyenne de 15425 tiges ha^{-1} et une majorité de sites avec une densité supérieure à 2000 tiges ha^{-1} (131/145 sites, soit 90 %) vingt ans après l'ouverture du couvert. Il est important de rappeler que les sites choisis au sein du réseau OPD présentaient une faible régénération initiale où des difficultés de régénération naturelle étaient attendues. Ce réseau représente donc des situations plus négatives que la moyenne, impliquant une potentielle surestimation des difficultés rencontrées dans le cadre de la régénération naturelle. Nous pouvons émettre l'hypothèse qu'en moyenne les zones impactées par une tempête se régénèrent mieux que dans notre cas d'étude. L'absence de travaux au sein des deux réseaux (OPD et OPM) suggère également que des interventions, même minimes, peuvent améliorer nos résultats. Mis à part les quelques situations problématiques identifiées, la dynamique spontanée observée au sein des deux réseaux est suffisante dans la plupart des cas.

Nos valeurs de densités moyennes par sites sont plus élevées que celles observées par Gauberville et al. (2002) en Auvergne à la suite de la tempête de 1982, où seulement 28 % de sites avaient une densité supérieure à 2000 tiges ha^{-1}, 19 ans après la tempête. De même, Kramer et al. (2014) et Wohlgemuth et al. (2017) obtiennent des densités moyennes plus faibles dans les Alpes suisses 20 ans après la tempête Vivian de 1990, autour de 4000 tiges ha^{-1}. Ces différences peuvent être dues à (1) des contextes écologiques différents, les études précédemment citées ayant été menées en montagne (altitude > 500 m) où il est plus difficile d'obtenir une régénération naturelle satisfaisante en termes de densité de tiges et (2) à une fructification importante l'année des tempêtes de 1999 (Bogdziewicz et al., 2017; Lebourgeois et al., 2018; Nussbaumer et al., 2016), favorisant l'apparition de la régénération naturelle.

Comme le souligne Gauberville (2009), il est difficile d'identifier les variables environnementales qui influent le plus sur la régénération, en partie car elles peuvent changer en fonction des stades de la dynamique. Les variations entre sites des conditions de lumière et d'acidité du sol expliquent pour une large part la distribution des essences dans les régénérations au sein des trouées (Kramer et al., 2014; Van Couwenberghe et al., 2010), alors que la compétition herbacée, qui se développe avec l'ouverture du couvert forestier (Gaudio et al., 2008; Van Couwenberghe et al., 2011), peut quant à elle entraîner des situations de blocages importants pour l'installation et le développement des semis (Gauberville, 2009; Wohlgemuth et al., 2002). Grâce à notre large réseau de placettes permanentes et notre étude dynamique sur vingt ans, nous avons pu quantifier et hiérarchiser certains de ces facteurs environnementaux, ainsi que leurs interactions, qui ont une influence sur la régénération naturelle dans les trouées post-tempête. En particulier, la taille de la trouée, la distance à la lisière ainsi que la composition du peuplement pré-tempête se sont révélées être trois facteurs prédominants dans leurs effets sur la densité de la régénération naturelle par rapport aux autres facteurs étudiés (acidité du sol, disponibilité en azote, compétition interspécifique). Derrière ces trois facteurs se cachent notamment la régénération préexistante et la pluie de graines, qui influent en particulier sur l'abondance des essences. Ces résultats témoignent de l'importance des conditions initiales d'acquisition de la régénération, que ce soit à travers la composition du peuplement pré-tempête ou de la fructification des essences l'année précédant l'intempérie, sur la dynamique spontanée de la régénération. La compétition entre semis et les conditions édaphiques ont une influence de deuxième ordre, comme modérateur de la dynamique, à la fois vis-à-vis de l'installation et la croissance des individus.

L'étude de la dynamique spontanée de la régénération ligneuse à l'aide de plusieurs descripteurs (présence, abondance, hauteur et diamètre) permet d'avoir une vision globale pour caractériser le succès de la régénération. Ces variables réagissent différemment aux différents facteurs environnementaux que nous avons pu étudier. La présence et l'abondance sont particulièrement influencées par la présence de semis préexistants et la pluie de graines, alors que la hauteur et le diamètre des tiges sont plus influencés par la disponibilité en lumière et la compétition. En fonction de l'espèce, la stratégie de régénération ne sera pas la même, certaines favoriseront une régénération dense mais avec des diamètres plus faibles (*e.g.* hêtre et charme) alors que d'autres favoriseront la croissance en hauteur et en diamètre de quelques individus (*e.g.* bouleau et saules). Ainsi, les espèces qui capitalisent dans la croissance de quelques individus doivent être présentes et se régénérer rapidement, avant celles qui exercent un pouvoir compétiteur par leur régénération abondante. Ces résultats complètent et sont en partie contradictoires avec ceux de précédentes études menées sur le long terme mais qui, basées sur un seul site, mettent en évidence une régénération dominée par des essences pionnières les quinze à vingt premières années de la succession (Fischer et al., 2002; Jaloviar et al., 2017). Tout comme Gauberville (2009), nous observons au contraire une régénération naturelle principalement dominée en termes d'abondance par des essences de fin de succession. Cette différence souligne à nouveau l'importance des conditions initiales, de la proximité des semenciers et de l'intérêt de

la comparaison de situations variées dans un large réseau de placettes, permettant ainsi de faire une analyse globale de la dynamique spontanée.

6.1.3. Le chêne, une essence dont la régénération est incertaine

L'étude de la régénération naturelle du chêne a été menée sans différenciation du chêne sessile et du chêne pédonculé. Ce choix a été fait en raison des erreurs d'identification trop fréquentes au stade des jeunes tiges pour les espèces de chênes. Néanmoins, ces deux essences peuvent avoir des comportements différents en fonction des conditions environnementales. Le chêne pédonculé est moins sensible aux sols hydromorphes (Parelle et al., 2006; Schmull & Thomas, 2000) et a une amplitude climatique plus grande que le chêne sessile (San-Miguel-Ayanz et al., 2016). Sa capacité de dispersion est également plus élevée, en partie grâce à la dispersion secondaire par le geai (Ducousso & Petit, 1994). À l'inverse le chêne sessile est moins sensible aux sécheresses (Bréda et al., 1993). Néanmoins, comme le souligne Annighöfer et al. (2015), hormis en limite de leur aire de répartition, le chêne sessile et le chêne pédonculé sont souvent présents en mélange (Parelle et al., 2007) et ont une réponse équivalente à l'ouverture du couvert (Catherine Collet et al., 2017). L'objectif étant de réaliser une comparaison avec le charme et le hêtre, nous avons donc considéré le chêne sessile et le chêne pédonculé comme étant deux essences suffisamment proches relativement à leurs différences avec les deux autres, pour être étudiées sans être différenciées. Les observations et conclusions de notre étude ont donc été établies sans différenciation des deux essences.

6.1.3.1. Importance de la pluie et de la capacité de dispersion des graines

En raison de son fort intérêt économique, le chêne a été fortement favorisé par la sylviculture passée, expliquant en partie sa forte présence dans les canopées des forêts françaises et européennes (Bobiec et al., 2018). Bien qu'il s'agisse d'une essence héliophile avec des besoins en lumière élevés pour s'installer et se développer, nos résultats montrent qu'après ouverture du couvert, le chêne s'est principalement régénéré dans les petites trouées qui étaient précédemment dominées par du chêne. Ce résultat témoigne de la nécessité de prendre en compte le peuplement pré-tempête, des arbres qui ont pu subsister après la tempête dans les trouées et du peuplement environnant les trouées qui ont pu produire une quantité de graines importante. En particulier, l'année des tempêtes a été fructueuse pour la production de graines de toutes les essences (Bogdziewicz et al., 2017; Lebourgeois et al., 2018; Nussbaumer et al., 2016). Le chêne est une espèce barochore avec une faible capacité de dispersion primaire : la pluie de graines s'étend sur des distances réduites. Cela ne permet pas à la régénération de s'installer loin des semenciers, et explique pourquoi le chêne est plus dense à proximité des lisières et des semenciers potentiels (Clark et al., 1998; Vittoz & Engler, 2007).

6.1.3.2. Des tiges disséminées avec des dimensions satisfaisantes

Un déclin de la densité du chêne au cours du temps est observé quelle que soit la taille de la trouée, confirmant les études prédisant sa disparition progressive (Ligot et al., 2013; Petritan et al., 2012). Le chêne faisait partie des espèces les plus denses lors des deux premières campagnes, puis sa densité a fortement chuté. La compétition induite par les essences d'ombre est probablement le principal facteur à l'origine de ce déclin. Le hêtre et le charme se sont en effet régénérés densément dès la première campagne de mesures, et ceci même dans les trouées précédemment dominées par du chêne. La fermeture rapide du couvert par les régénérations denses de charme ou de hêtre a empêché le développement des semis de chêne qui ont un besoin de lumière important pour croître. Cette hypothèse sur la compétition des essences d'ombres corrobore des résultats de précédentes études menées sur le sujet (Manso et al., 2020; Van Couwenberghe et al., 2013), où la compétition entre semis est identifiée comme le principal facteur régissant le succès de la régénération du chêne (Mölder et al., 2019). En 2018, le chêne est présent sur 22 % des sites avec une grande proportion où il y a moins de dix tiges par site (65 % des sites où il est présent).

En revanche, le diamètre et la hauteur du chêne obtenus vingt ans après ouverture du couvert sont équivalents, voire supérieurs, à ceux du charme et du hêtre. La disponibilité en lumière, qui augmente le long du gradient de distance à la lisière, a un effet significativement positif sur ces deux variables. Ces résultats mettent en lumière des stratégies de régénération différentes entre les espèces, avec d'un côté le charme et le hêtre qui se régénèrent en abondance et de l'autre le chêne qui privilégie une croissance rapide de quelques individus, lui permettant potentiellement d'atteindre la strate dominante de la régénération. Même si l'espèce n'est pas encore complètement dominée, son déclin dans les prochaines décennies est envisageable. Ces résultats sont également à moduler en fonction de la compétition exercée par les autres essences, et en particulier le charme ou le hêtre. Dans notre étude, le diamètre moyen du chêne est corrélé négativement à l'indice de compétition interspécifique. Comme d'autres études le démontrent (Ligot et al., 2013; Van Couwenberghe et al., 2013), la croissance du chêne est plus faible que celle du hêtre lorsqu'ils sont en mélanges. Ces résultats et notre étude témoignent donc d'un effet fort de la compétition, qui doit mener à un contrôle plus strict du charme et du hêtre.

6.1.3.3. Effet de contingence sur la régénération du chêne

Comme le soulèvent Clark et al (1999), dans nos résultats, il est important de prendre également en compte les effets de contingence, notamment sur la densité du chêne. En effet, cette essence est en moyenne peu dense, mais nous observons de fortes variabilités de sa densité entre les sites, allant de l'absence totale à 32627 tiges ha^{-1}, avec une forte proportion de sites où il est présent mais en faible nombre. La régénération du chêne semble être fortement liée à la variabilité spatio-temporelle de l'arrivée des graines et de la réussite du recrutement, relevant un comportement d'essence subordonnée ou disséminée : une essence peu fréquente et peu dense mais avec une croissance rapide. Ces variabilités spatio-temporelles sont une cause de diversité des essences, en favorisant la répartition aléatoire des individus au sein des espèces, et la

coexistence des espèces (Chesson, 2000; Cordonnier et al., 2018). Le chêne peut se retrouver en mélange dans une trouée avec du hêtre ou du charme, mais ne pas avoir la même répartition spatiale au sein de la trouée, et ainsi ne pas entrer en concurrence directe avec eux. L'étude combinée de la densité des arbres et des dimensions des individus permet de mettre en évidence qu'une espèce rare peut présenter un potentiel intéressant pour le gestionnaire, dans la mesure où elle atteint des dimensions satisfaisantes, qui lui assurent un statut compétitif vis-à-vis des arbres voisins. Dans la pratique, un travail de repérage de ces tiges semble nécessaire pour les identifier et pouvoir concentrer les interventions sur elles, et maintenir leur statut de tiges dominantes.

6.1.4. Vers des nouveaux peuplements dominés par le hêtre et le charme

6.1.4.1. Le hêtre, un compétiteur dès les premiers stades de la régénération

Le hêtre est largement reconnu pour être un grand compétiteur du chêne, réduisant à la fois la croissance individuelle des tiges (Ligot et al., 2013; Van Couwenberghe et al., 2013) et leur abondance (Petritan et al., 2012). En effet, ces différentes études montrent que la croissance du hêtre est supérieure à celle du chêne quel que soit le niveau de disponibilité en lumière, et qu'il est souvent plus abondant, même lorsque le peuplement pré-tempête est composé en majorité par du chêne. Dans notre étude, nous montrons que le hêtre est l'essence la plus abondante dès les premiers stades de la régénération et ce, indépendamment de la taille de la trouée ou de la composition du peuplement pré-tempête. Il est plus abondant que le chêne, et sa densité augmente au cours du temps alors que celle du chêne diminue, suggérant un accroissement progressif de la dominance du hêtre. Sa capacité à se régénérer sur un large gradient environnemental fait de lui un compétiteur constant pour le chêne, impliquant une surveillance de l'espèce même lorsque les conditions environnementales sont favorables à la régénération du chêne. Sans intervention sylvicole, dépressage ou nettoiement, le hêtre sera de plus en plus dominant en termes de densité dans les années à venir quel que soit le peuplement pré-tempête. Nos résultats confirment que, dans une large gamme de milieux, le hêtre est l'essence dominante de fin de succession dans les plaines européennes. En contexte de changement climatique, cette dominance du hêtre est une question particulièrement préoccupante car c'est une essence sensible aux sécheresses (Bréda et al., 2006), qui risque de ne pas être en adéquation avec le climat futur.

