

## 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 (Biro 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'événements 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 Couwenbergh 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'événements 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 m<sup>2</sup> 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 issues de l'OPD et les UE appelées « petites trouées » de l'OPM.

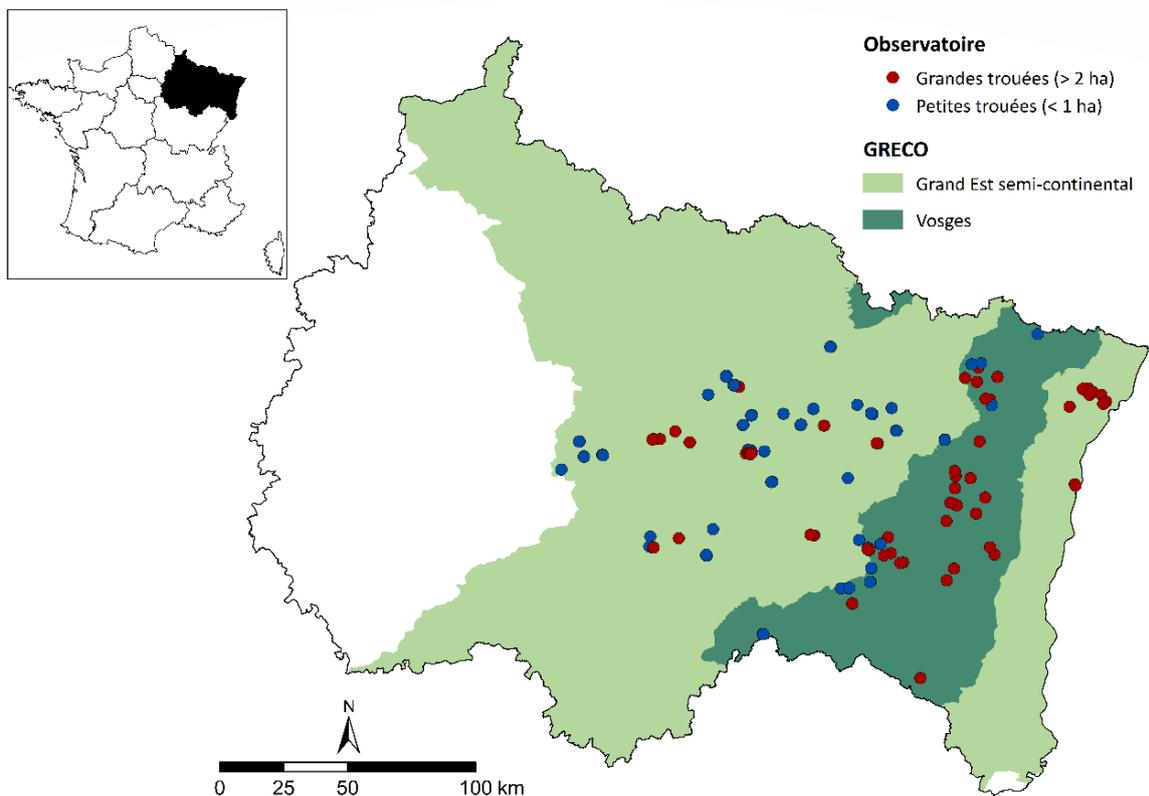


Figure 13 | Carte des 145 unités expérimentales installées en 2001 dans la région Grand Est.

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.

