



HAL
open science

Dynamique spontanée de régénération des peuplements du Nord-Est de la France au cours des 20 ans suivant la tempête de 1999

Lucie Dietz, Lisa Laurent, Eric Lacombe, Jean-Claude Gégout, Jean-Luc Dupouey, Catherine Collet

► To cite this version:

Lucie Dietz, Lisa Laurent, Eric Lacombe, Jean-Claude Gégout, Jean-Luc Dupouey, et al.. Dynamique spontanée de régénération des peuplements du Nord-Est de la France au cours des 20 ans suivant la tempête de 1999. *Revue forestière française*, 2023, 74, pp.481 - 494. 10.20870/revforfr.2023.7899 . hal-04400932

HAL Id: hal-04400932

<https://hal.science/hal-04400932>

Submitted on 17 Jan 2024

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

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



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Dynamique spontanée de régénération des peuplements du Nord-Est de la France au cours des 20 ans suivant la tempête de 1999

Lucie Dietz^{1*}, Lisa Laurent^{1,2}, Éric Lacombe¹, Jean-Claude Gégout¹, Jean-Luc Dupouey¹, Catherine Collet¹

1. Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR Silva, 54000, Nancy, France

2. INRAE, UR EFNO, 45290, Nogent-sur-Vernisson, France

*Auteur correspondant : lucie.dietz@gmail.com

ORCID : 0000-0001-8258-385X

Dynamique spontanée de régénération des peuplements du Nord-Est de la France au cours des 20 ans suivant la tempête de 1999

Suite au passage de la tempête Lothar en 1999, deux observatoires ont été mis en place dans le Nord-Est de la France pour caractériser la dynamique spontanée de recolonisation forestière et aider les gestionnaires dans leur choix d'itinéraire sylvicole. Nous présentons ici l'évolution de la composition dendrologique, de la densité et des diamètres des tiges sur 20 ans, en fonction de la taille de la trouée, de la composition du peuplement pré-tempête et de l'acidité du sol. La régénération naturelle ligneuse dans les trouées post-tempête est satisfaisante en densité et en diversité en essences 20 ans après la tempête, 87 % des sites ayant plus de 2 500 tiges/ha et la strate supérieure à 2 m comptant 4,4 espèces en moyenne sur 314 m². Les situations présentant une faible densité de tiges ont pu être identifiées trois ans après la tempête : ce sont d'anciens peuplements résineux, sur sol acide où une végétation concurrente s'est développée.

Spontaneous regeneration dynamics in the stands of northeastern France in the 20 years following the 1999 storm

Following the Lothar storm in 1999, two observatories were set up in the north-east of France to characterise the dynamic of spontaneous forest recolonisation and help managers choose silvicultural practices. The present article shows the evolution of the dendrological composition, density and diameter of the stems over 20 years, depending on the size of the gap caused by the storm, the composition of the stand before the storm, and soil acidity. Natural tree regeneration in the post-storm gaps was found satisfactory in species density and diversity 20 years after the storm: 87% of the sites had more than 2,500 stems ha⁻¹, and the > 2 m layer had 4.4 species on average on 314 m². The low-stem-density sites were identified three years after the storm: they were ancient softwood stands on acidic soil, where competing vegetation developed.

Messages clés :

- Des observatoires permettent de caractériser la régénération (post-tempête 1999).
- Vingt ans après, la diversité des essences est satisfaisante sauf sur sol acide après d'anciens peuplements résineux.

Mots clés : dynamique de végétation, régénération naturelle, tempête, Lothar, observatoire post-tempête

Highlights:

- Observatories have been used to characterise forest regeneration following the 1999 storm.
- Twenty years later, species diversity is satisfactory, except on acidic soils following former softwood stands.

Keywords: vegetation dynamics, natural regeneration, storm, Lothar, post-storm observatory

Citation de l'article : Dietz, L., Laurent, L., Lacombe, É., Gégout, J.-C., Dupouey, J.L., & Collet, C. (2023). Dynamique spontanée de régénération des peuplements du Nord-Est de la France au cours des 20 ans suivant la tempête de 1999. *Revue forestière française*, 74(4), 481-494. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2023.7899>



Licence Creative Commons
Attribution - 4.0 International (CC BY 4.0)

Les tempêtes de décembre 1999, Lothar et Martin, ont causé d'importants dégâts aux forêts françaises : 45 000 ha ont perdu plus de 50 % de leur couvert arboré, et 8,3 % du volume de bois sur pied a été abattu, soit 3,4 fois la récolte annuelle moyenne de bois (Pignard *et al.*, 2009). L'Aquitaine et la Lorraine sont les deux régions où les surfaces de chablis ont été les plus importantes, avec environ 11 800 ha et 68 000 ha de peuplement détruits à plus de 50 %, respectivement (Wencélius, 2002). 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 renouvellement simultané d'immenses surfaces forestières a représenté un enjeu pour les gestionnaires, confrontés à la question du choix des itinéraires à mettre en œuvre pour obtenir une régénération remplissant leurs objectifs écologiques, de reconstitution des habitats forestiers, et économiques, d'obtention d'un peuplement de qualité. Suite à la création accidentelle de trouées dans la canopée, plusieurs itinéraires sylvicoles sont envisageables : la régénération naturelle sans intervention (libre évolution), la régénération naturelle accompagnée de travaux sylvicoles plus ou moins intensifs, l'enrichissement ou la plantation en plein. Lors des tempêtes de 1999, la surface impactée était très importante et concomitante avec une insuffisance de moyens humains et financiers pour gérer ces surfaces. Ces difficultés ont conduit les gestionnaires à favoriser les régénérations naturelles et, après enlèvement des chablis, à y retarder les travaux (nettoisement, dégagement), laissant les dynamiques spontanées s'exprimer sur de plus longues périodes qu'habituellement. Cette option de gestion est intéressante lorsque des interventions systématiques ne sont pas nécessaires et qu'une priorisation des interventions entre les parcelles est faite. Mais les connaissances scientifiques et techniques sur la dynamique spontanée de la végétation forestière post-tempête sont actuellement insuffisantes pour garantir la pertinence de ce choix de gestion dans les peuplements en cours de reconstitution.

Dans les années 1990 et au début des années 2000, plusieurs études sont réalisées pour évaluer la dynamique de la régénération naturelle suite à des tempêtes, 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 ; Wohlgemuth, 2008 ; Kramer *et al.*, 2014). En France, des observations sont faites en Auvergne (36 placettes), dix-neuf ans après la tempête de 1982 (Gauberville, 2009), en Bretagne (84 placettes, homogènes du point de vue stationnel), treize ans après la tempête de 1987 (*ibid.*), et dans les Vosges du Nord (65 placettes dans une hêtraie-chênaie de 100 ha), entre trois et cinq ans après la tempête de 1999 (Degen, 2006). Ce dernier a observé une augmentation de la diversité ligneuse avec la taille des trouées, jusqu'à

50-60 ha. Un résultat commun à toutes ces études était la présence après quelques années d'une densité de régénération considérée comme suffisante dans la grande majorité des sites, avec de rares situations de blocage. En Auvergne, 88 % des placettes contenaient au moins 300 tiges d'avenir à l'hectare. Les essences objectif diminuaient en densité avec la distance aux semenciers ; à l'inverse, la densité des essences pionnières augmentaient. Toutes ces études soulignent l'intérêt qu'il y aurait à mieux connaître le peuplement antécédent et caractériser son rôle, d'échantillonner un plus large gradient environnemental et de faire un suivi à long terme.