6.1.4.2. Le charme, une essence dont la dynamique a été peu étudiée

Le charme est une essence fortement présente en France et en Europe, et pourtant peu étudiée (Kwiatkowska et al., 1997; Tinya et al., 2020), ce s'explique probablement par son faible intérêt économique. Elle est souvent présente, en tant qu'essence accompagnatrice, dans le sous-étage ou en essence codominante (Sikkema et al., 2016). Le réseau d'observatoires post-tempête constitue une opportunité de choix pour analyser la dynamique spontanée de sa régénération. Nous montrons en effet que dans notre réseau le charme est très abondant dès les premières années

après ouverture du couvert forestier et qu'il arrive à se maintenir en tant que deuxième essence la plus dense au cours des 19 années étudiées. Bien qu'il soit plus dense dans les petites trouées, nous démontrons que sa densité en 2018 est également élevée au centre des grandes trouées. Sa relative forte capacité de dispersion liée à son caractère anémochore, le rend capable de coloniser des espaces à une distance de plus de 100 m de l'arbre mère (Vittoz & Engler, 2007). Le charme est une essence relativement tolérante à l'ombre, qui est capable de se régénérer densément sous couvert fermé. Lors d'une ouverture de la canopée, tout comme pour le hêtre, la régénération du charme déjà en place peu ainsi croître rapidement. Dans notre étude, le seul facteur du milieu qui semble limiter sa régénération est la disponibilité en azote, le charme étant absent des sites avec un C/N supérieur à 20. En dehors de ces contextes, le charme est un grand compétiteur pour le chêne car nous avons observé son développement principalement dans les sites qui étaient précédemment dominés par du chêne. Ayant une plus grande capacité de dispersion, et une régénération plus dense, il a possiblement induit une pression de compétition forte sur la régénération du chêne qui, 19 ans après ouverture, est très faible. Plusieurs études confirment nos hypothèses en démontrant que le charme est capable de se régénérer, par reproduction sexuée ou végétative, plus rapidement et plus densément que le chêne quand ils sont en mélange (Adamec et al., 2017; Fedorová et al., 2018; Tinya et al., 2020). Le pouvoir compétiteur du charme est bien connu par les gestionnaires forestiers, qui interviennent fréquemment pour le contrôler dans les régénérations mélangées chêne-charme pour permettre le développement du chêne (Sardin, 2008). Plusieurs itinéraires sylvicoles préconisent des interventions à différents stades de la régénération pour favoriser le chêne : un broyage des semis préexistants au stade précoce de la régénération du chêne, un dégagement de quelques tiges de chêne quand la régénération mesure moins de 3 m de hauteur, un nettoiement au stade gaulis ou encore un dépressage si besoin. Ces interventions peuvent être répétées plusieurs fois si le besoin s'en fait sentir après diagnostic sur le terrain. Une fois le stade jeune futaie atteint, la compétition exercée par le charme diminue, car il atteint une hauteur dominante plus faible que le chêne ou le hêtre (Rameau et al., 1989). La phase de régénération représente donc une étape clé pour la dynamique du charme. En fonction des conditions du milieu, sa régénération peut être abondante, induisant une compétition forte pour les autres essences, qui peut mener à leur élimination complète.

6.1.5. Rôle des tempêtes sur la composition des communautés végétales forestières en contexte de changement climatique

Notre étude souligne le rôle écologique des tempêtes sur les modifications observées au sein de communautés végétales en contexte climatique changeant. Nous mettons en évidence leur effet accélérateur sur la thermophilisation des communautés végétales forestières. Grâce, ou à cause de l'ouverture, l'établissement et/ou la disparition d'espèces sont facilités, permettant un changement de composition floristique vers des communautés végétales plus en équilibre avec le climat actuel. L'effet des perturbations sur la thermophilisation des communautés végétales forestières avait déjà été observé en Amérique du Nord (Stevens et al., 2015; Brice et al., 2019), grâce à notre étude nous le démontrons pour la première fois, hors modélisation (Thom et al.,

2017), dans le contexte européen. Nous observons en particulier le maintien du caractère plus thermophile des communautés végétales forestières après re-fermeture du couvert forestier. Ceci révèle l'importance de l'historique d'ouverture de la canopée des forêts sur l'adaptation au changement climatique. Une forêt ayant connu une période d'ouverture aura une communauté végétale plus en adéquation avec le climat.

L'influence des fluctuations du couvert de la canopée sur la thermophilisation des communautés végétales souligne le rôle important du microclimat forestier (De Frenne et al., 2013; Zellweger et al., 2020) sur l'évolution de la biodiversité forestière. En créant des ouvertures dans la canopée, les tempêtes provoquent des changements drastiques du microclimat forestier à l'échelle locale de la trouée forestière (rayonnement lumineux, température au sol, bilan hydrique, etc.) (Breda et al., 1995; Gray et al., 2002; Ritter et al., 2005). Dans notre étude, nous avons évalué l'effet de la disponibilité en lumière en comparant des trouées de différentes tailles, et nous avons observé une thermophilisation globale des communautés végétales quelle que soit la taille de la trouée. En lien avec l'augmentation de la disponibilité en lumière, la création des trouées a augmenté la température au sol ainsi que la disponibilité en eau en raison de la baisse concomitante de l'évapotranspiration. La thermophilisation des communautés végétales que nous avons observée dans les trouées résulte en partie de la combinaison ces modifications climatiques locales : lumière, température et humidité. Ce changement dans les trouées est aussi en partie lié à l'arrivée de diaspores de nouvelles espèces qui est probablement rendue plus facile par la création des trouées dans la canopée. Nos résultats soulignent l'importance de bien quantifier la variation des conditions environnementales à l'échelle locale pour comprendre les changements globaux observés dans les communautés végétales.

La végétation perçoit le microclimat local, et non le climat général. Depuis De Frenne et al. (2013), l'effet du maintien d'un couvert fermé permettant de retarder les impacts du réchauffement global sur les communautés herbacées est bien connu. Nous montrons ici à l'inverse que l'ouverture accélère le rééquilibrage avec le climat général. C'est probablement l'un des enseignements importants de notre étude : le décalage croissant observé dans de multiples études entre l'augmentation de température globale et la composition relativement stable des communautés végétales forestières dans les plaines tempérées, lié à des crédits de colonisation et dettes d'extinction non payées, se comblera en partie à l'occasion des perturbations d'ouverture des peuplements. La résistance des communautés forestières aux changements globaux semble importante, mais atteint, semble-t-il, un point de rupture lors des perturbations d'ouverture, qui permettent alors un remaniement significatif.

6.1.6. Retombées opérationnelles pour la gestion forestière

Les résultats obtenus sur la dynamique spontanée de la régénération, et en particulier sur celles du chêne, du hêtre et du charme, représentent un socle de connaissances scientifiques qu'il sera nécessaire de traduire en recommandations opérationnelles. Alors qu'une partie des sites (tous ceux de l'OPD) ont été choisis spécifiquement car la régénération naturelle y représentait une source d'incertitude, nos résultats démontrent dans l'ensemble une abondance et une composition satisfaisante. Néanmoins, certaines situations ont été identifiées comme potentiellement problématiques et, nécessitent de faire des diagnostics et des suivis.

Dans un premier temps, des situations défavorables au développement de la régénération en termes de densité de tiges ont été mises en évidence sur quatorze sites avec moins de 2000 tiges ha^{-1} vingt ans après l'ouverture. Ce sont souvent des sites regroupant un ensemble de facteurs défavorables : un peuplement pré-tempête résineux ne laissant pas l'opportunité à une régénération préexistante de se développer en quantité sous couvert, sur des sols acides, avec un développement rapide dès l'ouverture du couvert d'une végétation herbacée ou ligneuse compétitrice. Ces situations représentent 7,5 % des sites inventoriés sur des sols à pH inférieurs à 4,2. Parmi les espèces compétitrices rencontrées, *Rubus fruticosus*, *Rubus idaeus* et *Pteridium aquilinum* sont les plus fréquentes et les plus abondantes, ce sont des espèces qui colonisent rapidement le milieu à la suite d'une ouverture de la canopée (Gaudio et al., 2008; Van Couwenberghe et al., 2011). Il est important de noter que ces situations étaient, pour la plupart, identifiées dès les premières années après l'ouverture du couvert (Lacombe & Van Couwenberghe, 2010; Quiñones-Nadler et al., 2005). Une intervention rapide, entre deux et trois ans après ouverture du couvert, pour contrôler le développement de la végétation compétitrice et laisser l'opportunité à la régénération de se développer, serait sans doute nécessaire mais potentiellement insuffisante. Le recours à la plantation, bien que plus coûteuse, est probablement la seule option permettant d'obtenir un renouvellement rapide des peuplements, tout en contrôlant le développement de la végétation accompagnatrice, pour s'assurer une abondance de tiges correspondant aux objectifs sylvicoles. Ainsi plusieurs options sont possibles, en fonction de l'objectif du gestionnaire forestier, mais les conséquences sur la dynamique globale seront différentes.

Outre la compétition potentielle exercée par la végétation herbacée, notre étude met également en évidence une dynamique forte de certaines essences en termes de densité de tiges. La taille de la trouée semble être un facteur déterminant, car l'abondance est plus grande dans les petites trouées (< 1 ha). Cette forte densité de tiges a pour conséquence une diminution du diamètre moyen, révélant une compétition forte entre individus pour les ressources édaphiques et en lumière. Dans ces conditions, une intervention sur le couvert adulte, éclaircie ou coupe, permettant un agrandissement de la trouée est envisageable pour augmenter la disponibilité en lumière et permettre la croissance des tiges présentes au sein de la régénération. Cette intervention serait sans doute à combiner avec un dépressage au sein de la régénération pour contrôler la composition du futur peuplement en fonction de l'essence ou des essences objectif.

Dans le cas spécifique du chêne, nos observations vingt ans après ouverture du couvert suggèrent que la régénération naturelle ne permet pas d'obtenir une régénération dense de chêne Il est même fort probable que dans les années à venir, avec la fermeture progressive du couvert forestier, sa densité continue à chuter. Les quelques tiges qui ont réussi à croître et atteindre la strate dominante pourraient se maintenir mais cela ne sera sans doute pas suffisant pour obtenir un peuplement dominé par le chêne. Les situations à risque identifiées pour le chêne sont essentiellement celles où sa régénération est en mélange avec celle du hêtre ou du charme, dans les anciennes hêtraies - chênaies ou dans les chênaies sur sols riches ($C/N < 20$) où le charme s'est régénéré en abondance. Ainsi, une intervention, dégagement ou dépressage, en faveur du chêne aurait été souhaitable en amont si l'objectif était d'obtenir un peuplement dominé par le chêne. La période d'intervention est difficilement identifiable avec notre protocole car nous avons uniquement trois dates de mesures, et le temps entre la deuxième et troisième campagne est long, entre 10 et 14 ans en fonction de l'observatoire. Or c'est durant cette période que le déclin du chêne s'observe. Il n'est donc pas possible de savoir si le pic de densité du chêne a été atteint à la deuxième campagne, 6 à 10 ans après la mise en lumière, ou si celui-ci a été atteint plus tard ou plus tôt. Nos observations viennent confirmer que, dans de nombreuses situations, le chêne ne sera maintenu dans les peuplements que par des interventions vigoureuses en sa faveur.

Le choix de l'itinéraire sylvicole ne peut donc pas être commun à toutes les situations, un bilan évaluant le recouvrement de la végétation herbacée compétitrice et l'abondance des semis, en prenant en compte la composition du peuplement pré-tempête, la taille de la trouée et l'acidité du sol, permettrait d'établir les situations « à risque » pour la régénération naturelle et ainsi de définir les interventions sylvicoles à réaliser.

6.2. PERSPECTIVES

Cette étude sur la caractérisation de la dynamique spontanée de la régénération naturelle forestière obtenue à la suite d'évènements météorologiques de grande ampleur soulève un certain nombre de questions qui nécessitent d'être approfondies pour réaliser une évaluation complète de la régénération naturelle.

Notre étude se concentre sur les vingt premières années qui suivent la remise à zéro partielle du cycle de végétation, ce qui est relativement court à l'échelle du cycle de la dynamique forestière pour évaluer le devenir des peuplements. À cela s'ajoute l'impact du réchauffement climatique, qui nous l'avons vu, aura des conséquences différenciées en fonction de la strate observée. La végétation herbacée semble s'adapter progressivement à des températures plus élevées alors que la régénération naturelle ligneuse se dirige vers des peuplements dominés par le hêtre, qui est une essence dont l'adaptation à un climat plus chaud est incertaine. Des questions restent en suspens, en particulier concernant la place des essences dans la composition du futur peuplement qui n'est pas complètement établie. Les compositions obtenues vingt ans après les tempêtes n'est pas stabilisées, les tendances mises en évidence dans cette étude remettent en question l'état actuel observé dans les forêts françaises, en particulier dans les peuplements mélangés chêne et hêtre ou

chêne et charme. Sans intervention, l'état se dirige vers des peuplements dominés par le hêtre et le charme, au détriment du chêne. Ce qui pose la question de la place des forêts mélangées et de la possibilité d'en obtenir dans un contexte de régénération naturelle. La dynamique spontanée de la composition, la diversité et la répartition des essences dans les forêts mélangées reste une question fondamentale pour les gestionnaires forestiers. Ces incertitudes sur les peuplements futurs démontrent l'intérêt des observatoires de la dynamique spontanée après tempête. Une étude sur le plus long terme, pour au moins 20 ans supplémentaires, permettrait d'étudier la dynamique spontanée jusqu'à des phases avancées du cycle de la dynamique forestière.

Nous avons consacré cette étude à une évaluation de la dynamique forestière spontanée en termes de composition, de densité et de croissance des essences et ce en fonction de plusieurs facteurs du milieu comme des variables édaphiques, la taille de la trouée, la composition du peuplement pré-tempête ou encore la proximité à la lisière. La composition du peuplement pré-tempête et la taille de la trouée se sont révélées être particulièrement structurantes pour la régénération naturelle au sein des trouées, notamment sur la densité de tiges obtenue. Nos résultats généraux sur la dynamique spontanée post-tempête des essences pourraient être complétés par une étude plus spécifique de l'adéquation des essences avec le milieu. En effet, le réseau de placettes permet d'étudier un large gradient climatique qui a été finalement peu exploité, et un large gradient trophique, en partie exploré à travers l'acidité du sol et la disponibilité en azote, mais dont l'étude pourrait être approfondie. De la même manière, les résultats obtenus dans cette étude concernant les seuls critères de densité et de croissance devront être complétés par une évaluation de la qualité des tiges obtenues pour estimer le succès de la régénération naturelle et définir les itinéraires sylvicoles à mettre en œuvre à la suite d'évènements météorologiques de grande ampleur. Une analyse approfondie des impacts de la végétation accompagnatrice, à partir des données acquises, est également manquante et permettrait d'éclaircir ce point. Vingt années après la tempête semblent être une durée convenable pour commencer à analyser des critères de qualité sur les tiges ayant un diamètre suffisant. Ces aspects n'ont pas été abordés dans le cadre de de notre travail, mais sont étudiés dans le cadre du projet « Optimisation des travaux sylvicoles post-tempête » dans lequel des analyses spécifiques de qualité vont être réalisées.

Une analyse spécifique a été réalisée pour trois essences majeures des peuplements forestiers français : le chêne, le hêtre et le charme. Nos résultats ont montré l'importance, dès les jeunes stades de la régénération, du rôle du hêtre et du charme. Ces deux essences d'ombre sont capables de se développer rapidement dès l'ouverture du couvert, induisant une compétition forte sur la régénération du chêne. L'étude de la dynamique des essences secondaires (érables, frêne, tilleuls, sorbiers), dans un nouveau contexte climatique, serait également un point intéressant à approfondir, en particulier avec la disparition progressive du chêne sous l'effet de la compétition et les incertitudes concernant l'avenir du hêtre dans un contexte climatique plus chaud.

Concernant les communautés herbacées, il serait important d'analyser plus précisément la nature des espèces qui sont à l'origine de la thermophilisation dans les trouées. S'agit-il d'espèces

typiquement forestières, ou bien les trouées se sont-elles rééquilibrées avec le climat général par l'arrivée d'espèces généralistes, de moindre valeur (au sens du degré de spécialisation des espèces vis-à-vis du milieu) ? Comment évolue la richesse spécifique ? Y a-t-il finalement un appauvrissement, un maintien ou une augmentation de la diversité végétale ? Les trouées ont entraîné une thermophilisation de la végétation, mais d'une amplitude malgré tout en-dessous du réchauffement climatique observé sur la même période. Même si la dette climatique s'est réduite, elle n'a pas disparu. Il est donc intéressant, là encore, de poursuivre l'observation.

