Changements climatiques et herbivorie : influence sur la régénération et le potentiel d'avenir des forêts mélangées

Marianne Bernard

▶ **To cite this version:**

Marianne Bernard. Changements climatiques et herbivorie : influence sur la régénération et le potentiel d'avenir des forêts mélangées. Biologie végétale. Université Montpellier, 2018. Français. NNT : 2018MONTG052 . tel-02010545

HAL Id: tel-02010545
https://theses.hal.science/tel-02010545

Submitted on 7 Feb 2019

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.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Ecologie Fonctionnelle

École doctorale GAÏA

Unité de recherche CEFE – CNRS Montpellier

Changement climatique et herbivorie : influence sur la régénération et le potentiel d'avenir des forêts mélangées

Présentée par Marianne BERNARD
Le 19 octobre 2018

Sous la direction de Sonia SAÏD,
Vincent BOULANGER et Xavier MORIN

Devant le jury composé de

Dr Jean-Louis MARTIN, CEFE – CNRS, Montpellier	Examinateur
Dr Thomas CORDONNIER, IRSTEA, Grenoble	Examinateur
Dr Meriem FOURNIER, AgroParisTech, Nancy	Examinatrice
Dr Philippe BALANDIER, IRSTEA, Nogent-sur-Vernisson	Rapporteur
Dr Philippe CHOLER, LECA, Grenoble	Rapporteur
Dr Sonia SAÏD, ONCFS, Birieux	Directrice de thèse
Dr Vincent BOULANGER, ONF, Fontainebleau	Invité, co-encadrant
Dr Xavier MORIN, CEFE – CNRS, Montpellier	Invité, co-encadrant

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Remerciements

Je souhaite en premier lieu remercier les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail.

Mes pensées vont également vers mes encadrants : Sonia, merci pour ton enthousiasme, pour m'avoir fait confiance immédiatement, et accepté sans hésiter de prendre la direction de cette thèse. Vincent, merci pour tes conseils avisés, ta disponibilité à chaque fois que je t'ai sollicité, et surtout pour m'avoir proposé l'amorce de ce qui est devenu mon sujet de thèse. Enfin, merci à Xavier pour ta disponibilité également, et pour avoir accepté de te charger d'une deuxième doctorante et ainsi me permettre d'enrichir mon sujet, et de l'effectuer à tes côtés au CEFE, plus précisément dans l'équipe FORECAST.

FORECAST… Par où commencer ? Déjà un immense merci à toute l'équipe, pour votre bonne humeur, votre humour (quoique…), bref, votre présence, qui m'a rendu le quotidien si agréable même dans les moments de doute ! Merci pour tous ces moments partagés, au labo et en-dehors, qui resteront parmi mes meilleurs souvenirs de thèse !

Merci Marion pour avoir vécu cette expérience ensemble quasiment du début à la fin, le bureau au quotidien, le terrain, merci pour ton aide à chaque fois que j'en ai eu besoin, nos discussions, ta prévenance. Trois ans ensemble, dans le même bureau, avec le même encadrant, il fallait bien s'entendre : ça a été le cas, merci d'avoir toujours été là, d'avoir partagé ça avec moi !

Merci Daphné, ma voisine d'en face !! Ton humour, ton optimisme à toute épreuve, ta bonne humeur communicative, ta dérision, en toutes situations ! Merci d'avoir apporté ce vent de fraîcheur dans le bureau, merci pour nos fous rires ☺

Merci à Julie, notre Grigri ! Tu as été pour beaucoup dans la bonne ambiance de l'équipe, merci pour ton entrain à organiser des sorties ensemble ! Juliane, merci pour ton rire, ta générosité, tes talents cachés (ou pas) de maquilleuse qui ont presque fait disparaître mes cernes le jour J. Merci Iris pour nos discussions, tes conseils, ton écoute, notre amitié : j'attends de voir où nos parcours se re(re)croiseront la prochaine fois !

Cette fine équipe ne serait pas ce qu'elle est sans ses permanents ; merci aux JM, qui se reconnaîtront : merci au blasé-révolté hombre de las Canarias pour ton aide sur le terrain (qui allait bien au-delà du soutien moral, comme ne l'indiquent pas certaines photos d'un délateur que je ne nommerai pas), tes récits historiques (de l'oppidum au rabot, il faut le faire), ton insurrection permanente contre les absurdités de ce monde (dédicace à la SNCF) ! Merci aussi au blasé-résigné, dont la prose experte traduit si bien le néant métaphysique de la condition de chercheur à l'interface entre science et administration, et dont seul l'esprit caustique et la dérision salvatrice lui permet de supporter l'ubuesque absconsitude de la paperasserie électronique. Merci pour vos rires, aux timbres si différents et tous les deux si communicatifs ;)

Mer** au chef de FORECAST (à qui je laisse le soin de compléter le premier mot de la présente phrase), dont la gentillesse, la générosité et la bienveillance se dissimulent – à s'y méprendre – derrière un esprit que je qualifierais diplomatiquement de malicieux. Mer** pour m'avoir fait remarquer un jour qu'un vélo dans un bureau c'était bien encombrant, que mes fruits étaient pourris… Blague à part, difficile de retrouver un chef d'équipe comme toi – déjà la semaine, je ne parle même pas des samedis soirs[1] –, grâce à toi j'ai même le moyen de rebondir la bouclette qui se fane de vous avoir tous quittés.

Un grand merci à Xavier, au-delà du travail de thèse ça a été un vrai plaisir de te côtoyer dans l'équipe ou sur le terrain – ou en *escape game* mais en étant dans ton équipe, sinon c'est pas drôle. Merci pour ton écoute et ta compréhension quand parfois l'énergie n'était plus là.

Enfin merci à Jordane, Nafissa pour leur gentillesse, à Mickaël, à Soline, à Vanessa ; merci à Julien que j'ai pris un grand plaisir à encadrer ! Certainement une des meilleures expériences de mon doctorat. Je suis très contente et fière que ton stage débouche sur une thèse dans la continuité de la mienne, je ne doute pas que tu la mènes tambour battant. J'espère qu'elle t'apportera épanouissement et accomplissement personnel, et te souhaite le meilleur pour la suite.

Merci à Agathe pour ton soutien et nos rires ! Dernière ligne droite pour toi ! Et merci à Charlotte, je suis contente de t'avoir rencontrée et encore plus que cela traverse les années. Une pensée pour Maxime (et ton point de vue de cloche, ça rend tout de suite plus accessible), Daniel, et Thomas à qui je prédis (sans regarder les étoiles) un avenir brillant s'il est aussi bon chercheur que pâtissier. También muchas gracias a Sebastiá, te deseo el mejor para el final de tu doctorado… ¡y la seguida! Merci à toi aussi Swanni, j'espère à bientôt quel que soit le continent !

Je garde un souvenir ému de mon passage au CEFE, où j'ai fini par me sentir presque chez moi, comme en famille, grâce à vous tous.

Merci à mes amis, en particulier Alexane et Morgane venues de loin pour la soutenance. Also many thanks to my dear godmother Françoise.

Je remercie évidemment du fond du cœur ma famille, mes parents, mes sœurs, d'avoir toujours été derrière moi, m'avoir toujours soutenue et encouragée. J'espère que vous êtes fiers de ce parcours, je suis moi très fière d'avoir une famille en or comme vous et profite de cette occasion pour exprimer à quel point vous comptez pour moi.

Enfin, JB, merci pour ton amour et ta présence à mes côtés, ton écoute et ta patience. Merci de partager ma vie depuis toutes ces années.

[1] Oui c'est écrit petit pour sélectionner les vrais jeunes

Avant-propos

Le texte qui suit se compose d'une introduction générale puis d'une section « Matériels et méthodes » en français. Cette dernière rassemble les différents dispositifs et plans d'échantillonnage utilisé. Les analyses réalisées sont décrites précisément dans les chapitres correspondant à chaque étude.

Les chapitres qui suivent sont rédigés sous forme de manuscrits en anglais, dont un est publié, un est soumis et les autres sont en vue de l'être. Tous sont précédés d'un chapeau, en français, qui en résume le contexte, les questions ou hypothèses, ainsi que les principaux résultats et éléments de discussion. Ce document s'achève par une discussion générale, en français.

Les annexes sont classées par chapitre, leur numérotation est propre à chaque chapitre.

Table des matières

LISTE DES FIGURES ____ *11*

INTRODUCTION ____ *15*

Cadre général du sujet d'étude ____ **17**
Présentation du cœur de l'étude ____ 17
La forêt, un milieu aux multiples enjeux ____ 19
L'épineuse question de l'équilibre forêt – gibier ____ 21
Notion d'équilibre dans un écosystème ____ 23
De l'importance des interactions entre les composantes d'un système pour définir son équilibre ____ 24

Changement climatique ____ **26**
Méthodes d'étude ____ 26
Effets attendus sur les forêts ____ 29
Le cas du mélange hêtre, sapin, épicéa ____ 30
Forêts mélangées ____ 36

Ongulés ____ **39**
L'herbivorie, interaction plante – ongulés étudiée ____ 39
Dynamique des populations au cours du XX^{ème} siècle – Evolution actuelle des populations et projection 45

Questions de thèse et organisation du manuscrit ____ **51**

MATERIELS ET METHODES ____ *55*

CHAPITRE I-1. Etude de l'effet du mélange sur la régénération du sapin et du hêtre le long d'un gradient climatique ____ **58**
Objectif ____ 58
Dispositif et sites d'étude ____ 58
Mesures ____ 59
Données nécessaires à l'analyse ____ 61
Analyses ____ 63

CHAPITRE I-2. Etude de l'effet des cervidés sur la régénération du mélange sapin épicéa ____ **64**
Objectif ____ 64
Sites d'étude ____ 64
Dispositifs expérimentaux ____ 65
Mesures ____ 66
Analyse ____ 67

CHAPITRE II-1. Etude de l'effet de l'abroutissement par les cervidés et de la température sur des traits fonctionnels de semis de hêtre, sapin et épicéa ____ **68**
Objectif ____ 68
Sites d'étude et dispositifs expérimentaux ____ 68
Mesures ____ 69
Analyses ____ 72

CHAPITRE II-2. Etude de l'effet du climat sur l'abroutissement, et des effets relatifs du climat et de l'abroutissement sur la croissance de la régénération ____ **73**
Objectif ____ 73
Sites d'étude et dispositif expérimental ____ 73
Mesures ____ 73
Données supplémentaires nécessaires à l'analyse ____ 74

Analyse 75

CHAPITRE III Devenir d'une hêtraie-sapinière-pessière soumise à différents scénarios d'abroutissement et de changement climatique 76

Objectif 76
Le modèle Samsara2 76
Scénarios envisagés 77
Simulations 77
Analyse des résultats 77

CHAPITRE I-1 Does forest regeneration benefit from stand mixture? 81

Abstract 89

Introduction 91

Material and methods 94

Study sites and experimental design 94
Sampling protocol 96
Climatic data 97
Light measurement 98
Browsing pressure measurement 98
Statistical analyses 98

Results 101

Effect of mixture on the level of light reaching the ground 101
Current year's seedlings 103
Stand height structure 104
Diameter – Height allometry 104
Transition between size classes 105
Effect of browsing on saplings height 106

Discussion 106

Effect of mixture on light availability and current year's seedlings density 106
Effect of mixture on saplings allometry 107
Inter-annual variability of current year's seedlings density 108
No effect of Ispring on seedlings density nor on regeneration layer allometry 108
A glimpse on browsing 109

Conclusion 110

References 111

CHAPITRE I-2 Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase 119

Introduction 125

Materials and methods 126

Stand and site characteristics 126
Experimental design 126
Data collection 127
Data analysis 127

Results 129

Sapling density 129
Sapling height 129
Sapling diameter 129

Discussion 129
Effect of deer browsing on silver fir and Norway spruce saplings 129
Potential consequences of deer browsing of forest regeneration dynamics 131
Conclusion 132
References 132
CHAPITRE II-1 Both temperature and ungulate browsing increase silver fir shoots structural resistance in mixed forests ***137***
Abstract 145
Introduction 147
Material and Methods 149
Study area and experiment design 149
Data collection 151
Structural analysis 152
Chemical and morphological analysis 153
Data analysis 153
Results 154
Fencing experiment 154
Climatic gradient 157
Discussion 158
Investment in chemical and structural defense in response to browsing 158
Resource allocation in response to temperature 159
Combined effect of herbivory and temperature 160
Acknowledgments ***160***
References 161
CHAPITRE II-2 Are plant – ungulates interactions related to climate? ***167***
Abstract 173
Introduction 175
Materials and methods 178
Study sites, species and sampling 178
Climatic data 181
Estimation of an empirical index of ungulate pressure 181
Statistical analysis 181
Results 182
Effect of climate on browsing 182
Relative effects of mean spring temperature and browsing on sapling growth 184
Estimation of an empirical index of ungulate pressure 187
Discussion 187
Effect of climate on browsing 187
Relative effects of spring temperatures and browsing on sapling growth 189
Conclusion 191
References 192

CHAPITRE III Climatic and browsing pressures benefit to beech regeneration in Norway spruce silver fir – European beech mixed stands 199

Abstract 209

Introduction 211

Materials and methods 215
Model design 215
Stand initialization and growth 216
Climatic scenarios, browsing scenarios 217
Simulation experiments 221
Results analysis 221

Results 222
Relative effects of climate change and browsing on regeneration 222
Response of saplings density to climate change and browsing scenarios 224
Response of saplings height distribution to climate change and browsing 226
Response of mature stand to climate change and browsing within 100 years 228
Drought frequency threshold and influence of browsing 229

Discussion 231

References 235

DISCUSSION GENERALE 243

ET CONCLUSION 243

Rappel et discussion des principaux résultats 245
Intérêt d'associer des approches multiples 247
Difficultés et limites rencontrées 247
Besoins en termes de recherche 248
De l'imprévisibilité de l'évolution du mélange hêtre – sapin – épicéa 249

Perspectives en matière de gestion 253
Définir une cible commune : une première étape indispensable et délicate 253
Quels outils pour y parvenir ? 255
Les difficultés et besoins d'une telle gestion 257

Ouverture 259
Doit-on revenir à un état initial ? 259
Quel but poursuivre sinon ? 261

BIBLIOGRAPHIE 263

ANNEXES 285

CHAPITRE I-1 286

CHAPITRE I-2 293

CHAPITRE II-1 299

CHAPITRE II-2 301

CHAPITRE III 307

Résumé 321

Abstract 322

LISTE DES FIGURES

Figure 1	Succession d'étapes de la régénération forestière (illustrée sur le hêtre). En rouge sont reportées les modifications induites par le changement climatique, résumées à l'effet des sécheresses, en marron celle des ongulés ou de l'herbivorie	18
Figure 2	*La Mare*, Théodore Rousseau, vers 1840. Huile sur toile, 53 x 64 cm, inv. 868.1.71, Musée Fabre, Montpellier	20
Figure 3	Schéma conceptuel des trois déterminants-clefs des limites de distribution d'espèce	25
Figure 4	Evolution du taux de boisement en un siècle (Derrière et al., 2013)	29
Figure 5	Carte de distribution du sapin (a), de l'épicéa (b) et du hêtre (c) : aire de répartition européenne et fréquence d'occurrence observée lors de relevés de terrain (Mauri, 2016 ; Caudullo et al., 2010 ; Houston Durrant et al., 2016)	32
Figure 6	Récapitulatif des principaux effets identifiés du changement climatique sur le hêtre, le sapin et l'épicéa (adultes et régénération). En rouge figurent les diminutions de surface forestière favorable à chaque essence sur la période 2070 – 2100	35
Figure 7	Composition des forêts mélangées en France métropolitaine	37
Figure 8	Mélanges de hêtre avec sapin et épicéa (IGN, 2016)	37
Figure 9	Ruminants européens classés selon leur type alimentaire (espèces domestiques en blanc). Les espèces les plus à droite sont les plus adaptées à la digestion de parois cellulaires et de fibres, les plus à gauche sont celles qui sélectionnent plutôt le contenu cellulaire. *Source : Hofmann, 1989*	41
Figure 10	Diagramme conceptuel d'un compromis résistance au stress *vs.* appétence	44
Figure 11a	Répartition géographique des chevreuil tués, saison 2016 – 2017 (Réseau Ongulés Sauvages ONCFS/FNC/FDC)	47
Figure 11b	Evolution du tableau de chasse national du chevreuil, de 1990 à 2017 (Réseau Ongulés Sauvages ONCFS/FNC/FDC)	47
Figure 12a	Répartition géographique des cerfs tués, saison 2016 – 2017 (Réseau Ongulés Sauvages ONCFS/FNC/FDC)	48

Figure 12b	Evolution du tableau de chasse national du cerf, de 1990 à 2017 (Réseau Ongulés Sauvages ONCFS/FNC/FDC)……..	48
Figure 13	Schéma conceptuel du sujet de thèse, et moyens d'étude associés……..	53
Figure 14	Carte des sites d'étude et schéma du dispositif de triplets de placettes……..	59
Figure 15	Protocole d'échantillonnage suivi en 2016 et 2017……..	60
Figure 16	Relation entre températures mesurées et températures simulées……..	62
Figure 17	Position géographique des sites A (forêt domaniale d'Abreschviller) et B (forêt domaniale de Bousson) ……..	65
Figure 18	Dispositif présent sur chaque site (sept paires d'enclos – exclos réparties en trois blocs) ……..	66
Figure 19	Disposition des quadrats au sein de chaque enclos ou exclos……..	66
Figure 20	Position géographique des enclos - exclos (RNCFS de La Petite Pierre) et des trois sites du gradient alpin……..	68
Figure 21	Evolution de l'IK (chevreuil) et de l'IN (cerf) dans la RNCFS de La Petite Pierre entre 2004 et 2017……..	69
Figure 22	Photographie de l'In-Spec 2200 (a) et focus sur les attaches ou sont fixées les échantillons de plante (b), ici un rameau de sapin après le test de rupture. Les flèches jaunes indiquent le sens de traction……..	71
Figure 23	Photographies de sapins très abroutis en forêt domaniale de Bousson……..	122
Figure 24	Modèle conceptuel de l'occurrence d'interactions positives dans les communautés naturelles (d'après Bertness & Callaway, 1994)……..	204
Figure 25	Expressions qualifiant les éléments et le degré de cohérence, et leur rapport avec le degré de confiance. La confiance maximale se situe en haut à droite du tableau, comme le symbolise la densité croissante de l'ombrage. En règle générale, les éléments sont d'autant plus robustes qu'ils reposent sur des composants multiples, cohérents, indépendants et de grande qualité……..	249
Figure 26	Les six phases du cycle de la gestion adaptative (d'après Gunderson, 2015, cité dans Beguin *et al*., 2016). Les parties prenantes impliquées dans la gestion du système forêt-gibier sont représentées. Les responsables politiques dépendent du contexte, et peuvent déléguer leur pouvoir à des agents publics……..	257
Encadré 1	Les services écosystémiques……..	19

Encadré 2 Le concept de niche écologique..... 28

Table 1 Plan de simulation..... 78

INTRODUCTION

Cadre général du sujet d'étude

Présentation du cœur de l'étude

La question de l'adaptation et du devenir de la forêt face au changement climatique est brûlante d'actualité. En plus de cette pression climatique croissante, les forêts subissent celle de l'herbivorie sélective par les ongulés – en particulier le cerf élaphe et le chevreuil – dont les populations ont fortement augmenté au cours de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle. En d'autres termes, **il s'agit ici d'étudier l'évolution de l'équilibre forêt – gibier en contexte climatique changeant, et ses implications pour la régénération forestière**.

Commençons tout d'abord par définir cette dernière : la régénération naturelle – qui fait l'objet de notre étude – est la faculté de l'écosystème forestier à se reconstituer spontanément, après destruction totale ou partielle du couvert forestier. Elle comprend plusieurs phases : reproduction, formation, maturation et dissémination des graines, germination, croissance du semis.

La figure 1 présente sommairement les modifications que peuvent apporter les deux pressions que nous étudions, celle du changement climatique et de l'herbivorie ou des ongulés, sur chacun des processus successifs.

Dans cette introduction, nous commencerons par caractériser l'équilibre forêt-gibier. Nous poursuivrons en exposant les deux pressions, celle du changement climatique puis celle de l'herbivorie par les ongulés, auxquelles la forêt est soumise, et verrons en quoi l'augmentation de la pression exercée par les ongulés pose problème dans ce contexte climatique incertain. Notre objectif est de préciser nos connaissances de ce système complexe d'interactions. Pour l'atteindre, nous utiliserons une multiplicité d'approches : expérimentation, observation, modélisation, appliquées au cas du mélange sapin-épicéa-hêtre, caractéristique des forêts de moyenne montagne.

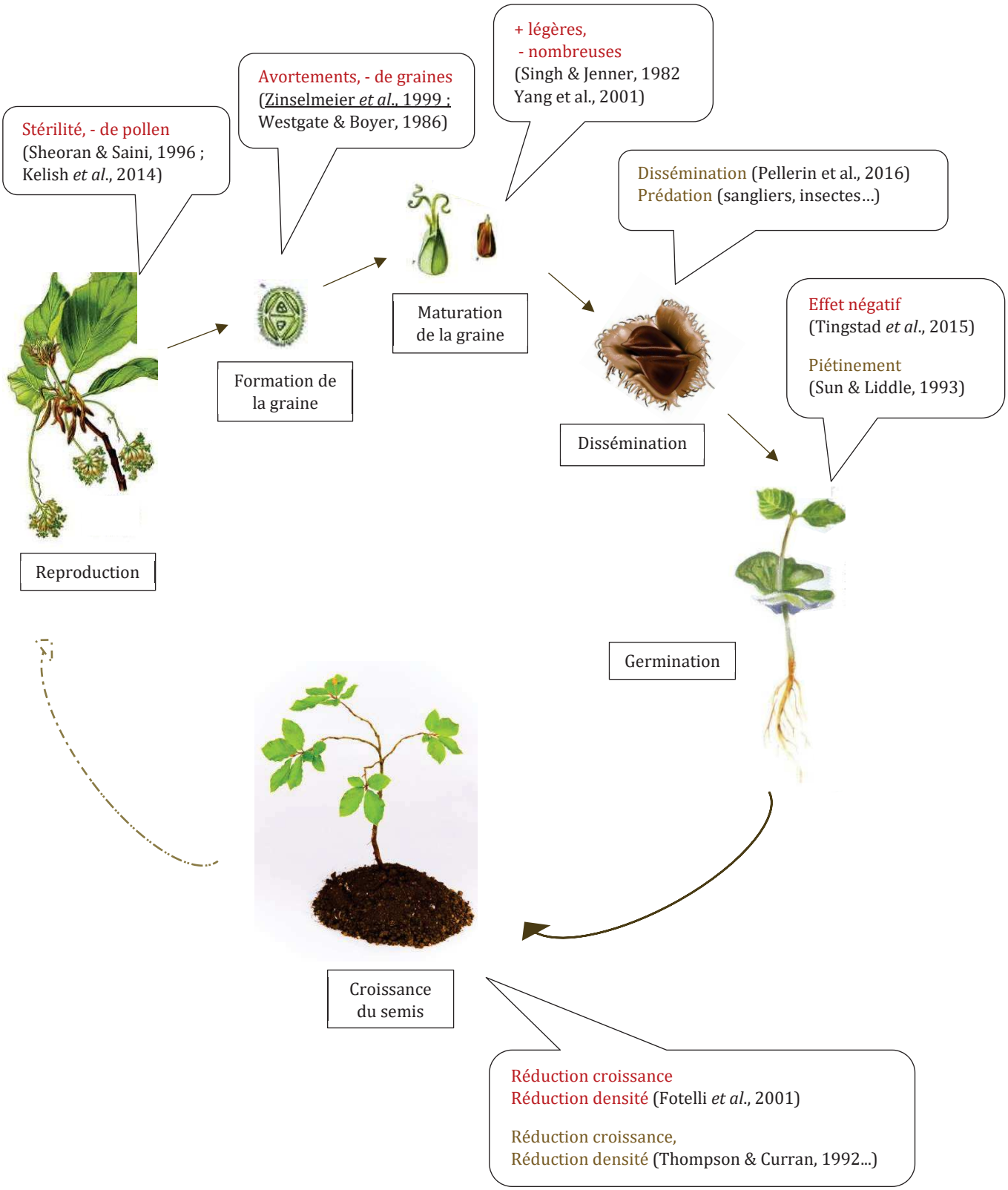


Figure 1 : Succession d'étapes de la régénération forestière (illustrée sur le hêtre). En rouge sont reportées les modifications induites par le changement climatique, résumées à l'effet des sécheresses, en marron celle des ongulés ou de l'herbivorie.

La forêt, un milieu aux multiples enjeux

La forêt remplit de nombreux services (Encadré 1), susceptibles d'évoluer dans la perspective du changement climatique (Courbaud et al., 2010).

La FAO[1] définit les services écosystémiques comme les multiples avantages que la nature apporte à la société. Ils peuvent être classés en quatre catégories :

- **Les services de soutien créent les conditions de base au développement de la vie sur Terre ; ils sont nécessaires à la production des autres services (ex : la production primaire).**
- **Les services d'approvisionnement (ex : en bois).**
- **Les services de régulation (ex : prévention de l'érosion des sols, qualité de l'eau).**
- **Les services culturels (ex : aménités).**

Encadré 1. Les services écosystémiques

Les statuts successifs de la forêt au sein de l'imaginaire collectif, mais aussi en tant qu'enjeu économique et de pouvoir, reflètent la complexité et la richesse des relations entre les hommes et ce milieu. Le cas de la France, synthétisé par Boutefeu (2005), illustre bien cette affirmation. Si les prémices de l'aménagement forestier s'y firent sentir dès 1318 sous Philippe V avec la création d'une véritable administration des forêts de la couronne, avec à sa tête le maître des Eaux et des Forêts, c'est par l'ordonnance de Colbert en 1669 que l'aménagement, tel qu'on l'entend aujourd'hui, fut consacré, dans le but de rationaliser la gestion des forêts et prévenir la disparition des surfaces boisées. D'importants changements survinrent à la suite de la Révolution française : abolition du droit de chasse, nationalisation des forêts ; les détenteurs d'office des Eaux et des Forêts devinrent fonctionnaires. Le code forestier de 1827 assit la naissance d'une administration, qui s'employa au XIX^{ème} siècle à lutter contre les servitudes et les droits d'usage, au détriment des populations rurales. De paysanne la forêt devint industrielle, phénomène amplifié par l'exode rural. A l'exception de quelques contradicteurs dont des forestiers et des artistes, à la conception romantique de poètes de la nature (Fig. 2), la vision hégémonique et normative de l'aménagement des forêts ne laissait nulle place à sa dimension sociale.

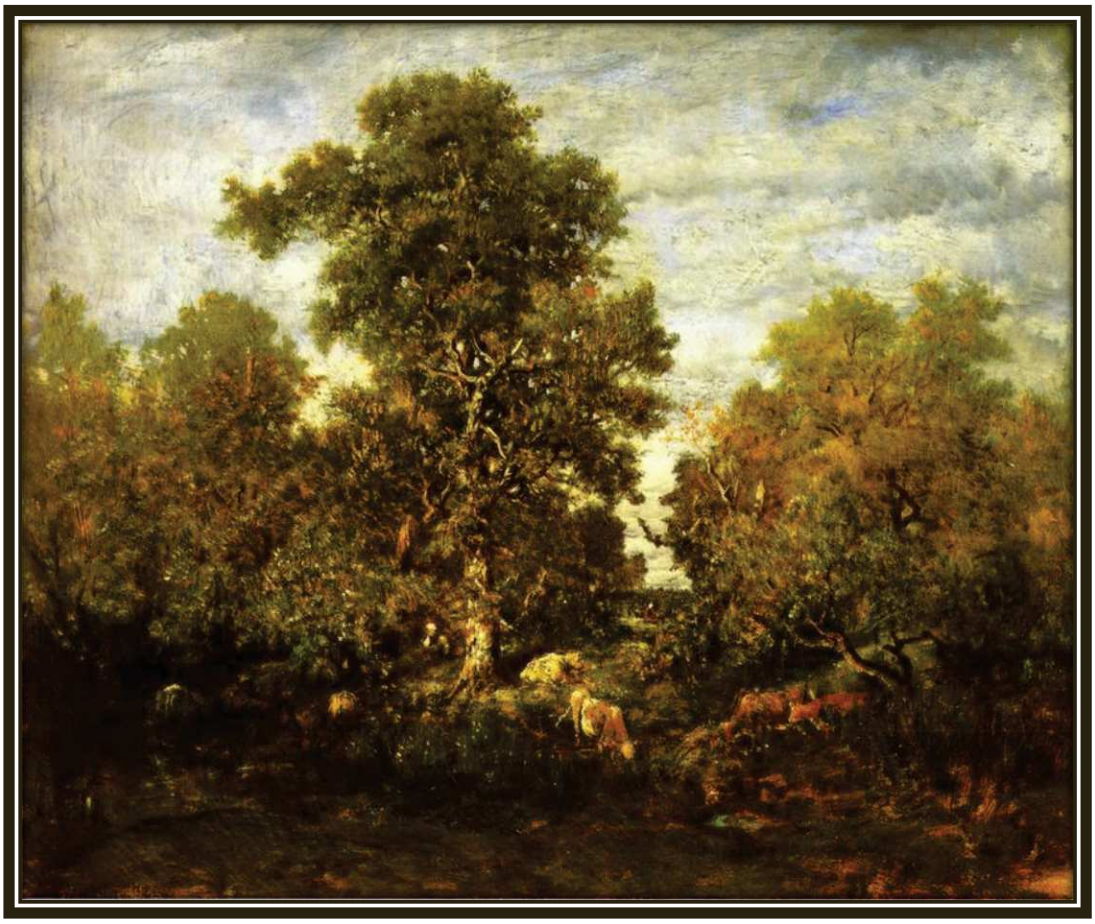


Figure 2. *La Mare*, Théodore Rousseau, vers 1840. Huile sur toile, 53 x 64 cm, inv. 868.1.71, Musée Fabre, Montpellier

Si cette dynamique se poursuivit au XX^{ème} siècle, en particulier au lendemain de la seconde guerre mondiale, avec le reboisement et l'intensification de la culture de résineux en futaies régulières, un décrochage s'amorça toutefois à partir des années 1970, avec l'arrivée d'une pensée tournée vers l'écologie et la nature. Aujourd'hui, la forêt est perçue comme un « archétype de la nature », et fait l'objet d'une demande sociale importante, dans un contexte d'urbanisation croissante et de société du temps libre et des loisirs. C'est ainsi que le concept de forêt « multifonctionnelle » a vu le jour, et que les dimensions sociale et écologique de la forêt ont rattrapé sa dimension économique. Par ailleurs, ce facteur supplémentaire que le gestionnaire doit prendre en compte est susceptible d'évoluer dans le contexte de changement climatique, pour le service de protection, et d'espace « climatisé » rendu par la forêt (Courbaud et al., 2010).

La forêt représente également un réservoir de biodiversité, devenue un des axes fondamentaux de la gestion forestière dite « durable », définie lors du Sommet de la Terre de Rio de Janeiro (1992) et de la conférence ministérielle d'Helsinki (1993). De cette dernière a découlé la définition d'une gestion durable des forêts, inscrite dans le premier article du livre préliminaire du code forestier :

« *La gestion durable des forêts garantit leur diversité biologique, leur productivité,*
leur capacité de régénération,
leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour l'avenir,
les fonctions économique, écologique et sociale pertinentes,
aux niveaux local, national et international, sans causer de préjudices à d'autres écosystèmes. »

Le fait que cette biodiversité, qui n'avait auparavant aucune valeur économique, puisse être prise en compte dans les pratiques de gestion, et les affecter, n'a pas toujours été bien acceptée chez les forestiers. Un des arguments majeurs en faveur de la préservation de la biodiversité est celui des nombreux services qu'elle pourvoie via des processus écosystémiques, telle que la production primaire, le stockage de carbone, la rétention et la qualité de l'eau, dont la perte compromettrait ces processus biologiques naturels indispensables à l'homme (Bengtsson et al., 2000). Une des manifestations de la prise en compte croissante de la biodiversité en forêt est le ménagement d'îlots de bois mort dans des forêts domaniales (Témoin, 2009), qui permettent notamment le développement de dendro-microhabitats (Larrieu, 2014). Le changement climatique augmentant les risques de perte de biodiversité dans tous les écosystèmes (Thomas et al., 2004), on peut s'attendre à ce que la demande de préservation d'espaces forestiers pour ce service de réservoir de biodiversité soit renforcée (Courbaud et al., 2010).

L'épineuse question de l'équilibre forêt – gibier

Par gibier, nous entendrons par la suite « ongulés herbivores », le sanglier n'étant pas inclus dans notre étude. L'équilibre forêt – gibier figure parmi les principes fondamentaux de la politique forestière énoncés par le Code forestier français, comme suit : « Le développement durable des forêts implique un équilibre sylvo-cynégétique harmonieux permettant la régénération des peuplements forestiers dans des conditions économiques satisfaisantes pour le propriétaire » (Article L1 du Code forestier).

Cette problématique n'est pas nouvelle en France, et n'a jamais trouvé de consensus. Elle combine en effet des aspects économiques et culturels, portés par des parties prenantes dont les intérêts divergent, tels que forestiers, chasseurs, naturalistes.

La forêt est une des plus importantes sources de services écosystémiques (Thuiller, 2007). La forte pression démographique humaine sur l'occupation des sols, ainsi que l'importante demande en énergie combinée à une exigence de développement durable, la forêt constitue plus que jamais un milieu à valoriser. La forêt étant un secteur d'importance économique, il convient d'évoquer la notion d'équilibre sylvo-cynégétique dans ce contexte, puisque c'est de cet équilibre économique que dépend l'équilibre écologique, et non l'inverse (Le Goffe, 2012). En effet, si depuis les années 1980 les plans d'aménagement prennent de plus en plus en compte des considérations

environnementales, la vision d'une forêt fonctionnaliste et destinée à produire du bois, héritée du discours et des pratiques productiviste du XX^{ème} siècle, reste prégnante dans le milieu forestier (Boutefeu, 2005). L'équilibre écologique le plus compatible avec un équilibre économique serait celui qui réalise l'optimum économique, c'est-à-dire qui maximise le bénéfice collectif, lequel englobe toutes les valeurs économiques liées à la forêt et à la chasse : l'exploitation des bois, la valeur de la chasse (nette du coût lié aux armes, aux déplacements etc…), les bénéfices récréatifs de la forêt (aménités), enfin les bénéfices écologiques, bien qu'inestimables (maintien de la biodiversité, protection du sol, qualité de l'eau, de l'air, etc…). Cet équilibre comprend également des coûts, tels que ceux liés aux travaux d'aménagements forestiers ou à la protection de la régénération par exemple.

Le fait que le problème de l'équilibre forêt – gibier soit si difficile à résoudre provient notamment du fait que le marché est défaillant, d'une part car la forêt – publique – est un espace commun dont la jouissance est gratuite (c'est la « tragédie des communs », qui mène à la surexploitation d'une ressource finie (Hardin, 1968)), d'autre part car la chasse est une externalité, c'est-à-dire qu'elle échappe aux règles du marché puisqu'elle implique des relations entre acteurs économiques sans transaction monétaire. En plus de cette défaillance du marché, les services écosystémiques apportés par la forêt, qui pourtant pèsent dans la balance, sont très difficiles à estimer et à quantifier, ce qui éloigne d'autant plus la perspective d'un équilibre économique durable et optimal, et par là-même celle d'un équilibre écologique économiquement satisfaisant. Par conséquent, l'équilibre optimal étant difficile voire impossible à atteindre, on constate l'existence de plusieurs équilibres souhaités, selon le point de vue considéré et les attentes des parties prenantes (INRA, 2003). L'idée peut être de parvenir à un compromis qui maximise la biodiversité et le revenu de la chasse et du tourisme, en minimisant les dégâts subis par la sylviculture et l'agriculture, le risque d'accidents de la route et de transmission de maladies (Morellet et al., 2007). Pour l'ONF en l'occurrence, l'équilibre forêt – gibier serait un juste milieu entre forêt et gibier, permettant une régénération sans protection. Celle des chasseurs serait un rapport gibier / forêt permettant de maintenir des populations d'animaux suffisamment abondantes pour avoir des occasions à chaque sortie. Celle du grand public et de groupes naturalistes pourrait être une forêt diversifiée, avec un sous-bois abondant et peuplé d'ongulés parfois visibles. Le nombre d'équilibres potentiels souhaités reflète la multiplicité des parties prenantes qui partagent cette ressource commune, et la difficulté qui en résulte de développer une approche quantitative qui identifie le meilleur compromis (Skonhoft et al., 2011). Une synthèse de tout ce paragraphe pourrait être cette citation de Rutberg (1997) :

"The best answer a deer manager can give to the question 'how many deer should there be?'
is another question: 'how many do you want?'"

Si notre travail n'a rien d'une analyse économique de l'équilibre sylvo-cynégétique, il importe toutefois d'avoir ces quelques notions en tête du fait des contraintes conséquentes qu'elles représentent dans le débat autour d'une vision durable de la forêt et de la chasse.

Mon travail de thèse consiste quant à elle en une approche écologique de cette problématique, dans le contexte de changement climatique actuel. Nous nous intéressons à l'équilibre écologique de la forêt et du gibier, si tant est qu'on puisse utiliser cette expression.

Notion d'équilibre dans un écosystème

Après son émergence dans l'Antiquité, l'hypothèse d'un « équilibre de la nature » a pris une coloration plus fonctionnelle à la lumière des connaissances croissantes en matière d'histoire naturelle du XVII^{ème} siècle, bien que toujours ancré dans un contexte théologique plutôt qu'écologique. Cela était encore le cas au XVIII^{ème} siècle lorsque Linné a défini ce concept et tenté de l'ériger en fondation de l'écologie. Cet ancrage dans la religion le rendait inattaquable. Début XIX^{ème}, c'est le naturaliste français Lamarck qui a mis en évidence des anomalies dans le concept (par exemple, comment expliquer des extinctions d'espèces, ou les dégâts agricoles causés par les ravageurs avec une telle définition d'un équilibre de la nature ?), et suggéré que les fossiles étaient en réalité des formes d'existence anciennes plutôt que des espèces éteintes, posant les prémices de la théorie de l'évolution de Darwin. Ce dernier a tenté d'incorporer la notion d'équilibre de la nature dans sa description de la sélection naturelle, sans toutefois la remettre en question, même en regard de la dimension temporelle de sa théorie (Egerton, 1973).

En matière d'écologie de la restauration, Pickett et Parker (1994) proposent de dépasser cette définition un peu statique de « *balance of nature* », qui sous-tend un état de référence des écosystèmes. Ils y préfèrent le concept de « *flux of nature* » [flux de la nature], qui prend en compte les processus et le contexte inhérents à chaque écosystème, qu'ils synthétisent comme les contingences, qui mènent plusieurs états de référence, et non plus une sorte de « climax », qui correspondrait à un état avant perturbation. Cependant, pour des raisons pratiques de réalisation concrète en matière de gestion / réhabilitation d'écosystèmes, il importe de se fixer un tel état de référence à atteindre ou retrouver, tout imparfait et arbitraire qu'il soit (Aronson et al., 1995; Foster et al., 1996).

Aujourd'hui, les affirmations au sujet de ce concept d'équilibre peuvent être classées en trois catégories : l'affirmation selon laquelle les populations naturelles ont un nombre plus ou moins constant d'individus, celle selon laquelle les systèmes naturels comprennent un nombre plus ou moins constant d'espèces, et enfin celle selon laquelle les communautés maintiennent un équilibre fragile de relations, où le retrait d'une d'elles entraîne la chute de l'ensemble (Cuddington, 2001).

Cette question, qui a traversé les âges, n'est toujours pas tranchée. Mais d'où provient ce besoin de conceptualiser l'équilibre de la nature ? Cooper (2001) formule plusieurs réponses à cette question. Tout d'abord, les philosophes des sciences ont reconnu le besoin de hiérarchiser les idées dans cette discipline, certaines idées devant être plus fondamentales que d'autres, les plus fondamentales dressant le contexte du but même de cette discipline. De plus, cette controverse autour de l'existence d'un équilibre de la nature concerne en réalité plus directement la biologie évolutive, et percole donc dans le milieu de l'écologie du fait de la volonté de rapprochement entre ces deux disciplines d'une part (« Rien n'a de sens en biologie si ce n'est à la lumière de l'évolution », T. Dobzhanski[1]), et du présupposé implicite que la sélection naturelle est issue d'interactions biotiques comme la compétition d'autre part. Enfin, il fait référence au souhait de trouver une théorie générale dans laquelle l'écologie s'inscrirait, qui reposerait sur des lois partagées par tous les écosystèmes.

En référence à l'application de ce concept aux relations prédateur – proie, McCann et al. (1998) montrent que des relations trophiques faibles permettent le maintien de populations et donc de conserver cet équilibre.

De l'importance des interactions entre les composantes d'un système pour définir son équilibre

Les interactions biotiques et abiotiques sont, avec la capacité de dispersion des espèces, trois déterminants importants de leur distribution géographique, comme l'illustre le schéma en figure 3 (Neuschulz et al., 2017).

Les interactions abiotiques sont l'effet sur le vivant de facteurs abiotiques, qui sont un ensemble de facteurs physico-chimiques. Ils peuvent être édaphiques (structure du sol, granulométrie, teneur en minéraux, en humus, salinité…), chimiques (teneur en différents gaz dans l'atmosphère), topographiques (altitude, exposition, pente…) et enfin climatiques et environnementaux (température, précipitations, vent, lumière…). Les interactions biotiques quant à elles sont l'effet du vivant sur le vivant. Elles sont de nature multiple : citons notamment la compétition, qui repose sur l'exploitation d'une ressource commune limitée, et est un processus fondamental dans la formation et la structure des communautés (Berger et al., 2008). Dans le cas de la compétition pour la lumière (Michalet et al., 2008), par exemple, certaines espèces d'arbres comme le hêtre ont un avantage sur d'autres moins tolérantes à l'ombre comme le chêne lorsque

[1] Mais : « Rien n'a de sens en évolution si ce n'est à la lumière de l'écologie » ! (M. Begon)

ces deux espèces sont en conditions ombragées. Les interactions peuvent également être positives, comme la facilitation, c'est-à-dire la situation où la présence d'une espèce bénéficie, via la création de conditions favorables, à l'installation, la vie ou la survie d'autres espèces (Callaway, 1995). Par exemple, il a notamment été montré que la présence d'un couvert de ronce ou de buissons facilitait l'établissement de semis d'essences forestières (Gómez et al., 2004; Harmer et al., 2010). Citons encore le mutualisme, qui bénéficie aux deux acteurs, ou plus généralement les symbioses (Bronstein, 2001; Martin & Schwab, 2012).

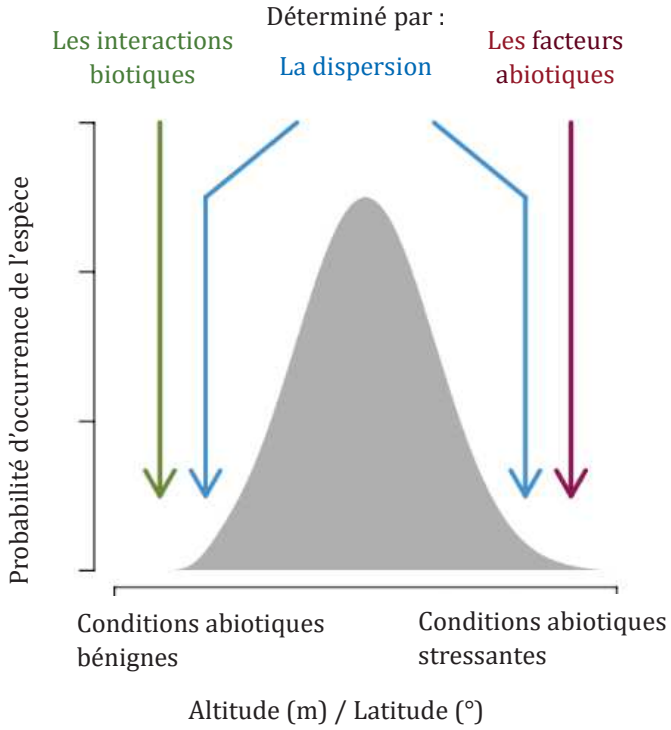


Figure 3. Schéma conceptuel des trois déterminants-clefs des limites de distribution d'espèce

Par ailleurs, les interactions biotiques doivent être prises en compte pour modéliser la répartition d'espèces soumises au changement climatique (Araújo & Luoto, 2007; Wisz et al., 2013), qu'elles peuvent modifier (Rouault et al., 2006). La réponse des espèces au changement climatique peut donc fortement dépendre des interactions biotiques, et pas uniquement de facteurs climatiques (Neuschulz et al., 2017). A l'inverse, ces interactions peuvent être modifiées par le changement climatique et voir leur intensité ou leur nature modifiée (Bolte et al., 2010; Defossez et al., 2016), ce qui complexifie les prédictions comme cela a été mis en évidence chez les drosophiles (Andrew J. Davis, 1998; Davis et al., 1998).

Dans le cadre de mon travail de thèse, je me suis intéressée à l'effet sur l'objet « forêt de hêtre, sapin, épicéa » d'une pression abiotique (climat), et d'une interaction biotique (abroutissement des ongulés), toutes les deux en constante évolution.

Changement climatique

La réalité du changement climatique, qui comprend une augmentation des températures et de la fréquence des événements extrêmes, ainsi qu'un changement des régimes de précipitations, ne fait aujourd'hui plus de doute (IPCC, 2013). En France, l'augmentation de la température moyenne annuelle au cours du XX^{ème} siècle a été plus importante que l'augmentation à l'échelle planétaire calculée par le GIEC (Moisselin et al., 2002). **Le changement climatique apparaît comme un facteur en mesure de modifier les patrons de biodiversité à l'échelle régionale en un court laps de temps**, de même que le changement d'occupation des sols par exemple (Bodin et al., 2013; Peñuelas & Boada, 2003). Son rôle dans la phénologie, et les déplacements d'aires de répartition des espèces a été mis en évidence (Parmesan & Yohe, 2003; Walther et al., 2002), en particulier une remontée vers le nord et en altitude (Walther et al., 2005). Il serait à l'origine d'une remontée moyenne des espèces de plantes forestières de 29 m en altitude par décennie, particulièrement marquée pour les plantes forestières de montagne (Lenoir et al., 2008), où le changement s'opérerait plus vite qu'à basse altitude, ainsi que d'un changement de la composition des communautés de plantes (Bertrand et al., 2011). Certains auteurs rappellent toutefois que s'il semble bien y avoir une remontée en altitude liée au réchauffement climatique, il faut tout de même rester prudent quant aux autres effets non pris en compte comme l'herbivorie (Keller et al., 2000). Ces modifications peuvent également être liées à la maturation de la forêt ou à un changement d'occupation des sols (Bodin et al., 2013; Chauchard et al., 2010; Gehrig-Fasel, 2007; Treml et al., 2016), ce qui nuance les résultats précédemment cités. Il n'en demeure pas moins que **les régions montagneuses apparaissent comme particulièrement sensibles au changement climatique** (Thuiller et al., 2005).

Méthodes d'étude

Gradients et *treeline*

Dans le cadre du changement climatique, on s'attend à un déplacement des différents climats au niveau du globe, par exemple à la remontée vers le Nord du climat méditerranéen en France. L'utilisation de gradients altitudinaux permet donc de confronter les objets d'étude actuelle à de potentielles conditions climatiques futures. De la même manière, le relief offre une grande variabilité climatique sur une surface géographique restreinte, donc avec un environnement relativement comparable par ailleurs. Les gradients altitudinaux fournissent donc le moyen de se placer aujourd'hui dans de potentielles conditions climatiques futures, au sein de

sites relativement proches. On pourrait résumer ce principe par l'expression « *space for time* » : se déplacer dans l'espace pour avancer dans le temps.

Ces gradients ont été largement exploités pour étudier l'évolution de diverses interactions dans des conditions climatiques contrastées (Defossez et al., 2011, 2016; Kunstler et al., 2011). L'étude des gradients donne souvent lieu à une mise en perspective des conclusions avec le changement climatique (Caignard et al., 2017; Messaoud et al., 2007; Rasmann et al., 2014). Les gradients climatiques permettent en outre de généraliser un résultat comme celui de l'effet de la richesse spécifique sur la productivité forestière et sa stabilité temporelle (Morin et al., 2011, 2014).

La *treeline*, ou limite altitudinale au-delà de laquelle il n'y a plus d'arbres, constitue également une référence dont l'évolution au cours du temps permet d'objectiver les changements dans la végétation (Lloyd & Fastie, 2003; Maher & Germino, 2006; Scott et al., 1987; Treml et al., 2016) même si sa position est sensible à la présence d'herbivorie : dans nombre de régions, la suppression du pastoralisme les a fait remonter. Nous reviendrons sur cet aspect par la suite.

Expérimentation sur des plants

L'effet du climat sur des semis d'essences forestières est également mis en évidence expérimentalement par des « open-top chambers », sortes de cellules individuelles où des conditions contrôlées de température, d'humidité ou encore de composition de l'air par exemple, sont appliquées aux semis (Kilpelainen et al., 2006; Lendzion & Leuschner, 2008; Repo et al., 1996; Walker et al., 2006). Il peut aussi l'être via des expérimentations de jardins communs, ou *common gardens*. Il peut s'agir des parcelles recevant différents traitements, ensemencées avec des graines d'une même provenance (Morin et al., 2010), ou de parcelles identiques ensemencées de graines de provenances diverses et par conséquent issues d'arbres soumis à des conditions climatiques différentes (Oleksyn et al., 1998). De tels dispositifs ont également intéressé Rasmann et al. (2014) pour compléter l'étude de l'évolution de l'herbivorie par les insectes en fonction du climat, menée grâce à un gradient climatique, en mesurant cette herbivorie sur des essences provenant d'altitudes, donc de conditions climatiques différentes.

Modélisation de l'impact du changement climatique sur la végétation

Si les études expérimentales sont indispensables, elles sont toutefois difficiles à mener sur de larges échelles temporelles et spatiales, pourtant particulièrement nécessaires à l'étude de la forêt (Thuiller, 2007).

Il existe divers types de modèles, associés principalement à trois échelles différentes :

- A l'échelle globale, les modèles dynamiques globaux de la végétation (*Dynamic Global Vegetation Models* ou DGVM), plutôt grossiers, raisonnent par types fonctionnels de plantes, donc par écosystèmes, et non par espèces.
- A l'échelle des aires de répartition des espèces :
    - Les modèles corrélatifs de niche (voir Encadré 2). Statiques, ils cherchent à prédire la niche potentielle d'une espèce « à l'équilibre », c'est-à-dire sa présence / absence ou son abondance, selon un ensemble de paramètres, surtout climatiques. Il s'agit donc essentiellement de modèles statistiques (Guisan & Zimmermann, 2000). La niche ainsi modélisée est ensuite projetée dans le futur avec le scénario climatique associé. Ces modèles ne tiennent généralement pas compte des possibles migrations, de la compétition interspécifique, ou encore des dépérissements et épisodes de mortalité (Badeau et al., 2010).
    - Les modèles de niche basés sur les processus, qui peuvent être dynamiques. Ils cherchent à prédire la réponse d'un individu ou d'une population aux conditions environnementales en décrivant explicitement les processus, calibrés à l'aide d'observations sur des populations naturelles. Ils permettent donc de mettre en évidence les processus impliqués dans une migration ou une extinction d'espèce. Ils tendent à prédire des taux d'extinctions locales moins forts que les modèles corrélatifs de niche car, contrairement à ces derniers, ils tiennent compte de la plasticité phénotypique et de l'adaptation locale (Morin & Thuiller, 2009), démontrée chez de nombreuses essences comme le hêtre (Vitasse et al., 2009)

La niche écologique fondamentale est définie par Hutchinson (1957) par l'hyper-volume à n dimensions environnementales dans lequel l'espèce peut survivre et se reproduire. Cette niche fondamentale ne correspond pas exactement à la niche réalisée de l'espèce, modulée par des interactions biotiques impliquant l'espèce en question.

Encadré 2. Le concept de niche écologique

- A l'échelle locale :
    - Les modèles d'écophysiologie, qui se fondent sur les processus. Ils modélisent très finement des processus physiologiques (photosynthèse, équilibre carboné…) pour un individu moyen, dans un peuplement moyen.
    - Les *gap models*, plus corrélatifs, qui prennent en compte plusieurs espèces. Ils peuvent modéliser des changements de communauté par exemple.

Modèles corrélatifs de niche et modèles basés sur les processus sont complémentaires, ce qui renforce le message lorsqu'ils convergent vers une même conclusion (Dormann et al., 2012; Morin & Thuiller, 2009). L'utilisation de tels modèles est donc d'une grande aide pour étendre la recherche à de larges échelles spatio-temporelles. S'ils nous aident à comprendre l'effet du changement climatique sur l'aire de répartition, la comparaison de plusieurs modèles suggère cependant que l'incertitude est telle qu'elle rend difficile des projections. Le fait que plusieurs modèles aboutissent à une tendance commune malgré ces incertitudes rappelle toutefois leur grande utilité (Cheaib et al., 2012).

Effets attendus sur les forêts

La surface des forêts a actuellement tendance à augmenter en plusieurs points de l'hémisphère Nord (Gehrig-Fasel, 2007; Rooney et al., 2004; Rudel, 2009; Vilà et al., 2003). En France, depuis son minimum atteint en 1830, la surface de la forêt a presque doublé, notamment suite au reboisement des terrains de montagne à la fin du XIX^{ème} siècle, à l'incitation par le Fonds Forestier National de 1946 à 1990, ainsi qu'à l'abandon de terrains agricoles (Dupouey et al., 2007). La surface forestière en France est en effet passée de 9,9 à 15,6 millions d'hectares en un siècle, soit presque six millions d'hectares supplémentaires et une évolution de + 58 % (Derrière et al., 2013). La figure 4 illustre cette augmentation du taux de boisement entre 1908 et 2009.

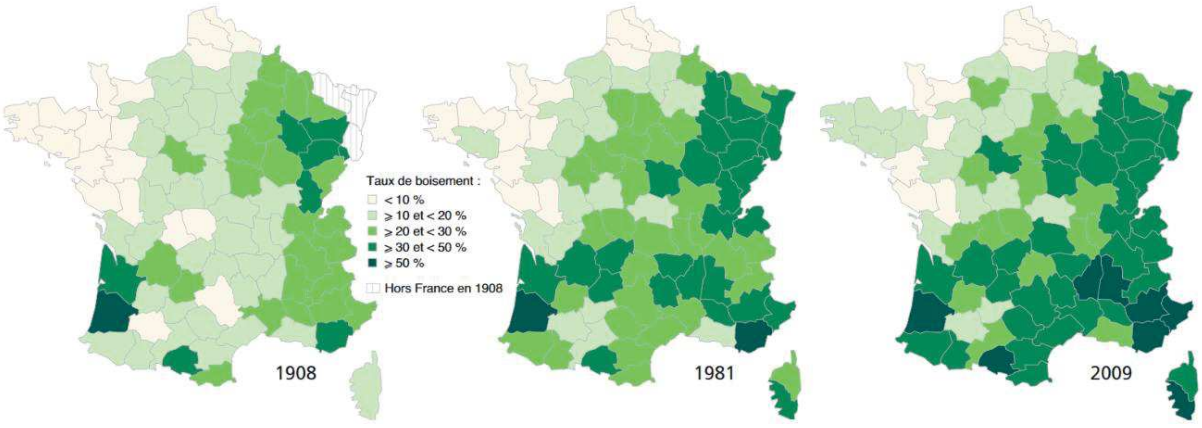


Figure 4. Evolution du taux de boisement en un siècle (Derrière et al., 2013)

Outre cette évolution liée au changement d'utilisation des terres, la forêt, comme les autres écosystèmes, est également touchée par le changement climatique. En Europe du Nord et de l'Ouest en particulier, **on s'attend à ce que les températures plus douces et l'augmentation de la teneur en CO_2 atmosphérique aient un effet positif sur la croissance forestière et la production de bois, du moins à court et moyen termes** (Kauppi et al., 2016; Lindner et al., 2010), de même qu'en Amérique du Nord (McMahon et al., 2010). **Toutefois, l'augmentation de la fréquence des événements extrêmes comme des sécheresses pourrait avoir des effets défavorables, en mesure de compenser ces tendances positives en Europe orientale et méridionale** (Kauppi et al., 2016; Lindner et al., 2010; Silva et al., 2010). Ainsi, il est probable que les effets du changement climatique puissent varier localement. De plus, du fait de leurs différentes autécologies, **le changement climatique n'affecte pas les différentes essences de la même manière** (Bréda & Badeau, 2008).

Le cas du mélange hêtre, sapin, épicéa

Les forêts de moyenne montagne européenne sont principalement composées de sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), de hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), d'épicéa commun (*Picea abies* L. H. Karst), trois essences emblématiques des forêts tempérées européennes, d'importance patrimoniale majeure, ainsi qu'économique, du moins pour les deux résineux. A eux deux, le sapin et l'épicéa représentent plus de 40 % du volume des conifères en France (IGN, 2017). Ces trois espèces coexistent, et sont caractérisées par des autécologies différentes. L'épicéa est considéré comme une espèce post-pionnière, de même que l'érable, tandis que le sapin et le hêtre sont deux dryades, ou espèces de fin de succession. Sapin et hêtre sont deux essences tolérantes à l'ombre.

Le sapin (Mauri et al., 2016), grand conifère sempervirent, est présent dans le centre et le sud-ouest de l'Europe, en région montagneuse principalement. Dans des conditions de froid et d'humidité suffisantes, le sapin pectiné peut vivre jusqu'à plus de 500 ans et atteindre une hauteur de plus de 60 m. On le trouve préférentiellement à des altitudes élevées (de 500 m à 2000 m), et son développement requiert des températures fraîches (températures d'été comprises entre 14 et 19°C) et des conditions d'humidité importante avec un cumul de précipitations annuelles de l'ordre de 700 à 1800 m. Sa répartition géographique s'étend donc en France (Alpes, Massif central, Pyrénées) ainsi qu'en Europe centrale (Suisse, sud-est de l'Allemagne, République Tchèque, Autriche), dans les Apennins et les Alpes dinariques, jusqu'en Bulgarie et en Grèce (figure 5a). On le trouve principalement mélangé à l'épicéa et au pin sylvestre dans les altitudes les plus élevées, alors qu'il est le premier conifère à côtoyer le hêtre dans des altitudes plus basses (Tinner et al., 2013). Il s'agit d'une essence tolérante à l'ombre, dont les semis, très sensibles au

gel, peuvent croître très lentement pendant des décennies, avant de grandir plus vite à la faveur d'une éclaircie.

L'épicéa (Caudullo et al., 2016) est lui aussi un grand conifère, qui peut atteindre 50 à 60 m de haut pour un tronc allant jusqu'à 1,50 m de diamètre. Il peut vivre jusqu'à 200 voire 300 ans. Essence principale des forêts de conifères boréales et subalpines, sa répartition s'étend de l'Europe du Nord et de l'Est jusqu'aux montagnes de l'Oural (Fig. 5b). On le trouve depuis le niveau de la mer en Europe du Nord, jusqu'à 2400 m dans les Alpes. Les premières plantations d'épicéa, y compris en étage montagnard de zone tempérée, donc hors de sa distribution d'origine, remontent au XVIII^{ème} siècle et ont modifié le paysage forestier en le peuplant de forêts artificielles. Depuis lors, son aire de distribution européenne s'étend également à la Bretagne et aux Pyrénées. L'épicéa est une essence post-pionnière capable de s'acclimater à des conditions de pleine lumière, mais peut aussi se comporter comme une essence de fin de succession, avec une régénération qui peut survivre plusieurs décennies sous une canopée fermée.

Le hêtre est l'un des feuillus les plus répandus en Europe, allant du sud de la Norvège à la Sicile, et de l'Ouest de l'Espagne jusqu'à l'Est de la Grèce (Fig. 5c). Il mesure en général 30 à 40 m, mais peut atteindre les 50 m dans certaines régions, et est capable de maintenir se croissance jusqu'à un âge avancé (Houston Durrant et al., 2016). Il commence à se reproduire tard (vers 40 – 50 ans), irrégulièrement entre les années, selon un phénomène nommé « *masting* » (Watt, 1925). Très tolérant à l'ombre, il rencontre peu de problèmes de conservation et son aire de répartition tend à s'étendre en Europe centrale. S'il ne supporte pas les sols engorgés et nécessite des sols drainés, il a toutefois besoin d'une hygrométrie élevée, ce qui lui confère une certaine sensibilité aux sécheresses, qui pourrait être le principal déterminant de sa réponse au changement climatique (Packham et al., 2012).

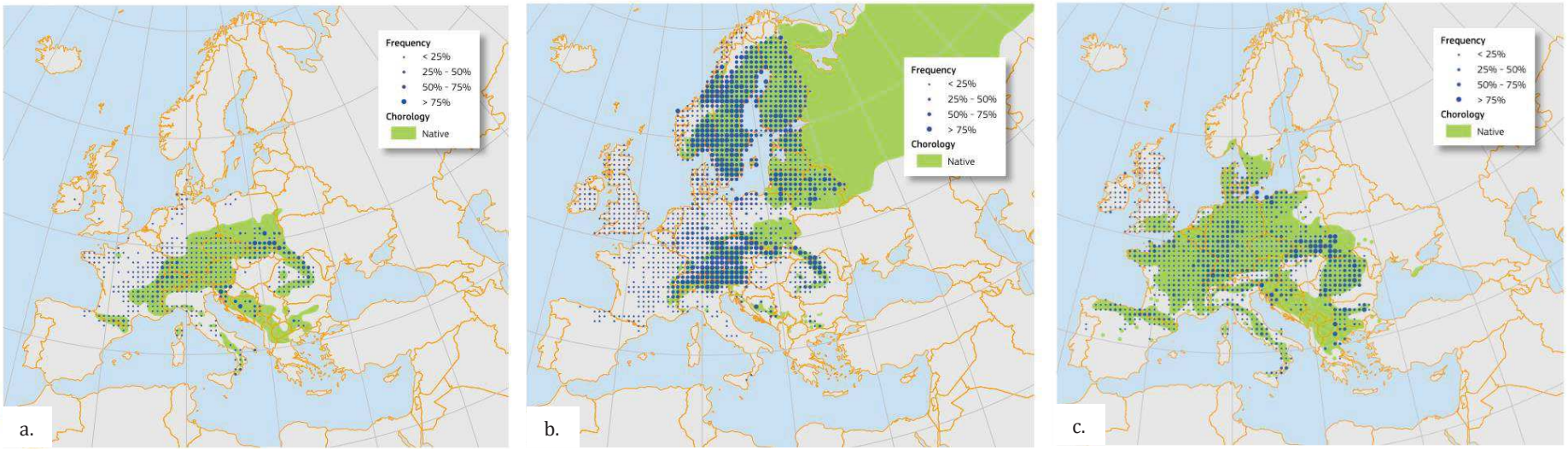


Figure 5. Carte de distribution du sapin (a), de l'épicéa (b) et du hêtre (c) : aire de répartition européenne et fréquence d'occurrence observée lors de relevés de terrain. (Mauri, 2016 ; Caudullo et al., 2010 ; Houston Durrant et al., 2016)

La question de la sensibilité potentielle des trois essences au changement climatique a été approchée par plusieurs méthodes. Il a été montré que l'aire de répartition du sapin et de l'épicéa pourrait être drastiquement réduite d'ici 2050 à 2100. Le hêtre, affaibli par les déficits de précipitations estivales, se retrouverait confiné au Nord-Est de la France, et en région montagneuse (Badeau et al., 2010). Selon le scénario envisagé, la diminution des surfaces forestières favorables sur la période 2070 – 2100 serait de 92 à 99 % pour l'épicéa, de 80 à 93 % pour le hêtre et de 63 à 83 % pour le sapin (Piedallu et al., 2009). En Suisse, l'étage montagnard pourrait n'être plus recouvert que de hêtre et de sapin, l'épicéa se trouvant repoussé à l'étage subalpin sous l'effet d'un réchauffement (Bolliger et al., 2000). Si sapin et hêtre partageraient les mêmes besoin en termes de bilan hydrique dans les Alpes suisses, le hêtre progresserait cependant en l'absence de sapin dans des sites vosgiens à faible bilan hydrique (Pinto & Gégout, 2005), ce qui est cohérent avec la sensibilité du sapin aux déficits pluviométriques (Becker, 1987). Des températures élevées combinées à de faibles précipitations pendant la période de végétation entraînent une croissance réduite et une mortalité augmentée chez l'épicéa, même dans des zones où les températures sont basses et l'hygrométrie relativement élevée (Spiecker, 1995). Le niveau de précipitations apparaît comme déterminant dans la réponse de l'aire de distribution du sapin à l'augmentation des températures : elle pourrait diminuer ou pas, selon que les précipitations descendent en-dessous de 700 à 800 mm / an, selon Tinner et al. (2013).

L'effet du climat sur les essences varie d'une étude à l'autre, et selon l'échelle considérée, ce qui le rend difficile à synthétiser. Ainsi, une augmentation des températures à précipitations constantes pourrait avoir des effets bénéfiques sur la croissance du sapin et du hêtre à haute altitude, mais un effet délétère à moyenne et basse altitude du fait de l'augmentation de l'intensité des sécheresses (Dulamsuren et al., 2017; Pinto, 2008). Le sapin semblerait plus sensible au gel tardif que l'épicéa (Guehl, 1985), et moins sensible à la sécheresse à l'échelle régionale, car il utilise l'eau plus efficacement, peut grandir avant l'été, et a une régulation stomatique très réactive à la sécheresse (Desplanque et al., 1998; Grieu et al., 1988). Cette tendance dépend toutefois de la région étudiée et peut être inversée, le sapin se trouvant alors plus sensible que l'épicéa (Battipaglia et al., 2009; Lebourgeois, 2006). Hêtre et sapin ont quant à eux des besoins en eau assez proches dans les Alpes suisses, mais dans les sites pauvres en eau des Vosges le hêtre gagne en surface, en l'absence de sapin. De même, à sa limite sud de distribution, le hêtre décline à faible altitude sous l'effet du réchauffement du climat en l'absence d'augmentation des précipitations (Jump, Hunt, & Peñuelas, 2006). En Catalogne, les hêtraies ont monté de 70 m en altitude (vers 1600 – 1700 m) depuis 1945 ; le hêtre y est progressivement remplacé par du chêne vert (Peñuelas & Boada, 2003). La sensibilité du hêtre au stress hydrique et aux sécheresses, notamment celles de 1976 et 2003, a également été rapportée (Lebourgeois et al., 2005), et supposée être à l'origine de son déclin récent sur son aire de répartition tempérée

(Charru et al., 2010). Cependant, des réponses adaptatives ont été observées en limite de distribution, qui pourraient renforcer la tolérance de du hêtre à des conditions plus sèches (Fotelli et al., 2009; Jump, Hunt, Martínez-Izquierdo, et al., 2006; Peñuelas et al., 2008). Le hêtre a en effet présenté une tolérance au stress et une plasticité métabolique supérieure relativement importantes lors de la canicule de 2003 (García-Plazaola et al., 2008). La réponse du hêtre au changement climatique semble donc complexe. Il n'y a pas non plus de consensus entre modèles sur l'effet du climat sur la distribution du hêtre (Cheaib et al., 2012).

Les effets du changement climatique, et plus largement du climat, sur la régénération demeurent méconnus (ONERC, 2015). **Pourtant, il s'agit d'une étape déterminante dans le renouvellement forestier, qui de plus pourrait être très sensible aux effets du changement climatique**, comme cela a été étudié sur les phases de la reproduction à la germination en passant par la maturation des graines (Bykova et al., 2012; Mondoni et al., 2012; Walck et al., 2011). Pour ce qui est de nos essences d'intérêt, on sait que des températures et des précipitations plus élevées tendraient à favoriser l'établissement des semis d'épicéa et de sapin (Hessl & Baker, 2010; Little & Peterson, 1994; Tingstad et al., 2015). De même, l'humidité du sol, les précipitations et la température ont un effet positif sur la densité de semis de hêtre (E Silva et al., 2012), alors que les sécheresses affectent leur croissance (Fotelli et al., 2001). Ils seraient néanmoins capables d'ajustements physiologiques et morphologiques tels qu'une occlusion des stomates en cas de stress intense (Gallé & Feller, 2007). Un fois établis, les semis de hêtre deviendraient en outre plus tolérants à la sécheresse (Madsen & Larsen, 1997).

Ainsi les effets du changement climatique semblent-ils différer d'une espèce forestière à l'autre, ce qui pourrait aussi être le cas au stade de la régénération. Face à ce constat, une des options envisagées pour suivre les grandes modifications à venir serait le recours aux forêts mélangées. La figure 6 récapitule les principaux effets que nous avons identifiés.

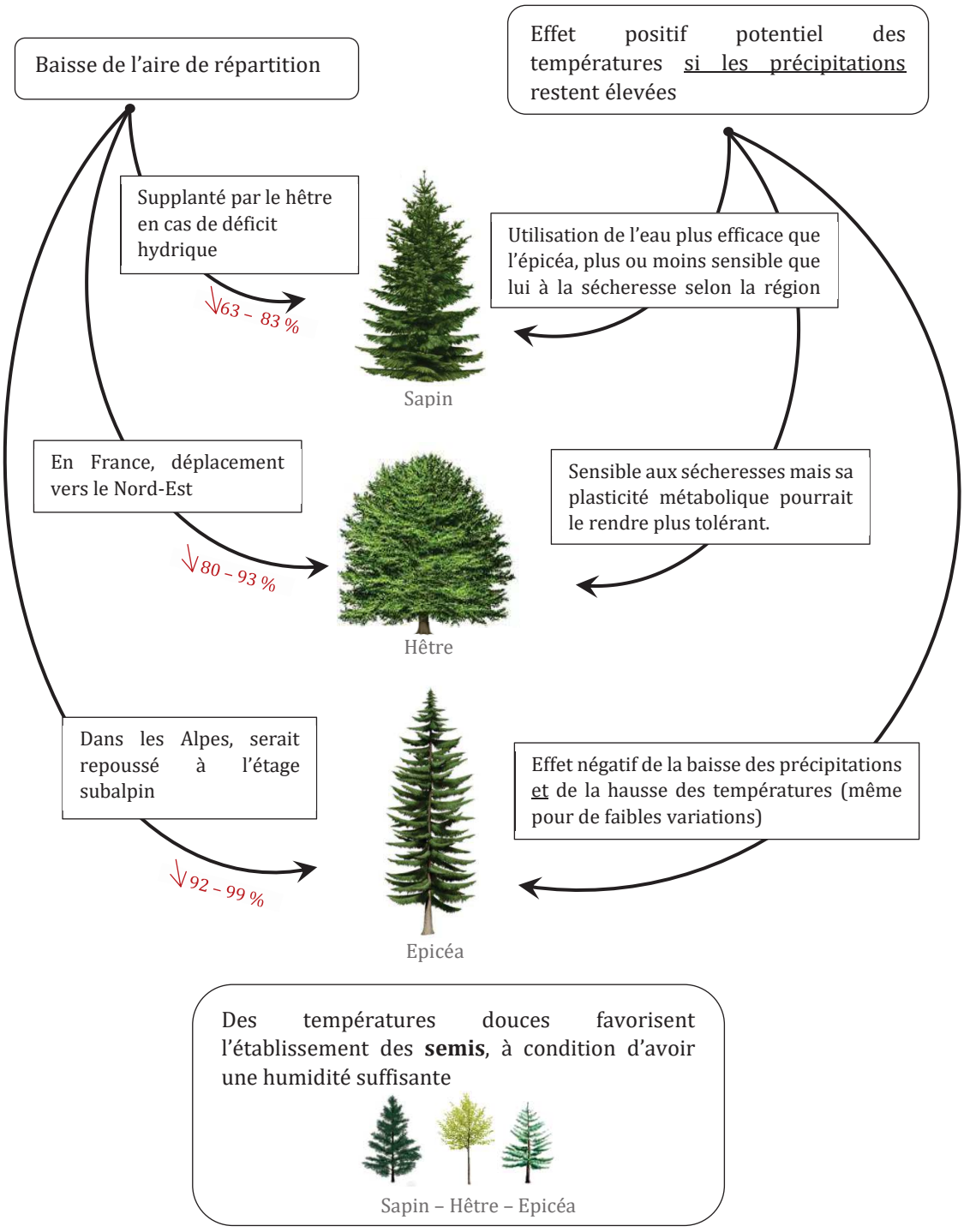


Figure 6. Récapitulatif des principaux effets identifiés du changement climatique sur le hêtre, le sapin et l'épicéa (adultes et régénération). En rouge figurent les diminutions de surface forestière favorable à chaque essence sur la période 2070 – 2100.