Dans ce contexte, plusieurs observatoires de la dynamique spontanée après tempête sont installés en 2001 dans des forêts françaises impactées par les tempêtes de 1999 (Van Couwenberghe *et al.*, 2008). L'objectif de ces observatoires est d'obtenir des réponses robustes et différenciées dans l'espace biogéographique sur la dynamique spontanée de la végétation forestière, grâce à un réseau de placettes permanentes installées le long de gradients altitudinaux, de conditions édaphiques, de types de peuplements pré-tempête et de tailles de trouées. Les premiers résultats issus de ces observatoires, obtenus trois et cinq ans après les tempêtes, permettent de considérer la régénération comme acquise en termes de densité et de diversité dans deux tiers des sites, et donc dans la majorité des conditions environnementales étudiées. Des situations de blocages de la régénération sont identifiées, notamment dans les trouées d'anciennes plantations d'Épicéa sur plateau calcaire où une végétation compétitrice dense a pu se développer ; également dans les anciennes chênaies où le Hêtre et le Charme ont rapidement dominé la régénération du Chêne (Quiñones-Nadler *et al.*, 2005 ; Mengin, 2006). Néanmoins, à ce stade, les peuplements étaient encore en phase d'exclusion compétitive ; la forte compétition interspécifique ne permettait pas d'extrapoler les observations sur une longue période. Une analyse sur le plus long terme est nécessaire pour caractériser les trajectoires temporelles de la régénération post-tempête et les facteurs qui les influencent.

Notre étude est conduite dans 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*. Nous y caractérisons la dynamique de la composition en essences, de la densité et de la croissance de la régénération présente dans les trouées post-tempête deux décennies après que celles-ci se sont formées, en fonction de la taille de la trouée, de la composition du peuplement pré-tempête et de l'acidité du sol. D'un point de vue opérationnel, nous souhaitons identifier la fréquence et les causes d'éventuelles situations de blocage de la régénération, examiner si la densité de la régénération est suffisante au regard des

exigences du gestionnaire et déterminer si la croissance atteinte par les tiges dominantes est satisfaisante.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Sites d'étude

L'étude se base sur un réseau de 145 sites (figure 1, ci-dessous) provenant de la combinaison de deux observatoires installés dans la région Grand Est à la suite de la tempête Lothar de 1999 : l'observatoire des peuplements dévastés (OPD) et l'observatoire des peuplements mités (OPM). Ils se différencient par la proportion de dégâts induits par la tempête. L'OPD regroupe des sites localisés dans des trouées de plus de 2 ha ayant subi une perte de plus de

90 % du volume sur pied alors que l'OPM est constitué de plus petites trouées, de 80 m² à 1 ha, ayant subi une perte de 10 à 50 % de leur volume sur pied. La combinaison de ces deux observatoires permet d'analyser l'effet de la sévérité de la perturbation. Dans la suite de l'article, les « grandes trouées » sont issues de l'OPD et les « petites trouées » de l'OPM.

Un large gradient de conditions abiotiques, de types de peuplements pré-tempête et de sévérité de perturbation (Quiñones-Nadler *et al.*, 2005 ; Mengin, 2006) sont couverts par l'ensemble de ces trouées. L'échantillonnage cible des zones présentant des problèmes potentiels de régénération. Ce choix subjectif se base sur une enquête auprès des gestionnaires et, pour l'OPD, sur une prospection sur le terrain. Le tableau 1 (ci-dessous) présente la répartition des sites d'étude en fonction des variables explicatives.

Figure 1 | Carte des 145 sites échantillonnés en 2001 dans la région Grand Est

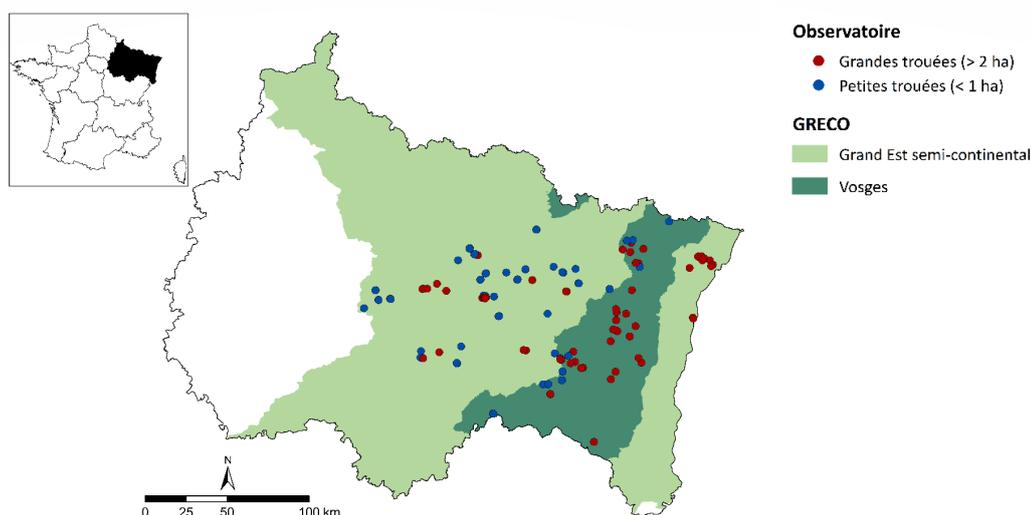


Tableau 1 | Nombre de sites d'étude par catégorie de variable étudiée

Acidité du sol	Peuplement pré-tempête											
	Chêne			Hêtre			Résineux introduits			Résineux autochtones		
	très acide	acide	neutre ou basique	très acide	acide	neutre ou basique	très acide	acide	neutre ou basique	très acide	acide	neutre ou basique
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	2	1	6	29	2	0

La classification des sols en 3 classes, très acides/acides/neutres ou basiques a été faite à partir du pH du sol mesuré dans l'horizon 0-5 cm. Les sols avec un pH > 5,5 sont classés en sols neutres ou basiques, les sols avec pH ≤ 4,2 en sols très acides et les sols ayant un pH intermédiaire en sols acides.

Les chablis et volis sont exploités dans tous les sites et aucune intervention ultérieure n'a eu lieu. Trois campagnes de mesures sont réalisées, en 2002-2003, 2005 et 2018-2019 pour les grandes trouées, et 2004-2005, 2009 et 2018-2019 pour les petites trouées. Dans la suite de l'article, les campagnes 2002-2004, 2005-2009 et 2018-2019 sont appelées « Campagne 1 », « Campagne 2 » et « Campagne 3 », respectivement.

Organisation des placettes au sein des trouées

Le schéma d'installation des placettes dans les trouées diffère entre les deux observatoires (figure 2, ci-dessous). Un point d'échantillonnage de l'OPD (un site) correspond à une zone carrée de 0,81 ha. Quatre placettes circulaires de 10 m de rayon y sont installées à 50 grades (gr), 150 gr, 250 gr et 350 gr par rapport au nord du centre de la zone. Au sein de chaque placette, trois placeaux de 2 m de rayon sont installés à 0 gr, 133 gr et 266 gr par rapport au nord du centre de la placette, soit un total de 12 placeaux par point d'échantillonnage. Dans l'OPM, où les trouées échantillonnées sont plus petites, le nombre de placettes installées dépend de la taille de la trouée. Dans chaque trouée, les arbres en bordure de la lisière de la forêt sont géolocalisés sur le terrain pour permettre de délimiter la trouée et de matérialiser son barycentre. Au niveau du barycentre, une placette circulaire de 10 m de rayon est installée (figure 2a, ci-dessous). Les placeaux de 2 m de rayon sont 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 trouée.

En 2018, une placette supplémentaire de 10 m de rayon est ajoutée à chaque site dans le peuplement non perturbé par la tempête le plus proche, dans l'objectif d'étudier, par comparaison, l'effet de la perturbation sur la dynamique de la composition et de la richesse en essences. Pour choisir la localisation de la placette sous peuplement non perturbé, la topographie, le type de peuplement et les conditions édaphiques sont contrôlés pour être les plus semblables possibles au site de trouée associé. Les placettes sous peuplement non perturbé sont installées au minimum à 30 m de la lisière, sous la canopée. Ainsi, 119 sites ont une placette de référence associée, sous peuplement non perturbé, et 26 sites sont sans placette de contrôle car l'ensemble des critères n'ont pas pu être réunis pour réaliser une comparaison fiable.