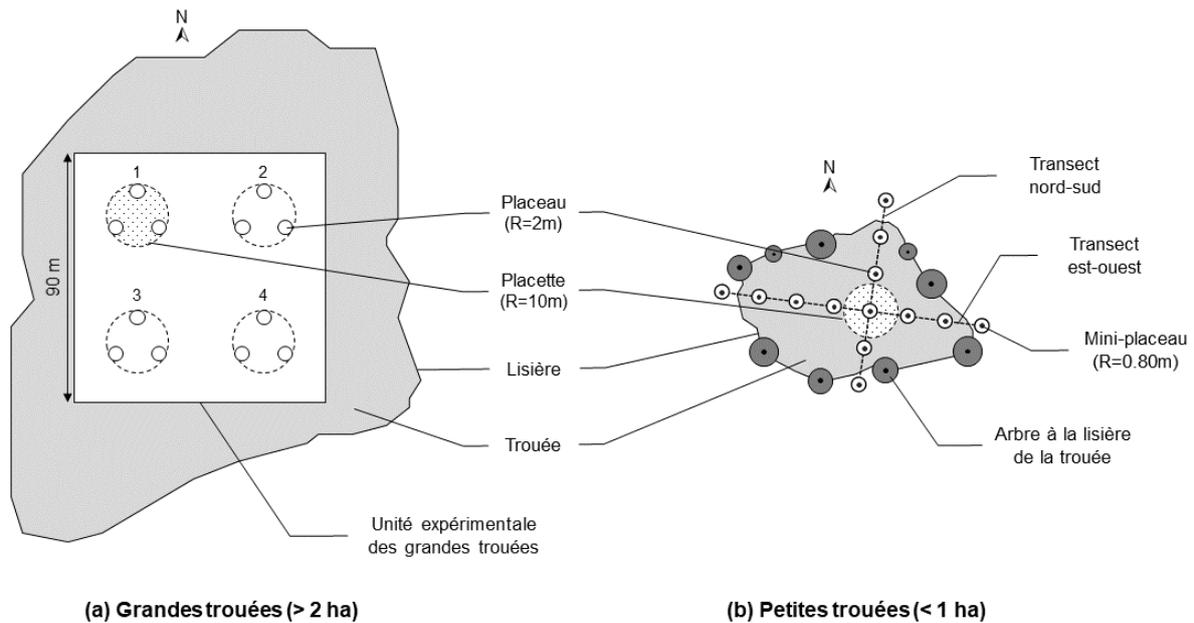
**Tableau 10 | Nombre d'unités expérimentales par catégorie de variable étudiées.**

	PEUPELEMENT 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<sub>2</sub>O 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  $151,2 \text{ m}^2$  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  $126 \text{ m}^2$  à  $340,2 \text{ m}^2$ . Pour chaque UE, la densité est considérée comme étant satisfaisante pour la gestion forestière lorsqu'elle dépasse  $2000 \text{ tiges ha}^{-1}$ .

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

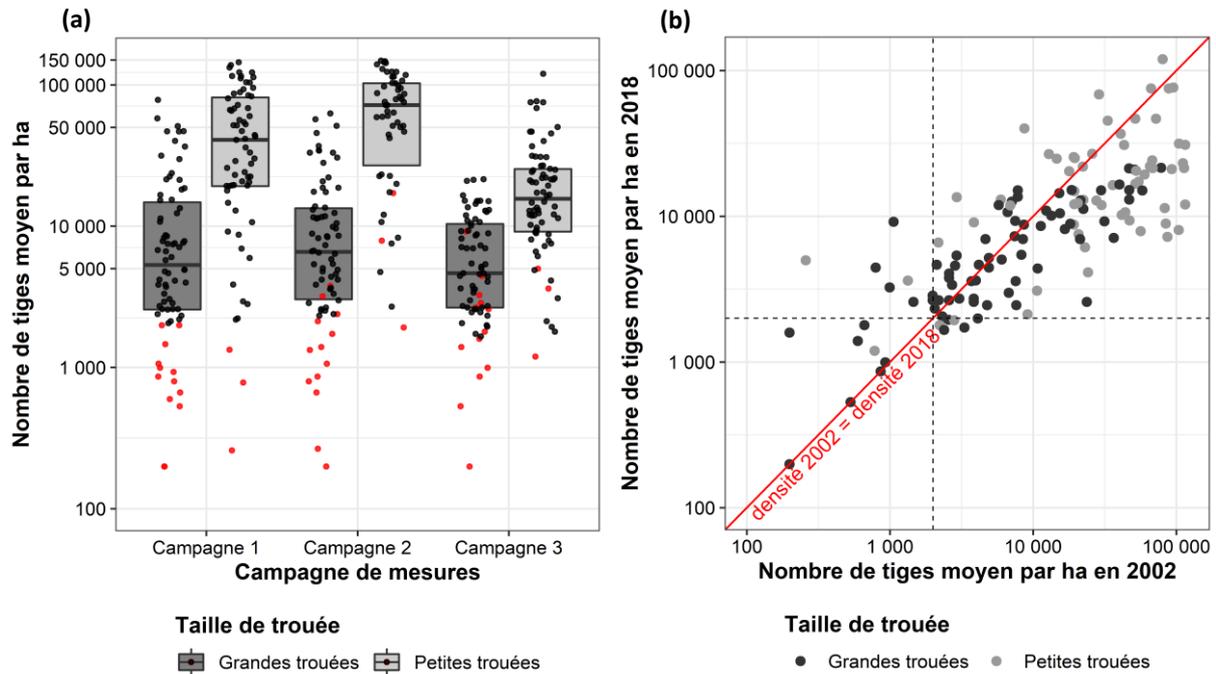
Notre étude est menée sur deux observatoires dont les modes d'échantillonnage et les protocoles de mesures sont différents. Nous avons souhaité en comparer les résultats pour étudier l'effet de la sévérité de la perturbation. Néanmoins, certaines différences limitent la comparaison entre les deux réseaux, 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<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup> en 2002-2004.