Les événements climatiques extrêmes, tempêtes ou sécheresses, seront plus fréquents et sévères dans les décennies à venir, et auront un impact majeur sur les forêts du 21e siècle. Ils joueront, en interaction avec le réchauffement climatique, sur la diversité de la végétation, celle des ligneux comme celle des espèces accompagnatrices. Les observatoires post-tempête que nous avons étudiés, où la végétation est en libre évolution, permettent de mieux comprendre les trajectoires temporelles suivies et les mécanismes de cette évolution, dans les trouées post-tempêtes mais aussi, par analogie, dans les coupes forestières. Ils permettent entre autres de préciser pourquoi, comment et à quels moments le forestier peut intervenir pour réorienter ces dynamiques. Ils sont pour toutes ces raisons une pièce importante des observatoires de l'environnement.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUE

Adamec, Z., Kadavý, J., Fedorová, B., Knott, R., Kneifl, M., & Drápela, K. (2017). Development of Sessile Oak and European Hornbeam Sprouts after Thinning. *Forests*, *8*(9), 308.

Allen, C. D., Breshears, D. D., & McDowell, N. G. (2015). On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, *6*(8), 1–55.

Allen, M. S., Thapa, V., Arévalo, J. R., & Palmer, M. W. (2012). Windstorm damage and forest recovery: Accelerated succession, stand structure, and spatial pattern over 25 years in two Minnesota forests. *Plant Ecology*, *213*(11), 1833–1842.

Amm, A., Pichot, C., Dreyfus, P., Davi, H., & Fady, B. (2012). Improving the estimation of landscape scale seed dispersal by integrating seedling recruitment. *Annals of Forest Science*, *69*(7), 845–856.

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*(8), e0134935.

Antos, J. A., Guest, H. J., & Parish, R. (2005). The tree seedling bank in an ancient montane forest: Stress tolerators in a productive habitat. *Journal of Ecology*, *93*(3), 536–543.

Antos, J. A., Parish, R., & Conley, K. (2000). Age Structure and Growth of the Tree-seedling Bank in Subalpine Spruce-fir Forests of South-central British Columbia. *The American Midland Naturalist*, *143*(2), 342–354.

Arévalo, J. R., DeCoster, J. K., McAlister, S. D., & Palmer, M. W. (2000). Changes in two Minnesota forests during 14 years following catastrophic windthrow. *Journal of Vegetation Science*, *11*(6), 833–840.

Augusto, L., Dupouey, J.-L., Picard, J.-F., & Ranger, J. (2001). Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecologica*, *22*(2), 87–98.

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: An International Journal of Forest Research*, *79*(1), 3–27.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*(1), 1–48.

Bauhus, J. (1996). C and N mineralization in an acid forest soil along a gap-stand gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, *28*(7), 923–932.

B**ecker, M., Picard, J. F., & Timbal, J. (1982).** *Larousse des arbres, des arbustes et des arbrisseaux de l'Europe occidentale* (Larousse).

Bekker, R. M., Bakker, J. P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., Thompson, K., & Willems, J. H. (1998). Seed size, shape and vertical distribution in the soil: Indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, *12*(5), 834–842.

Béland, M., & Bergeron, Y. (1993). Ecological factors affecting abundance of advanced growth in jack pine (*Pinus banksiana Lamb* .) stands of the boreal forest of northwestern Quebec. *The Forestry Chronicle*, *69*(5), 561–568.

Bellingham, P. J., & Sparrow, A. D. (2000). Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, *89*(2), 409–416.

Benichou, P., & Le Breton, O. (1987). Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, *7*, 23–34.

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C., & Gégout, J.C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, *479*(7374), 517–520.

Bertrand, R., Riofrío-Dillon, G., Lenoir, J., Drapier, J., de Ruffray, P., Gégout, J.C., & Loreau, M. (2016). Ecological constraints increase the climatic debt in forests. *Nature Communications*, *7*, 12643.

B**ertrand, R., Perez, V., & Gégout, J.C. (2012).** Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: The case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology*, *18*(8), 2648–2660.

Bigelow, S. W., & Canham, C.D. (2002). Community organization of tree species along soil gradients in north-eastern USA forest. *Journal of Ecology*, *90*(1), 188–200.

Birot, Y. (2004). Forêts, vents et risques: Le programme français de recherche «post-tempêtes». *Natures Sciences Sociétés*, *12*(2), 221–224.

Birot, Yves, Landmann, G., & Bonheme, I. (2009). *La forêt face aux tempetes* (Éditions Quae).

B**obiec, A., Reif, A., & Öllerer, K. (2018).** Seeing the oakscape beyond the forest: A landscape approach to the oak regeneration in Europe. *Landscape Ecology*, *33*(4), 513–528.

Bogdziewicz, M., Szymkowiak, J., Kasprzyk, I., Grewling, Ł., Borowski, Z., Borycka, K., Kantorowicz, W., Myszkowska, D., Piotrowicz, K., Ziemianin, M., & Pesendorfer, M. B. (2017). Masting in wind-pollinated trees: System-specific roles of weather and pollination dynamics in driving seed production. *Ecology*, *98*(10), 2615–2625.

Boucher, D., Gauthier, S., Thiffault, N., Marchand, W., Girardin, M., & Urli, M. (2020). How climate change might affect tree regeneration following fire at northern latitudes: A review. *New Forests*, *51*(4), 543–571.

Braun-Blanquet, J. (1932). *Plant Sociology: The Study of Plant Communities* (McGraw-Hill book company, Inc.).

Bréda, N, Cochard, H., Dreyer, E., & Granier, A. (1993). Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of Quercus petraea and Quercus robur under water stress. *Annales Des Sciences Forestières*, *50*(6), 571–582.

Bréda, N., Granier, A., & Aussenac, G. (1995). Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (Quercus petraea (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology*, *15*(5), 295–306.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A., & Dreyer, E. (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, *63*(6), 625–644.

Brice, M., Cazelles, K., Legendre, P., & Fortin, M. (2019). Disturbances amplify tree community responses to climate change in the temperate–boreal ecotone. *Global Ecology and Biogeography*, *28*(11), 1668–1681.

Brisse, H., de Ruffray, P., Grandjouan, G., & Hoff, M. (1995). European vegetation survey. The phytosociological database 'Sophy'. Part 1. Calibration of indicator plants. Part 2. Socio-ecological classification of the relevés. *Annali Di Botanica*, *53*, 177–223.

Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M., & Bolker, B. M. (2017). GlmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, *9*(2), 378–400.

Brown, H. J. (1995). *Macroecology* (University of Chicago Press).

Buma, B. (2015). Disturbance interactions: Characterization, prediction, and the potential for cascading effects. *Ecosphere*, *6*(4), 1–15.

Cabon, A., Mouillot, F., Lempereur, M., Ourcival, J.-M., Simioni, G., & Limousin, J.-M. (2018). Thinning increases tree growth by delaying drought-induced growth cessation in a Mediterranean evergreen oak coppice. *Forest Ecology and Management*, *409*, 333–342.

Canham, C. D. (1988). An Index For Understory Light Levels in and Around Canopy Gaps. *Ecology*, *69*(5), 1634–1638.

Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A., & White, P. S. (1990). Light regimes beneath closed canopies and treefall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, *20*(5), 620–631.

Caquet, B., Montpied, P., Dreyer, E., Epron, D., & Collet, C. (2010). Response to canopy opening does not act as a filter to Fagus sylvatica and Acer sp. Advance regeneration in a mixed temperate forest. *Annals of Forest Science*, *67*(1), 105–105.

Carlson, D. W., & Groot, A. (1997). Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, *87*(4), 313–329.

Cavanaugh, K. C., Kellner, J. R., Forde, A. J., Gruner, D. S., Parker, J. D., Rodriguez, W., & Feller, I. C. (2014). Poleward expansion of mangroves is a threshold response to decreased frequency of extreme cold events. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(2), 723–727.

Charru, M., Seynave, I., Hervé, J. C., & Bontemps, J. D. (2014). Spatial patterns of historical growth changes in Norway spruce across western European mountains and the key effect of climate warming. *Trees*, *28*(1), 205–221.

Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., & Bontemps, J.-D. (2010). Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (Fagus sylvatica L.) in north-eastern France. *Forest Ecology and Management*, *260*(5), 864–874.

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches* (University of Chicago).

Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemuller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, *333*(6045), 1024–1026.

Chen, J., Saunders, S. C., Crow, T. R., Naiman, R. J., Brosofske, K. D., Mroz, G. D., Brookshire, B. L., & Franklin, J. F. (1999). Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology. *BioScience*, *49*(4), 288–297.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *31*(1), 343–366.

Clark, J.S., Macklin, E., & Wood, L. (1998). Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern appalachian forests. *Ecological Monographs*, *68*(2), 213–235.

Clark, J.S, Silman, M., Kern, R., Macklin, E., & Hillerislambersi, J. (1999). Seed dispersal near and far: Patterns accross temperate and tropical forests. *Ecology*, *80*(5), 1475–1494.

Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lighter, J., McLachlan, J., Mohan, J., & Wyckoff, P. (1999). Interpreting recruitment limitation in forest. *American Journal of Botany*, *86*(1), 1–16.

Clarke, P. J., Lawes, M. J., Midgley, J. J., Lamont, B. B., Ojeda, F., Burrows, G. E., Enright, N. J., & Knox, K. J. E. (2013). Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist*, *197*(1), 19–35.

Clements, F. R. (1916). *Plant succession: An analysis of the development of vegetation* (Carnegie Institution of Washington).

Clinton, B. D., Boring, L. R., & Swank, W. T. (1994). Regeneration Patterns in Canopy Gaps of Mixed-Oak Forests of the Southern Appalachians: Influences of Topographic Position and Evergreen Understory. *American Midland Naturalist*, *132*(2), 308.

Coates, K. D. (2002). Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, *155*(1–3), 387–398.

Collet, C., & Chenost, C. (2006). Using competition and light estimates to predict diameter and height growth of naturally regenerated beech seedlings growing under changing canopy conditions. *Forestry*, *79*(5), 489–502.

Collet, C., Lanter, O., & Pardos, M. (2001). Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Annals of Forest Science*, *58*(2), 127–134.

Collet, C., Ningre, F., Barbeito, I., Arnaud, A., & Piboule, A. (2014). Response of tree growth and species coexistence to density and species evenness in a young forest plantation with two competing species. *Annals of Botany*, *113*(4), 711–719.

Collet, C., Piboule, A., Leroy, O., & Frochot, H. (2008). Advance Fagus sylvatica and Acer pseudoplatanus seedlings dominate tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standards forest. *Forestry*, *81*(2), 135–150.

Collet, C., Frochot, H., Guehl, J.-M., & Ferhi, A. (1996). Effect of two forest grasses differing in their growth dynamics on the water relations and the growth of *Quercus petraea* seedlings. *Canadian Journal of Botany*, *74*(10), 1562–1571.

Collet, C., Manso, R., & Barbeito, I. (2017). Coexistence, association and competitive ability of Quercus petraea and Quercus robur seedlings in naturally regenerated mixed stands. *Forest Ecology and Management*, *390*, 36–46.

Collins, B. S., & Pickett, S. T. A. (1987). Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest. *Plant Ecology*, *70*(1), 3–10.

Colwell, R. K., Brehm, G., Cardelus, C. L., Gilman, A. C., & Longino, J. T. (2008). Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science*, *322*(5899), 258–261.

Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist*, *111*(982), 1119–1144.

Coomes, D. A., & Allen, R. B. (2007). Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology*, *95*(5), 1084–1097.

Cordonnier, T., Kunstler, G., Courbaud, B., & Morin, X. (2018). Managing tree species diversity and ecosystem functions through coexistence mechanisms. *Annals of Forest Science*, *75*(3), 65.

Coudun, C., Gégout, J. C., Piedallu, C., & Rameau, J. C. (2006). Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: An illustration with Acer campestre (L.) in France. *Journal of Biogeography*, *33*(10), 1750–1763.

Cowden, M. M., Hart, J. L., Schweitzer, C. J., & Dey, D. C. (2014). Effects of intermediate-scale wind disturbance on composition, structure, and succession in Quercus stands: Implications for natural disturbance-based silviculture. *Forest Ecology and Management*, *330*, 240–251.

Dale, V. H., Joyce, L. A., Mcnulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., Hanson, P. J., Irland, L. C., Lugo, A. E., Peterson, C. J., Simberloff, D., Swanson, F. J., Stocks, B. J., & Michael Wotton, B. (2001). Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience*, *51*(9), 723–734.

Das, A., Battles, J., Stephenson, N. L., & van Mantgem, P. J. (2011). The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. *Forest Ecology and Management*, *261*(7), 1203–1213.

De Frenne, P., Rodriguez-Sanchez, F., Coomes, D. A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., Bernhardt-Romermann, M., Brown, C. D., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G. M., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F. S., Hedl, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jenkins, M. A., … Verheyen, K. (2013). Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(46), 18561–18565.

De Groote, S. R. E., Vanhellemont, M., Baeten, L., Van den Bulcke, J., Martel, A., Bonte, D., Lens, L., & Verheyen, K. (2018). Competition, tree age and size drive the productivity of mixed forests of pedunculate oak, beech and red oak. *Forest Ecology and Management*, *430*, 609–617.

Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Bardat, J., Wattez-Franger, A., Saguez, R., de Foucault, B., Alard, D., & Delelis-Dusollier, A. (2005). Silviculture-driven vegetation change in a European temperate deciduous forest. *Annals of Forest Science*, *62*(4), 313–323.

Decocq, G., Valentin, B., Toussaint, B., Hendoux, F., Saguez, R., & Bardat, J. (2004). Soil seed bank composition and diversity in a managed temperate deciduous forest. *Biodiversity and Conservation*, *13*(13), 2485–2509.

Degen, T. (2006). *Dynamique initiale de la végétation herbacée et de la régénération ligneuse dans le cas de trouées, au sein d'une hêtraie (Luzulo-Fagetum)*. Université Catholique de Louvain.

Degen, T., Devillez, F., & Jacquemart, A.-L. (2005). Gaps promote plant diversity in beech forests (*Luzulo-Fagetum*), North Vosges, France. *Annals of Forest Science*, *62*(5), 429–440.

Degron, R. (2000). Les forêts lorraines dans la tempête du 26 décembre 1999: Premier bilan. *Revue Géographique de l'Est*, *40*(3).

Del Tredici, P. (2001). Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *The Botanical Review*, *67*(2), 121–140.

Denslow, J. S., Ellison, A. M., & Sanford, R. E. (1998). Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, *86*(4), 597–609.

Diaci, J., Gyoerek, N., Gliha, J., & Nagel, T. A. (2008). Response of Quercus robur L. seedlings to north-south asymmetry of light within gaps in floodplain forests of Slovenia. *Annals of Forest Science*, *65*(1), 105–105.

Dietze, M. C., & Clark, J. S. (2008). Changing the gap dynamics paradigm: Vegetative regeneration control on forest response to disturbance. *Ecological Monographs*, *78*(3), 331–347.

Dodet, M., Collet, C., Frochot, H., & Wehrlen, L. (2011). Tree regeneration and plant species diversity responses to vegetation control following a major windthrow in mixed broadleaved stands. *European Journal of Forest Research*, *130*(1), 41–53.