Mesures réalisées

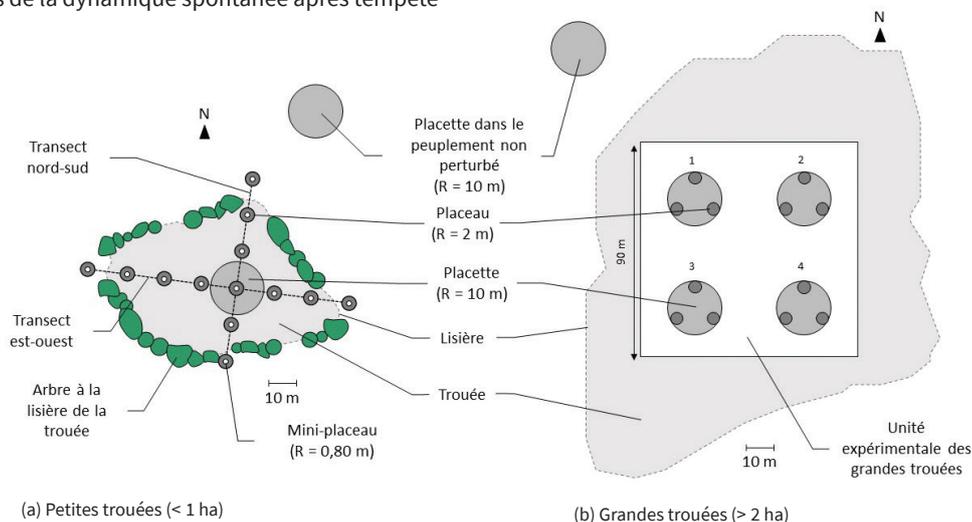
- **Inventaire des essences**

Un inventaire des essences présentes dans les sites est réalisé aux trois campagnes de mesures dans la placette de 10 m de rayon (figure 2, ci-dessous) et, en 2018, dans le peuplement non perturbé adjacent. Il s'agit d'un relevé exhaustif de toutes les espèces considérées comme étant des espèces d'arbres selon Becker *et al.* (1982), c'est-à-dire pouvant potentiellement dépasser la hauteur de 7 m. En 2018, les arbres de plus de 2 m de hauteur sont notés séparément.

- **Mesures dendrométriques sur les ligneux d'intérêt**

Le suivi de la régénération ligneuse concerne les tiges de franc pied et les cépées, chaque brin de cépée étant considéré comme une tige. Le dénombrement des tiges diffère en fonction de l'observatoire et la campagne de mesures. Dans le cas de l'OPD, l'inventaire des tiges ligneuses des

Figure 2 | Schéma d'installation des placettes et placeaux d'observation dans les petites (a) et grandes (b) trouées des observatoires de la dynamique spontanée après tempête



Encadré | Liste des 47 taxons d'intérêt sylvicole relevés

<i>Abies alba</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Pyrus cordata</i>	<i>Salix sp.</i>
<i>Abies grandis</i>	<i>Malus sylvestris</i>	<i>Quercus ilex</i>	<i>Salix viminalis</i>
<i>Acer campestre</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Quercus petraea</i>	<i>Sorbus aria</i>
<i>Acer platanoides</i>	<i>Picea sitchensis</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>
<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Pinus nigra</i>	<i>Quercus sp.</i>	<i>Sorbus domestica</i>
<i>Alnus glutinosa</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>
<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	<i>Salix triandra</i>	

essences d'intérêt sylvicole (encadré ci-dessus) est réalisé dans les douze placeaux pour les trois campagnes de mesures. Dans le cas de l'OPM, l'inventaire des tiges ligneuses d'essences d'intérêt est 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 de la deuxième campagne de mesures. Lors de la troisième campagne, les tiges sont inventoriées dans les placeaux de 2 m de rayon indépendamment de leur hauteur.

Lors de la troisième campagne de mesures, le diamètre à 1,30 m de hauteur est mesuré pour toutes les tiges dépassant cette hauteur lors de la mesure. Les arbres avec un diamètre supérieur à 20 cm sont considérés comme étant préexistants à la tempête et ne sont pas inclus dans les analyses ultérieures.

• Caractérisation pédologique

Lors de l'installation, au centre de chaque site d'étude, une fosse pédologique est creusée et le sol décrit. L'horizon 0-5 cm est prélevé en dessous de la litière pour réaliser la mesure du pH_{eau} en laboratoire selon le protocole NF ISO 10390.

Méthodes

• Analyses

La richesse spécifique des plantes ligneuses est estimée dans chaque site à partir de l'inventaire des essences présentes dans les placettes de 10 m de rayon, en comptant le nombre d'essences inventoriées, pour les trois campagnes de mesures, et dans la placette sous peuplement non perturbé pour la troisième campagne de mesures. Cette estimation est réalisée pour les 119 sites qui ont une placette de référence sous peuplement non perturbé pour

permettre une comparaison entre trouée et peuplement non perturbé. La moyenne arithmétique des richesses est calculée séparément par classe de taille de trouée à chacune des trois campagnes de mesures, toutes strates confondues et, en 2018, pour la strate supérieure à 2 m de hauteur, dans les trouées et les sites adjacents.

La densité des tiges (de franc pied ou de cépées) est estimée pour les 145 sites en rapportant le nombre de tiges à la surface totale échantillonnée dans chaque site, comprenant 12 placeaux soit 151,2 m² au total dans les grandes trouées et l'ensemble des placeaux échantillonnés pour les petites trouées, soit une surface totale variant de 126 m² à 340,2 m² selon les sites.

Une densité supérieure au seuil de 2 500 tiges/ha est considérée comme satisfaisante pour la gestion. Ce seuil a été choisi en fonction des caractéristiques de la trouée et des essences souhaitées pour caractériser un degré d'avancement de la régénération vingt ans après l'ouverture du couvert. Cette approche ne prend pas en compte la composition ou la qualité morphologique des tiges inventoriées. Ces deux critères, cruciaux pour le sylviculteur pour évaluer la réussite de la régénération naturelle post-tempête, sont pris en compte dans une étude compagne (Laurent *et al.*, 2021) menée sur le même jeu de données.

La moyenne arithmétique des diamètres des tiges en 2018 est calculée par site et par essence. Ces valeurs moyennes par site sont ensuite moyennées pour le réseau des grandes trouées et pour celui des petites trouées.

• Comparaison des réseaux

Notre étude est conduite sur deux observatoires dont les modes d'échantillonnage et les protocoles de mesures diffèrent en partie. Nous avons souhaité en com-

parer 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 implique un gradient d'acidité du sol plus réduit, avec peu de petites trouées sur sol très acide par rapport au réseau des grandes trouées (tableau 1, p. 483). Le rôle de la sévérité de la perturbation n'a pas non plus pu être étudié pour les trouées avec un peuplement pré-tempête composé de résineux autochtones (Sapin pectiné ou Épicéa situés en montagne) car toutes les petites trouées, toujours en raison de leur localisation en basse altitude, ont un peuplement pré-tempête de feuillus autochtones ou résineux introduits (Épicéa, Douglas ou Pin sylvestre).

RÉSULTATS

Dynamique de la densité de régénération

Les densités moyennes de la régénération dans les grandes trouées sont de 11 900, 11 900 et 6 900 tiges/ha (toutes les densités sont arrondies à la centaine de tiges/ha la plus proche) pour la première, deuxième et troisième campagne respectivement (figure 3, ci-dessous). Pour les petites trouées, les densités moyennes sont de 59 800, 116 900 et 24 000 tiges/ha pour les mêmes campagnes, respectivement. 115 sites sont restés au-dessus du seuil de 2 500 tiges/ha entre les campagnes 1 et 3 (figure 4, ci-dessous). À l'inverse, douze sites sont restés en dessous du seuil entre les deux campagnes de mesures. Onze sites sont passés au-dessus du seuil en 2018, et sept sites sont passés en dessous du seuil en 2018. Ainsi, en 2018, 13 % des sites ont une densité de tiges inférieure au seuil de 2 500 tiges/ha.