Forêts mélangées

Le gestionnaire se trouve maintenant face au défi du choix de la composition en espèces la plus appropriée aux futures conditions climatiques attendues. Le sapin est par exemple considéré comme une potentielle alternative à des essences dont l'aire de distribution va sûrement régresser comme l'épicéa (Aussenac, 2002; Gomez, 2012; Vieilledent et al., 2009), mais la réponse spécifique au changement climatique varie beaucoup entre essences et selon l'échelle géographique considérée, ce qui complexifie les prédictions. Cependant, ce défi peut aussi représenter pour les forestiers une opportunité technique, pour cultiver une forêt plus résistante et résiliente, ainsi qu'environnementale, celle d'une meilleure valorisation d'autres services fournis par la forêt comme ceux liés à la biodiversité, la qualité de l'eau ou encore la protection des sols (ONERC, 2015). **Les forêts mélangées, plus esthétiques que les monocultures, font ainsi l'objet d'un intérêt croissant, et pourraient représenter une option d'adaptation au changement climatique** (Legay et al., 2008). Elles semblent en effet plus résistantes à diverses formes de dégâts car leur composition floristique et faunistique est plus variée, (Klimo et al., 2000). Il a en outre été montré qu'elles pouvaient être plus productives (Jactel et al., 2018; Morin et al., 2011; Vallet & Pérot, 2011; Vilà et al., 2013) et moins vulnérables aux ravageurs (Castagneyrol et al., 2017; Jactel & Brockerhoff, 2007). Le mélange pourrait contribuer au maintien de certaines essences là où leur présence « pures » serait compromise : c'est le cas de la présence de hêtre et d'épicéa qui permettrait le maintien d'une croissance plus forte du sapin lors d'événements climatiques extrêmes, et de réduire sa réponse aux sécheresses d'été (Lebourgeois et al., 2013). Cela peut être dû à la réduction de la compétition pour l'eau en mélange, du fait de la complémentarité des architectures racinaires par exemple, ou à une complémentarité temporelle (pas de compétition en hiver pour les conifères dans les mélanges conifères-feuillus). Si l'effet positif de la biodiversité sur la résistance de la productivité aux extrêmes climatiques a été montrée sur les écosystèmes prairiaux (Isbell et al., 2015), les bénéfices de la biodiversité dans les écosystèmes forestiers ont aussi été soulignés, en particulier en contextes stressants (Paquette & Messier, 2011; Ratcliffe et al., 2017; van der Plas et al., 2017).

A l'échelle européenne, 70 % de la surface forestière sont aujourd'hui dominés par des forêts mélangées composées de deux essences ou plus, contre 30% pour les forêts monospécifiques, souvent composées d'une essence de conifère (MCPFE et al., 2007). En France, 7,2 millions d'hectares, soit près de la moitié de la surface forestière nationale, sont composés d'au moins deux essences ; il peut s'agir de mélanges de feuillus, de résineux, ou mixtes (Figure 7).

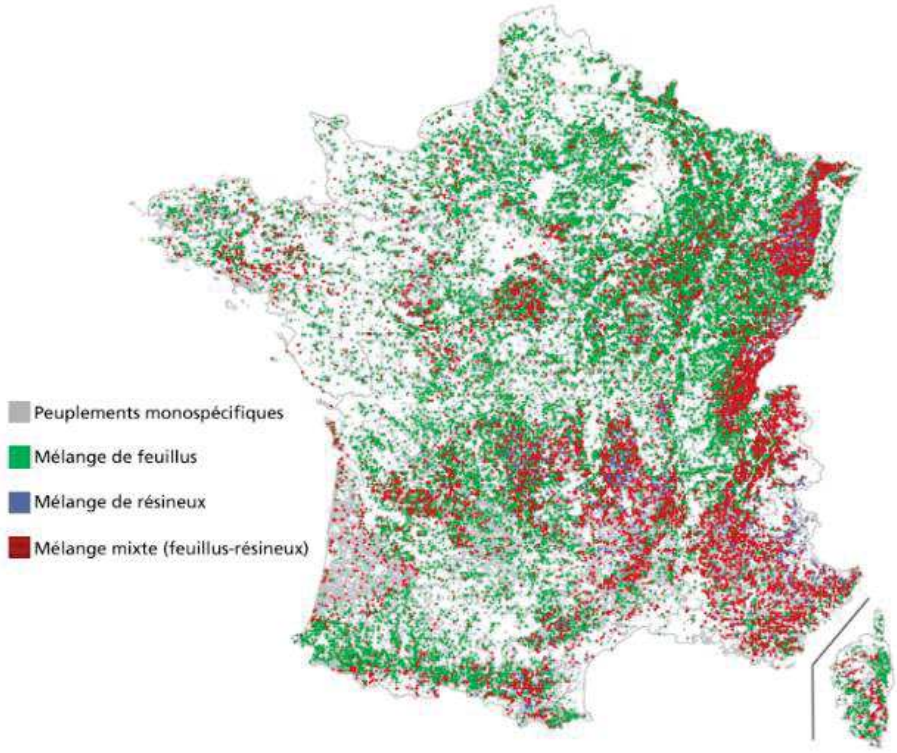


Figure 7. Composition des forêts mélangées en France métropolitaine

Parmi les mélanges comprenant des résineux, les peuplements de montagne avec des hêtres, des sapins et des épicéas représentent 423 000 ha, soit 2 % ; on les retrouve en majorité dans les Alpes, le Jura et les Vosges (IGN, 2016), comme l'illustre la figure 8.

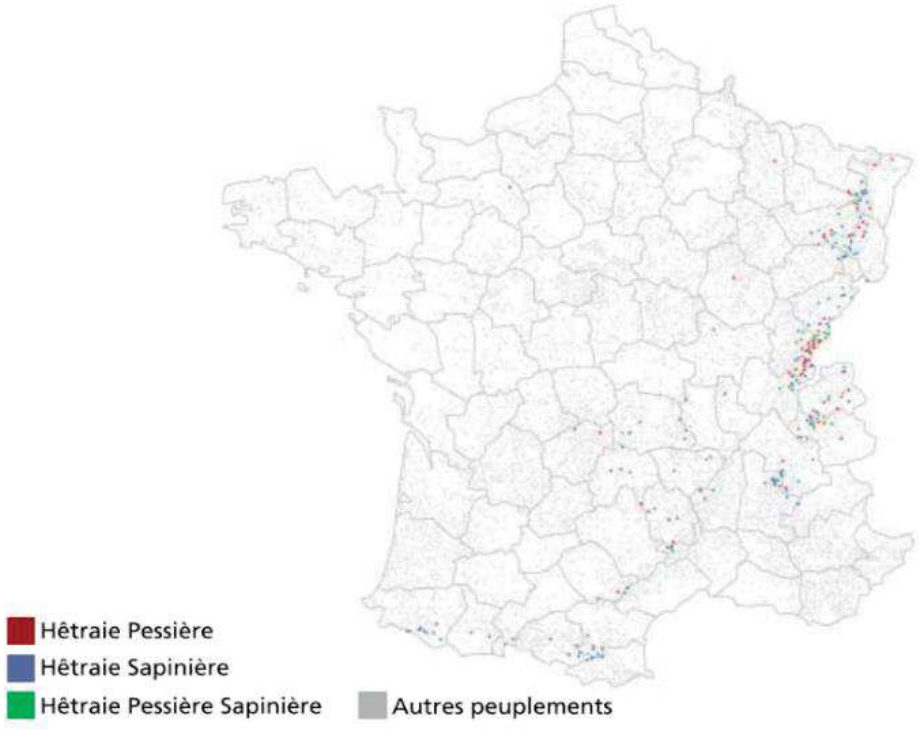


Figure 8. Mélanges de hêtre avec sapin et épicéa (IGN, 2016)

Quid de la régénération en forêts mélangées ?

Les forêts mélangées semblent donc présenter des propriétés intéressantes, tout particulièrement dans le contexte du changement climatique, bien que conduire volontairement le renouvellement d'un mélange n'est pas sans poser certaines difficultés, notamment du fait du comportement des essences qui peut être très différent face à des pressions environnementales. **Malgré l'intérêt que le mélange peut représenter, son effet sur la régénération de la forêt, stade fragile et sensible au changement climatique a été relativement peu exploré à ce jour**, via des études de cas dont n'émerge pas forcément de patron général (Walck et al., 2011). Il est à noter que la diversité en essence d'un peuplement semblerait en augmenter le recrutement, comme cela a été montré par Liang et al. (2007) sur le Douglas *(Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) et la pruche occidentale (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.).

Importance en termes de gestion

Les effets du changement climatique touchent toutes les essences à des degrés divers. Il semble donc capital de tenir compte de ces disparités, qui suggèrent que la composition de la forêt adulte actuelle n'est plus pérenne. La vitesse de migration naturelle des essences ne leur permettrait pas de suivre le déplacement de la réalisation géographique de leur niche – déplacement induit par le changement climatique ; **il est donc de première importance de connaître les effets du changement climatique d'une part, mais également du mélange, qui est aujourd'hui considéré comme une des options envisageables pour suivre cette évolution, sur le succès de la régénération**. En l'occurrence, il a été montré que l'espace était occupé plus densément et de manière plus plastique par la canopée en peuplement mélangé qu'en peuplement monospécifique, ce qui permettrait d'augmenter l'interception de la lumière, la densité en arbres, la productivité et la résilience de la croissance aux perturbations (Pretzsch, 2014). On pourrait cependant s'attendre à ce que l'éclairement au sol soit par conséquent moindre en situation de mélange, qui aurait de ce fait un impact sur le succès de régénération.

Si les forêts mélangées semblent une option potentielle pour s'adapter au changement climatique, la connaissance sur la question du mélange demeure à approfondir. **Cette option suppose une gestion fine par le forestier, notamment par le choix de sa composition en fonction du lieu et des prévisions climatiques associées. Pourtant, ce défi pourrait être encore complexifié par l'impact ponctuel et à court terme d'un autre facteur, qui se fait de plus en plus sentir depuis quelques décennies : les ongulés**.

Ongulés

L'herbivorie, interaction plante – ongulés étudiée

Interactions avec la végétation

Les interactions entre les ongulés et le sous-bois sont de nature multiple : consommation, piétinement, frottis, écorçage (arrachage de l'écorce, en particulier sur l'épicéa en peuplement installé), fertilisation du sol par leurs déjections (Frank & Groffman, 1998; Kiffner et al., 2008; Kupferschmid et al., 2014; Vila et al., 2004; Vospernik, 2006; Wardle et al., 2001) ou encore dissémination des graines (Pellerin et al., 2016). **Notre étude se concentre sur la consommation des jeunes arbres par les ongulés herbivores, nommée abroutissement**.

Présentation des espèces

Les deux espèces d'ongulés herbivores les plus présentes en Europe sont le chevreuil (*Capreolus capreolus* L., cervidé, capreoliné) et le cerf élaphe (*Cervus elaphus* L., cervidé, cerviné) (Verheyden et al., 2006). S'il s'agit de deux espèces de cervidés, elles n'en diffèrent pas moins sur leur taille, leur capacité à emmagasiner des réserves, ou encore leur régime alimentaire (Storms et al., 2008). En effet, à l'âge adulte, une biche pèse en moyenne 108 kg contre 27 kg pour la chevrette (Loison et al., 1999), le cerf atteignant entre 160 et 230 kg tandis que le chevreuil ne pèse que 2 à 3 kg de plus que la chevrette. On trouve également en Europe d'autres cervidés comme l'élan (*Alces alces* L.), le cerf Sika (*Cervus nippon* T.), le daim (*Dama dama* L.) et le renne (*Rangifer tarandus* L.), ainsi que des bovidés parmi lesquels le chamois (*Rupicapra rupicapra* L.), le bouquetin (*Capra ibex* L.) ou encore le mouflon (*Ovis* spp., toutes formes sauvages). Si toutes ces espèces sont des ruminants, elles se distinguent toutefois par leur régime alimentaire.

Régimes alimentaires

Les ruminants sont un sous-ordre de mammifères partageant un type digestif très répandu autour du monde. Ils ont en commun la capacité d'utiliser la biomasse cellulosique à l'aide des nombreux micro-organismes présents dans leurs trois pré-estomacs : le rumen (aussi appelé « panse »), le réticulum (ou « réseau ») et l'omasum (ou « feuillet » en référence à sa structure en lames), qui précèdent l'abomasum (« caillette »), ce dernier étant l'équivalent de l'estomac des monogastriques comme l'homme (Barone, 1997). Leur digestion implique une phase de rumination, qui consiste en des cycles de régurgitations – mastication – ingestion entre le rumen et la cavité buccale, de sorte à rompre les parois végétales et les membranes cellulaires et donc à

rendre leur contenu plus facilement accessible aux enzymes digestives, et à imprégner le bol alimentaire de salive, qui est entre autres une solution tampon maintenant le pH du rumen compatible avec la vie des nombreux micro-organismes qu'il héberge (Sjaastad et al., 2003). Bien qu'ils partagent cette particularité physiologique, des différences permettent de définir plusieurs catégories de ruminants.

Parmi les ruminants sauvages, longtemps les mangeurs de feuilles (« *browsers* »), très sélectifs, ont été opposés aux brouteurs d'herbe (« *grazers* »), jusqu'à ce qu'Hofmann et Stewart (1972) définissent trois types de ruminants, pour aller au-delà de cette classification qu'ils qualifiaient d'insuffisante. En effet, elle ne tenait par exemple pas compte du fait que certains « *grazers* » pouvaient eux aussi être très sélectifs, et qu'une espèce donnée pouvait passer d'un comportement à l'autre en fonction de la saison et de la ressource alimentaire disponible. Par l'étude des nombreux ruminants sauvages d'Afrique de l'est, ils se sont fondés sur des relations structure – fonction – ressource pour différencier :

- Les mangeurs de fourrage (« *grass and roughage eaters* », appelés « GR » par la suite), dont le rumen a une capacité importante, permettant un transit lent d'une nourriture riche en fibres, avec peu de papilles ruminales (sièges du passage des acides gras volatils dans le sang) qui sont très kératinisées, donc protégées contre les fibres. Ils se nourrissent principalement de graminées. Sous nos latitudes, il s'agit notamment du mouflon.
- Les « sélecteurs d'herbe concentrée » (« *concentrate selectors* », appelés « CS » par la suite), dont le rumen est plus simple et adapté à un renouvellement rapide et à un fort taux de fermentation du bol alimentaire. Sa capacité d'absorption est démultipliée par la présence de nombreuses papilles ruminales. Ils se nourrissent principalement d'herbacées dicotylédones, buissons et feuilles d'arbres. Le chevreuil et l'élan en sont deux exemples.
- Les mangeurs intermédiaires (« *intermediate feeders* », appelés « IM » par la suite), dont la sélection alimentaire et la morphologie du tractus digestif se situe entre les deux précédemment décrites. Ils peuvent présenter des variations structurelles, résultant d'un changement d'habitat, de saison, ou bien de la compétition avec une autre espèce. Le cerf élaphe et le chamois font partie de cette catégorie. Certains sont intermédiaires à préférence pour l'herbe, comme le bouquetin, d'autres à préférence pour les herbacées dicotylédones, buissons et feuilles d'arbres, comme le renne. Bien que les ruminants de cette catégorie aient un régime alimentaire varié et opportuniste, ils évitent les fibres autant que possible. Lorsque que les plantes fourragères se lignifient ils peuvent devenir plutôt « brouteurs », et aussi se nourrir de graines et de fruits.

La figure 9 place différentes espèces de ruminants parmi ces catégories.

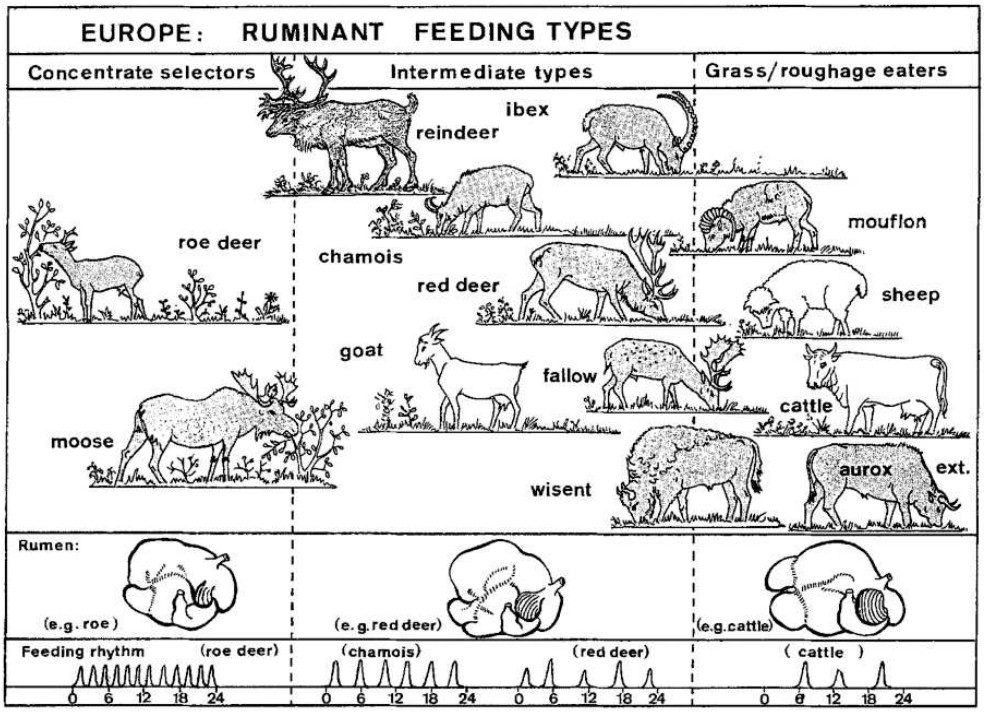


Figure 9. Ruminants européens classés selon leur type alimentaire (espèces domestiques en blanc). Les espèces les plus à droite sont les plus adaptées à la digestion de parois cellulaires et de fibres, les plus à gauche sont celles qui sélectionnent plutôt le contenu cellulaire.
Source : Hofmann, 1989

Les CS sont caractérisés par une ouverture de bouche relativement plus large que celle des GR. Elle leur permet d'attraper des rameaux, des fruits ou des inflorescences en entier. Hofmann (1989) a également rapporté une production de salive plus importante chez les CS et les IM que chez les GR, qu'il met interprète comme un moyen de contourner les défenses chimiques des plantes, comme les phénols et les tannins. Il a en effet été montré qu'à l'issue de la mastication d'une rosacée (*Coleogyne ramosissima*) par la chèvre, 50% des tannins initialement présents avaient disparu (Provenza & Malechek, 1984).

Par la suite, nous nous intéresserons plus particulièrement aux cas du cerf élaphe (IR) et du chevreuil (CS). En effet, le chevreuil est certes généraliste, mais n'en est pas moins très sélectif dans son alimentation (Redjadj et al., 2014; Storms et al., 2008; Tixier et al., 1997). Ces deux espèces utilisent en outre différemment la ressource alimentaire : le chevreuil, qualifié d'« *income breeder* », n'a pas la capacité d'accumuler d'énergie (et donc pas le coût métabolique associé), et est donc très dépendant de la ressource alimentaire qu'il consomme. Le cerf élaphe, quant à lui, est qualifié de « *capital breeder* », capable d'emmagasiner de l'énergie jusqu'à la période de reproduction et de l'élevage des jeunes. Le cerf mulet de sitka (*Odocoileus hemionus sitkensis*, R.), par exemple, absorbe quatre fois plus d'énergie par minute en été qu'en hiver, pour une dépense énergétique 1,2 fois plus élevée. Les changements saisonniers de l'efficacité de la quête de nourriture sont à l'origine des variations saisonnières de sa masse corporelle, et ces réserves

accumulées en été essentielles à sa survie au cours de l'hiver, la seule quête de nourriture ne permettant pas de combler ses besoins (Parker et al., 1996).

Rôle de la ronce et des perturbations

A l'inverse du chevreuil, très sélectif dans son alimentation, le cerf élaphe est donc plutôt opportuniste, et la composition de son régime varie selon la disponibilité de la ressource. En effet, Storms et al. (2006) ont montré que lors de l'apparition d'une trouée suite à l'ouragan Lothar en 1999, la part de graminées dans le contenu stomacal des cerfs de la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) de La Petite Pierre (Vosges) avait quasiment doublé.

Cependant, **en période de faible disponibilité en ressource comme l'hiver, les régimes alimentaires des deux espèces tendent à converger vers la seule denrée « verte » qui persiste, à savoir la végétation lignifiée**, en particulier les conifères sempervirents et la ronce, qui conserve elle aussi ses feuilles toute l'année. Elle est très exploitée par le cerf, le chevreuil (ainsi que par le chamois le mouflon, Redjadj, 2010). Cependant, la disponibilité de la ronce en tant que ressource alimentaire est dépendante des conditions climatiques, car sa digestibilité est très réduite en cas de gel (Saïd *et al*., non publié). La ronce ne constitue donc pas une ressource stable d'une année à l'autre. Cela pourrait expliquer le fait que même lorsque sa disponibilité a beaucoup augmenté en RNCFS de La Petite Pierre suite à l'ouragan Lothar, sa part dans le contenu stomacal des cerfs et des chevreuils n'a pas particulièrement augmenté (Storms et al., 2006). Ainsi, lors d'hivers présentant des épisodes de gel, la disponibilité de la ronce en tant que ressource alimentaire est amoindrie et la pression d'abroutissement sur les espèces ligneuses est augmentée d'autant.

Les ongulés pouvant abroutir ces ligneux jusqu'à une hauteur de 2 m, mais préférant les hauteurs intermédiaires de 70 cm (chevreuil, chamois, mouflon) et de 1,20 m (cerf), les semis sont particulièrement touchés et vulnérables à cette pression d'abroutissement. En présence de fortes densités de cerf, chevreuil et chamois, Motta (2003) a montré que le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia* L.) était totalement absent de la strate 1 m – 1,60 m, qui serait donc une hauteur privilégiée pour l'alimentation de ces ongulés sauvages…

Appétences différentes des essences et vulnérabilité des semis

… Sur ce même site, l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst) était présent dans ces classes de hauteur. Cette situation est une bonne illustration de l'abroutissement sélectif des ongulés, lié à leurs préférences alimentaires. **Les espèces sur lesquelles se focalise notre étude – hêtre, sapin et épicéa – présentent des appétences tout à fait différentes**. Si ces essences ne sont pas

trop consommées à la saison de végétation, lorsque la ressource alimentaire est abondante, elles sont en revanche parmi les rares denrées restantes en hiver, le sapin et l'épicéa conservant leurs aiguilles toute l'année. Au début du printemps, les jeunes rameaux de conifères et les bourgeons ou jeunes feuilles de hêtre constituent encore une ressource alternative avant l'éclosion de toute la végétation.

Parmi ces trois essences, c'est incontestablement le sapin qui est préféré par les ongulés, en particulier le chevreuil – mais aussi consommé par le cerf, le chamois et le mouflon (Redjadj, 2010). Le cerf consomme aussi volontiers de l'épicéa, quatre fois plus que le chevreuil – le mouflon en consomme également (Storms et al., 2008). Il s'agit néanmoins d'une essence moins appétente que le sapin (Gill, 1992; Heuzé et al., 2005). **Le hêtre apparaît comme l'essence la moins appétente** des trois (Boulanger et al., 2009). Ses bourgeons et jeunes feuilles, qui sont délaissés en plaine, peuvent toutefois être abroutis en montagne (Diaci et al., 2012; Heinrichs et al., 2012; Husheer et al., 2005). Sapin, hêtre et épicéa sont fréquemment accompagnés d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.), essence plus appétente que le hêtre (Konôpka & Pajtík, 2015) mais relativement peu choisie par les cervidés (Boulanger et al., 2009).

Les semis sont particulièrement vulnérables à l'abroutissement par les ongulés. Outre le fait qu'ils soient à leur portée car de petite taille, que leur bourgeon apical leur soit accessible, et que la perte d'un rameau soit plus préjudiciable à un semis qu'à un adulte (qui en a beaucoup plus), les semis sont également désavantagés par leur phénologie. Ils débourrent en effet plus tôt que les adultes, ce qui leur permet d'avoir une plus longue saison de végétation et de bénéficier de la lumière avant la fermeture de la canopée (Augspurger, 2008; Richardson & Keefe, 2009; Seiwa, 1999; Vitasse, 2013), mais en fait une ressource facilement accessible aux herbivores.

Stratégies de défense contre l'herbivorie

Les végétaux présentent plusieurs types de défenses contre l'herbivorie, de nature physique ou chimique. Une des réponses à l'abroutissement est la production d'épines. Chez la ronce, elle est en effet augmentée en présence d'abroutissement (Bazely et al., 1991). Leur effet dissuasif a été rapporté dans de nombreuses études. Obeso (1997) démontre que le houx (*Ilex aquifolium*), lorsque ses feuilles sont très épineuse, est beaucoup moins abrouti que les plantes voisines qui en comportent moins. Le retrait expérimental d'épines de semis d'Acacia (*Acacia rigidula* et *Acacia berlanderi*) a pour conséquence un abroutissement plus intense de ses semis par le cerf de Virgine (*Odocoileus virginianus*, Z.) (Cash & Fulbright, 2005). Une autre réponse physique des plantes à l'abroutissement est la présence accrue de poils (Kato et al., 2008) ; elle aurait cependant un effet négatif sur l'herbivorie par les insectes plutôt que par les cervidés

(Hanley et al., 2007). La sclérophyllie, liée à une teneur en lignine plus importante, n'aurait pas d'effet dissuasif en soi mais diminuerait l'appétence de la plante (David M. Forsyth et al., 2005). Coley et al. (1985) propose l'hypothèse que c'est essentiellement la disponibilité en ressource qui détermine quelle en sera la part allouée à la défense contre les herbivores : dans les environnements pauvres en ressources nutritive, les végétaux sélectionnés tendent à avoir un faible taux de croissance, ce qui favorise un plus fort investissement dans la défense anti-herbivores. Leurs organes ont une durée de vie longue, ce qui limite les pertes liées à leur remplacement, et augmente également leur probabilité d'être exposés à des conditions défavorables telles que des sécheresses, auxquelles une forte teneur en fibre, une faible teneur en eau et une épaisse cuticule peuvent constituer une réponse évolutive. Ces caractéristiques diminuent l'appétence des feuilles à longue durée de vie. Elles ont également une probabilité plus importante d'être abrouties avant de tomber, et peuvent produire des composés secondaires qui dissuadent les herbivores, voire leur sont toxiques (Bryant et al., 1983).

Il semblerait donc que les essences adaptées à des conditions abiotiques stressantes comme le froid ou la sécheresse présentent des caractéristiques telles (structures mécaniques, métabolites) qu'elles seraient moins appétentes que d'autres espèces de milieux moins contraignants, comme l'illustre la figure 10.

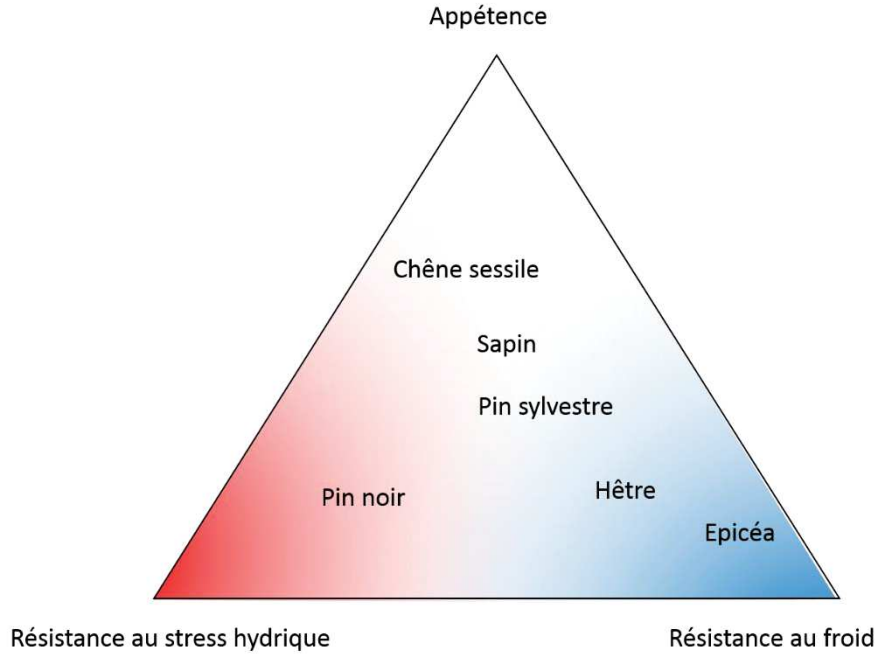


Figure 10. Diagramme conceptuel d'un compromis résistance au stress vs appétence

Les composés ou métabolites secondaires, par opposition aux métabolites primaires, remplissent des fonctions non-essentielles à la plante. Leur absence n'est dons pas létale pour l'organisme. Leur implication dans la défense anti-herbivores est fréquemment rapportée, même si elle semble loin d'être leur seule fonction, puisqu'ils interviennent également dans la décomposition de la litière, le cycle des nutriments, la séquestration d'azote ou encore l'activité microbienne (Kraus et al., 2003). Ces composés ont notamment pour effet de diminuer la digestibilité des protéines (C. T. Robbins, Hanley, et al., 1987), et peuvent se révéler toxiques pour l'organisme à haute dose (Freeland & Janzen, 1974), et peuvent donc orienter les choix alimentaires des herbivores, voire les repousser (Verheyden-Tixier et al., 2008; Villalba et al., 2015). Cela n'empêche cependant pas le chevreuil de consommer des plantes à teneur élevée en phénols, ce qui suggère qu'il est capable de les « désactiver » (Tixier et al., 1997), en écho à l'expérimentation menée par Provenza & Malechek (1984) sur la mastication (50% des tannins disparaissent sous l'effet de la mastication chez la chèvre). Il a également été montré que la salive du cerf mulet (*Odocoileus hemionus*) avait la capacité de neutraliser les tannins (C. T. Robbins, Mole, et al., 1987). A l'inverse, s'il paraît évident que les cerfs ont un effet sur la composition du sous-bois, leur influence sur la composition physico-chimique serait en revanche négligeable (T. A. Hanley, 1987), et **la réponse à l'herbivorie semble très dépendante de l'espèce végétale considérée** (Burney & Jacobs, 2012).

Dynamique des populations au cours du XX^{ème} siècle – Evolution actuelle des populations et projection

Histoire, causes identifiées de l'augmentation des populations

Les populations d'ongulés ont augmenté de manière spectaculaire en Europe (Andersen et al., 1998; Fuller & Gill, 2001; Ward, 2005), et plus largement dans l'hémisphère Nord (Côté et al., 2004; Horsley et al., 2003; Murata et al., 2009; Takatsuki, 2009) **au cours du XX^{ème} siècle**.

La France ne fait pas figure d'exception face à ce phénomène. Suite à la libération du droit de chasse du cerf élaphe après la Révolution française, auparavant réservée à l'aristocratie, ainsi qu'aux deux guerres mondiales, les populations de cervidés en France ont fortement régressé pour se retrouver à des niveaux très bas au milieu du XX^{ème} siècle. Une politique très volontariste a alors été menée pour renforcer leurs effectifs, comprenant la mise en place de quotas de chasse et de nourrissage l'hiver, la création de réserves de gibier. Une réintroduction du cerf sur tout le

territoire métropolitain a également été menée à partir des réserves de la forêt de La Petite Pierre et de Chambord (près de la moitié des 320 populations sont issues de ces repeuplements : Alpes, Pyrénées, Massifs de l'Ouest et de la moitié Sud), et du chevreuil à partir des forêts de Trois Fontaines et Chizé. Par ailleurs, la surface des forêts semble en constante augmentation depuis cette période, offrant à ces espèces un habitat potentiel de plus en plus étendu, même si aucun lien de causalité entre les augmentations de surface de la forêt et d'abondance des populations de cervidés n'a encore été démontré. Enfin, le nombre de chasseurs décline en France, ainsi que leur niveau d'entraînement et de qualification (Roucher, 2014). Toutes ces raisons ont mené à une forte augmentation des populations de cervidés, tant en termes d'abondance que d'expansion géographique. En France, le chevreuil est aujourd'hui présent dans toutes les forêts, et le cerf dans 80 départements (14 millions d'hectares, Fig. 11a et 12a). Certains départements arrivent même à saturation de chevreuils (en Lorraine, Franche-Comté et dans le Sud de la France ; source Réseau ongulés sauvages, FNC, FDC). Le nombre de cerfs et de chevreuils tués a été multiplié par six entre 1983 et 2013 et n'a pas baissé depuis. Enfin, la pratique d'une « chasse au trophée », qui concentre l'effort de chasse sur les mâles, ne permet pas une régulation efficace de la population. Cette augmentation des populations est visible à travers l'évolution des tableaux de chasse présentée dans les figures 11b et 12b .

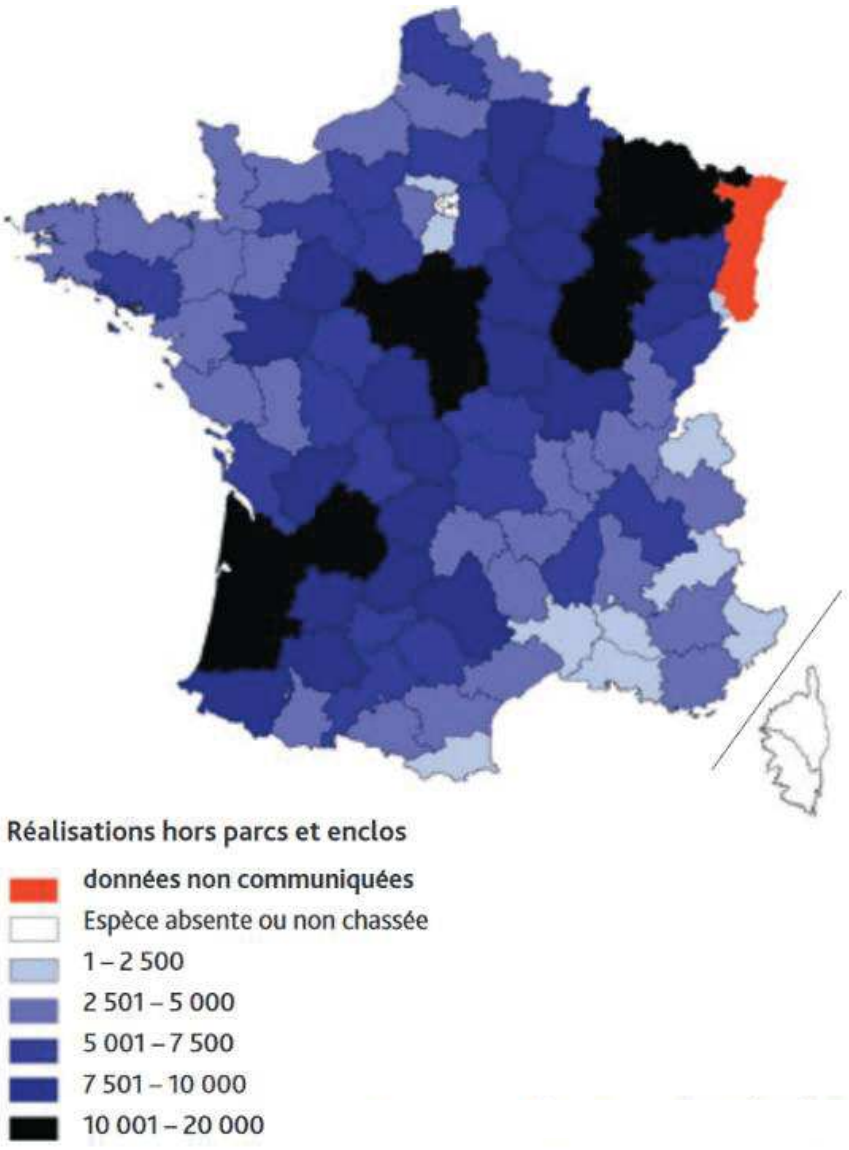


Figure 11a. Répartition géographique des chevreuil tués, saison 2016 – 2017 (Réseau Ongulés Sauvages ONCFS/FNC/FDC)

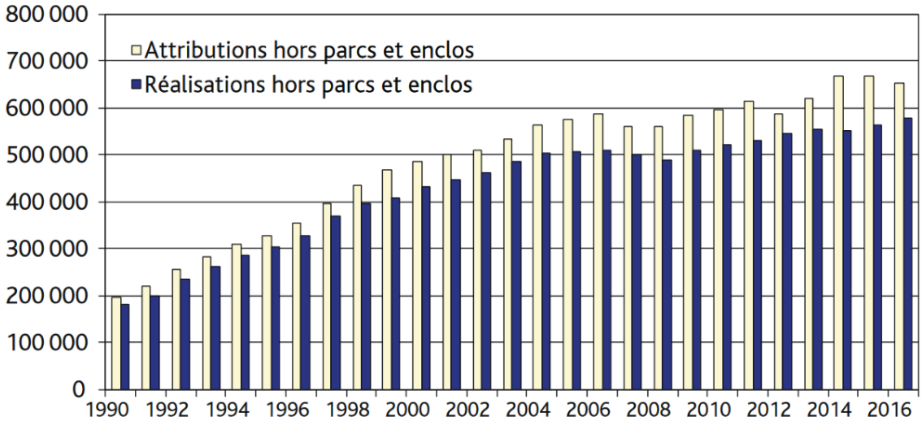


Figure 11b. Evolution du tableau de chasse national du chevreuil, de 1990 à 2017 (Réseau Ongulés Sauvages ONCFS/FNC/FDC)

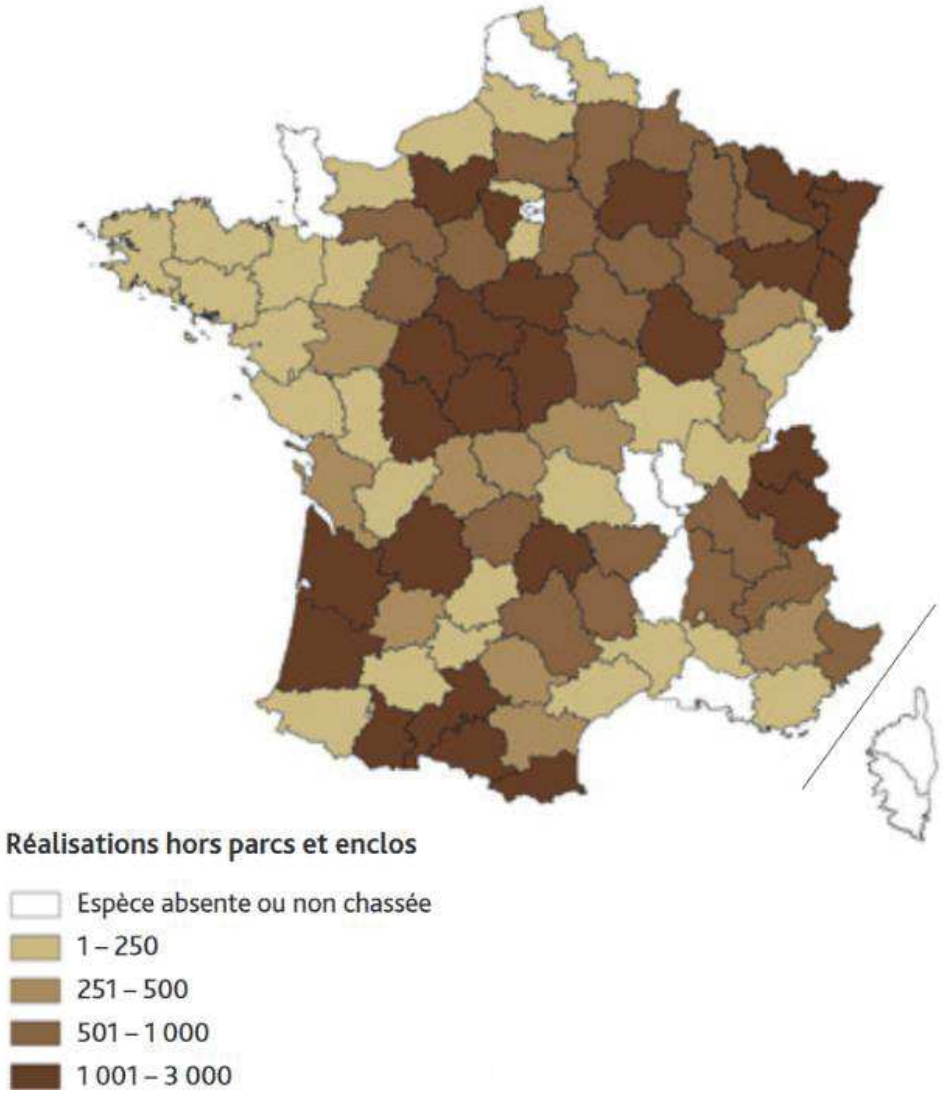


Figure 12a. Répartition géographique des cerfs tués, saison 2016 – 2017
(Réseau Ongulés Sauvages ONCFS/FNC/FDC)

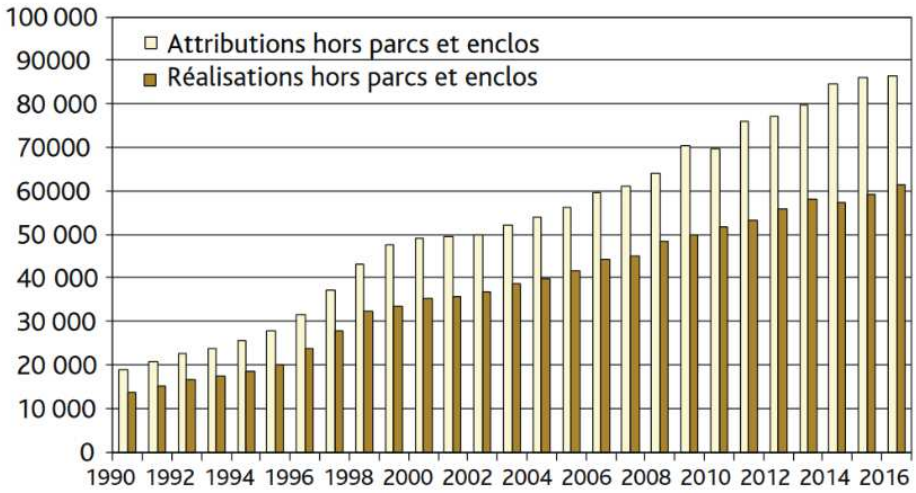


Figure 12b. Evolution du tableau de chasse national du cerf, de 1990 à 2017
(Réseau Ongulés Sauvages ONCFS/FNC/FDC)

Méthodes d'étude de l'effet de l'abroutissement sur la végétation

Plusieurs méthodes permettent de mettre en évidence l'effet des ongulés herbivores. Parmi elles, celle des **enclos – exclos** (association d'une parcelle clôturée, l'enclos, et d'une parcelle attenante de même surface accessible aux ongulés) est considérée comme un standard en la matière, notamment car ils démontrent de manière directe l'effet des ongulés par rapport aux zones où ils sont présents (Waller et al., 2009). Ils ont été et sont encore fréquemment employés pour démontrer l'effet de l'abroutissement sur la composition en espèces (Boulanger et al., 2018; Peltzer et al., 2014; Wardle et al., 2001) ou sur les performances de croissance des individus (Bergquist et al., 2009; Casabon & Pothier, 2007; Nagel et al., 2015). Leur durée est variable, de quelques années à plus de 50 ans (Goetsch et al., 2011; Senn et al., 2002).

Des **Indicateurs de Changement Ecologique** ont également été mis au point, pour suivre l'abondance des ongulés, leurs performances individuelles, ou encore leur influence sur l'habitat, tels que l'indice d'abroutissement (Morellet et al., 2007). Dans ma thèse, j'utilise des enclos-exclos, des mesures individuelles d'abroutissement sur des semis, et la méthode Aldous (1944), décrite dans le chapitre Matériel et méthodes.

Conséquences sur la forêt

Cette augmentation spectaculaire des populations d'ongulés dans l'hémisphère Nord n'est pas sans conséquence sur les forêts, à plusieurs titres. En l'espace de 50 ans, l'abroutissement par les cervidés a outrepassé les effets du pâturage, dans certaines régions de Norvège où ce dernier a décliné (Austrheim et al., 2011). La **forte pression de sélection à laquelle sont soumises les espèces forestières peut modifier la structure et la composition du sous-bois** (Takatsuki, 2009), allant jusqu'à favoriser l'installation d'espèces invasives (Koh et al., 1996; Weller et al., 2011). Sous son effet, la part d'espèces appétentes est fortement réduite, au profit d'espèces non appréciées (Augustine & Mcnaughton, 1998; Olofsson et al., 2005), les rendant **susceptibles de modifier à long-terme la trajectoire des peuplements** (McGarvey et al., 2013). Il en va de même de leur croissance : Kuiters & Slim (2002) ont montré que même suite à une forte réduction de la pression d'abroutissement, la croissance des arbres les plus appétents restait amoindrie, et que les espèces les moins appétentes – en l'occurrence le pin sylvestre et le hêtre – pourraient rapidement dominer la canopée sous la pression d'abroutissement actuelle. Les ongulés ont donc un effet profond et durable sur le renouvellement des peuplements, en affectant leur trajectoire mais aussi leurs performances.

Un exemple extrême est celui du Cerf de Virginie, introduit sur l'île d'Anticosti (Québec) au début du XX^{ème} siècle en l'absence de prédateurs naturels. Sous l'effet de son abroutissement sélectif intense, le devenir des peuplements de sapin baumier (*Abies balsamea*) est menacé ; dans

de telles conditions, le sapin baumier pourrait même être éradiqué en quelques décennies au profit de l'épinette blanche (*Picea glauca*), moins consommée (Hidding et al., 2013; Potvin, Beaupre, et al., 2003). Ce phénomène touche deux essences proches de nos essences d'intérêt soumises au contexte particulier d'une introduction d'espèce sur une île. Toutefois, la même tendance a également été rapportée en Europe, où **l'épicéa est favorisé au détriment du sapin** (Thompson & Curran, 1992), qui peine à dépasser les 30 cm de haut sur les flancs de montagne très abroutis (Heuzé et al., 2005). **La croissance et la survie du sapin sont en effet fortement impactées par l'abroutissement lorsque les densités d'ongulés sont élevées** (Hidding et al., 2012).

L'effet de l'abroutissement par les ongulés sur les essences forestières se concentre en particulier sur la phase de régénération, durant laquelle les individus sont suffisamment petits pour leur être accessibles. C'est ainsi surtout au niveau du sous-bois que s'opèrent ces changements et que se voit cet impact. La présence d'une strate dominante, due à faible vitesse de croissance des arbres, ainsi qu'à la durée importante des cycles sylvicoles de l'ordre du siècle, masque donc encore les effets de l'abroutissement, mais la forêt pourrait bien changer de visage en quelques décennies (McGarvey et al., 2013; Potvin, Beaupre, et al., 2003).

S'agissant d'une pression sélective comme le changement climatique, on peut s'attendre à des interactions complexes entre ces deux facteurs. Ce phénomène est visible dans les zones particulières que sont les transitions entre biomes (tempéré et boréal par exemple), ou aux *treelines*. Il a en effet été montré le long d'un gradient thermique en Amérique du Nord que la croissance des espèces tempérées augmentait et celle des espèces boréales diminuait avec la température, mais que cette réponse en croissance des espèces tempérées était amoindrie par l'abroutissement, ces dernières étant plus consommées (Fisichelli et al., 2012). En transposant ce gradient géographique dans le temps, cela laisserait à penser que le remplacement de communautés de plantes boréales par des plantes tempérées sous l'effet du changement climatique serait annihilé par l'abroutissement. De même, une étude menée pendant cinq ans au Groenland montre que la transition sous l'effet du réchauffement d'une communauté végétale dominée par les graminées à une dominée par des buissons, n'a pas lieu en présence du bœuf musqué (*Ovibos moschatus* Z.) et du caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*, B.) (Post & Pedersen, 2008). L'interaction entre l'effet du climat et celui des ongulés a également été mis en évidence au niveau des *treelines*, la présence de moutons pouvant la maintenir en-dessous de son altitude potentielle (Speed et al., 2010). A l'inverse, dans un contexte méditerranéen aux sécheresses fréquentes, la présence d'ongulés pourrait renforcer les effets du climat sur le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.), plus sensibles aux sécheresses et plus appétent que le pin noir (*Pinus nigra* R. L.) (Herrero et al., 2012). En d'autres termes, les cervidés interfèreraient négativement avec la migration attendue des espèces (Aitken et al., 2008). Or, ils jouent également un rôle

facilitateur dans cette migration à travers la dispersion des graines, que ce soit sur leur poil ou dans leurs excréments (Pellerin et al., 2016; Scheller & Mladenoff, 2005). On est alors en mesure de se demander si le rôle positif de « disperseur » à grande échelle – quelques kilomètres – des ongulés ne pourrait pas être contrebalancé par les dégâts qu'ils occasionnent en raison de leur trop grande abondance locale.

Les dynamiques en jeu apparaissent donc complexes, mais quelques pistes d'évolution cohérentes pourraient tout de même se dessiner.

Questions de thèse et organisation du manuscrit

Ce sujet large et complexe peut être résumé par les relations entre deux contraintes – l'abroutissement et le climat, et une variable réponse – la régénération forestière.

Mon travail a pour objectif, si ce n'est de les démêler, du moins d'approfondir nos connaissances sur les liens qui les unissent, et en conséquences de se figurer la situation d'un mélange épicéa – sapin – hêtre soumis aux pressions du changement climatique et de l'abroutissement dans 100 ans, tant au niveau de la strate de régénération qu'à celui des adultes.

Pour cela, je cherche à répondre aux questions suivantes :

i) Quels sont les effets du mélange, et des conditions climatiques sur la régénération du sapin et du hêtre ?

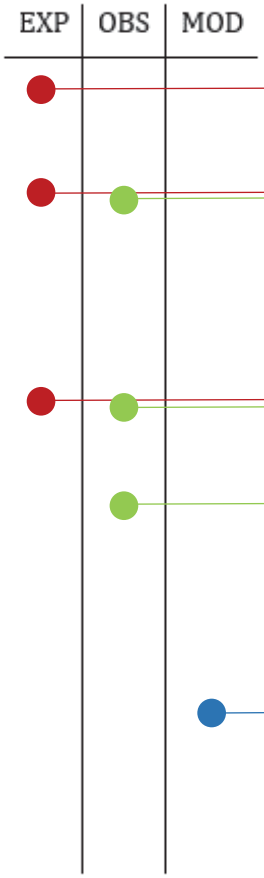
ii) Comment caractériser l'effet de l'abroutissement sur la régénération du sapin et de l'épicéa en mélange ?

iii) Quelles sont les réponses à ces deux pressions (du climat et de l'abroutissement) en termes d'allocation des ressources (résistance mécanique, surface foliaire, teneurs en carbone, azote, phosphore, phénols) ?

iv) Quel est l'effet du climat sur l'abroutissement, et qui des deux facteurs (climat et abroutissement) influence le plus la croissance des semis ?

v) Quelle sera la situation d'un peuplement mélangé d'épicéa, de sapin et de hêtre dans 100 ans, selon divers scénarios climatiques et d'abroutissement ?

Les dispositifs utilisés pour répondre à ces questions mêlent expérimentation (« EXP » dans le tableau ci-dessous), observation (« OBS ») et modélisation (« MOD »). Les études relatives à ces questions sont réparties en trois chapitres, dont deux sont composés de deux sous-chapitres :



- Le CHAPITRE I porte sur les effets du climat et de l'abroutissement sur la régénération, étudiés séparément.
  Dans le **sous-chapitre I-1**, nous nous intéressons à sur l'effet du mélange d'espèces et du climat sur la régénération de sapins et de hêtres.
  Dans le **sous-chapitre II-2**, nous cherchons à quantifier l'effet de l'abroutissement sur la régénération de sapins et d'épicéas en mélange.
- Le CHAPITRE II porte quant à lui sur l'effet du climat et de l'abroutissement étudiés sur les mêmes individus.
  Dans le **sous-chapitre II-1**, nous mesurons les réponses à ces deux pressions à une échelle plus fine, celle des traits foliaires.
  Dans le **sous-chapitre II-2**, nous complétons les parties précédentes en étudiant l'effet du climat sur l'abroutissement lui-même, et cherchons à déterminer laquelle de ces deux pressions (climat, abroutissement) influence le plus la croissance de semis de sapin, hêtre, épicéa, ainsi que d'érable.
- Le CHAPITRE III, enfin, consiste à donner des pistes de réflexion sur l'évolution en 100 ans d'un peuplement mélangé d'épicéas, de hêtres et de sapins, dans le contexte de l'étude. Nous y explorons la situation dans 100 ans d'un tel peuplement soumis à plusieurs scénarios contrastés de pressions liées au changement climatique ou à l'abroutissement.

La Figure 13 schématise les l'articulation des différents chapitres autour de ma question de thèse, et y associe les dispositifs expérimentaux et le modèle utilisés pour y répondre.

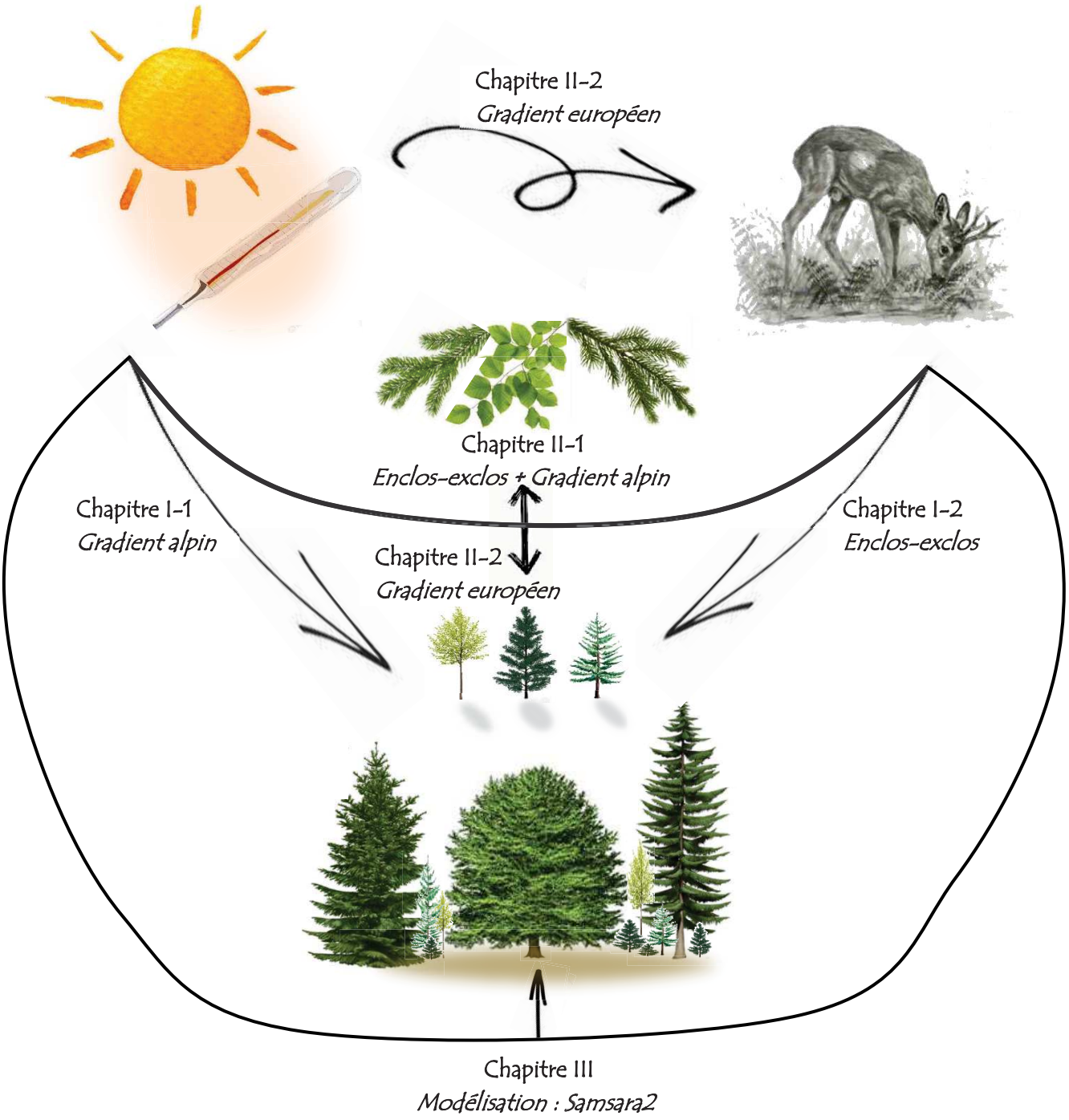


Figure 13. Schéma conceptuel du sujet de thèse, et moyens d'étude associés

Chaque sous-chapitre est précédé d'un chapeau qui rappelle le contexte et la (les) question(s) de l'étude, et en cite les principaux résultats.

Une discussion générale achève ce manuscrit.

MATERIELS ET METHODES

Pour répondre à ces questions, nous avons utilisé une multiplicité d'approches – expérimentation, observation, modélisation – à travers plusieurs dispositifs. Nous en présentons les grandes lignes dans cette section, des détails supplémentaires étant fournis dans les chapitres correspondants.

CHAPITRE I-1. Etude de l'effet du mélange sur la régénération du sapin et du hêtre le long d'un gradient climatique

Objectif

L'objectif de ce chapitre est de tester l'effet du mélange sur la régénération du sapin et du hêtre dans des situations climatiques différentes. Pour ce faire, nous utilisons une approche combinant expérimentation et observation, basée sur des triplets de placettes. Chaque triplet est constitué d'une placette en peuplement mélangé de sapin et de hêtre associée à une placette en peuplement pur de chaque essence, proches géographiquement pour réduire la variabilité environnementale entre ces trois placettes. Les triplets sont positionnés le long d'un double gradient, latitudinal et altitudinal, situé dans trois sites alpins (dispositif du projet DISTIMACC (2014-2018), suite de l'ANR BioProFor 2011-2015).

Dispositif et sites d'étude

Les trois sites d'étude se trouvent dans les Alpes externes, sur une roche-mère calcaire, le long d'un gradient latitudinal : les Bauges (45.7°N, 6.2°E), le Vercors (44.9°N, 5.3°E), et le Mont Ventoux (44.2°N, 5.2°E « Ventoux »). Ils sont représentés sur la figure 14.

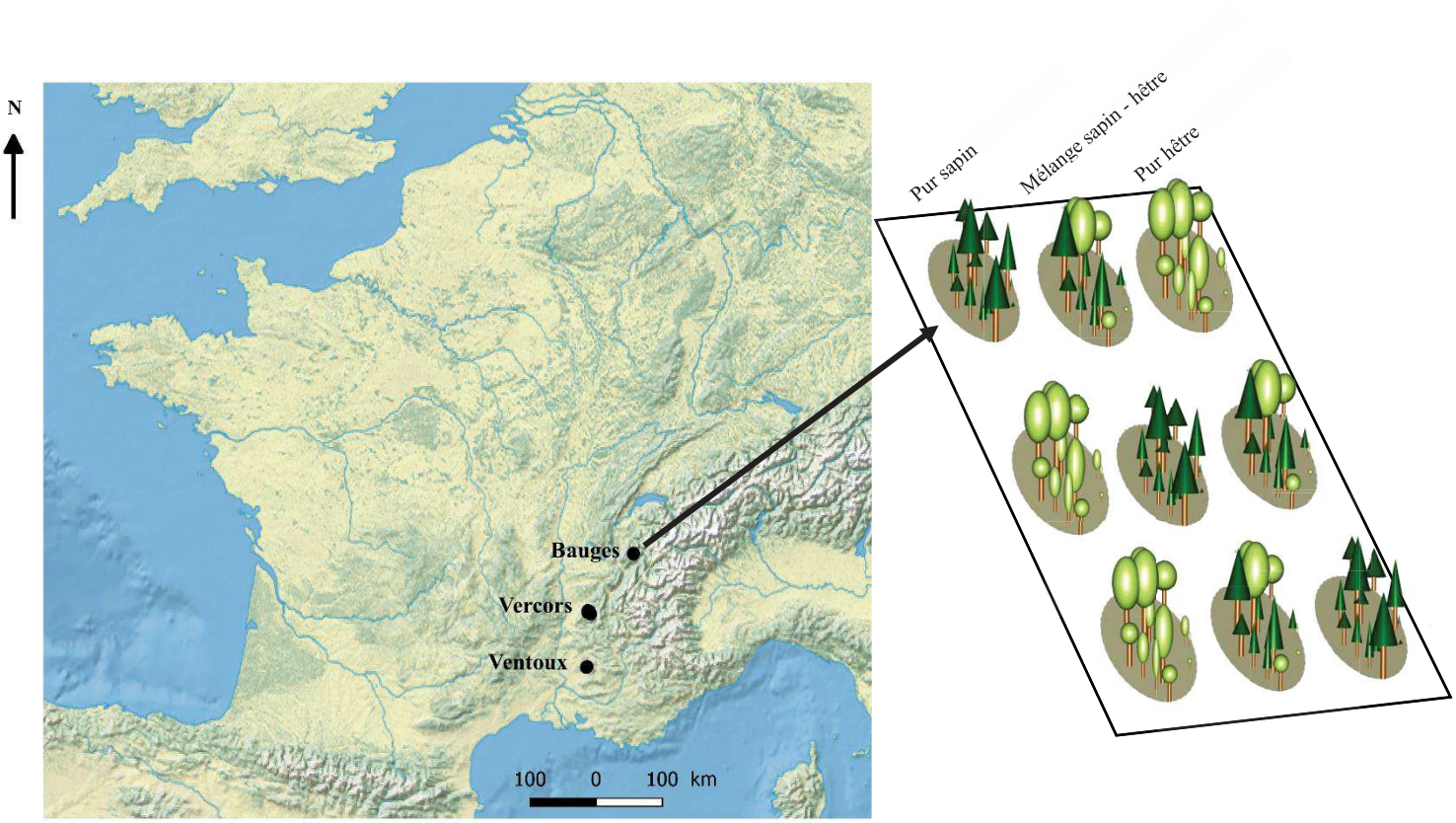


Figure 14. Carte des sites d'étude et schéma du dispositif de triplets de placettes

Chacun de ces sites héberge des populations de cerfs et de chevreuils : dans les Bauges, 0.55 chevreuils ont été tués par 100 ha et par an entre 1998 et 2007, et 0.21 cerfs par 100 ha entre 2000 et 2015. Dans le Vercors, 0.60 chevreuils et 0.41 cerfs ont été tués par 100 ha sur les périodes 1997 –2012, et 2000 – 2015 respectivement. Enfin, sur le Mont Ventoux, 0.58 chevreuils et 0.30 cerfs ont été tués par 100 ha sur les mêmes périodes. Le chamois (*Rupicapra rucicapra*) est aussi présent sur tous les sites, ainsi que le mouflon (*Ovis gmelini musimon*) dans les Bauges et dans le Vercors.

Dans chaque site se trouvent des triplets de placettes circulaires de 1000 m^2 d'orientation N/NO, situés le long d'un gradient altitudinal. Un triplet se compose d'une placette en peuplement mélangé hêtre – sapin, associée à au moins une placette en peuplement pur de chaque essence (Fig. 14). Chaque placette est un disque de 17,5 m de rayon (1000 m^2), avec une zone de cœur de 10 m de rayon, et une zone tampon de 7,5 m autour.

Mesures

Les mesures ont été effectuée en 2014, 2016 et 2017. Le protocole quasi-exhaustif de 2014, beaucoup trop long, a été remplacé par un plus léger les années suivantes.

En 2014, un échantillonnage quasi-exhaustif a été mené sur la moitié de la surface de la zone centrale de 10 m de rayon (soit 157 m^2 sur les 315 m^2). Tous les semis y ont été comptés, y compris ceux de l'année, la hauteur et le diamètre au collet des semis de plus d'un an ont été mesurés. Pour chaque espèce, la hauteur et le diamètre au collet de cinq arbres de plus de 2,50 m ont été mesurés.

En 2016, nous avons disposé dans chaque placette quatre quadrats de 1 m^2, avec le coin le plus éloigné à 5 m du centre de la placette, dans chaque direction cardinale, en alignant le coin le plus éloigné du centre avec le plus proche et avec le centre de la placette, tels que sur la figure 15. Nous y avons compté tous les individus d'espèces d'arbres ayant une hauteur inférieure à 1,30 m (y compris ceux de l'année), et mesuré leur hauteur et leur diamètre au collet. Dans une zone centrale de 40 m^2 (3,57 m de rayon autour du centre de la placette), nous avons compté toutes les perches (> 1,30 m de hauteur), mesuré leur hauteur, leur diamètre à hauteur de poitrine (*DBH* pour *Diameter at Breast Height*), et pour certaines leur diamètre au collet. Nous avons également repéré leur position en notant leur azimut et leur distance par rapport au centre de la placette.

En 2017, nous avons compté tous les semis de l'année dans les quadrats d'1m^2, remesuré les hauteurs et diamètre au collet des semis d'une hauteur inférieure à 1,30 m. Dans la zone centrale de 40 m^2, nous avons identifié les perches comptées en 2016 grâce à leur localisation quand c'était possible, nous avons recompté toutes les perches d'une hauteur supérieure à 1,30 m, et mesuré leur hauteur, leur DBH et leur diamètre au collet pour certaines.

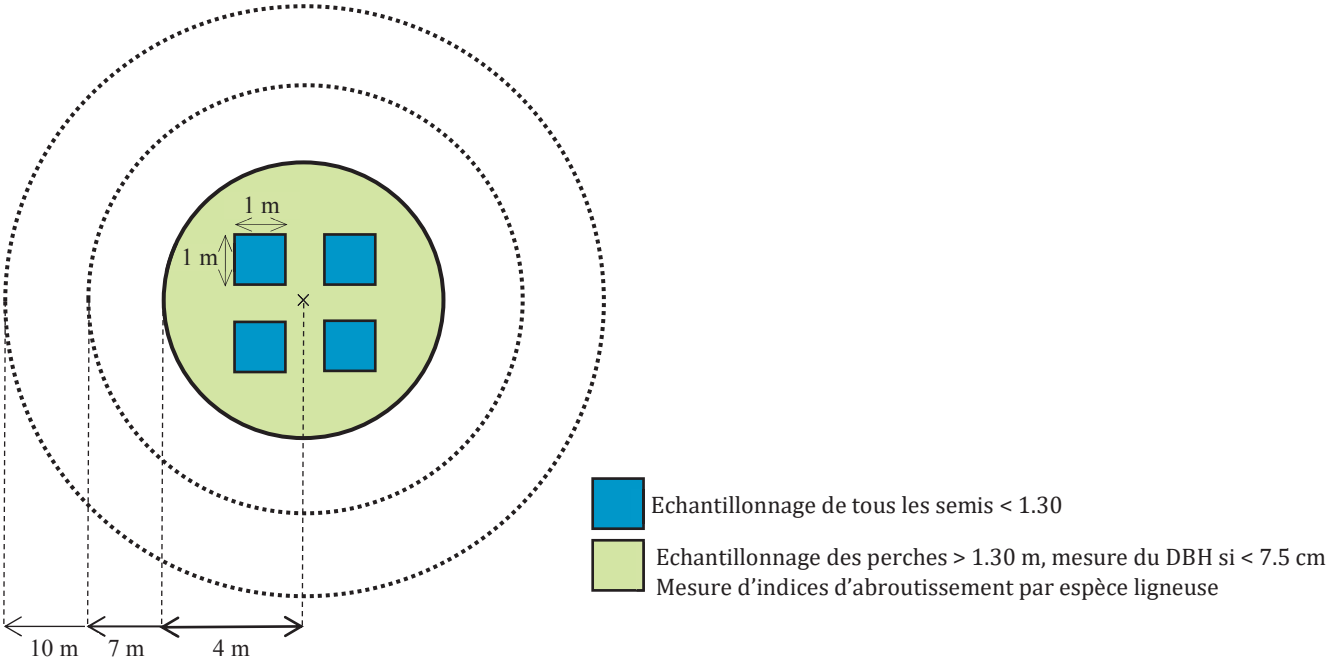


Figure 15. Protocole d'échantillonnage suivi en 2016 et 2017

Dans la mesure où le protocole n'est pas resté le même d'une année sur l'autre, nos analyses ont porté sur des ratios calculés par année par souci d'homogénéisation : densité de semis de l'année, densité de semis par classe de taille, coefficient d'allométrie Hauteur / Diamètre (" H/D_{5cm} ").

Données nécessaires à l'analyse

Des stations météorologiques sont présentes sur certaines placettes du Vercors et du Ventoux, mais celles des Bauges n'ont été placées qu'en 2017. Par souci d'homogénéité, nous avons donc préféré considérer des données climatiques simulées sur l'ensemble des sites, plutôt que ces données locales. Les données simulées sont issues du modèle Digitalis ((Piedallu et al., 2014, portail SILVAE (http://silvae.agroparistech.fr/home/?page_id=518), AgroParisTech-INRA and LERFoB), et ont subi une réduction d'échelle pour correspondre à chaque placette. Nous avons utilisé :

- La température mensuelle moyenne en environnement forestier (°C) sur la période 1990 – 2014, spatialisée selon la topographie, la géographie et l'utilisation du sol. La prise en compte par le modèle de l'utilisation du sol donne la température au-dessus de la canopée, qui est plus basse que la température sous couvert.
- Le cumul mensuel moyen des précipitations (mm) sur la période 1990 – 2014, selon la topographie et la géographie.

La comparaison de ces données simulées aux données mesurées sur les mêmes sites (Vercors, Ventoux) atteste de leur fiabilité (Fig. 16). Les températures simulées sont toutefois sous-estimées : ceci est dû au fait qu'il s'agit de températures au-dessus de la canopée, tandis que nous mesurons des températures sous couvert forestier. Ceci est particulièrement vrai pour le site le plus au sud (Ventoux).