Ducousso, A., & Petit, R. (1994). Le geai des chênes. Premier reboiseur européen. *Forêt Entreprise*, *97*, 60–64.

Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N. E., Guisan, A., Willner, W., Plutzar, C., Leitner, M., Mang, T., Caccianiga, M., Dirnböck, T., Ertl, S., Fischer, A., Lenoir, J., Svenning, J.-C., Psomas, A., Schmatz, D. R., Silc, U., … Hülber, K. (2012). Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Climate Change*, *2*(8), 619–622.

Dzwonko, Z. (1993). Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *Journal of Vegetation Science*, *4*(5), 693–698.

Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., & Paulißen, D. (1992). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, *18*, 1–248.

Elliott, K. J., Hitchcock, S. L., & Krueger, L. (2002). Vegetation Response to Large Scale Disturbance in a Southern Appalachian Forest: Hurricane Opal and Salvage Logging. *Journal of the Torrey Botanical Society*, *129*(1), 48.

Elton, C. (1927). *Animal ecology* (Sidgwick&Jackson).

Emborg, J. (1998). Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, *106*(2–3), 83–95.

Eriksson, O. (1995). Seedling recruitment in deciduous forest herbs: The effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora*, *190*(1), 65–70.

Farmer, R. E. (1997). *Seed Ecophysiology of Temperate and Boreal Zone Forest Trees* (St. Lucie Press).

Fedorová, B., Kadavý, J., Adamec, Z., Knott, R., Kučera, A., Kneifl, M., Drápela, K., & Inurrigarro, R. O. (2018). Effect of thinning and reduced throughfall in young coppice dominated by Quercus petraea (Matt.) Liebl. And Carpinus betulus L. *Austrian Journal of Forest Science*, *135*(1), 1–17.

Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, *312*(5990), 109–114.

Finzi, A. C., & Canham, C. D. (2000). Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *Forest Ecology and Management*, *131*(1–3), 153–165.

Fischer, A. (1992). Long term vegetation development in Bavarian Mountain Forest ecosystems following natural destruction. *Plant Ecology*, *103*(2), 93–104.

Fischer, A., Lindner, M., Abs, C., & Lasch, P. (2002). Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica*, *37*(1), 17–32.

Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression* (Sage). https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/

Friedrichs, D. A., Trouet, V., Büntgen, U., Frank, D. C., Esper, J., Neuwirth, B., & Löffler, J. (2009). Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. *Trees*, *23*(4), 729–739.

Gauberville, C. (2009). Successions forestières spontanées après tempête: Les cas de l'Auvergne (1982) et de la Bretagne (1987). In *La forêt face aux tempetes* (Éditions Quae, pp. 347–362).

Gauberville, C., Rosa, J., Vidal, C., Paulus, J., Martin, S., & Becquey, J. (2002). *Colonisation spontannée de terrains forestiers affectés par une tempête: Cas de la tempête des 6, 6 et 8 novembre 1982 en Auvergne*. Rapport de convention de recherche au GIP-ÉCOFOR, Paris, IDF, 33 p. + annexes.

Gaudio, N., Balandier, P., & Marquier, A. (2008). Light-dependent development of two competitive species (Rubus idaeus, Cytisus scoparius) colonizing gaps in temperate forest. *Annals of Forest Science*, *65*(1), 104–104.

Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., & Ginisty, C. (2009). Light-mediated influence of three understorey species (Calluna vulgaris, Pteridium aquilinum, Molinia caerulea) on growth and morphology of Pinus sylvestris seedling. *Forest and Landscape Working Papers*, *35*, 10–72.

Gégout, J. C. (2006). *Distribution et caractère bioindicateur des espèces végétales forestières françaises vis-à-vis du sol et du climat* [Mémoire du diplôme d'Habilitation à Diriger les Recherches de l'Institut National Polytechnique de Lorraine].

Gégout, J. C., Coudun, C., Bailly, G., & Jabiol, B. (2005). EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science*, *16*(2), 257–260.

Gégout, J. C., Hervé, J. C., Houllier, F., & Pierrat, J. C. (2003). Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science*, *14*(1), 55–62.

Geßler, A., Keitel, C., Kreuzwieser, J., Matyssek, R., Seiler, W., & Rennenberg, H. (2007). Potential risks for European beech (Fagus sylvatica L.) in a changing climate. *Trees*, *21*(1), 1–11.

GIEC. (2014). *Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluatio du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat* (Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, R.K. Pachauri et L.A. Meyer).

Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Benito Alonso, J. L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernández Calzado, M. R., Kazakis, G., Krajči, J., Larsson, P., Mallaun, M., Michelsen, O., Moiseev, D., Moiseev, P., Molau, U., Merzouki, A., … Grabherr, G. (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change*, *2*(2), 111–115.

Gray, A. N., Spies, T. A., & Easter, M. J. (2002). Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*, *32*(2), 332–343.

Grinnell, J. (1917). The niche-relations of the California Thrasher. *The Auk*, *34*(4), 427–433.

Groom, Q. J. (2013). Some poleward movement of British native vascular plants is occurring, but the fingerprint of climate change is not evident. *PeerJ*, *1*, e77.

Halpern, C. B. (1989). Early Successional Patterns of Forest Species: Interactions of Life History Traits and Disturbance. *Ecology*, *70*(3), 704–720.

Hein, S., & Dhôte, J.-F. (2006). Effect of species composition, stand density and site index on the basal area increment of oak trees (***Quercus*** sp.) in mixed stands with beech (***Fagus sylvatica*** L.) in northern France. *Annals of Forest Science*, *63*(5), 457–467.

Heithecker, T. D., & Halpern, C. B. (2006). Variation in microclimate associated with dispersed-retention harvests in coniferous forests of western Washington. *Forest Ecology and Management*, *226*(1–3), 60–71.

Helluy, M., Prévosto, B., Cailleret, M., Fernandez, C., & Balandier, P. (2020). Competition and water stress indices as predictors of Pinus halepensis Mill. Radial growth under drought. *Forest Ecology and Management*, *460*, 117877.

Helm, N., Essl, F., Mirtl, M., & Dirnböck, T. (2017). Multiple environmental changes drive forest floor vegetation in a temperate mountain forest. *Ecology and Evolution*, *7*(7), 2155–2168.

Hewitt, N., & Kellman, M. (2002). Tree seed dispersal among forest fragments: II. Dispersal abilities and biogeographical controls. *Journal of Biogeography*, *29*(3), 351–363.

Hilton, G. M., & Packham, J. R. (1997). A sixteen-year record of regional and temporal variation in the fruiting of beech (Fagus sylvatica L.) in England (1980-1995). *Forestry*, *70*(1), 7–16.

Holzmueller, E. J., Gibson, D. J., & Suchecki, P. F. (2012). Accelerated succession following an intense wind storm in an oak-dominated forest. *Forest Ecology and Management*, *279*, 141–146.

Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., & Hermy, M. (2002). Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*, *5*(4), 525–530.

Hughes, J. W., & Fahey, T. J. (1991). Colonization Dynamics of Herbs and Shrubs in a Disturbed Northern Hardwood Forest. *Journal of Ecology*, *79*(3), 605–616. JSTOR.

Husson, C., Dowkiw, A., Saintonge, F. X., & Marçais, B. (2016). La chalarose du frêne en France. *Forêt-Entreprise*, *228*, 10–13.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, *22*, 415–427.

Inventaire Forestier National. (2003). Les tempêtes de décembre 1999. Bilan national et enseignements. *L'IF*, *2*, 1–8.

Jaloviar, P., Saniga, M., Kucbel, S., Pittner, J., Vencurik, J., & Dovciak, M. (2017). Seven decades of change in a European old-growth forest following a stand-replacing wind disturbance: A long-term case study. *Forest Ecology and Management*, *399*, 197–205.

Jaloviar, P., Sedmáková, D., Pittner, J., Jarčušková Danková, L., Kucbel, S., Sedmák, R., & Saniga, M. (2020). Gap Structure and Regeneration in the Mixed Old-Growth Forests of National Nature Reserve Sitno, Slovakia. *Forests*, *11*(1), 81.

Jensen, A. M., & Löf, M. (2017). Effects of interspecific competition from surrounding vegetation on mortality, growth and stem development in young oaks (Quercus robur). *Forest Ecology and Management*, *392*, 176–183.

Jump, A. S., Hunt, J. M., & Peñuelas, J. (2006). Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of Fagus sylvatica. *Global Change Biology*, *12*(11), 2163–2174.

Jump, A. S., Mátyás, C., & Peñuelas, J. (2009). The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(12), 694–701.

Kaspar, T. C., & Bland, W. L. (1992). Soil temperature and root growth. *Soil Science*, *154*, 290–299.

Kasprzyk, I., Ortyl, B., & Dulska-Jeż, A. (2014). Relationships among weather parameters, airborne pollen and seed crops of Fagus and Quercus in Poland. *Agricultural and Forest Meteorology*, *197*, 111–122.

Kautz, M., Meddens, A. J. H., Hall, R. J., & Arneth, A. (2017). Biotic disturbances in Northern Hemisphere forests - a synthesis of recent data, uncertainties and implications for forest monitoring and modelling: Biotic disturbances in Northern Hemisphere forests. *Global Ecology and Biogeography*, *26*(5), 533–552.

Kitajima, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, *98*(3–4), 419–428.

Kneeshaw, D. D., & Bergeron, Y. (1996). Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, *26*(5), 888–898.

Kobe, R. K. (1999). Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*, *80*(1), 187–201.

Kobe, R. K., Pacala, S. W., Silander, J. A., & Canham, C. D. (1995). Juvenile Tree Survivorship as a Component of Shade Tolerance. *Ecological Applications*, *5*(2), 517–532.

Kramer, K., Brang, P., Bachofen, H., Bugmann, H., & Wohlgemuth, T. (2014). Site factors are more important than salvage logging for tree regeneration after wind disturbance in Central European forests. *Forest Ecology and Management*, *331*, 116–128.

Kuhn, E., & Gégout, J. (2019). Highlighting declines of cold-demanding plant species in lowlands under climate warming. *Ecography*, *42*(1), 36–44.

Kwiatkowska, A. J., Spalik, K., & Panufnik, D. (1997). Influence of the size and density of Carpinus betulus on the spatial distribution and rate of deletion of forest-floor species in thermophilous oak forest. *Plant Ecology*, *129*, 1–10.

Lacombe, E., Mengin, A., & Van Couwenberghe, R. (2009). Observation de la dynamique naturelle de reconstitution après tempête : Organisation et premiers résultats. In Y. Birot, G. Landmann, & I. Bonheme (Eds.), *La forêt face aux tempêtes* (pp. 363–371).

Lacombe, E., & Van Couwenberghe, R. (2010). Observatoire des dynamiques naturelles de végétation après tempête : Premiers constats et conséquences sylvicoles. *Rendez-Vous Techniques*, *29–30*, 8–16.

Lebourgeois, F., Delpierre, N., Dufrêne, E., Cecchini, S., Macé, S., Croisé, L., & Nicolas, M. (2018). Assessing the roles of temperature, carbon inputs and airborne pollen as drivers of fructification in European temperate deciduous forests. *European Journal of Forest Research*, *137*(3), 349–365.

Leckie, S., Vellend, M., Bell, G., & Waterway, M. J. (2000). The seed bank in an old-growth, temperate deciduous forest. *Revue Canadienne de Botanique*, *78*(2), 181–192.

Lenoir, J., Gegout, J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, *320*(5884), 1768–1771.

Lenoir, J., Gégout, J. C., Pierrat, J. C., Bontemps, J. D., & Dhôte, J. F. (2009). Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986-2006). *Ecography*, *32*(5), 765–777.

Lenoir, J., & Svenning, J. C. (2015). Climate-related range shifts—A global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography*, *38*(1), 15–28.

Lévy, G., & Lefèvre, Y. (2001). *La forêt et sa culture sur sol à nappe temporaire* (Ecole nationale du génie rural des eaux et des forêts de Nancy).

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. *Forest Ecology and Management*, *304*, 391–398.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J., & Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, *259*(4), 698–709.

Maleki, K., Zeller, L., & Pretzsch, H. (2020). Oak often needs to be promoted in mixed beech-oak stands—The structural processes behind competition and silvicultural management in mixed stands of European beech and sessile oak. *IForest - Biogeosciences and Forestry*, *13*(2), 80–88.

Manso, R., Ligot, G., & Fortin, M. (2020). A recruitment model for beech–oak pure and mixed stands in Belgium. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, *93*(1), 124–132.

Martin, G., Devictor, V., Motard, E., Machon, N., & Porcher, E. (2019). Short-term climate-induced change in French plant communities. *Biology Letters*, *15*(7), 20190280.

Matlack, G. R. (1994). Plant Species Migration in a Mixed-History Forest Landscape in Eastern North America. *Ecology*, *75*(5), 1491–1502.

Matula, R., Šrámek, M., Kvasnica, J., Uherková, B., Slepička, J., Matoušková, M., Kutchartt, E., & Svátek, M. (2019). Pre-disturbance tree size, sprouting vigour and competition drive the survival and growth of resprouting trees. *Forest Ecology and Management*, *446*(1), 71–79.

Matula, R., Svátek, M., Kůrová, J., Úradníček, L., Kadavý, J., & Kneifl, M. (2012). The sprouting ability of the main tree species in Central European coppices: Implications for coppice restoration. *European Journal of Forest Research*, *131*(5), 1501–1511.

Mengin, A. (2006). *Observatoire des peuplements mités. 1ère phase de mesures 2003-2006. Rapport final* (p. 65) [Rapport technique]. Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois ENGREF.

Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.-C., Claveau, Y., Kelly, C., & Lechowicz, M. J. (1999). *Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests*. *29*, 12.

Millar, C. I., & Stephenson, N. L. (2015). Temperate forest health in an era of emerging megadisturbance. *Science*, *349*(6250), 823–826.

Modrow, T., Kuehne, C., Saha, S., Bauhus, J., & Pyttel, P. L. (2019). Photosynthetic performance, height growth, and dominance of naturally regenerated sessile oak (Quercus petraea [Mattuschka] Liebl.) seedlings in small-scale canopy openings of varying sizes. *European Journal of Forest Research*.

Modrý, M., Hubený, D., & Rejšek, K. (2004). Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. *Forest Ecology and Management*, *188*(1–3), 185–195.

Moisselin, J. M., Schneider, M., & Canellas, C. (2002). Les changements climatiques en France au XXè siècle. Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. *La Météorologie*, *38*, 45–56.

Mölder, A., Sennhenn-Reulen, H., Fischer, C., Rumpf, H., Schönfelder, E., Stockmann, J., & Nagel, R.-V. (2019). Success factors for high-quality oak forest (Quercus robur, Q. petraea) regeneration. *Forest Ecosystems*, *6*(1), 49.

Moore, M. R., & Vankat, J. L. (1986). Responses of the Herb Layer to the Gap Dynamics of a Mature Beech-Maple Forest. *The American Midland Naturalist*, *115*(2), 336–347.

Mountford, E. P. (2006). Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. *Forestry*, *79*(4), 389–408.

Naaf, T., & Wulf, M. (2007). Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps. *Forest Ecology and Management*, *244*(1–3), 141–149.

Nagel, T. A., Svoboda, M., & Diaci, J. (2006). Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth Fagus–Abies forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management*, *226*(1–3), 268–278.