Figure 3 | Dynamique temporelle de la densité moyenne de la régénération, par observatoire

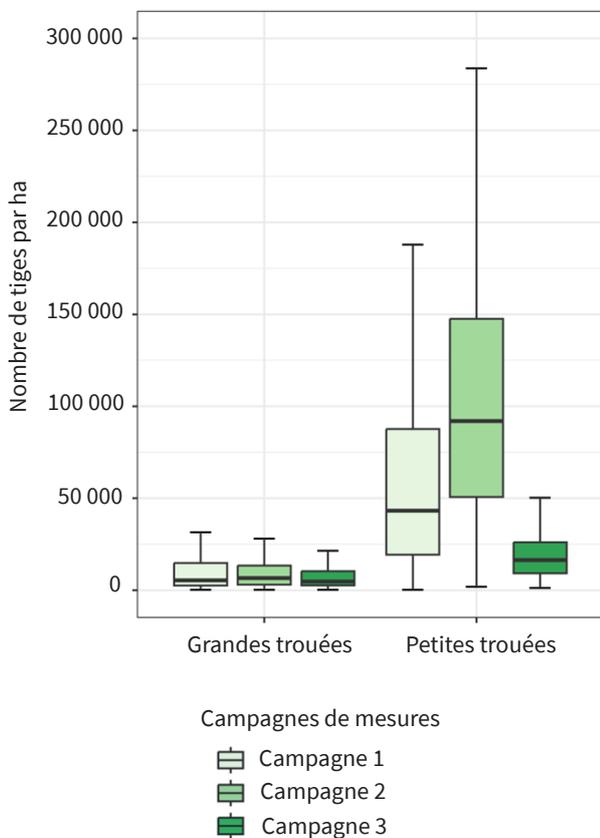


Figure 4 | Nombre de sites supérieurs ou inférieurs au seuil de 2 500 tiges par ha entre 2002 et 2018

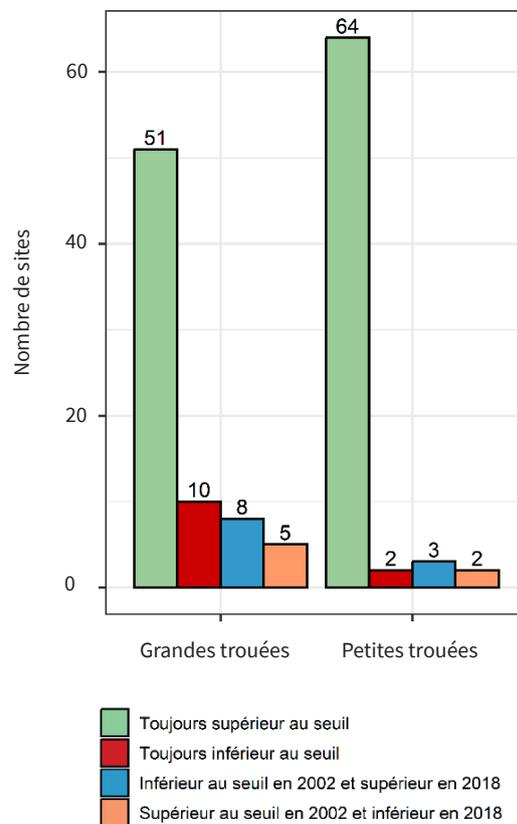
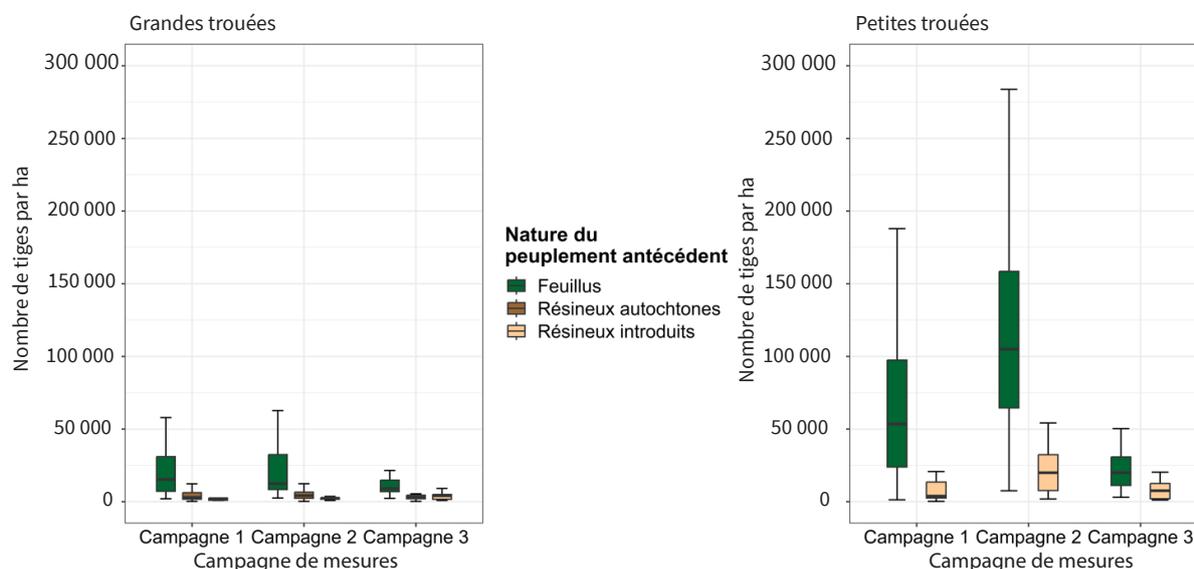


Figure 5 | Dynamique temporelle de la densité moyenne des arbres par hectare en fonction de la composition du peuplement antécédent et de la taille de trouée



La densité de la régénération post-tempête sous antécédent résineux est plus faible que sous antécédent feuillus dans les grandes et dans les petites trouées (figure 5, ci-dessus). 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. Dans la première campagne, dix sites avec un peuplement pré-tempête de résineux autochtones sont en dessous du seuil des 2 500 tiges/ha, ce nombre baisse dans la deuxième campagne mais augmente à nouveau dans la troisième campagne, avec neuf et onze sites en dessous du seuil respectivement (tableau 2, ci-dessous). La même tendance est observable pour les sites avec un peuplement pré-tempête de résineux introduits, avec respectivement neuf, six et sept sites sous le seuil des 2 500 tiges/ha dans les campagnes 1, 2 et 3. Quatre sites avec un peuplement pré-tempête feuillus sont en des-

sous du seuil des 2 500 tiges/ha en 2002-2004 et trois sont au-dessus du seuil à la troisième campagne de mesures, en 2018-2019.

Dynamique de la richesse en essences

La richesse des essences (mesurée sur 314 m²) dans les grandes trouées est de 4,8, 5,4 et 5,8 pour respectivement les première, deuxième et troisième campagnes (tableau 3, p. 488). Pour les petites trouées, la richesse spécifique est de 4,9, 6,2 et 6,1 pour les mêmes campagnes. L'augmentation de la richesse ne se fait pas à la même période selon la taille de la trouée. Pour les petites trouées, la richesse spécifique augmente significativement entre la première et la deuxième campagne, alors que, pour les grandes trouées, l'augmentation significative se fait entre la deuxième et la troisième campagne de mesures, avec le passage d'une même valeur, autour de 5,5 essences.

Tableau 2 | Nombre de sites d'étude en dessous du seuil des 2 500 tiges/ha en fonction de la campagne de mesures, de la taille de trouée et de la composition du peuplement pré-tempête

	Grandes trouées			Petites trouées		
	Feuillus	Résineux autochtones	Résineux introduits	Feuillus	Résineux autochtones	Résineux introduits
Nombre total de sites	34	31	9	60	0	11
Campagne 1	2	10	6	2	-	3
Campagne 2	0	8	5	0	-	1
Campagne 3	1	11	3	0	-	4

Tableau 3 | Richesse dendrologique moyenne dans les placettes 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 pour les 119 sites qui ont une placette de contrôle dans un peuplement non perturbé adjacent.