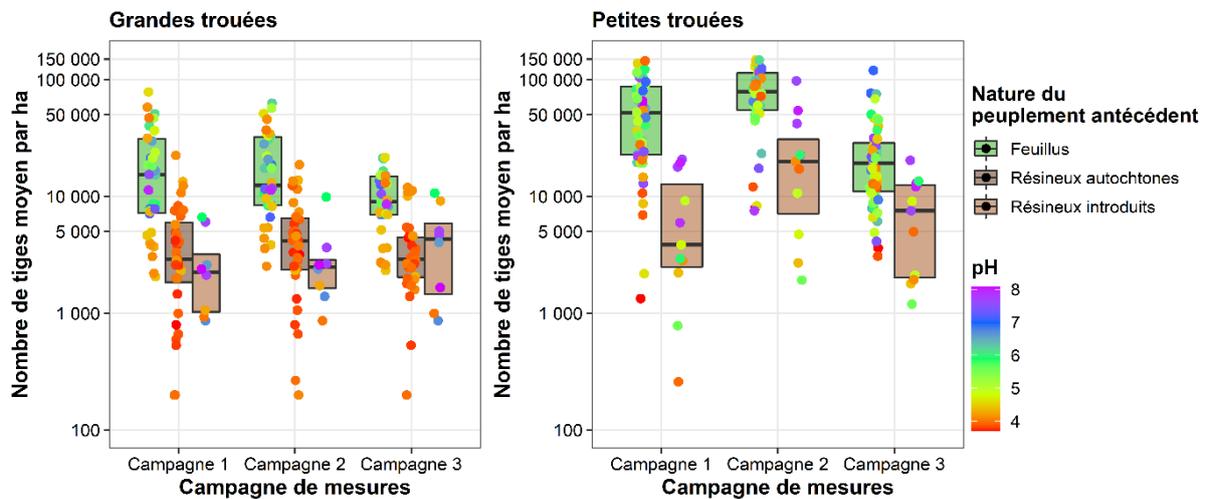
En 2002-2004, 16 UE montraient moins de 2000 tiges ha<sup>-1</sup> (11 % des UE), soit 13 UE dans les grandes trouées (18 % des UE des grandes trouées) et 3 UE dans les petites trouées (4 % des UE des petites trouées). En 2018, 14 UE (10 % des UE) sont en dessous du seuil des 2000 tiges ha<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup>, 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<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup> 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.