Nathan, R., & Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, *15*(7), 278–285.

Niinemets, Ü., & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, *76*(4), 521–547.

Norris, C., Hobson, P., & Ibisch, P. L. (2011). Microclimate and vegetation function as indicators of forest thermodynamic efficiency: Forest thermodynamic efficiency. *Journal of Applied Ecology*, *49*(3), 562–570.

Nussbaumer, A., Waldner, P., Etzold, S., Gessler, A., Benham, S., Thomsen, I. M., Jørgensen, B. B., Timmermann, V., Verstraeten, A., Sioen, G., Rautio, P., Ukonmaanaho, L., Skudnik, M.,

Apuhtin, V., Braun, S., & Wauer, A. (2016). Patterns of mast fruiting of common beech, sessile and common oak, Norway spruce and Scots pine in Central and Northern Europe. *Forest Ecology and Management*, *363*, 237–251.

Olivar, J., Bogino, S., Rathgeber, C., Bonnesoeur, V., & Bravo, F. (2014). Thinning has a positive effect on growth dynamics and growth–climate relationships in Aleppo pine (Pinus halepensis) trees of different crown classes. *Annals of Forest Science*, *71*(3), 395–404.

Oliver, C. D., & Larson, B. A. (1996). *Forest Stand Dynamics* (Wiley).

Ostertag, R. (1998). Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest. *Ecology*, *79*(4), 1294–1304.

Övergaard, R., Gemmel, P., & Karlsson, M. (2007). Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (Fagus sylvatica L.) in Sweden. *Forestry*, *80*(5), 555–565.

Overpeck, J. T., Rind, D., & Goldberg, R. (1990). Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature*, *343*(6253), 51–53.

Owens, J. N. (1995). Constraints to seed production: Temperate and tropical forest trees. *Tree Physiology*, *15*(7–8), 477–484.

Pacala, S. W., Canham, C. D., Silander, J. A., & Kobe, R. K. (1994). Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research*, *24*(11), 2172–2183.

Palmer, M. W., McAlister, S. D., Arévalo, J. R., & DeCoster, J. K. (2000). Changes in the understory during 14 years following catastrophic windthrow in two Minnesota forests. *Journal of Vegetation Science*, *11*(6), 841–854.

Parelle, J., Brendel, O., Bodénès, C., Berveiller, D., Dizengremel, P., Jolivet, Y., & Dreyer, E. (2006). Differences in morphological and physiological responses to water-logging between two sympatric oak species (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl., *Quercus robur* L.). *Annals of Forest Science*, *63*(8), 849–859.

Parelle, J., Brendel, O., Jolivet, Y., & Dreyer, E. (2007). Intra- and interspecific diversity in the response to waterlogging of two co-occurring white oak species (Quercus robur and Q. petraea). *Tree Physiology*, *27*(7), 1027–1034.

Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *37*(1), 637–669.

Pearce, J., & Ferrier, S. (2000). An evaluation of alternative algorithms for fitting species distribution models using logistic regression. *Ecological Modelling*, *128*(2–3), 127–147.

Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, *12*(5), 361–371.

Perry, D. A. (1994). *Forest Ecosystems* (Johns Hopkins University Press).

Petritan, A. M., Von Lupke, B., & Petritan, I. C. (2007). Effects of shade on growth and mortality of maple (Acer pseudoplatanus), ash (Fraxinus excelsior) and beech (Fagus sylvatica) saplings. *Forestry*, *80*(4), 397–412.

Petritan, A. M., Biris, I. A., Merce, O., Turcu, D. O., & Petritan, I. C. (2012). Structure and diversity of a natural temperate sessile oak (Quercus petraea L.) – European Beech (Fagus sylvatica L.) forest. *Forest Ecology and Management*, *280*, 140–149.

Petritan, A. M., Bouriaud, O., Frank, D. C., & Petritan, I. C. (2017). Dendroecological reconstruction of disturbance history of an old-growth mixed sessile oak-beech forest. *Journal of Vegetation Science*, *28*(1), 117–127.

Petritan, A. M., Nuske, R. S., Petritan, I. C., & Tudose, N. C. (2013). Gap disturbance patterns in an old-growth sessile oak (Quercus petraea L.)–European beech (Fagus sylvatica L.) forest remnant in the Carpathian Mountains, Romania. *Forest Ecology and Management*, *308*, 67–75.

Pickett, S. T. A., Cadenasso, M. L., & Meiners, S. J. (2009). Ever since Clements: From succession to vegetation dynamics and understanding to intervention *. *Applied Vegetation Science*, *12*(1), 9–21.

Pickett, S. T. A., & McDonnell, M. J. (1989). Seed Bank Dynamics in Temperate Deciduous Forest. In M. A. Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson (Eds.), *Ecology of Soil Seed Banks* (pp. 123–147). Academic Press.

Pickett, S. T. A., & White, P. (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Academic Press).

Piedallu, C., Gégout, J. C., Lebourgeois, F., & Seynave, I. (2016). Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. *Journal of Vegetation Science*, *27*(2), 387–399.

Pignard, G., Dupouey, J. L., Granier, A., & Morel, M. (2009). Impact des tempêtes de 1999 sur le bilan de carbone des forêts françaises. In *La forêt face aux tempetes* (Editions Quae, pp. 143–151).

Pinto, Paulina E., & Gégout, J.-C. (2005). Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Science*, *62*(7), 761–770.

Pinto, P.E., Dupouey, J. L., Hervé, J. C., Legay, M., Wurpillot, S., Montpied, P., & Gégout, J. C. (2016). Optimizing the bioindication of forest soil acidity, nitrogen and mineral nutrition using plant species. *Ecological Indicators*, *71*, 359–367.

Pitelka, L. F., Gardner, R. H., Ash, J., Berry, S., Gitay, H., Noble, I. R., Saunders, A., Bradshaw, R. H. W., Brubaker, L., Clark, J. S., Davis, M. B., Sugita, S., Dyer, J. M., Hengeveld, R., Hope, G., Huntley, B., King, G. A., Lavorel, S., Mack, R. N., … Rejmanek, M. (1997). Plant Migration and Climate Change. *American Scientist*, *85*, 464–473.

Pommerening, A., & Murphy, S. T. (2004). A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. *Forestry*, *77*(1), 27–44.

Poorter, L. (1999). Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: The relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, *13*(3), 396–410.

Pregitzer, K. S., King, J. S., Burton, A. J., & Brown, S. E. (2000). Responses of tree fine roots to temperature: REVIEW Responses of fine roots to temperature. *New Phytologist*, *147*(1), 105–115.

Prescott, C. E. (2002). The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology*, *22*(15–16), 1193–1200.

Prévost, M., & Raymond, P. (2012). Effect of gap size, aspect and slope on available light and soil temperature after patch-selection cutting in yellow birch–conifer stands, Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management*, *274*, 210–221.

Quiñones-Nadler, C., Lacombe, E., & Gégout, J. C. (2005). La régénération naturelle dans les peuplements dévastés par la tempête de 1999 dans le quart Nord-Est de la France. *Revue Forestière Française*, *57*(3), 289–310.

R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

Rameau, J. C., Mansion, D., & Dumé, G. (1989). *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1: Plaines et collines*. Institut pour le développement forestier.

Reifsnyder, W. E., Furnival, G. M., & Horowitz, J. L. (1971). Spatial and temporal distribution of solar radiation beneath forest canopies. *Agricultural Meteorology*, *9*, 21–37.

Ritter, E., Dalsgaard, L., & Einhorn, K. S. (2005). Light, temperature and soil moisture regimes following gap formation in a semi-natural beech-dominated forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, *206*(1–3), 15–33.

Ritter, E., & Vesterdal, L. (2006). Gap formation in Danish beech (Fagus sylvatica) forests of low management intensity: Soil moisture and nitrate in soil solution. *European Journal of Forest Research*, *125*(2), 139–150.

Rothacher, J. (1963). Net precipitation under a Douglas-Fir forest. *Forest Science*, *9*, 423–429.

Roy, D. B., Hill, M. O., Rothery, P., & Bunce, R. G. H. (2000). Ecological indicator values of British species: An application of Gaussian logistic regression. *Annales Botanici Fenneci*, *37*(3), 219–226.

Royo, A. A., & Carson, W. P. (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: Consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*, *36*(6), 1345–1362.

Rozman, A., Diaci, J., Krese, A., Fidej, G., & Rozenbergar, D. (2015). Forest regeneration dynamics following bark beetle outbreak in Norway spruce stands: Influence of meso-relief, forest edge distance and deer browsing. *Forest Ecology and Management*, *353*, 196–207.

Runkle, J. R. (1985). Disturbance regimes in temperate forests. In *Pickett, S.T.A., White, P.S. (Eds), The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Academic Press, San Diego, pp. 17–33).

Runkle, J. R. (1982). Patterns of Disturbance in Some Old-Growth Mesic Forests of Eastern North America. *Ecology*, *63*(5), 1533–1546.

San-Miguel-Ayanz, J., Rigo, D. de, Caudullo, G., Durrant, T. H., & Mauri, A. (2016). *European atlas of forest tree species* (2016th ed.). Publication Office of the European Union.

Sardin, T. (2008). *Chênaies continentales*. ONF.

Sardin, T., Legay, M., Bock, J., & Conrard, F. (2011). *Hetraies continentales* (Vol. 1). ONF.

Savage, J., & Vellend, M. (2015). Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming. *Ecography*, *38*(6), 546–555.

Scharenbroch, B. C., & Bockheim, J. G. (2007). Impacts of forest gaps on soil properties and processes in old growth northern hardwood-hemlock forests. *Plant and Soil*, *294*(1–2), 219–233.

Schelhaas, M. J., Nabuurs, G. J., & Schuck, A. (2003). Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, *9*(11), 1620–1633.

Scherrer, D., & Körner, C. (2011). Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming: Topographical control of thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity. *Journal of Biogeography*, *38*(2), 406–416.

Schmull, M., & Thomas, F. M. (2000). Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (Quercus robur L., Q. petraea [Matt.] Liebl., Fagus sylvatica L.) to waterlogging. *Plant and Soil*, *225*(1), 227–242.

Schönenberger, W. (2002). Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: The first ten years after the 1990 storm Vivian. *For. Snow Landsc. Res*, *77*(1/2), 61–80.

Schumann, M. E., White, A. S., & Witham, J. W. (2003). The effects of harvest-created gaps on plant species diversity, composition, and abundance in a Maine oak–pine forest. *Forest Ecology and Management*, *176*(1–3), 543–561.

Seidl, R., & Rammer, W. (2017). Climate change amplifies the interactions between wind and bark beetle disturbances in forest landscapes. *Landscape Ecology*, *32*(7), 1485–1498.

Seidl, R., Schelhaas, M. J., & Lexer, M. J. (2011). Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology*, *17*(9), 2842–2852.

Seidl, R., Schelhaas, M. J., Rammer, W., & Verkerk, P. J. (2014). Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change*, *4*(9), 806–810.

Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Lindner, M., & Lexer, M. J. (2009). Modelling bark beetle disturbances in a large scale forest scenario model to assess climate change impacts and evaluate adaptive management strategies. *Regional Environmental Change*, *9*(2), 101–119.

Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M. J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T. A., & Reyer, C. P. O. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, *7*(6), 395–402.

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. *Journal of Ecology*, *56*(2), 565–583.

Sikkema, R., Caudullo, G., & de Rigo, D. (2016). Carpinus betulus in Europe: Distribution, habitat, usage and threats. In *San-Miguel- Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), European Atlas of Forest Tree Species (Online)* (Publications Office of the European Union, p. e01d8cf+).

Sittaro, F., Paquette, A., Messier, C., & Nock, C. A. (2017). Tree range expansion in eastern North America fails to keep pace with climate warming at northern range limits. *Global Change Biology*, *23*(8), 3292–3301.

Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(Supplement_2), 19644–19650.

Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, *2*(0).

Sork, V., & Bramble, J. (1993). Prediction of acorn crops in three species of North American oaks: Quercus alba, Q rubra and Q velutina. *Annales Des Sciences Forestières*, *50*, 128s–136s.

Sousa, W. P. (1984). The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *15*, 353–391.

Stevens, J. T., Miller, J. E. D., & Fornwalt, P. J. (2019). Fire severity and changing composition of forest understory plant communities. *Journal of Vegetation Science*, *30*(6), 1099–1109.

Stevens, J. T., Safford, H. D., Harrison, S., & Latimer, A. M. (2015). Forest disturbance accelerates thermophilization of understory plant communities. *Journal of Ecology*, *103*(5), 1253–1263.

Svenning, J. C., & Sandel, B. (2013). Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *American Journal of Botany*, *100*(7), 1266–1286.

Tansley, A. G. (1935). The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology*, *16*, 284–307.

ter Braak, C. J. F., & Looman, C. W. N. (1986). Weighted averaging logistic regression and the Gaussian response model. *Plant Ecology*, *65*(1), 3–11.

Thom, D., Rammer, W., & Seidl, R. (2017). Disturbances catalyze the adaptation of forest ecosystems to changing climate conditions. *Global Change Biology*, *23*(1), 269–282.

Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., de Siqueira, M. F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Townsend Peterson, A., Phillips, O. L., & Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, *427*(6970), 145–148.

Thomas, F. M., Blank, R., & Hartmann, G. (2002). Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology*, *32*(4–5), 277–307.

Thomas, S. C., & Bazzaz, F. A. (1999). Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in malaysian rain forest trees. *Ecology*, *80*(5), 1607–1622.

Tinya, F., Kovács, B., Aszalós, R., Tóth, B., Csépányi, P., Németh, C., & Ódor, P. (2020). Initial regeneration success of tree species after different forestry treatments in a sessile oak-hornbeam forest. *Forest Ecology and Management*, *459*, 117810.

Toïgo, M., Perot, T., Courbaud, B., Castagneyrol, B., Gégout, J.-C., Longuetaud, F., Jactel, H., & Vallet, P. (2018). Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. *Journal of Ecology*, *106*(3), 1073–1082.

Turner, M. G. (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, *91*(10), 2833–2849.

Turner, M. G., Baker, W. L., Peterson, C. J., & Peet, R. K. (1998). Factors Influencing Succession: Lessons from Large, Infrequent Natural Disturbances. *Ecosystems*, *1*(6), 511–523.

Urban, M. C., Tewksbury, J. J., & Sheldon, K. S. (2012). On a collision course: Competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1735), 2072–2080.

Usbeck, T., Wohlgemuth, T., Dobbertin, M., Pfister, C., Bürgi, A., & Rebetez, M. (2010). Increasing storm damage to forests in Switzerland from 1858 to 2007. *Agricultural and Forest Meteorology*, *150*(1), 47–55.

Van Couwenberghe, R. (2007a). *Peuplements dévastés : Résultats de la deuxième campagne de mesures en 2005. Rapport provisoire* (Observatoire Des Dynamiques Naturelles Après Tempête - Réseau Lorraine Alsace, p. 58). AgroParisTech.

Van Couwenberghe, R. (2007b). *Valorisation des données de l'Observatoire des dynamiques de végétation après tempête: Analyse des données de la deuxième campagne de mesures* (p. 36). AgroParisTech.

Van Couwenberghe, R. (2011). *Effets des facteurs environnementaux sur la distribution et l'abondance des espèces végétales forestières aux échelles locales et régionales*. AgroParisTech.