	Trouées			Forêt non perturbée
	Campagne 1	Campagne 2	Campagne 3	Campagne 3
Toutes strates confondues				
Petites trouées (n = 70)	4,9 ^a	6,2^b	6,1 ^b	6,8 ^b
Grandes trouées (n = 49)	4,8 ^A	5,4^A	5,8 ^B	5,6 ^B
Strate > 2 m				
Petites trouées (n = 70)			4,3 ^a	3 ^b
Grandes trouées (n = 49)			4,5 ^A	3,1 ^B

Une analyse de variance a été réalisée pour comparer la richesse spécifique aux trois campagnes, séparément pour chaque taille de trouée et chaque strate. Dans une ligne du tableau, les valeurs ayant une lettre en commun (minuscules pour les petites trouées et majuscules pour les grandes trouées) ne sont pas significativement différentes. Dans un second test, la richesse spécifique des petites et grandes trouées a été comparée, par campagne. La seule différence significative est en gras.

En 2018, la richesse spécifique des trouées est équivalente à celle des forêts non perturbées, indépendamment de la taille de la trouée. Mais, dans la strate supérieure à 2 m, la richesse spécifique des trouées est significativement supérieure à celle des peuplements non perturbés associés, avec respectivement une richesse spécifique de 4,5 et 3,1 essences pour les paires grande trouée — peuplement non perturbé, et de 4,3 et 3,0 essences pour les paires petite trouée — peuplement non perturbé.

Dynamique de la composition de la régénération

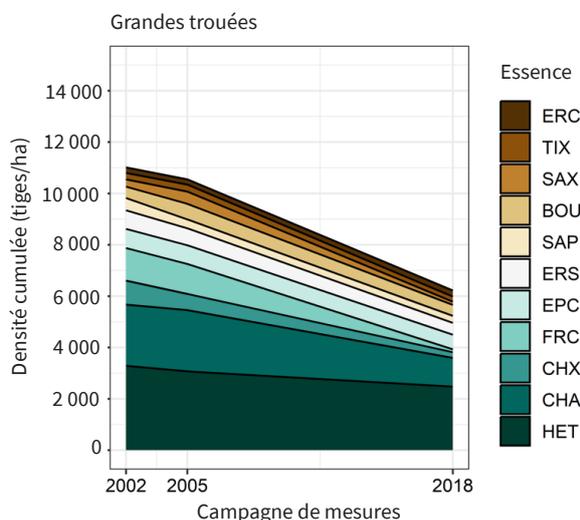
La composition en essences de la régénération varie en fonction du temps et de la taille de la trouée (figure 6, ci-contre et figure 7, p. 489). Dans les grandes trouées, quelle que soit l'essence, la densité varie peu entre les campagnes 1 et 2, sauf pour les Chênes qui subissent une perte de densité. 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 abondantes trois ans après la création de la trouée. Ce ne sont pas les essences héliophiles qui sont les plus denses en campagne 1, lorsque l'ouverture du couvert arboré est la plus grande. 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 essences pionnières (Bouleaux, Saules) sont presque complètement absentes à toutes les campagnes de mesures (figure 7, p. 489).

La plupart des essences présentes (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).

Figure 6 | Dynamique temporelle des densités cumulées en fonction de l'essence dans les grandes trouées

Abréviations selon l'ordre d'apparition dans la légende : Érable champêtre, Tilleuls (à petites et à grandes feuilles regroupés), Saules (toutes espèces regroupées), Bouleaux (verruqueux et pubescent regroupés), Sapin, Érable sycomore, Épicéa, Frêne commun, Chênes (sessile et pédonculé regroupés), Charme, Hêtre.



Les Chênes régressent fortement en 2018 dans les petites trouées (1 000 tiges/ha) alors qu'ils représentaient la deuxième essence en densité à la première campagne (15 000 tiges/ha). 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.

La figure 8 (ci-dessous) permet de comparer la composition et la densité deux décennies après la tempête en fonction du peuplement pré-tempête et de l'acidité du sol. Dans les trouées à antécédent feuillu, l'acidité du sol exerce une forte influence sur la composition. Le Hêtre et le Charme dominant quel que soit le pH, mais la diversité en essences est plus importante à pH supérieur à 4,2, permettant le développement d'essences comme l'Érable sycomore ou l'Érable champêtre dans les petites trouées. Les Chênes sont présents, bien que minoritaires, quel que soit le niveau d'acidité du sol. Ce sont dans les petites trouées anciennement composées de feuillus qu'ils présentent une densité de tiges plus élevée. Dans les grandes trouées à antécédent résineux autochtone, le Bouleau, l'Épicéa, le Sapin et le Hêtre sont les quatre essences les plus denses vingt ans après ouverture. Les essences résineuses, notamment le Sapin, ne sont présentes dans la régénération que lorsque le pH est inférieur à 4,2. Enfin, dans les trouées où il y avait précédemment une plantation de résineux introduits, la diversité en essences dépend également du pH.

Figure 7 | Dynamique temporelle des densités cumulées en fonction de l'essence dans les petites trouées
Mêmes abréviations qu'à la figure 6 pour les essences.

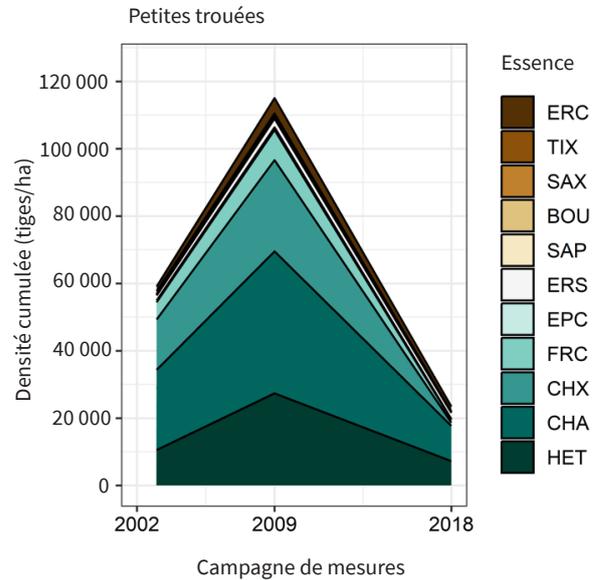
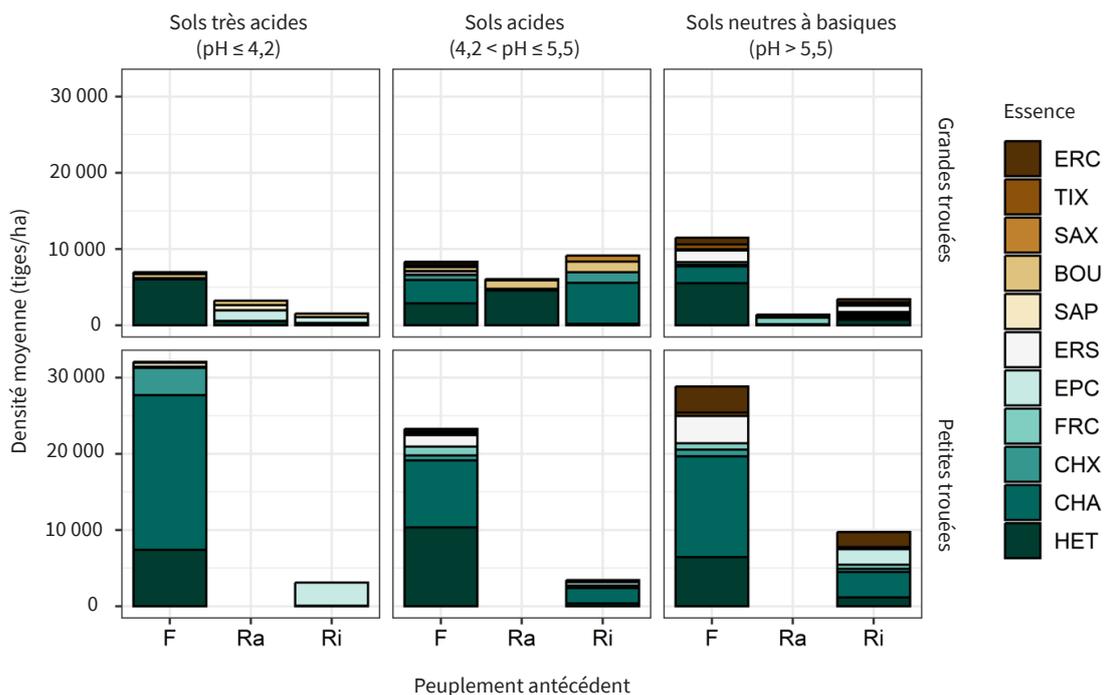