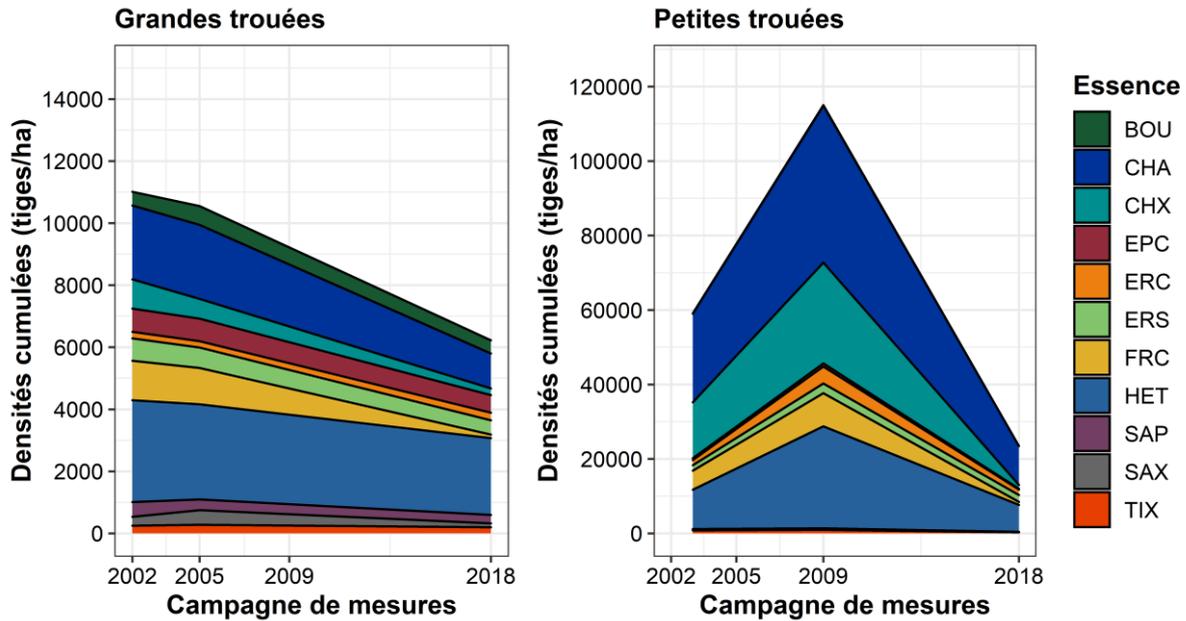
	CAMPAGNE 1	CAMPAGNE 2	CAMPAGNE 3	FORET NON PERTURBEE CAMPAGNE 3
<b>Toutes strates confondues</b>				
Petites trouées (n =70)	4,9 a	<b>6,2 b</b>	6,1 b	6,8 b
Grandes trouées (n =49)	4,8 A	<b>5,4 A</b>	5,8 B	5,6 B
<b>Strate &gt; 2m</b>				
Petites trouées (n =70)			4,3 a	3,0 b
Grandes trouées (n =49)		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