Van Couwenberghe, R., Collet, C., Lacombe, E., & Gégout, J. C. (2011). Abundance response of western European forest species along canopy openness and soil pH gradients. *Forest Ecology and Management*, *262*(8), 1483–1490.

Van Couwenberghe, R., Collet, C., Lacombe, E., Pierrat, J.-C., & Gégout, J.-C. (2010). Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests. *Forest Ecology and Management*, *260*(1), 146–154.

Van Couwenberghe, R., Gégout, J.-C., Lacombe, E., & Collet, C. (2013). Light and competition gradients fail to explain the coexistence of shade-tolerant Fagus sylvatica and shade-intermediate Quercus petraea seedlings. *Annals of Botany*, *112*(7), 1421–1430.

Van Couwenberghe, R., Lacombe, E., Gonin, P., & Mengin, A. (2008). Les Observatoires de dynamiques naturelles après tempête. *Forêt - Entreprise*, *183*.

Vanderwel, M. C., & Purves, D. W. (2014). How do disturbances and environmental heterogeneity affect the pace of forest distribution shifts under climate change? *Ecography*, *37*(1), 10–20.

Verheyen, K., & Hermy, M. (2001). The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen Forest, Belgium. *Journal of Ecology*, *89*(5), 829–840.

Vesk, P. A. (2006). Plant size and resprouting ability: Trading tolerance and avoidance of damage? *Journal of Ecology*, *94*(5), 1027–1034.

Vittoz, P., & Engler, R. (2007). Seed dispersal distances: A typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, *117*(2), 109–124.

Wagner, R. G., & Radosevich, S. R. (1991). Neighborhood predictors of interspecific competition in young Douglas-fir plantations. *Canadian Journal of Forest Research*, *21*(6), 821–828.

Wagner, S., Collet, C., Madsen, P., Nakashizuka, T., Nyland, R. D., & Sagheb-Talebi, K. (2010). Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects. *Forest Ecology and Management*, *259*(11), 2172–2182.

Wagner, S., Fischer, H., & Huth, F. (2011). Canopy effects on vegetation caused by harvesting and regeneration treatments. *European Journal of Forest Research*, *130*(1), 17–40.

Walthert, L., & Meier, E. S. (2017). Tree species distribution in temperate forests is more influenced by soil than by climate. *Ecology and Evolution*, *7*(22), 9473–9484.

Watt, A. S. (1923). On the ecology of British beechwood with special reference to their regeneration. *Ecology*, *11*, 1–48.

Watt, A. S. (1947). Pattern and Process in the Plant Community. *The Journal of Ecology*, *35*(1/2), 1.

Webster, C. R., & Lorimer, C. G. (2005). Minimum opening sizes for canopy recruitment of midtolerant tree species: A retrospective approach. *Ecological Applications*, *15*(4), 1245–1262.

Weiner, J. (1995). Following the growth of individuals in crowded plant populations. *Trends in Ecology &Evolution*, *10*(10), 389–390.

Wencélius, F. (2002). Tempêtes de décembre 1999: Evaluation des dégâts forestiers par l'Inventaire Forestier National. *Revue Forestière Française*, *54*, 20–29.

Wermelinger, B. (2004). Ecology and management of the spruce bark beetle Ips typographus—A review of recent research. *Forest Ecology and Management*, *202*(1–3), 67–82.

Westerling, A. L. (2006). Warming and Earlier Spring Increase Western U.S. Forest Wildfire Activity. *Science*, *313*(5789), 940–943.

Westerling, A. L., Turner, M. G., Smithwick, E. A. H., Romme, W. H., & Ryan, M. G. (2011). Continued warming could transform Greater Yellowstone fire regimes by mid-21st century. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(32), 13165–13170.

White, P. S. (1979). Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review*, *45*(3), 229–299.

White, P. S., & Jentsch, A. (2001). The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. In K. Esser, U. Lüttge, J. W. Kadereit, & W. Beyschlag (Eds.), *Progress in Botany* (Vol. 62, pp. 399–450).

Whitney, G. G., & Foster, D. R. (1988). Overstorey Composition and Age as Determinants of the Understorey Flora of Woods of Central New England. *The Journal of Ecology*, *76*(3), 867–876.

Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H., Guisan, A., & NCEAS Predicting Species Distributions Working Group†. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, *14*(5), 763–773.

Wohlgemuth, T., Kull, P., & Wüthrich, H. (2002). Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. *For. Snow Landsc. Res.*, *77*(1), 31.

Wohlgemuth, T., Schwitter, R., Bebi, P., Sutter, F., & Brang, P. (2017). Post-windthrow management in protection forests of the Swiss Alps. *European Journal of Forest Research*, *136*(5–6), 1029–1040.

Wolf, A., Møller, P. F., Bradshaw, R. H. W., & Bigler, J. (2004). Storm damage and long-term mortality in a semi-natural, temperate deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, *188*(1–3), 197–210.

Wright, E. F., Coates, K. D., & Bartemucci, P. (1998). Regeneration from seed of six tree species in the interior cedar–hemlock forests of British Columbia as affected by substrate and canopy gap position. *Canadian Journal of Forest Research*, *28*, 1352–1364.

Zeileis, A., Kleiber, C., & Jackman, S. (2008). Regression Models for Count Data in *R*. *Journal of Statistical Software*, *27*(8).

Zellweger, F., De Frenne, P., Lenoir, J., Vangansbeke, P., Verheyen, K., Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Hédl, R., Berki, I., Brunet, J., Van Calster, H., Chudomelová, M., Decocq, G., Dirnböck, T., Durak, T., Heinken, T., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Máliš, F., … Coomes, D. (2020). Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science*, *368*(6492), 772–775.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer New York.

ANNEXES

Annexe 1 | Fiche d'état des lieux envoyée aux gestionnaires de chaque unité expérimentale. 138
Annexe 2 | Nombre d'unités expérimentales installées dans les différents départements impactés par les tempêtes de 1999. 139
Annexe 3 | Liste des 48 essences d'intérêts sylvicoles. 140
Annexe 4 | Liste des espèces inventoriées au cours des trois campagnes de mesures et sur les trois observatoires. 141
Annexe 5 |Étapes pour la correction de l'identification des espèces de l'inventaire des tiges ligneuses. 146

Annexe 1 | Fiche d'état des lieux envoyée aux gestionnaires de chaque unité expérimentale.

Fiche d'état des lieux des sites de l'Observatoire des Peuplements Dévastés _ au 31 12 2017

Fiche rédigée par LAURENT Lisa (AgroParisTech ; Tel : 03. 83. 39. 68. 70) le 27_12_2017.

Identification du site

Réseau :	**OPD**
Identifiant site :	**pag8**
Département :	**Meuse**
Commune :	**Neufeys**
Statut :	**Publique**
Forêt :	**FD Neugeys**

Identification du gestionnaire :

Agence :	**ONF Bar-le-Duc**
UT :	
Nom :	
Prénom :	
Téléphone fixe :	
Téléphone mobile :	
Mail :	
Changement de gestionnaire depuis 2004 : OUI_NON	

Questionnaire (dans le dispositif)

1. Y a t'il eu des travaux sylvicoles dans le dispositif entre 2004 et 2018 ?

Oui_non[a]	Si oui

[a] Oui / Non / Ne sais pas

Nature des travaux	Oui_non	Ecartement (en m)	% de la surface concernée
Cloisonnements :			

	Oui_non	% de la surface concernée
Dégagements[b] :		

[b] Intervention de maîtrise de la végétation concurrente et de dosage des essences dans des jeunes peuplements forestiers de hauteur inférieure à 3 mètres.

	Oui_non	% de la surface concernée
Nettoiements[c] :		

[c] Intervention relevant des travaux sylvicoles, ayant pour but de doser le mélange des essences dans des jeunes peuplements forestiers de hauteur supérieure à 3 mètres, complétée par des opérations sanitaires et d'enlèvement de tiges mal conformées.

	Oui_non	% de la surface concernée	Densité	Essence
Plantation				

	Oui_non
Broyage en plein ou partiel	

	Oui_non	Nature	% de la surface concernée
Autres travaux à préciser			

2. Y a t'il eu des coupes dans le dispositif entre 2004 et 2018 ?

Oui_non[a]	Si oui

Nature des coupes	Oui_non	% de la surface concernée	Prélèvement[d]
Coupes arbres résiduels			

[d] Ordre de grandeur (m3 par ha)

3. Selon-vous, est-ce que l'ensemble des coupes et travaux engagés ont perturbé de façon importante les conditions de croissance de la régénération ligneuse et les proportions d'essences ?

Oui_non	Commentaire éventuel

4. Selon-vous, est-ce que le dispositif est encore bien matérialisé sur le terrain ? Piquets en bois blanc au centre et dans chaque coin du dispositif.

Oui_non	Commentaire éventuel

5. Quelle est la source des informations fournies ?

	Oui_non	Date de la dernière visite	Nature de la source
Calepin, archives, factures... de la forêt :			
Connaissances de la parcelle :			
Visite de terrain :			
Autre à préciser :			

6. Est-ce qu'il y a eu interventions sylvicoles dans la parcelle mais en dehors du dispositif entre 2004 et 2018 ?

Oui_non	Intensité[e]	Description et commentaire éventuel

[e] Faible / Forte / Ne sais pas / RAS

7. Est-il possible de venir remesurer le dispositif en 2017 ?

Oui_non	Personne à contacter	Commentaire éventuel

8. Autres remarques :

Merci d'avoir pris le temps de remplir cette fiche

Annexe 2 | Nombre d'unités expérimentales installées dans les différents départements impactés par les tempêtes de 1999.

DEPARTEMENTS	NOMBRE UE OPD	NOMBRE UE OPM
Allier (03)	1	0
Aveyron (12)	1	0
Cantal (15)	1	0
Charente (16)	2	0
Charente-Maritime (17)	3	0
Corrèze (19)	1	0
Dordogne (24)	1	0
Doubs (25)	4	0
Eure (27)	3	0
Gironde (33)	1	0
Loire (42)	5	0
Haute-Loire (43)	1	0
Loiret (45)	2	0
Marne (51)	1	0
Haute-Marne (52)	2	0
Meurthe-et-Moselle (54)	12	21
Meuse (55)	6	27
Moselle (57)	4	25
Orne (61)	2	0
Bas-Rhin (67)	30	3
Rhône (69)	2	0
Seine-et-Marne (77)	3	0
Yvelines (78)	2	0
Vosges (88)	22	29
Yonne (89)	2	0

Annexe 3 | Liste des 48 essences d'intérêts sylvicoles.

***A**bies alba*	*Fraxinus excelsior*	*Pseudotsuga menziesii*	*Salix trianda*
Abies grandis	***L**arix decidua*	*Pyrus cordata*	*Salix sp.*
Acer campestre	***M**alus sylvestris*	***Q**uercus ilex*	*Salix viminalis*
Acer platanoides	***P**icea abies*	*Quercus petraea*	*Sorbus aria*
Acer pseudoplatanus	*Picea sitchensis*	*Quercus robur*	*Sorbus aucuparia*
Alnus glutinosa	*Pinus nigra*	*Quercus sp.*	*Sorbus domestica*
***B**etula alba*	*Pinus strobus*	***S**alix alba*	*Sorbus torminalis*
Betula pendula	*Pinus sylvestris*	*Salix atrocinerea*	***T**ilia cordata*
Betula pubescens	*Populus canescens*	*Salix aurita*	*Tilia platyphyllos*
***C**arpinus betulus*	*Populus nigra*	*Salix caprea*	***U**lmus glabra*
Castanea sativa	*Populus tremula*	*Salix cinerea*	*Ulmus laevis*
***F**agus sylvatica*	*Prunus avium*	*Salix fragilis*	*Ulmus minor*

Annexe 4 | Liste des espèces inventoriées au cours des trois campagnes de mesures et sur les trois observatoires.

Abies alba Mill., 1768
Abies grandis (Douglas ex D.Don) Lindl., 1833
Acer campestre L., 1753
Acer monspessulanum L., 1753
Acer platanoides L., 1753
Acer pseudoplatanus L., 1753
Achillea millefolium L., 1753
Aconitum lycoctonum subsp. vulparia (Rchb.) Nyman, 1889
Adoxa moschatellina L., 1753
Aesculus hippocastanum L., 1753
Aethusa cynapium L., 1753
Agrimonia eupatoria L., 1753
Agrimonia procera Wallr., 1840
Agrostis canina L., 1753
Agrostis capillaris L., 1753
Agrostis curtisii Kerguélen, 1976
Agrostis gigantea Roth, 1788
Agrostis stolonifera L., 1753
Ailanthus altissima (Mill.) Swingle, 1916
Aira caryophyllea L., 1753
Aira praecox L., 1753
Ajuga reptans L., 1753
Alchemilla xanthochlora Rothm., 1937
Alliaria petiolata (M.Bieb.) Cavara & Grande, 1913
Alnus glutinosa (L.) Gaertn., 1790
Alopecurus geniculatus L., 1753
Andryala integrifolia L., 1753
Anemone hepatica L., 1753
Anemone nemorosa L., 1753
Anemone ranunculoides L., 1753
Angelica sylvestris L., 1753
Anthericum ramosum L., 1753
Anthoxanthum odoratum L., 1753
Anthriscus caucalis M.Bieb., 1808
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm., 1814
Anthyllis vulneraria L., 1753
Aquilegia vulgaris L., 1753
Arabis hirsuta (L.) Scop., 1772
Arabis sagittata (Bertol.) DC., 1815
Arctium lappa L., 1753
Arctium nemorosum Lej., 1833
Arrhenatherum elatius (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl, 1819
Artemisia vulgaris L., 1753
Arum maculatum L., 1753
Asarum europaeum L., 1753
Asparagus officinalis L., 1753
Asperula cynanchica L., 1753
Asphodelus albus Mill., 1768
Asplenium scolopendrium L., 1753
Asplenium trichomanes L., 1753
Astragalus glycyphyllos L., 1753
Athyrium filix-femina (L.) Roth, 1799
Atropa belladonna L., 1753
Avenella flexuosa (L.) Drejer, 1838
Barbarea vulgaris W.T.Aiton, 1812
Berberis vulgaris L., 1753
Betonica officinalis L., 1753
Betula pendula Roth, 1788
Betula pubescens Ehrh., 1791
Blechnum spicant (L.) Roth, 1794
Bothriochloa ischaemum (L.) Keng, 1936
Brachypodium pinnatum (L.) P.Beauv., 1812
Brachypodium sylvaticum (Huds.) P.Beauv., 1812
Briza media L., 1753
Bromopsis benekenii (Lange) Holub, 1973
Bromopsis erecta (Huds.) Fourr., 1869
Bromopsis ramosa (Huds.) Holub, 1973
Bryonia cretica L., 1753
Bryonia cretica subsp. dioica (Jacq.) Tutin, 1968
Buddleja davidii Franch., 1887
Buglossoides purpurocaerulea (L.) I.M.Johnst., 1954
Bupleurum falcatum L., 1753
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth, 1788
Calamagrostis canescens (Weber) Roth, 1789
Calamagrostis epigejos (L.) Roth, 1788
Calluna vulgaris (L.) Hull, 1808
Campanula patula L., 1753
Campanula persicifolia L., 1753
Campanula rotundifolia L., 1753
Campanula trachelium L., 1753
Campylopus introflexus (Hedw.) Brid., 1819
Cardamine heptaphylla (Vill.) O.E.Schulz, 1903
Cardamine hirsuta L., 1753
Cardamine pratensis L., 1753
Carduus nutans L., 1753
Carex alba Scop., 1772
Carex arenaria L., 1753
Carex brizoides L., 1755
Carex caryophyllea Latourr., 1785
Carex digitata L., 1753
Carex divulsa Stokes, 1787
Carex echinata Murray, 1770
Carex elongata L., 1753
Carex flacca Schreb., 1771
Carex flava L., 1753
Carex hirta L., 1753
Carex laevigata Sm., 1800
Carex lepidocarpa Tausch, 1834
Carex leporina L., 1753
Carex montana L., 1753
Carex muricata L., 1753
Carex pairae F.W.Schultz, 1868
Carex pallescens L., 1753
Carex pendula Huds., 1762
Carex pilulifera L., 1753
Carex remota L., 1755
Carex strigosa Huds., 1778
Carex sylvatica Huds., 1762
Carex trinervis Degl. ex Loisel., 1807
Carex umbrosa Host, 1801
Carex viridula Michx., 1803
Carpinus betulus L., 1753
Carum carvi L., 1753
Castanea sativa Mill., 1768
Centaurea jacea L., 1753
Centaurea nigra L., 1753
Centaurea scabiosa L., 1753
Centaurium erythraea Rafn, 1800
Cephalanthera longifolia (L.) Fritsch, 1888
Cephalanthera rubra (L.) Rich., 1817