Figure 8 | Densités cumulées par essences en 2018 en fonction du peuplement antécédent, de l'acidité du sol et de la taille de trouée
Mêmes abréviations qu'à la figure 6 pour les essences. F : feuillus, Ra : résineux autochtones et Ri : résineux introduits.



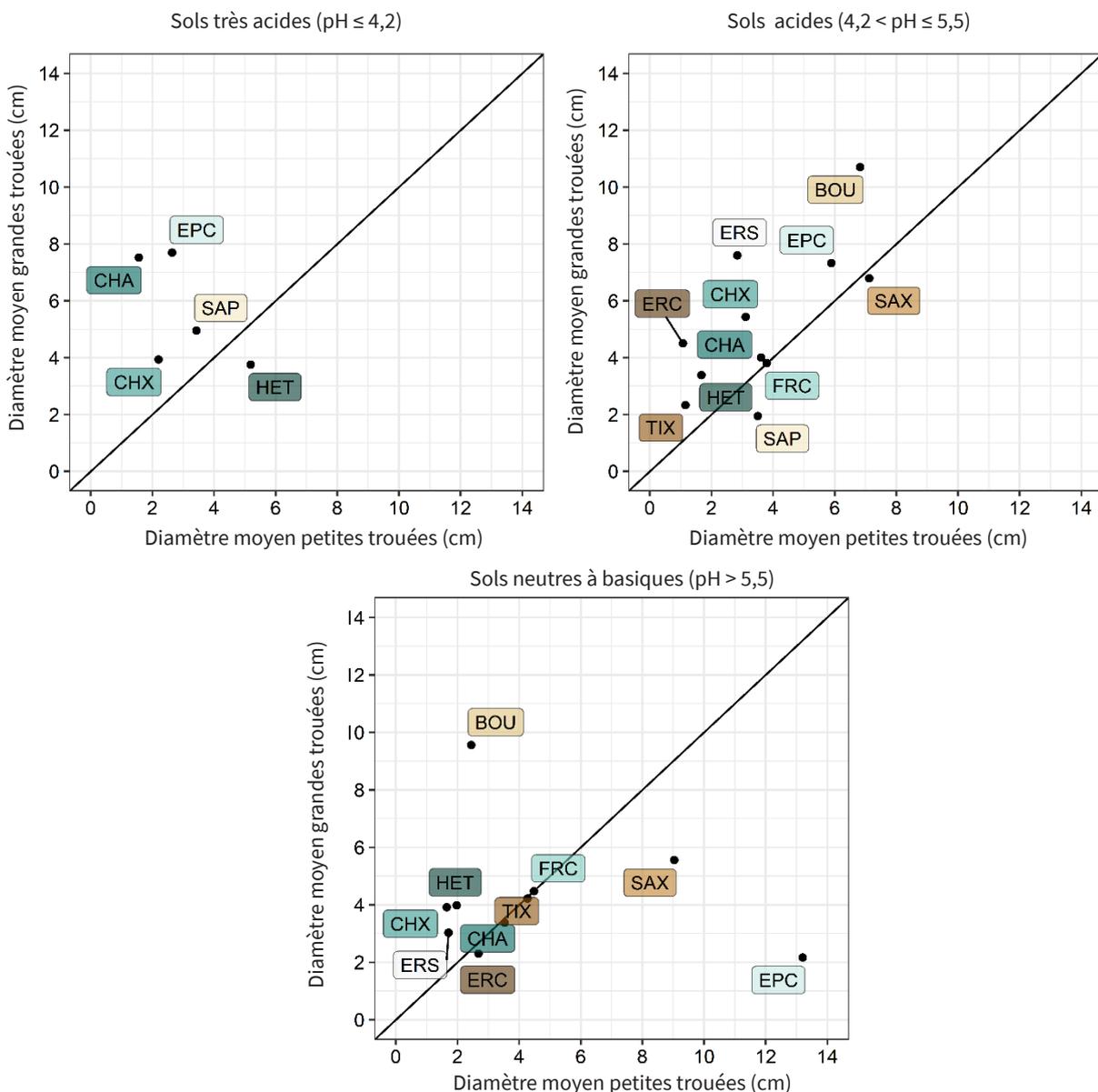
Sur sols très acides, la régénération est composée quasi exclusivement d'Épicéa alors que, sur sols neutres à basiques, la diversité est plus importante, avec toutefois une dominance du Charme.

Diamètre des tiges 20 ans après ouverture

Le diamètre moyen des tiges est plus élevé dans les grandes trouées que 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'essence et de la taille de la trouée, en interaction avec

l'acidité du sol (figure 9, ci-dessous). Sur sols très acides ($\text{pH} \leq 4,2$), toutes les essences, excepté le Hêtre, ont un diamètre moyen plus élevé dans les grandes trouées. Cette tendance est également observable sur sols acides ($4,2 < \text{pH} \leq 5,5$) pour toutes les essences, excepté le Sapin et les Saules. C'est particulièrement notable pour les essences héliophiles comme les Bouleaux ou l'Érable sycomore. Sur les sols à pH supérieur à 5,5, le Charme, le Frêne, l'Érable champêtre, les Tilleuls, les Saules et l'Épicéa ont un diamètre moyen dans les grandes trouées égal ou inférieur à celui qu'ils ont en moyenne dans les petites trouées. Seul le Bouleau a un diamètre moyen largement

Figure 9 | Diamètre moyen par essence en fonction de la taille des trouées et de l'acidité du sol en 2018
Mêmes abréviations qu'à la figure 6 pour les essences.



supérieur dans les grandes trouées en comparaison avec les petites trouées.

DISCUSSION

Une densité de régénération naturelle post-tempête globalement satisfaisante

Globalement, la régénération obtenue vingt ans après ouverture du couvert est satisfaisante d'un point de vue sylvicole, en termes de densité et de richesse en essences. La grande majorité des sites (87 %) ont une densité supérieure à 2 500 tiges/ha, avec en moyenne près de 4,4 essences différentes dans la strate supérieure à 2 m. Ce résultat est d'autant plus remarquable que, dans les grandes trouées, les sites avaient été sélectionnés par les gestionnaires locaux dans des zones posant potentiellement des problèmes de régénération post-tempête.

Bien que la disponibilité en lumière soit plus forte dans les grandes trouées, nous y observons pendant les vingt années suivant la perturbation une densité de régénération quatre à dix fois moins élevée que dans les petites trouées. Cette différence peut s'expliquer par plusieurs facteurs. Tout d'abord le choix initial des sites, les grandes trouées ayant été sélectionnées pour leur faible régénération préexistante. La capacité de dispersion des essences peut également être un frein à la recolonisation des espaces : la distance aux semenciers potentiels étant plus importante dans les grandes trouées, elle peut entraîner une diminution de la densité avec l'augmentation de la distance à la lisière (Degen, 2006 ; Gauberville, 2009). Des mesures complémentaires (non présentées ici) ont montré un couvert plus important des espèces compétitrices herbacées ou ligneuses (*Rubus fruticosus*, *Rubus idaeus* ou *Pteridium aquilinum*), créant potentiellement un blocage à l'installation ou au développement de la régénération (Gaudio *et al.*, 2008, 2009 ; Wohlgemuth *et al.*, 2002). Enfin, nous avons observé que la composition du peuplement pré-tempête induit des variations de densité. Les peuplements résineux sont souvent denses et relativement fermés, freinant le développement de la régénération dans le sous-étage. Après ouverture du couvert, avec peu de semis préexistants, des espèces compétitrices comme *Rubus fruticosus* et *Rubus idaeus* sont souvent présentes dans la banque de graines et peuvent rapidement coloniser le milieu (Augusto *et al.*, 2001).