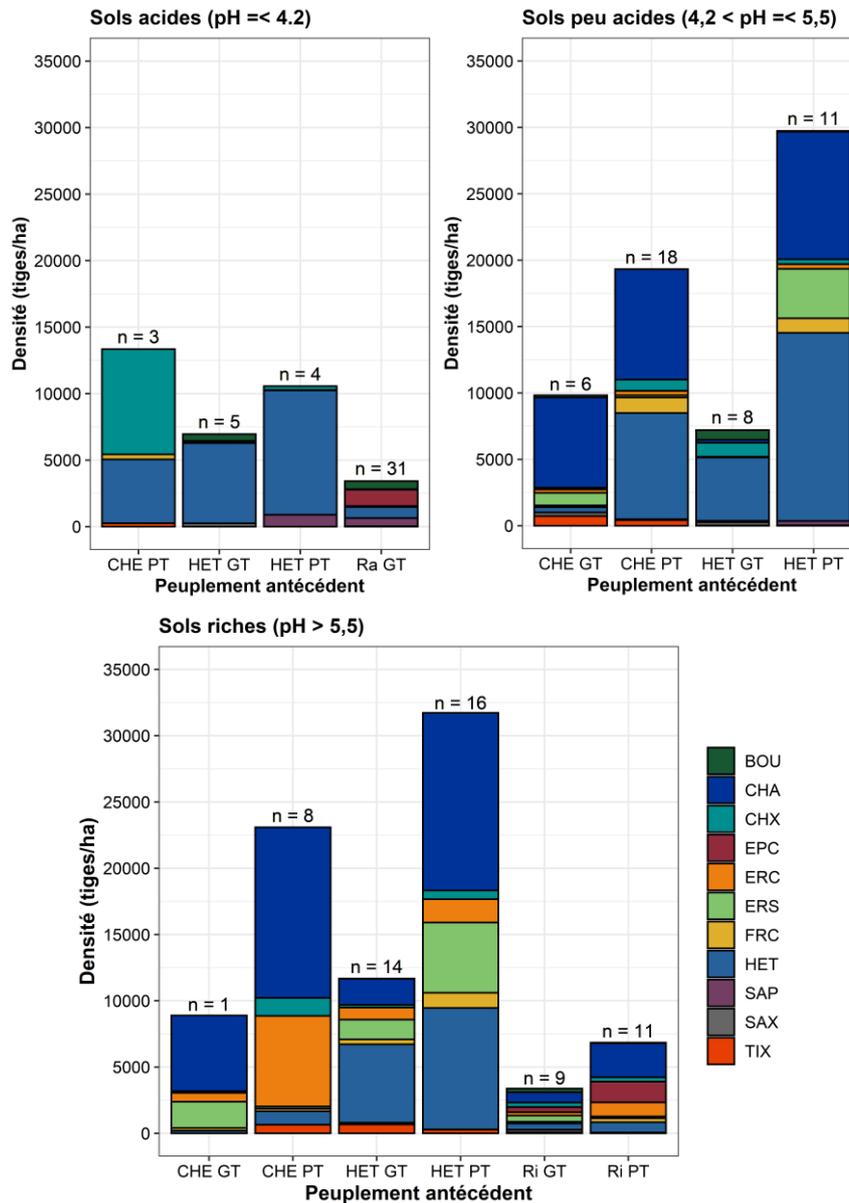
La composition en espèces de la régénération varie en fonction du temps et de la taille de la trouée (**Figure 17**). Dans les grandes trouées, la densité des essences estimée individuellement varie peu entre la campagne 1 et la campagne 2, sauf pour les chênes qui subissent une perte de densité. Entre 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 feuillu (CHE ou HET), le pH a une forte influence sur la composition. Sur sols riches ( $\text{pH} > 5,5$ ), 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 ( $\text{pH} \leq 4,2$ ). Les chênes quant à eux sont présents, bien que minoritaires, quel que soit le niveau d'acidité du sol. Mais les sols acides ( $\text{pH} \leq 4,2$ ) 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  $pH \leq 4,2$ . 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 ( $pH \leq 4,2$ ), 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 ( $4,2 < pH \leq 5,5$ ) 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.