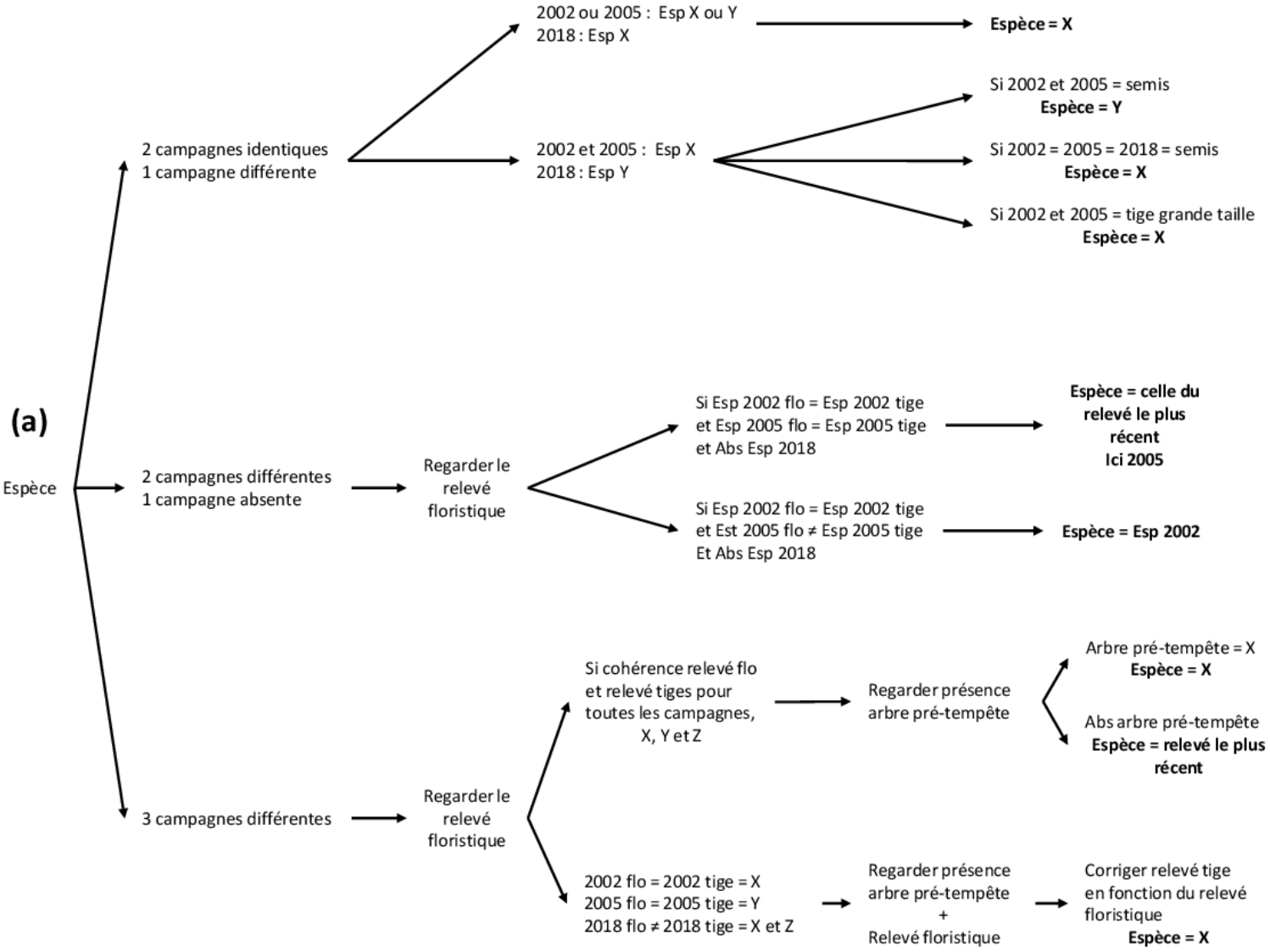
Cerastium arvense L., 1753
Cerastium fontanum Baumg., 1816
Cerastium glomeratum Thuill., 1799
Cerastium pumilum Curtis, 1777
Cerastium semidecandrum L., 1753
Chaenorrhinum minus (L.) Lange, 1870
Chaerophyllum hirsutum L., 1753
Chaerophyllum temulum L., 1753
Chrysosplenium oppositifolium L., 1753
Circaea lutetiana L., 1753
Cirsium arvense (L.) Scop., 1772
Cirsium oleraceum (L.) Scop., 1769
Cirsium palustre (L.) Scop., 1772
Cirsium vulgare (Savi) Ten., 1838
Cistus salviifolius L., 1753
Clematis vitalba L., 1753
Clinopodium acinos (L.) Kuntze, 1891
Clinopodium nepeta subsp. ascendens (Jord.) B.Bock, 2012
Clinopodium vulgare L., 1753
Coincya monensis subsp. cheiranthos (Vill.), 1993
Colchicum autumnale L., 1753
Conopodium majus (Gouan) Loret, 1886
Convallaria majalis L., 1753
Convolvulus sepium L., 1753
Cornus mas L., 1753
Cornus sanguinea L., 1753
Coronilla coronata L., 1759
Coronilla varia L., 1753
Corylus avellana L., 1753
Corynephorus canescens (L.) P.Beauv., 1812
Crataegus germanica (L.) Kuntze, 1891
Crataegus laevigata (Poir.) DC., 1825
Crataegus monogyna Jacq., 1775
Crepis capillaris (L.) Wallr., 1840
Crepis paludosa (L.) Moench, 1794
Crepis vesicaria L., 1753
Cuscuta epithymum (L.) L., 1774
Cynoglossum officinale L., 1753
Cystopteris fragilis (L.) Bernh., 1805
Cytisus scoparius (L.) Link, 1822
Dactylis glomerata L., 1753
Daphne gnidium L., 1753
Daphne laureola L., 1753
Daphne mezereum L., 1753
Daucus carota L., 1753
Deschampsia cespitosa (L.) P.Beauv., 1812
Dianthus armeria L., 1753
Digitalis lutea L., 1753
Digitalis purpurea L., 1753
Dioscorea communis (L.) Caddick & Wilkin, 2002
Doronicum austriacum Jacq., 1774
Drymochloa sylvatica (Pollich) Holub, 1984
Dryopteris affinis (Lowe) Fraser-Jenk., 1979
Dryopteris affinis subsp. borreri (Newman) Fraser-Jenk., 1980
Dryopteris carthusiana (Vill.) H.P.Fuchs, 1959
Dryopteris dilatata (Hoffm.) A.Gray, 1848
Dryopteris filix-mas (L.) Schott, 1834
Echinochloa crus-galli (L.) P.Beauv., 1812
Elymus caninus (L.) L., 1755
Epilobium angustifolium L., 1753
Epilobium hirsutum L., 1753
Epilobium montanum L., 1753
Epilobium palustre L., 1753
Epilobium parviflorum Schreb., 1771
Epilobium roseum Schreb., 1771
Epilobium tetragonum L., 1753
Epipactis helleborine (L.) Crantz, 1769
Erica cinerea L., 1753
Erica scoparia L., 1753
Erigeron annuus (L.) Desf., 1804
Erigeron canadensis L., 1753
Ervilia hirsuta (L.) Opiz, 1852
Ervum tetraspermum L., 1753
Euonymus europaeus L., 1753
Eupatorium cannabinum L., 1753
Euphorbia amygdaloides L., 1753
Euphorbia cyparissias L., 1753
Euphorbia dulcis L., 1753
Euphorbia segetalis subsp. portlandica (L.) Litard., 1936
Euphorbia stricta L., 1759
Fagus sylvatica L., 1753
Fallopia dumetorum (L.) Holub, 1971
Festuca heterophylla Lam., 1779
Festuca lemanii Bastard, 1809
Festuca ovina L., 1753
Festuca rubra L., 1753
Festuca vasconcensis, Auquier & Kerguélen, 1976
Ficaria verna Huds., 1762
Filipendula ulmaria (L.) Maxim., 1879
Fragaria vesca L., 1753
Fragaria viridis Weston, 1771
Frangula alnus Mill., 1768
Fraxinus excelsior L., 1753
Fuirena pubescens (Poir.) Kunth, 1837
Galeopsis segetum Neck., 1770
Galeopsis tetrahit L., 1753
Galium aparine L., 1753
Galium fleurotii Jord., 1849
Galium glaucum L., 1753
Galium mollugo L., 1753
Galium odoratum (L.) Scop., 1771
Galium palustre L., 1753
Galium pumilum Murray, 1770
Galium rotundifolium L., 1753
Galium saxatile L., 1753
Galium sylvaticum L., 1762
Galium verum L., 1753
Genista pilosa L., 1753
Genista sagittalis L., 1753
Genista tinctoria L., 1753
Geranium columbinum L., 1753
Geranium dissectum L., 1755
Geranium robertianum L., 1753
Geranium sylvaticum L., 1753
Geum urbanum L., 1753
Glechoma hederacea L., 1753
Glyceria fluitans (L.) R.Br., 1810
Gnaphalium uliginosum L., 1753
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newman, 1851
Hedera helix L., 1753

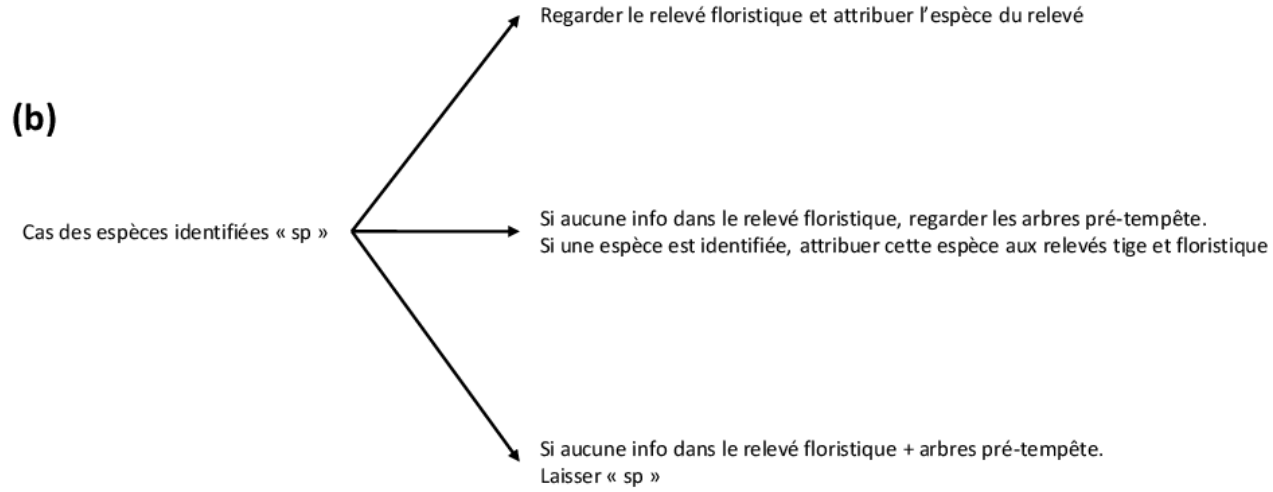
Helictochloa pratensis (L.) Romero Zarco, 2011
Helleborus foetidus L., 1753
Heracleum sphondylium L., 1753
Hieracium murorum L., 1753
Hieracium umbellatum L., 1753
Hieracium vulgatum Fr., 1819
Hippocrepis comosa L., 1753
Hippocrepis emerus (L.) Lassen, 1989
Holcus lanatus L., 1753
Holcus mollis L., 1759
Hordelymus europaeus (L.) Harz, 1885
Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank & Mart., 1829
Hyacinthoides non-scripta (L.) Chouard ex Rothm., 1944
Hypericum androsaemum L., 1753
Hypericum hirsutum L., 1753
Hypericum humifusum L., 1753
Hypericum montanum L., 1755
Hypericum perfoliatum L., 1767
Hypericum perforatum L., 1753
Hypericum pulchrum L., 1753
Hypnum jutlandicum Holmen & E.Warncke, 1969
Hypochaeris glabra L., 1753
Hypochaeris radicata L., 1753
Ilex aquifolium L., 1753
Impatiens glandulifera Royle, 1833
Impatiens noli-tangere L., 1753
Impatiens parviflora DC., 1824
Inula conyza DC., 1836
Iris foetidissima L., 1753
Jacobaea erucifolia (L.) G.Gaertn., B.Mey. & Scherb., 1801
Jacobaea maritima (L.) Pelser & Meijden, 2005
Jacobaea paludosa (L.) G.Gaertn., B.Mey. & Scherb., 1801
Jacobaea vulgaris Gaertn., 1791
Jasione montana L., 1753
Juglans nigra L., 1753
Juglans regia L., 1753
Juncus acutiflorus Ehrh. ex Hoffm., 1791
Juncus bufonius L., 1753
Juncus conglomeratus L., 1753
Juncus effusus L., 1753
Juncus effusus var. subglomeratus DC., 1805
Juncus inflexus L., 1753
Juncus tenuis Willd., 1799
Juniperus communis L., 1753
Knautia arvensis (L.) Coult., 1828
Knautia dipsacifolia (Host) Kreutzer, 1840
Koeleria glauca (Spreng.) DC., 1813
Koeleria macrantha (Ledeb.) Schult., 1824
Koeleria pyramidata (Lam.) P.Beauv., 1812
Lactuca muralis (L.) Gaertn., 1791
Lactuca saligna L., 1753
Lactuca serriola L., 1756
Lamium galeobdolon (L.) L., 1759
Lamium maculatum (L.) L., 1763
Lamium purpureum L., 1753
Lapsana communis L., 1753
Larix decidua Mill., 1768
Laserpitium latifolium L., 1753
Lathyrus linifolius (Reichard) Bässler, 1971
Lathyrus linifolius var. montanus (Bernh.) Bässler, 1971
Lathyrus niger (L.) Bernh., 1800
Lathyrus pratensis L., 1753
Lathyrus sylvestris L., 1753
Lathyrus vernus (L.) Bernh., 1800
Leontodon hispidus L., 1753
Leontodon saxatilis Lam., 1779
Leucanthemum vulgare Lam., 1779
Ligustrum vulgare L., 1753
Lilium martagon L., 1753
Linaria repens (L.) Mill., 1768
Linaria vulgaris Mill., 1768
Linum catharticum L., 1753
Lithospermum officinale L., 1753
Loncomelos pyrenaicus (L.) Hrouda, 1988
Lonicera nigra L., 1753
Lonicera periclymenum L., 1753
Lonicera xylosteum L., 1753
Lotus corniculatus L., 1753
Lotus pedunculatus Cav., 1793
Luzula campestris (L.) DC., 1805
Luzula forsteri (Sm.) DC., 1806
Luzula luzuloides (Lam.) Dandy & Wilmott, 1938
Luzula multiflora (Ehrh.) Lej., 1811
Luzula pilosa (L.) Willd., 1809
Luzula sylvatica (Huds.) Gaudin, 1811
Lychnis flos-cuculi L., 1753
Lysimachia nemorum L., 1753
Lysimachia nummularia L., 1753
Lysimachia vulgaris L., 1753
Maianthemum bifolium (L.) F.W.Schmidt, 1794
Malus sylvestris Mill., 1768
Malva moschata L., 1753
Medicago lupulina L., 1753
Melampyrum pratense L., 1753
Melampyrum sylvaticum L., 1753
Melica nutans L., 1753
Melica uniflora Retz., 1779
Melilotus albus Medik., 1787
Melilotus officinalis (L.) Lam., 1779
Melittis melissophyllum L., 1753
Mentha aquatica L., 1753
Mentha arvensis L., 1753
Mercurialis perennis L., 1753
Milium effusum L., 1753
Moehringia trinervia (L.) Clairv., 1811
Molinia caerulea (L.) Moench, 1794
Myosotis arvensis (L.) Hill, 1764
Myosotis sylvatica Hoffm., 1791
Myosoton aquaticum (L.) Moench, 1794
Neottia nidus-avis (L.) Rich., 1817
Omalotheca norvegica, Sch.Bip. & F.W.Schultz, 1861
Omalotheca sylvatica (L.) Sch.Bip. & F.W.Schultz, 1861
Oreopteris limbosperma (Bellardi ex All.) Holub, 1969
Origanum vulgare L., 1753
Ornithogalum kochii Parl., 1857
Ornithopus perpusillus L., 1753
Oxalis acetosella L., 1753
Paris quadrifolia L., 1753
Pastinaca sativa L., 1753
Persicaria hydropiper (L.) Spach, 1841