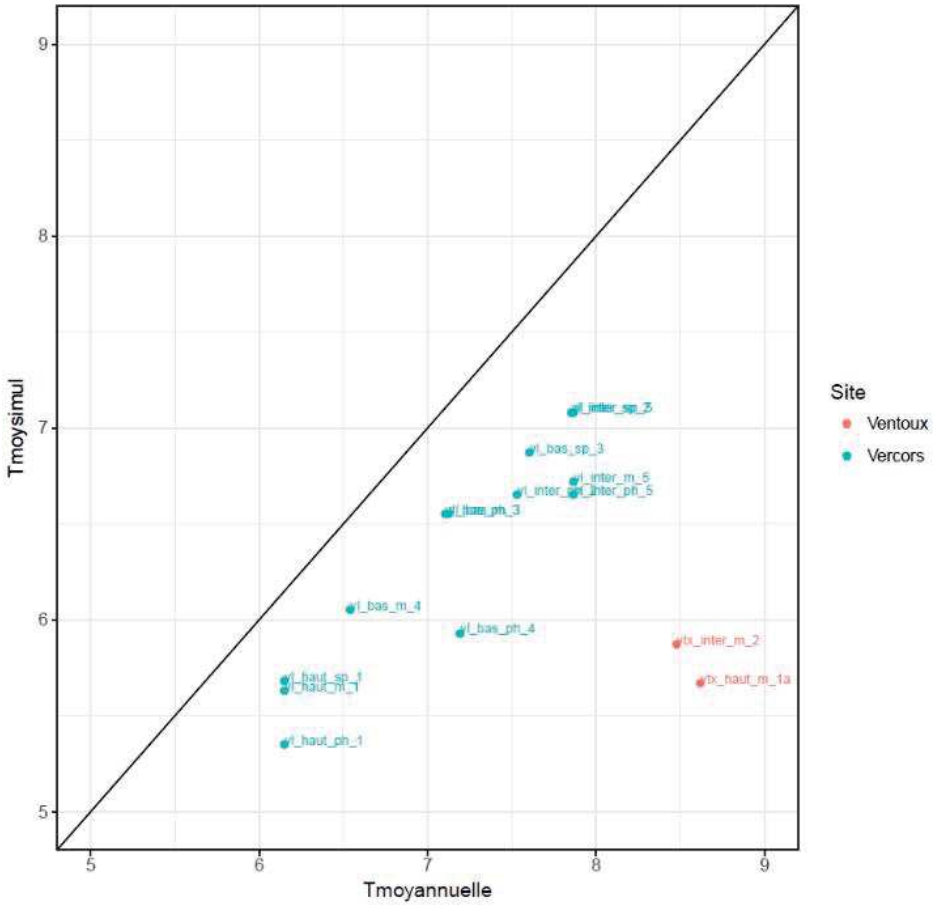


Figure 16. Relation entre températures mesurées et températures simulées

Dans le but d'avoir une donnée climatique synthétique pour le printemps (de mars à juin) relative au stress hydrique, nous avons calculé un indice d'aridité de Martonne printanier $I_{printps}$ pour chaque placette, comme suit :

$$I_{printps} = \frac{3 \times P_{printps}}{10 + T_{printps}}$$

Où $P_{printps}$ représente le cumul des précipitations de mars à juin, et $T_{printps}$ la température mensuelle moyenne de mars à juin.

Mesure de la lumière

Le niveau de lumière atteignant le sol (en pourcentage de pleine lumière dans un milieu sans couvert) a été mesuré à l'aide de cinq photos hémisphériques par placettes, prises avec un objectif *fish-eye* (Nikon fish-eye converter FC E8) pointé vers le ciel : une au centre, et une à 5 m du centre dans les quatre directions cardinales.

Mesure de la pression d'abroutissement

Nous avons mesuré la pression d'abroutissement avec la méthode Aldous (Aldous, 1944), qui considère tous les ligneux < 2 m (donc accessibles aux ongulés) présents sur les 40 m^2 centraux de chaque placette. Nous avons attribué à chaque espèce ligneuse une note de recouvrement (de 1 à 5), et une note d'abroutissement (proportion de bourgeons abroutis sur le nombre de bourgeons accessibles, de 0 à E). Nous avons ensuite transformé la variable catégorielle de chaque espèce ligneuse (ex : *Abies alba*, « 3E ») en indice quantitatif d'abroutissement (Morellet & Guibert, 1999), et ainsi obtenu un indice quantitatif d'abroutissement par espèce ligneuse et par placette.

Analyses

La régénération étant très dépendante de la lumière (Kupferschmid et al., 2014), nous nous sommes dans un premier temps intéressés à l'éventuelle différence de lumière entre peuplements purs et mélangés. Nous avons ensuite étudié l'effet du mélange et des conditions climatiques sur la densité de semis de l'année de sapin et de hêtre et sur la densité de semis installés via l'étude de la distribution en classes de hauteur, de l'allométrie hauteur – diamètre, et de la transition entre classes de taille au cours du temps. Nous avons enfin cherché à évaluer le lien entre pression d'abroutissement et hauteur des semis.

CHAPITRE I-2. Etude de l'effet des cervidés sur la régénération du mélange sapin épicéa

Objectif

Nous avons cherché ici à mettre en évidence et quantifier l'effet de l'exclusion à long-terme des ongulés herbivores sur la régénération forestière (composition, densité, hauteur), ainsi que la persistance de cet effet une fois l'accès aux ongulés rétablis. Pour ce faire, nous avons utilisé les dispositifs d'enclos – exclos mis en place par Picard et al. (1994a) sur deux sites en 1989 ; sur un des sites les enclos ont été ouverts après 23 ans, sur l'autre après 10 ans. Sur le premier site, les mesures ont été réalisées à l'ouverture de l'enclos, sur le second 17 ans plus tard.

Sites d'étude

Les sites d'étude se situent en forêts d'Abreschviller (site A, Fig. 17) et de Bousson (site B) dans les Vosges (entre 48°31'N et 48°35'N, et entre 7°01'E et 7°12'E). Il s'agit de forêts domaniales en gestion régulière. La température moyenne annuelle y est de 9,2 °C (de 1,1 °C à 18,0 °C), le cumul annuel des précipitations de 1437,4 mm entre 1981 et 2010 (base de donnée AURELHY, Canellas et al., 2014). Le dispositif du site A est orienté S/SE, à 720 m d'altitude, celui du site B est orienté NO à E et à 580-630 m d'altitude. Les peuplements des deux sites sont principalement composés de sapin pectiné accompagné d'épicéa commun, on y trouve aussi du pin sylvestre et du hêtre commun. L'abondance du sous-bois ayant été jugée compatible avec une régénération en 1989, aucune intervention sylvicole particulière n'a été pratiquée avant l'installation des dispositifs (Picard et al., 1994b).

Figure 17. Position géographique des sites A (forêt domaniale d'Abreschviller) et B (forêt domaniale de Bousson)

Les deux sites sont fréquentés par des populations de cerfs et de chevreuils, qui ont augmenté lors des dernières décennies. Sur la période 1985 – 2015, 4,8 cerfs ont été tués par 100 ha dans l'unité de gestion du site A et 2,2 chevreuils dans l'aire boisée des trois communes alentour, ainsi que 4,1 cerfs et 2,7 chevreuils par 100 ha dans l'unité de gestion et dans les trois communes alentour du site B, respectivement (Source : "Réseau Ongulés sauvages ONCFS-FNC-FDC").

Dispositifs expérimentaux

Dans chaque site, 14 placettes de 25 m^2 ont été délimitées en 1989, puis groupées en sept paires d'enclos – exclos, réparties en trois blocs. Les enclos ont été clôturés par des grillages de 2,5 m de haut et de 10 cm de maille. Les trois blocs de chaque site comportaient une paire d'enclos – exclos dont la végétation concurrente avait été initialement décapée (manuellement puis à l'aide d'une griffe mécanique) et une paire d'enclos – exclos qui n'avait reçu aucun traitement initial de la végétation. Un des blocs de chaque site comportait une troisième paire d'enclos – exclos, qui avait initialement reçu un traitement herbicide (Fig. 18). Tous les semis ont été arrachés avant l'expérimentation, qui a donc débuté sur un sol nu. Nous n'avons pas étudié l'effet du traitement initial de la végétation sur la régénération.

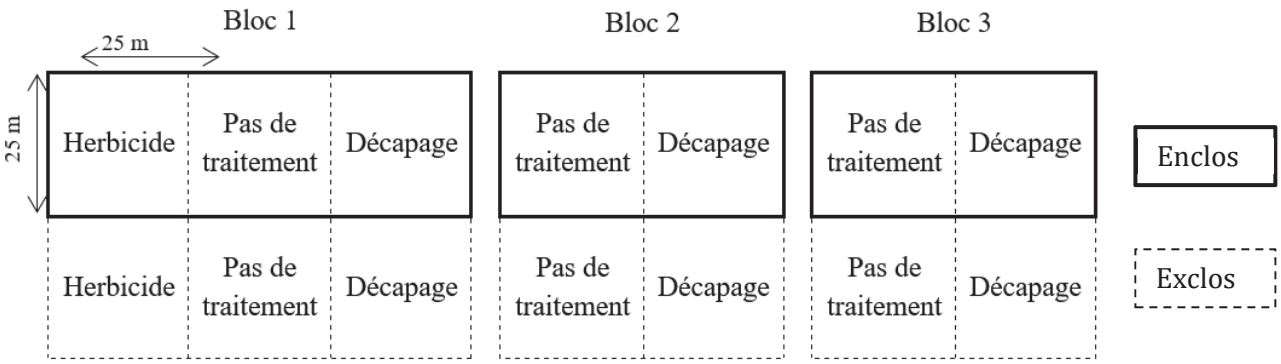


Figure 18. Dispositif présent sur chaque site (sept paires d'enclos – exclos réparties en trois blocs)

Le dispositif du site A est resté en place de 1989 à 2012, date à laquelle les mesures ont été effectuées ; la mise en enclos y a donc duré 23 ans. En revanche, le dispositif du site B est resté en place de 1989 à 1999, et les mesures y ont été effectuées en 2016 : la mise en enclos y a donc duré 10 ans, puis 17 ans se sont écoulés entre leur ouverture et nos mesures. Cela nous a permis d'évaluer la persistance de l'effet de la mise en enclos une fois retiré, imitant de la sorte ce que pourrait être une pratique de gestion.

Mesures

Dans chaque site, un suivi annuel de la densité de semis de sapin a été effectué entre 1990 et 1996, à l'aide de 16 quadrats de 1 m^2 dont la position était matérialisée par un piquet de bois (Fig. 19). Nous avons retrouvé en 2012 40 % et en 2016 20 % des piquets dans les enclos des sites A et B respectivement, et 10 % dans les exclos des deux sites, ce qui nous a permis de repositionner précisément les quadrats, et de déduire correctement la position de ceux qui avaient disparu sur la base théorique du dispositif initial.

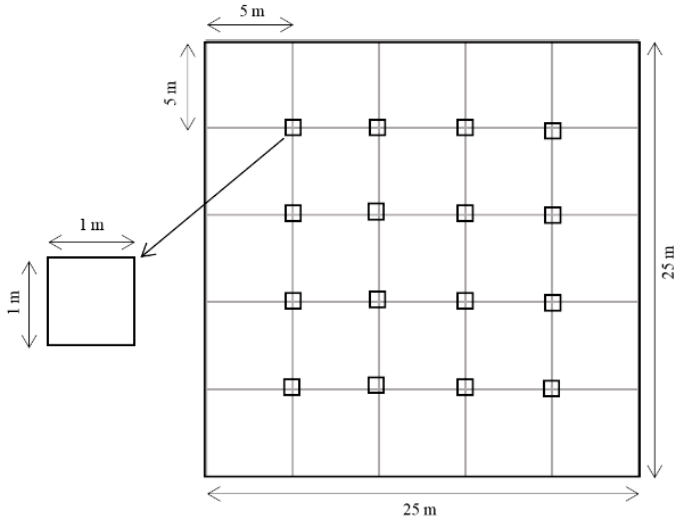


Figure 19. Disposition des quadrats au sein de chaque enclos ou exclos

Dans chaque quadrat, nous avons compté le nombre de semis de sapin et d'épicéa, et avons mesuré leur hauteur. Nous avons mesuré le diamètre à 5 cm au-dessus du sol des semis dominants seulement dans le site A – où la densité de semis était élevée – et de tous les semis dans le site B – dont la densité en semis était plus basse.

Analyse

Nous avons comparé la densité et la hauteur des semis de sapin et d'épicéa entre enclos et enclos, en 2012 dans le site A et en 2016 dans le site B. Nous avons analysé les données des deux sites séparément en raison des durées de mise en enclos différentes, et nous sommes concentrés sur les semis de plus d'un an. Les 16 quadrats n'étant pas indépendants, nous avons calculé la densité moyenne de tous ces quadrats de sorte à obtenir une valeur moyenne par placette, et la variance associée. En considérant le semis le plus haut de chaque quadrat, nous avons également la hauteur et le diamètre dominants moyens de chaque placette. Cette hauteur dominante moyenne est un moyen de se focaliser sur les plus grands semis, qui structurent la régénération forestière.

CHAPITRE II-1. Etude de l'effet de l'abroutissement par les cervidés et de la température sur des traits fonctionnels de semis de hêtre, sapin et épicéa

Objectif

Dans cette partie, nous avons pour but de décliner notre question centrale à une échelle plus fine, celle des traits fonctionnels. Par l'analyse de mesures physico-chimiques de rameaux et de feuilles, issus de deux dispositifs de terrain appropriés à chaque question, nous avons cherché à mettre en évidence les effets de l'abroutissement et du climat sur les traits fonctionnels de semis de nos trois essences d'intérêt : le sapin, le hêtre et l'épicéa.

Sites d'étude et dispositifs expérimentaux

Deux dispositifs distincts ont été utilisés pour répondre à la question de l'effet de l'abroutissement sur les traits foliaires d'une part, et à celle de l'effet du climat sur ces mêmes traits d'autre part (Fig. 20).

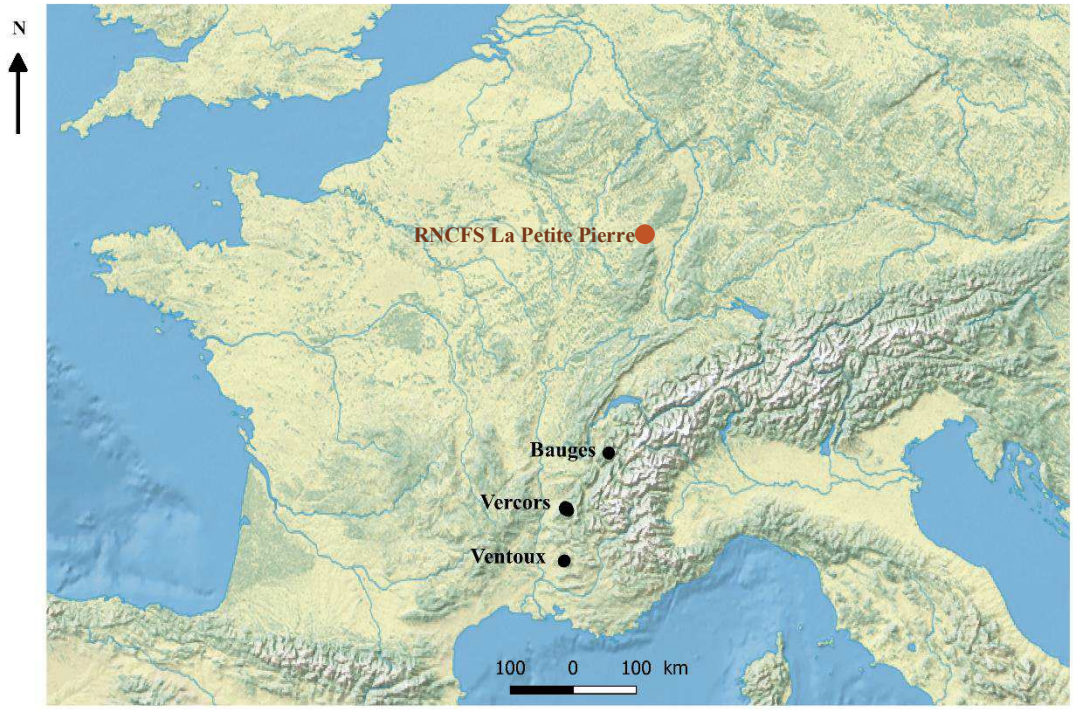


Figure 20. Position géographique des enclos - exclos (RNCFS de La Petite Pierre) et des trois sites du gradient alpin

Nous avons étudié l'effet de la pression d'abroutissement sur les traits foliaires en utilisant à nouveau un dispositif d'enclos – exclos, situé dans les Vosges du Nord, dans la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage de La Petite Pierre (48°49'N, 07°20'E), fréquenté par des populations de cerfs et de chevreuil dont la taille est estimée par un indice kilométrique pour le chevreuil (nombre d'individus observés par kilomètre sur un circuit donné) et indice nocturne pour le cerf (Garel et al., 2010; Vincent et al., 1991) (Garel et al., 2010) et Vincent et al. (1991), respectivement (Fig. 21).

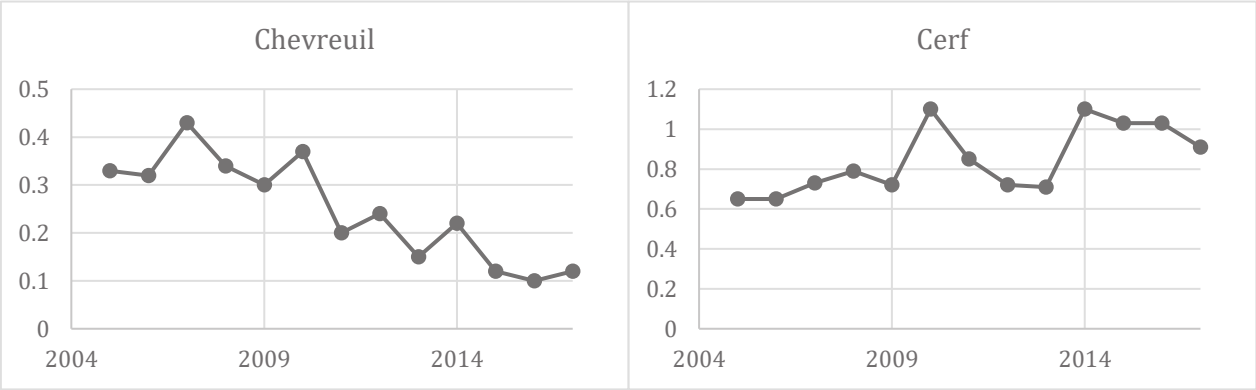


Figure 21. Evolution de l'IK (chevreuil) et de l'IN (cerf) dans la RNCFS de La Petite Pierre entre 2004 et 2017

Neuf paires d'enclos – exclos sont présentes sur ce site, trois en 2005 (soit 12 ans d'exclusion) et cinq en 2014 (soit trois ans d'exclusion). Deux des trois enclos – exclos établis en 2005 se trouvent en peuplement mélangé de chêne et de hêtre, le troisième en peuplement mélangé de sapin et d'épicéa ; trois des six enclos – exclos établis en 2014 se trouvent en peuplement mélangé de chêne et de hêtre, les deux autres en peuplement de sapin. Les enclos sont clôturés par des grillages de 2 m de haut et de 10 cm de maille.

L'effet du climat sur les traits foliaires a été testé en utilisant certaines placettes du dispositif de double gradient latitudinal – altitudinal décrit pour le CHAPITRE I-1 (Bauges, 45.7°N, 6.2°E ; Vercors 44.9°N, 5.3°E ; Ventoux, 44.2°N, 5.2°E). Sur chacun des trois sites, nous avons sélectionné deux triplets de placettes aux conditions climatiques aussi contrastées que possible. Nous avons donc récolté nos échantillons sur six placettes de ce dispositif.

Les données issues de ces deux dispositifs distincts ont été analysées séparément.

Mesures

Si nous avons utilisé deux dispositifs différents sur deux sites distincts pour étudier chacun des facteurs (herbivorie, climat), nous avons toutefois appliqué scrupuleusement le même protocole de récolte d'échantillons et de mesures, de sorte à obtenir des données comparables.

Les conifères (sapin et épicéa) étant plus fréquemment trouvés sous forme de rameaux dans les fèces des ongulés, contrairement au hêtre dont on y trouve – bien que rarement – plutôt des feuilles (S. Saïd, non publié, Storms et al., 2008), nous avons décidé d'effectuer nos mesures sur des rameaux de sapin et d'épicéa, et sur des feuilles de hêtre.

Récolte des échantillons

Dans le site des Vosges, nous avons sélectionné 10 semis de sapins et 10 semis d'épicéa dans chaque paire d'enclos –exclos située en peuplement mélangé sapin – épicéa (soit cinq dans chaque enclos et cinq dans chaque exclos), ainsi que six semis de hêtre dans chaque paire d'enclos – exclos située en peuplement mélangé chêne – hêtre (soit trois semis de hêtre dans chaque enclos, et trios dans chaque exclos).

Sur le gradient alpin, nous avons sélectionné trois semis ou perches de chaque espèce (sapin, hêtre dans les trois sites, et épicéa dans les Bauges), mesurant de 10 cm à 2 m. nous avons utilisé les données climatiques simulées par le modèle Digitalis (Piedallu et al., 2014, *cf. supra*), plus particulièrement la température moyenne annuelle sur chaque placette pendant la période 1990 – 2014. Cette température allait de 5,35 °C à 7,48°C entre les sites, et l'altitude de 980 m à 1431 m. Au sein des sites, la température moyenne annuelle et l'altitude variaient de 1,19 °C et 226 m, 1,73 °C et 347 m, et 0.32 °C et 65 m pour les Bauges, le Vercors et le Ventoux, respectivement.

Le protocole de récolte d'échantillons puis de mesures réalisées sur les échantillons a par la suite été le même dans tous les sites (Vosges et sites alpins) : sur chaque semis / perche sélectionné, nous avons prélevé trois rameaux de l'année pour les sapins et épicéas, et au moins trois feuilles pour les hêtres. Les échantillons ont ensuite été conservés dans du papier absorbant humide et dans un sachet plastique fermé, de sorte à préserver leur humidité et leurs propriétés physiques avant d'effectuer les mesures.

Mesure de la lumière

Nous avons également mesuré la lumière disponible pour chaque semis comme le pourcentage de rayonnement global ($W.m^{-2}$) au-dessus de l'individu par rapport au rayonnement global mesuré dans une clairière adjacente. Ces mesures ont été effectuées à l'aide d'un pyranomètre (LiCor LI-250A, Lincoln, NE), entre 10 h et 15 h et par temps clair.

Mesures physiques

Dans le but de comparer la résistance physique des tissus végétaux selon leur traitement (exclusion des ongulés / conditions climatiques différentes le long du gradient), nous avons réalisé des tests en traction sur les rameaux de conifères et sur les feuilles de hêtre, dans les 48 h suivant la récolte. Effectués à l'aide d'un dispositif électronique d'essais mécaniques équipé d'une

cellule de charge de 125 N (In-Spec 2200, Instron Corporation, Norwood, MA, USA) selon le protocole de J. F. V. Vincent (1990, 1992), ces tests nous ont permis de mesurer le module de Young (MPa) et la contrainte maximale, ou « résistance maximale à la traction » (MPa) des échantillons.

Préalablement aux tests en traction, nous avons ôté les aiguilles des rameaux de conifères et en avons scanné 10 par rameau (30 par individu) pour en mesurer la surface (une surface par semis). De même, nous avons scanné toutes les feuilles de hêtre (une surface par semis également).

Nous avons ensuite découpé la zone centrale des feuilles de hêtre (7 mm de large de part et d'autre de la nervure centrale), mesuré la section des rameaux de conifères ainsi que l'épaisseur des feuilles de hêtre. Puis nous avons effectué les tests sur les rameaux des conifères débarrassés de leurs aiguilles et fixés verticalement dans des mors à prise cylindrique, et sur les zones centrales des feuilles de hêtres fixées verticalement dans des mors plats (Fig. 22). Une force de traction de 12 $mm.min^{-1}$ a été appliquée dans cette même direction, qui écartait les mors l'un de l'autre.

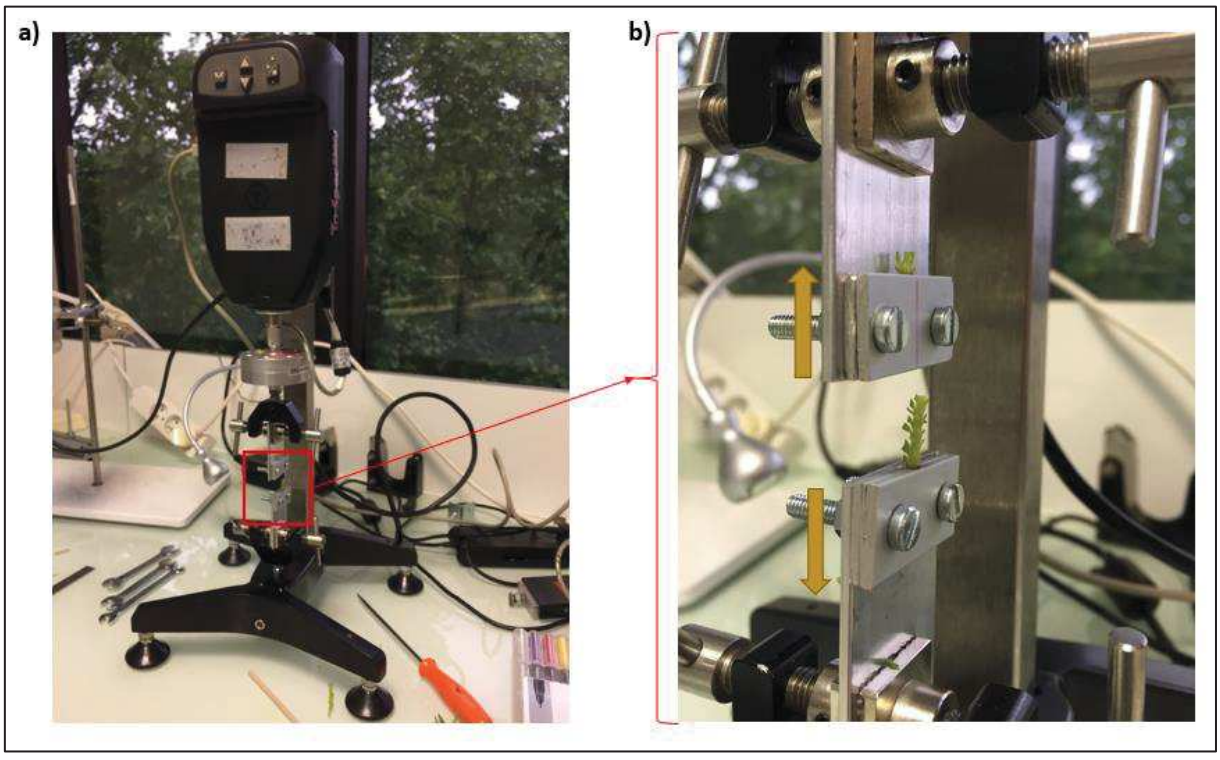


Figure 22. Photographie de l'In-Spec 2200 (a) et focus sur les attaches ou sont fixées les échantillons de plante (b), ici un rameau de sapin après le test de rupture. Les flèches jaunes indiquent le sens de traction

Nous avons ensuite rassemblé les fragments des trois rameaux / feuilles d'un même individu, pour mener les autres mesures à l'échelle du semis et non du rameau / de la feuille. A partir d'ici, l'ensemble des rameaux / feuilles prélevés sur un même semis seront désignés par « échantillon ». Ils ont été séchés, broyés et leur masse sèche a été pesée pour pouvoir calculer une valeur de surface foliaire spécifique moyenne par individu (*Specific Leaf Area*, SLA).

Mesures chimiques

Nous avons ensuite mesuré la teneur en carbone, azote (*Leaf Nitrogen Content*, LNC), phosphore (*Leaf Phosphorus Content*, LPC) et phénols totaux des échantillons, puis calculé le ratio C/N pour chacun.

Analyses

Pour mettre en évidence des différences de traits entre enclos et exclos, une Analyse des Composantes Principales (ACP) a été effectuée pour chaque essence sur les variables : teneur en phénols totaux, en N et P, le rapport C/N, module élastique de Young, la contrainte maximale, la lumière disponible et le SLA, puis une ANOVA sur les coordonnées des individus sur les axes de cette ACP. L'impact de l'exclusion des ongulés sur ces huit variables dépendantes a été testé avec une MANOVA.

L'effet de la mise en enclos a ensuite été testé sur chaque trait un par un (module de Young, contrainte maximale, SLA, rapport C/N, teneur en phénols totaux, via des ANOVA et ANCOVA. Pour chaque espèce, nous avons aussi classé les valeurs de contrainte maximale de tous les échantillons (sans distinguer les individus) en trois catégories de résistance (faible, moyenne, élevée) d'effectifs égaux, puis comparé la proportion de ces trois catégories dans chaque modalité d'enclos (enclos 2005, enclos 2014, exclos).

Pour mettre en évidence l'effet de la température annuelle moyenne sur la résistance mécanique, la SLA, le rapport C/N, la teneur en phénols totaux et en phosphore, nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes que nous avons comparés par rapport au modèle nul (sans température).

CHAPITRE II-2. Etude de l'effet du climat sur l'abroutissement, et des effets relatifs du climat et de l'abroutissement sur la croissance de la régénération

Objectif

L'objectif de ce chapitre est de mettre en évidence une éventuelle relation entre climat et abroutissement d'une part, ainsi que de distinguer si l'un ou l'autre de ces deux facteurs influe plus que l'autre sur la croissance de la régénération. Pour ce faire, nous avons utilisé une approche d'observation – expérimentation sur un gradient latitudinal et altitudinal à l'échelle européenne (dispositif du projet BACCARA, coordonné par Hervé Jactel de 2009 à 2012, complété par un site en Parc National de la Forêt de Bavière).

Sites d'étude et dispositif expérimental

Dans cette étude nous avons utilisé sept sites répartis dans quatre pays européens (trois en France, deux en Allemagne, un en Pologne et un en Suède). Le sapin, le hêtre et l'épicéa y sont fréquemment accompagnés d'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus* L.), que nous avons également pris en compte dans notre étude. En effet, la croissance de l'érable étant très affectée par les sécheresses, il pourrait également décliner sous l'effet du réchauffement climatique (Morecroft et al., 2008).

Chaque héberge des populations d'ongulés, de densité variable selon les sites : le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) est présent partout, le cerf (*Cervus elaphus* L.) également sauf dans le site suédois (Gällivare), le chamois (*Rupicapra rupicapra* L.), le bouquetin (*Capra ibex* L.) et le mouflon (*Ovis gmelini musimon*) sont présents dans les sites français. L'élan (*Alces alces* L.) est présent uniquement dans le site suédois (Gällivare).

Mesures

Les mesures ont été effectuées en 2010 dans tous les sites sauf le site bavarois (Bavarian National Park, BNFP), où elles l'ont été en 2017. Sur le gradient altitudinal de chaque site, des transects de placettes séparées de 100 m les unes des autres ont été établis, de longueur variable selon l'étendue du gradient. Le site BNFP contient quatre transects. Les placettes ne sont séparées que de 50 m dans le site suédois Gällivare, la température diminuant plus rapidement avec l'altitude sous ces latitudes élevées (Stones & Carlson, 1979). Ces transects sont constitués de placettes où aucune trace d'intervention sylvicole récente n'a été trouvée, de sorte à minimiser l'impact de la gestion forestière sur notre étude.

Des placettes circulaires de 20 m de rayon ont été délimitées le long de chaque transect, en nombre variable (quatre à six) selon la longueur du transect. L'abondance des semis de moins de 50 cm a été relevée dans des quadrats de 1 m^2 au centre de chaque plot, en nombre variable selon la densité de chaque essence, allant de quatre quadrats pour les essences comportant cinq individus ou plus dans ces 4 m^2, à 16 lorsque ce n'était pas le cas. Lorsqu'il n'était pas possible de trouver un nombre représentatif de semis dans ces quadrats, 20 semis de moins de 50 cm des essences dominantes étaient choisis au hasard sur la placette.

Nous avons relevé la hauteur de chaque semis (2981 semis), ainsi qu'une information binaire relative à la présence des traces d'abroutissement (« 1 » si abrouti, « 0 » sinon).

Données supplémentaires nécessaires à l'analyse

Nous avons utilisé les températures moyennes mensuelles simulées sur la période 1960 – 1990 de la base de données Worldclim (Hijmans et al., 2005), après leur avoir fait subir une réduction d'échelle ("*dowscaling*") selon l'altitude pour les rapporter à nos placettes d'étude. Le cumul annuel moyen simulé des précipitations étant très corrélé à l'altitude, nous ne l'avons pas conservé pour nos analyses.

Les essences ligneuses sont abrouties lorsque la ressource alimentaire vient à manquer, donc durant l'hiver ou au début du printemps. Notre première question, relative à l'effet du climat sur l'abroutissement, ne pouvait donc se satisfaire d'une température moyenne sur 30 ans mais requérait plutôt la température de l'hiver précédent les mesures (donc 2009 – 2010, et 2016 – 2017 pour BNFP). Ne disposant pas d'informations météorologiques locales à proximité de chaque placette, nous avons décidé d'utiliser les températures mensuelles simulées de la base CHELSA (http://chelsa-climate.org). Nous avons calculé la différence entre les températures simulées des hivers concernés (décembre 2009 – janvier et février 2010) et la température moyenne simulée sur la période 1960 – 1990 de Worldclim. Enfin, pour revenir à l'échelle de nos placettes, nous avons corrigé nos températures issues de Worldclim *downscalées* par cette différence. La base de données CHELSA n'étant pas renseignée au-delà de 2013 alors que les mesures ont été effectuées en 2017 à BNFP, nous avons procédé de même pour ce site, avec les données météorologiques locales.

Notre seconde question portant sur les effets relatifs du climat et de l'abroutissement sur la croissance des semis, nous avons considéré les températures printanières (avril, mai, juin) *downscalées*.

Analyse

Nous avons cherché à mettre en évidence un effet du climat sur l'abroutissement en expliquant la variable binaire « Abroutissement » par la température hivernale, en prenant également en compte la hauteur des semis ainsi que leur interaction (effets fixes), et en incluant la structure de notre dispositif à l'aide d'un effet aléatoire imbriqué « placette dans le site ». Nous avons pour cela utilisé un modèle linéaire mixte généralisé, avec une erreur de distribution binomiale et une fonction de lien « logit ».

Dans le but de distinguer qui du climat ou de l'abroutissement avait le plus d'effet sur la croissance des semis, nous avons utilisé la longueur du dernier rameau des semis comme approximation de sa croissance, et cherché à l'expliquer via un modèle linéaire mixte par la température printanière, la variable binaire « abroutissement » et leur interaction, en prenant en compte la hauteur des semis (effets fixes), et la structure de notre dispositif d'étude à l'aide du même effet aléatoire imbriqué « placette dans le site ».

CHAPITRE III Devenir d'une hêtraie-sapinière-pessière soumise à différents scénarios d'abroutissement et de changement climatique

Objectif

Cette partie a pour objectif de mettre en perspective nos précédents résultats en projetant ce que pourrait être le devenir du mélange sapin-hêtre-épicéa soumis à divers scénarios impliquant différents niveaux de chacune des pressions que nous étudions (changement climatique et abroutissement).

Nous avons recours pour ce faire au modèle de croissance Samsara2 (Courbaud et al., 2015), et définissons plusieurs scénarios très contrastés. Nous cherchons à caractériser l'évolution du mélange, et à voir si la pression d'abroutissement vulnérabilise le peuplement aux effets du changement climatique.

Le modèle Samsara2

Samsara2 est un modèle de simulation individu-centré, spatialement explicite, destiné à déterminer les relations entre la structure et la dynamique d'un peuplement inéquien de forêt mélangée tempérée. Un peuplement simulé dans Samsara2 consiste en un inventaire d'arbres localisés sur une parcelle d'1 ha, caractérisés par leur espèce, leur DBH, la dimension de leur couronne et leur position. Leur croissance annuelle dépend de leur DBH, et de la quantité de lumière qui leur parvient. Les semis sont caractérisés par leur espèce, leur hauteur et leur position. Leur émergence, croissance et survie dépendent elles aussi de la lumière qui leur parvient.

A chaque espèce sont attribués des paramètres démographiques de croissance et de survie qui lui sont propres. A climat constant, ces paramètres sont constants. Pour simuler nos scénarios de changement climatique, nous avons calculé des jeux de paramètres démographiques qui variaient d'année en année de sorte à ce qu'ils atteignent, à l'état final de la simulation, une valeur que nous avions fixée au préalable, d'après nos hypothèses (par exemple : survie des semis divisée par deux au terme de la simulation). Nous avons appliqué ce même procédé pour la pression d'abroutissement, qui était donc de fait en augmentation progressive au cours de la simulation. Nous avons fixé les valeurs sur la base de la littérature et des résultats de notre chapitre I-2.

Scénarios envisagés

Nous sommes partis du principe qu'il y avait actuellement en moyenne une sécheresse tous les sept ans, et que cette fréquence allait doubler sous l'effet du changement climatique (Masson-Delmotte et al., 2005). Nous avons donc élaboré un plan de simulation mêlant :

- Deux modalités de tendances climatiques (il existe une tendance climatique linéaire / il n'y en a pas)
- Trois modalités de fréquence de sécheresse (tous les sept, cinq, deux ans)
- Deux modalités d'intensité de sécheresse (modérée I_1, intense I_2)
- Trois modalités de pression d'abroutissement (nul 0, modéré B_1, intense B_2).

Nous avons ainsi réalisé 36 simulations correspondant à 36 scénarios. Parmi eux, nous avons focalisé notre attention sur six en particulier : deux scénarios climatiques (un modéré, un sévère), chacun combiné aux trois modalités d'abroutissement, appelés CC_1_0, CC_1_B_1, CC_1_B_2 et CC_2_0, CC_2_B_1, CC_2_B_2 par la suite. Les scénarios modérés CC_1 sont ceux qui combinent la présence d'une tendance climatique linéaire et de sécheresses modérées tous les cinq ans : les scénarios CC_2 sont ceux qui combinent la présence d'une tendance climatique linéaire et de sécheresses intenses tous les deux ans. Nous faisons ainsi l'hypothèse que le scénario climatique « réel » se trouverait quelque part entre ces deux options. La moyenne des fréquences de sécheresses de ces deux groupes de scénarios est en effet une tous les 3,5 ans (= (2+5) /2), ce qui correspond à notre hypothèse d'un doublement de la fréquence actuelle des sécheresses à venir (3,5 = 7/2). Le plan de simulation est exposé dans la table 1.

Simulations

Nous avons réalisé les simulations sur une période de 100 ans. Une sécheresse tous les sept, cinq, deux ans correspondent à 14, 25 ou 50 sécheresses par un siècle, respectivement. Nous avons donc défini, pour chaque scénario, 10 vecteurs de 14 dates (ou 25 ou 50), et avons répété 10 fois nos simulations (une fois par vecteur). Cela nous a permis de mieux prendre en compte la variabilité climatique et la stochasticité du modèle.

Analyse des résultats

Nous avons utilisé une ANOVA pour expliquer le nombre de semis par les différents traitements appliqués, puis analysé graphiquement l'ensemble des sorties du modèle.

Table 1. Plan de simulation

Simulation	Tendance climatique	Intervalle moyen entre sécheresses	Intensité des sécheresses	Intensité d'abroutissement	Scénarios discutés
1	Non	7 ans	I_1	/	
2	Non	5 ans	I_1	/	
3	Non	2 ans	I_1	/	
4	Non	7 ans	I_1	B_1	
5	Non	5 ans	I_1	B_1	
6	Non	2 ans	I_1	B_1	
7	Non	7 ans	I_1	B_2	
8	Non	5 ans	I_1	B_2	
9	Non	2 ans	I_1	B_2	
10	Non	7 ans	I_3	/	
11	Non	5 ans	I_3	/	
12	Non	2 ans	I_3	/	
13	Non	7 ans	I_3	B_1	
14	Non	5 ans	I_3	B_1	
15	Non	2 ans	I_3	B_1	
16	Non	7 ans	I_3	B_2	
17	Non	5 ans	I_3	B_2	
18	Non	2 ans	I_3	B_2	
19	Oui	7 ans	I_1	/	
20	**Oui**	**5 ans**	**I_1**	**/**	**CC_1_0**
21	Oui	2 ans	I_1	/	
22	Oui	7 ans	I_3	/	
23	Oui	5 ans	I_3	/	
24	**Oui**	**2 ans**	**I_3**	**/**	**CC_2_0**
25	Oui	7 ans	I_1	B_1	
26	**Oui**	**5 ans**	**I_1**	**B_1**	**CC_1_B_1**
27	Oui	2 ans	I_1	B_1	
28	Oui	7 ans	I_3	B_1	
29	Oui	5 ans	I_3	B_1	
30	**Oui**	**2 ans**	**I_3**	**B_1**	**CC_2_B_1**
31	Oui	7 ans	I_1	B_2	
32	**Oui**	**5 ans**	**I_1**	**B_2**	**CC_1_B_2**
33	Oui	2 ans	I_1	B_2	
34	Oui	7 ans	I_3	B_2	
35	Oui	5 ans	I_3	B_2	
36	**Oui**	**2 ans**	**I_3**	**B_2**	**CC_2_B_2**

CHAPITRE I-1
Does forest regeneration benefit from stand mixture?

Au même titre que d'autres écosystèmes, les forêts tempérées subissent l'influence du changement climatique. On s'attend à ce que leur croissance et leur productivité augmentent sous l'effet de la hausse des températures et de la concentration en dioxyde de carbone atmosphérique (Bodin et al., 2013; Peñuelas & Boada, 2003). Cependant, des effets négatifs pourraient également survenir, notamment du fait de l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses (Kauppi et al., 2016; Lindner et al., 2010). La littérature scientifique rend compte d'une grande variabilité dans les réponses aux effets potentiels du changement climatique sur les adultes. Les aires de répartition potentielles du hêtre et du sapin devraient se réduire d'ici 2100 (Piedallu et al., 2009; Tinner et al., 2013). Si l'augmentation des températures et les changements de précipitations pourraient avoir un effet bénéfique en montagne, l'augmentation des sécheresses pourrait impacter ces deux espèces en plaine (Dulamsuren et al., 2017; Pinto, 2008). La phase de régénération de la forêt représente un goulot d'étranglement pour le recrutement de futurs arbres, phase particulièrement sensible aux variations du climat (Dalgleish et al., 2010; Fay & Schultz, 2009; Lloret et al., 2004). Ceci rend cruciale la connaissance de l'effet du changement climatique sur ce stade délicat. Les effets potentiels du changement climatique sur la phase de régénération sont encore peu connus, bien qu'ils soient supposés souffrir plus que les adultes. L'augmentation des températures et précipitations pourrait augmenter les densités de semis de hêtre (E Silva et al., 2012), mais les sécheresse réduire leur croissance (Fotelli et al., 2001; Jump et al., 2007). Des températures plus élevées augmenteraient l'installation de semis de sapin, mais réduiraient leur croissance, et les vagues de chaleur réduiraient leur survie (Ettl & Peterson, 1995; Hessl & Baker, 2010; Saccone et al., 2009).

Par ailleurs, l'effet bénéfique de la biodiversité sur la résistance et la résilience des écosystèmes aux changements environnementaux a été montré, notamment sur des peuplements mélangés – notamment incluant du hêtre – comparés à des peuplements purs (Jucker et al., 2014). Le mélange semblerait aussi augmenter la productivité des peuplements (Vallet & Pérot, 2011; Vilà et al., 2013) et leur résistance aux ravageurs (Jactel & Brockerhoff, 2007). Ainsi les peuplements mélangés constituent-ils une option tout à fait intéressante pour atténuer les effets du changement climatique (Legay et al., 2008; Yachi & Loreau, 1999). Cependant, à l'instar des effets potentiels du changement climatique, leur influence sur la régénération demeure méconnue. L'utilisation optimale de l'espace par les houppiers en forêts mélangées, qui permet une meilleure interception de la lumière (Pretzsch, 2014), pourrait par exemple être défavorable à la régénération en entraînant une ambiance plus sombre au sol, ce qui compromettrait le recours au mélange pour tamponner les effets du changement climatique.

Nous étudions dans cette partie l'effet du mélange sur la régénération du sapin et du hêtre en termes de densité de semis de l'année, en supposant qu'il serait négatif du fait de la moindre

quantité de lumière parvenant au sol en peuplement mélangé (Pretzsch, 2014). Nous étudions également son effet sur l'allométrie hauteur-diamètre des semis de plus d'un an. Nous réalisons cette étude le long d'un gradient climatique pour s'intéresser aux effets du climat sur les capacités de régénération de ces espèces, en avançant l'hypothèse d'une densité plus importante de semis par des températures élevées, mais une densité diminuée par la sécheresse, ce patron étant plus marqué pour le sapin que pour le hêtre (E Silva et al., 2012; Fotelli et al., 2001; Hessl & Baker, 2010; Jump et al., 2007). Enfin, l'abroutissement par les ongulés se concentrant sur les semis qui leur sont accessibles, c'est un acteur à part entière dans l'ambiance dans laquelle croît le futur peuplement. Nous nous intéresserons à son effet sur leur hauteur en supposant que les semis les plus grands seront abroutis en priorité, car plus repérables (Diaci, 2002; Kullberg & Bergström, 2001).

Grâce à des triplets de placettes (un peuplement mélange hêtre-sapin associé à un peuplement pur de chaque essence) répartis le long d'un gradient climatique latitudinal et altitudinal, nous montrons que le mélange n'a pas d'effet sur la densité de semis de l'année de hêtre, et un léger effet négatif sur la densité de ceux de sapin. Nous confirmons pourtant que l'éclairement au sol est moindre en situation de mélange qu'en peuplement pur. Les densités de semis de hêtre et de sapin se sont révélées très variables d'une année à l'autre. Les semis de hêtres tendent à être plus hauts et fins en mélange qu'en peuplement pur, et cette différence est accentuée dans les zones douces et ombragées. La tendance serait plutôt inverse pour le sapin, avec des semis légèrement plus hauts et fins en peuplement pur. Nous n'avons trouvé aucun effet du climat sur les densités de semis. Les semis de hêtre les plus abroutis étaient en moyenne les plus grands ; aucune corrélation n'a été trouvée pour le sapin.

Ainsi, la régénération du hêtre ne semble pas affectée par l'éclairement moindre en situation de mélange, du moins dans le stade précoce des semis de l'année. Cela reste à nuancer avec la mortalité importante qui survient dans les premières années des semis : nos mesures montrent en effet que par la suite, la densité de semis de plus d'1 m est plus importante en peuplement pur de hêtre qu'en mélange. Le fait que les jeunes hêtres soient plus hauts et fins en mélange qu'en peuplement pur est cohérent avec la grande compétitivité de cette espèce en situation d'ombre et en présence de semis d'une autre espèce (Collet & Chenost, 2006; Forrester et al., 2017; Toïgo et al., 2015). La grande variabilité interannuelle des densités de semis de l'année est cohérente avec la reproduction par « *masting* » observée chez le hêtre et, dans une moindre mesure, le sapin (Davi et al., 2016; Hilton & Packham, 2003; Peyron & Houllier, 1995; Watt, 1925). Nous n'avons pas mis en évidence d'effet du climat sur la régénération des deux espèces, contrairement à notre hypothèse, ce qui peut être dû à un défaut de puissance statistique. Etonnamment, nous n'avons pas trouvé de corrélation entre la hauteur des semis de sapin et leur

degré d'abroutissement, alors qu'elle était présente pour le hêtre, pourtant connu pour être peu appétent (Boulanger et al., 2009; Storms et al., 2008), peut-être car les sapins consommés l'étaient en totalité et avaient donc disparu.

L'absence d'effet négatif du mélange sur la densité de semis de l'année de hêtre est plutôt de bon augure pour le recours au mélange comme option face au changement climatique. Si notre étude figure parmi les premières à explorer conjointement l'effet du mélange et du climat sur la régénération, notre connaissance de son fonctionnement et de sa dynamique reste cependant à améliorer.

Le manuscrit est en préparation, il devrait être soumis à la revue *Forest Ecology and Management*

Does forest regeneration benefit from stand mixture?

Marianne Bernard[1,2], Sonia Saïd[3], Vincent Boulanger[4], Marion Jourdan[2,5], Emmanuel Defossez[2], Xavier Morin[2*]

[1] AgroParis Tech, 19 avenue du Maine, 75015 Paris

[2] CEFE UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5, France

[3] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertises, Unité Ongulés Sauvages, "Montfort", 01330 Birieux, France

[4] Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, Boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

[5] Agence de l'environnement et de la Maîtrise de l'Énergie, 20, avenue du Grésillé – BP 90406 49004, Angers Cedex 01, France

* Corresponding author: xavier.morin@cefe.cnrs.fr

Abstract

Mixed forests are increasingly studied, because they may provide some benefits in comparison to monospecific forests in terms of ecosystem services. They are further envisaged as a potential option to improve the resistance of forest to climate change. The effects of diversity have been mostly depicted on adult trees. However, the effect of tree mixture on the regeneration phase of forest stands is still poorly understood, as well as its variation along climatic gradients, notably in temperate mountainous forests.

Focusing on silver fir – beech forests in the French Alps, we tested the effect of mixture on the regeneration of silver fir and beech, through a 3-year monitoring of forest plots located along a latitudinal gradient. More precisely, we compared the density of current year's seedlings and the diameter – height allometry of saplings in mixed stands and in monospecific stands, by considering the effect of stand composition on light regime. Triplets of plots were located in three sites at various latitudes, each containing an elevation gradient, to simultaneously take into account the effects of species diversity and climate variability. We also measured a browsing index to take into account ungulate pressure.

The density of current year's seedlings greatly varied across years, but this was not related to climate during the 3-year monitoring. Our results confirmed that mixed stands do capture more light than monospecific stands, yet we did not find any effect of the stand composition on the density of current year's seedlings. Beech saplings were taller and thinner in mixed stands than in monospecific beech stands, consistently with the difference in light regime we found. However, there was no effect of mixture on silver fir saplings allometry. We also found a positive relationship between beech saplings height and the browsing index.

Our results showed that while mixed stands being on average darker than monospecific stands, probably because of complementarity of adult trees in light capture, mixed stands did not show a deficit in beech regeneration. Our results confirmed the existence of a masting phenomenon for both species, particularly beech, and highlighted the great importance of this inter-annual variability over other factors. We did not find any effect of climate on the regeneration of both species, suggesting that the regeneration phase is submitted and sensitive to so many pressures, calling for wide, multimodal and long-term designs to better disentangle all the drivers that influence forest renewal.

Key words

Mixed stands; forest regeneration; climate; gradient; beech; silver fir; light regime; ungulates

Introduction

On-going climate change (IPCC, 2013) may reshape biodiversity patterns at regional scales within a short time span, together with land-cover and land-use changes, atmospheric pollution and CO_2 fertilization (Bodin et al., 2013; Peñuelas & Boada, 2003). Its impacts in phenology, distribution and community shifts has been evidenced in many taxa like woody and herbaceous plants, birds, insects, amphibians and fish (Parmesan & Yohe, 2003; Walther et al., 2002). Forest ecosystems are also affected by such impacts. Especially in Northern and Western Europe, warmer temperatures and increasing atmospheric CO_2 content are expected to enhance forest growth and wood production, at least in the next decades (Kauppi et al., 2016). However, the intensity and frequency of drought events and disturbances like storms or floods, is also predicted to strongly increase, which may cause adverse effects – e.g. a decline in productivity – likely to outweigh positive trends, notably in Southern and Eastern Europe (Kauppi et al., 2016; Lindner et al., 2010).

As early developmental stages of plants are expected to be more sensitive to climate change than adult stages, and as such, represent a major bottleneck to recruitment (Dalgleish et al., 2010; Fay & Schultz, 2009; Lloret et al., 2004), better knowledge about the effects of climate change on forest regeneration phase is of critical importance to ensure forest sustainable renewal. Few studies have dealt with this issue. They all converge on the fact that this phase will be particularly sensitive to future climate, with potential major consequences on forest regeneration, highlighting the importance of this stage in tree specie's life cycle (Lloret et al., 2004). Since temperature and water supply are critical drivers for seed dormancy (initiation, break) and germination, climate change may alter these environmental cues and thus strongly influence regeneration from seeds, as already documented (Walck et al., 2011).

In the last decades, evidence has been brought regarding the role of plant diversity on ecosystem structure and functioning (Morin et al., 2014). Regarding forest ecosystem, it has been hypothesized that mixed stands may have a greater resistance and resilience to environmental changes than monospecific stands (Jucker et al., 2014). In such a changing context, mixed stands thus represent a valuable option. First, mixed stands containing Norway spruce have been shown to be more diverse in their fauna – such as decomposers – and flora composition than Norway spruce monospecific stands (Spiecker, *in* Klimo et al., 2000). Second, they have been shown to be more productive (Vallet & Pérot, 2011; Vilà et al., 2013) and less vulnerable to pests (Jactel & Brockerhoff, 2007). Third, mixtures are supposed to buffer the impact of extreme climatic events on ecosystem functioning, consistently with the ecological insurance hypothesis (Yachi & Loreau, 1999). This has been notably shown on the growth of silver fir (*A. alba*) during summer droughts (Lebourgeois et al., 2013). However, the effects of mixture seem to strongly vary with region and species composition (Grossiord et al., 2014; Jourdan et al., submitted; Merlin et al., 2015). Therefore, although there are still large gaps of knowledge about the effect of diversity in forest ecosystems, promoting mixed forests is increasingly envisaged as a strategy of adaptation to global change and of mitigation of its impacts (P. Bodin & Wiman, 2007; Legay et al.,

2008). Tree species may respond very differently to the variety of potential impacts of climate change, which makes any accurate forecast difficult. Such a fact further makes the composition of the regeneration layer a real lever to cope with projected future climatic conditions, and to ensure long-term forest sustainability. Thus, forest managers now have to face the challenge of selecting the species composition that are most adapted to cope to the expected future climatic conditions. Better knowledge about the effects of mixture on the regeneration phase is all the more important as seedling stage is the key phase to operate on to get mixed forest desired composition.

However, the effect of species mixture on the composition of the regeneration layer remains poorly known. Although knowledge on the link between tree diversity and regeneration is scarce, one may raise a hypothesis stating that mixing tree species could have a negative indirect effect on regeneration through its effect on tree crown plasticity and thus on light interception (Pretzsch, 2014). Indeed, it has been shown that mixture promotes forest productivity and its stability partly because it enhances the complementarity in tree crown plasticity of the different species (Jucker et al., 2014; Morin et al., 2011). This complementarity leads to a better interception of light by canopy trees, and thus to less light reaching the ground in mixed stands than in monospecific ones, which may have direct negative consequences on seedlings survival and growth.

Improving our knowledge about the effect of climate and mixture on the regeneration phase is a current challenging issue, as on-going climate change raises the issue of forest sustainability. This is especially true for mountain forests that are particularly threatened in Europe (Thuiller et al., 2005). Here we focused on silver fir – common beech mountain forests in the French Alps. This mixture is typical from European mountainous forests. Adult trees of those two species have different autecology, and are expected to undergo similar as well as differential impacts of climate change. Their potential ranges are both expected to strongly contract by 2100 (Piedallu et al., 2009; Tinner et al., 2013). Even if drought-sensitive, silver fir has a deeper root system, seems to use soil water more efficiently, to be able to grow before the summer drought period, and to have a high sensitivity of stomatal regulation to drought (Aussenac, 2002; Desplanque et al., 1998). While silver fir and European beech seem to have similar water balance requirements in the Swiss Alps, European beech extends with sessile oak in the absence of silver fir at low water balance values in the Vosges Mountains (Pinto & Gégout, 2005). The increase in temperature – with equal precipitations – could have beneficial effects on silver fir and European beech growth at high elevation, whereas it could affect their growth performances in lowland and lower montane regions (Dulamsuren et al., 2017; Pinto, 2008).

As already mentioned, only a few studies focused on the impact of climate change on the regeneration phase of the target species of this study (beech and silver fir). In the following sentences, we aim at reviewing the existing knowledge on this issue. Madsen and Larsen (1997) found that increased soil water content caused a significant increase in the growth of beech saplings. Since then, other effects of climate on regeneration performances have been documented. Higher soil moisture, precipitation and

temperature during the growing season have been showed to increase beech seedling density (E Silva et al., 2012), while drought seems to decrease their growth (Fotelli et al., 2001; Jump et al., 2007). However, physiological and morphological adjustments (e.g. stomatal occlusions) appear to be possible (Gallé & Feller, 2007) and once well established after two years, beech seedlings seem to become more drought-tolerant (Madsen & Larsen, 1997). To a certain extent, warmer temperatures have been shown to favour fir seedlings establishment, as well as increased precipitations (Hessl & Baker, 2010; Little & Peterson, 1994; Tingstad et al., 2015). Beech seeds and seedlings are sensitive to frost, drought and animal predation (Wagner et al., 2010). As well as for adult trees, limited water availability may lead beech seedlings to xylem embolism, restricted nutrient uptake capacity and reduced growth (Geßler et al., 2007), and beech seedlings may be damaged or killed during extreme climatic events (Wagner et al., 2010). Moreover, under drier conditions, beech seedlings may be more vulnerable to competing species such as *Rubus fruticosus* (Fotelli et al., 2001). Temperature has been identified as an ecological factor critical to regeneration success at the southernmost distribution of beech (Jump et al., 2007). The effect of temperature on subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) establishment seems to be positive (Hessl & Baker, 2010), as well as warm and slightly dry springs. However, warmer temperatures would have a negative effect on subalpine fir seedlings growth (Ettl & Peterson, 1995), and heat waves would affect negatively the survival of silver fir seedlings (Saccone et al., 2009). Therefore, fir and beech regeneration can be affected at sites potentially tempered by important climate change. Better understanding of the fundamental performance characteristics of the regeneration phase is crucial to enable silviculture to ensure an adaptation to potential future conditions (Wagner et al., 2010).

Regarding the effects of mixture on these species, some have been reported on adult trees. For instance, the mixture of silver fir with other coniferous species, especially Norway spruce, seems to benefit to silver fir (Pinto, 2008; Vallet & Pérot, 2011). However, the growth response of silver fir to mixture with deciduous species such as common beech (*Fagus sylvatica*) may be negative (Pinto, 2008; Toïgo et al., 2015). The effect of mixing tree species on forest properties and functions are still not fully understood, and the consequences of mixture on the key regeneration phase, for instance in terms of abundance and structure of seedlings, do need to be studied.

In this study, we aim at taking a first step to fill this gap by addressing the following main question: how do climate and stand composition (hereafter *stand composition*) influence the regeneration of silver fir and common beech? More precisely, we aimed at testing the effect of mixture and climate on the amount of light reaching forest ground, the density of current year's seedling, the height structure of regeneration phase (cohorts of seedlings, saplings and young trees), the diameter – height allometry of saplings, and the transition between seedlings size classes from year to year. Since ungulates play a key role in the development of the regeneration layer, we also tested the effect of browsing by ungulates on saplings height (Bernard et al., 2017).

We expected different amounts of light reaching the ground according to stand composition, with more light reaching the ground in monospecific stands than in mixed stands (**P1**, Pretzsch, 2014). Consequently to these assumed various amounts of light, we also expected differences between monospecific and mixed stands, namely a higher density of current year's seedlings in monospecific stands than in mixed stands (**P2**), as well as differences in height – diameter allometry, with taller and thinner saplings in mixed stands than in monospecific ones (**P3**, Chen & Klinka, 1998). Regarding the effect of climate, we expected an increase in the density of current year's seedlings with temperature, and a decrease with drought, with stronger effects on silver fir than on beech (**P4**, E Silva et al., 2012; Fotelli et al., 2001; Hessl & Baker, 2010; Jump et al., 2007; Saccone et al., 2009). Finally, we expected browsed saplings to be taller than unbrowsed ones, because more detectable (**P5**, Kullberg & Bergström, 2001).

We benefited from a network of field plots distributed by triplets (*i.e.* a two-species mixed stand associated to the two respective monospecific stands); located in three sites across the French Alps (latitudinal gradient), and along an elevation gradient within each site. This design enabled us to assess the effect of mixture in various climatic conditions. We monitored the structure, growth and survival of seedlings and saplings of beech and silver fir in these plots in 2014, 2016 and 2017, a browsing index in 2016 and the amount of light reaching the ground in 2014 and 2017.

Material and methods

Study sites and experimental design

The three study sites are located in the external Alps, on calcareous bedrock along a latitudinal gradient (Fig. 1): Massif des Bauges (45.7°N, 6.2°E, hereafter "Bauges"), Massif du Vercors (44.9°N, 5.3°E, hereafter "Vercors"), and Mont Ventoux (44.2°N, 5.2°E, hereafter "Ventoux").

Free-ranging populations of ungulates are presents at all sites. In Bauges, $0.55.yr^{-1}.km^{-2}$ roe deer were culled over 1998-2007, and $0.21.yr^{-1}.km^{-2}$ red deer over 2000-2015. In Vercors $0.60.yr^{-1}.km^{-2}$ roe deer and $0.41.yr^{-1}.km^{-2}$ red deer were culled over 1997-2012 and 2000-2015 respectively. In Ventoux $0.58.yr^{-1}.km^{-2}$ roe deer and $0.30.yr^{-1}.km^{-2}$ red deer were culled over the same periods. Chamois (*Rupicapra rucicapra*) and mouflon (*Ovis gmelini musimon*) also occur at lower densities.

Each study site includes forest triplets settled along an elevation gradient. One triplet is composed, at least, of three 1000 m² circular plots: one in a monospecific silver fir stand, one in a monospecific beech stand and one in a mixed silver fir – common beech stand (Table 1). All plots are located on Northern – North-western aspect. Each plot is a 17.5-m-radius and 1000-m² disc, composed of a 10-m-radius core zone, associated to a 7.5-m-buffer zone (Supplementary material A).

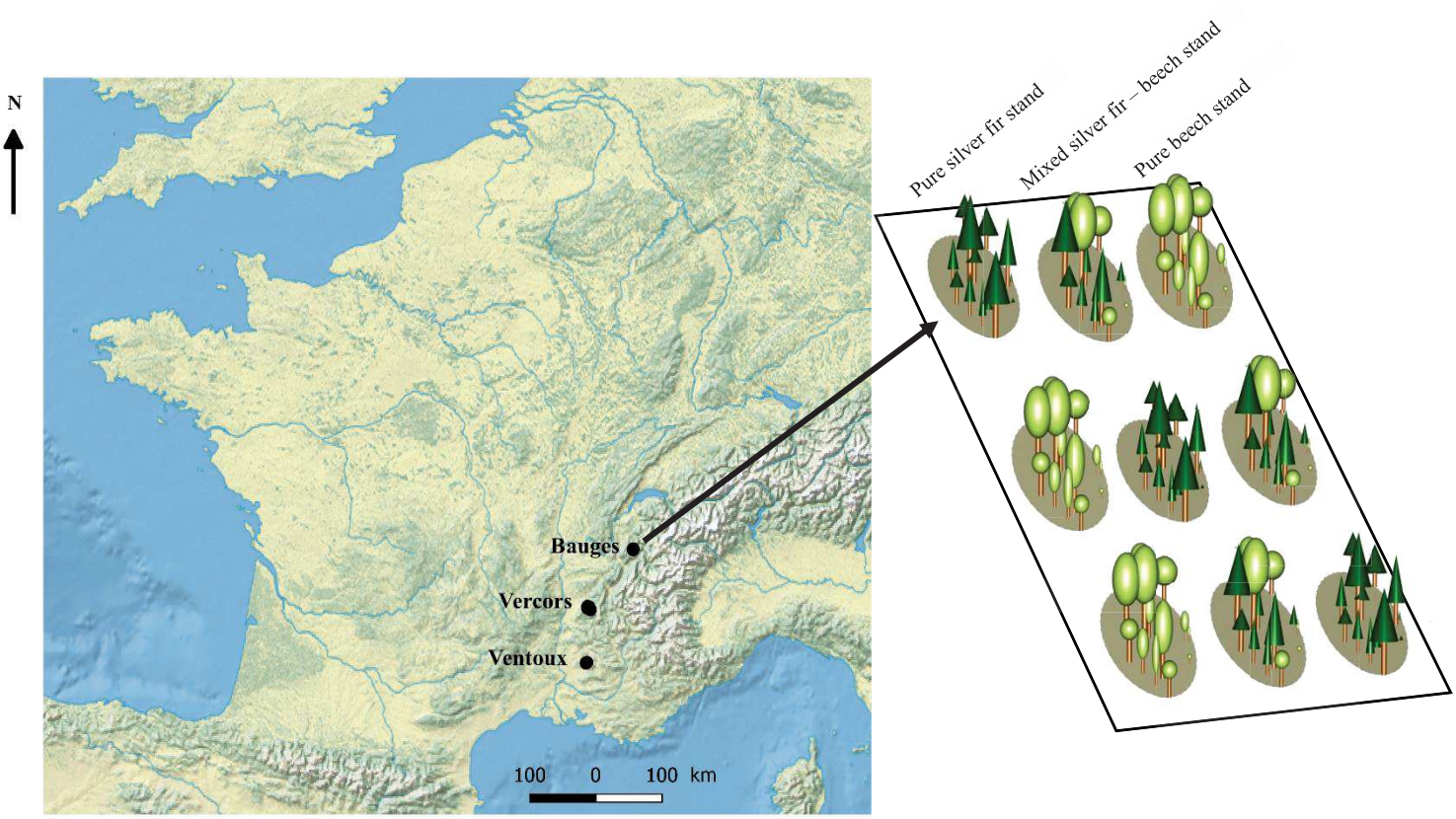


Figure 1: Map of the study sites, each one containing triplets of plots located in silver fir – beech mixed stands, monospecific beech and monospecific silver fir stands, along an elevation gradient.

Table 1: Number of plots in each site (AA stands for *Abies alba i.e.* silver fir, FS for *Fagus sylvatica i.e.* beech)

Site	Elevation (m)	Monospecific AA	Monospecific FS	Mixed AA – FS
Bauges	954 - 1017	2	1	2
	1132 - 1171	0	1	2
	1193 - 1246	1	3	1
Vercors	1108 - 1135	2	0	2
	1164 - 1190	0	3	1
	1252 - 1283	1	1	2
	1350 - 1416	1	1	1
Ventoux	1007 - 1031	1	1	1
	1181 - 1189	0	2	2
	1265 - 1310	4	2	2
	1335 - 1352	1	1	1

Sampling protocol

Two different protocols have been used, one in 2014 (almost comprehensive in terms of regeneration monitoring, too time-consuming) and another one, much simpler, in 2016 and 2017.

In 2014, each plot was sampled exhaustively on half the surface of its 10-m-radius-core zone (i.e. 157 m² out of 315 m²): we counted all seedlings and saplings (including current year's seedlings), and measured the heights and diameters 5 cm above ground level of seedlings > 1 year old.

In 2016, we counted all seedlings (including current year's seedlings, Fig. 2) and saplings less than 1.30 m tall in four 1 m x 1 m quadrats whose furthest corner was positioned 5 m away from the plot centre, towards each cardinal point, and the closest corner was aligned between the furthest corner and the plot centre. We measured their heights and diameters 5 cm above ground level. We also counted all saplings taller than 1.30 m, measured their heights and diameters at breast height in a 40-m²-circular central zone (3.57 m radius around the plot centre), and recorder their position from the plot centre (distance and azimuth).

In 2017, we counted all the current year's seedlings in the four quadrats and measured again the heights and diameters 5 cm above ground level of all the seedlings and saplings smaller than 1.30 m we found. In the 40-m²-circular central zone, we relocated the saplings counted in 2016 when possible, counted again all saplings taller than 1.30 m, and re-measured their heights and diameters at breast height.

In order to take into account those diverging protocols and analyse homogenous data, we computed ratios for each year – density of current year's seedlings, density of saplings per size class, ratio Height / Diameter ("H/D_{5cm}", see under).

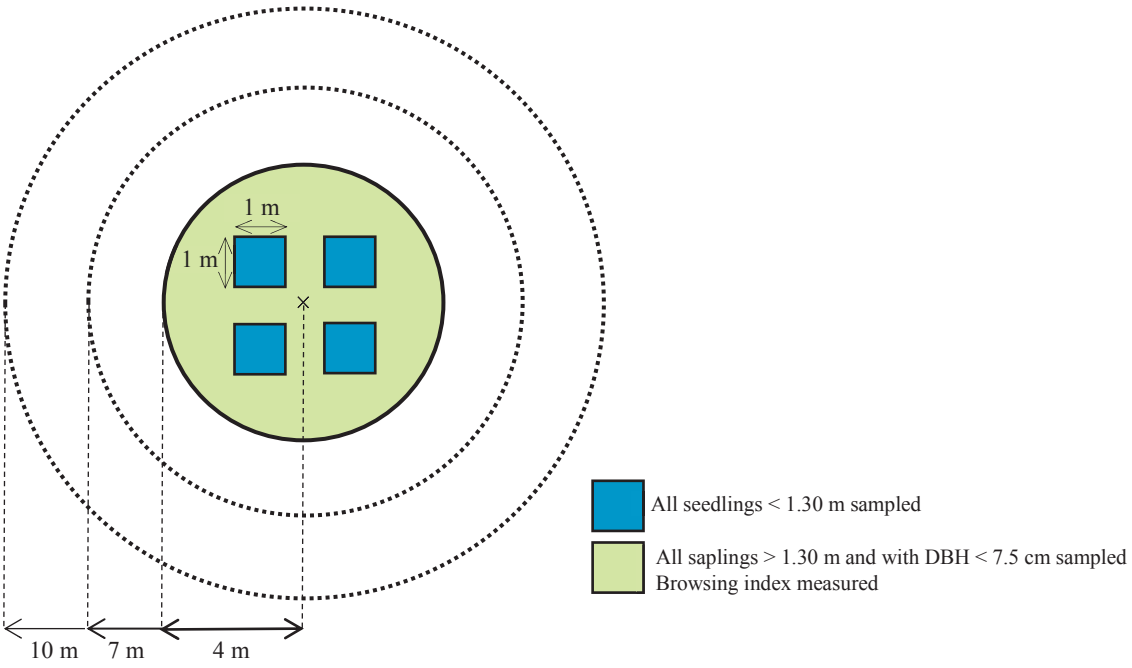


Figure 2: Sampling designs in 2016 – 2017. "Sampled" means that the height and the diameter 5 cm above ground level of the seedling / sapling were measured.

Climatic data

In order to test the effect of climate on tree regeneration, using the elevation gradient, several plots were equipped with weather stations to collect local weather data. However, they were not available at all sites, thus we used simulated climatic data from the Digitalis model instead (web portal SILVAE (http://silvae.agroparistech.fr/home/?page_id=518), AgroParisTech-INRA and LERFoB), available for all sites:

- Mean monthly temperatures in forest environment (°C) over 1990 – 2014, spatialized according to topography, geography and land use. Consideration of land use in the model gives the above-canopy temperature that is cooler than the under-canopy temperature.
- Mean monthly sum of precipitations (mm) over 1990 – 2014, according to topography and geography.

Those simulated data provide robust values compared to observed ones (Supplementary material A).

To get a synthetic climatic index over spring (*i.e.* four month: March, April, May and June) regarding drought stress, we calculated a spring Martonne's aridity index I_{spring} (De Martonne, 1925) at each plot, as:

$$I_{spring} = \frac{3 \times P_{spring}}{10 + T_{spring}}$$

P_{spring} stands for the sum of mean March, April, May and June precipitations, and T_{spring} stands for the mean temperatures of March, April, May and June.

Light measurement

The level of light (in percentage of full light measured in an open area without plant cover) reaching the seedling layer was assessed using hemispherical photos, taken with a fish-eye objective (Nikon fish-eye converter FC E8) pointing towards the sky. We took five hemispherical photos per plot: one at the plot centre and four at 5 m from the plot centre, towards each cardinal direction, with a 183°-maximum field of view. The pictures were taken by cloudy weather, in the early morning or late afternoon as often as possible.

Browsing pressure measurement

To estimate ungulate browsing pressure on woody species, we measured a browsing index according to Aldous (1944): in the 40-m²-central zone of each plot, we recorded for each tree species its cover percentage class (below the reachable-by-ungulates height of 2 m) out of five classes and its browsing class out of six classes (0, and from A to E). We thus obtained one categorical variable per plot and per tree species, composed of a cover percentage class and a browsing class. We then computed this categorical variable as a quantitative browsing index (Morellet & Guibert, 1999) so that we got one quantitative value of browsing index per plot and per tree species present on the plot.

Statistical analyses

Difference of light between mixed stands and monospecific stands

We first tested whether light reaching the ground was similar between mixed and monospecific stands, by using mixed linear model (1). We aimed at comparing it inside each triplet, and thus we did not include the variable I_{spring} in model (1). *Light* variable was log-transformed for the sake of homoscedasticity of the residuals; *stand composition* was a fixed effect, while the effect of the triplet was a random one nested in the site ($\theta_{S/T}$):

$$\text{Log (Light)} = \alpha + \beta \times \text{Stand composition} + \theta_{S/T} \qquad (1)$$

Variation of the density of current year's seedlings between stand compositions and with climatic conditions

For each tree species (silver fir and common beech), we calculated the mean density of current year's seedlings per plot and per year, *i.e.* number of seedlings per m² per plot and per year, depending on the surface sampled (*i.e.* 157 m² in 2014, and 4 m² in 2016 and 2017).