Les grandes trouées se trouvant sous le seuil de 2 500 tiges/ha en 2018 présentent des caractéristiques communes : ce sont généralement d'anciens peuplements résineux situés sur sols très acides (pH < 4,5). Une végétation compétitrice forte s'y est développée, avec notamment *Rubus fruticosus*, *Rubus idaeus* et *Pteridium aquilinum*,

presque systématiquement présentes. Dans les rares sites problématiques sur sols faiblement acides (pH > 6), une abondante végétation ligneuse s'est développée au-delà de 2 m de hauteur, avec notamment *Corylus avellana*, *Crataegus laevigata*, *Crataegus monogyna* et *Prunus spinosa*. Le même constat est réalisable pour une des quatre petites trouées en dessous du seuil des 2 500 tiges/ha en 2018. Il s'agit d'une trouée sur un sol à pH faiblement acide (pH = 5,6) où une végétation compétitrice ligneuse s'est développée. En ce qui concerne les trois autres petites trouées, tout comme le dernier site des grandes trouées, ce schéma n'est pas applicable car ce sont des trouées sur sols acides (pH variant entre 4,3 et 4,9). Elles ont d'ailleurs des densités relativement proches du seuil, 2 100, 1 900, 1 800 et 2 300 tiges/ha.

La majorité (douze sur les dix-neuf) des sites se trouvant en dessous du seuil des 2 500 tiges/ha en 2018, dans les petites ou grandes trouées, sont identifiés dès 2002-2004 comme présentant une faible densité de régénération. Un diagnostic précoce est donc possible : bien que peu performant, il permet d'identifier les trouées qui ont un risque plus important d'avoir une régénération spontanée qui s'avère insuffisante après vingt ans. 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'augmenter les chances d'obtenir une densité de régénération suffisante. Néanmoins, nous observons également que 11 sites sur 23 passent au-dessus de la barre des 2 500 tiges/ha entre la première et la troisième campagne, ce qui suggère qu'une intervention aurait été inutile pour assurer le seuil de 2 500 tiges/ha dans 48 % des cas détectés à la suite d'un diagnostic précoce trois ans après la tempête.

Une richesse spécifique globale stable mais des dynamiques par essence variables

L'ouverture du couvert est une perturbation du milieu qui, généralement, a pour conséquence l'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 essences est plus élevée dans les trouées (richesse = 4,4) que dans les peuplements non perturbés (richesse = 3,0). Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce résultat : la première met en avant l'effet de la lumière, permettant un recrutement plus large d'espèces ligneuses 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 par le gestionnaire forestier dans les peuplements fermés de référence. Ces peuplements étant gérés, il peut y avoir un effet négatif des interventions sylvicoles sur la richesse spécifique en essences par la sélection d'essences objectif pour le peuplement.

En considérant l'ensemble des strates verticales, le nombre moyen d'essences n'est pas significativement différent entre les trouées et les peuplements non perturbés, avec une richesse spécifique de 5,9 et 6,2 respectivement. Nous constatons que le nombre total d'essences continue d'augmenter dans les trouées jusqu'à la troisième campagne, vingt ans après la tempête, indiquant que la colonisation par de nouvelles essences est un phénomène relativement lent. Ceci pourrait expliquer l'absence de différence entre trouée et témoin pour le nombre total d'essences en 2018.

La composition en essences n'évolue pas ou peu en vingt ans, les principales essences sont présentes dès la première campagne et se maintiennent dans le temps. En revanche, nous observons des valeurs de densité 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, qui se distinguent par leur capacité à se régénérer densément sous couvert fermé (Ligot *et al.*, 2013 ; Tinya *et al.*, 2020). Les semis préexistants des petites trouées ont donc probablement joué un rôle important dans la régénération post-tempête et nos résultats montrent qu'ils sont capables de se développer rapidement dans les trouées après ouverture du couvert, entraînant une compétition forte dès les jeunes stades de la régénération. La chalarose du frêne, apparue dans notre région d'étude entre 2008 et 2011, et à laquelle les jeunes plants sont plus sensibles (Husson *et al.*, 2016), a certainement accéléré la chute de densité de cette espèce entre la deuxième et la troisième campagne.

La composition de la régénération vingt 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 nette dans les trouées avec peuplement pré-tempête résineux, où la régénération qui se développe est en majorité composée d'essences feuillues (Laurent *et al.*, 2021). Elle s'observe également dans les trouées précédemment dominées par les Chênes, où le Charme et le Hêtre sont les plus denses vingt ans après ouverture, quel que soit le pH. Le Chêne persiste à forte densité uniquement dans les milieux très acides ($\text{pH} \leq 4,2$) mais, même dans ces milieux, il se trouve à des densités plus faibles que ses concurrents. Cette observation vient étayer l'hypothèse selon laquelle de nombreuses chênaies médio-européennes, en particulier sur sols à pH élevés, sont des facies de substitution anthropique de la hêtraie climacique.

Effet de la taille de la trouée et de l'acidité du sol 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 forte influence sur la croissance des jeunes arbres (Pacala *et al.*, 1994). Nos résultats montrent que les diamètres sont peu influencés par le niveau d'acidité du sol, contrairement à ce que l'on aurait pu attendre en raison de l'augmentation de densité des tiges avec le pH.

Les essences avec les diamètres les plus élevés sont le Bouleau, l'Érable sycomore, l'Épicéa et les Saules. Ce sont toutes des essences héliophiles qui sont capables de croître rapidement dès l'ouverture du peuplement (Pacala *et al.*, 1994). Vient ensuite le Chêne, qui, sur sols acides, neutres ou basiques et malgré sa faible densité, a un diamètre moyen supérieur aux autres essences, excepté les héliophiles. 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.*, 2018 ; Sardin *et al.*, 2011).

Implications pour la gestion

La taille des trouées va conditionner en partie les actions de gestion que l'on peut conseiller. Les situations préoccupantes (13 % de l'ensemble des sites) en termes de densité de régénération se trouvent surtout dans les grandes trouées et peuvent, pour partie, être identifiées dès les premiers stades de la régénération. Elles sont liées pour la plupart à la présence de certaines espèces herbacées, comme *Rubus fruticosus*, *Rubus idaeus*, et *Pteridium aquilinum*. Pour faciliter la régénération naturelle, il peut donc être utile, à la suite d'un diagnostic précoce (dans les trois à cinq ans après la tempête) dans les trouées de plus de 2 ha, d'envisager une intervention dans l'objectif de réduire cette compétition. Mais il faut rester prudent dans ces investissements : 11 des 23 sites (48 %) initialement sous la barre des 2 500 tiges/ha, en 2002-2004, ne le sont plus en 2018. La prédictibilité du devenir de la densité de régénération en libre évolution n'est pas bonne trois à cinq ans après la tempête. Il serait également pertinent de mener une étude plus approfondie sur la pression exercée par le gibier et ainsi d'identifier un autre frein potentiel du développement de la régénération naturelle dans les trouées post-tempête.

En termes de composition en essences, nous observons un déclin progressif des Chênes, qui présentent 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, quelles que soient les conditions de milieu. Si le Chêne est une essence objectif, il est souhaitable de réaliser des interventions à différents stades de la régénération (dégagements ou nettoisements), pour réduire la compétition d'autres essences comme le Hêtre et le Charme. Avec la fermeture progressive du couvert, il est probable que les Chênes disparaissent de la plupart des trouées dans les décennies à venir. Néanmoins, le Chêne fait partie des plus grosses tiges vingt ans après ouverture, il devrait donc être possible de le maintenir dans un peuplement mélangé moyennant des interventions adéquates.