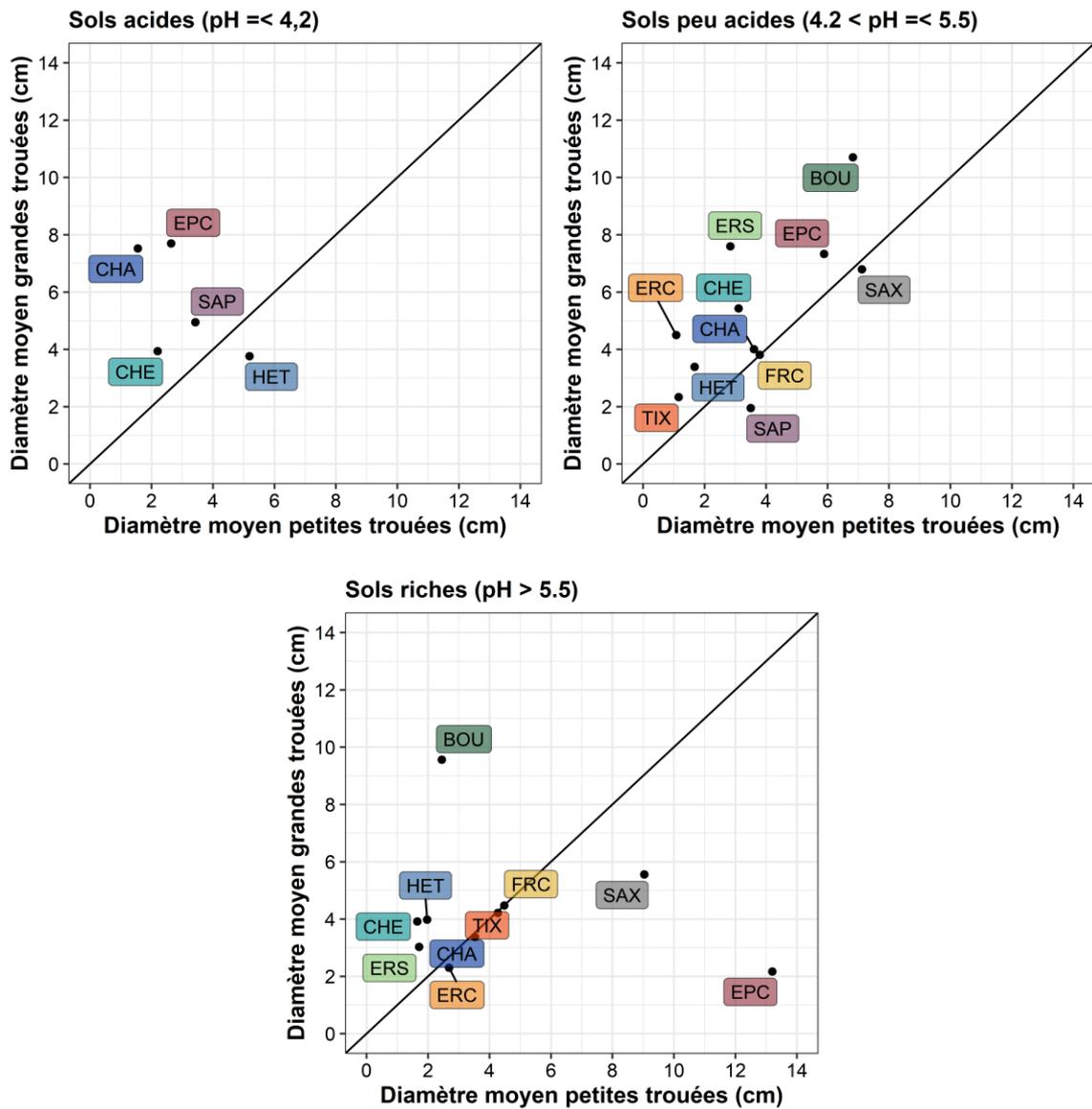


Figure 19 | Diamètre quadratique moyen par essence en fonction de la taille des trouées et du pH. Mêmes abréviations qu'à la Figure 17 pour les essences.

## 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<sup>-1</sup>, 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<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup> et 1790 tiges ha<sup>-1</sup>.

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<sup>-1</sup> 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 meilleur 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 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 nettoyage), 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.

<i>Abies alba</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Salix trianda</i>
<i>Abies grandis</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Pyrus cordata</i>	<i>Salix sp.</i>
<i>Acer campestre</i>	<i>Malus sylvestris</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Salix viminalis</i>
<i>Acer platanoides</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Quercus petraea</i>	<i>Sorbus aria</i>
<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Picea sitchensis</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>
<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Pinus nigra</i>	<i>Quercus sp.</i>	<i>Sorbus domestica</i>
<i>Betula alba</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Salix alba</i>	<i>Sorbus torminalis</i>
<i>Betula pendula</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Salix atrocinerea</i>	<i>Tilia cordata</i>
<i>Betula pubescens</i>	<i>Populus canescens</i>	<i>Salix aurita</i>	<i>Tilia platyphyllos</i>
<i>Carpinus betulus</i>	<i>Populus nigra</i>	<i>Salix caprea</i>	<i>Ulmus glabra</i>
<i>Castanea sativa</i>	<i>Populus tremula</i>	<i>Salix cinerea</i>	<i>Ulmus laevis</i>
<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Prunus avium</i>	<i>Salix fragilis</i>	<i>Ulmus minor</i>