To test for the effect of the level of light reaching the ground on the density of current year's seedlings between mixed and monospecific stands, we computed the difference between mixed and monospecific stands for these two variables.

We then tested the effect of climate (I_{spring}) and *stand composition* on seedling density (d_S) using the following mixed linear model (2);

$$\text{Log}(d_S) = \alpha + \beta \times I_{spring} + \gamma \times \text{Stand composition} + \delta \times \text{Light} + \lambda \times d_{Ad} + \theta_{S/T} \quad (2)$$

Seedling density (d_S) was log-transformed. I_{spring}, *stand composition* and light availability (*Light*) were defined as fixed effects. We also considered mature trees density (d_{Ad}) as a fixed effect, to take into account the role of mature trees producing seeds. The effect of year was also considered fixed, since the Bauges site was not sampled in 2014, which means that there were only two years of data for this site, so too few levels to consider it a random effect. We took into account the triplet as a random effect nested in the site ($\theta_{S/T}$). Browsing pressure was not included in the analysis because we only had too little data and because the effect of browsing on current-year's seedlings seems controversial (Kumar & Shibata, 2007; Munier et al., 2010).

Influence of climate and stand composition on installed seedlings and saplings

Stand height structure

We propose here an exploratory analysis of stand height structure compared between mixed and monospecific stands, across the climatic gradient. For each tree species, we classified all individuals into four size classes, according to their shapes and heights: (i) "< 1 year" (current year's seedlings), (ii) "< 25 cm", (iii) "25 – 50 cm", and (iv) "> 50 cm". We computed individuals' density by size classes, according to the surface sampled for each year / size category.

We then compared the distribution in size classes between mixed fir – beech stands and silver fir or beech monospecific stands using a Pearson's Chi-squared test. Finally, to test whether there was a link between climate and the difference in saplings height structure between monospecific and mixed stands, we used the p-values of the Pearson's Chi-squared tests as a proxy of this difference and we performed the linear model (3) on these p-values:

$$p_{\chi^2} = \alpha + \beta \times I_{spring} + \gamma \times \text{Light} + \delta \times \text{Site} \quad (3)$$

p_{χ^2} stands for p-values of the Pearson's Chi-squared test. I_{spring}, *Light* and *Site* were fixed effects. I_{spring} and *Light* were averaged on each triplet prior to be integrated to the model. For beech, we considered the logarithmic transformation of p-values for homoscedasticity matters.

Diameter-Height allometry

We calculated the ratio between the height and diameter of saplings (5 cm above ground level) in mixed stands for silver fir and beech, in monospecific silver fir stands for silver fir, and in monospecific beech stands for beech (referred to as "H/D_{5cm}" hereafter). To test the effect of I_{spring}, on diameter-height allometry, for each site and stand composition we performed one linear model like model (4):

$$\text{Log(Height)} = \alpha + \beta \times \text{Log(Diameter)} + \gamma \times \text{Year} \qquad (4)$$

To see whether if there was a pattern between the coefficient of allometry and I_{spring}, we then plotted the parameter estimator β and coloured them by increasing I_{spring}. This is reported on supplementary material G.

Transition between size classes

To test whether the transition between size classes varies with the stand composition and climate, for each tree species in each plot we subtracted the sapling density of class n_{2014} to that of class $n+1_{2016}$, and that of class n_{2016} to that of class $n+1_{2017}$. The effect of stand composition and climate on the transition between size classes, *i.e.* the difference between densities of year *n* and *n+1* (d_{n+1}-d_n), was tested through a MANOVA, performed separately for silver fir and beech, and for the transition 2014 – 2016 / 2016 – 2017. I_{spring}, *Stand composition* and *Site* were defined as fixed effects. We did not consider the effect of the triplet nested into the site because there were too little data. The MANOVA enabled us to run this model on all size classes at the same time. Unfortunately, seedlings were not tagged in the field, which would have improved the possibilities and the reliability of such an analysis.

$$d_{n+1}\text{-}d_n = \alpha + \beta \times I_{spring} + \gamma \times \text{Stand composition} + \delta \times \text{Site} \qquad (5)$$

Effect of browsing on saplings height

We tested whether browsing affect saplings height with a linear model (6) relating saplings height (H_S, with a natural logarithmic transformation) with browsing index (*BI*, as a fixed effect). We also took the *Stand composition*, *Light*, *Site* and *Year* into account by adding them as fixed effects. This analysis was performed on saplings smaller than 2 m tall (*i.e.* reachable by deer in a steep environment) and for the two species separately.

$$\text{Log}(H_S) = \alpha + \beta \times \text{BI} + \gamma \times \text{Stand composition} + \delta \times \text{Light} + \lambda \times \text{Site} + \mu \times \text{Year} \qquad (6)$$

Table 2 gives a summary of the analyses performed on current year's seedlings and on saplings.

Mixed models were performed using package *lme4* (R version 3.2.3, 2015-12-10 (Bates et al., 2014)).

Table 2: Summary of the analysis performed on current year's seedlings (referred to as "< 1 year old") and saplings older than 1 year old (referred to as "> 1 year old"). This was done separately for silver fir and beech

Individuals	Measure in mixed and monospecific stand	Mixed / monospecific comparison test
< 1 year old	Density	ANCOVA
> 1 year old	Allometry: $^{H}/_{D_{5cm}}$ ratio	Graphical analysis Comparison of confidence intervals
	Density by size classes	1. Pearson's Chi-squared test, 2. Linear model with p-values as response variable
Both	Density by size classes (< 1 year as 1st class)	MANOVA

Results

Effect of mixture on the level of light reaching the ground

The level of light reaching the ground was significantly larger in the monospecific stands of each tree species than in silver fir – beech mixed stands, with 17% and 13% more light reaching the ground for beech stands and silver fir stands respectively ($p < 0.01$ for both comparisons, Table 3 and Fig. 3).

Table 3: Output of model (1). Parameters estimation of stand composition effect on ground lighting, compared to silver fir – beech mixed stand

Stand composition	Estimate ± Standard error	t-value	Pr (<|t|)	
Silver fir monosp. stand	0.409 ± 0.012	33.085	< 0.01	***
Beech monosp. stand	0.321 ± 0.007	40.159	< 0.01	***

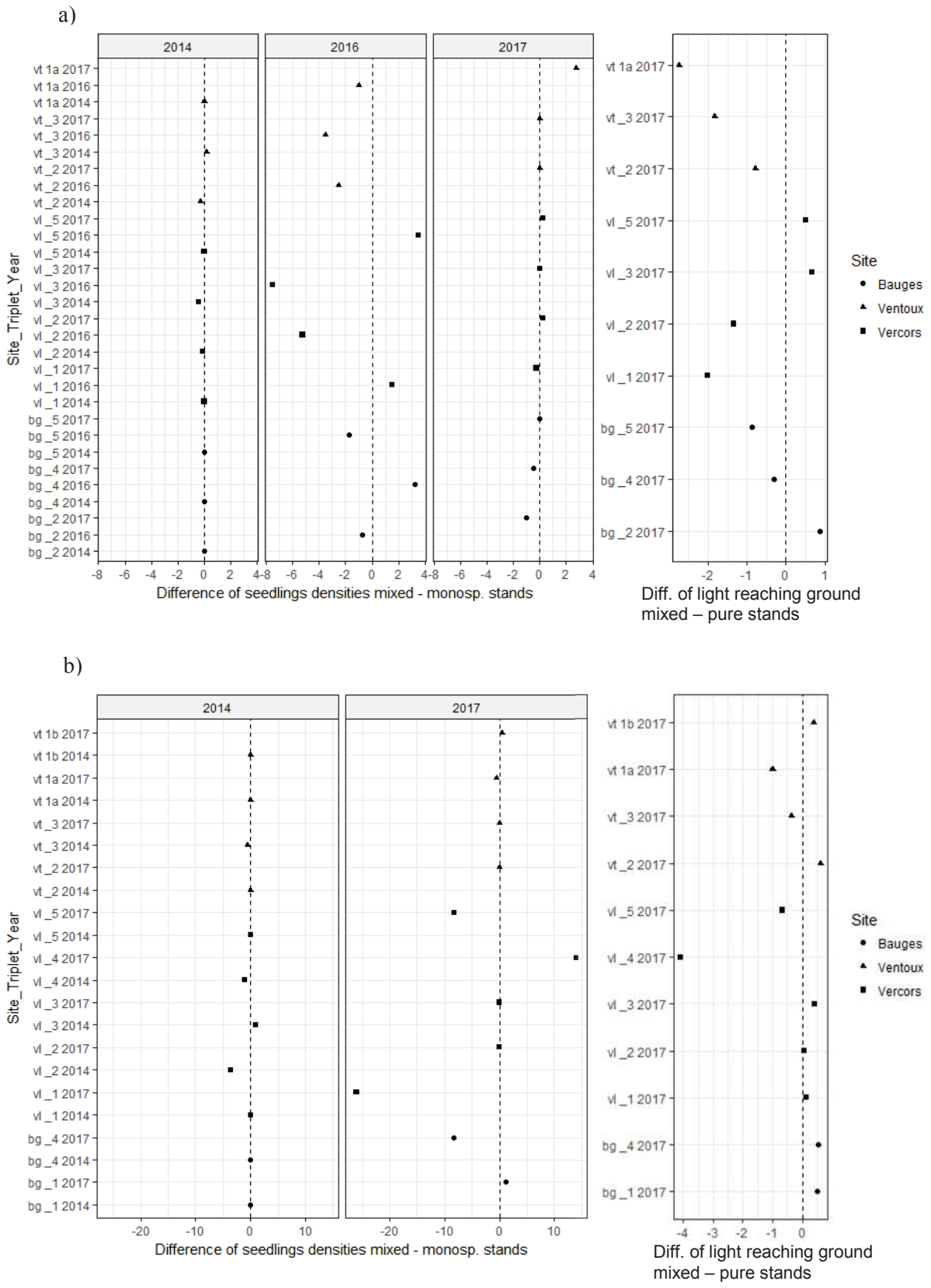


Figure 3: Difference of current year's seedling density of silver fir (a) and beech (b) between mixed stands and monospecific stands, in each triplet ordered by increasing mean spring temperature. The panels at the right represent the difference (Diff.) of light reaching the ground between mixed stands and monospecific stands.

Current year's seedlings

We found little difference in density of current year's seedlings between mixed and monospecific stands, especially in 2014 and 2017 for silver fir, and in 2014 for beech, while mixed stands clearly appear to be darker than monospecific stands for silver fir (Fig. 3). Indeed, in spite of a lower level of light reaching the ground, we found no effect of stand composition on the density of current year's seedlings of beech (Table 4 and Fig. 3b), while the effect of the year was significant with more seedlings in 2017 than in 2014 and 2016 ($p = 0.02$). The density of beech current year seedling increased with that of mature beech trees but this link was only marginally significant ($p = 0.06$), and disappeared when we tested it year by year. Conversely, we found twice as much silver fir current year's seedlings in monospecific silver fir stands than in mixed stands (11 versus 5, $p = 0.03$). There was also a strong effect of the year ($p < 0.001$) with more silver fir seedlings in 2016 than in 2014 and 2017 (Table 4 and Fig. 3a). The density of mature silver fir trees present on the plot had no effect. This result remained the same when we tested it year by year.

There was no effect of light availability on the density of current year's seedlings of both species, in any of the years. Finally, we found no effect of Martonne's aridity index I_{spring} on the density of current year's seedlings for both tree species.

Table 4: Output of model (2). Parameters estimation of the effect of I_{spring}, stand composition, light, year and mature tree density on the density of current year's seedlings of silver fir and beech

Species	Effect	Estimate ± Std Error	F-value	p-value	
Silver fir (AA)	I_{spring}	0.007 ± 0.0473	0.001	0.97	
	Stand composition		5.377	0.03	.
	Year		17.569	< 0.0001	***
	Light	-0.039 ± 0.129	0.177	0.68	
	Mature AA density	-9.100 ± 16.939	0.289	0.60	
Beech (FS)	I_{spring}	0.034 ± 0.069	1.458	0.23	
	Stand composition		0.720	0.42	
	Year		8.640	0.02	*
	Light	-0.027 ± 0.137	0.204	0.66	
	Mature FS density	-14.540 ± 6.860	4.493	0.06	.

Stand height structure

For silver fir, I_{spring} and light had a positive effect on the difference between mixed stands and monospecific stands height structure ($p < 0.01$ for both), which means that the difference in the height structure of mixed stands and monospecific stands was larger in warmer and drier plots and in plots with less available light at the ground level. For beech, there was no effect of I_{spring} on the difference in height structure between mixed and monospecific stands, but a positive effect of light ($p < 0.01$) on p-values, which means that the height structure of mixed and monospecific stands and the available light at ground level covariate. See Supplementary material C.1 for comprehensive information on p-values for each pair "mixed – monospecific stand" and each tree species, and supplementary material C.2 for the detailed outputs of model (3).

Diameter – Height allometry

There was a small difference in the diameter – height allometry for silver fir saplings, with slightly higher and thinner saplings in monospecific stands ($^{H}/_{D_{5cm}} = 53.16 \pm 1.43$) than in mixed stands ($^{H}/_{D_{5cm}} = 44.22 \pm 1.61$) (Fig. 4a, Fig. 5, Table 5 and supplementary material F). On the contrary, beech saplings were a bit higher and thinner in mixed stands ($^{H}/_{D_{5cm}} = 88.29 \pm 2.09$) than in monospecific beech stands ($^{H}/_{D_{5cm}} = 69.41 \pm 0.82$) (Fig. 4b, Fig. 5, Table 5 and supplementary material F).

We found no pattern between aridity and allometry for both species (Supplementary material G).

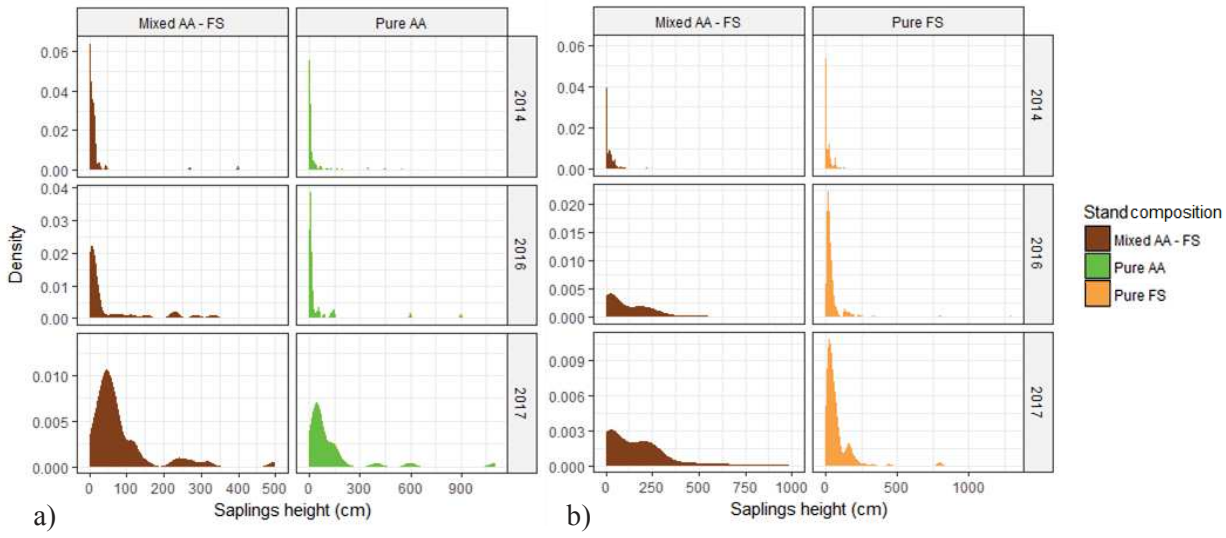


Figure 4: Sapling height distribution density curves (without current year's seedlings) for silver fir (a) and beech (b)

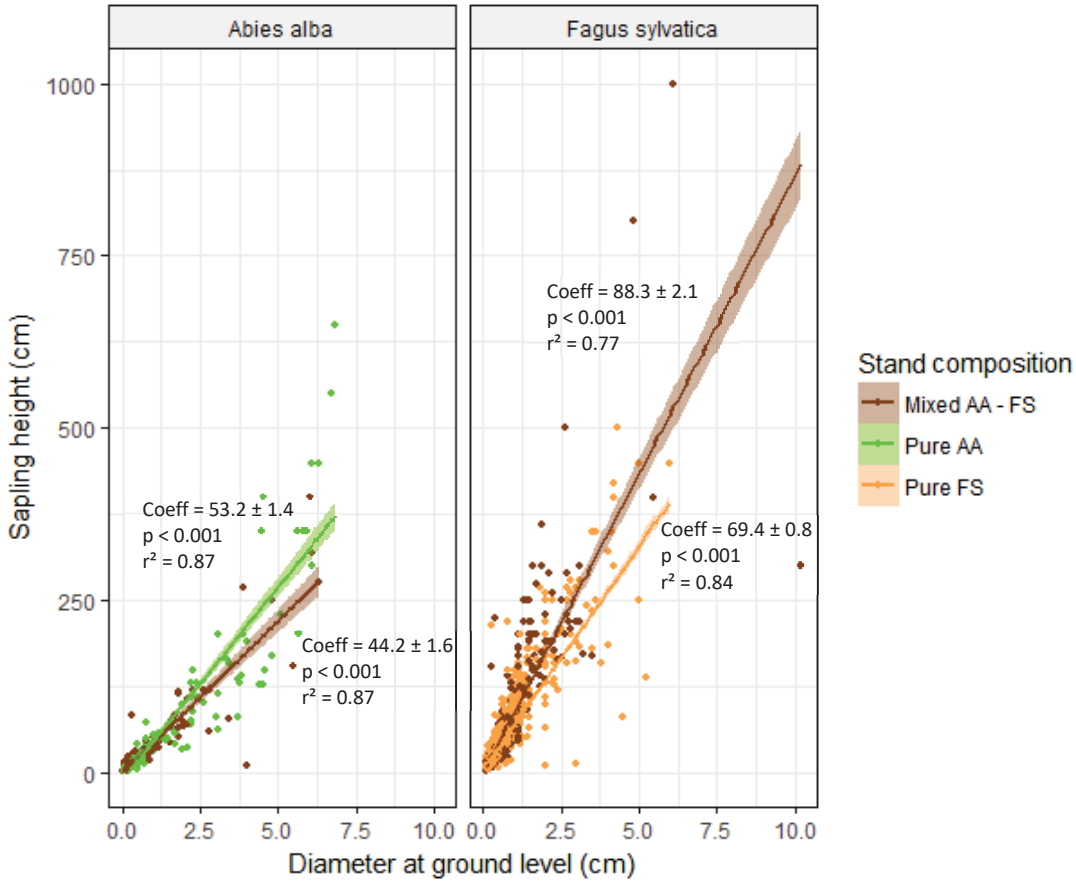


Figure 5: Allometry curves opposing saplings height (cm) versus saplings diameter 5 cm above ground level (cm) for silver fir (a) and beech (b)

Table 5: Mean $^{H}/_{D_{5cm}}$ for silver fir and beech and confident intervals, in monospecific stands and mixed stands (dimensionless)

	Monospecific stand	$CI_{95\%}$	Mixed stand	$CI_{95\%}$
Silver fir	53.16 ± 1.43	[50.35 ; 55.97]	44.22 ± 1.61	[41.04 ; 47.40]
Beech	69.41 ± 0.82	[67.81 ; 71.01]	88.29 ± 2.09	[84.19 ; 92.39]

Transition between size classes

We found a marginal positive effect of I_{spring} on the transition between the "25 – 50 cm" class and the "> 50 cm" class for silver fir (p = 0.056) between 2016 and 2017, which would mean that the wetter and/or the colder, the more silver fir saplings exceeded 50 cm tall between 2016 and 2017. We also found a negative effect of I_{spring} on the transition between classes "< 1 year" and "25 – 50 cm" for beech (p = 0.038) between 2016 and 2017 (Supplementary material D and H). This would mean the drier

and/or the warmer, the more beech seedlings establish successfully. No effect was found for the transitions between 2014 and 2016.

Effect of browsing on saplings height

Silver fir saplings' height and browsing were not correlated, whereas browsed beech saplings were slightly taller than unbrowsed ones ($p = 0.075$, supplementary material E1 and E2).

Discussion

Effect of mixture on light availability and current year's seedlings density

Our results showed mixed stand on average darker than monospecific stands, confirming our prediction P1 and former studies on the increased plasticity of the canopy in more diverse forests (Pretzsch, 2014), or that compared mixed coniferous – deciduous stands to monospecific coniferous ones and monospecific deciduous ones (Messier et al., 1998). This difference in light availability may have negative consequences on mixed forest renewal compared to monospecific ones, as light promotes regeneration growth. First, although less light was available for seedlings, we did not find a beech regeneration deficit in mixed stands in comparison with monospecific stands, and stand composition had no effect on the density of beech current year's seedlings. Second, on the contrary, we found that there were less current year's seedlings of silver fir in mixed stands, with no effect of the density of mature silver fir trees, which matches our initial assumption. Our prediction P2 was thus negated.

Our results thus confirm that the amount of light reaching the ground is lower in mixed stands compared to monospecific stands. On the one hand, consistently with this finding, they show that silver fir regeneration seems to be affected, but on the other hand, surprisingly, they show that beech regeneration is not affected, at least at the very initial stage of current year's seeding. This positive message is to be tempered by the potentially strong mortality of seedlings after the first year, and the potentially different trajectories the regeneration layer may take, notably due to each stand history and management. Indeed, when older, silver fir and beech saplings are less numerous in mixed stands than beech saplings are in monospecific beech stands (for saplings more than 1 m tall: 1046 saplings compared to 2033 saplings respectively). This suggests that even though the establishment of young seedlings is possible given the lower light availability of mixed stands, their survival is reduced some years later. Belowground competition could be an alternative explanation for those different densities (Dhôte, 1991). Numerous factors may cause a reduction in the number of established seedlings compared to current year's seedlings. Whatever, this result on beech current year's seedlings remains full of interest and bodes well for mixed forests renewal since we knew the conditions under which they germinated.

Effect of mixture on saplings allometry

We found a weak effect of mixture on beech saplings allometry (beech saplings being taller and thinner in mixed stands compared to monospecific stands, in accordance with our prediction P3), and a reverse one on silver fir saplings allometry, even weaker. The effect of mixture on beech saplings could be consistent with what Forrester et al. (2017) found about adults: tree mean height is greater when the competition increases.

Consistently with the fact that mixed stands are darker than monospecific stands, and knowing the negative effect of competition on diameter growth of adult trees, this would suggest that beech saplings are thinner and taller because of stronger competition for light in mixed stands, and because of the proximity with silver fir saplings. This may also be interpreted as a better use of light in mixed stands than in monospecific stands. In other words, beech saplings seem to respond differently to interspecific competition than to intraspecific competition. This would be in accordance with the negative effect of intraspecific competition on beech saplings showed by Collet & Chenost (2006) and Toïgo et al. (2015), relatively to interspecific competition. The strong competitive advantage of beech over coniferous species has been more often reported on adult trees. Beech is often the most competitive species among all the tree species it is associated to, even itself; indeed, intraspecific competition has been shown to be stronger than interspecific competition for adult beech trees, *inter alia* because of its shade tolerance (Metz et al., 2013; Pretzsch, 2006). In beech-oak mixed stands, root competition also benefits beech at the expense of oak (Leuschner et al., 2001). Consequently, mixing beech with other species such as coniferous species leads to reduced competition on beech, compared to a monospecific beech stand (Dieler & Pretzsch, 2013). This competitive advantage may reflect in modified tree shape or conformation, such as more branched and flatter beech crowns when beech is mixed with Norway spruce than in monospecific stands (Bayer et al., 2013). Consistently, our result suggests that in mixed fir – beech stands, beech saplings tend to grow faster in height than in beech monospecific stands, and are be able to spread out larger crowns. Forrester et al. (2017) also report a less important effect of diversity, with trees a little bit smaller when tree diversity increased, which could be consistent with what we found on silver fir saplings.

In the climatic range tested, we found no consistent effect of climate on height-diameter allometry and are thus not able to conclude about our prediction P4. First, this may be due to methodological limits of our study, discussed hereafter. Second, this could mean that there is actually no effect of climate on height-diameter allometry, or a weaker one that the effect of mixture. This would contradict existing results reporting that tree allometry significantly varies across because of climate, angiosperm allometry being more sensitive to differences in temperature – their height is negatively influenced by temperature variability – compared to gymnosperms, whose height is negatively influenced by decreasing precipitation (Hulshof et al., 2015). Species dominating in arid and cold environments have been found

to be much shorter for a given diameter, which might be mainly lead by the occurrence of droughts; however, within-species height was found to increase with temperature (Lines et al., 2012).

Inter-annual variability of current year's seedlings density

Inter-annual variability took precedence over any mixture-induced climate-driven effect or trend, which was confirmed by testing those effect year by year. This expected result may be explained by masting pattern, which has been known for long as the regeneration pattern of beech (Watt, 1925), and consists of some years with an important seed production, followed by years with a very low production. Masting seems to be very dependent on weather conditions of preceding years, such as anomalously high temperatures the summer before seedfall, or environmental heterogeneity (Drobyshev et al., 2010; Hilton & Packham, 2003; Koenig et al., 2015; Övergaard et al., 2007; Piovesan & Adams, 2001; Schauber et al., 2002). Fir is also known as a mast-seeding conifer, with years of strong cones production often preceded by a dry spring two years before, followed by a humid spring the previous year (Davi et al., 2016; Houle, 2011). Our assumption of a high inter-annual variability due to masting phenomenon is confirmed by fructification data on trees from Mont Ventoux, located at the same elevation than our plots (INRA, *Unpublished data*). They showed from 0 to 25 silver fir cones per tree and per year, and beech seeds from 0 to more than 400 per tree and per year, between 2013 and 2017 (Supplementary material I).

No effect of Ispring on seedlings density nor on regeneration layer allometry

We did not observe any effect of aridity in the density of current year's seedlings. Although inter-annual variability is easily explicable, its prevalence over a climate-driven trend, possibly masking it, may be due to a too short monitoring. Knowing the masting phenomenon, and thus the strong volatility of seed fall, more years would be necessary to overcome this variability and disentangle other variability factors. We found no link between climate and the height – diameter allometry of saplings. This contradicts studies on silver fir and beech adults, that report the importance of temperature and precipitations on their growth (Bolte et al., 2007; Desplanque et al., 1998), and their sensitivity to drought events (Rameau et al., 1993). Studies dealing with the impact of climate conditions on the regeneration phase are much scarcer. They also usually depict the importance of soil and atmospheric moisture conditions and the potential negative effects of droughts on beech seedlings leaf growth, transpiration, foliar surface and biomass partitioning (Lendzion & Leuschner, 2008; Löf et al., 2005; Löf & Welander, 2000), for example by reducing its competitiveness (Fotelli et al., 2005). We showed that a drier climate, would enhance the difference between mixed and monospecific stand height structures for silver fir. However,

the comparison of the transition between size classes between mixed stands and monospecific stands across the gradient could not explain how this difference manifests itself. Nonetheless, this result could be an argument for studying further mixed forests in the view of adapting to climate change.

A glimpse on browsing

In accordance with our prediction P5 and with previous studies, we found that taller seedlings were preferred to smaller ones (Bergquist & Örlander, 1998), which may be due to their higher detectability (Bergström & Bergqvist, 1999). Surprisingly, this relationship was not found for silver fir, although it is a species more palatable to deer than beech (Häsler & Senn, 2012; Redjadj et al., 2014; Storms et al., 2008). Yet, in mixed stands that were composed of almost as much silver fir as beech adult trees, the silver fir – beech composition of the regeneration layer was unbalanced with adults since there were on average less than 5% of silver fir saplings taller than 2 m. This may be related to the increase in ungulate populations in our study sites for the last decades (Réseau ongulés sauvages ONCFS-FNC-FDC). Browsing is a determinant factor for regeneration, through the predation of fruit, and its impact on seedlings survival and growth. Moreover, we collected browsing marks, that are a visible damage, but often plant species that appear to be absent actually are were all eaten and can be found all in animal rumens. Fruit predation, as well, is not a visible damage. Thus, the impact of ungulates may be even more important, and need to be studied. In that respect, fences seem to be an important and irreplaceable means to really assess the effect of browsing on forest renewal, and should be integrated to long-terms monitorings of the regeneration layer development (Bernard et al., n.d.; Marell et al., 2012).

Limitations of our study: why so few effects?

Our study does not detect any pattern between aridity and the density of current year's seedlings for any species, or their sapling's allometry, maybe because of a lack in statistical power and/or of climatic modalities. Indeed, those findings are necessarily limited because our 2°C thermic gradient may be too narrow, and does not cover a large enough range of temperatures within the species climatic niche. Indeed, the distribution of beech and fir may cover separately a 5°C to 7°C-thermic gradient (Fang & Lechowicz, 2006; Tinner et al., 2013). Moreover, seedlings – and current year's seedlings all the more – are submitted to ground surface temperatures, whereas we used above-canopy simulated data that can be much different from modelled ground surface temperature, and even more from real ground surface temperature (Dingman et al., 2013). Microclimate may thus play a decisive role in regeneration establishment, survival and growth. Indeed, Lenoir et al. (2017) found that including microclimate in models that predict species distribution reduced the extirpation risk forecast by models that do not consider it. Notwithstanding, the common thermic range of beech and silver fir may be narrower, and included in our gradient. In fact, one of the major constraint in our study was to sample forest stands within the climatic range in which both species may coexist, which thus strongly limited the range of

climatic conditions that could be explored. Lastly, species alone may grow in other conditions, and make it difficult to identify the effect of climate *per se*, but this is beyond the scope of this study.

The comparison of the transition between size classes in mixed versus monospecific stands across the gradient is of great importance to better understand the effect of mixture and climate on regeneration structure and dynamics. The few and uninterpretable effects we found can be due to a lack of statistical power as well. In addition, we sampled saplings that had not been tagged, that makes this comparison questionable. A much stronger sampling effort, with more triplets and more years would be necessary to improve this comparison, as well as tagging all individuals to monitor them from year to year. Indeed, long-term monitorings across contrasted climatic gradients are highly relevant to study the regeneration phase, even it is costly in terms of funds and sampling effort.

Beyond these limitations, we think that the triplets approach – with mixed stands and monospecific stands, carried out along a climatic gradient – is a robust framework to tackle the challenge of simultaneously studying the effects of mixture and climate on forest properties and / or functioning. Regardless the originality of such a design, more triplets and / or more sampling years would increase the statistical power that would be necessary to properly test the targeted effects. Furthermore, as we focus on the regeneration phase, a proper inclusion of browsing modality would better refine such a design, for instance by settling fenced plots nearby existing plots (Bernard et al., 2017).

Conclusion

Despite the higher light availability observed in monospecific stands than in fir beech mixed stands, we did not find a strong effect of stand composition on the density of silver fir and beech regeneration. These results thus suggest (i) that tree species mixture may be more efficient at capturing light while not affecting the density of the youngest seedlings, and (ii) that mixture may affect the structure of the whole regeneration layer. As expected, we found a strong effect of the year on both species current year's seedling density, in accordance with their masting-based reproduction. This study is, to our knowledge, one of the firsts to test the relative effects of tree diversity and climate on regeneration under the same design. More replicates, a wider climatic gradient and more years would enable us to get more robust results. Thus, our understanding of regeneration dynamics and functioning still strongly needs to be improved, since this stage is both crucial for forest renewal, and the most sensitive one abiotic and biotic – such as browsing – pressures. Our exploratory results encourage to carry out further studies on the effects of mixture on forest regeneration, submitted to contrasted climatic conditions and to browsing pressure.

Acknowledgements

We thank Frédéric Jean for providing us data from the INRA (Institut National Recherche Agronomique), Thierry Joët for lending us the Nikon fish-eye converter, Aurélie Barboiron for giving us data on red and roe deer populations. We are also grateful to Julien Barrère, Mickaël Chauvet, Brieuc Cornet, Jonas Baudry, Éric Bazin, Lucile Mamou and Ophélie Deprez for their help during the field work. This study was funded by the ONF (French National Forest Office), ONCFS (French National Hunting and Wildlife Agency) and CNRS (National Center for Scientific Research) under partnership agreement 2016/05/6171. It also benefited from the ANR project BioProFor (contract no. 11-PDOC-030-01) and DISTIMACC project (ECOFOR-2014-23, French Ministry of Ecology and Sustainable Development, French Ministry of Agriculture and Forest).

References

Aldous, S. E. (1944). A Deer Browse Survey Method. *Journal of Mammalogy*, *25*(2), 130–136.

Aussenac, G. (2002). Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science*, *59*(8), 823–832.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*(1), 51.

Bayer, D., Seifert, S., & Pretzsch, H. (2013). Structural crown properties of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. *Trees - Structure and Function*, *27*(4), 1035–1047.

Bergquist, J., & Örlander, G. (1998). Browsing damage by roe deer on Norway spruce seedlings planted on clearcuts of different ages: 2. Effect of seedling vigour. *Forest Ecology and Management*, *105*(1–3), 295–302.

Bergström, R., & Bergqvist, G. (1999). Large Herbivore Browsing on Conifer Seedlings Related to Seedling Morphology. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *14*(4), 361–367.

Bernard, M., Boulanger, V., Dupouey, J.-L., Laurent, L., Montpied, P., Morin, X., Picard, J. F., & Saïd, S. (2017). Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology and Management*, *400*, 269–277.

Bernard, M., Morin, X., Saïd, S., Boulanger, V., Granda, E., Benavides, R., Jactel, H., Heurich, M., Rabasa, S. G., Valladares, F., & Kunstler, G. (In prep.). *Are plant – ungulates interactions related to climate? Comparison of consumption indexes along elevation gradients across a latitudinal gradient of European sites*.

Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J.-M., Walther, G.-R., & Dupouey, J.-L. (2013). Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: Climate change or stand maturation? *Journal of Vegetation Science*, *24*(2), 269–283.

Bodin, P., & Wiman, B. L. B. (2007). The usefulness of stability concepts in forest management when coping with increasing climate uncertainties. *Forest Ecology and Management*, *242*(2–3), 541–552.

Bolte, A., Czajkowski, T., & Kompa, T. (2007). The north-eastern distribution range of European beech - A review. *Forestry*, *80*(4), 413–429.

Chen, H. Y. H., & Klinka, K. (1998). Survival, growth, and allometry of planted Larix occidentalis seedlings in

relation to light availability. *Forest Ecology and Management*, *106*(2–3), 169–179.

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

Dalgleish, H. J., Koons, D. N., & Adler, P. B. (2010). Can life-history traits predict the response of forb populations to changes in climate variability? *Journal of Ecology*, *98*(1), 209–217.

Davi, H., Cailleret, M., Restoux, G., Amm, A., Pichot, C., & Fady, B. (2016). Disentangling the factors driving tree reproduction. *Ecosphere*, *7*(9), 1–16.

De Martonne, E. (1925). Traité de Géographie Physique, Vol I: Notions générales, climat, hydrographie. *Geographical Review*, *15*(2), 336–337.

Desplanque, C., Rolland, C., & Michalet, R. (1998). Dendroecological comparison of silver fir (*Abies alba*) and Norway spruce (*Picea abies*) in an alpine valley in France. *Canadian Journal of Forest Research*, *28*(5), 737–748.

Dhôte, J.-F. (1991). Modélisation de la croissance des peuplements réguliers de hêtre : dynamique des hiérarchies sociales et facteurs de production. *Annals of Forest Science*, *48*, 389–416.

Dieler, J., & Pretzsch, H. (2013). Morphological plasticity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed-species stands. *Forest Ecology and Management*, *295*, 97–108.

Dingman, J. R., Sweet, L. C., McCullough, I., Davis, F. W., Flint, A., Franklin, J., & Flint, L. E. (2013). Cross-scale modeling of surface temperature and tree seedling establishment in mountain landscapes. *Ecological Processes*, *2*(1), 2–15.

Drobyshev, I., Övergaard, R., Saygin, I., Niklasson, M., Hickler, T., Karlsson, M., & Sykes, M. T. (2010). Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, *259*(11), 2160–2171.

Dulamsuren, C., Hauck, M., Kopp, G., Ruff, M., & Leuschner, C. (2017). European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). *Trees - Structure and Function*, *31*(2), 673–686.

E Silva, D., Rezende Mazzella, P., Legay, M., Corcket, E., & Dupouey, J.-L. (2012). Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? *Forest Ecology and Management*, *266*, 263–272.

Ettl, G. J., & Peterson, D. L. (1995). Extreme climate and variation in tree growth: individualistic response in subalpine fir (Abies lasiocarpa). *Global Change Biology*, *1*(3), 231–241.

Fang, J., & Lechowicz, M. J. (2006). Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world. *Journal of Biogeography*, *33*(10), 1804–1819.

Fay, P. A., & Schultz, M. J. (2009). Germination, survival, and growth of grass and forb seedlings: Effects of soil moisture variability. *Acta Oecologica*, *35*(5), 679–684.

Forrester, D. I., Benneter, A., Bouriaud, O., & Bauhus, J. (2017). Diversity and competition influence tree allometric relationships – developing functions for mixed-species forests. *Journal of Ecology*, *105*(3), 761–774.

Fotelli, M. N., Geßler, A., Peuke, A. D., & Rennenberg, H. (2001). Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: Responses of growth, water status and δ13C composition. *New Phytologist*, *151*(2), 427–435.

Fotelli, M. N., Rudolph, P., Rennenberg, H., & Geßler, A. (2005). Irradiance and temperature affect the competitive interference of blackberry on the physiology of European beech seedlings. *New Phytologist*, *165*(2), 453–462.

Gallé, A., & Feller, U. (2007). Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. *Physiologia Plantarum*, *131*(3), 412–421.

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

Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Checko, E., Forrester, D. I., Dawud, S. M., Finer, L., Pollastrini, M., Scherer-Lorenzen, M., Valladares, F., Bonal, D., & Gessler, A. (2014). Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(41), 14812–14815.

Häsler, H., & Senn, J. (2012). Ungulate browsing on European silver fir Abies alba: the role of occasions, food shortage and diet preferences. *Wildlife Biology*, *18*(1), 67–74.

Hessl, A. E., & Baker, W. L. (2010). Spruce and Fir Regeneration and Climate in the Forest-Tundra Ecotone of Regeneration Spruce National Mountain Colorado , U.S.A. *Arctic*, *29*(2), 173–183.

Hilton, G. M., & Packham, J. R. (2003). Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800-2001). *Forestry*, *76*(3), 319–328.

Houle, G. (2011). Mast seeding in *Abies balsamea* , *Acer saccharum* cold temperate *Betula alleghaniensis* in an old growth, America forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology*, *87*(3), 413–422.

Hulshof, C. M., Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2015). Tree height-diameter allometry across the United States. *Ecology and Evolution*, *5*(6), 1193–1204.

IPCC. (2013). *Changements climatiques 2013, les éléments scientifiques*.

Jactel, H., & Brockerhoff, E. G. (2007). Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, *10*(9), 835–848.

Jourdan, M., Piedallu, C., Baudry, J., & Morin, X. (submitted). *Tree diversity and the temporal stability of mountain forest productivity: testing the effect of asynchrony, species composition and climate*.

Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., & Coomes, D. A. (2014). Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters*, *17*(12), 1560–1569.

Jump, A. S., Hunt, J. M., & Peñuelas, J. (2007). Climate relationships of growth and establishment across the atitudinal range of Fagus sylvatica in the Montseny Mounyains, northeast Spain. *Ecoscience*, *14*(4), 507–518.

Kauppi, P. E., Mielikainen, K., Kuusela, K., Kauppi, P. E., Mielikainen, K., & Kuusela, K. (2016). Biomass and Carbon Budget of European Forests , 1971 to 1990 Published by : American Association for the Advancement of Science Biomass and Carbon Budget of European Forests , 1971 to 1990, *256*(5053), 70–74.

Klimo, E., Hager, H., & Kulhavý, J. (2000). *Spruce Monocultures in Central Europe-Problems and Prospects*.

Koenig, W. D., Knops, J. M. H., Carmen, W. J., & Pearse, I. S. (2015). What drives masting? The phenological synchrony hypothesis. *Ecology*, *96*(1), 184–192.

Kullberg, Y., & Bergström, R. (2001). Winter browsing by large herbivores on planted deciduous seedlings in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *16*(4), 371–378.

Kumar, S., & Shibata, E. (2007). Effects of deer browsing on the survival and growth of *Abies homolepis* and *Picea jezoensis* var. *hondoensis* seedlings after fencing on Mt. Ohdaigahara. *Journal of Forest Research*.

Lebourgeois, F., Gomez, N., Pinto, P. E., & Mérian, P. (2013). Mixed stands reduce Abies alba tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *Forest Ecology and Management*, *303*, 61–71.

Legay, M., Cordonnier, T., & Dhôte, J.-F. (2008). Des forêts mélangées pour composer avec les changements climatiques. *Revue Forestière Française*, *60*(2), 181–190.

Lendzion, J., & Leuschner, C. (2008). Growth of European beech (Fagus sylvatica L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. *Forest Ecology and Management*, *256*(4), 648–655.

Lenoir, J., Hattab, T., & Pierre, G. (2017). Climatic microrefugia under anthropogenic climate change: implications for species redistribution. *Ecography*, *40*(2), 253–266.

Leuschner, C., Hertel, D., Coners, H., & Büttner, V. (2001). Root competition between beech and oak: A hypothesis. *Oecologia*, *126*(2), 276–284.

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

Lines, E. R., Zavala, M. A., Purves, D. W., & Coomes, D. A. (2012). Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography*, *21*(10), 1017–1028.

Little, R. L., & Peterson, D. L. (1994). Regeneration of sulbalpine fir (Abies lasiocarpa) following fire: effects of climate and other factors. *Canadian Journal of Forest Research*, *24*(5), 934–944.

Lloret, F., Peñuelas, J., & Estiarte, M. (2004). Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Global Change Biology*, *10*(2), 248–258.

Löf, M., Bolte, A., & Welander, N. T. (2005). Interacting effects of irradiance and water stress on dry weight and biomass partitioning in *Fagus sylvatica* seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *20*(4), 322–328.

Löf, M., & Welander, N. T. (2000). Carry-over effects on growth and transpiration in Fagus sylvatica seedlings after drought at various stages of development. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, *30*(3), 468–475.

Madsen, P., & Larsen, J. B. (1997). Natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content. *Forest Ecology and Management*, *97*, 95–105.

Marell, A., Ballon, P., Hamard, J.-P., & Boulanger, V. (2012). Les dispositifs de type enclos-exclos : des outils au service de la gestion et de la recherche, *64*(2), 14.

Merlin, M., Perot, T., Perret, S., Korboulewsky, N., & Vallet, P. (2015). Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *Forest Ecology and Management*, *339*, 22–33.

Messier, C., Parent, S., & Bergeron, Y. (1998). Effects of Overstory and Understory Vegetation on the Understory Light Environment in Mixed Boreal Forests. *Journal of Vegetation Science*, *9*(4), 511.

Metz, J., Seidel, D., Schall, P., Scheffer, D., Schulze, E. D., & Ammer, C. (2013). Crown modeling by terrestrial laser scanning as an approach to assess the effect of aboveground intra- and interspecific competition on tree growth. *Forest Ecology and Management*, *310*, 275–288.

Morellet, N., & Guibert, B. (1999). Spatial heterogeneity of winter forest resources used by deer. *Forest Ecology and Management*, *123*(1), 11–20.

Morin, X., Fahse, L., de Mazancourt, C., Scherer-Lorenzen, M., & Bugmann, H. (2014). Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecology Letters*, *17*(12), 1526–1535.

Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., & Bugmann, H. (2011). Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, *14*(12), 1211–1219.

Munier, A., Hermanutz, L., Jacobs, J. D., & Lewis, K. (2010). The interacting effects of temperature, ground disturbance, and herbivory on seedling establishment: Implications for treeline advance with climate warming. *Plant Ecology*, *210*(1), 19–30.

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

Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, *421*, 37.

Peñuelas, J., & Boada, M. (2003). A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, *9*(2), 131–140.

Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F., & Bertrand, R. (2009). Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Revue Forestière Française*, *LXI*(6), 567–593.

Pinto, P. E. (2008). *Ecologie et croissance de* Abies alba *Mill.* from https://tel.archives-ouvertes.fr/pastel-00003643/document

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

Piovesan, G., & Adams, J. M. (2001). Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Canadian Journal of Botany*, *79*(9), 1039–1047.

Pretzsch, H. (2006). Species-specific allometric scaling under self-thinning: Evidence from long-term plots in forest stands. *Oecologia*, *146*(4), 572–583.

Pretzsch, H. (2014). Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, *327*, 251–264.

Rameau, J.-C., Mansion, D., & Dumé, G. (1993). *Flore forestière française. Guide écologique illustré. 2. Montagnes.* (M. de l'Agriculture et de la forêt Institut pour la Développement Forestier, Ed.). Paris.

Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A., & Saïd, S. (2014). Intra- and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. *PLoS ONE*, *9*(2).

Saccone, P., Delzon, S., Jean-Philippe, P., Brun, J. J., & Michalet, R. (2009). The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event. *Journal of Vegetation Science*, *20*(3), 403–414.

Schauber, E. M., Kelly, D., Turchin, P., Simon, C., Lee, W. G., Allen, R. B., Payton, I. J., Wilson, P. R., Cowan, P. E., Brockie, R. E., Ecology, S., May, N., Schauber, E. M., Kelly, D., Turchin, P., Simon, C., Lee, W. G., … Brockie, R. E. (2002). Masting by eighteen New Zealand plant species : The role of temperature as a synchronizing C cue. *Ecology*, *83*(5), 1214–1225.

Storms, D., Aubry, P., Hamann, J.-L., Saïd, S., Fritz, H., Saint-Andrieux, C., & Klein, F. (2008). Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer *Cervus elaphus* and roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*, *14*, 237–250.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(23), 8245–8250.

Tingstad, L., Olsen, S. L., Klanderud, K., Vandvik, V., & Ohlson, M. (2015). Temperature, precipitation and biotic interactions as determinants of tree seedling recruitment across the tree line ecotone. *Oecologia*, *179*(2), 599–608.

Tinner, W., Colombaroli, D., Heiri, O., Henne, P. D., Steinacher, M., Untenecker, J., Vescovi, E., Allen, J. R. M., Carraro, G., Conedera, M., Joos, F., Lotter, A. F., Luterbacher, J., Samartin, S., & Valsecchi, V. (2013). The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecological Monographs*, *83*(4), 419–439.

Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J. D., Piedallu, C., & Courbaud, B. (2015). Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, *103*(2), 502–512.

Vallet, P., & Pérot, T. (2011). Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: Evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science*, *22*(5), 932–942.

Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M. J., & Trasobares, A. (2013). Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production. *PLoS ONE*, *8*(2).

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

Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K., & Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, *17*(6), 2145–2161.

Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J., I, O. H., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 389–395.

Watt, A. S. (1925). On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. Part II, Sections II and III. The development and structure of beech communities on the Sussex downs (continued). *Journal of Ecology*, *13*(1), 27–73.

Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *96*(4), 1463–1468.

Ainsi le mélange ne semble-t-il pas nuire à la régénération, et le recours à des peuplements plus diversifiés pour accompagner le changement climatique ne serait-il pas contre-indiqué de ce point-de-vue. Cela indique également que le mélange pourrait se perpétuer du peuplement adulte à la régénération. Pour manier cet outil de façon optimale, il importe de maîtriser tous les facteurs qui pourraient jouer sur la composition choisie par le gestionnaire, notamment celui de l'abroutissement de la régénération par les ongulés herbivores.

CHAPITRE I-2
Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase

Ce chapitre se focalise sur l'effet de l'abroutissement par le cerf et le chevreuil sur la régénération du sapin et de l'épicéa. L'impact à long-terme des ongulés herbivores sur la structure et la composition des forêts demeure en effet relativement méconnu. Pourtant, leur nombre ainsi que l'étendue de leur distribution géographique ont connu une augmentation spectaculaire ces dernières décennies dans l'hémisphère Nord (Côté et al., 2004; Gill, 1990). En hiver, lorsque la ressource alimentaire se fait rare, leur consommation se rabat sur les ligneux sempervirents tels que le sapin et l'épicéa, deux des principales essences de forêts tempérée de moyenne montagne. La pression qu'ils exercent sur le sapin est d'autant plus forte qu'ils préfèrent cette espèce, plus appétente, à l'épicéa (Gill, 1992; Heuzé et al., 2005). Des modifications de composition liées à cette pression différentielle ont déjà été mises en évidence, notamment dans le contexte très particulier de l'île d'Anticosti (Canada), où le cerf de Virginie a été introduit au début du XX^{ème} siècle et a proliféré en l'absence de prédateurs. De profondes modifications en cascade y ont été rapportées (Chollet et al., 2016), ainsi qu'une forte diminution de la proportion de sapin baumier par rapport à l'épinette blanche, laissant présager une possible éradication du sapin baumier dans les prochaines décennies (Potvin, et al., 2003). En Europe, ce patron a également été relevé sur des essences proches : le sapin pectiné et l'épicéa commun. Il s'agissait toutefois plutôt d'observations, parfois grâce à des dispositifs d'enclos – exclos installés à des fins de gestion, souvent après quelques années d'exclusion (les enclos étant protégés des cervidés, les exclos accessibles).

Nous étudions dans cette partie l'effet de l'exclusion des cervidés à long-terme (site A : 23 ans ; site B : 10 ans) au moyen de dispositifs d'enclos – exclos, considérés comme la meilleure façon de mettre en évidence cet effet. Ce dispositif expérimental a été installé dans des forêts domaniales des Vosges (Abreschviller et Bousson), gérées dans un but multifonctionnel, et où les populations de cerfs et de chevreuils sont chassées.

Nous formulons les hypothèses suivantes : une forte pression d'abroutissement par les cervidés a un effet négatif sur l'installation et la croissance du sapin (Heuzé et al., 2005; Motta, 1999), une forte pression d'abroutissement par les cervidés n'a pas d'effet sur l'installation et la croissance de l'épicéa (Rozman et al., 2015; Vacek et al., 2014). Ces deux hypothèses suggèrent qu'en présence de cervidés, l'épicéa aurait un avantage compétitif sur le sapin du fait de son appétence moindre (Casabon & Pothier, 2007; Potvin, Beaupré, et al., 2003). Enfin, 10 ans d'exclusion des cervidés ont des effets qui perdurent 17 ans après le retrait des enclos.

Nous mettons en évidence une forte augmentation des densités de semis de sapin et d'épicéa les cinq premières années de l'expérimentation, plus marquée dans les enclos qu'à l'extérieur, suivie d'une réduction. L'exclusion des cervidés a un effet positif sur la densité moyenne de semis de sapins dans les deux sites, avec une densité multipliée par deux (site A) et cinq (site B) dans les enclos par rapport aux exclos. Elle n'a pas d'effet sur l'établissement de

l'épicéa. Il est intéressant de noter une différence de réponse des petits semis (moins de 20 cm de haut) et des plus grands (plus de 20 cm) à l'exclusion des cervidés. La mise en enclos n'a pas d'effet sur la densité des petits semis de sapin, alors qu'elle a un effet positif sur celle des plus grands semis. Il n'y a plus aucun semis de sapin de plus de 20 cm dans les exclos du site A. Nous trouvons un effet positif de l'exclusion des cervidés sur la hauteur dominante moyenne des semis de sapins, et ce pour les deux sites (site A : ~85 cm en enclos *vs* ~9 cm en exclos ; site B : ~148 cm en enclos *vs* ~115 cm en exclos). L'effet de l'exclusion des cervidés est aussi positif, bien que moindre, sur la hauteur dominante moyenne des semis d'épicéa. Enfin, elle a également un effet positif sur le diamètre dominant moyen des semis de sapin (site A : ~16 mm en enclos *vs* ~2 mm en exclos ; site B : ~23 mm en enclos *vs* ~7 mm en exclos).

Nos résultats confirment donc que l'installation et la croissance du sapin sont négativement affectés par de fortes pressions d'abroutissement, et l'épicéa dans une mesure bien moindre. Ils montrent également qu'en l'espace de 10 ans, soit la durée approximative d'un cycle de régénération prévue dans le cas de la gestion forestière courante, la hauteur dominante des sapins est divisée par 10. Enfin, les effets de la mise en enclos sont bien toujours visibles même 17 ans après son retrait. L'enclos était resté en place 10 ans, l'âge des semis atteignait donc jusqu'à 10 ans à son retrait, mais ils n'étaient cependant pas assez grands pour être hors de portée des cervidés, et des modifications morphologiques substantielles étaient toujours visibles 17 ans après (Fig. 23). Ainsi, 10 ans de mise en enclos ont bien un effet bénéfique durable sur la régénération du sapin, mais ne garantissent en rien leur résistance à l'abroutissement, ni la qualité du bois requise par les gestionnaires.

Figure 23. Photographies de sapins très abroutis en forêt domaniale de Bousson

Bien que dans le site A, on ne trouve plus de semis de sapin au-delà de 20 cm de haut, il en reste dans le site B, et plus que d'épicéas : on ne peut donc pas évoquer à proprement parler une inversion d'essences consécutive à une forte pression d'abroutissement. Cependant, les semis de sapin sont en moyenne plus grands que les semis d'épicéa en exclos, alors que c'est l'inverse en enclos. L'abroutissement contribuerait donc à augmenter la proportion d'épicéa en limitant sa compétition avec le sapin, mais au coût d'une perte conséquente de productivité.

Nos résultats confirment donc ceux de la littérature, avec une approche expérimentale de long-terme. Ils renforcent le message selon lequel de fortes pressions d'abroutissement peuvent favoriser la domination de l'épicéa dans la régénération de sapinières, et de l'influence des cervidés sur la régénération, l'abondance et la diversité du sous-bois ainsi que sur la composition de la canopée (Schulze et al., 2014; Waller et al., 2009). Ce fort impact des cervidés et cet avantage compétitif de l'épicéa sur le sapin ne sont pas sans présenter certains inconvénients : la régénération subit une forte contrainte difficile à prendre en compte par le gestionnaire pour orienter la composition du peuplement. De plus, l'épicéa, qui a un enracinement plus superficiel que le sapin, est plus sensible aux tempêtes ainsi qu'aux attaques par les scolytes (*Ips typographus*). Enfin, si ses semis sont peu consommés par les cervidés par rapport à ceux de sapin, les jeunes épicéas se font régulièrement écorcer par la suite, perdant ainsi toute valeur économique (Gill, 1992; Kiffner et al., 2008; Verheyden et al., 2006).

Des interactions avec les effets du climat ont également été mises en évidence. Dans le contexte actuel de changement climatique, la marge de manœuvre dans choix des essences est plus que jamais primordiale, et semble bel et bien réduite par l'impact des cervidés.

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans la revue *Forest Ecology and Management* :

Bernard, M., Boulanger, V., Dupouey, J. L., Laurent, L., Montpied, P., Morin, X., Picard J. F. & Saïd, S. (2017). Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology and Management*, *400*, 269-277

Forest Ecology and Management 400 (2017) 269–277

Contents lists available at ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase

Marianne Bernard [a,b], Vincent Boulanger [c], Jean-Luc Dupouey [e,⇑], Lisa Laurent [f], Pierre Montpied [e], Xavier Morin [b], Jean-François Picard [e], Sonia Saïd [d]

[a] AgroParis Tech, 19 avenue du Maine, 75015 Paris, France
[b] CEFE UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5, France
[c] Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, Boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France
[d] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertises, Unité Cervidés-Sanglier, "Montfort", 01330 Birieux, France
[e] UMR 1137 Forest Ecology and Ecophysiology, INRA – University of Lorraine, F-54280 Champenoux, France
[f] Institut national de Recherche en Sciences et technologies pour l'Environnement et l'Agriculture, UR EFNO, F-45290 Nogent-Sur-Vernisson, France

article info

Article history:
Received 6 January 2017
Received in revised form 19 May 2017
Accepted 22 May 2017

Keywords:
Deer browsing
Enclosure
Long-term experiment
Silver fir
Norway spruce
Regeneration
Species substitution

abstract

Deer populations have dramatically increased over the last decades in Western Europe and their browsing has affected forest vegetation, especially plant community composition. High deer browsing pressure may threaten forest ecosystems and needs to be assessed over the long run. However, few studies to date have addressed the long-term impact of deer on forest regeneration.

During one regeneration phase, we assessed the impact of deer (Cervus elaphus L. and Capreolus capreolus L.) browsing on mixed silver fir (Abies alba Mill.)/Norway spruce (Picea abies L. H. Karst.) stands in the Vosges Mountains in North-eastern France. For both tree species, we measured seedling and sapling density, height and diameter in 28 paired fenced – unfenced plots distributed over two sites that had been fenced 27 years ago, for 10 and 23 years respectively.

We demonstrated that the presence of deer decreased the density, height and diameter of silver fir saplings, while it increased the height of Norway spruce saplings. We also noticed that the effect of fencing was very different depending on fencing duration, and that even 10 years of fencing led to changes that were still visible 17 years later.

Our results confirm that deer browsing has a long-term impact on the regeneration of silver fir. Furthermore, they suggest that deer browsing may cause a species substitution, with Norway spruce gradually replacing silver fir. Such a trend would have an impact on the ecological and economical value of these forests. How browsing impacts the forest's ability to adapt to global warming should also be considered, since browsing might impede the implementation of management policies designed to address this issue.

2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

How forest composition and large herbivore populations co-evolve has repeatedly questioned forest ecologists. The very long-term action of large herbivores on forest structure and composition is still poorly understood. For instance, the prevalent theory that original temperate vegetation consisted of a closed forest hosting low herbivores concentrations which had no influence on forest succession has been challenged by the theory of original park-like landscapes with high concentrations of various large herbivorous species playing a steering role in plant community succession (Vera, 2000). Over the last few decades, forests have experienced significant human-induced environmental changes such as acid rain, nitrogen deposition, land use change, climate change, changes in wood harvesting intensity (Coomes et al., 2014), but also increasing deer populations. Indeed, deer overpopulation is considered a major threat to forest ecosystem sustainability, especially for stand structure and composition stability (Rackham, 2008). This recent, world-wide and large increase in deer populations is attributed to the extirpation of large predators (Breitenmoser, 1998) and changes in silviculture, agriculture and

⇑ Corresponding author at: INRA, Forest Ecology and Ecophysiology Unit, F-54280 Champenoux, France.
E-mail addresses: marianne.bernard@cefe.cnrs.fr (M. Bernard), vincent.boulanger@onf.fr (V. Boulanger), jean-luc.dupouey@inra.fr (J.-L. Dupouey), lisa.laurent@irstea.fr (L. Laurent), pierre.montpied@inra.fr (P. Montpied), xavier.morin@cefe.cnrs.fr (X. Morin), sonia.said@oncfs.gouv.fr (S. Saïd).

http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.040
0378-1127/ 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

game management (Van Hees et al., 1996; Waller and Alverson, 1997). Hence, understanding the long-term interplay between deer and forest stands dynamics has become of critical importance in order to plan adaptation strategies to maintain the associated services provided by forest ecosystem (Beguin et al., 2016).

High deer densities are able to modify the survival and growth of tree seedlings, influence community composition, and modify the trajectory of ecosystems (Augustine et al., 1998). In European temperate forests, both red deer (Cervus elaphus L.) and roe deer (Capreolus capreolus L.) include silver fir (Abies alba Mill.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst) in their winter diets, as coniferous species are a main resource throughout the low food availability season (Redjadj et al., 2014; Storms et al., 2008). Furthermore deer browsing intensity varies among tree species, silver fir being more palatable to deer than Norway spruce (Heuzé et al., 2005a). It has been reported worldwide that when overabundant, deer may have an important impact on tree species composition in forest communities (McGarvey et al., 2013; Motta, 2003; Olofsson et al., 2005; Tamura, 2015). In particular, the case of spruce being favoured by large ungulates in comparison with fir has been reported (Heuzé et al., 2005b; Thompson and Curran, 1992). Similarly, on Anticosti Island, Potvin et al. (2003) showed that deer is about to eradicate balsam fir (Abies balsamea (L.) Mill.) in favour of white spruce (Picea glauca (Moench) Voss) within a few decades.

Silver fir and Norway spruce are two coniferous species that partially share their ecological niches so that they often co-occur (Mauri et al., 2016). They have different light requirements, however. Norway spruce is considered a post-pioneer species as it is able to physiologically acclimate in full-light conditions, while silver fir is less competitive than Norway spruce when colonizing open areas, but has better long-term survival rates in shady conditions (Vieilledent et al., 2009). Regenerating mixed stands is currently a critical issue in forest policy for economic and ecological reasons. The productivity of mixed stands has been showed to remain, on average, more stable through time than monospecific stands (Morin et al., 2014), and the loss of admixed tree species because of deer browsing presents a substantial financial risk (Clasen et al., 2011). Finally, silver fir is considered to be better adapted and more resistant than Norway spruce to anticipated future conditions, i.e. climate changes and associated biotic risks (Knoke et al., 2008; Wermelinger, 2004).

In the meantime, the current pressure exerted by deer populations on vegetation is considered problematic for natural forest renewal. Fencing is often used as a protection tool for forest stand regeneration (Vacek et al., 2014; VerCauteren et al., 1997) and is a common experimental approach for studying the impact of browsing by deer (Castleberry et al., 2000; Rooney, 2009; Tremblay, 2005; Trumbull et al., 1989). Numerous studies have already been carried out using fencing designs (Waller et al., 2009), but they are often conducted in deer overabundance contexts and mostly concern relatively short periods of exclosure. From a silvicultural point of view, the duration of the experiment is hardly thought with respect to the length of the regeneration phase in commonly managed forests. Fencing experiments conducted over long periods are likely to produce sound results for forest managers, namely assessing more precisely the benefit of long-term fences against deer, and, for researchers, better quantifying the long-term impact of deer browsing on mixed forest stands.

In the present study, we aimed to assess the long-term impact of managed deer populations on the regeneration of mixed silver fir - Norway spruce stands, using an experimental design. More precisely, we tested the following hypotheses:

H1. High deer browsing pressure has a negative impact on the establishment and growth of silver fir (Heuzé et al., 2005b; Motta, 1999);

H2. High deer browsing pressure does not impact the establishment and growth of Norway spruce (Rozman et al., 2015; Vacek et al., 2014);

Consequently we predicted that, in presence of deer, Norway spruce has a competitive advantage over silver fir due to a lower palatability, resulting in a regeneration layer dominated by Norway spruce (Casabon and Pothier, 2007; Potvin et al., 2003).

H3. Deer exclusion for 10 years still has visible effects even 17 years after fences removal.

We used an exclosure design set up in forests under a multiple-use management scheme where deer is hunted. This experimental design consists of two sites, each with 7 replicates of paired fenced/unfenced plots. The fences at the first site had been maintained for 23 years (Fencing Duration (FD): 23 years), whereas those at the second site had fallen down during a windstorm after 10 years (FD: 10 years). Therefore, the observation period was 23 years for site A (with 23 years of fencing) while it was of 27 years for site B (with only 10 years of fencing), which made it possible to assess the persistence of the effect of a 10-year fencing period 17 years later.

2. Materials and methods

2.1. Stand and site characteristics

The experimental sites are located in the Vosges Mountains, in north-eastern France (48 31′N to 48 35′N, 7 01′E to 7 12′E) (Fig. 1), in even-aged managed forests, on a podzolic soil (Picard et al., 1994). The mean annual temperature was 9.2 C (from 1.1 C to 18.0 C) and the mean annual cumulative precipitation was 1437 mm between 1981 and 2010 (AURELHY database, Canellas et al., 2014). Site A was a 150–180-year-old stand with a S - SE aspect, a slope of 28 and an elevation of 720 m above sea level (a.s.l.). The mean basal area was 54.1 m^2 ha^{-1} (between 42.7 m^2 ha^{-1} and 64.1 m^2 ha^{-1} among plots) at the time of fencing, in 1989. Site B was a 110–160-year-old stand, with a NW to E aspect, a slope of 12 and an elevation of 580–630 m a.s.l. At both sites, the overstory was dominated by coniferous species, nearly exclusively Abies alba accompanied by Picea abies, Scots pine (Pinus sylvestris) and a few beech trees (Fagus sylvatica). The low abundance of understory trees and the already large height of reproductive trees allowed sufficient light at ground level to support forest regeneration (Picard et al., 1994). Thus, no cuttings were made before storm Lothar occurred in 1999.

Free-ranging populations of red deer and roe deer are present at both sites. These populations have been increasing for the last several decades (Supplementary tables A to D). Over 1985–2015, 4.8 and 4.1 red deer were culled per 100 ha in the management units associated to sites A and B respectively. Over the same period, 2.2 and 2.7 roe deer were culled per 100 ha in the forest area of the three municipalities surrounding sites A and B respectively (data from the "Réseau Ongulés sauvages ONCFS-FNC-FDC").

2.2. Experimental design

At each site, 14 plots, each 25 m × 25 m, were delimited in 1989. These plots were grouped in seven pairs (fenced - unfenced), split in three blocks. Fences were 2.5 m tall, with a 10 cm mesh size. One block contained three pairs of plots (3 fenced - 3 unfenced

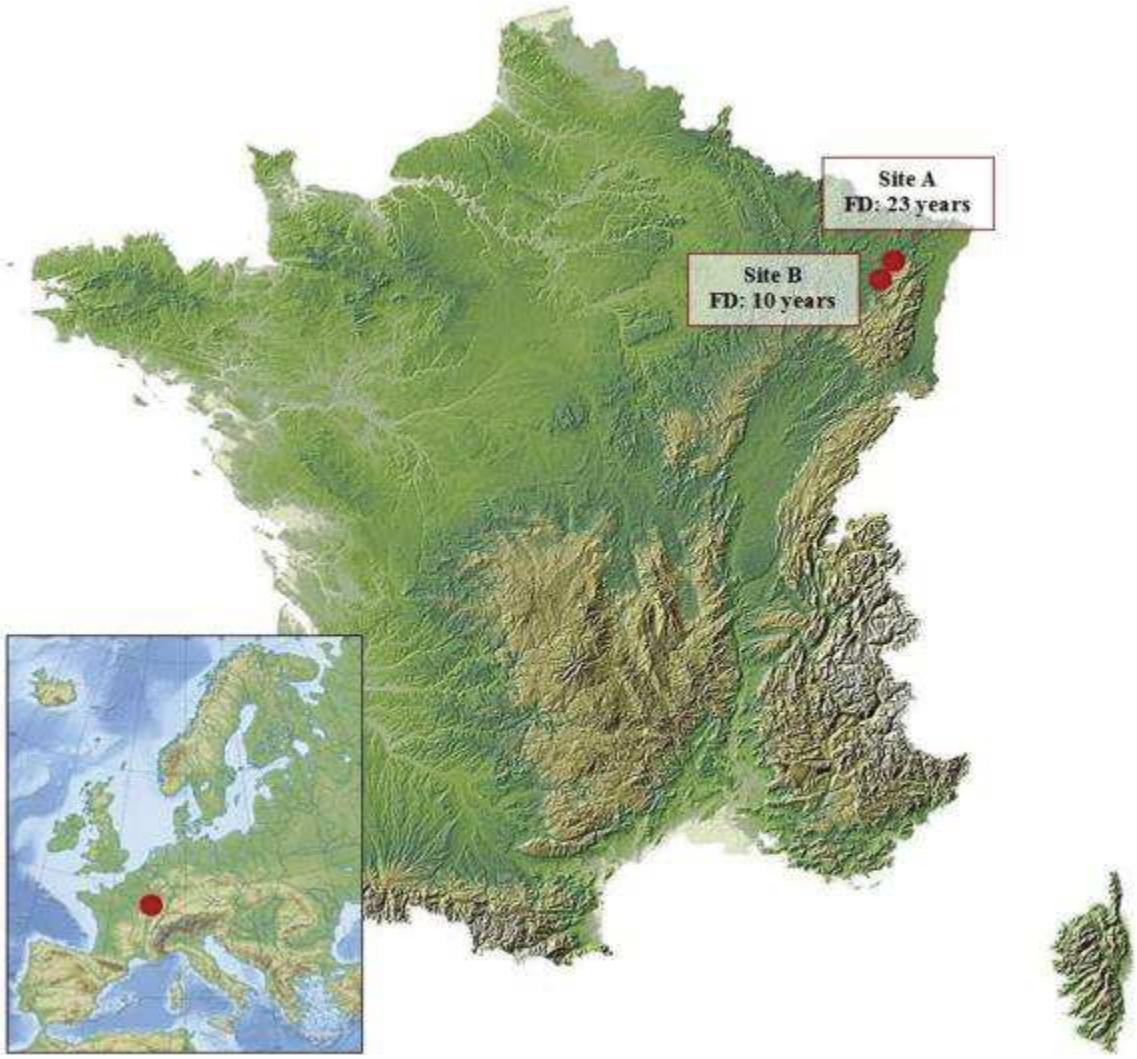


Fig. 1. Location of the two study sites, site A and site B, and their respective fencing durations (FD).

plots), one pair had been initially treated with herbicide, another had been hand weeded and the last received no initial vegetation treatment. The other two blocks contained two pairs of plots (2 fenced - 2 unfenced), one of which had been initially hand weeded, and the other received no initial vegetation treatment (Supplementary fig. A). All seedlings and saplings were removed from the plots before setting up the experiments. The effect of the initial vegetation treatment was not analysed.

The fences at site A were maintained from 1989 to 2012, and then removed in 2013 (FD: 23 years). In contrast, those at site B fell down during the storm in 1999, resulting in a fencing duration of 10 years followed by a period of 17 years with exposure to browsing by deer. This situation allowed us to assess the persistence of the effect of fencing on forest regeneration once the enclosure was removed, which mimicked a common management practice. Hereafter, all the plots that were fenced (i.e. for either 10 or 23 years) are called ‘‘fences” or ‘‘fenced plots”.

2.3. Data collection

In each fenced and control plot at sites A and B, 16 1 m 1 m subplots were established (Supplementary fig. B). The position of each subplots was marked by planting wooden sticks in the soil in 1989.

Samplings were conducted each year from 1990 to 1996. The density of silver fir seedlings and saplings was measured by counting all the individuals in each subplot.

We resampled the experimental plots in 2012 and 2016, for sites A and B respectively. The wooden sticks allowed us to exactly relocate 40% and 10% of the fenced, and 20% and 10% of the control subplots in sites A and B respectively. We repositioned the other subplots on the basis of the initial theoretical and regular design. In each subplot we counted all silver firs and Norway spruces and measured the height of each individual. Diameters were measured 5 cm above ground level, in different ways depending on the site. In site A where seedling and sapling densities were relatively high, we measured the diameters of only the dominant individuals in each subplot, whereas in site B where the seedling and sapling densities were much lower, we measured all diameters.

2.4. Data analysis

We compared the density, heights and diameters of silver fir and Norway spruce seedlings and saplings in fenced and control plots in 2012 for site A and 2016 for site B. Since the fences had been maintained in site A, while they fell down after 10 years in site B, we analysed the two sites separately. We did not take into account the seedlings which had germinated during the sampling

year, and focused only on seedlings which were at least one year old. Hereafter, we refer to all individuals as "saplings", except in Fig. 2, where a difference is made between "seedlings" (<20 cm tall) and "saplings" (>20 cm tall).

Because the 16 subplots were not independent, for each species we calculated the mean densities over the 16 subplots in order to obtain the mean values per plot, and the associated intra-plot variances. Based on the highest sapling in each subplot, we also calculated the mean dominant height and diameter of the individuals per plot. Mean dominant height focuses on the highest saplings that shape forest regeneration. See Supplementary table F for overall mean height and diameter.