La densité des tiges et la composition ne sont pas, bien sûr, les seuls critères d'évaluation de la réussite de la régénération. Vingt ans après la tempête, il est intéressant de combiner cette analyse avec des critères de qualité des tiges pour pouvoir émettre un avis sur l'avenir des essences (Laurent *et al.*, 2021).

Notre étude a été conduite sur les vingt premières années de la dynamique spontanée de la régénération ligneuse, ce qui est relativement court à l'échelle des peuplements forestiers. Des questions restent en suspens sur leur évolution à plus long terme. Il serait donc souhaitable de pérenniser ces réseaux pour obtenir des données de référence sur la régénération naturelle des essences et des peuplements en auto-éclaircie, et ce, sur un large gradient environnemental. Les résultats obtenus au sein de ces réseaux de placettes permanentes en libre évolution pourront servir de référence dans les futurs travaux de comparaison économique de différents itinéraires sylvicoles mais également sur la dynamique des communautés végétales en libre évolution dans différents contextes pour évaluer les mesures de conservation de la biodiversité dans les peuplements gérés. ■

RÉFÉRENCES

- Augusto, L., Dupouey, J.-L., Picard, J.-F., & Ranger, J. (2001). Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecologica*, 22(2), 87-98. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(01\)01104-3](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(01)01104-3)
- Becker, M., Picard, J.-F., & Timbal, J. (1982). *Larousse des arbres, des arbustes et des arbrisseaux de l'Europe occidentale*. Paris : Larousse. 331 p.
- Birot, Y., Landmann, G., & Bonhème, I. (2009). *La forêt face aux tempêtes*. Versailles : Quæ. 433 p.
- Clinton, B.D., Boring, L.R., & Swank, W.T. (1994). Regeneration Patterns in Canopy Gaps of Mixed-Oak Forests of the Southern Appalachians: Influences of Topographic Position and Evergreen Understory. *American Midland Naturalist*, 132(2), 308. <https://doi.org/10.2307/2426587>
- Cowden, M.M., Hart, J.L., Schweitzer, C.J., & Dey, D.C. (2014). Effects of intermediate-scale wind disturbance on composition, structure, and succession in *Quercus* stands: Implications for natural disturbance-based silviculture. *Forest Ecology and Management*, 330, 240-251. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.003>
- Degen, T. (2006). *Dynamique initiale de la végétation herbacée et de la régénération ligneuse dans le cas de trouées, au sein d'une hêtraie (Luzulo-Fagetum)*. Thèse, Université Catholique de Louvain. 342 p.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., & Paulißen, D. (1992). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18, 1-248.
- Elliott, K.J., Hitchcock, S.L., & Krueger, L. (2002). Vegetation Response to Large Scale Disturbance in a Southern Appalachian Forest: Hurricane Opal and Salvage Logging. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 129(1), 48. <https://doi.org/10.2307/3088682>
- Gauberville, C. (2009). Successions forestières spontanées après tempête : Les cas de l'Auvergne (1982) et de la Bretagne (1987). In : *La forêt face aux tempêtes* (347-362). Versailles : Quæ.
- Gaudio, N., Balandier, P., & Marquier, A. (2008). Light-dependent development of two competitive species (*Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*) colonizing gaps in temperate forest. *Annals of Forest Science*, 65(1), 104-104. <https://doi.org/10.1051/forest:2007076>
- Gaudio, N., Balandier, P., Philippe, G., Dumas, Y., Jean, F., & Ginisty, C. (2009). Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on growth and morphology of *Pinus sylvestris* seedling. *Forest and Landscape Working Papers*, 35, 10-72. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0403-2>
- Husson, C., Dowkiw, A., Saintonge, F.-X., & Marçais, B. (2016). La chalarose du frêne en France. *Forêt-Entreprise*, (228), 10-13.
- Kramer, K., Brang, P., Bachofen, H., Bugmann, H., & Wohlge-muth, T. (2014). Site factors are more important than salvage logging for tree regeneration after wind disturbance in Central European forests. *Forest Ecology and Management*, 331, 116-128.
- Laurent, L., Lacombe, E., Collet, C., Dietz, L., Dupouey, J.-L., Gégout, J.-C., Gonin, P., & Boulanger, V. (2021). Observatoire des peuplements dévastés et mités après tempête (1999). 2-Éléments de diagnostic pour optimiser la reconstitution des peuplements sinistrés. *RenDez-Vous Techniques ONF*, (71-72), 11-16.
- Ligot, G., Balandier, P., Fayolle, A., Lejeune, P., & Claessens, H. (2013). Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. *Forest Ecology and Management*, 304, 391-398. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.050>
- Mengin, A. (2006). *Observatoire des peuplements mités. 1^{re} phase de mesures 2003-2006*. Rapport final. Nancy : ENGREF - Laboratoire d'étude des Ressources Forêt-Bois. 65 p.
- Niinemets, Ü., & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemis-

- phere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76(4), 521-547. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0521:TTS-DAW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTS-DAW]2.0.CO;2)
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Silander, J.A., & Kobe, R.K. (1994). Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(11), 2172-2183. <https://doi.org/10.1139/x94-280>
- Palmer, M.W., McAlister, S.D., Arévalo, J.R., & DeCoster, J.K. (2000). Changes in the understory during 14 years following catastrophic windthrow in two Minnesota forests. *Journal of Vegetation Science*, 11(6), 841-854.
- Pignard, G., Dupouey, J.L., Granier, A., & Morel, M. (2009). Impact des tempêtes de 1999 sur le bilan de carbone des forêts françaises. In : *La forêt face aux tempêtes* (143-151). Versailles : Quæ.
- Quiñones-Nadler, C., Lacombe, E., & Gégout, J.C. (2005). La régénération naturelle dans les peuplements dévastés par la tempête de 1999 dans le quart Nord-Est de la France. *Revue forestière française*, 57(3), 289-310.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., & Gauberville, C. (2018). *Flore forestière française : Guide écologique illustré*. Tome 1 : Plaines et collines. Paris : CNPF-IDF. 2464 p.
- Sardin, T., Legay, M., Bock, J., & Conrard, F. (2011). *Hêtraies continentales* (Vol. 1), Guide des sylvicultures. ONF. 55 p.
- Schönenberger, W. (2002). Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: The first ten years after the 1990 storm Vivian. *For. Snow Landsc. Res.*, 77(1/2), 61-80.
- Schumann, M.E., White, A.S., & Witham, J.W. (2003). The effects of harvest-created gaps on plant species diversity, composition, and abundance in a Maine oak-pine forest. *Forest Ecology and Management*, 176(1-3), 543-561. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00233-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00233-5)
- Tinya, F., Kovács, B., Aszalós, R., Tóth, B., Csépanyi, P., Németh, C., & Ódor, P. (2020). Initial regeneration success of tree species after different forestry treatments in a sessile oak-hornbeam forest. *Forest Ecology and Management*, 459, 117810. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117810>
- Van Couwenberghe, R., Lacombe, E., Gonin, P., & Mengin, A. (2008). Les Observatoires de dynamiques naturelles après tempête. *Forêt-Entreprise*, (183).
- Wencélius, F. (2002). Tempêtes de décembre 1999 : évaluation des dégâts forestiers par l'Inventaire forestier national. *Revue forestière française*, 54(spécial « Après les tempêtes... »), 20-29.
- Wohlgemuth, T. (2008). Évolution de la régénération et de la végétation dans les peuplements touchés par les tempêtes en Suisse. *Forêt-Entreprise*, (183), 37-40.
- Wohlgemuth, T., Kull, P., & Wüthrich, H. (2002). Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. *For. Snow Landsc. Res.*, 77(1/2), 17-47.