Persicaria lapathifolia (L.) Delarbre, 1800
Persicaria maculosa Gray, 1821
Persicaria minor (Huds.) Opiz, 1852
Petasites hybridus (L.) G.Gaertn., B.Mey. & Scherb., 1801
Phleum arenarium L., 1753
Phleum pratense L., 1753
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud., 1840
Phyteuma spicatum L., 1753
Phytolacca americana L., 1753
Picea abies (L.) H.Karst., 1881
Picris hieracioides L., 1753
Pilosella officinarum F.W.Schultz & Sch.Bip., 1862
Pimpinella major (L.) Huds., 1762
Pimpinella saxifraga L., 1753
Pinus nigra J.F.Arnold, 1785
Pinus pinaster Aiton, 1789
Pinus strobus L., 1753
Pinus sylvestris L., 1753
Plantago lanceolata L., 1753
Plantago major L., 1753
Plantago media L., 1753
Poa annua L., 1753
Poa chaixii Vill., 1786
Poa nemoralis L., 1753
Poa pratensis L., 1753
Poa trivialis L., 1753
Polygonatum multiflorum (L.) All., 1785
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce, 1906
Polygonatum verticillatum (L.) All., 1785
Polygonum aviculare L., 1753
Polypodium vulgare L., 1753
Populus alba L., 1753
Populus tremula L., 1753
Populus x canescens (Aiton) Sm., 1804
Potentilla erecta (L.) Raeusch., 1797
Potentilla reptans L., 1753
Potentilla sterilis (L.) Garcke, 1856
Potentilla verna L., 1753
Poterium sanguisorba L., 1753
Prenanthes purpurea L., 1753
Primula elatior (L.) Hill, 1765
Primula veris L., 1753
Prunella laciniata (L.) L., 1763
Prunella vulgaris L., 1753
Prunus avium (L.) L., 1755
Prunus mahaleb L., 1753
Prunus padus L., 1753
Prunus serotina Ehrh., 1784
Prunus spinosa L., 1753
Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco, 1950
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn, 1879
Pulmonaria montana Lej., 1811
Pulmonaria obscura Dumort., 1865
Pyrus communis subsp. pyraster (L.) Ehrh., 1780
Quercus cerris L., 1753
Quercus ilex L., 1753
Quercus petraea Liebl., 1784
Quercus pubescens Willd., 1805
Quercus robur L., 1753
Quercus rubra L., 1753
Quercus x streimeri Heuff. ex Freyn, 1878
Ranunculus aconitifolius L., 1753
Ranunculus auricomus L., 1753
Ranunculus bulbosus L., 1753
Ranunculus platanifolius L., 1767
Ranunculus repens L., 1753
Ranunculus serpens Schrank, 1789
Reseda lutea L., 1753
Reynoutria japonica Houtt., 1777
Rhamnus cathartica L., 1753
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst., 1906
Ribes alpinum L., 1753
Ribes rubrum L., 1753
Ribes uva-crispa L., 1753
Robinia pseudoacacia L., 1753
Rosa arvensis Huds., 1762
Rosa canina L., 1753
Rosa rubiginosa L., 1771
Rubia peregrina L., 1753
Rubus caesius L., 1753
Rubus fruticosus L., 1753
Rubus idaeus L., 1753
Rubus saxatilis L., 1753
Rubus ulmifolius Schott, 1818
Rumex acetosa L., 1753
Rumex acetosella L., 1753
Rumex obtusifolius L., 1753
Rumex sanguineus L., 1753
Ruscus aculeatus L., 1753
Salix alba L., 1753
Salix aurita L., 1753
Salix caprea L., 1753
Salix cinerea L., 1753
Salix viminalis L., 1753
Sambucus ebulus L., 1753
Sambucus nigra L., 1753
Sambucus racemosa L., 1753
Sanicula europaea L., 1753
Scabiosa columbaria L., 1753
Schedonorus giganteus (L.) Holub, 1998
Scirpoides holoschoenus (L.) Soják, 1972
Scirpus sylvaticus L., 1753
Scrophularia nodosa L., 1753
Scutellaria galericulata L., 1753
Senecio ovatus, Willd., 1803
Senecio ovatus subsp. Ovatus, Willd., 1803
Senecio sylvaticus L., 1753
Senecio vulgaris L., 1753
Seseli montanum L., 1753
Silene dioica (L.) Clairv., 1811
Silene vulgaris (Moench) Garcke, 1869
Sium latifolium L., 1753
Solanum dulcamara L., 1753
Solanum nigrum L., 1753
Solidago gigantea Aiton, 1789
Solidago virgaurea L., 1753
Sonchus arvensis L., 1753
Sonchus asper (L.) Hill, 1769
Sonchus maritimus L., 1759
Sonchus oleraceus L., 1753

Sorbus aria (L.) Crantz, 1763
Sorbus aucuparia L., 1753
Sorbus domestica L., 1753
Sorbus torminalis (L.) Crantz, 1763
Stachys alpina L., 1753
Stachys germanica L., 1753
Stachys palustris L., 1753
Stachys recta L., 1767
Stachys sylvatica L., 1753
Stellaria alsine Grimm, 1767
Stellaria holostea L., 1753
Stellaria media (L.) Vill., 1789
Stellaria nemorum L., 1753
Succisa pratensis Moench, 1794
Symphyotrichum novi-belgii (L.) G.L.Nesom, 1995
Symphytum officinale L., 1753
Tanacetum corymbosum (L.) Sch.Bip., 1844
Taraxacum officinale F.H.Wigg., 1780
Teucrium chamaedrys L., 1753
Teucrium montanum L., 1753
Teucrium scorodonia L., 1753
Thymus praecox Opiz, 1824
Thymus pulegioides L., 1753
Thymus serpyllum L., 1753
Tilia cordata Mill., 1768
Tilia platyphyllos Scop., 1771
Torilis japonica (Houtt.) DC., 1830
Tragopogon dubius Scop., 1772
Tragopogon pratensis L., 1753
Trichophorum cespitosum (L.) Hartm., 1849
Trifolium alpestre L., 1763
Trifolium campestre Schreb., 1804
Trifolium medium L., 1759
Trifolium pratense L., 1753
Trifolium repens L., 1753
Tripleurospermum inodorum (L.) Sch.Bip., 1844
Tuberaria guttata (L.) Fourr., 1868
Turritis glabra L., 1753
Tussilago farfara L., 1753
Ulex europaeus L., 1753
Ulex minor Roth, 1797
Ulmus glabra Huds., 1762
Ulmus laevis Pall., 1784
Ulmus minor Mill., 1768
Urtica dioica L., 1753
Vaccinium myrtillus L., 1753
Valeriana officinalis L., 1753
Verbascum lychnitis L., 1753
Verbascum thapsus L., 1753
Verbena officinalis L., 1753
Veronica agrestis L., 1753
Veronica chamaedrys L., 1753
Veronica montana L., 1755
Veronica officinalis L., 1753
Viburnum lantana L., 1753
Viburnum opulus L., 1753
Vicia cracca L., 1753
Vicia dumetorum L., 1753
Vicia pisiformis L., 1753
Vicia sativa L., 1753
Vicia sepium L., 1753
Vicia tenuifolia Roth, 1788
Vinca minor L., 1753
Vincetoxicum hirundinaria Medik., 1790
Viola alba Besser, 1809
Viola canina L., 1753
Viola hirta L., 1753
Viola mirabilis L., 1753
Viola reichenbachiana Jord. ex Boreau, 1857
Viola riviniana Rchb., 1823
Vulpia ciliata Dumort., 1824
Vulpia fasciculata (Forssk.) Fritsch, 1909
Vulpia myuros (L.) C.C.Gmel., 1805

Annexe 5 |Étapes pour la correction de l'identification des espèces de l'inventaire des tiges ligneuses.





DYNAMIQUE SPONTANEE POST-TEMPETE DE LA VEGETATION FORESTIERE EN CONTEXTE DE CHANGEMENT CLIMATIQUE

MOTS CLES : Perturbation naturelle, tempête, dynamique de végétation, changement climatique, forêt tempérée, bioindication

RESUME : Dans un contexte où les perturbations sont prédites plus sévères et/ou plus fréquentes, le choix des itinéraires sylvicoles à mettre en œuvre à la suite de perturbations se heurte à la méconnaissance de la dynamique spontanée de la régénération obtenue en contexte de changement climatique. À partir d'un réseau de placettes permanentes installées en France après les tempêtes de 1999, l'objectif de cette étude est d'analyser la dynamique de la végétation de moyen terme observée au sein de trouées forestières, d'identifier ses principaux déterminants et d'évaluer l'interaction entre perturbations et adaptation des communautés végétales au changement climatique. La régénération naturelle ligneuse, obtenue dans les trouées post-tempête, semble être satisfaisante en termes de densité et de diversité en essences, la majorité des sites ayant une densité de plus de 2000 tiges ha^{-1} avec en moyenne 4,4 espèces présentes dans la strate supérieure à 2 m. Les quelques situations préoccupantes ont pu être identifiées dès les jeunes stades de la régénération et regroupent des caractéristiques communes : ce sont des anciens peuplements résineux, sur sol acide où une végétation compétitrice s'est développée, induisant un blocage de la régénération. Dans ces contextes, une intervention sylvicole aurait été souhaitable pour favoriser la régénération. Une étude plus spécifique de la régénération naturelle de trois grandes essences feuillues européennes a été menée : le chêne, le charme et le hêtre. Nous avons ainsi pu mettre en évidence un déclin de l'abondance du chêne au cours du temps, au profit des deux espèces plus compétitrices qui sont le hêtre et le charme. Bien qu'ayant une densité faible, le chêne reste tout de même présent sur 22 % des sites 19 ans après l'ouverture du couvert. Il présente également une croissance équivalente, voire supérieure, à celle du charme et du hêtre, ce qui suggère des stratégies de développements différentes entre les trois essences. Néanmoins, au vu de la dynamique observée du chêne, sans intervention pour favoriser sa régénération, son avenir semble incertain dans les décennies à venir. Enfin, notre étude a permis de mettre en évidence une thermophilisation plus importante des communautés végétales présentes au sein des forêts ayant connues une période d'ouverture du couvert par rapport à celles des peuplements non perturbés. En stimulant la thermophilisation, la perturbation joue donc un rôle écologique majeur dans l'adaptation des communautés végétales au changement climatique. L'importance des perturbations de grande ampleur ne doit donc pas être sous-estimée, en particulier dans un contexte climatique futur où celles-ci risquent de s'intensifier.

SPONTANEOUS POST-STORM DYNAMICS OF FOREST VEGETATION IN THE CONTEXT OF CLIMATE CHANGE

KEYWORDS: Natural disturbance, windstorm, vegetation dynamic, climate change, temperate forest, bioindication

ABSTRACT: In a context where the disturbances could be more severe and/or more frequent, the choice of silvicultural management to be implemented following disturbances comes up against the lack of knowledge of the spontaneous dynamics of regeneration obtained in the context of climate change. From permanent plots installed in France following the storms of 1999, the objective of this study is to analyse the medium-term vegetation dynamics observed within forest gaps, to identify its main determinants and assess the interaction between disturbances and adaptation of plant communities to climate change. The natural tree regeneration, obtained in the post-storm gaps, seems to be sufficient in terms of density and species diversity. Most sites have in average more than 2000 stems ha^{-1} and 4.4 species present in the stratum greater than 2 m. The few concerning situations have been identified from the young stages of regeneration and have common characteristics: they are old coniferous stands on acidic soil where competing vegetation has been able to develop, inducing regeneration blocking. In these contexts, a silvicultural intervention would have been desirable to promote regeneration. A specific study of the natural regeneration of three major European hardwood species was carried out: oak, hornbeam and beech. We have highlighted a decline in the abundance of oak over time, in favour of the two most competitive species of beech and hornbeam. Oak is still present on 22% of the sites 19 years after the canopy was opened despite its low density. It also shows growth equivalent or even superior to that of hornbeam and beech, suggesting different development strategies between the three species. Nevertheless, in view of the observed dynamics of the oak, without intervention to promote its regeneration, its future seems uncertain in the coming decades. Finally, our study revealed a greater thermophilisation of the plant communities present in forests that have had an open canopy compared to those in undisturbed forests. By stimulating thermophilisation, disturbance thus plays a major ecological role in the adaptation of plant communities to climate change. The importance of large-scale disturbances should therefore not be underestimated, especially in a future climate context where they are likely to intensify.