For silver fir, we used mixed linear models with fencing as fixed effect and with block and regeneration preparation treatment as crossed random effects to estimate the effect of fencing on sapling density, mean dominant height and mean dominant diameter. To account for the variation in the number of sampled saplings between plots, we weighted the mean densities, mean dominant height and mean dominant diameter per plot by intra-plot variances (Murtaugh, 2007). These calculations were performed using the lme function from package nlme (R version 3.2.3, 2015-12-10) (Pinheiro et al., 2017). The mean dominant height and mean dominant diameter of Norway spruce saplings were analysed in the same way. However, there were not enough data to analyse the diameter for Norway spruce saplings in site A, nor the height and diameter of Norway spruce saplings in site B.

Since Norway spruce did not occur in most subplots, we were not able to perform the same analyses on sapling density as we did for silver fir. Instead, we regarded the presence of Norway spruce in each subplot as a Bernoulli trial, assigning "0" to subplots where Norway spruce were absent, and "1" to subplots where at least one individual was found. The probability of presence of Norway spruce saplings in each subplot (i.e. success of each trial) was p, and there were 16 subplots (i.e. 16 trials) per plot. This came down to considering the presence of Norway spruce saplings in each plot as a random variable following a binomial distribution B (n = 16, p). This is what we modelled with a generalized linear mixed model – from the lme4 package, R version 3.2.3, 2015-12-10 (Bates et al., 2014). We graphically checked the residuals from the models for normality and homoscedasticity.

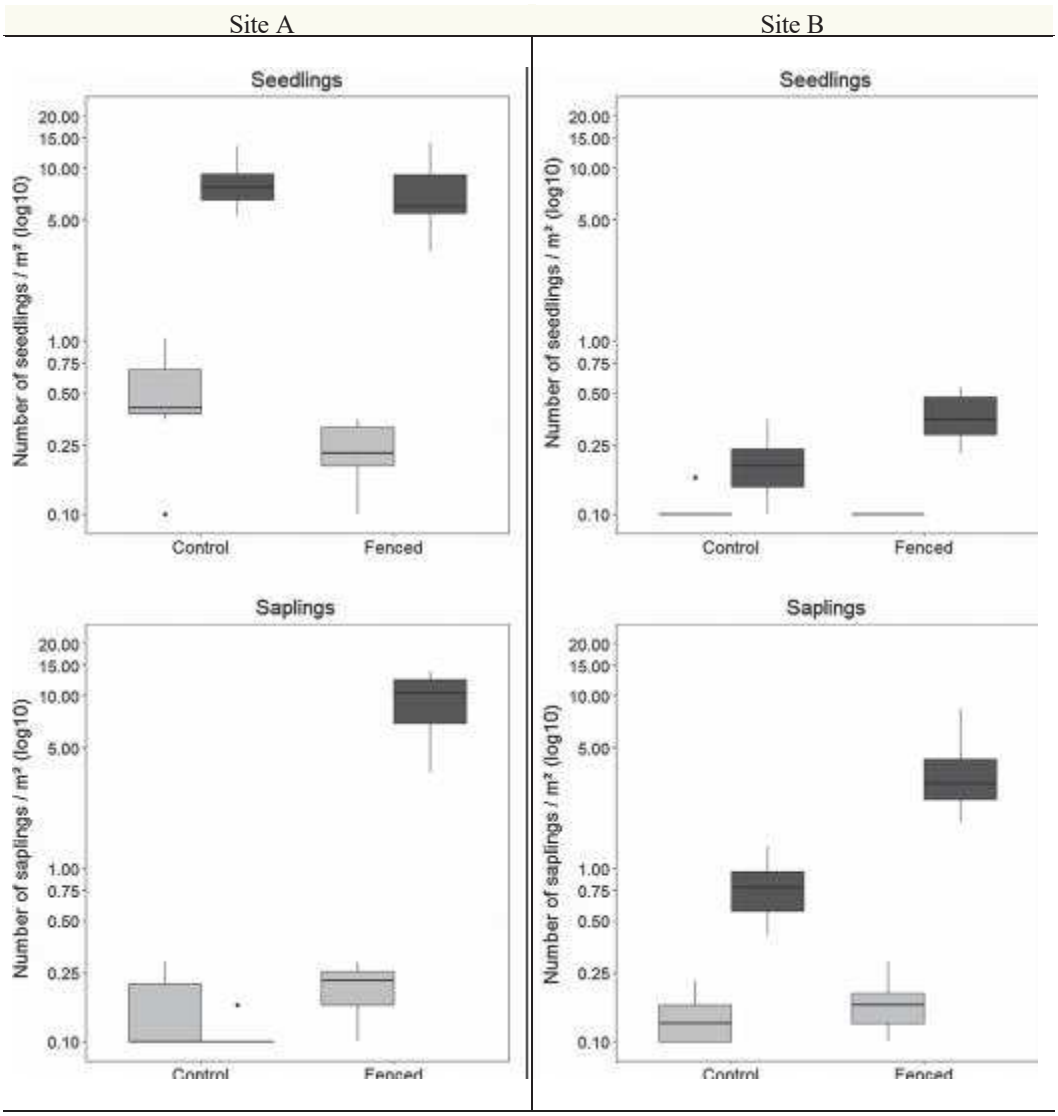


Fig. 2. Seedling (<20 cm height) and sapling (>20 cm height) mean density inside fences and in control plots for each tree species in logscale (log10(x + 0.1) was employed). Light grey boxes refer to Norway spruce, dark grey boxes refer to silver fir. Lower and upper "hinges" correspond to the first and third quartiles. Corresponding values are shown in Supplementary table E.

3. Results

3.1. Sapling density

At both sites, silver fir sapling density increased a lot between 1991 and 1995, inside fenced plots (FD: 5 years) more than outside, and was much reduced in sites A and B in 2012 (FD: 23 years) and 2016 (FD: 10 years) respectively, except in the control plots of site A (Supplementary fig. C).

Fencing had a significant positive effect on mean silver fir sapling density in both sites ($p < 0.001$) with the density inside fenced plots being respectively two and five times higher than outside in sites A and B (20.9 (±1.1) inside and 8.2 (±0.6) per m^2 outside for site A; 4.0 (±0.4) inside and 0.8 (±0.1) per m^2 outside for site B. Fig. 2 and Table 1).

On the contrary, fencing had no significant effect on mean Norway spruce sapling density in either site. Norway spruce sapling density was below 0.5 ± 0.1 per m^2 in site A, and down to less than 0.2 ± 0.1 per m^2 in site B (see Table 1).

Interestingly, seedlings (<20 cm height) and saplings (>20 cm height) behaved differently (Fig. 2). At the seedling stage at site A, the density of silver fir was higher than the density of Norway spruce whatever the protection from deer. The density of Norway spruce was higher in the control than in the fenced plots. At the sapling stage at site A, silver firs were absent in the control plots whereas they were as numerous as the silver fir seedlings in the fenced plots. Contrarily to seedlings, the density of Norway spruce saplings was higher inside fenced plots than outside. At the seedling stage at site B, the density of silver fir was also higher than the density of Norway spruce - that were very few - whatever the protection from deer. At the sapling stage, the density of silver fir was also higher than the density of Norway spruce whatever the protection from deer, but the difference between silver fir and Norway spruce sapling densities was more important in the fenced plots than in the control plots.

3.2. Sapling height

Fencing had a significant positive effect on sapling mean dominant height of silver fir saplings in both sites: it was 85.2 cm (± 4.1) inside vs. 9.2 cm (± 0.2) outside in site A, and 147.6 cm (± 3.3) inside vs. 114.7 cm (± 4.8) outside in site B (Fig. 3).

Similarly, fencing had a significant effect on Norway spruce sapling mean dominant height in site A ($p = 0.031$): the mean dominant height of Norway spruce saplings there was 28.5 cm (± 4.1) inside vs. 23.8 cm (± 4.9) outside. In site B there were not enough data to assess the effect of fencing on the mean dominant height of Norway spruce saplings, which was 144.8 cm (± 8.2) inside fenced plots vs. 105.8 cm (± 22.1) outside (Fig. 3).

3.3. Sapling diameter

Fencing had a significant positive effect on silver fir sapling mean dominant diameter in site A ($p < 0.0001$): it was 16.4 mm (±0.7) inside fenced plots vs. 1.9 mm (±0.1) outside. The difference was marginally significant in site B ($p = 0.08$), where the mean dominant diameter of silver fir saplings was 22.6 mm (±1.8) inside fenced plots vs. 7.4 mm (±0.5) outside in site B (Table 1).

At site A, Norway spruce saplings mean dominant diameter was 9.8 mm (±1.6) inside fenced plots and a close 8.9 mm (±3.2) outside. At site B, the mean dominant diameter of Norway spruce saplings was 59.6 mm (±15.3) inside fenced plots and 114.8 mm (±36.3) outside. There were not enough data at either site to statistically test the effect of fencing on Norway spruce saplings mean dominant diameter.

4. Discussion

4.1. Effect of deer browsing on silver fir and Norway spruce saplings

Our study highlights the strong impact of deer browsing on silver fir saplings survival and growth (H1), and the relatively lesser impact on Norway spruce saplings (H2), thus initiating a species substitution over time (Table 2). Silver fir sapling survival was reduced twofold in site A and fivefold in site B when exposed to deer. This is the result of the establishment phase during 1990–1995, with a stronger and longer lasting establishment trajectory inside fenced plots, which then diminishes (Supplementary fig. C). This pattern highlights the importance of the fences especially during the establishment phase. We also showed that the mean dominant height reached by silver fir saplings was reduced by about 10 times when exposed to deer than when protected from them for 23 years, which is close to the duration of a regeneration phase (mean dominant height of 85.2 ± 4.1 cm when protected vs.9.2 ± 0.2 cm when not).

In order to address the assumption that 10 years of deer exclusion still had visible effects even 17 years after fences removal (H3), we compared only two fencing durations: 23 years (site A), and 10 years followed by 17 years unfenced (site B).

Our results showed that the density, height and, marginally, diameter of silver fir seedlings were significantly higher in fenced than in control plots at site B, even 17 years after the fences removal, and in spite of the discrepancy between sites A and B. Indeed, trees were less dense, and had a larger height and diameter in site B than in site A. This noteworthy difference may be due to

Table 1
Effect of fencing on the density, mean dominant height and mean dominant diameter of silver fir and Norway spruce saplings (mean ± standard error of mean).

Site	Variable	Species	Mean values		Model statistics		
			Fenced	Control	Estimate	T-value	P-value
A	Density per m^2	Silver fir	20.9 ± 1.1	8.2 ± 0.6	10.489	4.388	<0.001
		Norway spruce	0.3 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.4381	z-value[a] = 1.397	0.162
	Mean dominant height (cm)	Silver fir	85.2 ± 4.1	9.2 ± 0.2	66.495	8.203	<0.0001
		Norway spruce	28.5 ± 4.1	23.8 ± 4.9	7.010	2.469	0.031
	Mean dominant diameter (mm)	Silver fir	16.4 ± 0.7	1.9 ± 0.1	13.522	12.106	<0.0001
		Norway spruce	9.8 ± 1.6	8.9 ± 3.2	Insufficient data		
B	Density per m^2	Silver fir	4.0 ± 0.4	0.8 ± 0.1	2.336	5.081	<0.001
		Norway spruce	0.1. ± 0.1	0.0 ± 0.1	Insufficient data		
	Mean dominant height (cm)	Silver fir	147.6 ± 3.3	114.7 ± 4.8	39.893	5.633	<0.001
		Norway spruce	144.8 ± 8.2	105.8 ± 22.1	Insufficient data		
	Mean dominant diameter (mm)	Silver fir	22.6 ± 1.8	7.4 ± 0.5	7.425	1.942	0.081
		Norway spruce	59.6 ± 15.3	114.8 ± 37.7	Insufficient data		

[a] We regarded Norway spruce density as following a binomial distribution, so its variance was known; we therefore used a Z test instead of a T test for this variable.

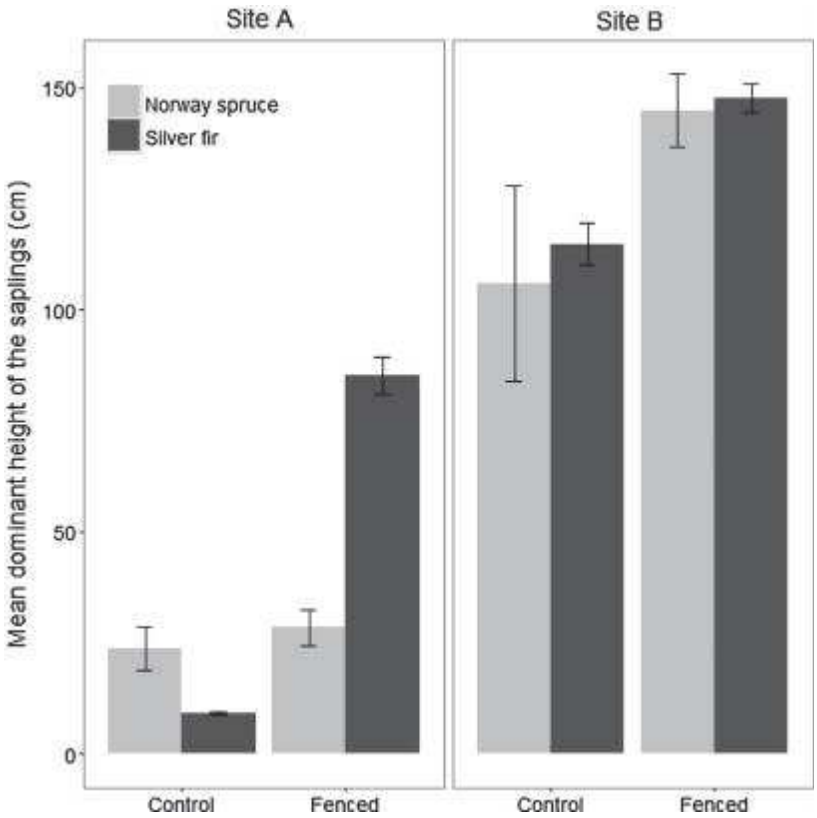


Fig. 3. Mean dominant sapling height (cm) for each tree species in fenced and control plots. Lower and upper "hinges" correspond to the standard error to the mean.

Table 2
Summary of validated (U) and invalidated (✖) predictions.

Prediction	Summary	Site A	Site B
H1	Fencing has a positive impact on Silver fir sapling establishment	U	U
	Fencing has a positive impact on Silver fir sapling growth	U	✖
H2	Fencing does not impact Norway spruce sapling establishment	U	Insufficient data
	Fencing does not impact Norway spruce sapling growth	✖	Insufficient data
H3	Deer exclusion for 10 years still has visible effects even 17 years after fences removal	U (discussion)	

the storm that affected the stands and fences at site B much more than those at site A. There had therefore been much more light reaching the seedlings and saplings at site B than at site A for the period between the storm disturbance and our measurements (17 years for site B, 13 years for site A). Such a change in light conditions certainly promoted tree growth. Besides, the fences at site B collapsed 10 years after their installation, which means that silver fir saplings at site B were up to 10 years-old at the disturbance time, but they were still not high enough to be out of reach for ungulates.

Hence, even though the effect of fences was still visible 17 years after their removal, saplings could not grow enough to be out of reach for deer. The differences between fenced and control plots were less pronounced at this site B than at site A, and the morphology of surviving silver fir saplings at site B was often substantially altered by browsing (Supplementary fig. D). Therefore, our results suggest that fencing, even with a duration of only 10 years, can still have a beneficial effect for the settlement of forest regeneration but does not guarantee their resistance to deer browsing, and so does not ensure the stem quality required by forest managers.

At both our study sites, deer browsing seemed to have no significant impact on the survival and growth of Norway spruce, since there was no difference between fenced and control plots. Only the overall mean diameter – 59.6 ± 14.7 mm inside vs. 114.8 ± 36.3 mm outside (Supplementary table F) – and the mean dominant diameter of Norway spruce at site B were larger in the control than in the fenced plots. Since the forest regeneration stage was more advanced at this site, this could suggest that (i) Norway spruce was favoured at the expense of silver fir because spruce is less affected by deer browsing, but also that (ii) this advantage for Norway spruce might increase over time.

Our study took place in mature silver fir stands, and silver fir remained much more abundant than Norway spruce (40 times more saplings counted, in both sites). However, the situation was different between seedlings (< 20 cm height) and saplings (> 20 cm height). On the one hand, silver fir seedlings density was much higher than Norway spruce seedlings density whether protected from deer or not in site A (few seedlings in site B, where there were no longer any fences). On the other hand, in site A there were no silver fir saplings, and in site B the gap between both species sapling densities were reduced in the controls, with silver fir and Norway spruce sapling densities close to each other, compared to the fenced plots (Fig. 2). Therefore, we could not conclude that under deer browsing pressure Norway spruce became dominant over silver fir because the former remained much less abundant than the latter. However, we did note that, as the trees grew, the gap between species density decreased. This led to the pattern shown in Fig. 4, where saplings of both species had the same distribution of height vs. density in the most advanced site (site B, where trees grew faster thanks to more light), whereas when protected from deer for a longer period, silver fir saplings density and

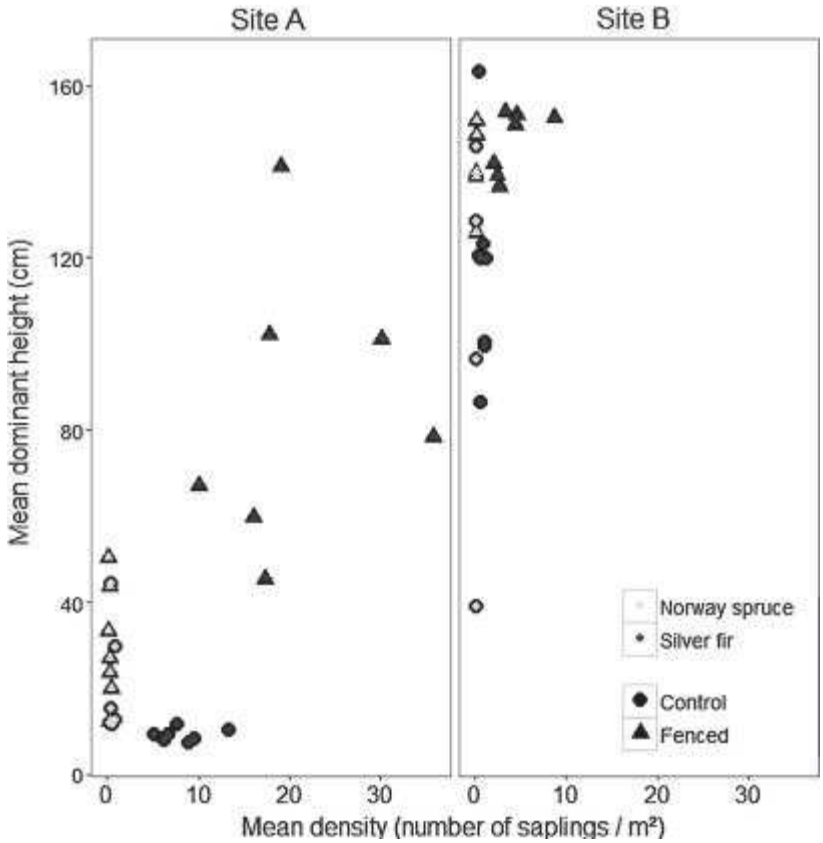


Fig. 4. Mean dominant sapling height (cm) versus mean sapling density for both species, inside and outside fenced plots.

height were much more important than those of Norway spruce saplings (site A). Consequently, it seems that deer browsing contributes to increase the proportion of Norway spruce by limiting the competition with silver fir, but at the expense of a substantial loss of productivity.

The impact of deer on silver fir saplings benefitting to Norway spruce saplings was first reported in the Vosges Mountains, comparing different stands with differing levels on herbivory pressure, (Heuzé et al., 2005a, 2005b). We confirm this with a long-term approach and an experimental design in our study. While Heuzé et al. made inferences based on correlations on their observations, the exclosure design we used allowed us to demonstrate the effect of deer browsing on forest regeneration. Besides, some previous studies were located on Anticosti Island, Québec (Casabon and Pothier, 2007; Potvin et al., 2003), in a very particular insular context. Indeed, more than 100 years ago, deer were introduced to this island which is covered by a boreal forest, i.e. a resource-poor habitat with harsh winters. In spite of the severe conditions, the deer population rose very quickly, partly due to the absence of natural predators and a low hunting harvest rate. In such specific conditions of very intense browsing pressure, Potvin et al. (2003) reported an enhancement of white spruce over balsam fir, and the impossible regeneration of fir, if not its eradication. Our results on silver fir and Norway spruce – that share similar ecology with the former species and are taxonomically close to them (Farrar, 1995; Rameau et al., 1989) – are consistent with those of Potvin et al., but in the very different context of continental temperate managed forests, with native, hunted deer populations. This reinforces the message that under high deer browsing pressure, the composition of the regeneration layer in fir stands might become dominated by spruce. More generally, the influence of deer on tree regeneration, abundance and diversity of forest understory plant communities and canopy species composition has been pointed out (Waller et al., 2009), as well as species loss in deciduous forests in Central and South-eastern Europe (Schulze et al., 2014).

The results obtained on this experimental fencing design show that this abundance of deer populations has deleterious effects on forest regeneration and jeopardizes management objectives since it prevents silver fir regeneration planned by foresters. So far, deer populations that prevent management objectives could be defined as overabundant. More generally, overabundance contexts should be defined according to compatibility with management or conservation issues (Côté et al., 2004). The pattern our study reveals is almost similar to that observed in Jura montane wooded pastures grazed by cattle, where silver fir and beech were gradually replaced by Norway spruce (Rieben, 1957). This situation was reversed following the interruption of grazing by cattle during the XXth century. In high deer browsing pressure contexts, forests become close to pasturing situations.

4.2. Potential consequences of deer browsing on mixed forests dynamics

Norway spruce is considered a post-pioneer species whereas silver fir is, strictly speaking, a late-successional species. Selective deer browsing thus goes against the flow of natural forest succession dynamics, as was reported in other temperate (Nagel et al., 2015) or boreal forests (Hidding et al., 2013; De Jager et al., 2013).

The substitution of silver fir for Norway spruce could have far-reaching consequences on the functioning of forest ecosystems. For instance, Norway spruce is known to lead to soil acidification and to enhance minerals weathering more than other tree species do (Augusto et al., 1998; Hornung, 1985). However, forest managers could take advantage of the shift from a silver fir stand to a mixture

of silver fir and Norway spruce, even if the shift was not included in desired management outcomes. Indeed, the productivity of silver fir stands may be enhanced when mixed with Norway spruce, with silver fir benefitting from the mixture at the stand scale (Toïgo et al., 2015; Vallet and Pérot, 2011). Managers might therefore have to strike a delicate balance between silver fir and Norway spruce in order to reap the benefits and limit the drawbacks of such a mixture. Although less affected by deer browsing than silver fir over the first stages of their lives, Norway spruce saplings still suffer from bark-stripping by red deer, which occurs as soon as the main stem becomes rigid and accessible, and continues until the bark is too coarse or difficult to remove. This stripping can kill the tree or alter wood quality (Gill, 1992; Kiffner et al., 2008; Verheyden et al., 2006). Moreover, it makes Norway spruce more sensitive to pathogens, e.g. the bark-beetle Ips typographus, which represents a serious threat to spruce-dominated stands (Wermelinger, 2004). Besides, silver fir is often preferred to Norway spruce in some regions like the Vosges Mountains for cultural reasons: it is a native species, with a slower growth, whereas Norway spruce is regarded as an introduced species by managers (Heuzé et al., 2005a, 2005b).

Finally, interactions between the effects of both deer browsing and climate change have been shown (Fisichelli et al., 2012; Post and Pedersen, 2008). Our study indicates that important changes in species composition between silver fir and Norway spruce may occur within only one regeneration phase. Since those species present contrasted reactions to variations in climatic conditions (Lebourgeois et al., 2010), deer browsing might alter the response of forest regeneration to climate change by potentially causing tree species substitution.

5. Conclusion

High deer browsing pressure appears to be a major driver of silver fir regeneration, and deer browsing may even shift a silver fir dominated stand to a mixed silver fir – Norway spruce stand, or ultimately a Norway spruce dominated stand. Temporary protective fences appear as an efficient technique to initiate silver fir regeneration. However, it could not be considered a sustainable management option, regarding its cost and the social acceptance issue associated. When deer become too abundant and begin to cause dramatic damage to forest regeneration, fencing could be viewed as a necessary stop-gap measure. Our results also suggest that damages caused by high deer densities are likely to jeopardize the implementation of forest adaptation policies. In particular, managers should carefully control the composition of the future forest since the various tree species are not equally sensitive to climate changes. A study on the crossed effects of deer browsing and climate variability on tree regeneration would be of great interest, as this interaction remains poorly understood.

Acknowledgements

We thank Patrick Behr, Erwin Thirion, Mehdi Ladjal, Quentin Chaffaux and Marine Duperat for helping us with the fieldwork, and Leon Wherlen, Hubert Schmuck, Catherine Massonnet, Nicolas Metral and Xavier Auzuret for the first field work session. We are also grateful to Aurélie Barboiron for giving us data on red and roe deer populations, Hubert Schmuck for our discussion and Victoria Moore for improving the English text. This study was funded by the ONF (French National Forest Office), ONCFS (French National Hunting and Wildlife Office) and CNRS (National Center for Scientific Research) under partnership agreement 2016/05/6171. The UMR 1137 Forest Ecology and Ecophysiology is supported by a grant overseen by the French National Research Agency (ANR) as part of the "Investissement d'avenir" program (ANR-11-LABX-0002-01, ARBRE Lab of Excellence).

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.040.

References

Augustine, D.J., Frelich, L.E., Jordan, P.A., 1998. Evidence for two alternate stable states in an ungulate grazing system. Ecol. Appl. 8 (4), 1260–1269.
Augusto, L., Bonnaud, P., Ranger, J., 1998. Impact of tree species on forest soil acidification. For. Ecol. Manage. 105 (1–3), 67–78.
Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. J. Stat. Softw. 67 (1), 51.
Beguin, J., Tremblay, J., Thiffault, N., Pothier, D., Côté, S.D., 2016. Management of forest regeneration in boreal and temperate deer – forest systems: challenges, guidelines, and research gaps. Ecosphere 7 (10), 1–16.
Breitenmoser, U., 1998. Large predators in the Alps: the fall and rise of man's competitors. Biol. Cons. 83 (3), 279–289.
Canellas, C., Gibelin, A., Lassègues, P., Kerdoncuff, M., Dandin, P., Simon, P., 2014. Les normales climatiques spatialisées Aurelhy 1981–2010: températures et précipitations. Rubrique: Climatologie 47–55.
Casabon, C., Pothier, D., 2007. Browsing of tree regeneration by white-tailed deer in large clearcuts on Anticosti Island, Quebec. For. Ecol. Manage. 253, 112–119.
Castleberry, S.B., Ford, W.M., Miller, K.V., Smith, W.P., 2000. Influences of herbivory and canopy opening size on forest regeneration in a southern bottomland hardwood forest. For. Ecol. Manage. 131 (1–3), 57–64.
Clasen, C., Griess, V.C., Knoke, T., 2011. Financial consequences of losing admixed tree species: a new approach to value increased financial risks by ungulate browsing. For. Policy Econ. 13 (6), 503–511.
Coomes, D.A., Burslem, D.F.R.P., Simonson, W.D., 2014. In: Coomes, D.A., Burslem, D. F.R.P., Simonson, W.D. (Eds.), Forests and global change. Cambridge University Press.
Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., Waller, D.M., 2004. Ecological impacts of deer overabundance. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 35 (1), 113–147.
De Jager, N.R., Cogger, B.J., Thomsen, M.A., 2013. Interactive effects of flooding and deer (Odocoileus virginianus) browsing on floodplain forest recruitment. For. Ecol. Manage. 303, 11–19.
Farrar, J.L., 1995. In: Fides (Ed.), Trees in Canada. National Resources of Canada, Canadian Forestry Service, Ottawa, Ont..
Fisichelli, N.A., Frelich, L.E., Reich, P.B., 2012. Sapling growth responses to warmer temperatures "cooled" by browse pressure. Glob. Change Biol. 18 (11), 3455–3463.
Gill, R.M.A., 1992. A review of damage by mammals in North temperate forests. 1. Deer. Forestry 65 (2), 145–169.
Heuzé, P., Schnitzler, A., Klein, F., 2005a. Consequences of increased deer browsing winter on silver fir and spruce regeneration in the Southern Vosges mountains: implications for forest management. Ann. For. Sci. 62, 175–181.
Heuzé, P., Schnitzler, A., Klein, F., 2005b. Is browsing the major factor of silver fir decline in the Vosges Mountains of France? For. Ecol. Manage. 217 (2–3), 219–228.
Hidding, B., Tremblay, J.-P., Côté, S.D., 2013. A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. Ecology.
Hornung, M., 1985. Acidification of soils by trees and forests. Soil Use Manag. 1 (1), 24–27.
Kiffner, C., Rößiger, E., Trisl, O., Schulz, R., Rühe, F., 2008. Probability of recent bark stripping a low mountain range in Germany – a preliminary analysis. Silva Fennica 42 (1), 125–134.
Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B., Mosandl, R., 2008. Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. Eur. J. Forest Res. 127 (2), 89–101.
Lebourgeois, F., Rathgeber, C.B.K., Ulrich, E., 2010. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (Abies alba, Picea abies and Pinus sylvestris). J. Veg. Sci. 21 (2), 364–376.
Mauri, A., De Rigo, D., Caudullo, G., 2016. Abies alba in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), European Atlas of Forest Tree Species. Luxembourg, pp. 48–49.
McGarvey, J.C., Bourg, N.A., Thompson, J.R., McShea, W.J., Shen, X., 2013. Effects of twenty years of deer exclusion on woody vegetation at three life-history stages in a mid-Atlantic temperate deciduous forest. Northeastern Nat. 20 (3), 451–468.
Morin, X., Fahse, L., de Mazancourt, C., Scherer-Lorenzen, M., Bugmann, H., 2014. Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. Ecol. Lett. 17 (12), 1526–1535.
Motta, R., 1999. Wild ungulate browsing, natural regeneration and silviculture in the Italian Alps. J. Sustain. Forest. 8 (2), 35–53.
Motta, R., 2003. Ungulate impact on rowan (Sorbus aucuparia L.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. For. Ecol. Manage. 181 (1), 139–150.

Murtaugh, P.A., 2007. Simplicity and complexity in ecological data analysis. Ecology 88 (1), 56–62.
Nagel, T.A., Diaci, J., Jerina, K., Kobal, M., Rozenbergar, D., 2015. Simultaneous influence of canopy decline and deer herbivory on regeneration in a conifer–broadleaf forest. Can. J. For. Res.
Olofsson, J., Hulme, P.E., Oksanen, L., Suominen, O., 2005. Effects of mammalian herbivores on revegetation of disturbed areas in the forest-tundra ecotone in northern Fennoscandia. Landscape Ecol. 20, 351–359.
Picard, J.-F., Ballon, P., Colin, G., Frochot, H., 1994. Incidence des populations de cervidés sur la régénération du sapin dans les Vosges. Revue Forestière Française XLVI (2), 137–151.
Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team, 2017. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-131. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
Post, E., Pedersen, C., 2008. Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 105 (34), 12353–12358.
Potvin, F., Beaupré, P., Laprise, G., 2003. The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Québec: a 150-year process. Ecoscience 10 (4), 487–495.
Rackham, O., 2008. Ancient woodlands: modern threats. New Phytol. 180 (3), 571–586.
Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., 1989. 1. Plaines et collines. In: Flore forestière française. Guide écologique illustré. Institut pour le Développement Forestier, Ministère de l'Agriculture et de la forêt, Paris.
Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A., Saïd, S., 2014. Intra- and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. PLoS ONE 9 (2).
Rieben, E., 1957. La forêt dans l'économie pastorale dans le Jura, 254 p.
Rooney, T.P., 2009. High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. Plant Ecol. 202 (1), 103–111.
Rozman, A., Diaci, J., Krese, A., Fidej, G., Rozenbergar, D., 2015. Forest regeneration dynamics following bark beetle outbreak in Norway spruce stands: influence of meso-relief, forest edge distance and deer browsing. For. Ecol. Manage. 353, 196–207.
Schulze, E.D., Bouriaud, O.B., Wäldchen, J., Eisenhauer, N., Walentowski, H., Seele, C., Heinze, E., Pruschitzki, U.P., Da˘nila˘, G., Marin, G., Hessenmöller, D., Bouriaud, L., Teodosiu, M., 2014. Ungulate browsing causes species loss in deciduous forests independent of community dynamics and silvicultural management in Central and Southeastern Europe. Ann. For. Res. 57 (2), 267–288.
Storms, D., Aubry, P., Hamann, J.-L., Saïd, S., Fritz, H., Saint-Andrieux, C., Klein, F., 2008. Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer Cervus elaphus and roe deer Capreolus capreolus. Wildlife Biol. 14, 237–250.
Tamura, A., 2015. Potential of soil seed banks in the ecological restoration of overgrazed floor vegetation in a cool-temperate old-growth damp forest in eastern Japan. J. For. Res. 21 (1), 43–56.
Thompson, I.D., Curran, W., 1992. Influence of moose browsing on successional forest growth on black spruce sites in Newfoundland. For. Ecol. Manage. 47 (1–4), 29–37.
Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.D., Piedallu, C., Courbaud, B., 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. J. Ecol. 103 (2), 502–512.
Tremblay, J.-P., 2005. Relations entre les perturbations insuites par les cervidés et la dynamique de régénération des écosystèmes forestiers boréaux PhD thesis. Université Laval, Québec. 239 p.
Trumbull, V.L., Zielinski, E.J., Aharrah, E.C., 1989. The impact of deer browsing on the Allegheny forest type. Northern J. Appl.ed Forest. 6, 162–165.
Vacek, Z., Vacek, S., Bilek, L., Kral, J., Remes, J., Bulusek, D., Kralicek, I., 2014. Ungulate impact on natural regeneration in spruce-beech-fir stands in Cerny dul nature reserve in the Orlické hory Mountains, case study from central sudetes. Forests 5 (11), 2929–2946.
Vallet, P., Pérot, T., 2011. Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. J. Veg. Sci. 22 (5), 932–942.
Van Hees, A.F.M., Kuiters, A.T., Slim, P.A., 1996. Growth and development of silver birch, pedunculate oak and beech as affected by deer browsing. For. Ecol. Manage. 88 (1–2), 55–63.
Vera, F.W.M., 2000. Grazing Ecology and Forest History. CABI publishing, Wallingford Oxon, UK.
VerCauteren, K.C., Lavelle, M.J., Hygnstrom, S., 1997. Fences and deer-damage management: a review of designs and efficacy. Wildl. Soc. Bull. 34 (1), 191–200.
Verheyden, H., Ballon, P., Bernard, V., Saint-andrieux, C., 2006. Variations in bark-stripping by red deer Cervus elaphus across Europe. Mammal Rev. 36 (3), 217–234.
Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhôte, J.-F., Clark, J.S., 2009. Biases in the estimation of size-dependent mortality models: advantages of a semiparametric approach. Can. J. For. Res. 39 (8), 1430–1443.
Waller, D.M., Alverson, W.S., 1997. The white-tailed deer: a keystone herbivore. Wildlife Soc. Bull. 25(2), 217–226.
Waller, D.M., Johnson, S., Collins, R., Williams, E., 2009. Threats posed by ungulate herbivory to forest structure and plant diversity in the Upper Great Lakes Region-with a review of methods to assess those threats. Natural Resource Report NPS/GLKN/NRR2009/102. US Department of Interior.
Wermelinger, B., 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle Ips typographus – a review of recent research. For. Ecol. Manage. 202 (1–3), 67–82.

Nous avons montré à ce stade que si le mélange ne semblait pas défavorable à la régénération, du moins pour le hêtre et au stade de développement le plus précoce, l'abroutissement par les ongulés herbivores était en mesure d'en impacter fortement la composition, et donc d'orienter celle du futur peuplement adulte. Nous n'avons pas mis en évidence d'effets du climat sur la régénération. Toutefois, compte tenu de la faible puissance statistique de notre jeu de données et des résultats contradictoires de la littérature, il paraît raisonnable de laisser ce résultat en suspens. Après avoir étudié leur effet séparément, ce constat nous mène à la nécessité de connaître la réaction de nos essences d'intérêt à ces deux pressions, le climat et l'abroutissement, qu'elles subissent conjointement. Identifier des stratégies permettrait de mieux comprendre ces réponses pour anticiper l'évolution du renouvellement de ces essences dans le contexte de changement climatique et d'augmentation des densités d'ongulés.

CHAPITRE II-1
Both temperature and ungulate browsing increase silver fir shoots structural resistance in mixed forests

C'est à fine échelle que nous avons cherché à appréhender une éventuelle réponse du sapin, du hêtre et de l'épicéa à l'abroutissement et au climat : celle de caractéristiques morphologiques et physiologiques mesurées à l'échelle de l'individu, et qui influencent indirectement ses performances. Ces traits foliaires (Violle et al., 2007) sont en effet de plus en plus utilisés pour décrire différentes stratégies, notamment d'allocation des ressources (Westoby & Wright, 2006), et plus particulièrement le compromis croissance – défense, qui nous intéresse dans cette partie (Herms & Mattson, 1992). Il a été montré que la composition chimique et/ou les propriétés structurelles des feuilles et des rameaux étaient impliqués dans les défenses des plantes : via la production de composés secondaires, phénols principalement, qui peuvent réduire la digestibilité et la valeur nutritionnelle des végétaux pour les herbivores (Löyttyniemi, 1985; Moran & Hamilton, 1980; P. S. Robbins et al., 2012), ou via une augmentation de l'épaisseur des feuilles ou des rameaux, de leur résistance à la fracture ou à la déformation (Carmona et al., 2011; Cornelissen et al., 2003; Sanson et al., 2001), qui peuvent en réduire l'appétence. Les deux profils types correspondant aux extrêmes du compromis d'allocation des ressources « croissance – défense » (Wright et al., 2004) seraient d'une part des plantes à fort taux de croissance, avec des feuilles à durée de vie courte et de grande surface foliaire spécifique (SLA pour *Specific Leaf Area*), permettant une grande acquisition de carbone par unité de surface qui puisse être investi dans la production de nouvelles feuilles, d'autre part des plantes investissant plutôt dans la défense, avec des feuilles à longue durée de vie. La théorie de la défense optimale considère que l'allocation des ressources chez les plantes peut être expliquée par son acclimatation à des facteurs environnementaux tels que la température, la sécheresse ou l'abroutissement (Hamilton et al., 2001). Si une plus grande teneur en phénols chez des feuilles soumises à l'abroutissement a été rapportée (Löyttyniemi, 1985; P. S. Robbins et al., 2012), ainsi qu'une faible teneur en N chez les plantes les moins consommées (D. M. Forsyth et al., 2002), d'autres facteurs ont toutefois rarement été pris en compte simultanément, comme la température, pourtant en mesure d'influencer la teneur en nutriments et en phénols, et l'activité photosynthétique des végétaux (Sallas et al., 2003; Tjoelker et al., 1999; Väisänen et al., 2013).

Notre objectif dans cette partie est de mettre en évidence une réponse de chacune des essences à ces deux pressions (abroutissement et climat). Il a été montré que les réponses des ligneux à l'abroutissement et au climat, étudiées séparément, dépendaient fortement de l'espèce considérée (Barton, 2013). Etant donné que nos essences subissent ces pressions de manière différente, nous nous attendons donc d'autant plus à ce que leurs réponses divergent, et cherchons ici à les caractériser. Nos hypothèses sont celles, en premier lieu, d'une augmentation de la teneur en phénols, du rapport carbone sur azote (C/N) et de la résistance des tissus sous l'effet de l'abroutissement, plus marquée pour le sapin, et celle d'un effet négatif de la température sur la SLA, et positif sur les teneurs en C et N.

A l'aide du double dispositif décrit dans la section Matériels et Méthodes, composé d'enclos – exclos de deux âges différents et de placettes réparties le long d'un gradient climatique, nous avons réalisé des mesures identiques sur des rameaux de sapin et d'épicéa et sur des feuilles de hêtre. Nous mettons en évidence un patron d'allocation des ressources constant entre les trois espèces (à l'aide d'une ACP), avec des feuilles ayant soit une grande SLA associée à une forte teneur en nutriments, soit une grande résistance structurelle. Seul le sapin a montré une modification de l'allocation des ressources en réponse à l'abroutissement, une exclusion de long-terme des ongulés entraînant une diminution de la résistance structurelle au profit d'une plus grande concentration en nutriments et d'une plus grande SLA. Toujours chez le sapin, la résistance structurelle augmentait avec la température. Nous n'avons en revanche trouvé aucune corrélation entre abroutissement et teneur en phénols, contrairement à notre hypothèse.

Ainsi, les deux espèces de conifères ont répondu à l'exclusion des ongulés par une modification de leur résistance structurelle, réduite chez le sapin, conformément à nos attentes, ce qui suggère pour cette dernière espèce un investissement moindre de ressources dans la défense lorsqu'elle est protégée des ongulés. Pour l'épicéa, cette moindre résistance en présence d'abroutissement pourrait être liée à un export des nutriments vers des organes de stockage en cas d'attaque, comme cela a été montré dans le cas des insectes (Orians et al., 2011; Steinbrenner et al., 2011). Le fait que nous n'ayons trouvé aucune réponse en termes de teneur en phénols est surprenant car il s'agit de composants connus pour leur effet dissuasif (Ayres, 1993; Barbehenn & Peter Constabel, 2011). Néanmoins, les chevreuils auraient une capacité à désactiver ces composants (Tixier et al., 1997) ; par ailleurs, cela peut être dû à la cinétique des défenses induites, leur persistance étant très variable d'une espèce à l'autre, de quelques minutes ou heures à plusieurs mois (Furstenburg & van Hoven, 1994; Schultz et al., 2013; Seldal et al., 2017).

Notre étude souligne l'importance des approches multifactorielles telles que l'ACP, pour faire apparaître des corrélations entre traits et donc des patrons d'allocation de ressource (Harvell, 1990). Selon cette approche, seul le sapin a répondu de manière significative à l'exclusion des ongulés, conformément à notre hypothèse du fait de sa plus grande appétence (Storms et al., 2008). Seuls les sapins des enclos les plus anciens, donc qui n'avaient jamais connu d'abroutissement, se différenciaient des autres en allouant moins de ressources à la défense, ce qui laisse supposer une réponse de type « tout ou rien » à l'abroutissement (Fields & Orians, 2006). Notre hypothèse quant à l'effet de la température sur l'allocation des ressources a été contredite par nos résultats : son augmentation est liée à une diminution de la teneur en azote foliaire chez le hêtre et le sapin. Une piste d'explication pourrait être une compensation du ralentissement des processus régulés par l'azote en climat froid (Reich & Oleksyn, 2004). Pour ces mêmes espèces, le ratio C/N augmentait avec la température, suggérant une diminution de

l'appétence des tissus pour les herbivores dans les zones plus chaudes (Pérez-Harguindeguy et al., 2003). Enfin, pour ce qui est des effets combinés de l'abroutissement et de la température, nos résultats mettent en évidence un effet positif de la température sur la résistance structurelle des rameaux de sapin : on pourrait supposer que ce surplus de carbone serait en parti réinvesti dans les défenses structurelles. Ainsi, contrairement à nos hypothèses, l'augmentation des températures attendue dans le contexte de changement climatique, ainsi que de la pression d'abroutissement, pourraient converger en termes d'effet sur l'allocation des ressources. Ces résultats, à l'échelle des traits foliaires, en contredisent d'autres sur l'interaction négative entre température et herbivorie à des échelles bien plus larges, avec l'effet favorable de l'augmentation des température sur la croissance amoindri par celui de l'abroutissement (Fisichelli et al., 2012; Herrero et al., 2016; Post & Pedersen, 2008). Cela renvoie à la complexité de prévoir la réponse des espèces aux augmentations des deux pressions, à savoir les changements du climat et de la pression d'abroutissement.

Pour cette étude, j'ai encadré Julien Barrere, stagiaire d'école d'ingénieur-master 2, premier auteur du manuscrit qui suit.

Le manuscrit correspondant à ce sous-chapitre a été soumis à la revue *Physiologia plantarum* le 11 juin 2018.

Barrere, J.; Saïd, S.; Morin, X.; Boulanger, V.; Rowe, N.; Amiaud, B.; Bernard, M. Both temperature and ungulate browsing increase silver fir shoots structural resistance in mixed forests

Both temperature and ungulate browsing increase silver fir shoots structural resistance in mixed forests

Julien Barrere[a], Sonia Saïd[b], Xavier Morin[a], Vincent Boulanger[c], Nick Rowe[d], Bernard Amiaud[e], Marianne Bernard[a,f]

[a] CEFE UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5, France

[b] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertises, Unité Ongulés Sauvages, ‘‘Montfort”, 01330 Birieux, France

[c] Office National des Forêts, Département Recherche, Développement et Innovation, Boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

[d] AMAP, Université de Montpellier, CNRS, CIRAD, INRA, IRD, Montpellier, France

[e] UMR Silva, Université de Lorraine, AgroParisTech, INRA, F-54000 Nancy, France

[f] AgroParisTech, 19 avenue du Maine, 75015 Paris, France

Corresponding author: Julien Barrere, julienbarrere3@gmail.com

Abstract

Increasing ungulate populations and climate change may affect the composition of European forests in favor of the least impacted species in the long run. Understanding the resource allocation strategies of trees is therefore critical to a better understanding of their ability to face these changes. In the present study, we used a leaf-shoot functional trait-based approach to identify and compare the resource allocation patterns of three tree species, characteristic of mountain forests (*Abies alba, Picea abies* and *Fagus sylvatica*) in response to various climatic and browsing conditions, under two separate designs. We tested whether: (i) browsing increased the allocation of resources to leaves' / shoots' chemical and structural defenses, (ii) higher temperatures were associated with a lower SLA and a higher N and P content. Browsing pressure was assessed by experimental paired fenced and unfenced plots, established at different dates in order to compare the effect of different periods of ungulates exclusion. Effects of temperature on leaf traits were studied via latitudinal and elevation gradients in the French Alps. We measured traits related to the defense against herbivores (phenolic content and structural resistance) and to the investment in leaf growth or productivity (SLA) and nutritional value (N, P and C content). We found a consistent resource allocation pattern across species: leaves / shoots had either high SLA and nutrient concentration or high structural resistance. Only silver fir showed a shift in resource allocation in response to browsing; long-term exclusion of ungulates decreased shoot structural resistance in favor of higher nutrient concentration and higher SLA. Higher temperatures were linked to an increase in structural resistance for this species. None of the studied species responded to browsing with changes in their phenolic concentration. This suggests that some species such as silver fir are more plastic than others when submitted to global changes.

Key words

Browsing; Ungulates; Temperature; Foliar functional traits; Mixed forests.

Introduction

Various strategies of reproduction, dispersal and resource allocation have been selected throughout the evolutionary history of plants, depending on their environment (Grime 1977). In many cases, fitness cannot be maximized because of competing demands on the organism (Agrawal et al. 2010). Thus, those strategies may rely on ecological trade-offs – e.g. the compromise between the number of seeds produced and the seeds' mass and size (Moles & Westoby 2006). Plant functional traits are increasingly being used to describe these different strategies (Westoby and Wright 2006). Functional traits are defined as any morphological, phenological or physiological characteristic that can be measured at the individual level, from the cell to the organism, without reference to the environment or any other level of organization, and which impacts fitness indirectly via its effect on performance traits (Violle et al. 2007). Functional traits are notably appropriate to study the trade-off between defense against herbivores and growth, a common ecological model used to study plant biological strategies through various physicochemical properties of leaves (Herms and Mattson, 1992).

Many studies focusing on plant-herbivore interactions pointed out to that the chemical composition and/or structural properties of leaves / shoots are elements involved in plants defense (Lowman 1983, Massei et al. 2000, Sanson et al. 2001). Plants chemical defense corresponds to the production of secondary metabolites – mainly phenolics – reducing the digestibility and nutritional value of plant tissues for herbivores (Moran and Hamilton 1980, Loyttyniemi 1985, Robbins et al. 2012). Structural defense is generally characterized through an increase in leaf / shoot thickness, toughness (resistance to fracture) or stiffness (resistance to deformation), or a combination of these three properties (Sanson et al. 2001, Cornelissen et al. 2003, Carmona et al. 2011). The relative importance of these two defense mechanisms regarding the response of plants to herbivory is still debated (Sanson et al. 2001, Carmona et al. 2011). However, the compromise between defense and growth assumes that the growth of tissues, the synthesis of defensive compounds and cellular differentiation processes (such as the lignification of cell walls or the thickening of the leaf cuticle) all compete for the same pool of carbohydrates (Bryant et al. 1983, Ayres 1993).

Plants investing in defense against herbivores are generally characterized with long leaf lifespans and thus an effective conservation of resources (Wright et al. 2004). On the contrary, plants investing in high growth rates are characterized by a short leaf lifespan and a high specific leaf area (SLA), allowing a higher carbon gain per unit area that can be invested in the production of leaves (Westoby et al. 2000). These two strategies can be viewed as opposite ends of a continuum of plant strategies defined by this trade-off in resource allocation, as described by the worldwide leaf economics spectrum (Wright et al. 2004). This spectrum is based on the interspecific covariations of selected leaf traits across a wide range of plant species, namely leaf nitrogen content (LNC) and leaf phosphorus content (LPC), photosynthetic activity, leaf lifespan, dark respiration rate and leaf mass per area.

Former theories attempting to explain the variations in resource allocations in plants were based on the availability of nutrients in the soil only (Bryant et al. 1983, Ayres 1993). These ideas have been questioned by more adaptive theories, notably the optimal defense theory, that considers acclimation to environmental factors such as temperature, drought or herbivory as factors explaining a plant's resource allocation (Hamilton et al. 2001). These theories are supported by several observations on woody species showing increasing leaves phenolic content or structural resistance in response to browsing by wild ungulates either in field conditions (Loyttyniemi 1985, Massei et al. 2000) or in controlled environments (Robbins et al. 2012, Keefover-Ring et al. 2016). However, many field studies focusing on the effect of browsing did not consider other environmental factors that are also likely to influence resource allocation patterns in trees: climatic factors, notably temperature, can influence leaf nutrient concentrations, phenolic content and photosynthetic activity (Tjoelker et al. 1999, Sallas et al. 2003, Väisänen et al. 2013).

Since juvenile trees have to face frequent and damaging attacks by herbivores in addition to high competition for resources with neighboring plants, leaf and shoot regeneration are likely to be critical processes for forest trees in terms of browsing pressure (Elger et al. 2009, Bernard et al. 2017). European mixed forests have been facing major increases in wild ungulates populations, and current levels of populations alter the diversity of forest tree species and potentially decrease these forests' ecological and economical value (Clasen et al. 2011, Boulanger et al. 2018). Furthermore, in forests located in mountain regions, plant species are particularly sensitive to climate change, notably because of narrow habitat tolerances combined with marginal habitats (Auer et al. 2007, Thuillier et al. 2005). Studying the response of those species to ungulate browsing and temperature increase in terms of functional traits would lead to a better understanding of their ability to face those global changes and ensure better management of those habitats. We focused on three emblematic species of mixed forests in European mountains, of key economic importance: silver fir (*Abies alba*), Norway spruce (*Picea abies*) and common beech (*Fagus sylvatica*).

The impacts of ungulate browsing and temperature on leaf functional traits of woody species have been well studied separately. Nevertheless, plant responses were found to be strongly dependent on the species considered (Barton 2013). It is thus difficult to draw any conclusions on the combined effects of these two environmental factors on trees resource allocation strategies. This issue is even more challenging to study in field conditions as these factors are difficult to control and can interact with many other environmental factors or processes. We chose to study browsing and temperature by using two distinct experimental designs, each associated with one environmental factor (climate or deer populations), on which we measured the same leaf traits. Our goal was to use a functional traits approach to assess how browsing and temperature were respectively involved in the resource allocation strategies of the studied species. We examined the following hypotheses:

H1: Browsing significantly impacts the phenolic content, the C:N ratio – a trait that reflect the nutritional quality of leaves – and the structural resistance of the shoots. We expected leaf and shoot phenolic content and structural resistance to be higher when exposed to ungulates as these traits are known to affect plant palatability (Pérez-Harguindeguy et al. 2003). The C:N ratio was also expected to increase with herbivory as a decrease in the nutritional quality of leaves is also considered a potential defense mechanism against herbivores (Moran & Hamilton 1980, Pérez-Harguindeguy et al. 2003). Since silver fir is highly browsed by ungulates in European mountain forests (Häsler & Senn 2012), we assumed a higher herbivory pressure and thus a higher variation of the traits related to herbivory for silver fir shoots than for spruce shoots and beech leaves.

H2: Temperature has a negative effect on the SLA – i.e. a trait reflecting leaf growth rate and photosynthetic activity (Cornelissen et al. 2003) – as increasing temperatures might induce water stress, which is generally associated with a decrease in SLA. Because colder temperatures tend to decrease nutrient uptakes, we also expected LNC and LPC to increase with increasing temperatures.

Material and Methods

The study was conducted in mixed forests in two distinct mountain sites in France (see Appendix 1) treated separately:

- The Vosges site focused on the impact of ungulate browsing with a fencing experiment
- The Alps sites focused on the effect of climate with a climatic gradient

Study area and experiment design

Alpine climatic gradient

In the Alps, we worked on three study sites located along a latitudinal gradient: Bauges (45°41'N, 06°08'), Vercors (44°51'N, 05°29'E) and Ventoux (44°07'N, 05°17'E). The forests of the three sites were selected to minimize the variability of all environmental conditions but climate, insofar as possible (all sites had a limestone bedrock, with an aspect from North to West).

Each of the three sites of the alpine climatic gradient was composed of two triplets of 1000 m^2 circular plots. Each triplet consisted of one mixed fir-beech stand, one monospecific silver fir stand and one monospecific beech stand. Note that Norway spruce only occurred at the Bauges site. The two triplets of each site were located at two different altitudes (Appendix 2) in order to obtain contrasted climatic conditions. There were thus six plots sampled at each of the three sites of the latitudinal gradient.

To quantify the effect of temperature, we used the mean annual temperature (MAT) for 1990 – 2014 at each forest plot, simulated by the Digitalis model (Piedallu et al. 2014). Digitalis is a spatial database

that contains, in particular, monthly climatic data from 1960 to present in French forest ecosystems. Between sites, MAT ranged from 5.35°C to 7.48°C and altitude from 980 m to 1431 m. The intra-site MAT/altitude variability in Ventoux, Vercors and Bauges was respectively 0.32°C/65m, 1.73°C/347m, and 1.19°C/226m (Appendix 2).

Vosges fencing experiment

In the Vosges mountain range, the fencing experiment was conducted in La Petite Pierre National Hunting and Wildlife Reserve (NHWR) (48°49'N, 07°20'E). The two large herbivore species present were red deer (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*). The density of deer populations in the Vosges site, estimated as a number of individual observed per kilometer, is reported in Table 1. Red deer and roe deer densities were respectively estimated using the methodologies developed by Garel et al. (2010) and Vincent et al. (1991).

Table 1: Mean number of roe deer (pedestrian kilometric index according to Vincent et al. 1991) and red deer (spotlight counts according to Garel et al. 2010) observed per kilometer in Vosges site (La Petite Pierre NHWR)

Year	Roe deer	Red deer
2005	0.33	0.65
2006	0.32	0.65
2007	0.43	0.73
2008	0.34	0.79
2009	0.30	0.72
2010	0.37	1.1
2011	0.20	0.85
2012	0.24	0.72
2013	0.15	0.71
2014	0.22	1.1
2015	0.12	1.03
2016	0.10	1.03
2017	0.12	0.91

Browsing pressure was experimentally assessed using nine pairs of fenced – unfenced plots established in 2005 and 2014, which corresponds to 12 and 3 years of ungulate exclusion, respectively. The stands were 3.6 ha and the fences were 2 m high with a 10*10 cm mesh size. Beeches were sampled from five mixed beech-oak stands: two fenced in 2005 and three fenced in 2014. Silver fir and Norway spruce were sampled in four silver fir stands: one fenced in 2005 and three fenced in 2014 (Table 2). Because of insufficient data – i.e. all the individuals in the unfenced plot were completely browsed (Pers. Obs.) – one silver fir stand fenced in 2014 was excluded from the final dataset.

Table 2: Summary of the fencing experimental design set in the Vosges site

		2005 fenced-unfenced plots		**2014 fenced-unfenced plots**	
Adult stand composition	Species sampled	Sampled individuals per species per stand	Number of stands	Sampled individuals per species per stand	Number of stands
Mixed beech-oak stands	Common beech	6 (3 fenced; 3 unfenced)	2	6 (3 fenced; 3 unfenced)	3
Silver fir stands	Silver fir Norway spruce	10 (5 fenced; 5 unfenced)	1	10 (5 fenced; 5 unfenced)	3

Data collection

We expected the physical and chemical response of beech to browsing to be more easily detected by performing the measurements on the leaves rather than on the whole shoot as the leaves of this species are more frequently found in the deer feces than the entire shoots in the study area (S. Saïd, unpubl. data.). We thus sampled the shoots for fir and spruce and leaves for beech.

At each site of the climatic gradient, we sampled three individuals of each species per plot – in the case the species occurred in the plot.

In the fencing experiment, twigs of 10 silver fir saplings and 10 Norway spruce saplings were sampled in each of the four silver fir stands (five per fenced-unfenced plot) and leaves of six beech saplings were taken in each of the five beech-oak stands (three per fenced-unfenced plots) (Table 2).

In the climatic gradient and in the fencing experiment, and for all the species sampled, three shoots (conifers) or leaves (beech) per individual were collected. The height of the sampled saplings ranged from 10 cm to 2 m. Only the current year's shoots were sampled. After being collected, each sample was kept in moist absorbent paper in a plastic bag to preserve humidity and the natural physical properties until it was analyzed.

Global radiation above each individual tree was recorded using a light meter with a quantum sensor (LiCor LI-250A, Lincoln, NE). Once a plot was sampled, the total incident light was also measured in a clearing close to the plot. The available light (AL) for each individual tree was computed as the ratio of these two measurements. All the light measurements were performed between 10 AM and 3 PM and during clear weather.

Structural analysis

All mechanical tests were performed within 48 h following the collection of all samples, all kept in humid conditions. The elastic modulus and maximum stress characteristics of leaves and shoots were measured using an electronic mechanical testing device equipped with a load cell of 125N (In-Spec 2200, Instron Corporation, Norwood, MA, USA). Tensile tests were performed on leaves of common beech and on the current year, leafy shoot stems of silver fir and Norway spruce, following the basic protocol of Vincent (1990, 1992).

Tensile tests were chosen because they represent a convenient way of measuring stiffness and maximum resistance and because they are geometrically similar to the biting/gripping then pulling-to-failure gesture used by ungulates when browsing. Ungulates pull on individual leaves when browsing beech but bite and pull on stems of the leafy shoot for the two conifers (Pers. Obs.). We elected to test the mechanical properties of these two different organs to assess mechanical resistance to this specific type of herbivory.

Needles of fir and spruce were cut away from the stem prior to tensile tests and kept for SLA and chemical measurements. For tensile tests on beech leaves, we cut from the same position on all leaves a strip 15x40 mm excised parallel to the midrib so that the tensile force was applied in the same axis as the midrib. The thickness of the strips was estimated using a linear variable differential transformer sensor connected to a voltmeter. The average cross-sectional area of the conifer shoots was estimated with a binocular microscope or digital calipers using three measurements of diameter in orthogonal axes of the shoot. Each extremity of the shoot / leaf was then attached to a clamp on the device so that the sample would not slip during the test but not under tension between the grips. Stem segments, which are rounded in cross-section, were fitted to standard clamps via grooved metal tabs that were firmly bolted together to ensure that the specimen did not slide during the test. An increasing force was applied by the machine at a rate of 12 $mm.min^{-1}$ under tension until failure. The length of the tested shoots ranged from 2 to 14 cm and the length of the tested leaves ranged from 3 to 9 cm.

Several parameters measured by the apparatus were kept for analysis:

- Youngs modulus in tension (MPa) is the initial linear slope of the curve representing the variation of tensile stress (ratio of the force applied to the section area) with elongation.
- Maximum tensile stress (MPa) is the ratio of the maximum stress to the section area.

For each parameter, the mean value for an individual was computed as the mean of the two closest values out of the three plant fragments sampled per individual.

Chemical and morphological analysis

The three samples of each individual were gathered so that each chemical analysis was performed at an individual scale. Beech leaves and fir and spruce needles were scanned to compute the foliar surface (mm^2) using ImageJ 1.51 software (Rasband 1997). The samples were then oven-dried and weighed to obtain their dry mass. The SLA of each individual was calculated as the ratio of the foliar surface and the dry mass, expressed in $mn^2.mg^{-1}$ of dry weight.

The leaves and needles of each individual were then ground to a fine, homogenous powder with a Retsch MM2-type ball mill. To measure the LPC, the leaf extract of each individual was mineralized using a mixture of nitric acid and oxygenated water. The solution was analyzed by colorimetry with a VICTOR3 Multilabel Plate Reader (Wallace 1420 Software) using the ammonium molybdate ascorbic acid method (Kuo 1996). The optic density was measured at 880 nm and compared to a calibration curve to obtain the LPC. The total phenolic concentration was determined with a colorimeter (DR/890 – HACH Company, Colorado, USA) using the Hach Tanniver method (method no. 8193, Hach, Loveland, CO, USA). The LNC and the concentration in carbon was measured with an elemental analyzer (Thermo Finnigan, Flash EA 1112, Thermo Fisher Scientific, Walthman, MA, USA). The contents in carbon, nitrogen and phosphorus are expressed in percentage of dry weight and the content in total phenolics was expressed in $mg.g^{-1}$ of dry weight. As the phenolic compounds produced by plants to protect their tissues from herbivores were found to be highly variable depending on the plant species, development stage or targeted organ, as well as on the herbivore species (Fields and Orians 2006, Elger et al. 2009, Hattas et al. 2011), we chose to focus on the total phenolic content instead of specific phenolic compounds.

Data analysis

Data transformation

As the samples were not all collected during the same period, the structural properties could be influenced by the age of the leaves / shoots. To overcome this bias, we used the length of the samples as an estimator of its age in relation to budburst. We modelled the development of the two structural properties (maximum stress and Young modulus) with the length of the samples by a simple linear regression model for each species. We log-transformed the data prior to analysis to correct the non-normality of the residuals of the model for silver fir in the fencing experiment only.

Fencing experiment design

We analyzed the fencing experiment data for each species using a principal component analysis (PCA) on the following variables: phenolic content, C:N ratio, Young modulus, maximum stress, available light and SLA. We used a one-way analysis of variance (ANOVA) to compare the coordinates on both axes at the different fencing dates (2005-fenced-plots, 2014-fenced-plots and unfenced plots). When the ANOVA was significant, we performed post-hoc analysis using the Newman-Keuls test. We examined the multi-trait consequences of the absence of large herbivores using a multivariate analysis of variance (MANOVA) with the same variables.

To assess the impact of the absence of ungulates on leaf phenolic content, structural resistance and C:N ratio for each of the three species, we performed a two-way ANOVA testing for differences between fenced and unfenced plots. We included a plot effect to account for variation in the environmental conditions between the plots. We examined the differences in SLA between samples from fenced and unfenced plots using an analysis of covariance (ANCOVA) including the available light for each individual.

For each species, we sorted the values of maximum stress of all the samples (three per individual) in three resistance categories (low, medium and high) of equal size. We visually compared the proportion of each class in the different types of fences (2005-fenced plots, 2014-fenced plots and unfenced plots) with a histogram.

Alpine climatic gradient data

To test the effect of temperature on the C:N ratio, structural defense, phenolic content, SLA, LNC and LPC, we used a linear mixed model with MAT and AL as fixed effects and the site as a random effect, for each species. The significance of the effect of MAT was assessed by commparing the models with a chi-square difference test to the same model without MAT. Since Norway spruce was only present at the Bauges site, we employed the same model without the site effect for this species.

All the analyses were performed with R 3.2.3 ©. Mixed models were computed from the *lme4* package (Bates et al., 2014). PCA analyses were performed using the *ade4* package (Chessel et al., 2004).

Results

Fencing experiment

PCA analysis

The first two axes of the PCA accounted for 66.10% of the total inertia for silver fir (51.81% for the first axis, 14.29% for the second) and for 76,38% of the inertia for Norway spruce (59.45% for the first axis and 16,93% for the second) (Fig. 1.a and 1.b). For those two species, the first axis of the PCA (PC-1)

contrasted shoots with high nutrient (LNC and LPC) and SLA values with more resistant ones that have a higher C:N ratio. The second axis of the PCA (PC-2) distinguished twigs with high *vs.* low phenolic content. The same PCA for common beech (Fig. 1.c) mainly contrasted leaves that have high SLA values with highly resistant leaves. The first two axis of the PCA accounted for only 54.95% of the total inertia for this species.

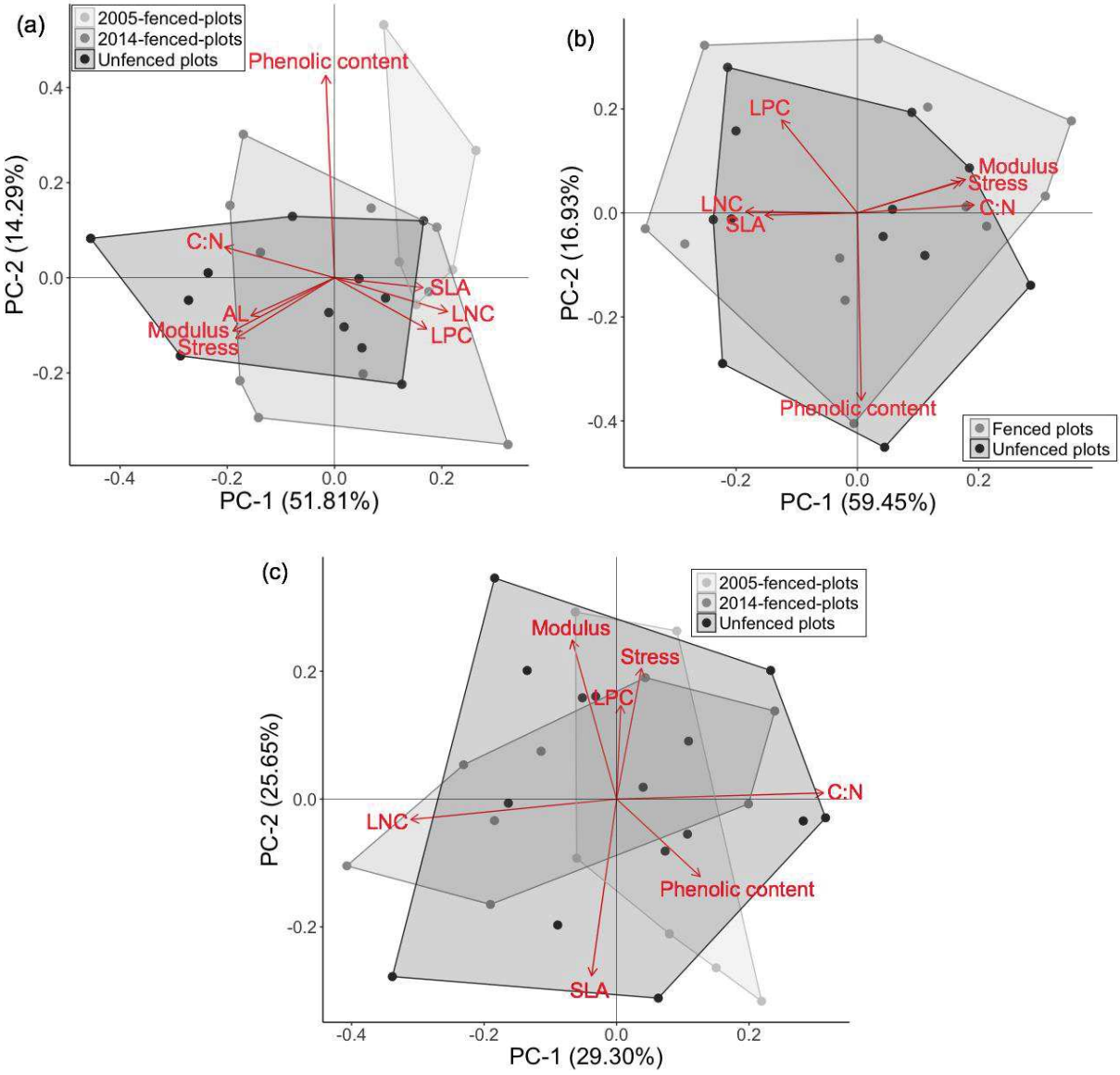


Figure 1: Principal Component Analysis performed with a) silver fir, b) Norway spruce and c) common beech data from the fencing experiment. Variables tested are: LNC, LPC, SLA, AL, C:N ratio, Youngs modulus, maximum stress and phenolic content. PC-1 and PC-2 respectively stand for 1st and 2nd principal component. 2005 and 2014 Norway spruce fenced plots data were not separated because there were not enough individuals to form two categories. AL was not included in Norway spruce and common beech PCA because of missing data for this variable

A MANOVA with the PCA variables revealed a significant difference between fenced and unfenced plots for silver fir ($p = 0.02$). The result was still significant when the 2005-fenced plots and 2014-fenced plots were considered as different categories ($p = 0.04$). One-way ANOVA performed on PC-1 coordinates revealed a marginally significant difference ($p = 0.06$) between the 2005-fenced plots, the 2014-fenced plots and the unfenced plots. Newman-Keuls post-hoc test showed that 2005-fenced plots were significantly different from unfenced plots with tender and more nutritive twigs. No differences were found with PC-2 coordinates ($p = 0.12$). The MANOVA performed with the same variables (except for available light) for Norway spruce revealed no significant differences between fenced and unfenced plots ($p = 0.15$). The coordinates of individuals from fenced and unfenced plots on both axes of the PCA were not statistically different either.

Chemical and morphological traits

Silver fir C:N ratio was significantly lower in the fenced plots than in the unfenced plots ($p = 0.01$). The phenolic content was higher in fenced plots, although this trend is marginally significant ($p = 0.09$). Silver fir SLA was not significantly different between fenced and control plots (Table 3). For Norway spruce, the C:N ratio, SLA and phenolic content were not significantly different between fenced and control plots (Table 3). SLA of common beech leaves was higher in fenced plots, although this trend is marginally significant ($p = 0.06$). No significant differences between fenced and unfenced plots were found for the other traits (Table 3).

Table 3: Foliar trait differences between individuals exposed and unexposed to ungulates browsing in the fencing experiment (mean ± standard deviation). ".", "*", "" and "***" respectively stand for a significance level of 90%, 95%, 99% and 99.9%.**

		Herbivore exclusion effect			Plot effect	
Species	Trait	Fenced plots *(Mean ± sd)*	Unfenced plots *(Mean ± sd)*	p	p	
Abies alba	SLA	9.82 ± 1.70	9.78 ± 4.37	0.97	< 0.001	***
	Maximum stress	-0.08 ± 0.58	0.09 ± 0.65	0.10 .	< 0.001	***
	Young modulus	-0.08 ± 0.68	0.08 ± 0.96	0.33	< 0.001	***
	Phenol	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0,01	0.09 .	0.33	
	C:N ratio	41.12 ± 9.35	49.06 ± 14.10	0.01 *	< 0.001	***
Picea abies	SLA	9.95 ± 5.80	9.78 ± 3.60	0.19	0.04	*
	Maximum stress	0.51 ± 1.10	-0.29 ± 0.95	0.03 *	< 0.01	**
	Young modulus	8.01 ± 40.60	-11.39 ± 44.70	0.06 .	< 0.001	***
	Phenol	0.02 ± 0.08	0.02 ± 0.01	0.44	0.31	
	C:N ratio	37.90 ± 12. 00	38.8 ± 8.60	0.78	< 0.001	***
Fagus sylvatica	SLA	25.42 ± 4.79	23.73 ± 4.92	0.06 .	< 0.001	***
	Maximum stress	20.39 ± 2.99	20.79 ± 2.32	0.70	0.63	
	Young modulus	561.10 ± 11.20	562.40 ± 122.40	0.97	< 0.01	**
	Phenol	0.04 ± 0.02	0.04 ± 0.02	0.75	< 0.001	***
	C:N ratio	20.53 ± 3.95	20.83 ± 3.17	0.83	0.79	

Physical traits

Silver fir shoots Youngs modulus and maximum stress were lower in the fenced plots, but the differences were not significant. For Norway spruce, maximum stress was significantly lower in the unfenced plots ($p = 0.03$). Young modulus was also lower in the unfenced plots, although this trend is marginally significant ($p = 0.06$) (Table 3). Common beech leaves Youngs Modulus and maximum stress were not significantly different between fenced and unfenced plots (Table 3).

