

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 connaît 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 20^{ème} 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 que Elton voit la niche écologique comme un ensemble de fonctions assurées par une espèce sur son environnement, en termes de chaîne 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 terme 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 remonte au début du 20^{ème} 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) *stabilization* 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 déclin. 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 (<i>e.g.</i> 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 événements de grandes ampleurs soient plus aisément identifiables, 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 fraîches 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 la formation d'un nouveau couvert végétal.

1.3. DYNAMIQUE SPONTANÉE DE LA VÉGÉTATION FORESTIÈRE OBSERVÉE 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 classer 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 à 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 événements 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; Vesik, 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 Groot 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 en 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 20^{ème} 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).

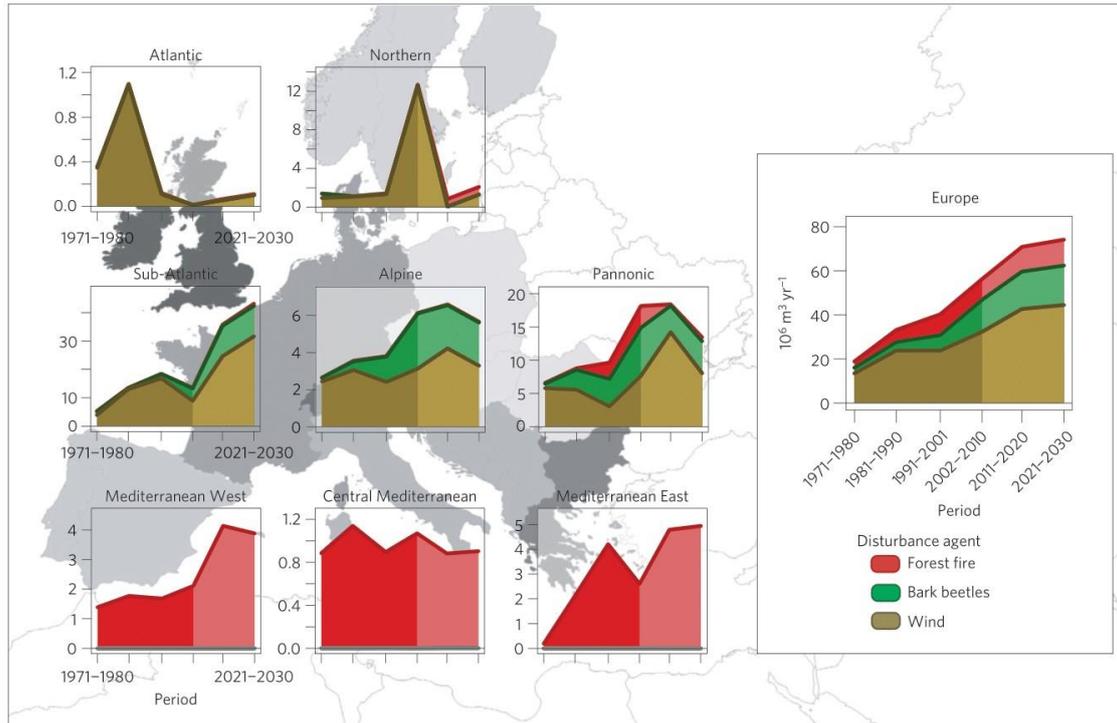


Figure 1 | Dommages forestiers induits par des perturbations entre 1971 et 2030 (source : Seidl et al., 2014).

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; Reifsnnyder 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 entraîné 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 réalisée 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>