The distribution of all the plant fragments put together into three resistance categories (low, medium, high) showed that most of silver fir shoots from 2005-fenced-plots belonged to the weakest class, without any shoot belonging to the most resistant class (Fig. 2). No trend was found for common beech or Norway spruce (Fig. 2).

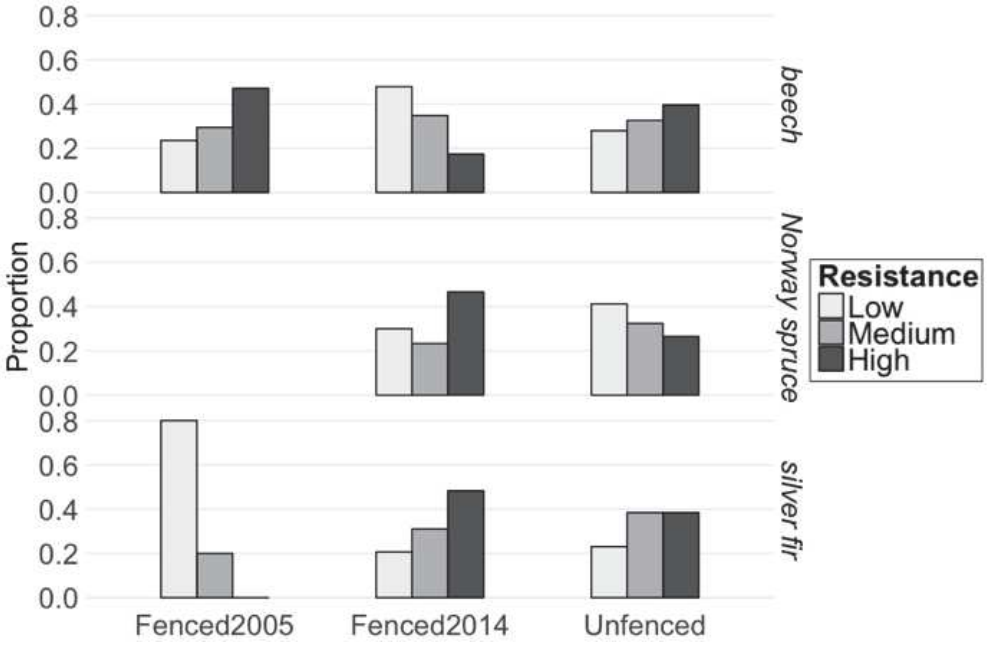


Figure 2: Intensity-class distribution of the maximum stress values between 2005-fenced plots, 2014-fenced plots and unfenced plots for silver fir, Norway spruce and common beech

Climatic gradient

The C:N ratio significantly increased with temperature for silver fir ($p = 0.01$) and common beech ($p < 0.01$) (Appendix 3). No effect was detected for Norway spruce, but this species occurred only on one site. LNC was negatively correlated with temperature for silver fir ($p = 0.03$) and for beech ($p = 0.02$) while no significant effect was detected for Norway spruce. Temperature had no significant influence on any studied tree species LPC (Table 4).

Temperature had no effect on the SLA or on the phenolic content of the studied tree species, but was positively correlated with silver fir structural resistance (Table 4).

Table 4: Effect of mean annual temperature on functional traits of silver fir and common beech (mean ± standard error to the mean). The results for Norway spruce were not presented, as this species was only present in one site of the climatic gradient. NS stands for not significant (5% significance level). ".", "*", "" and "***" respectively stand for a significance level of 90%, 95%, 99% and 99.9%.**

	Abies alba			*Fagus sylvatica*		
Trait	χ^2	*p*	Estimate ± se	χ^2	*p*	Estimate ± se
SLA	0.01	0.93	NS	0.81	0.37	NS
Maximum stress	14.29	< 0.001 ***	0.50 ± 0.12	1.20	0.27	NS
Young modulus	15.69	< 0.001 ***	15.91 ± 3.63	0.78	0.38	NS
Phenol	0.31	0.58	NS	2.91	0.09 .	NS
C:N ratio	6.53	0.01 *	3.25 ± 1.20	8.31	< 0.01**	3.37 ± 0.86
LNC	4.53	0.03 *	-0.01 ± 0.00	5.61	0.02 *	-0.0027 ± 0.0008
LPC	0.06	0.81	NS	0.02	0.89	NS

Discussion

Investment in chemical and structural defense in response to browsing

Both coniferous species responded to herbivory treatments through changes in their structural resistance. In fenced plots Norway spruce showed a higher structural resistance whereas silver fir responded with a slight decrease in shoot maximum stress as expected (H1) (Fig. 1), which would suggest a lower investment in structural defense when unexposed to ungulates. Surprisingly, we found no variation of the leaf phenolic content with browsing for the three species, although secondary metabolites are widely known as one of the main defense mechanisms used by plants against herbivores (Ayres 1993, Barbehenn and Constabel 2011). This result is nevertheless consistent with several studies reporting that structural reinforcement could represent a more important defense mechanism than chemical defense to protect plants against herbivores (Herms and Mattson 1992, Sanson et al. 2001, Carmona et al. 2011).

The fact that only physical traits were correlated with browsing may also be linked to the kinetics of inducible defense: depending on the plant and the herbivore species, there is a high variability in the persistence of herbivore-induced chemical changes. In most cases, changes occur within two minutes (Furstenburg and van Hoven 1994) and a few hours (Steinbrenner et al. 2011, Schultz et al. 2013) after the herbivore attack and may persist for several months (Seldal et al. 2017). However, the level of condensed tannins in *Acacia spp,* for instance, were reported to return to normal only two hours after being browsed by giraffes (Furstenburg & van Hoven 1994). As we were not able to precisely estimate when the sampled saplings had been browsed, we cannot exclude the possibility that phenolic

concentration had already returned to its pre-disruption level before the time of sample collection. Moreover, our study focused on total phenolics which include a vast array of molecules with diverse functions that are not strictly limited to anti-herbivore defense (Salminen & Karonen 2011). Similarly, Väisänen et al. (2013) found that deer browsing could induce variations in the relative proportions of different phenolic compounds without changing the total foliar phenolic content. It is thus possible that the reaction to browsing occurred at a finer scale than the one our measurements could detect.

The opposite reaction of spruce, whose shoots were less resistant when exposed to deer browsing, could be explained by a rapid herbivory-induced export of carbon and nitrogen resources from the attacked tissues to storage organs. Those resources would thus be temporarily unavailable for defense and stored to be used later for re-growth or reproduction (Schwachtje and Baldwin 2008). This strategy, referred to as induced-sequestration, has been observed in several studies on insect herbivory (Orians et al. 2011, Steinbrenner et al. 2011). In our study, chemical analyses on other organs of the saplings would be necessary to confirm this hypothesis. We noticed that the proportion of tender and resistant shoots or leaves were similar between fenced and unfenced plots for spruce (Fig. 2) when considering the three twigs of each sapling instead of a mean trait value per sapling, regardless of the variation per sapling. This highlights the importance of individual variability that may be due to differences between twigs during ontogeny, previous disturbance (e.g. by herbivores or pathogens), or environmental conditions (e.g. sun exposition) (Richardson et al. 2001, Bolnick et al. 2003, Albert et al. 2011).

Previous work on plant inducible defenses have underlined the importance of multifactorial approaches that also detect the cost of resource allocation to defense (Harvell 1990). We identified correlations between traits (revealed by the PCA) that are consistent with our hypothesis for the three tree species: highly resistant leaves contrasted with leaves with high SLA and/or nutrient concentration (Fig. 1). Only silver fir showed significant differences between fenced and unfenced plots, consistently with the assumption that silver fir is more likely to develop defense mechanisms against herbivores because it faces greater browsing pressure than the two other species (H1; Storms et al. 2008). Besides, only individuals from the 2005-fenced plots had more tender twigs than the controls. As most of the saplings we sampled were older than three years, it is manifest that individuals from the 2014-fenced-plots experienced browsing before fence protection, unlike most saplings from the 2005-fenced-plots. This idea supports the assumption of an 'all or none' response to herbivory: only the trees that have never been browsed do not allocate more resources to defense (Fields and Orians 2006).

Resource allocation in response to temperature

Contrary to our expectations of a positive link between temperature and LNC and LNP (H2), MAT were negatively correlated with LNC for fir and beech. Knowing that most N-regulated processes are

temperature-sensitive, a higher LNC in cold climates may be interpreted as a physiological acclimation to compensate for a lower efficiency of N-rich enzymes in colder conditions (Reich and Oleksyn 2004). The C:N ratio increased with higher temperatures for those species, involving a decrease in the palatability of the leaves for herbivores (Pérez-Harguindeguy et al. 2003) and an excess of carbon in the shoots that could be invested in anti-herbivore defense (Bryant et al. 1983). However no relationship between temperatures and chemical or structural defense was found for beech, meaning that even though the carbon gain is higher with increasing temperatures, this carbon surplus would not necessarily be allocated to defense for this species.

Combined effect of herbivory and temperature

We found a positive effect of temperature on silver fir shoot structural resistance, which would suggest that the surplus of carbon in warmer climates is partly invested in structural defenses. For this species, increasing temperatures and browsing pressure would both shift resource allocation towards a greater investment in structural resistance, whereas we predicted conflicting effects of those two environmental factors. Studies including browsing pressure when modelling the consequences of climate change for forest ecosystems, also found conflicting consequences: tree growth was generally favored by increasing temperature but limited by browsing (Post and Pedersen 2008; Fisichelli et al. 2012, Herrero et al. 2016). This unexpected result underlines how little we currently know about the combined effects of climatic variables and browsing on forest vegetation as those two factors are too rarely examined simultaneously in field studies. As ungulate populations continue to increase in European forests, further field investigations on the combined effects of climate and browsing, along with modelling approaches seems therefore essential to build more robust predictions of future forest composition (Bernard et al. 2017).

Acknowledgments

We thank Jean-Loup Imbert for taking part in most of the laboratory work, Jessy Monnot and Meline Reeb for their contribution to the fieldwork and Denise Mirat for correcting the linguistic mistakes. We are also grateful to the PACE platform members for supervising the chemical analysis, and to the biomechanics laboratory of the UMR 0931 AMAP for their help with mechanical tests. This study was funded by the ONF (French National Forest Office), ONCFS (French National Hunting and Wildlife Agency) and CNRS (National Center for Scientific Research) under partnership agreement 2016/05/6171. This study also benefitted from the DISTIMACC project (ECOFOR-2014-23, French Ministry of Ecology and Sustainable Development, French Ministry of Agriculture and Forest).

References

Agrawal, A. A. et al. 2010. Tradeoffs and negative correlations in Evolutionary Ecology. - Evol. since Darwin first 150: 243–268.

Albert, C.H. et al. 2011. When and how should intraspecific trait variability be considered in plant ecology? – Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 13: 217–225.

Auer, I. et al. 2007. HISTALP – historical instrumental climatological surface time series of the Greater Alpine Region. – Int. J. Climatol. 46: 17–46.

Ayres, M. P. 1993. Plant defense, herbivory, and climate change. – Biot. Interact. Glob. Chang. 75: 75–94.

Barbehenn, R. V. and Constabel C. P. 2011. Tannins in plant – herbivore interactions. – Phytochemistry 72: 1551–1565.

Barton, K. E. 2013. Ontogenetic patterns in the mechanisms of tolerance to herbivory in *Plantago*. – Ann. Bot. 112: 711–720.

Bates, D. et al. 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. – J. Stat. Softw. 67: 1–51.

Bernard, M. et al. 2017. Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. – For. Ecol. Manage. 400: 269–277.

Bolnick, D. I. et al. 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. – Am. Nat. 161: 1–28.

Boulanger, V. et al 2018. Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. – Glob Chang Biol 24:485–495.

Bryant, J. P. et al. 1983. Carbon/Nutrient Balance of Boreal Plants in Relation to Vertebrate Herbivory. – Oikos 40: 357–368.

Carmona, D. et al. 2011. Plant traits that predict resistance to herbivores. – Funct. Ecol. 25: 358–367.

Chessel, D. et al. 2004. The ade4 package - I: One-table methods. – R News 4: 5–10.

Clasen, C. et al. 2011. Forest Policy and Economics Financial consequences of losing admixed tree species: A new approach to value increased financial risks by ungulate browsing. – For. Policy Econ. 13: 503–511.

Cornelissen, J. H. C. et al. 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. – Aust. J. Bot. 51: 335–380.

Elger, A. et al. 2009. Plant ontogeny and chemical defense: older seedlings are better defended. – Oikos 118: 767–773.

Fields, M. J. and Orians, C. M. 2006. Specificity of Phenolic Glycoside Induction in Willow Seedlings (*Salix sericea*) in Response to Herbivory. – J. Chem. Ecol. 32: 2647–2656.

Fisichelli, N. et al. 2012. Sapling growth responses to warmer temperatures 'cooled' by browse pressure. – Glob. Chang. Biol. 18: 3455–3463.

Furstenburg, D. and Van Hoven, W. 1994. Condensed tannin as anti-defoliate agent against browsing by giraffe (*Giraffa camelopardalis*) in the Kruger National Park. – Comp. Biochem. Physiol. 107: 425–431.

Garel, M. et al. 2010. Are abundance indices derived from spotlight counts reliable to monitor red deer Cervus elaphus populations? - Wildlife Biol. 16: 77–84.

Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. – Am. Nat. 111: 1169–1194.

Hattas, D. et al. 2011. Phytochemistry Differential phenolic profiles in six African savanna woody species in relation to antiherbivore defense. – Phytochemistry 72: 1796–1803.

Hamilton, J. G. et al. 2001. The carbon-nutrient balance hypothesis: Its rise and fall. – Ecol. Lett. 4: 86–95.

Harvell, C. D. 1990. The ecology and evolution of inducible defenses. – Q. Rev. Biol. 65: 323–340.

Häsler, H. and Senn, J. 2012. Ungulate browsing on European silver fir *Abies alba*: the role of occasions, food shortage and diet preferences. – Wildlife Biol. 18: 67–74.
Herms, D. A. and Mattson, W. J. 1992. The Dilemma of Plants: to grow or defend. – Q. Rev. Biol. 67: 283–335.
Herrero, A. et al. 2016. From the individual to the landscape and back: Time-varying effects of climate and herbivory on tree sapling growth at distribution limits. – J. Ecol. 104: 430–442.
Keefover-Ring, K. et al. 2016. Growth and chemical responses of trembling aspen to simulated browsing and ungulate saliva. – J. Plant. Ecol. 4: 474–484.
Kuo, S. 1996. Phosphorus. In: Sparks, D. L. et al. (ed.), Methods of soil analysis. Part 3: Chemical methods. Soil Sci. Soc. Am., pp. 869–919.
Lowman, M. D. 1983. Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. – Aust. J. Ecol. 8: 17–25.
Loyttyniemi, K. 1985. On repeated browsing of Scots pine saplings by moose (*Alces alces*). – Silva Fenn. 19: 387–391.
Massei, G. et al. 2000. Chemical and morphological variation of Mediterranean woody evergreen species: Do plants respond to ungulate browsing? – J. Veg. Sci. 11: 1–8.
Moles, A. T. and Westoby, M. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. - Oikos 113: 91–105.
Moran, N. and Hamilton, W. D. 1980. Low nutritive quality as defense against herbivores. – J. Theor. Biol. 86: 247–254.
Orians, C. M. et al. 2011. Herbivore-induced resource sequestration in plants: why bother ? – Oecologia 167: 1–9.
Pérez-Harguindeguy, N. et al. 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. – Austral. Ecol. 28: 642–650.
Piedallu, C. et al. 2014. Présentation du portail web SILVAE : système d'informations localisées sur la végétation, les arbres et leur environnement. – Rev. For. française 66: 41–50.
Post, E. and Pedersen, C. 2008. Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. – Proc. Natl. Acad. Sci. 105: 12353–12358.
Rasband, W. S. 1997. Image J: Image processing and analysis in Java. U.S. National Institute of Health, Berthesda, Maryland, USA.
Reich, P. B. and Oleksyn, J. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. – Proc. Natl. Acad. Sci. 101: 11001–11006.
Richardson, A. D. et al. 2001. Within-crown foliar plasticity of western hemlock, *Tsuga heterophylla* in relation to stand age. – Ann. Bot. 88: 1007–1015.
Robbins, A. C. T. et al. 2012. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. – Ecol. Soc. Am. 68: 98–107.
Sallas, L. et al. 2003. Contrasting effects of elevated carbon dioxide concentration and temperature on Rubisco activity, chlorophyll fluorescence, needle ultrastructure and secondary metabolites in conifer seedlings. – Tree Physiol. 23: 97–108.
Salminen, J. and Karonen, M. 2011. Chemical ecology of tannins and other phenolics: we need a change in approach. – Funct. Ecol. 25: 325–338.
Sanson, G. et al. 2001. Measurement of leaf biomechanical properties in studies of herbivory: Opportunities, problems and procedures. – Austral. Ecol. 26: 535–546.
Schultz, J. C. et al. 2013. Flexible resource allocation during plant defense responses. – Front. Plant Sci. 4: 1–12.
Schwachtje, J. and Baldwin, I. T. 2008. Why does herbivore attack reconfigure primary metabolism? – Plant Physiol. 146: 845–851.

Seldal, T. et al. 2017. How to induce defense responses in wild plant populations? Using bilberry (*Vaccinium myrtillus*) as example. – Ecol. Evol. 7: 1762–1769.
Steinbrenner, A. D. et al. 2011. Herbivore-Induced Changes in Tomato (*Solanum lycopersicum*) Primary Metabolism : A Whole Plant Perspective. – J. Chem. Ecol. 37: 1294–1303.
Storms, D. et al. 2008. Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer Cervus elaphus and roe deer Capreolus capreolus. - Wildlife Biol. 2: 237–250.
Thuiller, W. et al. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. – Proc. Natl. Acad. Sci. 102: 8245–8250.
Tjoelker, M. G. et al. 1999. Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO2 acclimation of dark respiration in five boreal tree species. – Plant, Cell Environ. 22:767–778.
Väisänen, M. et al. 2013. Phenolic Responses of Mountain Crowberry (*Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum*) to Global Climate Change are Compound Specific and Depend on Grazing by Reindeer (*Rangifer tarandus*). – J. Chem. Ecol. 39: 1390–1399.
Vincent, J. F. V. 1990. Structural biomaterials. – Princeton Univ. Press.
Vincent, J. P. et al. 1991. Kilometric Index as Biological Indicator for Monitoring Forest Roe Deer Populations. - Acta Theriol. (Warsz). 36: 315–328.
Vincent, J. F. V. 1992. Plants, in: Vincent, J. F. V. (ed.), Biomechanics - materials, a practical approach. Oxford: IRL Press at Oxford University Press, 165-191.
Violle, C. et al. 2007. Let the concept of trait be functional! – Oikos 116: 882–892.
Westoby, M. et al. 2000. The time value of leaf area. - Am. Nat. 155: 649–656.
Westoby, M. and Wright, I. J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. – Trends Ecol. Evol. 21: 261–268.
Wright, I. J. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. – Nature 428: 821–827.

A l'échelle des traits foliaires, les effets du climat et de l'abroutissement apparaissent donc intimement liés. L'objectif de cette partie-ci reste d'étudier les effets du climat et de l'abroutissement sur la régénération de manière conjointe, mais en changeant d'échelle pour revenir à celle des organismes entiers.

CHAPITRE II-2
Are plant – ungulates interactions related to climate?

Quels sont les effets relatifs du climat et de l'abroutissement sur la croissance de la régénération ? Quelques études se sont intéressées à cette question en utilisant les *treelines*, limites altitudinale de distribution des arbres, comme repères géographiques et climatiques ; elles montrent que l'herbivorie par les ongulés interagit avec le climat pour définir la position de cette *treeline*, et peuvent la limiter sous son emplacement climatique potentielle (Cairns & Moen, 2004; Herrero et al., 2012, 2016; Speed et al., 2010). Une interaction a également été mise en évidence dans une autre zone de transition, latitudinale cette fois-ci : la zone de transition tempérée-boréale. La température y est un facteur majeur influençant les performances et la distribution des essences : les espèces tempérées voient leur croissance favorisée par des températures douces, alors que celle des espèces boréales est réduites dans de telles conditions. Fisichelli *et al*. (2012) montrent pourtant qu'une forte pression d'abroutissement est en mesure d'annuler cette réponse en termes de croissance à l'augmentation de la température, et par là même de repousser cette zone de transition plus au sud. Cela a également été démontré sur la transition entre toundra et buissons – en l'absence d'herbivores les buissons grandissent plus sous des températures douces, mais cela est annulé lorsqu'ils pâturent (Olofsson et al., 2009; Post & Pedersen, 2008).

Nous étudierons dans un premier temps les relations entre les deux pressions qui font l'objet de cette thèse, en cherchant à répondre à la question de l'effet du climat sur l'abroutissement du sapin, du hêtre, de l'épicéa ainsi que de l'érable. Il a par exemple été montré que les dégâts dus à l'herbivorie par les insectes diminuaient avec l'altitude, donc augmentaient potentiellement avec la température (Rasmann et al., 2014). Dans un second temps, nous nous recentrerons sur les interactions entre climat et abroutissement en identifiant lequel des deux facteurs a le plus d'influence sur la croissance des semis de ces quatre espèces.

A l'aide de mesures de hauteur et d'abroutissement sur des semis répartis le long d'un double gradient latitudinal et altitudinal européen, nous montrons un effet négatif de la température hivernale sur la probabilité d'être abrouti des semis de sapin, de hêtre et d'érable, ainsi qu'une interaction de la température avec la hauteur des semis : les grands semis d'érables sont préférentiellement abroutis par des hivers froids, tandis que les grands semis de sapin le sont par des hivers doux. De manière générale, les grands semis sont plus abroutis que les petits pour les quatre essences. Nous trouvons un effet négatif de l'abroutissement sur la croissance des semis, sauf pour l'épicéa, l'espèce la moins appétente, ainsi qu'un effet négatif de la température printanière sur la croissance des deux conifères, et un effet positif sur les deux feuillus. Il y a bien une interaction entre la température printanière et l'abroutissement pour l'érable et le sapin : l'effet négatif de l'abroutissement était compensé par des températures printanières douces pour le sapin, et accentué par des températures froides, tandis que c'était l'inverse pour l'érable.

Cette étude confirme que l'abroutissement est un déterminant majeur de la croissance des semis, et peut l'emporter sur le climat. De plus, le climat semble en partie contrôler l'intensité de l'abroutissement, dans le sens opposé à celui qui a été trouvé sur les insectes.

En effet, nous montrons un effet négatif de la température hivernale sur l'abroutissement, cohérent avec le fait que la ressource alimentaire est plus abondante par des hivers doux, ce qui réduit le recours à la consommation de ligneux (Storms et al., 2006). Une autre explication serait celle d'une modification du comportement alimentaire lié à la température ; il a en effet été montré que la recherche de fourrage était plus efficace en été qu'en hiver (Parker et al., 1996). Le couvert neigeux jouerait également un rôle, en réduisant l'accessibilité des semis (Kupferschmid & Bugmann, 2005), ce qui pourrait expliquer la divergence entre le patron que nous trouvons sur l'abroutissement par les ongulés et celui trouvé sur l'herbivorie par les insectes, qui a plutôt lieu l'été (Rasmann et al., 2014). Contrairement à l'herbivorie par les insectes, qui dépendrait de la présence de traits foliaires de résistance aux conditions abiotiques difficile, l'abroutissement par les ongulés dépendrait donc quant à lui plutôt de la disponibilité en ressource alimentaire.

Seuls les semis les plus grands étaient abroutis, sûrement du fait de leur détectabilité (Bergquist & Örlander, 1998; Diaci, 2002), ce qui est accentué par la protection du couvert neigeux. Cela est également cohérent avec ce que nous avons trouvé dans le CHAPITRE I-2, les densités de semis de moins de 20 cm de haut n'étant pas affectées par la mise en enclos, même pour le sapin.

L'effet de la température printanière sur la croissance des semis est plus variable et de magnitude moindre que celui de l'abroutissement, et ce malgré l'ampleur du gradient d'étude, qui couvre plusieurs pays européens à des latitudes et altitudes contrastées. Nous confirmons ainsi les résultats de précédentes études menées en zones de transition *treeline* (Cairns & Moen, 2004; Fisichelli et al., 2012; Herrero et al., 2012, 2016; Post & Pedersen, 2008; Speed et al., 2010). L'effet négatif de la température sur la croissance des conifères, et positif sur celle des feuillus, peut être expliqué par une covariation entre température et stress hydrique – auquel sapin et épicéa sont très sensibles (Cheaib et al., 2012). Pour l'épicéa, la température printanière a plus d'effet que l'abroutissement, ce qui est cohérent avec le fait qu'il s'agit d'une essence peu appétente.

Nous confirmons ainsi d'une part le rôle central de l'abroutissement dans l'orientation de la composition de la régénération d'un peuplement, d'autre part son interaction avec la variabilité climatique, et soulignons par cette étude la nécessité de prendre en compte les effets des grands ongulés sur la forêt lors des études sur les effets du climat sur l'habitat forestier, en l'incluant *a priori* dans les dispositifs et protocoles de mesure.

Il est prévu de soumettre le manuscrit correspondant à ce sous-chapitre à la revue *Global Ecology and Biogeography*

Are plant – ungulates interactions related to climate?

Comparison of consumption indexes along elevation gradients across a latitudinal gradient of European sites

Marianne Bernard[1,2], Xavier Morin[2], Sonia Saïd[3], Vincent Boulanger[4], Elena Granda[5], Raquel Benavides[6], Hervé Jactel[7], Marco Heurich[8], Sonia G. Rabasa[6], Fernando Valladares[6], Georges Kunstler[9]

[1] AgroParis Tech, 19 avenue du Maine, 75015 Paris

[2] CEFE UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5, France

[3] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertises, Unité Cervidés-Sanglier, "Montfort", 01330 Birieux, France

[4] Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, Boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

[5] IPE - CSIC Avda. Montañana, 1005. Zaragoza 50059 Spain

[6] Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, 28006 Madrid, Spain

[7] BIOGECO, INRA, Univ. Bordeaux, 33610 Cestas, France

[8] Bavarian Forest National Park, Freyunger Str. 2, 94481 Grafenau
Chair of Wildlife Ecology and Management, Faculty of Environment and Natural Resources, University of Freiburg, Tennenbacher Straße 4, D-79106 Freiburg

[9] Univ. Grenoble Alpes, Irstea, UR LESSEM, 2 Rue de la Papeterie, BP 76 F-38402, St-Martin-d'Hères, cedex, France

Abstract

In the northern hemisphere, the strong increase in ungulate populations and the expansion of their range leads to an important pressure on forest regeneration. Indeed, during periods when climate limits food availability, ungulates feed on lignified vegetation, especially the more palatable species. The increase in ungulate populations and its effects on forest regeneration arise in a context of climate change also that will also affect tree species with potential complex interactions with ungulates. Better understanding the interacting effects of browsing by ungulates and climate change on tree species seems crucial to forecast the future dynamics of forest ecosystems.

In this study, we sought to understand: (i) how browsing intensity varies with climate and (ii) whether seedling growth is more affected by browsing than by climate. To do so, we used a latitudinal and elevational gradient of sites across Europe, in which growth, height and browsing impact were recorded for seedlings of silver fir (*A. alba* Mill.), sycamore maple (*A. pseudoplatanu* L.), European beech (*F. sylvatica* L.) and Norway spruce (*P. abies* L. H. Karst).

We found that interactions between saplings height and winter temperature influenced browsing probability of silver fir and sycamore saplings, the most two palatable species. For all tree species but Norway spruce – the less palatable one, browsing probability decreased with temperature. For all tree species, taller saplings had a higher probability to be browsed than smaller ones, which might be due to a higher detectability and the protective effect of snow cover.

Similarly, we found an effect of the interaction between browsing and mean spring temperature on silver fir and sycamore maple growth. Browsing had a negative effect of the growth of all species but Norway spruce. In contrast, mean spring temperature had no clear effect on any of the species.

Browsing thus varies with climate and interacts with temperature to explain saplings growth. Our results highlight the importance of taking into account ungulate pressure on forest regeneration, particularly when settling large monitoring networks, since their browsing may interact with climate and lead to confounding effects.

Key words: Ungulate browsing; Trees; Climate change; Latitudinal and elevation European gradient; Silver fir; Norway spruce; European beech; Sycamore maple.

Introduction

The past decades have witnessed an important increase in deer populations in the northern hemisphere, in terms of number and of geographical expansion (Fuller & Gill, 2001), as it has been the case in United Kingdom for red deer, roe deer, and other deer species such as sika deer (*Cervus nippon*) and Chinese muntjac (*Muntiacus reevesi*) (Carden et al., 2011; Harris et al., 1995; Ward, 2005). Similarly, the harvest of red deer has increased exponentially in Denmark, France, Hungary, Norway, Poland, Scotland, Slovenia, Sweden and Switzerland, remained stable in Austria and Germany, and slightly declined in Poland (Milner et al., 2006). In France, the number of red and roe deer culled by year has almost been multiplied by four within the last 25 years. Red deer are nowadays present in half of the French forests, and roe deer in each of them (Réseau Ongulés Sauvages ONCFS-FDC). Red and roe deer abundance and range has also been increasing in southern Europe (Mattioli et al., 2001; Telleria & Virgos, 1997). Due to this rise, there are growing concerns through Europe about collisions with motor vehicles and sickness transfer to cattle, and especially ungulate damage to agricultural and forestry lands and conservative habitats, as synthesized by (Reimoser & Putman, 2010).

Ungulates feed on lignified species, especially in periods of low food availability periods such as winter. Some tree species are more palatable, thus more sensitive to ungulate browsing pressure, than others. Therefore, by affecting differentially tree species, ungulates may misbalance the given composition of a forest. For instance, silver fir is much more consumed than Norway spruce, and also more browsed than beech in lowlands (Boulanger et al., 2009; Heuzé et al., 2005; Potvin et al., 2003).

Deer overabundant populations represent a key driver of changes in plant assemblages (Boulanger et al., 2015). They have been showed to prevent seedlings establishment and saplings growth and impair the positive effect of disturbances on tree species diversity (Nuttle et al., 2013; Zerbe & Kreyer, 2007). By their browsing, ungulates are susceptible to delay or even prevent the establishment of a tree species in a given site, counteracting the mitigation approaches of forest management designed to face climate change. For instance, under high browsing pressure, the establishment of silver fir is very difficult, and its growth may become almost impossible (Bernard et al., 2017; Heuzé et al., 2005b).

This important and widespread increase arises in a context of climate change that also creates a new and strong pressure on forest. Indeed, especially in northern and western Europe, warmer temperatures and increasing atmospheric CO_2 content are expected to positively affect forest growth and wood production, at least in the short–medium term (Kauppi et al., 2016). However, increasing drought intensity and disturbance risks may cause adverse effects likely to outweigh positive trends in southern and eastern Europe (Kauppi et al., 2016; Lindner et al., 2010). European mountain forests are particularly threatened in terms of plant species loss and turnover, that are estimated to reach about more than 60 % in the maximum change scenario A1-HadCM3 (Thuiller et al., 2005). Seedlings are supposed to be particularly sensitive to climate change (Walck et al., 2011), although its impact on the regeneration phase is difficult

to assess and thus poorly known. However, seedlings represent a critical phase for forest renewal, as well as a lever managers might use to define a future composition for forest, better adapted to expected climate changes. Indeed, forest managers now have to face the challenge of choosing the species composition most appropriated to the expected future climatic conditions. For instance, silver fir is considered a potential alternative to the projected regression of tree species such as Norway spruce (Aussenac, 2002; Gomez, 2012).

Thus, forest regeneration phase is very sensitive to both changes in climate and browsing pressures, with potential crucial impacts on forest renewal: it is therefore of central importance to study the effect of browsing and climate on forest regeneration jointly, in order to implement relevant management measures that take those two selective pressures into account.

In fact, changes in climate and in ungulate browsing pressure are likely to have complex interactions, especially at the regeneration phase. Few studies have already addressed this issue. Most of them concerned the specific context of treeline dynamics and showed that grazing interacts with climate to define the treeline position, and may limit the treeline below its climatic potential (Cairns & Moen, 2004; Herrero et al., 2012, 2016; Speed et al., 2010). In the temperate – boreal transition zone, Fisichelli et al. (2012) showed that although temperature was a key driver of sapling performances and distribution, high browsing pressure could eliminate the positive growth-responses to temperature of temperate species and the negative one of boreal species, which may therefore push this transition zone further south. The same pattern was evidenced on grazed shrubs, highlighting the control of shrub abundance by an interaction between herbivores and climate (Olofsson et al., 2009). Intense grazing also seems to be able to hinder a shift between plant communities due to warming (Post & Pedersen, 2008).

Such examples show how important the impact of browsing on the response of plants to climate may be. It is thus crucial to understand interactions between ungulate pressure and climate, particularly for mountain forest species, that will be exposed to strong climate change impacts. Interactions between herbivory and climate has already been evidenced in other systems than plant-ungulates in temperate areas, for instance insect herbivory, other biomes such as savannah, or other herbivores such as livestock. On insects, an interaction between climate and insect herbivory was showed to explain birch growth (Karlsson et al., 2004). Moreover, not only insect outbreaks can be damaging to forests: in a changing climate context, background insect herbivory could modify vegetation structure (Wolf et al., 2008). In addition, a consistent negative effect of elevation – and thus presumably temperature – on insect herbivory has ever been found (Rasmann et al., 2014). In the savannah, woody cover is constrained by climate (mean annual precipitation). Below the mean annual precipitation (MAP) threshold of ~650 mm, herbivory and other disruptions such as fire and soil properties interact to reduce woody cover (Sankaran et al., 2005). Climate and herbivory by livestock may also interact. In South Dakota for instance, landscape and especially the coexistence of trees and grasses is shaped by both

grazing and climate, in addition to fires (Bachelet et al., 2000; Christensen et al., 2004). In the transition between Mediterranean and Boreo-alpine biographical regions, De Bello et al. (2006) showed that climate and sheep grazing had interacting effects on species diversity, that was lower in water-stressed environments, and higher in grazed areas in humid locations.

The effects of such climate-herbivory interactions on the regeneration phase still need to be studied in temperate mountain forest species. More precisely, we still do not know if climate has an impact on browsing on seedlings. One the one hand, as woody species are browsed by ungulates as an alternate food resource to more palatable plants, one may assume that the tougher the environment, the rarer food resource, the more browsed the seedlings. On the other hand, Rasmann et al. (2014) demonstrated that insect herbivory decreased with increasing elevation, *i.e.* with climate harshness, presumably due to the defences plants had developed to face less favourable climatic conditions, that also protected them from herbivore attacks. Consistently, roe deer abundance have been found to be negatively correlated to sclerophyllous forest cover (Telleria & Virgos, 1997). Moreover, in harsher climate, which means at higher elevation in the case of temperate mountains, snow cover may have a protective effect, on herbaceous food resource as well as on small seedlings as it has been shown on unbrowsed shrub species in the Boreal zone (Hallinger et al., 2010). Besides, the deleterious effects of browsing on the regeneration of some temperate mountain forest tree species is well-known, and some effects of climate change are supposed and dreaded, but the relative effects of both remain unknown.

In this study, we thus address the two following questions:

- How does browsing vary with climatic conditions?
- Is browsing more critical than climatic conditions for seedling growth?

We focus on four tree species – silver fir, sycamore maple, Norway spruce, and European beech – chosen because they are among the most abundant tree species in European mountains as already mentioned, and also because of their silvicultural importance. We relied on a network of seven forest sites, designed across a European latitudinal gradient, from southern France to northern Sweden, through Germany and Poland. All sites included an elevational gradient of plots.

Materials and methods

Study sites, species and sampling

To cover a large climatic gradient, seven sites were sampled, in four European countries covering a large latitudinal range (Fig. 1, Table 1). In each site an altitudinal gradient was also sampled to maximise the climatic gradient covered. Samplings were carried out in 2010 at each site, except in 2017 for Bavarian Forest National Park site. On each elevational gradient, we established a number of transects according to the elevational range, separated from each other by at least 100 m in elevation (50 m for Swedish transects, where the temperature decreases more rapidly with increasing elevation (Stones & Carlson, 1979)). To minimize the effect of forest management, we selected plots with no management evidences over the past 40 years.

Table 1: Description of the seven field sites showed in Fig. 1. Climate variables – annual mean temperature range and annual mean cumulative precipitation range – were obtained from Worldclim model (Hijmans et al., 2005). Species selected for this study are written in bold characters

Country	Site	Mean latitude	Mean longitude	Elevational range	Temperature range (°C)	Precipitation (mm)	N transects	N plots	Woody species present
France	Vercors	44° 59' N	05° 30' E	1200-1400	1.8 / 2.7	1110 – 1152	2	6	***A. alba***, ***A. pseudoplatanus***, *B. pendula*, ***F. sylvatica***, ***P. abies***, *P. uncinata, S. aria, S. aucuparia*
France	Belledonne	45° 05' N	05° 50' E	547-2013	-1.1 / 5.7	916 – 1440	7	26	***A. alba***, *A. platanoides*, ***A. pseudoplatanus***, *C. betulus, C. sativa*, ***F. sylvatica***, *F. excelsior, I. aquifolium, Q. petraea*, ***P. abies***, *P. cembra, P. uncinata, P.avium, P. tremula, S.aucuparia, T. platyphyllos*
France	Chartreuse	45° 22' N	05° 45' E	524–1520	1.1 / 5.8	960 – 1282	3	17	***A. alba***, *A. platanoides*, ***A. pseudoplatanus***, *C. betulus, Corylus avellana*, ***F. sylvatica***, *F. excelsior*, ***P. abies***, *P. uncinata, S. aria, S. aucuparia,, Tilia cordata*
Germany	Freiburg	47° 55' N	07° 53' E	560–1260	1.2 / 5	1002 – 1513	6	24	***A. alba***, ***A. pseudoplatanus***, ***F. sylvatica***, *F. excelsior, Larix decidua*, ***P. abies***, *S.aucuparia*
Germany	Bavarian FNP	49° 03’ N	13° 20' E	765 – 1355	2 / 7.2	894 – 1295	4	30	***A. alba***, *A. glutinosa, A. incana, A. platanoides, A. pseudoplatanus, B. pendula*, ***F. sylvatica***, *F. excelsior*, ***P. abies***, *P. tremula, P. avium, S.aucuparia, T. baccata T. platyphyllos, U. glabra.*
Poland	Kroscienko	49° 26' N	20° 33' E	500–1100	-0.1 / 1.6	751 – 987	4	16	***A. alba***, *A. platanoides*, ***A. pseudoplatanus***, *B. pendula, C. avellana*, ***F. sylvatica***, *F. excelsior*, ***P. abies***, *P. avium, P. tremula, S. aucuparia, T. cordata*
Sweden	Gällivare	67° 07' N	20° 33' E	400–608	-8.3 / -9.2	486 – 512	4	16	*Alnus incana, B. pubescens*, ***P. abies***, *P. sylvestris, Salix sp*

Free-ranging populations of ungulates occur at various densities in each site: roe deer (*Capreolus capreolus* L.) are present in each site, red deer (*Cervus elaphus* L.) in each site but Gällivare (Sweden), chamois (*Rupicapra rupicapra* L.), Ibex (*Capra ibex* L.) and mouflon (*Ovis gmelini musimon*) are present in French sites. Moose (*Alces alces* L.) is present only in Gällivare (Supplementary material E-2).

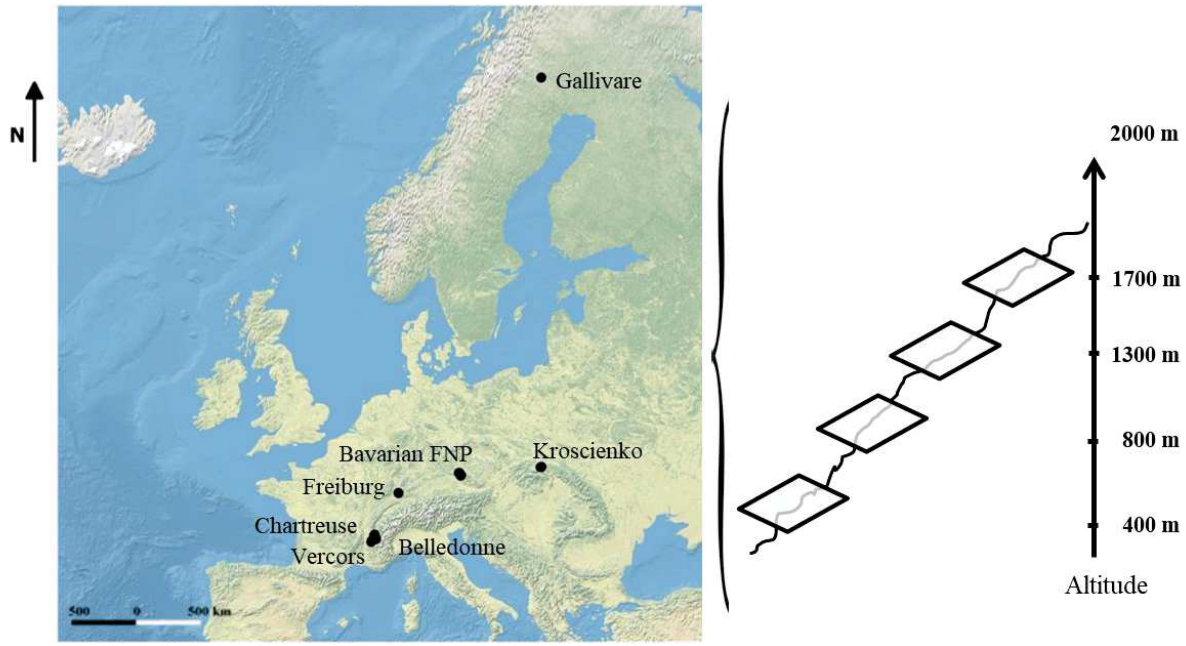


Figure 1: Study sites distributed along a latitudinal gradient across Europe (a), each site including an elevation gradient (b)

Adult tree abundance was recorded on circular plots of 20 m radius along each transect in each site. In all sites but Bavarian FNP, the number of circular plots varied among 4 and 6 plots per elevation. In Bavarian FNP, a total of 30 plots were located each 100 m along four transects. The abundance of juveniles (up to 50 cm tall) was recorded in 1 m² subplots in the center of each plot. The number of these subplots varied among species, from four for species with high density (*i.e.* five or more individuals within the four central subplots), to 16 for low-density species (*i.e.* less than 5 individuals in the four central subplots). When it was not possible to find a representative number of seedlings of each species in the seedling plots, we randomly chose 20 seedlings (< 50 cm) of each dominant species at each elevation. The height of each seedling was measured and the browsing was recorded as binary information (1 when the seedling was browsed, 0 when not). The growth of each seedling was estimated measuring the length of the last shoot.

We focused on silver fir *Abies alba* Mill., Norway spruce *Picea abies* L. H. Karst., European beech *Fagus sylvatica* L. and sycamore maple *Acer pseudoplatanus* L. (Table 1), which were the four most

abundant species across all sites. They share different ecologies: sycamore maple is a post-pioneer species, Norway spruce is considered as such, while silver fir and European beech are, late-successional species (Rameau et al., 1993). 2981 individuals were included in the analysis.

Climatic data

Climatic data were mean monthly temperature data and mean monthly cumulative precipitation data obtained from Worldclim database, Version 1 over the period 1960-1990 (Hijmans et al., 2005). They were then downscaled at the transect level using the local elevation utilizing the moving-window regression method of used by Kunstler et al. (2011) and a 50 × 50 m digital elevation model. For each elevation, we calculated the mean annual cumulative precipitation by adding monthly cumulative precipitations over the whole year. As, they were strongly correlated to elevation ($r > 0.7$, Pearson test), we did not keep them in the analysis and focused on temperature data ($T_{meanWCdownscaled}$). The period of the year during which climate is likely to control browsing intensity or seedling growth is likely to differ so we use two different climatic variables. Browsing on woody plants mostly depends on the availability of food resource the winter before, thus we had to consider data of the winter (December, January and February) before the sampling years T_{m_wint}. All sites were covered by a 30-cm-deep snow cover or more during winter (Supplementary material A). To account for the inter-annual variability we used monthly data from CHELSA portal ($T_{meanCHELSA}$), Version 1.2 online (Karger et al., 2017) to add the inter-annual anomalies (Supplementary material B). Seedling growth is strongly dependent on spring temperature, we thus use mean spring temperature (*SpringT*) by averaging mean April, May and June.

Estimation of an empirical index of ungulate pressure

In order to include an estimation of the browsing pressure from ungulates, we built an empirical ungulate pressure index based on the presence – absence of each ungulate species on the sites, their average body mass, and the classification of tree species (deciduous / Norway spruce / silver fir) regarding each ungulate species diet type – intermediate feeders / grazers versus concentrate selectors / browsers (Hofmann, 1989). We thus obtained one index per tree species (deciduous / Norway spruce / silver fir) and per site. See more in Supplementary material F.

Statistical analysis

Firstly, we assessed the effect of winter temperature and sapling height on the browsing occurrence (binary variable Br) of each tree species. We chose to take into account saplings height because taller saplings may be more visible than smaller ones (Bergström & Bergqvist, 1999), and because of the potential protective effect of the snow cover, that was present on each plot. We used a generalized mixed linear model (1) with a binomial error term:

$$Br = \alpha + \beta \times T_{m_wint} + \gamma \times Ht_{sapl} + \delta \times T_{m_wint} * Ht_{sapl} + \theta_{S/Z} \quad (1)$$

Mean winter temperature (T_{m_wint}) and sapling height (Ht_{sapl}) were centered and scaled. Mean winter temperature, sapling height and their interaction were fixed effects. The block (Z, one per elevation was treated as a random effect nested under the site ($\theta_{S/Z}$).

Secondly, we considered last shoot length (*LSL*) a proxy of sapling growth. To test the relative effects of climate and browsing on sapling growth, we used a linear mixed model (2):

$$Log\ (LSL) = \alpha + \beta \times SpringT + \gamma \times Br + \delta \times SpringT : Br + \lambda \times Ht_{sapl} + \theta_{S/Z} \quad (2)$$

The response variable "*LSL*" was log-transformed. Mean spring temperature (*SpringT*), browsing (*Br*) and sapling height (Ht_{sapl}) were centered and scaled. They were all fixed effects, as well as the interaction between mean *SpringT* and *Br*. We added the same random effect as described before ($\theta_{S/Z}$), which was block nested under the site.

The Swedish site Gällivare only contains Norway spruce, and is much colder than the other ones (mean annual temperature = -8,7°C in Gällivare *vs*. mean annual temperatures between +0.3°C and +3.2°C for all the other sites). Consequently, for Norway spruce, we repeated each model after removing data from Gällivare to check whether the trends were driven by this particular site. Results related to these analyses are reported in supplementary material C and D.

Mixed models were realized using *glmer* and *lmer* functions from *lme4* package 1.0+, R version 3.4.1, and *lmerTest* package (Bates et al., 2014; Kuznetsova et al., 2017). We graphically checked the residuals from the models for normality and homoscedasticity.

Results

Effect of climate on browsing

Sapling height had a positive effect on the browsing probability of all species ($p = 0.03$ for beech, and $p < 0.01$ for all other species). Mean winter temperature had a negative effect on silver fir, beech ($p = 0.03$ for both) and sycamore maple browsing probability ($p < 0.01$, Table 2). For Norway spruce no winter temperature effect was detected whether the Swedish site Gällivare was considered or not (Fig. 2, Table 2, supplementary material E).

Table 2: Effect of T_{m_wint}, Ht_{sapl} and their interaction on Br, for each tree species

Variable	Tree species	Estimate ± Std error	Z value	Pr(>|Z|)	
T_{m_wint}	Silver fir	-1.646 ± 0.737	-2.235	**0.025**	*
	Sycamore maple	-1.136 ± 0.272	-4.166	**< 0.001**	***
	European beech	-0.710 ± 0.330	-2.154	**0.031**	*
	Norway spruce	-0.263 ± 0.451	-0.582	0.561	
Ht_{sapl}	Silver fir	0.677 ± 0.133	5.094	**< 0.001**	***
	Sycamore maple	0.581 ± 0.096	6.027	**< 0.001**	***
	European beech	0.448 ± 0.210	2.137	**0.033**	*
	Norway spruce	0.757 ± 0.220	3.441	**0.001**	***
$T_{m_wint} : Ht_{sapl}$	Silver fir	0.335 ± 0.130	2.575	0.010	
	Sycamore maple	-0.241 ± 0.107	-2.250	**0.024**	*
	European beech	-0.162 ± 0.229	-0.705	0.481	
	Norway spruce	0.116 ± 0.234	0.496	0.620	

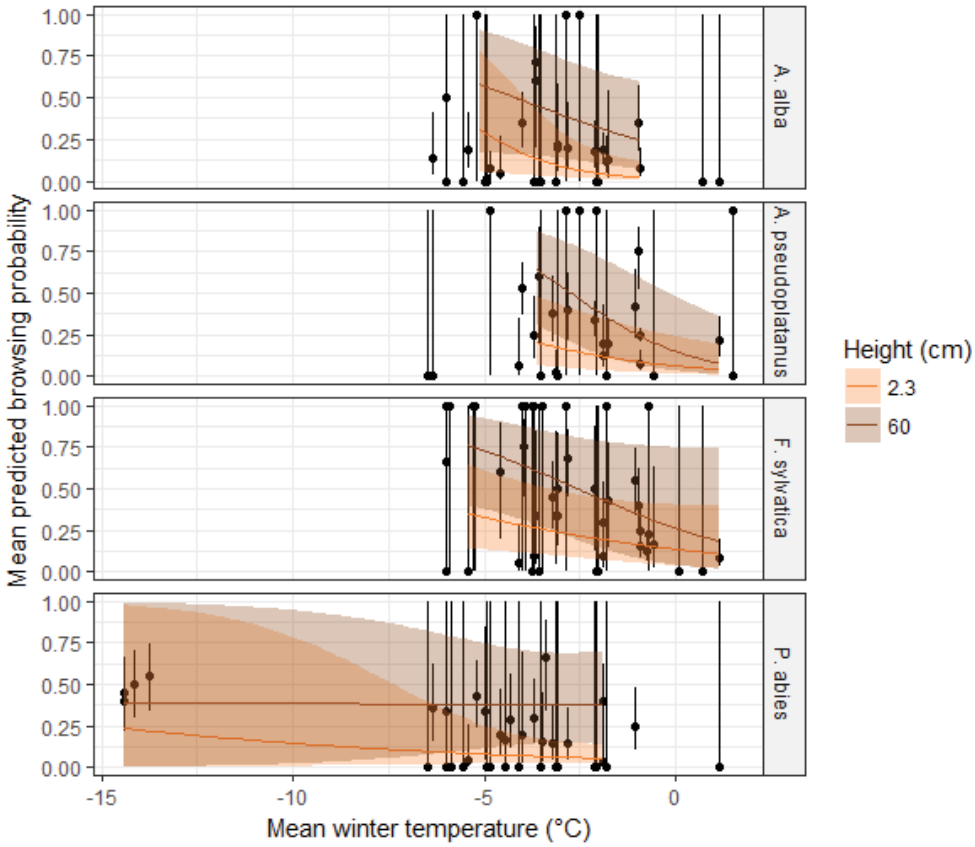


Figure 2: Browsing probability values predicted by model M1, versus mean winter temperature (°C). Colors refer to lower (5%) and upper (95%) quantiles of seedlings height

The interaction between sapling height and mean winter temperature had a positive effect on silver fir ($p = 0.01$), whereas it had a negative one on sycamore maple ($p = 0.02$) browsing probability. In other words, for sycamore maple, the preference for taller saplings increases as winter is colder. On the contrary, for silver fir, the preference for taller saplings decreases as winter is colder; the magnitude of this effect is however relatively small (Fig. 2). This interaction had no significant effect for beech, nor for Norway spruce (Fig. 2).

Relative effects of mean spring temperature and browsing on sapling growth

There was a negative effect of browsing on sapling growth for all species but this effect was not significant for Norway spruce, the least palatable species (Table 2, Fig. 3). As commonly reported for saplings, height growth increased with sapling height for all the species, and the effect was not significant only for silver fir (Table 2, Fig 3). This might be due to the restricted range of sapling height for this species (25% of the saplings were less than 3.3 cm, and 75% less than 8.0 cm tall). Spring temperature had a marginal negative effect on the height growth of Norway spruce (whether data from Gällivare were taken into account or not, see supplementary material B) and silver fir, two high elevation

species. Conversely, spring temperature had a positive or neutral effect for sycamore maple and beech (Fig. 3).

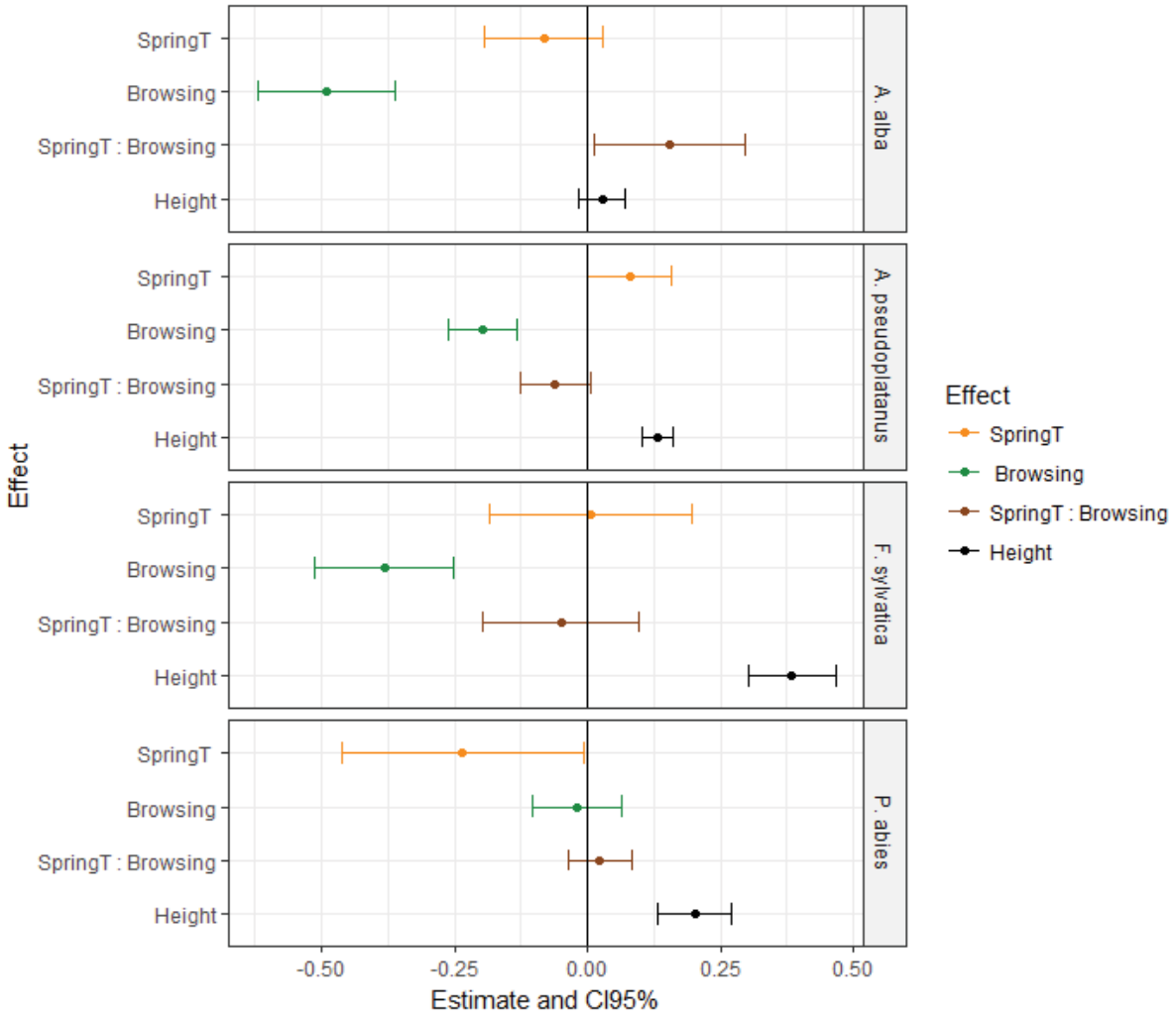


Figure 3: Estimates of parameters of model M2 for each variable / interaction tested, with their confident interval (all variables were scaled), for each tree species. Confident intervals including 0 mean the variable has no significant effect of sapling last shoot length

The interaction between browsing and mean annual temperature had a positive effect on silver fir and a marginal negative effect on last shoot length of sycamore maple saplings ($p = 0.03$ and $p = 0.07$ respectively, Table 3 and Fig. 3). Thus, the negative effect of browsing on silver fir saplings growth is mitigated by milder temperatures, and accentuated by colder temperatures, whereas the reverse is observed for sycamore maple. When Gällivare was excluded from the analysis, the interaction between mean spring temperature and browsing was positive ($p < 0.001$), suggesting similar interactive effect for Norway spruce.

Table 3: Effect of mean spring temperature, browsing and their interaction on the natural logarithmic transformation of last shoot length, for each tree species. We kept the transformed values of seedlings height to avoid any misinterpretation (Feng et al., 2013)

Variable	Tree species	Estimate ± Std error	t value	P(>|t|)	
SpringT	Silver fir	-0.083 ± 0.055	-1.497	0.152	
	Sycamore maple	0.080 ± 0.040	2.014	0.057	.
	European beech	0.006 ± 0.095	0.067	0.947	
	Norway spruce	-0.235 ± 0.114	-2.071	0.073	.
Br	Silver fir	-0.491 ± 0.065	-7.548	**< 0.001**	***
	Sycamore maple	-0.198 ± 0.033	-6.052	**< 0.001**	***
	European beech	-0.383 ± 0.065	-5.875	**< 0.001**	***
	Norway spruce	-0.019 ± 0.042	-0.459	0.646	
SpringT : Br	Silver fir	0.153 ± 0.071	2.158	**0.031**	**
	Sycamore maple	-0.060 ± 0.033	-1.833	0.067	.
	European beech	-0.050 ± 0.074	-0.681	0.500	
	Norway spruce	0.024 ± 0.030	0.777	0.438	
Ht_{sapl}	Silver fir	0.027 ± 0.021	1.274	0.203	
	Sycamore maple	0.131 ± 0.015	9.026	**< 0.001**	***
	European beech	0.384 ± 0.041	9.391	**< 0.001**	***
	Norway spruce	0.202 ± 0.035	5.766	**< 0.001**	***

Estimation of an empirical index of ungulate pressure

Ungulate pressure index tended to decrease with mean winter temperature (supplementary material F-3).

Discussion

A striking result of our study is that browsing by ungulates may be a more important driver of seedling growth than climate, even at a continental scale. In addition, climate seems to partly control browsing intensity, but is in contradiction with the positive correlation between temperature and herbivory that has generally been reported for insect herbivores.

Effect of climate on browsing

Mean winter temperature seemed to limit browsing on the seedlings of three out of the four tree species we studied (silver fir, sycamore maple, and beech). This is consistent with the higher food availability by milder winters leading less browsing on woody species such as silver fir. Indeed, browsing on lignified species often occurs because of a lack of more palatable resource during low food-availability periods (Häsler & Senn, 2012). This is evidenced by the increase in the proportion of brambles and grasses in roe deer diet, as soon as their availability increased following a storm (Storms et al., 2006). Forbs and herbaceous species being more abundant when the temperature increases, the slight decrease of browsing with temperature would be consistent with a shift of food choice towards plants with a higher and more easily accessible nutritional content (Storms et al., 2008). We may also assume temperature-induced variations in foraging behavior, as foraging is more efficient in summer than in winter because of higher ratio energy intake / energy expenditure with warmer temperatures (Parker et al., 1996). The negative effect of temperature on browsing probability may also be related to snow, that is present in all plots every winter, and covers all alternate resource and small saplings (supplementary material D). The link between snow cover and browsing intensity has already been assumed (Kupferschmid & Bugmann, 2005), but not systematically verified (Lefort et al., 2007). However, it seems more caused by the mechanical obstacle represented by snow cover than by snow attractiveness for ungulates. Regarding moose, snow depth does not contribute significantly to moose habitat selection, even if moose tend to avoid deep snow areas in early winter (Schwab & Pitt, 1991). Lastly, an explanation could be that snow cover or temperature would strongly affect ungulates distribution. This has been evidenced for moose (*Alces alces*) that avoided places with temperatures higher than 30°C in

summer, *i.e.* the thermal limit requiring panting to dissipate metabolic heat (Schwab & Pitt, 1991). However, this last assumption is very unlikely since the panting thermic threshold is barely reached in our study sites. Moreover, variations in snow cover do not affect ungulate mortality (Okarma et al., 1995).

Interestingly, Rasmann et al. (2014) found a reverse relationship between climate and insect herbivory on the same gradient of sites. Insect herbivory on silver fir and beech decreased with increasing elevation, which suggest that it was positively linked to temperature. Norway spruce was not eaten by insects, and sycamore maple was not studied. We may assume that insect herbivory occurs in summer, when leaves are present and herbivore insects are active, whereas ungulate browsing occurs in winter, a period cumulating a lower resource availability and an increasing protection by snow cover with lower temperatures. Moreover, the positive effect of temperature on insect herbivory (Rasmann et al., 2014) is partly explained by the fact that plant species from higher elevations may have developed tougher leaves as an adaptation to severe climatic conditions, which may indirectly confer increased resistance to herbivores. Besides, silver fir shoots have been shown to be plastic facing browsing (Barrère et al., *in prep*). Nevertheless our results show that ungulates herbivory seems to depend more on the availability of food resource than on woody species foliar traits.

Sapling size had a positive effect on the browsing probability of all tree species, which can be linked to the presence of the snow cover protecting smaller saplings (in our study the 5 % and 5 % quantiles of saplings height are 5 cm and 60 cm). Moreover, ungulates barely eat close to the ground (Renaud et al., 2003) and rather browse taller saplings that are detectable and easy-to-find (Bergquist & Örlander, 1998; Bergström & Bergqvist, 1999; Diaci, 2002; Kullberg & Bergström, 2001). Besides, the presence of shrubs or woody debris has been shown to favour silver fir, by limiting browsing of its seedlings and by limiting the growth of Norway spruce seedlings (Heuzé et al., 2005a; Rammig et al., 2007). However, this positive effect is controversial and seems to depend a lot on the microsite conditions (Kupferschmid & Bugmann, 2005; Pellerin et al., 2010).

In other words, for sycamore maple, the preference for taller saplings increased in colder winters. This is consistent with the protection offered by the snow cover, that would be thicker in colder sites. In contrast, the effect of browsing does not interact with that of climate to explain beech seedlings growth. This is consistent with the fact that sycamore maple is supposed to be quite palatable to deer (Konôpka & Pajtík, 2015), at least more palatable than European beech (Diaci et al., 2012). European beech is an unpalatable species that is barely browsed in the lowlands (Boulanger et al., 2009), and can be browsed in mountainous regions when there is no alternate food resource. Ungulate herbivory has even been shown to strongly affect the development of beech (Wagner et al., 2010; Zerbe & Kreyer, 2007).

Unexpectedly, the preference for silver fir taller saplings decreased as winter was colder. This could be due to its higher palatability (Redjadj, 2010; Rozman et al., 2015), combined with the low resource availability by cold winter, that would lead deer to dig in the snow to browse even small silver fir saplings. However, the magnitude of this effect is relatively small. Besides, the ungulate pressure index

we developed tended to decrease with mean winter temperature. Although this index relies on many uncertainties (see below), this finding would be consistent with the assumption of a more important food resource availability by milder winter, leading to less ungulate browsing pressure.

Relative effects of spring temperatures and browsing on sapling growth

The first striking result is that the effect of temperature on growth is variable between species and of much smaller magnitude than browsing. So even when analysing growth of tree seedling at the European continental scale and at different elevation, thus covering a very large climatic gradient, browsing is the stronger constrain on seedling height growth.

For all species we found a strong negative effect of browsing, except for the least palatable species Norway spruce. This is consistent with the findings of Motta (2003) on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce: in highly browsed sites, there was no more rowan growing beyond browsing height (100 – 160 cm), whereas Norway spruce was not much affected by browsing. The same pattern was found in fenced designs for silver fir and Norway spruce, with very few silver fir seedlings exceeding 20 cm tall in unfenced plots while Norway spruce growth only slightly differs between fenced and unfenced plots (Bernard et al., 2017). European beech has often been reported to be unpalatable as well (Boulanger et al., 2009), but browsing on beech may occur in mountainous areas (Diaci et al., 2012; Heinrichs et al., 2012; Husheer et al., 2005). The importance of this effect is clearly visible in areas where larger browser have been introduce by human such as New Zealand (Coomes et al., 2003).

We found a negative effect of spring temperature on the growth of high elevation species seedlings (the two coniferous species, silver fir and Norway spruce), and a positive or neutral effect on lower elevation species seedlings (sycamore maple and beech). Though, temperature has been shown to have a positive effect on the growth of Norway spruce saplings (Munier et al., 2010; Oleksyn et al., 1998; Tingstad et al., 2015). One explanation could be a covariation between temperature and water stress, with water stress increasing with temperature. Indeed, a negative effect of temperature associated to increased water stress has been shown on the growth or survival of Norway spruce, beech and silver fir (Becker, 1987; Pinto & Gégout, 2005; Spiecker, 1995; Tinner et al., 2013).

We found a more important magnitude of the direct effect of temperature on Norway spruce growth than other species, whereas temperature affects silver fir (and marginally sycamore maple) growth via interfering with browsing, and has no effect at all on our proxy of European beech growth.

This confirms that browsing seems to impact saplings growth more than temperature does. In that way, our results are consistent with previous ones that reported the ability of ungulate herbivory to modify the climatic limit of the treeline (Cairns & Moen, 2004; Herrero et al., 2012, 2016; Speed et al., 2010),

or hinder growth – responses to temperature shift the transition zone between plant communities (Fisichelli et al., 2012; Post & Pedersen, 2008).

Milder spring temperatures mitigated the negative effect of browsing on silver fir saplings growth and colder temperatures accentuated it. Thus, taller silver fir saplings were more browsed by colder winters, and browsing had a more deleterious impact on their growth in such meteorological conditions. Our results show a positive interaction between browsing and mean spring temperature for silver fir, and a marginal negative one for sycamore maple. Even if the magnitude of the interacting effect between browsing and spring temperature on saplings growth is little compared to the direct main of browsing, we may assume that browsing thus modifies the growth-response of seedlings to temperature, in accordance with what previous studies showed (Herrero et al., 2012, 2016; Post & Pedersen, 2008). Whatever the sign, the interactions found between browsing and mean spring temperature on silver fir and sycamore maple saplings indicate that browsing should be taken into account when studying saplings growth – response to climate. They suggest that the effect of browsing might be as much important as the effect of climate on the growth of saplings – that are particularly sensitive to ungulates herbivory, at least locally – if not more. As well as summer temperature, browsing damage has been shown to strongly improve growth models performances when included as an explanatory variable over the base model with only initial size and light availability as parameters (Fisichelli et al., 2012). In that study, the magnitude of potential growth reductions due to browsing damage and temperature limitation were both up to 50%.

Thus, we confirm the central role of browsing in driving the composition of the regeneration layer, and show that this impact may even surpass those induced by a changing climate. Our study highlights the importance to study this phenomenon, and its interaction with climate. To do it properly, it would have been important to have data about ungulate pressure at each plot. Such data were very difficult to gather, all the more since we studied a large European gradient of sites, with different metrics and measurements systems as stated in the Methods section. The most common proxy that we found across Europe was ungulate density, a measurement whose relevance is questioned (Chevrier et al., 2012; Morellet et al., 2007). For this reason, we chose to estimate our empirical ungulate pressure index from presence – absence data. Beyond this imprecision, this index is limited by other uncertainties (percentages in the diets are taken from a study on two ungulate species one French site, generalized to all ungulate species on all our study sites) and still remains to be deepened. However, it has the advantage to tackle the tricky issue of giving a general trend of ungulate pressure at a large scale. It also materializes the difficulty to do so, and the crucial need of promoting user-friendly indexes that could be systematically assessed when settling large monitoring networks or large gradients. The protocol of this study clearly includes browsing measures on a climatic gradient. Even though, it is difficult to draw precise conclusions without having some homogenous information about ungulate pressure on vegetation, because we do not have any knowledge about the possible existence of an ungulate pressure gradient between our plots.

Conclusion

Our results point that browsing decreases with increasing temperature. We also show that changes in browsing pressure are likely to have a stronger impact on tree regeneration than climate change in the temperate zone, and especially in Europe. It is thus fundamental to take into account the effect of the increase in browsers to better forecast the future dynamics of European forests.

Acknowledgements

We are grateful to Kieran Leigh-Moy and Suzanne van Beeck Calkoen for their help in collecting field data in the Bavarian National Forest Park. We also thank Petter Kjellander, Tomasz Podgorski and Christoph Dreiser for providing us data about ungulate densities and / or snow cover in Gällivare, Kroscienko, and Freiburg respectively. Financial support was provided by the European Union with the project BACCARA (FP7-226299, 7FP) and the Spanish Ministry for Innovation and Science with the grant Consolider Montes (CSD2008_00040). This study was funded by the ONF (French National Forest Office), ONCFS (French National Hunting and Wildlife Office) and CNRS (National Center for Scientific Research) under partnership agreement 2016/05/6171.

References

Aussenac, G. (2002). Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science*, *59*(8), 823–832.

Bachelet, D., Lenihan, J. M., Daly, C., & Neilson, R. P. (2000). Interactions between fire, grazing and climate change at Wind Cave National Park, SD. *Ecological Modelling*, *134*(2–3), 229–244.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*(1), 51.

Becker, M. (1987). Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (Abies alba Mill.) dans les Vosges.Etude écologique et dendrochronologique. *Annals of Forest Science*, *44*(4), 379–472.

Belotti, E., Kreisinger, J., Romportl, D., Heurich, M., & Bufka, L. (2014). Eurasian lynx hunting red deer: Is there an influence of a winter enclosure system? *European Journal of Wildlife Research*, *60*(3), 441–457.

Bergquist, J., & Örlander, G. (1998). Browsing damage by roe deer on Norway spruce seedlings planted on clearcuts of different ages: 2. Effect of seedling vigour. *Forest Ecology and Management*, *105*(1–3), 295–302.

Bergström, R., & Bergqvist, G. (1999). Large Herbivore Browsing on Conifer Seedlings Related to Seedling Morphology. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *14*(4), 361–367.

Bernard, M., Boulanger, V., Dupouey, J.-L., Laurent, L., Montpied, P., Morin, X., Picard, J. F., & Saïd, S. (2017). Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology and Management*, *400*, 269–277.

Boulanger, V., Baltzinger, C., Saïd, S., Ballon, P., Picard, J.-F., & Dupouey, J.-L. (2009). Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *Forest Ecology and Management*, *258*(7), 1397–1406.

Cairns, D. M., & Moen, J. (2004). Herbivory influences tree lines. *Journal of Ecology*, *92*(6), 1019–1024.

Carden, R. F., Carlin, C. M., Marnell, F., McElholm, D., Hetherington, J., & Gammell, M. P. (2011). Distribution and range expansion of deer in Ireland. *Mammal Review*, *41*(4), 313–325.

Chevrier, T., Redjadj, C., Maillard, D., Loison, A., Klein, F., & Saïd, S. (2016). Quel est l'impact d'une communauté d'ongulés sur les essences forestières ? *Faune Sauvage*, *312*, 32–38.

Chevrier, T., Saïd, S., Widmer, O., Hamard, J.-P., Saint-Andrieux, C., & Gaillard, J.-M. (2012). The oak browsing index correlates linearly with roe deer density: A new indicator for deer management? *European Journal of Wildlife Research*, *58*(1), 17–22.

Christensen, L., Coughenour, M. B., Ellis, J. E., & Chen, Z. Z. (2004). Vulnerability of the asian typical steppe to grazing and climate change. *Climatic Change*, *63*(3), 351–368.

Coomes, D. A., Allen, R. B., Forsyth, D. M., & Lee, W. G. (2003). Factors preventing the recovery of New Zealand forests following control of invasive deer. *Conservation Biology*, *17*(2), 450–459.

Coppes, J., Burghardt, F., Hagen, R., Suchant, R., & Braunisch, V. (2017). Human recreation affects spatio-temporal habitat use patterns in red deer (Cervus elaphus). *PLoS ONE*, *12*(5), 1–19.

De Bello, F., Lepš, J., & Sebastià, M. T. (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, *29*(6), 801–810.

Diaci, J. (2002). Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, *161*(1–3), 27–38.

Diaci, J., Adamic, T., & Rozman, A. (2012). Gap recruitment and partitioning in an old-growth beech forest of the Dinaric Mountains: Influences of light regime, herb competition and browsing. *Forest Ecology and Management*, *285*, 20–28.

Feng, C., Wang, H., Lu, N., & Tu, X. M. (2013). Log transformation: Application and interpretation in biomedical research. *Statistics in Medicine*, *32*(2), 230–239.

Fisichelli, N. A., Frelich, L. E., & Reich, P. B. (2012). Sapling growth responses to warmer temperatures "cooled" by browse pressure. *Global Change Biology*, *18*(11), 3455–3463.

Fuller, R. J., & Gill, R. M. A. (2001). Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry*, *74*(3), 193–199.

Gomez, N. (2012). Quel avenir pour le sapin et l'épicéa ? Synthèse bibliographique sur l'autécologie et la vulnérabilité comparée du sapin et de l'épicéa dans le cadre des changements climatiques. *Rendez-Vous*

Techniques de l'ONF, (36–37), 3–6.
Hallinger, M., Manthey, M., & Wilmking, M. (2010). Establishing a missing link: warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia. *New Phytologist*, *186*(4), 890–899.
Harris, S., Morris, P., Wray, S., & Yalden, D. (1995). A review of British mammals : population estimates and conservation status of British mammals other than cetaceans. *Jncc*, (Peterborough), 216pp.
Häsler, H., & Senn, J. (2012). Ungulate browsing on European silver fir Abies alba: the role of occasions, food shortage and diet preferences. *Wildlife Biology*, *18*(1), 67–74.
Heinrichs, S., Winterhoff, W., & Schmidt, W. (2012). Vegetation dynamics of beech forests on limestone in central Germany over half a century – effects of climate change, forest man. *Biodiversity and Ecology*, *4*(Vegetation databases for the 21st century), 49–61.
Herrero, A., Almaraz, P., Zamora, R., Castro, J., & Hódar, J. A. (2016). From the individual to the landscape and back: Time-varying effects of climate and herbivory on tree sapling growth at distribution limits. *Journal of Ecology*, *104*(2), 430–442.
Herrero, A., Zamora, R., Castro, J., & Hódar, J. A. (2012). Limits of pine forest distribution at the treeline: Herbivory matters. *Plant Ecology*, *213*(3), 459–469.
Heuzé, P., Schnitzler, A., & Klein, F. (2005a). Consequences of increased deer browsing winter on silver fir and spruce regeneration in the Southern Vosges mountains: Implications for forest management. *Annals of Forest Science*, *62*, 175–181.
Heuzé, P., Schnitzler, A., & Klein, F. (2005b). Is browsing the major factor of silver fir decline in the Vosges Mountains of France? *Forest Ecology and Management*, *217*(2–3), 219–228.
Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, *25*(15), 1965–1978.
Hofmann, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system, *78*(4), 443–457.
Husheer, S. W., Hansen, Q. W., & Urlich, S. C. (2005). Effects of red deer on tree regeneration and growth in Aorangi Forest, Wairarapa. *New Zealand Journal of Ecology*.
Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, *4*, 1–20.
Karlsson, P. S., Tenow, O., Bylund, H., Hoogesteger, J., & Weih, M. (2004). Determinants of mountain birch growth in situ: Effects of temperature and herbivory. *Ecography*, *27*(5), 659–667.
Kauppi, P. E., Mielikainen, K., Kuusela, K., Kauppi, P. E., Mielikainen, K., & Kuusela, K. (2016). Biomass and Carbon Budget of European Forests , 1971 to 1990 Published by : American Association for the Advancement of Science Biomass and Carbon Budget of European Forests , 1971 to 1990, *256*(5053), 70–74.
Konôpka, B., & Pajtík, J. (2015). Why was browsing by red deer more frequent but represented less consumed mass in young maple than in ash trees?! *Journal of Forest Science*, *61*(10), 431–438.
Kullberg, Y., & Bergström, R. (2001). Winter browsing by large herbivores on planted deciduous seedlings in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *16*(4), 371–378.
Kunstler, G., Albert, C. H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N. E., & Coomes, D. A. (2011). Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology*, *99*(1), 300–312.
Kupferschmid, A. D., & Bugmann, H. (2005). Effect of microsites, logs and ungulate browsing on Picea abies regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, *205*(1–3), 251–265.
Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). Package ' lmerTest .'
Lefort, S., Tremblay, J.-P., Fournier, F., Potvin, F., & Huot, J. (2007). Importance of balsam fir as winter forage for white-tailed deer at the northeastern limit of their distribution range. *Ecoscience*, *14*(1), 109–116.
Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J., & Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, *259*(4), 698–709.
Mattioli, S., Meneguz, P. G., Brugnoli, A., & Nicoloso, S. (2001). Red Deer in Italy: Recent Changes in Range and Numbers. *Hystrix*, *12*(1), 27–35.

Milner, J. M., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Csányi, S., & Stenseth, N. C. (2006). Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: Biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology*, *43*(4), 721–734.

Morellet, N., Gaillard, J.-M., Hewison, A. J. M., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F., & Maillard, D. (2007). Indicators of ecological change: New tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology*, *44*(3), 634–643.

Motta, R. (2003). Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, *181*(1), 139–150.

Munier, A., Hermanutz, L., Jacobs, J. D., & Lewis, K. (2010). The interacting effects of temperature, ground disturbance, and herbivory on seedling establishment: Implications for treeline advance with climate warming. *Plant Ecology*, *210*(1), 19–30.

Okarma, H., Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., Krasiński, Z. A., & Miłkowski, L. (1995). The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica*, *40*(2), 197–217.

Oleksyn, J., Modrzyński, J., Tjoelker, M. G., Zytkowiak, R., Reich, P. B., & Karolewski, P. (1998). Growth and physiology of Picea abies populations from elevational transects: Common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology*, *12*(4), 573–590.

Olofsson, J., Oksanen, L., Callaghan, T., Hulme, P. E., Oksanen, T., & Suominen, O. (2009). Herbivores inhibit climate-driven shrub expansion on the tundra. *Global Change Biology*, *15*(11), 2681–2693.

Parker, K. L., Gillingham, M. P., Hanley, T. A., & Robbins, C. T. (1996). Foraging efficiency: Energy expenditure versus energy gain in free-ranging black-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, *74*(3), 442–450.

Pellerin, M., Saïd, S., Richard, E., Hamann, J. L., Dubois-Coli, C., & Hum, P. (2010). Impact of deer on temperate forest vegetation and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. *Forest Ecology and Management*, *260*(4), 429–437.

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

Post, E., & Pedersen, C. (2008). Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *105*(34), 12353–12358.

Rameau, J.-C., Mansion, D., & Dumé, G. (1993). *Flore forestière française. Guide écologique illustré. 2. Montagnes.* (M. de l'Agriculture et de la forêt Institut pour la Développement Forestier, Ed.). Paris.

Rammig, A., Fahse, L., Bebi, P., & Bugmann, H. (2007). Wind disturbance in mountain forests: Simulating the impact of management strategies, seed supply, and ungulate browsing on forest succession. *Forest Ecology and Management*, *242*(2–3), 142–154.

Rasmann, S., Pellissier, L., Defossez, E., Jactel, H., & Kunstler, G. (2014). Climate-driven change in plant-insect interactions along elevation gradients. *Functional Ecology*, *28*(1), 46–54.

Redjadj, C. (2010). *Etude inter- et intra-spécifique des variations spatio-temporelles de l'utilisation des ressources alimentaires au sein d'une communauté de grands herbivores de montagne*. Université de Grenoble.

Reimoser, F., & Putman, R. (2010). Impacts of wild ungulates on vegetation: costs and benefits. *Ungulate Management in Europe: Problems and Practices*, (October), 144–191.

Renaud, P. C., Verheyden-tixier, H., & Dumont, B. (2003). Damage to saplings by red deer (Cervus elaphus): effect of foliage height and structure, *181*, 31–37.

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

Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J., Ratnam, J., Augustine, D. J., Cade, B. S., Gignoux, J., Higgins, S. I., Le Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor, K. K., Coughenour, M. B., Diouf, A., … Zambatis, N. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, *438*(7069), 846–849.

Schwab, F. E., & Pitt, M. D. (1991). Moose selection of canopy cover types related to operative temperature, forage, and snow depth. *Canadian Journal of Zoology*, *69*(12), 3071–3077.

Speed, J. D. M., Austrheim, G., Hester, A. J., & Mysterud, A. (2010). Experimental evidence for herbivore limitation of the treeline. *Ecology*, *91*(11), 3414–3420.

Spiecker, H. (1995). Growth dynamics in a changing environment - long-term observations. *Plant and Soil*, *168–169*(1), 555–561.

Stones, P. H., & Carlson, J. H. (1979). Atmospheric lapse rate remgimes and their parametrization. *Journal of the Atmospheric Sciences*, *36*, 415–423.

Storms, D., Aubry, P., Hamann, J.-L., Saïd, S., Fritz, H., Saint-Andrieux, C., & Klein, F. (2008). Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer *Cervus elaphus* and roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*, *14*, 237–250.

Storms, D., Said, S., Fritz, H., Hamann, J. L., Saint-Andrieux, C., & Klein, F. (2006). Influence of hurricane Lothar on red and roe deer winter diets in the Northern Vosges, France. *Forest Ecology and Management*, *237*(1–3), 164–169.

Szwed, M., Pińskwar, I., Kundzewicz, Z. W., Graczyk, D., & Mezghani, A. (2017). Changes of snow cover in Poland. *Acta Geophysica*, *65*(1), 65–76.

Telleria, J. L., & Virgos, E. (1997). Distribution of an increasing roe deer population in a fragmented Mediterranean landscape. *Ecography*, *20*(3), 247–252.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(23), 8245–8250.

Tingstad, L., Olsen, S. L., Klanderud, K., Vandvik, V., & Ohlson, M. (2015). Temperature, precipitation and biotic interactions as determinants of tree seedling recruitment across the tree line ecotone. *Oecologia*, *179*(2), 599–608.

Tinner, W., Colombaroli, D., Heiri, O., Henne, P. D., Steinacher, M., Untenecker, J., Vescovi, E., Allen, J. R. M., Carraro, G., Conedera, M., Joos, F., Lotter, A. F., Luterbacher, J., Samartin, S., & Valsecchi, V. (2013). The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecological Monographs*, *83*(4), 419–439.

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

Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K., & Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, *17*(6), 2145–2161.

Ward, A. I. (2005). Expanding ranges of wild and feral deer in Great Britain. *Mammal Review*, *35*(2), 165–173.

Wolf, A., Kozlov, M. V., & Callaghan, T. V. (2008). Impact of non-outbreak insect damage on vegetation in northern Europe will be greater than expected during a changing climate. *Climatic Change*, *87*(1–2), 91–106.

Zerbe, S., & Kreyer, D. (2007). Influence of different forest conversion strategies on ground vegetation and tree regeneration in pine (Pinus sylvestris L.) stands: A case study in NE Germany. *European Journal of Forest Research*, *126*(2), 291–301.

Nos résultats ont montré que pressions climatique et d'abroutissement sont donc bien en interaction, et que les réponses de la régénération à leurs effets conjoints sont visibles à l'échelle des traits foliaires, des performances des individus entiers, et des populations végétales. Ces conclusions établies, il apparaît à la fois intéressant et nécessaire d'explorer quelle pourrait être l'évolution à moyen terme du mélange de nos trois essences cibles soumis à ces deux pressions.

CHAPITRE III
Climatic and browsing pressures benefit to beech regeneration in Norway spruce silver fir – European beech mixed stands

Dans ce dernier chapitre, nous définissons plusieurs scénarios dans lesquels les pressions liées au climat et à l'abroutissement varient, et simulons la dynamique (croissance, mortalité et régénération) d'un peuplement mélangé de sapin, d'épicéa et de hêtre en fonction de ces scénarios, sur une durée de 100 ans. Nous fondons nos scénarios de changement climatique sur la variation de deux éléments : une tendance climatique « de fond » (augmentation progressive de la température), ainsi que des sécheresses. En effet, d'après la littérature, nous nous attendons à ce que ces dernières augmentent en Europe et en région méditerranéenne au cours du XXI^{ème} siècle, les prédictions allant jusqu'à une fréquence qui pourrait être multipliée par trois (Allen et al., 2011; Burke & Brown, 2008; Feyen & Dankers, 2009; Hirabayashi et al., 2008). Actuellement, les épisodes de sécheresse semblent se produire en moyenne tous les sept ans (Lloyd-Hughes & Saunders, 2002; Masson-Delmotte et al., 2005), et leur augmentation pourrait avoir des effets délétères sur la croissance et la production forestières (Kauppi et al., 2016; Lindner et al., 2010).

Dans la droite ligne des chapitres précédents, celui-ci s'intéresse à la question de la régénération de hêtres, sapins et épicéas en mélange, soumise à la pression climatique et à la pression d'abroutissement. Il vise à intégrer des résultats obtenus dans les chapitres précédents (en particulier les chapitre I-2), et à les mettre en perspective en faisant croître pendant 100 ans un peuplement dont la régénération est soumise à ces deux pressions.

Nous focalisons notre attention sur six scénarios : deux scénarios climatiques – un modéré (sécheresses d'intensité modérée et de fréquence augmentée d'une tous les sept ans à une tous les cinq ans), et un plus sévère (sécheresses de forte intensité et de fréquence augmentée d'une tous les sept ans à une tous les deux ans) que nous combinons à trois pressions d'abroutissement (nul, modéré, intense). Nous cherchons plus précisément à répondre aux questions suivantes :

1. Quels sont les effets relatifs du climat et de l'abroutissement sur les trois essences ? Nous faisons la prédiction que c'est l'abroutissement qui aura le plus d'effet sur le sapin, essence la plus appétente, et que le hêtre et l'épicéa seront plus sensibles à la pression climatique.
2. Comment les pressions climatique et d'abroutissement influencent-elles la densité de semis et la structure en hauteur de la régénération ? Nous formulons ici la prédiction que la densité augmentera avec la tendance climatique « de fond » (Hessl & Baker, 2010; Lenoir et al., 2009), mais diminuera avec la fréquence des sécheresses (Jump, Hunt, & Peñuelas, 2006; Lebourgeois et al., 2005; Zang et al., 2014). Nous prévoyons un effet négatif de l'abroutissement sur la densité de semis, en particulier pour le sapin.
3. Comment les pressions climatique et d'abroutissement affecteront-elles la structure du peuplement adulte ? Nous avons ici pour prédiction que la tendance climatique favorisera la croissance des arbres (Kauppi et al., 2016), mais qu'ils seront plus fins sous l'effet des

sécheresses, en particulier pour le hêtre (Jump, Hunt, & Peñuelas, 2006; Lebourgeois et al., 2005).

4. Y a-t-il un seuil, en termes de fréquence de sécheresses, sous lequel le peuplement s'effondrerait sur la période de 100 ans ? si tel est le cas, ce seuil est-il modifié par la pression d'abroutissement ? Notre hypothèse est que s'il existe un tel seuil, il serait augmenté par l'abroutissement, c'est-à-dire qu'un effondrement du peuplement pourrait survenir à des fréquences de sécheresses plus élevées (ou bien par des sécheresses moins intenses).

Nous montrons, grâce à l'analyse de variance des effets de tous les traitements appliqués sur le nombre de semis, que la part relative des effets testés varie selon l'espèce considérée. Pour le sapin, conformément à notre hypothèse, c'est l'abroutissement qui a l'effet le plus important, même si la tendance climatique a également un effet négatif. Le nombre de semis d'épicéas et de hêtre n'est que peu affecté – négativement – par l'abroutissement, mais l'est surtout par la tendance climatique « de fond » et les sécheresses (leur fréquence pour l'épicéa, leur intensité pour le sapin).

Nous trouvons qu'un scénario de changement climatique et d'abroutissement modérés est favorable à l'installation du hêtre (augmentation de la densité de semis par rapport à la référence), mais défavorable à celui du sapin.

Les semis de sapin disparaissent dans les deux scénarios climatiques (modéré et intense) dès lors que la pression d'abroutissement n'est plus nulle. Les semis d'épicéa sont principalement dans les premières classes de hauteur (20 cm – 30 cm) dans tous les scénarios. La strate de régénération (20 cm – 2 m) est majoritairement composée de semis de hêtres, en particulier par changement climatique modéré, et ce quelle que soit la pression d'abroutissement. La densité totale de semis diminue fortement dans le scénario de changement climatique « sévère ».

Le diamètre quadratique moyen des arbres augmente plus lorsque le scénario climatique est plus sévère, et avec la pression d'abroutissement, et le nombre d'arbres diminue plus que dans le scénario de référence, avec une surface terrière qui reste globalement constante, ce qui signifie qu'en conditions stressantes (du fait du climat et / ou de l'herbivorie), le peuplement tend à être composé d'arbres moins nombreux et plus gros. Le nombre de hêtres augmente fortement dans le scénario climatique modéré avec abroutissement modéré, ainsi que sa surface terrière. La surface terrière du sapin, à l'inverse, diminue dans ce cas de figure, à nombre d'arbres constant et de diamètre quadratique moyen un peu plus faible. Elle est curieusement plus élevée dans ce même scénario climatique modéré, mais avec une forte pression d'abroutissement. Ce résultat suggère que cette étude nécessite d'être consolidée par d'autres simulations.

Il semble bien exister des seuils en termes de fréquence de sécheresse, propres à chaque espèce, en-dessous desquels leur renouvellement semble compromis. Toutes espèces confondues, ce seuil correspond au scénario CC_2 (sécheresses intenses tous les deux ans), mais est augmenté à « sécheresses intenses tous les sept ans » sous forte pression d'abroutissement. Pour le hêtre, il apparaît dans le scénario le plus extrême uniquement (sécheresses intenses, tous les deux ans, et abroutissement intense). Pour l'épicéa il apparaît pour des sécheresses modérées tous les deux ans, sans abroutissement, et pour le sapin ce seuil correspond, sous forte pression d'abroutissement, à une sécheresse modérée tous les sept ans.

Si cette partie de notre travail demeure à parfaire, nos résultats laissent à penser qu'en conditions climatiques stressantes, les effets négatifs des pressions sur certaines essences peuvent en épargner d'autres, qui permettent le maintien d'un couvert forestier. Dans notre cas d'étude, le hêtre apparaît comme l'essence qui pourrait prendre le pas sur le sapin (dans le cas de scénarios avec abroutissement) et l'épicéa (dans le cas de scénarios avec des sécheresses très fréquentes). Cela renforce l'idée que les forêts mélangées constitueraient une option d'adaptation au changement climatique, comme le suggèrent leur meilleure capacité à faire face à des stress (Jactel & Brockerhoff, 2007). Elles permettraient dans notre cas d'étude le maintien d'un couvert forestier, ce qui n'implique pas le maintien de fonctions telles que la production de bois ou la préservation de la biodiversité. Nos résultats paraissent aussi cohérents avec « l'hypothèse de gradient de stress » (*stress-gradient hypothesis*), selon laquelle les interactions positives augmentent avec le stress biotique et / ou abiotique, comme l'illustre la figure 24, inspirée de Bertness & Callaway (1994).

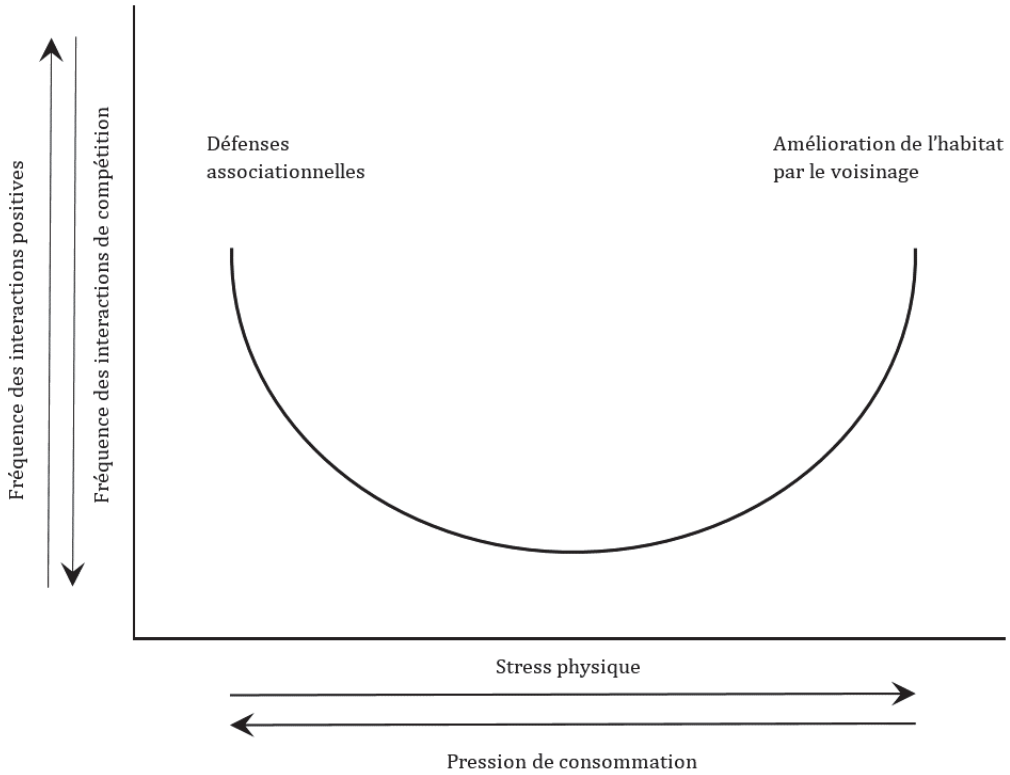


Figure 24. Modèle conceptuel de l'occurrence d'interactions positives dans les communautés naturelles (d'après Bertness & Callaway, 1994)

Nos résultats confirment qu'une forte pression d'abroutissement pourrait mener à l'éradication du sapin (Potvin, Beaupre, et al., 2003), et montrent que dans un contexte de changement climatique, un abroutissement modéré pourrait déboucher sur la même issue. Nos simulations montrant par ailleurs une diminution du nombre de semis de sapins et d'épicéas, elles sont cohérentes avec la réduction attendue des aires de répartition de ces deux espèces sous l'effet du changement climatique (Piedallu et al., 2009). En revanche, elles n'indiquent pas que celle du hêtre tendrait à diminuer. Nous montrons également que l'effet du changement climatique est le plus important sur les petites classes de hauteur ; dans toutes nos simulations, nous trouvons plus de semis dans la classe 20 cm – 30 cm, et moins de semis dans la classe 30 cm – 70 cm. Cela pourrait être dû à l'effet positif du climat sur la productivité des adultes, puis à l'effet négatif sur la survie des semis les années suivantes (Canham & Murphy, 2016; Lenoir et al., 2009; Oleksyn et al., 1998; Tingstad et al., 2015). Nous vérifions enfin notre hypothèse selon laquelle l'abroutissement par les cervidés modifie le seuil de tolérance des espèces d'arbres à la sécheresse.

Cette étude montre donc que le hêtre pourrait progressivement remplacer le sapin et l'épicéa dans un contexte de pression d'abroutissement et du changement climatique, ce qui va

dans le sens de l'intérêt des mélanges pour composer avec ces stress en permettant le maintien d'un couvert forestier. Elle met aussi en évidence que même s'il est possible, par la sylviculture, de maintenir une surface terrière constante, la structure et la composition du peuplement peuvent varier en un siècle lorsqu'il est soumis à ces deux pressions, l'abroutissement pouvant influencer la réponse du peuplement au changement climatique. Etant donnée la grande sensibilité de la phase de régénération, ces résultats rappellent, comme l'ont fait ceux des chapitres I-2 et II-2, l'importance capitale de prendre en compte la pression d'abroutissement dans les programmes de recherche portant sur la réponse de la forêt au changement climatique.

Il est prévu de soumettre le manuscrit correspondant à ce sous-chapitre à la revue *Forest Ecology and Management*

D'autres simulations sont envisagées avant la soumission de ce manuscrit, en particulier pour élucider la tendance trouvée chez les arbres adultes soumis à un scénario modéré de changement climatique et d'abroutissement.

Climatic and browsing pressures benefit to beech regeneration in Norway spruce silver fir – European beech mixed stands

Marianne Bernard[1,3], Sonia Saïd[2], Xavier Morin[3], Vincent Boulanger[4], François de Coligny[5], Benoît Courbaud[6]

[1] AgroParis Tech, 19 avenue du Maine, 75015 Paris

[2] Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Direction Recherche et Expertises, Unité Cervidés-Sanglier, "Montfort", 01330 Birieux, France

[3] CEFE UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5, France

[4] Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, Boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

[5] UMR AMAP, CIRAD, Boulevard de la Lironde, F-34398 Montpellier, France

[6] Irstea, UR Ecosystèmes Montagnards, 2 Rue de la Papeterie, BP 76 F-38402, St-Martin-d'Hères, France

Abstract

Climate change is affecting all ecosystems, including forest ecosystems. In accordance with the insurance hypothesis, mixed forests are envisaged as an option to face the impact of climate change, such as increased temperatures and increase drought frequency. However, their regeneration is threatened by the selective browsing of deer, whose populations strongly increased for the last decades. Thus, mixed forests are submitted to two important selective pressure, and their effects on the regeneration phase may have major consequences on their future composition.

Ecological models are of critical importance to get an overview of future trends, and to support decision making by forecasting the impact of environmental changes on ecosystems. We used the spatially explicit individual-based forest model Samsara2 to simulate silver fir – Norway spruce – beech forest dynamics, in order to answer the following questions: (i) how do climate change and browsing affect saplings density, regeneration height structure and mature stand structure over 100 years? And (ii) is there any drought frequency threshold under which silver fir – Norway spruce – common beech mixed would collapse, and is this threshold different depending of browsing pressure?

We performed simulated from seven scenarios crossing three drought frequency × two drought intensity × three browsing modalities, applied to the Norway spruce – silver fir – beech stand Prénovel (Jura Mountains, France) during one century, to answer question (ii). Based on those modalities, we defined two climatic scenarios, a moderate one and a severe one, to answer question (i).

We found that silver fir disappeared from the regeneration layer when browsing occurred, whatever its intensity. We also found that climate had an important impact on saplings height structure, especially on saplings between 20 and 70 cm tall, and that browsing had a lesser effect. Adult stand structure was modified by climatic and browsing scenarios as well, with fewer and larger trees when abiotic and biotic conditions became harsher, and a basal area that remains stable. Beech could be favoured by climate change and increased browsing

Our results confirm the potential shift of forest composition when submitted to climatic and browsing pressures. It highlights, the critical importance of sapling stage as a lever to adapt to global changes such as climate change and the increase of ungulate browsing in European forests.

Introduction

Forests are facing important global changes, such as climate change. According to RCP8.5 pathway, that forecasts the highest warming, an increased risk of droughts and a drying of surface is likely in zones such as the Mediterranean one by the end of the 21st century (IPCC, 2013). Although studies about droughts in Europe provide contradictory results, most of them converge to an increase in droughts severity and frequency in southern Europe and the Mediterranean region (S. K. Allen et al., 2011; Feyen & Dankers, 2009; Hirabayashi et al., 2008). Some predict from close to no change to two- to three-fold increases (Burke & Brown, 2008), or from one to three weeks of additional dry days for the Mediterranean region by the end of the century (Giannakopoulos et al., 2009).

While severe droughts seem to occur once or twice a century (Easterling et al., 2000), European drought events occurred, on a time scale of 12 months, about 6 times during the first half of the 20th century (1901 – 1950), and about 23 times during the second half (1951 – 1999) (Lloyd-Hughes & Saunders, 2002). Considering this finding, there would have been on average 14 droughts in Europe during the 20th century, which means on average one drought every seven years, consistently with the mean drought recurrence reported by Masson-Delmotte et al. (2005). Mean surface temperatures are expected to increase by at least 1°C in the more less severe scenario (RCP2.6 pathway) (Ruosch et al., 2016). Under such a scenario, droughts frequency could double (Masson-Delmotte et al., 2005).

Like other ecosystems, forests are threatened by such changes, especially European mountain forests, that are highly vulnerable to climate change (Thuiller et al., 2005). General effects of climate change have been reported. In northern and western Europe warmer temperatures and increasing atmospheric CO_2 content are expected to positively affect forest growth and wood production, at least in the short–medium term (Kauppi et al., 2016). However, increasing drought intensity and disturbance risks may cause adverse effects likely to outweigh positive trends in southern and eastern Europe (Kauppi et al., 2016; Lindner et al., 2010). In this changing context, mixed forests are increasingly considered an option to buffer those impacts in line with the insurance assumption that increasing species richness would have a buffering effect by reducing the temporal variance of productivity (Legay et al., 2008). Through niche complementarity, and the better partitioning of water resource, higher diversity in forests could reduce drought stress (Loreau et al., 2001).

French mountainous mixed forests are mainly composed of silver fir (*A. alba* Mill.), European beech (*F. sylvatica* L.) and Norway spruce (*P. abies* L. H. Karst). Beyond the general effects of climate, the differential responses of these tree species to climate – and the expected effects of climate change – are difficult to summarize, as they vary between studies and regions. For instance, Norway spruce is often viewed as the main threatened species under a changing climate, compared to silver fir and beech (Aussenac, 2002; Desplanque et al., 1998; Piedallu et al., 2009; Tinner et al., 2013), but this trend seems to depend on the studied region, and may be reversed. Indeed, silver fir has been found to be more sensitive to drought than Norway spruce (Battipaglia et al., 2009; Lebourgeois, 2006). While silver fir

and European beech seems to have similar water balance requirements in the Swiss Alps, European beech extends with sessile oak in the absence of silver fir in the Vosges Mountains in sites with low water balance (Pinto & Gégout, 2005). The increase in temperature with constant precipitations could have beneficial effects on silver fir and European beech growth at high elevation, whereas it could affect their growth performances in lowland and lower montane regions (Dulamsuren et al., 2017; Pinto, 2008) because of an increase of drought intensity.

Shifts in biodiversity are conditioned by forest renewal, this stage being expected to be particularly sensitive to climate change (Walck et al., 2011). This critical phase thus raises concerns for forest managers; besides, the effects of climate on tree regeneration success remain poorly known. Higher soil moisture, precipitation and temperature during the growing season have been showed to increase European beech seedling density (E Silva et al., 2012), while drought seems to affect their growth (Fotelli et al., 2001). However, once well established, beech seedlings seem to become more drought-tolerant (Madsen & Larsen, 1997). To a certain extent, warmer temperatures may favour fir and spruce seedlings establishment, as well as increased precipitations (Hessl & Baker, 2010; Little & Peterson, 1994; Tingstad et al., 2015).

In addition to the impact of climate change, forest regeneration is facing for the last decades an important increase in deer populations in the northern hemisphere (Andersen et al., 1998; Kuijper et al., 2009; Milner et al., 2006; Telleria & Virgos, 1997; Ward, 2005), as well as their geographical expansion (Carden et al., 2011; Mattioli et al., 2001). In France, the number of red and roe deer culled by year has almost been multiplied by four within the last 20-25 years. Red deer are nowadays present in half of the French forests, and roe deer in each of them (Réseau Ongulés Sauvages ONCFS-FDC). Ungulates feed on lignified species, especially in periods of low food availability periods such as winter. Some tree species are more palatable, thus more sensitive to ungulate browsing pressure, than others. Therefore, by affecting differentially tree species, ungulates may misbalance the given composition of a mixed forest. For instance, silver fir is much more consumed than Norway spruce, and also more browsed than beech in lowlands (Boulanger et al., 2009; Heuzé et al., 2005; Potvin et al., 2003), which may strongly impact the relative abundance of both species when they are mixed (Bernard et al., 2017).

Deer overabundant populations represent a key driver of changes in plant assemblages (Boulanger et al., 2015). They have been showed to prevent seedlings establishment and saplings growth and impair the positive effect of disturbances on tree species diversity (Nuttle et al., 2013; Zerbe & Kreyer, 2007). By their browsing, ungulates are susceptible to delay or even prevent the establishment of a tree species in a given site, counteracting the mitigation approaches of forest management designed to face climate change. It is therefore of central importance to study the effect of browsing and climate on forest regeneration jointly, in order to implement relevant management measures that take those two selective pressures into account.

Forest managers now have to face the challenge of choosing the species composition most appropriated to the expected future climatic conditions. For instance, silver fir is considered a potential alternative to the projected regression of tree species such as Norway spruce (Aussenac, 2002; Gomez, 2012).

However, few studies have dealt with the crossed effects of various trends on the regeneration phase, although it is of critical interest, namely for silver fir – Norway spruce – common beech stands, three species widely spread in French Mountains (European Mountains / temperate European Mountains) and of important economic interest. For this reason, long-terms studies carried out over large areas are needed, as well as understanding the mechanisms involved in mixed forests response to such global changes, in order to get an overview of what the situation of mixed silver fir – Norway spruce – beech forests could be within one silvicultural cycle when submitted to both climate change and heavy browsing.

This need led to a rapid increase of the use of ecological models to forecast the impact of environmental and social changes on ecosystems. They now represent an essential tool for supporting environmental decision making by exploring the consequences of alternative policies or management scenarios in various fields (Mouquet et al., 2015; Schmolke et al., 2010). Indeed, it enables long-term simulation experiments testing several parameters, with good control of fixed factors and the ability to do numerous repetitions (Lafond et al., 2014; Peng, 2000; Pretzsch et al., 2008). This approach completes field experiments that are long and complex in forest, due to long revolution periods, to numerous environmental parameters difficult to control, and to monitoring work that may be laborious (Ganio & Puettmann, 2008).

Models have been used to study the effects of climate change on processes such as growth, phenology, and seed production (Van der Meer et al., 2002), or to assess and compare the effects of management options in long-term simulations, or model the variation in composition of mixed stands (Goreaud et al., 2005; Lafond et al., 2014). Morin et al. (2014) performed virtual experiments based on a dynamic simulation model to test for the diversity – stability relationship and its underlying mechanisms in Central European forests.

Using the spatially explicit individual-based forest model Samsara2, we address the issue of the future and renewal of silver fir – Norway spruce – common beech mixed stands within a century including recruitment problems – which regeneration height structure is the first visible sign – and the implication of renewal problems on the overall forest structure. We thus seek to answer to the following questions:

1. What are the relative effects of climate (linear climatic trend, drought intensity, drought frequency), and of browsing on European beech, Norway spruce, and silver fir regeneration?

Because of the higher palatability of silver fir compared to the two other species, we expect silver fir to be more affected by browsing than by all climatic changes, while European beech and Norway spruce would be more affected by climatic factors than by browsing (Bernard et al., 2017; Bréda & Badeau, 2008; Saccone et al., 2009). We also expect silver and Norway spruce to be more sensitive to changes relative to droughts than to changes relative to the climatic trend (Carrer et al., 2012).

2. How do climate change and browsing affect seedlings density and regeneration height structure?

We expect seedlings density to increase with the linear climatic trend (Hessl & Baker, 2010; Lenoir et al., 2009), but to decrease by intense and frequent droughts (Jump et al., 2006; Lebourgeois et al., 2005; Zang et al., 2014). We also expect a reduced seedling density by heavy browsing, especially for silver fir (Motta, 1996).

3. How do climate change and browsing affect mature stand structure (basal area, number of trees, mean diameter)?

Because of the slow growth of trees, we assume that changes in adult stand will lag behind variations found in the regeneration layer that will only feed through the stand basal area at the end of the simulation period, *i.e*. the end of the century. We expect trees to grow faster under the effect of the linear climatic trend (Kauppi et al., 2016), but their quadratic diameter to be reduced by droughts, especially for European beech (Jump et al., 2006; Lebourgeois et al., 2005)

4. Is there any drought frequency threshold under which silver fir – Norway spruce – common beech mixed would collapse? If so, is it modified by browsing intensity?

Because browsing weakens regeneration, we expect this threshold, if any, to be increased by browsing, i.e. the collapse to occur by moderate rather than intense droughts, or by less frequent droughts when there is browsing than when there is not.

There is a great uncertainty, inherent in models, about future climate, and future development of ungulate populations and thus of browsing pressure (Bugmann, 1997). Therefore, we used Samsara2 model to take an exploratory approach, considering contrasted climatic and browsing modalities.

Materials and methods

Model design

Samsara2 is an individual-based and spatially explicit simulation model. It was designed to determine the relationships between stand structure and dynamics in uneven-aged mixed temperate forests, and to predict the impact of management strategies at the population scale (*i.e.* a forest stand), by focusing on regeneration, growth, and mortality processes.

Growth and mortality modelling

A forest stand simulated in Samsara2 consists of a list of trees and a list of saplings having explicit 3D coordinates on a plot. This plot is attributed a slope and an exposure value, and is divided into ground cells. The irradiance of each cell under canopy and the amount of radiation intercepted by each adult tree during a growing season are calculated together, in an integrated approach based on light ray interception by crowns in 3D (Courbaud et al., 2003). Trees are characterised by their species, trunk diameter at breast height (DBH), crown dimensions, and location. Total height, crown base height, and crown base radius are linked to diameter at breast height (DBH) by allometric equations (Vieilledent et al., 2010). Annual diameter increments of individual trees depend on their size (ontogenic effect) and on the amount of light intercepted by their crown during the growing season (according to the neighbours: competitive effect). Individual effects modulate tree growth to take into account individual variability of tree response to light (Vieilledent et al., 2010). Because of the small size and complex sampling scheme of our mortality data plots, mortality does not rely on light interception. Instead, it depends on DBH (the death of a tree is the result of a Bernoulli trial, the probability of mortality depending on DBH and local competition) and on a competition index (basal area of neighbouring trees larger than the subject tree within a radius of 15 m). Samsara2 mortality submodel only simulates background mortality, linked to competition and senescence. It does not include catastrophic mortality consecutive to events such as fires, windstorms or insect outbreaks. Adult trees produce seeds depending on their basal area, which are then randomly dispersed in a circular area of fixed radius around seed producers.

Regeneration modelling

Seedlings are characterised by their species, height, and location. Their germination, growth, and survival depend on the light reaching the ground, calculated in the centre of 25 m² cells. Seedling survival depends on irradiance under canopy on the corresponding ground cell, with a bell-shaped relationship, through a binomial trial. This way, it increases with light up to an optimum at intermediate levels of light because of a positive effect of photosynthesis, and then decreases for higher levels of light because of indirect effects such as increased competition with ground vegetation and increased browsing in open areas. The relative height increment of seedlings depends on irradiance under canopy. They are

recruited as adult trees, with a crown participating to light interception, when they reach an arbitrary height defined by the user (2 m for a DBH of 2.5 cm).

Radiation interception, which is the process requiring most of the computing time, is updated on an annual basis. For a 1 ha area and average stand densities, a few minutes are typically required to calculate a 50-year simulation.

A combination of permanent plots, French National Forest Inventory data and experimental data was used to empirically calibrate every process in the model for silver fir (*Abies alba*) and Norway spruce (*Picea abies*) stands, within the montane elevation belt of the Northern French Alps. Permanent plots were located in the Savoy region and used for light, allometries, growth, and recruitment (Vieilledent et al., 2010); French National Forest Inventory data were used for mortality, and experimental data for seedling response to light, adapted from Burschel et al. (1992).

The reliability of the predictions made with Samsara2 in the ecological context of this study has been evaluated against historical data of Queige forest (Savoy; Courbaud et al., 2015). The initial state of several stands has been reconstructed from old inventories. Samsara2 was then used to simulate stand dynamics, while past management of each stand was reconstructed (Lafond et al. 2012). After about 50 years, the predicted stand structures and compositions were compared to those observed in the field by inventories. For basal area, the mean bias was +4.4 m²/ha, while the mean standard error of observed values was 3.2 m²/ha.

Samsara2 is implemented in the simulation platform Capsis4 (Dufour-Kowalski et al., 2011), which enables long-term simulation of management scenarios (Cordonnier et al., 2008; Courbaud et al., 2001).

Stand initialization and growth

Samsara2 stands are based on data collected in forest management archives. For this study, the main data source was the French Forest National Office (ONF). These data consist of forest inventories containing information about tree abundance and species composition, and harvest reports, giving information about the quantity and the size of trees harvested in the forest, on an annual basis. The data imputation procedures concerning spatial positions and young stages have been shown to only have moderate effects on simulation outcomes (Courbaud et al., 2015). All stands selected in Samsara2 are silver fir – Norway spruce – beech mixed stands, with a cumulated volume of these three species greater than 80% of the complete stand volume. Basically, the sites corresponded to forests with homogeneous climatic conditions within sites.

We chose the site Prénovel corresponding to Prénovel forest in the Jura Mountains. This forest is submitted to a low browsing pressure that does not jeopardize regeneration growth.

We used regeneration demographic parameters to settle a regeneration layer. We then froze adults development, and grew only the regeneration layer for 300 years, until it stroke a balance with the adult stand.

We used an algorithm to define yearly demographic parameters according to the scenario considered, by specifying each final situation corresponding to each scenario. We estimated from literature how demographic processes would be modified in expected climatic conditions in 100 years time in a climatic scenario where temperatures and the frequency and intensity of droughts would increase. We then interpolated the demographic parameters between the initial and the final year.

The stand was under uneven-aged management. We used silvicultural parameters in accordance with the recommendations of the French Forest National Office (ONF) for a dynamic regeneration process (Supplementary material A).

Climatic scenarios, browsing scenarios

Control situation

We considered a reference situation with an average number of 14 moderate droughts per century, which means an interval of seven years between two consecutive droughts (Lloyd-Hughes & Saunders, 2002; Masson-Delmotte et al., 2005). Fecundity, sapling survival and sapling growth in case of moderate droughts (Table 1) were more reduced for Norway spruce than for silver fir and beech (Zang et al., 2014). For adult the changes were defined according to Bréda & Badeau (2008) and Dohrenbusch et al. (2002), sapling ones according to Saccone et al. (2009).

Our control situation included no linear climatic trend, nor browsing trend. Stand growth simulation under this reference situation corresponds to simulation 1 (Table 2).

Climatic scenarios

We considered six drought modalities, combined with two climatic trend modalities (constant climate vs existing linear climatic trend; Table 1). For this linear climatic trend, coefficients take into account the global positive effect on adult growth (Lagarrigues, 2016). We estimated the effect of climate change on sapling demography based on literature via a synthesis of various results, sometimes contradictory (Balducci et al., 2015; Canham & Murphy, 2016; E Silva et al., 2012; Erefur et al., 2008; Hessl & Baker, 2010; Jump et al., 2007; Lenoir et al., 2009; Munier et al., 2010; Oleksyn et al., 1998; Tingstad et al., 2015; Van der Meer et al., 2002).

The six drought modalities resulted from the combination of two drought intensity modalities (moderate drought = I_1, intense drought = I_2, Table 1) with three drought frequency modalities (every 7 years, every

5 years, every 2 years, which mean 14, 25 and 50 droughts per century respectively). “Droughts I_3” coefficients are tougher “Drought I_1” coefficients, and were consolidated by Sonia Saïd (pers. comm).

Table 1: Demographic parameters for each species and modality

Modality	Species	Adult height	Adult crown base height	Adult crown radius	Adult growth	Sapling production	Sapling survival	Sapling growth	Adult mortality
Drought I_1	Norway spruce	1	1	1	0.4	0.5	0.4	0.4	1.6
	Silver fir	1	1	1	0.8	0.5	0.8	0.7	1.5
	Beech	1	1	1	0.95	0.8	0.9	0.9	1
Drought I_3	Norway spruce	1	1	1	0.4	0.5	0.02	0.4	1.6
	Silver fir	1	1	1	0.8	0.5	0.05	0.7	1.5
	Beech	1	1	1	0.95	0.8	0.2	0.9	1
Climatic trend	Norway spruce	1.1	1.1	1.1	0.8	1.2	0.8	1.1	1.5
	Silver fir	1.1	1.1	1.1	1	1.2	0.9	1.1	1.5
	Beech	1.1	1.1	1.1	1.1	1.5	1.1	1.1	1.2
Browsing B_1	Norway spruce	1	1	1	1	1	0.8	0.9	1
	Silver fir	1	1	1	1	1	0.3	0.2	1
	Beech	1	1	1	1	1	1	1	1
Browsing B_2	Norway spruce	1	1	1	1	1	0.7	0.9	1
	Silver fir	1	1	1	1	1	0.2	0.1	1
	Beech	1	1	1	1	1	0.9	0.9	1

Table 2: Summary of scenarios (those selected for questions 2 and 3 are in bold characters)

Simulation	Climatic trend	Mean interval between droughts	Drought intensity	Browsing intensity	Scenario
1	No	7 years	I_1	/	
2	No	5 years	I_1	/	
3	No	2 years	I_1	/	
4	No	7 years	I_1	B_1	
5	No	5 years	I_1	B_1	
6	No	2 years	I_1	B_1	
7	No	7 years	I_1	B_2	
8	No	5 years	I_1	B_2	
9	No	2 years	I_1	B_2	
10	No	7 years	I_3	/	
11	No	5 years	I_3	/	
12	No	2 years	I_3	/	
13	No	7 years	I_3	B_1	
14	No	5 years	I_3	B_1	
15	No	2 years	I_3	B_1	
16	No	7 years	I_3	B_2	
17	No	5 years	I_3	B_2	
18	No	2 years	I_3	B_2	
19	Yes	7 years	I_1	/	
20	**Yes**	**5 years**	**I_1**	**/**	**CC_1_0**
21	Yes	2 years	I_1	/	
22	Yes	7 years	I_3	/	
23	Yes	5 years	I_3	/	
24	**Yes**	**2 years**	**I_3**	**/**	**CC_2_0**
25	Yes	7 years	I_1	B_1	
26	**Yes**	**5 years**	**I_1**	**B_1**	**CC_1_B_1**
27	Yes	2 years	I_1	B_1	
28	Yes	7 years	I_3	B_1	
29	Yes	5 years	I_3	B_1	
30	**Yes**	**2 years**	**I_3**	**B_1**	**CC_2_B_1**
31	Yes	7 years	I_1	B_2	
32	**Yes**	**5 years**	**I_1**	**B_2**	**CC_1_B_2**
33	Yes	2 years	I_1	B_2	
34	Yes	7 years	I_3	B_2	
35	Yes	5 years	I_3	B_2	
36	**Yes**	**2 years**	**I_3**	**B_2**	**CC_2_B_2**

Browsing scenarios

We considered two browsing modalities: a moderate one (B_1), and a tough one (B_2). We used studies reporting the general trend of the differential effect of browsing on silver fir, Norway spruce and beech saplings and browsing ratios (Cailleret et al., 2014; Diaci et al., 2012; Ficko et al., 2016). B_2 coefficients were determined using results from fencing experiments (R. Allen & Allan, 1997; Bernard et al., 2017; Klopčič et al., 2010; Nagel et al., 2015), and were also consolidated by Sonia Saïd (pers. comm).

Assuming a deer population that increase linearly, we modelled browsing pressure as a continuous increasing trend (Table 1). The demographic parameters corresponding to browsing scenarios were applied to the regeneration layer only. Because of potential slope, snow cover and saplings bending the main stem, we assumed that saplings may be browsed up to 2 m (Gill, 1992). We thus took a safety margin and defined the recruitement threshold of adults at a DBH of 2.5 cm (2 m tall).

Simulation experiments

We combined two climatic trends × three drought frequencies × two drought intensities × three browsing modalities. This led us to 36 modalities.

These scenarios were grouped in Table 1 by drought intensity and browsing modalities, so there were seven groups with the control one. All the simulations were ran over a period of 100 years, that is the minimal one required to investigate the effects of climate (Lindner, 2000).

All the scenarios included a variable amount of droughts (14, 25 or 50 per century). For each scenario, we defined 10 vectors of 14 (or 25 or 50) dry years randomly distributed within the century. We thus ran 10 simulations for each of the 36 scenarios. This constituted a way to better take into account climatic variability, and model stochasticity. XX scenarios were selected and discussed among the 36 ran.

For questions 1, 2 and 3, we focused on the climatic scenarios CC1 and CC2, crossed with the three browsing modalities (0, B1, B2), and thus compared scenarios CC1_0, CC1_B1, CC1_B2, CC2_0, CC2_B1, and CC2_B2 with the reference situation. For question 4, we studied all the climatic modalities crossed with the three browsing ones.

Results analysis

Question 1: to test for the relative effects of climate changes and browsing on regeneration, we performed an ANOVA with sapling density as response variable, and the linear climatic trend, drought frequency, drought intensity and browsing intensity as explaining factors. We did so for each tree species and for all species together.

Question 2: to describe the response of saplings density to climate – browsing scenarios, we computed the ratios between the final number of saplings per ha (year 100) and the initial number of saplings per ha (year 0), for each scenario and each tree species. We then compared them between scenarios. To assess the effect of climate change and browsing on the height structure of the regeneration, we

graphically compared the distributions in height classes, and tested the differences between them according to the scenario by performing Pearson's χ^2 tests for each tree species and each scenario. To compare the variation inside each height class between all the scenarios and the reference one, we also computed, for each tree species and each scenario, the proportion of each height class out of the total amount of saplings at year 100. We then subtracted this proportion to the reference one that was the final stage of the reference situation (i.e. year 100 in a situation with no linear climatic trend, no browsing, one moderate drought every seven years on average), and plotted the obtained differences.

Question 3: to explore the effect of climate change and browsing on mature stand structure, we graphically studied the variation in mean basal area, mean quadratic diameter, and mean number of trees for each tree species and each scenario.

Question 4: to seek a threshold of drought frequency over which the stand would collapse, we computed the ratio between the final number of saplings per ha (year 100) and the initial number of saplings per ha (year 0), as we did for question 1. Using those ratios, we identified thresholds (that correspond to climatic scenarios) where the tree species (all of them, and each of them) began to decrease or disappeared, and compared those thresholds according to the browsing scenario.

For questions 2 and 3, we chose to focus on and present only two of the 12 climatic modalities. Assuming that drought frequency is to double in the changing climate context (Masson-Delmotte et al., 2005), one moderate drought every seven years currently would turn to one drought every 3.5 years in that future context. Drought intensity is also expected to increase in some areas. Taking into account those two facts, we thus built two climatic scenarios, so that on average drought frequency is doubled (one every 3.5 years):

- a moderate one, with moderate droughts (intensity I_1) which frequency is increased from one every seven years to one every five years (referred to as CC_1 hereafter),
- a severe one, with intense droughts (intensity I_2) which frequency would be increased up to one every two years (referred to as CC_2 hereafter).
-

Results

Relative effects of climate change and browsing on regeneration

The number of saplings of all species considered together decreased with increasing browsing pressure and drought frequency ($p < 0.001$ for both), as exposed in Table 3.

Browsing and the climatic trend have a negative effect on the number of silver fir saplings, the effect of browsing being more important than that of the climatic trend ($p < 0.001$ and $p = 0.004$ respectively).

The number of Norway spruce saplings is mostly and negatively affected by the climatic trend and drought frequency ($p < 0.001$ for both). It is also positively affected by drought intensity, and negatively by browsing (especially when severe *i.e.* B_2) to a lesser extent ($p = 0.077$).

The number of saplings of European beech is mainly affected by the climatic trend and drought intensity ($p < 0.001$ for both, positive and negative effects respectively), to a lesser extent it is negatively affected by browsing ($p = 0.006$), and by drought frequency ($p = 0.022$).

Table 3: Relative effects of the linear climatic trend, browsing, drought intensity and drought frequency on the mean number of saplings of each species at year 100

Species	Effect	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (>F)	
All	Climatic trend	1	16221025	16221025	1.1115	0.300	
	Browsing	2	341532777	170766388	11.7010	< 0.001	***
	Drought frequency	2	623634198	311817099	21.3658	< 0.001	***
	Drought intensity	1	22158673	22158673	1.5183	0.228	
Silver fir	Climatic trend	1	2920966	2920966	9.5821	0.004	**
	Browsing	2	11780247	5890123	19.3222	< 0.001	***
	Drought frequency	2	1222364	611182	2.0049	0.153	
	Drought intensity	1	983766	983766	3.2272	0.0829	.
Norway spruce	Climatic trend	1	168055357	168055357	18.4652	< 0.001	***
	Browsing	2	51017401	25508700	2.8028	0.077	.
	Drought frequency	2	220824718	110412359	12.1316	< 0.001	***
	Drought intensity	1	90629448	90629448	9.9580	0.004	**
European beech	Climatic trend	1	349698727	349698727	36.6735	< 0.001	***
	Browsing	2	115039791	57519896	6.0322	0.006	**
	Drought frequency	2	82874491	41437246	4.3456	0.022	*
	Drought intensity	1	231621005	231621005	24.2905	< 0.001	***

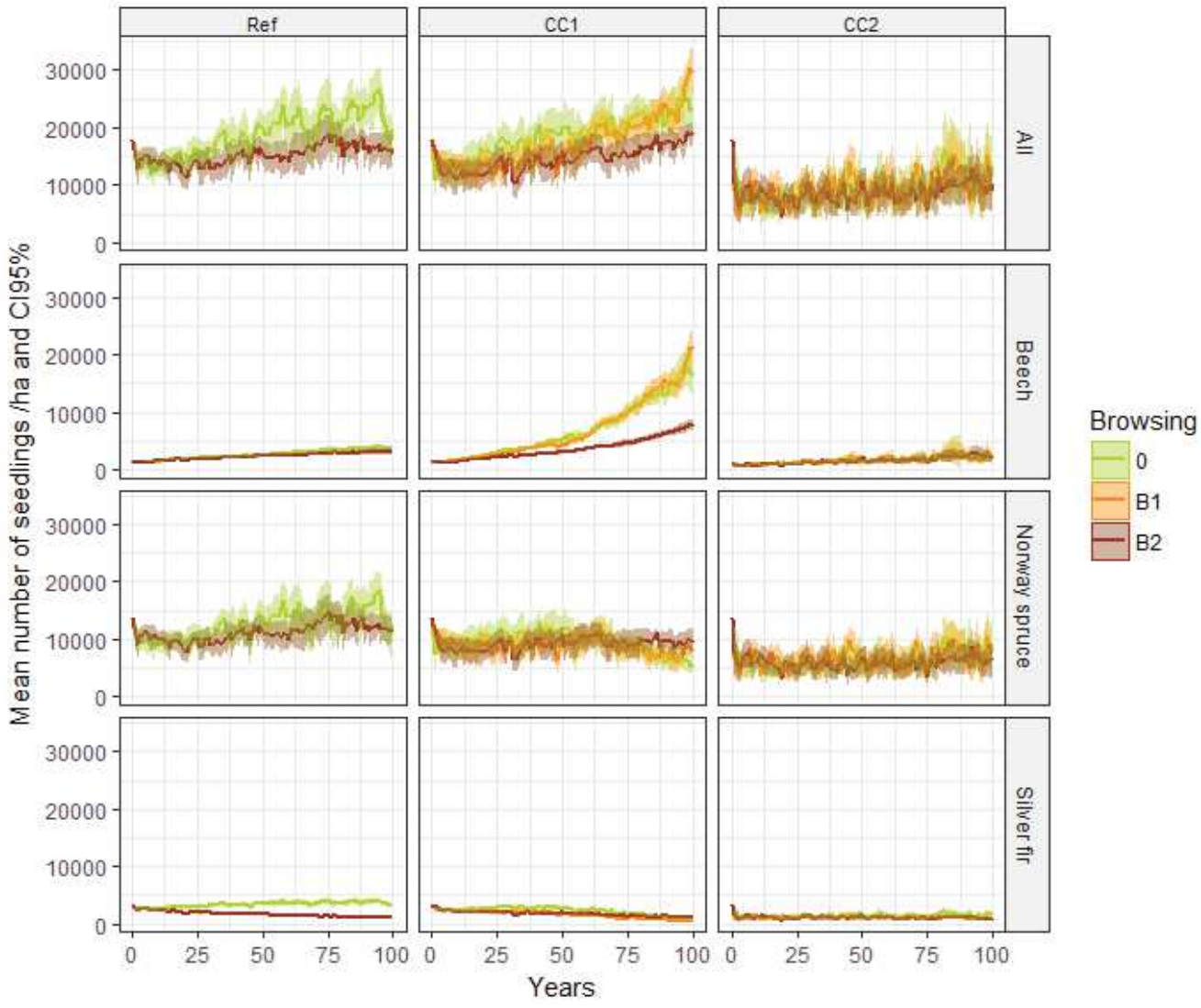
Response of saplings density to climate change and browsing scenarios

Reference scenario (Table 4, Fig. 1): there is a 9% increase in the number of saplings of all species when there is no browsing, and a 16% decrease in the B_2 scenario. The number of Norway spruce saplings decreases by 7% and 17%, that of silver fir saplings by 4% and 66 % in each browsing scenario respectively, and that of beech saplings almost doubles in both cases. Note that beech and silver fir percentages concern small amounts of seedlings (less than 4000). Browsing thus has a negative effect on the number of saplings of silver fir and Norway spruce. The relative instability of the number of saplings in those reference scenarios complicates the interpretation of other results.

Table 4: Ratio of mean number of saplings at year 100 / mean number of saplings at year 0 in each browsing scenario

Species	Scenario	Drought		Linear climatic trend	Browsing		
		Intensity	Frequency		0	B_1	B_2
All	Reference	I_1	Every 7 years	No	1.46		0.79
Beech	Reference	I_1	Every 7 years	No	4.33		3.72
Norway spruce	Reference	I_1	Every 7 years	No	1.09		0.69
Silver fir	Reference	I_1	Every 7 years	No	1.35		0.00
All	CC_1	I_1	Every 5 years	Yes	1.81	2.65	1.10
Beech	CC_1	I_1	Every 5 years	Yes	19.27	28.58	10.14
Norway spruce	CC_1	I_1	Every 5 years	Yes	0.01	0.02	0.25
Silver fir	CC_1	I_1	Every 5 years	Yes	0.08	0.00	0.00
All	CC_2	I_3	Every 2 years	Yes	0.33	0.17	0.06
Beech	CC_2	I_3	Every 2 years	Yes	1.68	1.38	0.45
Norway spruce	CC_2	I_3	Every 2 years	Yes	0.20	0.06	0.03
Silver fir	CC_2	I_3	Every 2 years	Yes	0.17	0.00	0.00

Figure 1: Variation of the number of saplings of all species throughout the century



Scenario CC_1 (moderate climate change): when then there is no browsing, the total amount of saplings and that of beech saplings increase. The numbers of Norway spruce and silver fir saplings decrease by 59% and 74% respectively compared to year 0 (Table 4, Fig. 1). Under B_1 browsing scenario the global number of saplings increases more than in the non-browsing scenario, as does the number of beech saplings. The number of Norway spruce saplings decreases a lot (2% of the initial amount), and silver fir disappears within the century. In the B_2 browsing scenario the total amount of saplings increases less than in the B_1 browsing scenario, but still more than in the reference scenario (without climate change and browsing). Similarly, the number of beech saplings increased less than in the reference scenario. Surprisingly, the number of Norway spruce saplings decreases less than in the B_1 browsing scenario (at year 100, 25% of the number of saplings of year 0). Silver fir still disappears within the century.

Scenario CC_2 (severe climate change): when there is no browsing, the total amount of saplings decrease (at year 100, 33% of year 0). The number of beech saplings increases less than in the reference situation, and the number of Norway spruce and silver fir saplings decreases, but less than in CC_1 scenario. When there is moderate browsing (B_1), the pattern is accentuated: the final total number of saplings is 17% of the initial one, and silver fir still disappears. In the B_2 browsing scenario, the number of saplings of all species is reduced, the final number of beech and Norway spruce saplings (year 100) are respectively less than half the initial one and 3% of the initial one (year 0), that of the total amount of saplings is 6% of the initial one silver fir still disappears.

Response of saplings height distribution to climate change and browsing

For all scenarios, the distributions of saplings in height classes all significantly differ from the reference situation (Fig. 2, Table 5), except Norway spruce and silver fir in scenario CC_1_0 (moderate climate change, no browsing). Silver fir disappearing in scenarios $CC_1_B_1$, $CC_1_B_2$, $CC_2_B_1$, $CC_2_B_2$, we could not perform χ^2 tests for those (Fig. 2). The differences mainly lie in first height classes 20 – 30 cm, and 30 – 70 cm, with more saplings than in the reference scenario in the class 20 – 30 cm, and less in class 30 – 70 cm (Supplementary material B). Then the number of saplings levels off. This pattern is globally consistent across tree species.

Table 5: Summary of p-values of Pearson's χ^2 tests performed between the height distributions of saplings from 20 cm to 1.70 tall between each scenario and the reference one at year 100

Species	Scenario	Drought		Linear climatic trend	Browsing	p-value
		Intensity	Frequency			
All	CC1_0	I1	Every 5 years	Yes	0	< 0.0001
All	CC1_B1	I1	Every 5 years	Yes	B1	< 0.0001
All	CC1_B2	I1	Every 5 years	Yes	B2	< 0.0001
All	CC2_0	I2	Every 2 years	Yes	0	< 0.0001
All	CC2_B1	I2	Every 2 years	Yes	B1	< 0.0001
All	CC2_B2	I2	Every 2 years	Yes	B2	< 0.0001
Beech	CC1_0	I1	Every 5 years	Yes	0	< 0.0001
Beech	CC1_B1	I1	Every 5 years	Yes	B1	< 0.0001
Beech	CC1_B2	I1	Every 5 years	Yes	B2	< 0.0001
Beech	CC2_0	I2	Every 2 years	Yes	0	< 0.0001
Beech	CC2_B1	I2	Every 2 years	Yes	B1	< 0.0001
Beech	CC2_B2	I2	Every 2 years	Yes	B2	< 0.0001
Norway spruce	CC1_0	I1	Every 5 years	Yes	0	0.074
Norway spruce	CC1_B1	I1	Every 5 years	Yes	B1	0
Norway spruce	CC1_B2	I1	Every 5 years	Yes	B2	< 0.0001
Norway spruce	CC2_0	I2	Every 2 years	Yes	0	< 0.0001
Norway spruce	CC2_B1	I2	Every 2 years	Yes	B1	< 0.0001
Norway spruce	CC2_B2	I2	Every 2 years	Yes	B2	< 0.0001
Silver fir	CC1_0	I1	Every 5 years	Yes	0	0.214
Silver fir	CC1_B1	I1	Every 5 years	Yes	B1	NA
Silver fir	CC1_B2	I1	Every 5 years	Yes	B2	NA
Silver fir	CC2_0	I2	Every 2 years	Yes	0	< 0.0001
Silver fir	CC2_B1	I2	Every 2 years	Yes	B1	NA
Silver fir	CC2_B2	I2	Every 2 years	Yes	B2	NA

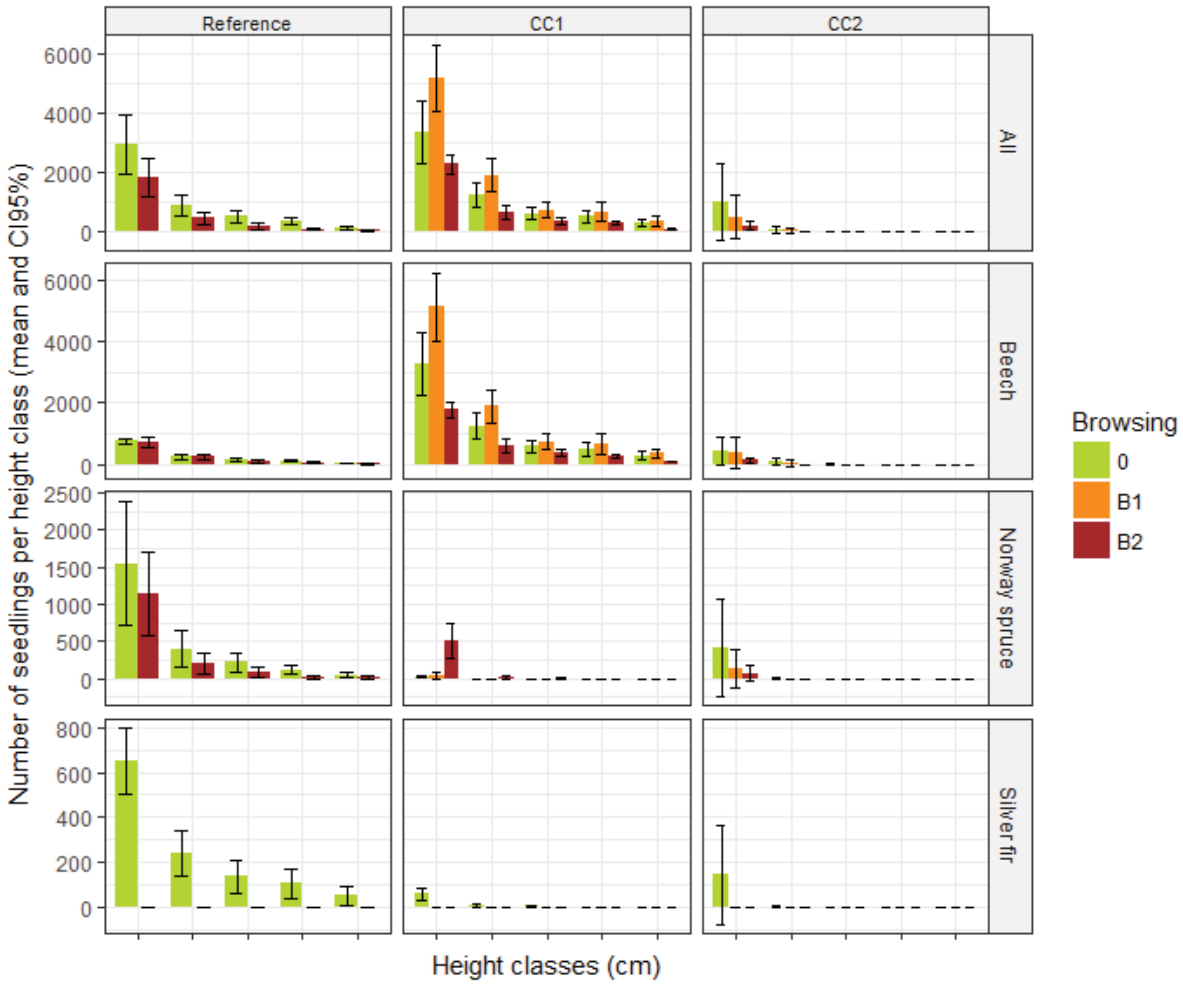


Figure 2: Distribution in height classes of each species in each scenario. Scales differ between species

Response of mature stand to climate change and browsing within 100 years

Stand basal area tends to remain stable when all species are considered together, between 28.0 ± 1 $m^2.ha^{-1}$ and 28.7 ± 1.5 $m^2.ha^{-1}$ throughout the century in every exposed scenario (Supplementary material D). In the moderate climatic scenario, it decreases for silver by absent or moderate browsing while it increases for European beech in such conditions. Simultaneously, the mean number of trees decreases in all scenarios a bit more than in the reference one, except for European beech that strongly increases in the moderate climatic scenario with moderate or absent browsing (CC_1_0 and CC_1_B_1, supplementary material C). Mean quadratic diameters increase more than in the reference scenario, except for beech in CC_1_0 and CC_1_B_1 (Fig. 3). This more important decrease in the number of trees and increase in mean quadratic diameter than in the reference are more marked in the

severe climatic scenarios (CC_2_0, CC_2_B_1 and CC_2_B_2), where there are no differences between browsing scenarios.

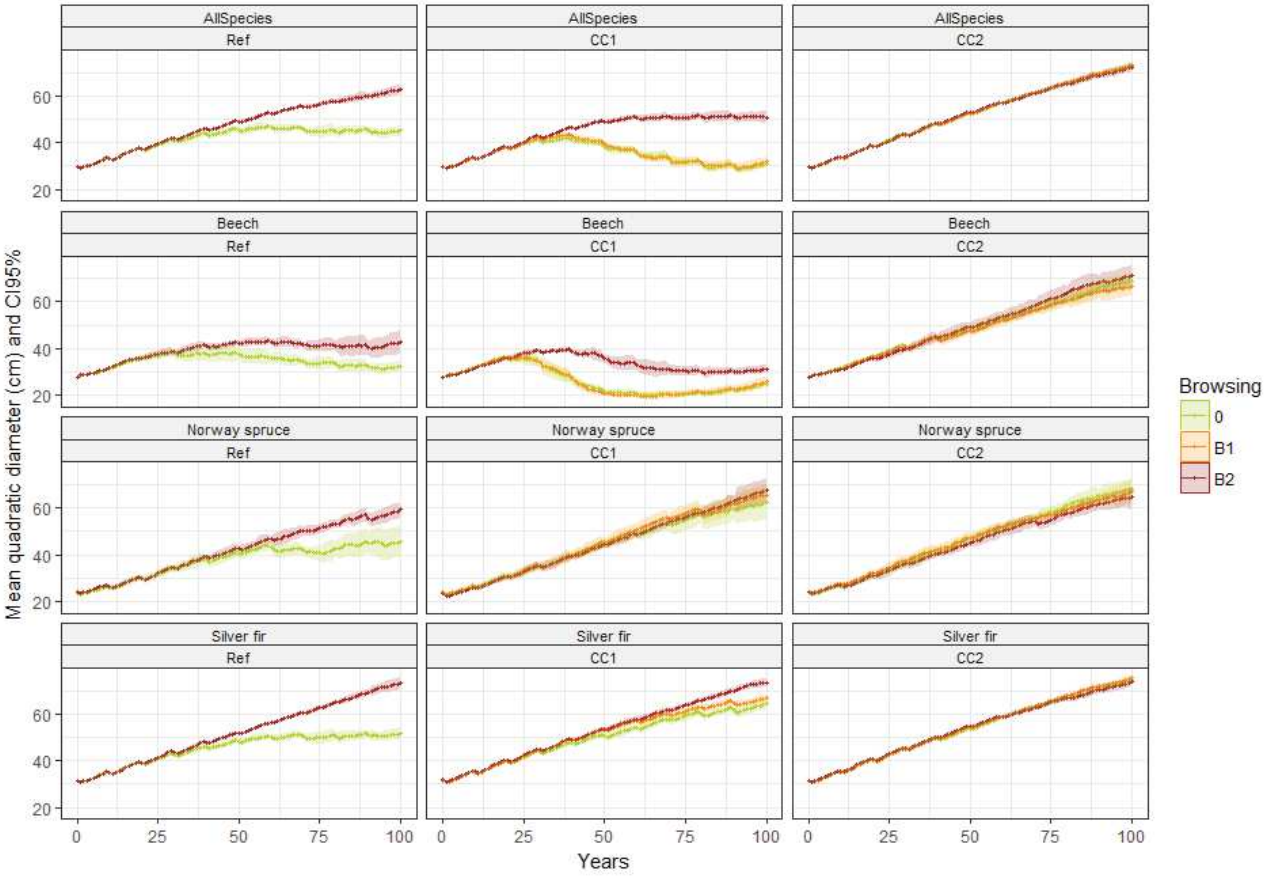


Figure 3: Variation of the mean quadratic diameter (cm) of all tree species, for each climatic and browsing scenario

Drought frequency threshold and influence of browsing

For all species together, in the non-browsed scenario, the number of saplings in the 20-70 cm layer decreases in the CC_2 scenario (intense droughts every two years), dropping from on average 212 ha^{-1} to on average 122 ha^{-1}, so 60% less (Fig. 4, Supplementary material E). This threshold is the same for the height class 20-30 cm (Supplementary material F). This threshold remains the same for the 20-70 cm layer in the B_1 browsing scenario (CC_2 climatic scenario, Supplementary material G). In the B_2 scenario, the number of saplings in the 20-70 cm decreases with moderate droughts every seven years, whether there is a linear climatic trend or not (no linear trend is the reference climatic situation with added B_2 browsing). For the 20-30 cm height class, and B_1 browsing, the thresholds moves from CC_2 climatic scenario to one moderate drought every two years (that is the same drought frequency as in the non-

browsed scenario, but with moderate instead of intense droughts). It remains the same than in the 20 – 70 cm for the B_2 browsing scenario.

Figure 4: Variation of the mean number of saplings between 20 and 70 cm tall, for each species, all climatic modalities combined with 0 and B_2 browsing modalities. Circles represent the climatic threshold under which the number of saplings decreases throughout the century, its colour the corresponding drought frequency

For silver fir, when there is no browsing, silver fir does not disappear in the 20-70 cm layer in any climatic scenario. When there is browsing, whatever its intensity (B_1 or B_2), silver fir disappears from the 20-70 cm layer with one moderate drought every seven years, whether there is a linear climatic trend or not (no climatic trend is the climatic reference situation with added B_2 browsing). The thresholds are the same for the 20 – 30 cm height class.

For Norway spruce, whatever the browsing scenario (0, B_1 or B_2), the drought frequency under which the number of Norway spruce saplings decreases whether it is intense or moderate is one drought every two years. This is true for saplings between 20 and 70 cm, and between 20 and 30 cm tall.

For beech, the number of beech saplings decreases only in the CC_2_B_2 scenario (intense droughts every two years, and strong browsing).

Discussion

According to our results, although linear climatic trend impacts European beech, Norway spruce and silver fir regeneration, it does not affect the whole stand regeneration. This may be because it does not affect the three species the same way (negative effect on the two coniferous, positive one on European beech). Similarly, drought intensity positively affects Norway spruce and negatively affects European beech regeneration, and has no visible effect on the whole stand regeneration. This suggests an ability for some tree species to compensate the effects of some climatic factors on other ones, consistently with the findings that mixed forests better face stresses (Jactel & Brockerhoff, 2007). Nevertheless, this also highlights how difficult it is to understand the differential effects of climate on organisms, and thus to forecast them.

In accordance with our assumption, we found a strong negative effect of browsing on silver fir regeneration, more important than for Norway spruce (Bernard et al., 2017). Interestingly, browsing appeared also as one of the main drivers of the whole stand regeneration. This further strengthens the structural role of deer on forest regeneration, and the importance to take it into account when forecasting future forest trends (Bernard et al., a, *in prep*.).

We found that silver fir is the most affected species in terms of sapling density. When there is browsing, all silver fir saplings in the 20-70 cm height class disappear, whatever its intensity, consistently with the potential eradication of silver fir under high browsing pressure (Potvin et al., 2003). However, our model shows that even moderate browsing pressure could lead to an eradication of silver fir, when associated to climate change. When there is no browsing, silver fir saplings are impacted by the linear climatic trend, and, surprisingly, they are more numerous when moderate droughts are very frequent (every two years) than every five or seven years. By intense droughts, their highest frequency (every two years) has the most negative impact of the number of silver saplings in the 20-70 cm height class. This is consistent with the expected contraction of its geographic range of (Piedallu et al., 2009). Similarly, the fact that we found a decreased density of Norway spruce saplings when climate change scenarios are getting more severe is consistent with its expected range contraction (Piedallu et al., 2009). Surprisingly, in the CC_1 climatic scenario, the density of Norway spruce saplings decreases less when submitted to severe browsing B_2 than to moderate browsing B_1. Simultaneously, in the same moderate climatic scenario CC_1, the density of beech saplings increases less in the severe B_2 browsing modality than in the moderate B_1 one and the non-browsing modality. This is mainly driven by he first two height classes (saplings from 20 to 40 cm tall). We may assume that interspecific competition between Norway spruce and beech in the regeneration layer partly explains this lesser impact of severe browsing on the density of Norway spruce saplings than that of moderate browsing, beech being a highly competitive species (Metz et al., 2013; Pretzsch, 2006). In the severe climatic scenario CC_2, the densities of all species saplings slightly decrease. Browsing still has a negative impact, but it seems secondary to that of climate (Morin et al., 2007).

The effect of climate on the height distribution of the regeneration layer is particularly visible in small height classes. In all modalities, we found more saplings than in the reference scenario for saplings between 20 cm and 30 cm tall and then less saplings between 30 cm and 70 cm tall. If not an artefact, this may be due to the convergence of the positive effect of warming on trees productivity (Hessl & Baker, 2010; Lenoir et al., 2009; Oleksyn et al., 1998; Van der Meer et al., 2002), and of its negative effect of sapling mortality after their first year (Balducci et al., 2015; Canham & Murphy, 2016; Erefur et al., 2008; Tingstad et al., 2015). Moreover, in most of those modalities, trees are larger, thus this could be attributable to a higher seed productivity. Finally, this pattern would be consistent with the increased detectability of saplings when they reach the critical size of 45 – 50 cm, and thus a higher probability of being browsed by ungulates and consequently a less visible effect of climate (Diaci, 2002; Kullberg & Bergström, 2001). However this process is not simulated in the model. The increase in the number of small saplings does not vary a lot with climatic scenarios. Conversely, severe browsing seems to accentuate the loss of saplings between 30 cm and 60 cm tall, especially in the severe climatic scenario CC_2. Thus, for saplings between 20 and 70 cm tall, the more severe the climatic scenario, the higher the difference to the reference situation, and, to a lesser extent, the more severe the browsing pressure, the more accentuated this pattern.

Regarding the mature tree stand, we found that the more severe the climatic scenarios, the larger the mean quadratic diameter and the fewer the number of trees, with a basal area that remains almost constant. This is especially true for silver fir and Norway spruce in both climatic scenarios, and for beech, that mainly drives the whole stand behaviour, in the more severe climatic scenario. An explanation could be that in the model trees grow faster with increased temperature: trees rapidly reach large diameters, thus our algorithm cannot cut fast enough largest trees. However, under high browsing pressure, beech mean quadratic diameter and number of trees show the same pattern as silver fir and Norway spruce, or as in the severe climatic scenario. The basal area of al tree species remains quite stable throughout the century, in line with the basal area after thinning initially defined and the silviculture applied accordingly. Those of silver fir and beech in the moderate climate change – moderate browsing scenarios CC_1_0 and $CC_1_B_1$ are two exceptions: silver fir basal area decreases while that of beech increases. If not an artefact, we may assume that those particular climatic and browsing conditions enhance interspecific competition between the two species. Indeed, this pattern is not observable anymore under high browsing pressure that stabilizes their basal area, probably by modifying competitive interactions. Therefore, under the combined influence of climate change and browsing, the stand would tend to be composed of fewer and larger trees than in the reference situation.

Surprisingly, in the severe browsing scenario, beech basal area increases less than in the two other scenarios. In our moderate browsing scenario, regeneration remains dynamic enough to allow stand renewal, and our silviculture algorithm harvests fewer silver firs when they become scarce. This illustrates the adaptation of silviculture to climate change and browsing. Notwithstanding, when both factors are too strong, they cannot be compensated by silviculture anymore.

Except this precise case, we thus did not find any strong variation of the basal area, contrary to (Didion et al., 2009), who show a strong decrease in the basal area of palatable tree species. However, we ran our simulations on a 100 years basis, whereas their simulations were ran over 900 years. One century, that is the duration of one silvicultural cycle, may be too short to see any effect of the adult stand basal area.

For each tree species, we identified climatic thresholds under which their number of saplings would decrease throughout the century, and thus its renewal might be threatened. There is no clear difference in terms of number of saplings between the scenarios with droughts every seven or every years, but there are less saplings in the scenario with droughts every two years. This is enhanced in the B_1 and even more in the B_2 browsing scenarios. When droughts are intense, the frequency of droughts every two years leads to a collapse of the whole stand regeneration phase whether it is browsed or not. Intense browsing B_2 further pushes the threshold under which the total number of saplings decreases to one intense drought every five years. Intense and frequent droughts (every two years) associated to intense browsing B_2 are the only modalities under which beech saplings decreases throughout the century. This is consistent with the assumed competitive advantage of beech compared to silver fir and Norway spruce, in terms of climatic and browsing pressure (Boulanger et al., 2009; Zang et al., 2014). The scenario under which beech saplings decreases might suggest that the climatic conditions are so harsh that they also affect beech saplings, and that beech may be the only remaining food resource. Whatever the browsing modality (0, B_1, B_2), the threshold remains unchanged for Norway spruce, in accordance with its low palatability (Heuzé et al., 2005).

We performed the simulations on three different initial stages, with more or less dynamic regeneration. Since we found the same trends, we chose to present this one only for clarity matters. Our study shows that the composition of mixed Norway spruce – silver fir – beech stands may shift under the influence of climate change, to the benefit of beech, at least in mountainous areas. What we found on the regeneration layer is consistent with what has been forecast in adult trees, with simulations ran over a longer period of time (Didion et al., 2009). This is in accordance with field studies, listed by Côté et al., (2004).We also confirm that browsing jeopardizes the regeneration of silver fir in every climatic scenario, taking into account competitive interactions with our model, that are sometimes not considered (Senn & Suter, 2003). The comparison between Norway spruce – silver fir stands, and Norway spruce-silver fir-beech stands, would certainly be interesting. Indeed, we show that Norway spruce and silver fir regeneration strongly decreases under the influence of the two pressures we model – that are climate change and browsing by ungulates. In our simulations, beech seem to lead more and more the trend of the whole stand throughout the century, and to gradually replace the two coniferous species. This enhances the message that diversity is a valuable option to mitigate the impact of stresses, increase stand stability and face global changes (Jactel & Brockerhoff, 2007; Legay et al., 2008; Morin et al., 2014).

We show that although the basal area may be maintained by silviculture, the structure and composition of the stand may vary within one century when submitted to climate change and browsing pressure, and

that browsing may influence the response of trees to climate. This is in line with the interaction between climate and browsing or grazing, demonstrated at treelines either by field studies (Herrero et al., 2012; Speed et al., 2010), or by modelling (Cairns & Moen, 2004; Herrero et al., 2016), who shew that grazing interacts with climate to define the treeline position, and may limit the treeline below its climatic potential. It has also been shown that high browse pressure could eliminate growth-responses to temperature (positive for temperate species, negative for boreal species), and push the temperate – boreal transition zone further south (Fisichelli et al., 2012).

Our study completes the few that tackle regeneration modelling in the frame of climate change (Van der Meer et al., 2002). It aims at giving an insight of potential future trajectories of fir – spruce – beech stands in the context of climate change and of ungulate rising populations, and at helping one make his own opinion on this issue. Several aspects may confine our study to an exploratory approach (for which it was designed), difficult to transpose into reliable predictions. First, the uncertainty of the assumptions of climatic scenarios and browsing scenarios. Indeed, red and roe deer have kept increasing from the middle of the 20th century, but climate change may impact those species as well, especially roe deer (Gaillard et al., 2013; Plard et al., 2014), which continuous increase seems to slow down (OGFH). Second, the uncertainty about the response of each tree species to those climatic scenarios since results on this issue diverge and are not easy to synthetize. Third, the choice of growth and survival parameters in response to climate, especially for the regeneration phase, since studies about that are scarce and provide differing details.

Beyond those limits, we confirm that sapling stage, that is very sensitive to climate change (Walck et al., 2011), is a critical lever for future forest composition. We also confirm that browsing do interact with climate to explain sapling growth and survival, all the more as the species is palatable to deer (Bernard, et al., a, *in prep.*). Eventually, we show that mixed forest do appear as an option to face climate change. Moreover, it has been shown that even less light reached the ground in mixed stands because of a better interception by the canopy, mixture did not impact negatively forest renewal (Bernard et al., b, *in prep*).

Therefore, predictions made on the basis of climate change without taking into account the impact of browsing are to be considered with caution, and qualified accordingly (De Jager et al., 2017). For instance, Norway spruce is expected to decrease a lot in mountainous regions, which is not the case in most of our simulations. We show that beech could be favoured in this changing context, up to a certain point under which it would be affected as well (continuous climatic trend with intense droughts every two years and intense browsing). The “combined impact” of climatic and browsing pressures may not be very visible on the short-term, because basal area is maintained. However, this is allowed by the presence of beech, progressively supplanting Norway spruce and silver fir. Moreover, there is still an ecological (the loss of the mixture) and an economical (mountain beech is of poor quality and often used as fuelwood, whereas industry requires resinous wood) impact. Thus, although the basal area remains

stable throughout one century, the structure of the stand is modified with changing climate since it could be composed of less and larger trees under hard climatic conditions.

Our study highlights that regeneration samplings are indispensable to monitor its survival and growth, and anticipate future changes. We also show that current browsing pressure is not suitable with the renewal that would maintain today's mixture degree. In that respect, it seems indispensable to reduce ungulate densities in addition to tackling climate change.

Acknowledgments

This study was funded by the ONF (French National Forest Office), ONCFS (French National Hunting and Wildlife Agency) and CNRS (National Center for Scientific Research) under partnership agreement 2016/05/6171.

References

Allen, R., & Allan, C. (1997). Mountain beech forest dynamics in the Kaweka Range and the influence of browsing animals. *Science for Conservation*, *44*, 1–23.

Allen, S. K., Barros, V., Burton, I., Lendrum, D. L., Cardona, O. D., Cutter, S. L., Dube, O. P., Ebi, K. L., Field, C. B., Handmer, J. W., Lal, P. N., Lavell, A., Mach, K. J., Mastrandrea, M. D., McBean, G. A., Mechler, R., Mitchell, T., … Wilbanks, T. J. (2011). *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation*. Press, Cambridge University.

Andersen, R., Duncan, P., & Linnell, D. C. (1998). The European Roe Deer : the Biology of Success, (d).

Aussenac, G. (2002). Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Annals of Forest Science*, *59*(8), 823–832.

Balducci, L., Deslauriers, A., Giovannelli, A., Beaulieu, M., Delzon, S., Rossi, S., & Rathgeber, C. B. K. (2015). How do drought and warming influence survival and wood traits of Picea mariana saplings? *Journal of Experimental Botany*, *66*(1), 377–389.

Battipaglia, G., Saurer, M., Cherubini, P., Siegwolf, R. T. W., & Cotrufo, M. F. (2009). Tree rings indicate different drought resistance of a native (Abies alba Mill.) and a nonnative (Picea abies (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *Forest Ecology and Management*, *257*(3), 820–828.

Bernard, M., Boulanger, V., Dupouey, J.-L., Laurent, L., Montpied, P., Morin, X., Picard, J. F., & Saïd, S. (2017). Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology and Management*, *400*, 269–277.

Bernard, M., Morin, X., Saïd, S., Boulanger, V., Granda, E., Benavides, R., Jactel, H., Heurich, M., Rabasa, S. G., Valladares, F., & Kunstler, G. (in prep.a). *Are plant – ungulates interactions related to climate? Comparison of consumption indexes along elevation gradients across a latitudinal gradient of European sites*.

Bernard, M., Saïd, S., Boulanger, V., Jourdan, M., Defossez, E., & Morin, X. (in prep.b.). *Does forest regeneration benefit from stand mixture?*

Boulanger, V., Baltzinger, C., Saïd, S., Ballon, P., Picard, J.-F., & Dupouey, J.-L. (2009). Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *Forest Ecology and Management*, *258*(7), 1397–1406.

Boulanger, V., Baltzinger, C., Saïd, S., Ballon, P., Picard, J.-F., & Dupouey, J.-L. (2015). Decreasing deer browsing pressure influenced understory vegetation dynamics over 30 years. *Annals of Forest Science*, *72*(3), 367–378.

Bréda, N., & Badeau, V. (2008). Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus - Geoscience*, *340*(9–10), 651–662.

Bugmann, H. (1997). Sensitivity of forests in the European Alps to future climatic change. *Climate Research*, *8*, 35–44.

Burke, E. J., & Brown, S. J. (2008). Evaluating uncertainties in the projection of future drought. *Journal of Hydrometeorology*, *9*(2), 292–299.

Burschel, P., El Kateb, H., & Mosandl, R. (1992). Experiments in mixed mountain forests in Bavaria. In D. O. O. (Eds. . M.J. Kelty, B.C. Larson (Ed.), *The Ecology and Silviculture of Mixed-species Forests* (Kluwer Aca, pp. 183–215). Boston.

Cailleret, M., Heurich, M., & Bugmann, H. (2014). Reduction in browsing intensity may not compensate climate change effects on tree species composition in the Bavarian Forest National Park. *Forest Ecology and Management*, *328*, 179–192.

Cairns, D. M., & Moen, J. (2004). Herbivory influences tree lines. *Journal of Ecology*, *92*(6), 1019–1024.

Canham, C. D., & Murphy, L. (2016). The demography of tree species response to climate: Seedling recruitment and survival. *Ecosphere*, *7*(8), 1–16.

Carden, R. F., Carlin, C. M., Marnell, F., McElholm, D., Hetherington, J., & Gammell, M. P. (2011). Distribution and range expansion of deer in Ireland. *Mammal Review*, *41*(4), 313–325.

Carrer, M., Motta, R., & Nola, P. (2012). Significant Mean and Extreme Climate Sensitivity of Norway Spruce and Silver Fir at Mid-Elevation Mesic Sites in the Alps. *PLoS ONE*, *7*(11), 1–9.

Cordonnier, T., Courbaud, B., Berger, F., & Franc, A. (2008). Permanence of resilience and protection efficiency in mountain Norway spruce forest stands: A simulation study. *Forest Ecology and Management*, *256*(3), 347–354.

Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., & Waller, D. M. (2004). Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *35*(1), 113–147.

Courbaud, B., De Coligny, F., & Cordonnier, T. (2003). Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology*, *116*(1–2), 1–18.

Courbaud, B., Goreaud, F., Dreyfus, P., & Bonnet, F. R. (2001). Evaluating thinning strategies using a tree distance dependent growth model: Some examples based on the CAPSIS software "uneven-aged spruce forests" module. *Forest Ecology and Management*, *145*(1–2), 15–28.

Courbaud, B., Lafond, V., Lagarrigues, G., Vieilledent, G., Cordonnier, T., Jabot, F., & de Coligny, F. (2015). Applying ecological model evaludation: Lessons learned with the forest dynamics model Samsara2. *Ecological Modelling*, *314*(August), 1–14.

De Jager, N. R., Drohan, P. J., Miranda, B. M., Sturtevant, B. R., Stout, S. L., Royo, A. A., Gustafson, E. J., & Romanski, M. C. (2017). Simulating ungulate herbivory across forest landscapes: A browsing extension for LANDIS-II. *Ecological Modelling*, *350*, 11–29.

Desplanque, C., Rolland, C., & Michalet, R. (1998). Dendroecological comparison of silver fir (*Abies alba*) and Norway spruce (*Picea abies*) in an alpine valley in France. *Canadian Journal of Forest Research*, *28*(5), 737–748.

Diaci, J. (2002). Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, *161*(1–3), 27–38.

Diaci, J., Adamic, T., & Rozman, A. (2012). Gap recruitment and partitioning in an old-growth beech forest of the Dinaric Mountains: Influences of light regime, herb competition and browsing. *Forest Ecology and Management*, *285*, 20–28.

Didion, M., Kupferschmid, A. D., & Bugmann, H. (2009). Long-term effects of ungulate browsing on forest composition and structure. *Forest Ecology and Management*, *258*(SUPPL.), 44–55.

Dohrenbusch, A., Jaehnea, S., Bredemeierb, M., & Lamersdorfc, N. (2002). Growth and fructification of a Norway spruce (Picea abies L. Karst) forest ecosystem under changed nutrient and water input. *Annals of Forest Science*, *59*, 359–368.

Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C., & de Coligny, F. (2011). Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science*, *69*, 221–233.

Dulamsuren, C., Hauck, M., Kopp, G., Ruff, M., & Leuschner, C. (2017). European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). *Trees - Structure and Function*, *31*(2), 673–686.

E Silva, D., Rezende Mazzella, P., Legay, M., Corcket, E., & Dupouey, J.-L. (2012). Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? *Forest Ecology and Management*, *266*, 263–272.

Easterling, D. R., Evans, J. L., Groisman, P. Y., Karl, T. R., Kunkel, K. E., & Ambenje, P. (2000). Observed variability and trends in extreme climate events: A brief review. *Bulletin of the American Meteorological Society*, *81*(3), 417–425.

Erefur, C., Bergsten, U., & de Chantal, M. (2008). Establishment of direct seeded seedlings of Norway spruce and Scots pine: Effects of stand conditions, orientation and distance with respect to shelter tree, and fertilisation. *Forest Ecology and Management*, *255*(3–4), 1186–1195.

Feyen, L., & Dankers, R. (2009). Impact of global warming on streamflow drought in Europe. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, *114*(17), 1–17.

Ficko, A., Roessiger, J., & Bončina, A. (2016). Can the use of continuous cover forestry alone maintain silver fir (Abies alba Mill.) in central European mountain forests? *Forestry*, *89*(4), 412–421.

Fisichelli, N. A., Frelich, L. E., & Reich, P. B. (2012). Sapling growth responses to warmer temperatures "cooled" by browse pressure. *Global Change Biology*, *18*(11), 3455–3463.

Fotelli, M. N., Geßler, A., Peuke, A. D., & Rennenberg, H. (2001). Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: Responses of growth, water status and δ13C composition. *New Phytologist*, *151*(2), 427–435.

Gaillard, J.-M., Mark Hewison, A. J., Klein, F., Plard, F., Douhard, M., Davison, R., & Bonenfant, C. (2013). How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. *Ecology Letters*, *16*(SUPPL.1), 48–57.

Ganio, L. M., & Puettmann, K. J. (2008). Designing long-term, large-scale forestry experiments with research objectives at multiple scales. *Journal of Sustainable Forestry*, *26*, 1–18.

Giannakopoulos, C., Le Sager, P., Bindi, M., Moriondo, M., Kostopoulou, E., & Goodess, C. M. (2009). Climatic changes and associated impacts in the Mediterranean resulting from a 2 °C global warming. *Global and Planetary Change*, *68*(3), 209–224.

Gill, R. M. A. (1992). A review of damage by mammals in North temperate forests: Deer. *Forestry*, *65*(2), 145–169.

Gomez, N. (2012). Quel avenir pour le sapin et l'épicéa ? Synthèse bibliographique sur l'autécologie et la vulnérabilité comparée du sapin et de l'épicéa dans le cadre des changements climatiques. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*, (36–37), 3–6.

Goreaud, F., de Coligny, F., Courbaud, B., Dhôte, J.-F., Dreyfus, P., & Pérot, T. (2005). La modélisation : un outil pour la gestion et l'aménagement en forêt. *VertigO - La Revue En Sciences de l'environnement*, *6*(2), 70–81.

Herrero, A., Almaraz, P., Zamora, R., Castro, J., & Hódar, J. A. (2016). From the individual to the landscape and back: Time-varying effects of climate and herbivory on tree sapling growth at distribution limits. *Journal of Ecology*, *104*(2), 430–442.

Herrero, A., Zamora, R., Castro, J., & Hódar, J. A. (2012). Limits of pine forest distribution at the treeline: Herbivory matters. *Plant Ecology*, *213*(3), 459–469.

Hessl, A. E., & Baker, W. L. (2010). Spruce and Fir Regeneration and Climate in the Forest-Tundra Ecotone of Regeneration Spruce National Mountain Colorado , U.S.A. *Arctic*, *29*(2), 173–183.

Heuzé, P., Schnitzler, A., & Klein, F. (2005). Is browsing the major factor of silver fir decline in the Vosges Mountains of France? *Forest Ecology and Management*, *217*(2–3), 219–228.

Hirabayashi, Y., Kanae, S., Emori, S., Oki, T., & Kimoto, M. (2008). Global projections of changing risks of floods and droughts in a changing climate. *Hydrological Sciences Journal*, *53*(4), 754–772.

IPCC. (2013). *Changements climatiques 2013, les éléments scientifiques*.

Jactel, H., & Brockerhoff, E. G. (2007). Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, *10*(9), 835–848.

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

Jump, A. S., Hunt, J. M., & Peñuelas, J. (2007). Climate relationships of growth and establishment across the atitudinal range of Fagus sylvatica in the Montseny Mounyains, northeast Spain. *Ecoscience*, *14*(4), 507–518.

Kauppi, P. E., Mielikainen, K., Kuusela, K., Kauppi, P. E., Mielikainen, K., & Kuusela, K. (2016). Biomass and Carbon Budget of European Forests , 1971 to 1990 Published by : American Association for the Advancement of Science Biomass and Carbon Budget of European Forests , 1971 to 1990, *256*(5053), 70–74.

Klopčič, M., Jerina, K., & Boncina, A. (2010). Long-term changes of structure and tree species composition in Dinaric uneven-aged forests: Are red deer an important factor? *European Journal of Forest Research*, *129*(3), 277–288.

Kuijper, D. P. J., Cromsigt, J. P. G. M., Churski, M., Adam, B., Jedrzejewska, B., & Jedrzejewski, W. (2009). Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management*, *258*(7), 1528–1535.

Kullberg, Y., & Bergström, R. (2001). Winter browsing by large herbivores on planted deciduous seedlings in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *16*(4), 371–378.

Lafond, V., Lagarrigues, G., Cordonnier, T., & Courbaud, B. (2014). Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Annals of Forest Science*, *71*, 173–186.

Lagarrigues, G. (2016). *Variabilité démographique et adaptation de la gestion aux changements climatiques en forêt de montagne : calibration par Calcul Bayésien Approché et projection avec le modèle*.

Lebourgeois, F. (2006). Réponse au climat du sapin (Abies alba Mill.) et de l'épicéa (Picea abies (L.) Karts.) dans le réseau RENECOFOR. *Rev. For. Fr.*, *58*, 419–432.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., & Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (Fagus sylvatica L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees - Structure and Function*, *19*(4), 385–401.

Legay, M., Cordonnier, T., & Dhôte, J.-F. (2008). Des forêts mélangées pour composer avec les changements climatiques. *Revue Forestière Française*, *60*(2), 181–190.

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

Lindner, M. (2000). Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. *Tree Physiology*, *20*(5_6), 299–307.

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

Little, R. L., & Peterson, D. L. (1994). Regeneration of sulbalpine fir (Abies lasiocarpa) following fire: effects of climate and other factors. *Canadian Journal of Forest Research*, *24*(5), 934–944.

Lloyd-Hughes, B., & Saunders, M. A. (2002). A drought climatology for Europe. *International Journal of Climatology*, *22*(13), 1571–1592.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., & Wardle, D. A. (2001). Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, *294*(5543), 804–808.

Madsen, P., & Larsen, J. B. (1997). Natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content. *Forest Ecology and Management*, *97*, 95–105.

Masson-Delmotte, V., Raffalli-Delerce, G., Danis, P. A., Yiou, P., Stievenard, M., Guibal, F., Mestre, O., Bernard, V., Goosse, H., Hoffmann, G., & Jouzel, J. (2005). Changes in European precipitation seasonality and in drought frequencies revealed by a four-century-long tree-ring isotopic record from Brittany, western France. *Climate Dynamics*, *24*(1), 57–69.

Mattioli, S., Meneguz, P. G., Brugnoli, A., & Nicoloso, S. (2001). Red Deer in Italy: Recent Changes in Range and Numbers. *Hystrix*, *12*(1), 27–35.

Metz, J., Seidel, D., Schall, P., Scheffer, D., Schulze, E. D., & Ammer, C. (2013). Crown modeling by terrestrial laser scanning as an approach to assess the effect of aboveground intra- and interspecific competition on tree growth. *Forest Ecology and Management*, *310*, 275–288.

Milner, J. M., Bonenfant, C., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Csányi, S., & Stenseth, N. C. (2006). Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: Biological and cultural factors. *Journal of Applied*

Ecology, *43*(4), 721–734.
Morin, X., Augspurger, C., & Chuine, I. (2007). Process-based modeling of species' distributions: What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*, *88*(9), 2280–2291.
Morin, X., Fahse, L., de Mazancourt, C., Scherer-Lorenzen, M., & Bugmann, H. (2014). Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecology Letters*, *17*(12), 1526–1535.
Motta, R. (1996). Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, *88*(1–2), 93–98.
Mouquet, N., Lagadeuc, Y., Devictor, V., Doyen, L., Duputié, A., Eveillard, D., Faure, D., Garnier, E., Gimenez, O., Huneman, P., Jabot, F., Jarne, P., Joly, D., Julliard, R., Kéfi, S., Kergoat, G. J., Lavorel, S., … Loreau, M. (2015). Predictive ecology in a changing world. *Journal of Applied Ecology*, *52*(5), 1293–1310.
Munier, A., Hermanutz, L., Jacobs, J. D., & Lewis, K. (2010). The interacting effects of temperature, ground disturbance, and herbivory on seedling establishment: Implications for treeline advance with climate warming. *Plant Ecology*, *210*(1), 19–30.
Nagel, T. A., Diaci, J., Jerina, K., Kobal, M., & Rozenbergar, D. (2015). Simultaneous influence of canopy decline and deer herbivory on regeneration in a conifer–broadleaf forest. *Canadian Journal of Forest Research*.
Nuttle, T., Royo, A. A., Adams, M. B., & Carson, W. P. (2013). Historic disturbance regimes promote tree diversity only under low browsing regimes in eastern deciduous forest. *Ecological Monographs*, *83*(1), 3–17.
Oleksyn, J., Modrzyński, J., Tjoelker, M. G., Zytkowiak, R., Reich, P. B., & Karolewski, P. (1998). Growth and physiology of Picea abies populations from elevational transects: Common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology*, *12*(4), 573–590.
Peng, C. (2000). Understanding the role of forest simulation models in sustainable forest management. *Environmental Impact Assessment Review*, *20*(4), 481–501.
Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F., & Bertrand, R. (2009). Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Revue Forestière Française*, *LXI*(6), 567–593.
Pinto, P. E. (2008). *Ecologie et croissance de* Abies alba *Mill.* from https://tel.archives-ouvertes.fr/pastel-00003643/document
Pinto, P. E., & Gégout, J.-C. (2005). Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Science*, *62*, 761–770.
Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, A. J. M., Delorme, D., Warnant, C., & Bonenfant, C. (2014). Mismatch Between Birth Date and Vegetation Phenology Slows the Demography of Roe Deer. *PLoS Biology*, *12*(4), e1001828.
Potvin, F., Beaupré, P., & Laprise, G. (2003). The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Québec: a 150-year process. *Ecoscience*, *10*(4), 487–495.
Pretzsch, H. (2006). Species-specific allometric scaling under self-thinning: Evidence from long-term plots in forest stands. *Oecologia*, *146*(4), 572–583.
Pretzsch, H., Grote, R., Reineking, B., Rötzer, T., & Seifert, S. (2008). Models for forest ecosystem management: A European perspective. *Annals of Botany*, *101*(8), 1065–1087.
Ruosch, M., Spahni, R., Joos, F., Henne, P. D., van der Knaap, W. O., & Tinner, W. (2016). Past and future evolution of Abies alba forests in Europe - comparison of a dynamic vegetation model with palaeo data and observations. *Global Change Biology*, *22*(2), 727–740.
Saccone, P., Delzon, S., Jean-Philippe, P., Brun, J. J., & Michalet, R. (2009). The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event. *Journal of Vegetation Science*, *20*(3), 403–414.
Schmolke, A., Thorbek, P., DeAngelis, D. L., & Grimm, V. (2010). Ecological models supporting environmental decision making: A strategy for the future. *Trends in Ecology and Evolution*, *25*(8), 479–486.
Senn, J., & Suter, W. (2003). Ungulate browsing on silver fir (Abies alba) in the Swiss Alps: Beliefs in search of supporting data. *Forest Ecology and Management*, *181*(1–2), 151–164.
Speed, J. D. M., Austrheim, G., Hester, A. J., & Mysterud, A. (2010). Experimental evidence for herbivore limitation of the treeline. *Ecology*, *91*(11), 3414–3420.

Telleria, J. L., & Virgos, E. (1997). Distribution of an increasing roe deer population in a fragmented Mediterranean landscape. *Ecography*, *20*(3), 247–252.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(23), 8245–8250.

Tingstad, L., Olsen, S. L., Klanderud, K., Vandvik, V., & Ohlson, M. (2015). Temperature, precipitation and biotic interactions as determinants of tree seedling recruitment across the tree line ecotone. *Oecologia*, *179*(2), 599–608.

Tinner, W., Colombaroli, D., Heiri, O., Henne, P. D., Steinacher, M., Untenecker, J., Vescovi, E., Allen, J. R. M., Carraro, G., Conedera, M., Joos, F., Lotter, A. F., Luterbacher, J., Samartin, S., & Valsecchi, V. (2013). The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecological Monographs*, *83*(4), 419–439.

Van der Meer, P. J., Jorritsma, I. T. M., & Kramer, K. (2002). Assessing climate change effects on long-term forest development: Adjusting growth, phenology, and seed production in a gap model. *Forest Ecology and Management*, *162*(1), 39–52.

Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhôte, J.-F., & Clark, J. S. (2010). Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: A hierarchical Bayesian approach. *Oecologia*, *163*(3), 759–773.

Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K., & Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, *17*(6), 2145–2161.

Ward, A. I. (2005). Expanding ranges of wild and feral deer in Great Britain. *Mammal Review*, *35*(2), 165–173.

Zang, C., Hartl-Meier, C., Dittmar, C., Rothe, A., & Menzel, A. (2014). Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: Climatic drivers and levels of variability. *Global Change Biology*, *20*(12), 3767–3779.

Zerbe, S., & Kreyer, D. (2007). Influence of different forest conversion strategies on ground vegetation and tree regeneration in pine (Pinus sylvestris L.) stands: A case study in NE Germany. *European Journal of Forest Research*, *126*(2), 291–301.

DISCUSSION GENERALE

ET CONCLUSION

Rappel et discussion des principaux résultats

Ce travail nous a permis de montrer que le mélange ne défavorisait pas forcément la régénération, bien qu'impliquant une diminution de la quantité de lumière qui parvient au sol, via des triplets de placettes en peuplements purs et mélangés, répétés le long d'un double gradient latitudinal et altitudinal alpin (Chapitre I-1). Cet effet n'a, à notre connaissance, pas été montré auparavant. Pourtant, les forêts mélangées étant considérées comme une option d'adaptation au changement climatique, il importe d'en investiguer les effets à tous les stades, en particulier le stade de la régénération du fait de la sensibilité supposée des semis au changement climatique. Si notre résultat, exploratoire, requiert confirmation par des études à plus long terme et avec de plus grands effectifs, cette première approche offre un message plutôt optimiste en regard du recours au mélange, du moins pour la hêtraie-sapinière. Par ailleurs, la difficulté d'évaluer les effets du climat sur cette phase délicate qu'est la régénération, et par conséquent l'incertitude relative à cette question, renforcent l'idée que le recours au mélange paraît une option pertinente en vue d'une adaptation des forêts au changement climatique.

Dans la perspective de conserver un certain degré de mélange, nos résultats obtenus sur des dispositifs d'enclos-exclos ont confirmé le rôle central que pouvaient jouer les ongulés par leur abroutissement sélectif de la régénération, en mesure d'initier une quasi-substitution d'espèces (Chapitre I-2). La présence du couvert des arbres adultes, plus que centenaires et qui n'ont donc pas été soumis à une telle pression d'abroutissement lorsqu'ils étaient semis, masque probablement encore le changement qui s'opère. Le patron trouvé dans le site où les enclos sont restés en place 23 ans suggère une transformation de la forêt d'ici plusieurs décennies, passant de l'actuelle sapinière avec des épicéas à un couvert majoritairement composé d'épicéas, avec un nombre total d'arbres moindre. Celui trouvé sur le site où l'enclos est resté en place moins longtemps (10 ans), montre moins de divergences entre enclos et exclos. Les conditions d'éclairement y étaient plus importantes : cela suggère que sous une forte pression d'abroutissement, la quantité de lumière nécessaire pour permettre la régénération est plus importante que si l'abroutissement était modéré. Dans un peuplement plus fermé comme le site où les enclos sont restés 23 ans, la pression d'abroutissement paraît incompatible avec la régénération du sapin. Cela est moins vrai dans le peuplement du site où ils sont restés 10 ans, plus ouvert, mais où le nombre total de semis des deux essences (sapin et épicéa) demeure moindre en exclos qu'en enclos. Outre la caractérisation de l'effet de l'abroutissement sur la régénération du sapin et de l'épicéa, cette étude suggère également qu'il pourrait être possible, par des actions sylvicoles comme des éclaircies, d'aller vers une compensation de ces effets du gibier.

A l'aide de mesures de hauteur, de longueur du dernier rameau et de relevés de marques d'abroutissement le long d'un gradient latitudinal et altitudinal européen, nous avons montré que le climat contrôlait en partie l'intensité de l'abroutissement, probablement via son effet sur la disponibilité en ressource alimentaire (Chapitre II-2). Cela confirme que les essences forestières et leur régénération sont plus menacées suite à des hivers rigoureux que suite à des hivers doux. Dans la perspective du changement climatique, on s'attend à une augmentation de la température moyenne hivernale – même si des épisodes ponctuels de froid intense peuvent persister – ainsi qu'à une augmentation des précipitations durant cette saison. Toutes choses égales par ailleurs, cela pourrait permettre la persistance d'herbacées et d'autres ressources alimentaires, qui réduiraient la pression des ongulés sur la régénération. Cette hypothèse est évidemment à nuancer fortement, d'autant plus que nous montrons sur le même dispositif que les effets des deux pressions (climat et abroutissement) sur la régénération interagissent, rendant d'autant plus imprévisible son devenir. Ces résultats soulignent l'importance de prendre en compte ces deux facteurs fluctuants dans les protocoles de recherche et de gestion.

Nous avons par ailleurs démontré, grâce à des mesures de traits foliaires sur des échantillons prélevés dans des enclos-exclos et le long du double gradient alpin, qu'abroutissement et variations du climat attendues dans le cadre du changement climatique impliquent dans certains cas des réponses compatibles entre elles (Chapitre II-1). C'est le cas pour le sapin chez qui une augmentation de la température ou de la pression d'abroutissement pourraient occasionner une plus forte résistance mécanique des tissus. Associées à une disponibilité alimentaire potentiellement plus importante en sortie d'hiver – sous réserve de précipitations suffisantes, cela serait plutôt de bon augure pour le devenir du sapin en présence de cervidés, soumis au changement climatique.

Enfin, forts de ces résultats et avec l'aide d'études précédentes, notre approche de modélisation suggère que la pression d'abroutissement pourrait moduler la réponse des essences au changement climatique à long terme, en abaissant les seuils de tolérance à la sécheresse notamment (Chapitre III). Soulignons là encore l'importance du mélange et de la complémentarité des essences pour suivre ces changements globaux. Nos simulations suggèrent également que c'est à des niveaux intermédiaires de pression que se situe la plus grande variabilité de la réponse du peuplement : en-deçà de ce niveau, son comportement est proche de celui de l'équilibre de référence, et au-delà de ce niveau, il présente des risques d'effondrement.

Intérêt d'associer des approches multiples

Ma thèse s'attaque à un sujet complexe, aux acteurs nombreux – grands ongulés, climat, régénération, entretenant des interactions multiples. Il nous a été nécessaire, pour appréhender les rôles de chacun des facteurs et la nature de leurs relations, de mettre à profit différentes démarches, au travers de différents dispositifs. Nous avons ainsi balayé plusieurs échelles et combiné des approches de terrain : une expérimentation de long-terme (enclos-exclos), une observation (triplets de placettes, gradients climatiques), des mesures de traits en laboratoire. Les interdépendances des pressions au sein du système climat-ongulés-régénération forestière, qui est le cœur de ce sujet, fut aussi la plus grande difficulté que nous ayons rencontrée. Les différents dispositifs utilisés avaient pour but, autant que possible, d'isoler les facteurs qui apporteraient des éléments de réponse à nos questions : mettre en évidence la pression d'abroutissement en excluant à long-terme les herbivores sur des placettes proches les unes des autres, donc à climat constant ; utiliser des triplets de placettes « purs-mélange » répétés pour étudier l'effet du mélange ; répéter les mêmes mesures le long de gradients pour faire varier le climat et avoir une idée des tendances à venir sous l'effet du changement climatique (principe du « *space for time* »). Enfin, nous avons eu recours à une approche de modélisation pour inclure toutes les influences importantes sur la forêt (Coomes et al., 2003) et avoir une vision la plus intégrée possible de notre système et de ses perspectives d'évolution potentielles à moyen terme.

Difficultés et limites rencontrées

L'utilisation d'enclos-exclos nous a permis d'isoler l'effet des ongulés herbivores de celui du climat, puisque placés dans des placettes proches et donc partageant un climat similaire. Ce dispositif demeure le seul point de référence envisageable pour évaluer les effets des grands ongulés sur la régénération. Il faut toutefois garder à l'esprit que nous avons ainsi comparé la végétation dans une situation de fort abroutissement à celle d'une situation sans aucun abroutissement. Ces résultats rendent compte de la trajectoire prise par la végétation en l'absence totale d'ongulés à long-terme ; ils sont donc à interpréter avec précaution et ne peuvent être transposés sans quelques nuances à la gestion puisque qu'il paraît peu réaliste d'envisager une telle situation (l'état de la végétation à l'intérieur des enclos ne constitue d'ailleurs pas un objectif pour la gestion). Les résultats obtenus sur une mise en enclos de 10 ans et après un recul de 17 ans (Chapitre I-2) attestent cependant du fait que même une mise en enclos moins longue présente ce type de patron, et qu'il semble pérenne.

Par ailleurs, si l'utilisation de gradients a pour but d'explorer une grande variabilité climatique, elle ne permet pas de maîtriser réellement le facteur « herbivorie ». Nous l'avons tout

de même pris en compte dans les chapitres I-1 et II-1 grâce à la mesure d'indices Aldous, mais il s'agissait plus d'un contrôle que d'une variable expérimentale à proprement parler. Dans le chapitre II-2 en revanche, la mesure de l'abroutissement était mesurée en tant que variable expérimentale. Nous avons exposé en introduction que ce type de mesure pourrait suffire à évaluer et suivre l'état de la relation régénération-ongulés de territoires d'intérêt, et être même plus appropriée que des mesures de densités. Néanmoins, dans le cas de notre étude qui a pour but de caractériser les effets des différentes pressions sur la régénération forestière, une mesure de l'abondance des ongulés herbivores nous aurait probablement permis de mieux expliquer la situation. La recherche d'une telle information a révélé l'absence de mesure commune, qui plus est sur le large gradient que nous avons utilisé. Le recours à des dispositifs de grande portée géographique présente l'avantage de fournir des conditions climatiques contrastées, mais accroît la difficulté d'avoir des conditions biotiques maîtrisées par ailleurs, d'autant plus lorsqu'il couvre plusieurs pays.

Besoins en termes de recherche

Tant au niveau de la recherche bibliographique que de nos résultats, nous avons obtenu des messages plutôt épars et divergents, en particulier sur les effets du climat sur la régénération de nos trois essences d'intérêt. Ce constat renforce l'idée de la nécessité d'un grand nombre d'études sur une même question (de fait assez simple) et/ou d'études de grande envergure, pour pouvoir généraliser un message. Dans le cas précis du gradient de sites européens utilisés au chapitre II-2, un dispositif optimal pour traiter notre question aurait été un double gradient mêlant conditions climatiques contrastées et densités d'herbivores contrastées également. Un moyen terme pourrait être l'installation d'enclos-exclos le long d'un gradient climatique. Ce type de dispositif serait évidemment très coûteux en termes de moyens financiers et humains. Enfin, la dynamique forestière a lieu sur une échelle temporelle telle qu'elle requière un grand recul pour pouvoir tirer toute conclusion. Des travaux de long-terme et des moyens plus importants sont donc nécessaires. En d'autres termes, nous ne pouvons que conclure qu'une fois les questions définies, il faut… du temps, et de l'argent !

De l'imprévisibilité de l'évolution du mélange hêtre – sapin – épicéa

Des pressions fluctuantes et elles-mêmes imprévisibles

Si l'existence du changement climatique est unanimement avérée, il reste toutefois d'une ampleur et d'une complexité telles que toute prédiction doit être utilisée ou interprétée avec d'infinies précautions. En effet, nous disposons de scénarios et ne savons par définition pas lequel se réalisera, et même si la réalité sera le reflet d'un des scénarios envisagés. En outre, plus on descend à l'échelle locale, plus il est difficile de prédire le climat car les dynamiques deviennent chaotiques en raison des effet micro-topographiques, microclimatiques, ou encore de l'effet de la végétation sur l'humidité et la température… Il paraît donc ardu, si ce n'est impossible, de formuler des prédictions réellement fiables, même sur le climat actuel.

Cela est notamment illustré par le degré de confiance qu'accorde le GIEC[2] aux résultats des diverses études, qui dépend en effet d'un critère qualitatif d'une part : leur cohérence, et quantitatif d'autre part : leur probabilité d'occurrence (Fig. 25 ; IPCC, 2013).

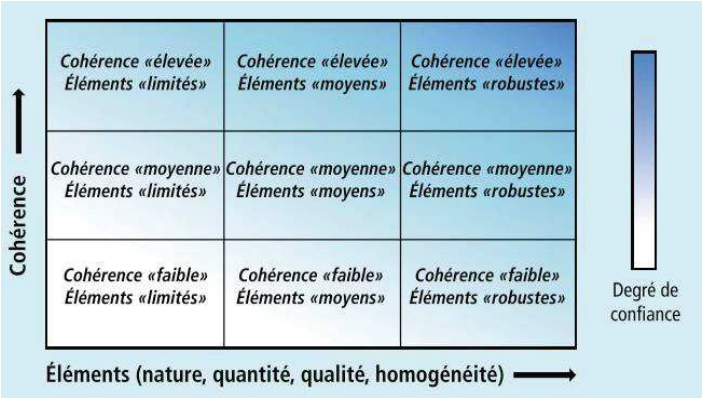


Figure 25. Expressions qualifiant les éléments et le degré de cohérence, et leur rapport avec le degré de confiance. La confiance maximale se situe en haut à droite du tableau, comme le symbolise la densité croissante de l'ombrage. En règle générale, les éléments sont d'autant plus robustes qu'ils reposent sur des composants multiples, cohérents, indépendants et de grande qualité

La grande variabilité entre les divers scénarios climatiques (RCP, pour *Representative Concentration Pathways*) en est une autre illustration. Les preuves d'une accélération du réchauffement et de la migration d'espèces au cours du XX^{ème} siècle s'accumulent (Jump &

[2] Groupement International des Experts sur le Climat

Peñuelas, 2005), mais le rythme auquel ces modifications vont se poursuivre demeure plus qu'incertain. De plus, si nos travaux se sont majoritairement concentrés sur la température et dans une moindre mesure sur les précipitations, d'autres dimensions climatiques évoluent également, telles que la longueur de la saison de végétation, ainsi que de la longueur du jour pour un même climat (liée au changement de gammes de latitudes) ; enfin, l'existence de boucles de rétroaction positives (exemple : climat – albédo) ou négatives rendent d'autant plus imprévisibles la résultante de tous ces changements à un temps donné (IPCC, 2013; Jump & Peñuelas, 2005).

La pression d'abroutissement est en partie liée à l'abondance des ongulés herbivores, elle-même très variable. Elle a en effet subi des fluctuations de grande amplitude liées à l'intervention de l'homme au cours de l'histoire (chasse, guerre, braconnage, quotas, nourrissage…). Citons parmi les plus récentes leur quasi-disparition en France sous la pression de la chasse, notamment après l'abolition du droit de chasse suite à la Révolution française puis lors des deux guerres mondiales, suivie de leur augmentation spectaculaire sous l'effet de politiques volontaristes de repeuplement. Ces fluctuations ne dépendent cependant pas de la seule pression anthropique : comme tous les organismes, les ongulés sauvages devraient être directement affectés par le changement climatique. La démographie du chevreuil pourrait être freinée par le décalage qui s'instaure entre la phénologie de la végétation et la date de mise bas, qui reste inchangée (Plard et al., 2014). Il pourrait en être de même chez le cerf élaphe, dont certains traits reproducteurs avancent avec la phénologie (œstrus, période de rut), mais pas les performances des faons (Moyes et al., 2011). Il a également été montré que les printemps de plus en plus précoces pourraient défavoriser le chevreuil en habitat forestier (Gaillard et al., 2013). Par ailleurs, des imprévus d'ordre sanitaire peuvent survenir comme des épidémies, à l'image de l'émergence de la peste porcine africaine en Europe ces dernières années, qui touche les sangliers.

Des échelles spatiales et temporelles différentes

Les deux pressions que nous étudions agissent selon des échelles spatiale et temporelle différentes : le changement climatique est plutôt un phénomène continu, global, mondial, diffus et progressif. La pression d'abroutissement, liée à l'augmentation des populations d'ongulés, est en revanche un phénomène discret, ponctuel, qui a lieu en de nombreux points du globe en particulier dans l'hémisphère Nord, et dont l'effet local peut être brutal et immédiat. La grande variabilité de leur abondance est en majeure partie due à l'action de l'homme via la chasse intensive ou les politiques volontaristes de repeuplement par exemple ; ceci est particulièrement visible dans le cas d'introduction d'espèces comme ce fut le cas en Nouvelle-Zélande, en Colombie britannique (Haida Gwaii) ou sur l'île d'Anticosti. Cela accroît encore le nombre de combinaisons possibles, et de situations auxquelles le gestionnaire est amené à être confronté. Si l'atténuation du changement climatique requiert une action mondiale concertée dont les potentiels effets

seraient visibles à long-terme, l'augmentation des populations d'ongulés, lorsqu'elle est un problème, peut être abordée par des actions locales, aux effets visibles plus rapidement.

Des pressions en interaction

Les évolutions de ces deux pressions sont d'autant plus imprévisibles qu'elles interfèrent. Les résultats de cette thèse attestent en effet d'un possible contrôle de la pression d'abroutissement par le climat. Ils montrent également que la réponse des végétaux à chacune des deux pressions peut, selon les espèces, être cohérentes. Si l'on va au bout du raisonnement, rien n'empêche de penser que dans un environnement de plus en plus sec, les jeunes rameaux de sapin pourraient tendre à être de plus en plus lignifiés et donc de moins en moins appétents pour les cervidés.

De plus, le changement climatique pourrait avoir des effets directs, ou indirects sur les ongulés. Cette thèse n'étudie pas les potentiels effets directs. Certains ont pourtant été documentés, en particulier chez le chevreuil. La masse des faons serait moindre suite à un hiver doux et à un printemps précoce. Par ailleurs, si certains mammifères comme la biche, voient la date de mise bas avancer avec la phénologie, ce qui suggère une capacité à déceler la disponibilité en ressources, cela ne semble pas être le cas de la chevrette (Lane et al., 2012; Moyes et al., 2011; Reale et al., 2003; Warren et al., 2010). Contrairement à la biche, l'ovulation est déclenchée par la photopériode chez la chevrette, et suivie d'une diapause de cinq mois. La date de mise bas est donc indépendante de la température ou du débourrement de la végétation (Plard et al., 2014). Le décalage qui s'ensuit entre la naissance des faons et le début de la saison de végétation est d'autant plus préjudiciable à l'espèce qu'elle n'est pas capable d'emmagasiner des ressources au cours de l'année pour l'hiver, et est donc particulièrement dépendante de la ressource alimentaire en période de reproduction et de lactation (« *income breeder* »), contrairement à la biche, qui a cette capacité d'accumulation de réserves. La « *success story* » du chevreuil, en progression constante en Europe depuis plusieurs décennies, pourrait donc toucher à sa fin en raison du changement climatique (Gaillard et al., 2013). De même, il a été montré que les faons de cerf élaphe et renne voient leur masse corporelle et leur taux de croissance réduits après un hiver chaud (Post et al., 1997; Weladji & Holand, 2003). Des hivers doux réduiraient donc l'abondance des populations de cerfs, cependant ils auraient un arrière-effet positif sur cette abondance deux ans plus tard (Forchhammer et al., 1998).

Le changement climatique est également en mesure d'affecter indirectement les populations d'ongulés, en premier lieu par son effet sur la végétation. En faisant état une diminution de l'intensité de l'abroutissement lorsque les températures augmentent, notre chapitre II-2 donne des pistes de réflexion sur un effet indirect potentiel du changement climatique sur les ongulés, qui pourrait être l'augmentation de la ressource alimentaire

disponible, ou bien une ressource alimentaire disponible plus tôt dans la saison si les hivers se font plus doux. Il a également été montré que la teneur en nutriments des espèces forestières, notamment en azote et phosphore foliaires, tendrait à diminuer probablement sous l'influence du changement climatique, et le rapport C/N du sol à augmenter (Jonard et al., 2017; Tjoelker et al., 1999). La concentration en composés secondaires dépendrait également en partie de la température (Sallas et al., 2003; Väisänen et al., 2013). En outre, si les effets du changement climatique sur les espèces végétales de sous-bois demeurent méconnus (Dupouey, comm. pers.), il paraît tout de même raisonnable de supposer que certaines d'entre elles soient affectées en termes de survie, de croissance, donc de disponibilité, ou de composition et donc de digestibilité, et donc que la ressource alimentaire disponible pour les ongulés herbivores soit modifiée.

En second lieu le changement climatique peut affecter indirectement les populations d'ongulés en accélérant la diffusion de vecteurs de maladies affectant les cervidés, comme la fièvre catarrhale ovine transmise par des moucherons hématophages du genre *Culicoides* (Purse et al., 2005), voire de zoonoses comme la maladie de Lyme transmise par les tiques (Gilbert, 2010). Le rôle du changement climatique dans la progression de l'incidence des maladies transmises par les tiques pourrait cependant être bien moindre que celui de l'augmentation des populations de cervidés (Randolph, 2004).

Des réponses à ces pressions qui diffèrent selon de multiples facteurs

Ainsi, le système sur lequel se penche notre étude met-il en relation des pressions qui varient, à de échelles spatiale et temporelle différentes, et qui interagissent entre elles. Ces pressions s'appliquent de manière différentielle sur des espèces aux autécologies contrastées, qui peuvent y répondent elles-mêmes de manières différentes comme l'ont exposé les divers chapitres.

De plus, les réponses de la régénération aux changements du climat et de la pression d'abroutissement dépendent d'autres facteurs tels que l'échelle spatiale et la région considérées. A titre d'exemple, la croissance de l'épicéa en Norvège peut être favorisée par des températures du mois de juin inhabituellement douces, ou pas, selon les moyennes locales : si la température moyenne locale inférieures à 12-13°C, les épicéas répondent positivement à des mois de juin inhabituellement chauds et secs, si elle est supérieure, alors ils répondent négativement (Andreassen et al., 2006). De la même manière, il a été montré que le sapin serait moins sensible aux sécheresses que l'épicéa dans certaines régions (Aussenac, 2002; Desplanque et al., 1998) mais plus sensible dans d'autres (Battipaglia et al., 2009; Lebourgeois, 2006). Cette réponse dépend aussi du stade de développement considéré : si les sécheresses affectent la croissance des

semis de hêtre, ils y deviendraient plus tolérants une fois établis (Fotelli et al., 2001; Madsen & Larsen, 1997).

Par ailleurs, des variables très locales peuvent influencer la réponse des semis au climat ou à l'abroutissement, telles que la présence de plantes « nurses », qui seraient efficaces plutôt contre les pressions abiotiques (Gómez-Aparicio et al., 2008). La présence de plantes appétentes à proximité des semis de ligneux peut augmenter leur risque d'être abrouti par les cervidés (Häsler & Senn, 2012), ainsi que celle de débris végétaux (Pellerin et al., 2010). Enfin, toujours à l'échelle locale, la fragmentation de l'habitat peut accentuer le fait que les capacités d'adaptation de nombreuses espèces végétales soient outrepassées par la rapidité à laquelle s'opère le changement climatique (Jump & Peñuelas, 2005).

Des effets en cascade du remplacement d'une essence par une autre

Ces deux pressions de sélection, en favorisant certaines espèces aux dépens d'autres, peuvent être à l'origine d'effets en cascade. Pour finir, évoquons donc quelques cas connus d'effets en cascade. Le remplacement potentiel du sapin par l'épicéa, par exemple entraînerait une acidification du sol et l'érosion de certains minéraux du sol (Augusto et al., 1998; Hornung, 1985; Klimo et al., 2000). Pour ce qui est de l'effet du changement climatique sur les cervidés, cerf et chevreuils étant en compétition pour la ressource alimentaire en période de faible disponibilité (essentiellement en hiver, avec 70 % de recouvrement pour la ronce), on pourrait s'attendre à ce que son influence sur chacune de ces populations ait d'autres effets en cascade sur leurs effectifs respectifs localement (Richard et al., 2010; Storms et al., 2006) avec une réduction des populations de chevreuils par rapport à celles de cerfs. Enfin, la réduction de l'abondance des populations de cervidés sur l'île de Reef (archipel d'Haida Gwaii, au large du Canada) a entraîné une augmentation du couvert de plantes natives, et une diminution de celui de plantes introduites, ainsi qu'une augmentation de l'abondance des oiseaux dépendant de la végétation du sous-bois (Chollet et al., 2015).

Perspectives en matière de gestion

Définir une cible commune : une première étape indispensable et délicate

Le sujet qui nous occupe concerne l'effet de deux pressions de sélection et de leur interaction sur le potentiel de renouvellement des forêts de sapin, d'épicéa et de hêtre. La pression exercée par l'abroutissement par les cervidés peut en effet influencer la réaction d'un peuplement à la pression du changement climatique. S'il paraît évident que les efforts pour atténuer la

dynamique de changement climatique en cours sont indispensables, agir pour réduire les effets négatifs liés à la pression d'abroutissement paraît plus rapidement et plus facilement réalisable. C'est sur cet aspect que se focalise le paragraphe qui suit.

Nous partons donc du principe qu'une zone « à risque » ou « à problème » en termes d'équilibre forêt-gibier est d'autant plus vulnérable au changement climatique, comme nous l'avons discuté auparavant. Il est prioritaire d'identifier de telles zones pour y concentrer les efforts de gestion. Avant d'entamer toute action, il est également indispensable de définir un objectif à atteindre qui satisfasse toutes les parties prenantes (Coomes et al., 2003), qui soit mesurable. Pour ce faire, une métrique est nécessaire, puis un accord sur cette métrique. Dans leur résumé d'un atelier de travail du 7ème Congrès International de la Biologie des Cervidés, Nugent et al. (2011) établissent que la surabondance émerge lorsque les cervidés ont des impacts non désirés sur la biodiversité et les services écosystémiques, notamment lorsque leur nombre dépasse les seuils désirés par les chasseurs ou les gestionnaires, et où ils occasionnent des conflits directs avec les humains, en particulier via des collisions avec des véhicules. Dans ce même article, ils rappellent la définition de Caughley de la surabondance, qui selon lui remplit quatre critères : l'abondance des cervidés est excessive lorsqu'elle entraîne une perte économique ou des risques pour la santé humaine, lorsqu'elle altère la biodiversité, lorsqu'elle menace une ou des espèce(s) rare(s), enfin lorsqu'elle altère les trajectoires de productivité ou de succession.

Ainsi, c'est par l'action des cervidés sur leur environnement qu'on parle de surabondance ou non. Il n'existe donc pas de valeur absolue de densité de cervidés qui soit critique, mais plutôt un niveau relatif à chaque situation. De plus, s'agissant d'espèces très discrètes et donc difficiles à voir et dénombrer, la mesure d'une densité peut s'avérer approximative et très dépendante de l'observateur. Pour toutes ces raisons, la densité de cervidés n'est donc pas une métrique appropriée.

Les ICE[3] évoqués en introduction, dont certains tiennent compte de l'évolution des relations herbivores-environnement paraissent répondre à ce besoin d'évaluation de l'état du système sylvo-cynégétique. Parmi ceux-là, l'indice de consommation, mesuré sur plusieurs années, peut être une bonne option de suivi au cours des années (Morellet et al., 2001). Elle repose sur la délimitation d'un réseau permanent de placettes, sur lesquelles le nombre d'espèces ligneuses disponibles (accessibles aux cervidés) et le nombre d'espèces ligneuses abrouties sont relevés chaque année. Un indice d'abroutissement est ensuite modélisé pour chaque placette par une approche de statistique bayésienne. Mesuré tous les ans, il permet un suivi de l'état d'abroutissement des placettes et de donc de l'état d'équilibre sylvo-cynégétique du peuplement.

[3] Indices de Changement Ecologique

Malgré leur pertinence, les ICE ne sont à ce jour utilisés qu'en France. Pourtant, l'étude de l'équilibre forêt-gibier, d'autant plus en contexte de climat changeant, nécessite le recours à des dispositifs larges tels que des gradients climatiques étendus à travers plusieurs pays. Le chapitre II-2 de cette thèse illustre le manque de données homogènes quant au compartiment « faune » du système étudié. La métrique la plus répandue que nous avons pu trouver est celle de densités de gibier en Allemagne, Pologne et Suède, une donnée dont on sait qu'elle est peu fiable et peu comparable entre massifs forestiers. En France, l'accès aux tableaux de chasse est aisé mais l'information qu'ils fournissent ne convient pas. Trouver une métrique, d'une part, puis la diffuser suffisamment largement d'autre part sont donc deux étapes-clefs du processus de gestion.

Une fois la métrique définie et diffusée, il convient de s'accorder sur une valeur à atteindre. Cette autre étape, délicate également, nécessite une poursuite de l'effort de recherche. Le but peut être celui d'un « chargement maximal » permettant une régénération (ou MSY pour *Maximum Sustainable Yield*) (Nugent et al., 2011).

Quels outils pour y parvenir ?

Nous avons montré que les niveaux intermédiaires de pression semblent les plus critiques, et que c'est à ces niveaux que se situe le principal levier d'action du gestionnaire. De la même manière, en matière de réaction face au changement climatique et à la pression d'abroutissement, une gestion modérée au cas par cas semblerait plus appropriée que tout changement brutal ou excessif.

En effet, si remplacer une essence inadaptée par une autre mieux adaptée semble une option tout à fait plausible dans une stratégie d'adaptation au changement climatique, réorienter totalement la composition en essences de peuplements serait inapproprié, dans la mesure où les essences présentent des réponses différentes comme nous l'avons évoqué dans ce travail (Legay et al., 2007). Les relations entre les espèces et le climat ont peu changé entre leur distribution passée et présente, ce qui suggère un rôle mineur de leur adaptation dans la réponse au changement climatique. Cependant, la différenciation des populations selon le climat rend compte de la forte pression de sélection qu'il représente, et donc de la potentielle sous-estimation du rôle de l'adaptation des végétaux aux changement climatique (Jump & Peñuelas, 2005). Ainsi, le recours au mélange avec éventuellement l'introduction d'essences thermophiles semble la stratégie la moins risquée (Temperli et al., 2012). Une grande incertitude demeure toutefois sur les interactions avec les autres compartiments tels que le sol et la faune du sol, les autres communautés d'herbivores et insectes : une alternative serait l'introduction d'individus

provenant de conditions plus xériques, mais pour la même espèce ou le même genre (Aussenac, 2002).

De même, pour ce qui concerne la pression d'abroutissement, se fixer pour but une suppression totale des cervidés paraîtrait totalement inapproprié, tant d'un point de vue social qu'écologique. Paysages boisés et pâturages sont en effet le fruit d'une coévolution (Mitchell & Kirby, 1990). Si réduire le nombre d'herbivores permet d'améliorer la régénération, les exclure totalement entraînerait une perte de biodiversité à la clef (Kirby et al., 1994). Il vaut donc mieux maintenir de faibles densités que les éradiquer totalement (Itô et al., 2014).

La réponse au problème des situations de déséquilibre » forêt-gibier semble donc devoir être nuancée, adaptée à chaque situation, et donc requérir une démarche de gestion adaptative. Cordonnier et Gosselin (2013) la définissent comme une approche de la gestion des systèmes naturels s'appuyant sur l'apprentissage issu du bon sens, de l'expérience, de l'expérimentation. Pour être efficace, une telle gestion des forêts à surabondance de cervidés soulève trois défis (Beguin et al., 2016) :

- L'intégration des parties prenantes et de l'aspect social, par une sensibilisation au fonctionnement d'un écosystème. Cela suppose des travaux de recherche à même de susciter une réflexion chez tous les acteurs pour définir des cibles accessibles, et l'instauration d'un climat de confiance entre les divers acteurs.
- L'intégration et la hiérarchisation des actions, en associant les actions menées sur la végétation à celles menées sur les cervidés – par exemple améliorer l'accessibilité des chasseurs aux zones de surabondance et à faible visibilité, et lorsque ces conditions sont remplies, attendre que la densité de cervidés soit suffisamment faible pour lancer des travaux sur la régénération. Ils insistent sur l'importance d'un effort de chasse ciblé sur les zones de surabondance à proximité de la régénération, et sur plusieurs années pour éviter une reproduction compensatoire consécutive à la diminution du nombre d'individu. De plus (Kuijper et al., 2009) suggèrent une sylviculture qui tienne compte du comportement des ongulés (= se nourrir dans les trouées préférentiellement) plutôt que de simplement chercher à contrôler les populations.
- Enfin l'acquisition de données pour améliorer cette gestion adaptative, en poursuivant les études à base d'enclos-exclos, et en cherchant les compromis « densité de cervidés – régénération » correspondant à divers contextes écologiques, via notamment des expérimentations de densités contrôlées, ou encore l'intégration de suivis à des plans de gestion adaptative.

Cela peut être résumé par le schéma suivant (Fig. 26) :

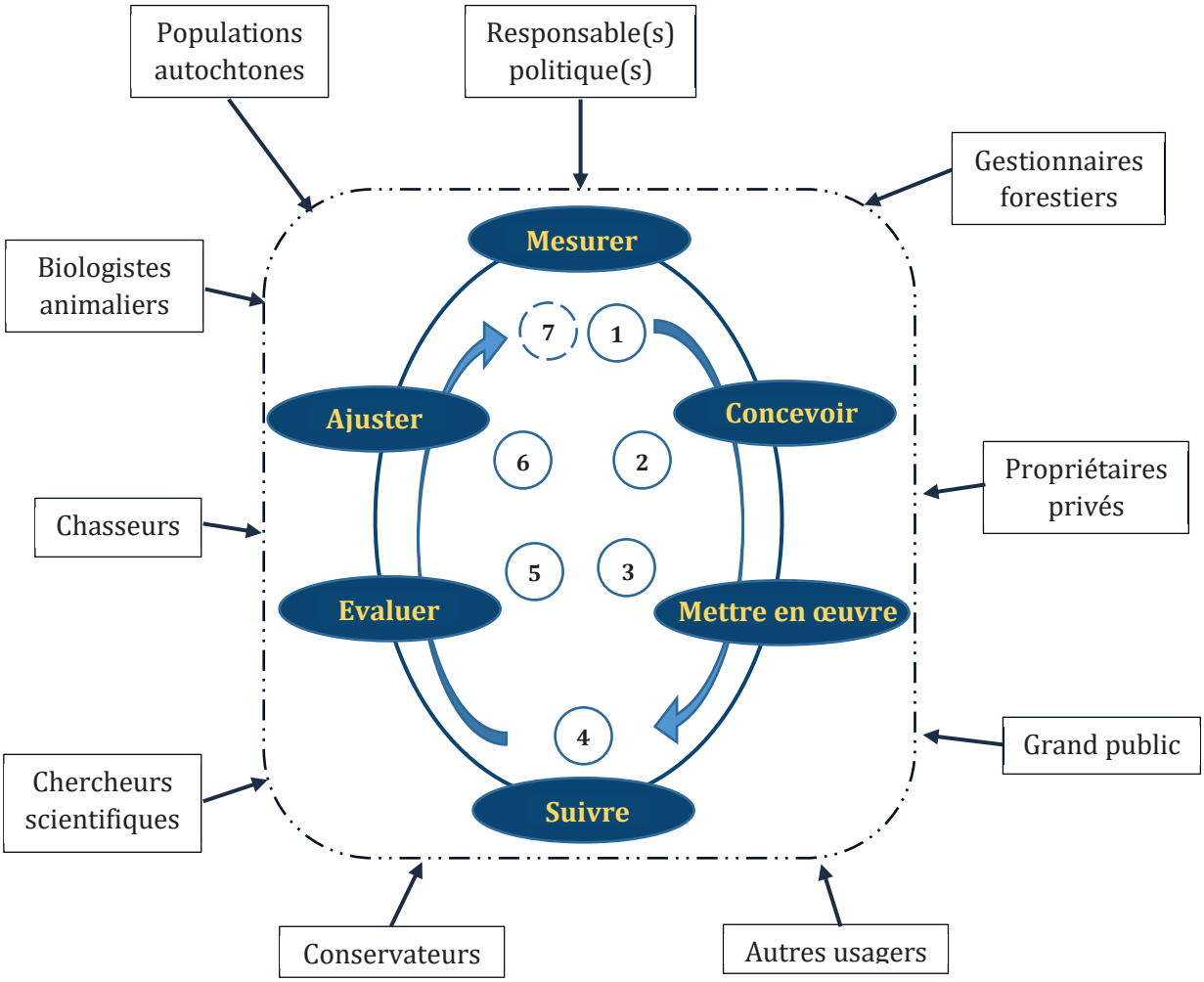


Figure 26. Les six phases du cycle de la gestion adaptative (d'après Gunderson, 2015, cité dans Beguin *et al.*, 2016). Les parties prenantes impliquées dans la gestion du système forêt-gibier sont représentées. Les responsables politiques dépendent du contexte, et peuvent déléguer leur pouvoir à des agents publics.

Les difficultés et besoins d'une telle gestion

Difficultés

Les mesures testées pour s'attaquer au problème de la surabondance de cervidés sont multiples, allant des contrôles de fertilité et des délocalisations, jusqu'à la chasse (sportive ou prélèvements) en passant par l'utilisation de répulsifs, de la « chasse pour la peur » ou encore la réintroduction de prédateurs naturels (comme le loup à Yellowstone), comme les synthétisent Beguin et al. (2016). Toutefois, en amont, l'écueil du consensus sur une cible commune à atteindre semble bel et bien un des plus difficiles à franchir. Bien que la restauration de l'équilibre sylvo-cynégétique figure comme un des objectifs du Programme National de la Forêt et du Bois, et que l'instauration d'un dialogue renforcé entre forestiers et chasseurs en soit mentionnée comme l'un

des principaux leviers (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2008), cet échange semble difficile et être un point bloquant de l'avancée vers une gestion efficace de l'équilibre forêt-gibier.

Par ailleurs, la gestion adaptative, avec l'intégration de l'acceptation sociale des mesures qu'elle suppose, n'est pas sans générer une certaine lourdeur, comme en témoigne le modèle canadien, qui en est un bon exemple (Nugent et al., 2011). Une piste potentielle allant dans le sens de cette intégration pourrait être celle de subventions et d'orientation des services plus vers les aménités que vers la productivité (Kirby et al., 1994). Pour être efficace, une telle gestion devrait également être adaptée localement, au cas par cas, et ce d'autant plus dans le contexte très fragmenté et morcelé de la propriété forestière. Là encore, cette affirmation va de pair avec son cortège de lourdeur et de difficile application des mesures.

Une autre difficulté pour la gestion adaptative est celle du temps de réponse de la forêt : dans les régions tempérées et boréales, le temps de rotation peut atteindre les 120 à 140 ans, et la succession forestière pourrait prendre plus d'une rotation à atteindre une composition en équilibre – dynamique – avec un nouveau climat (Lindner, 2000).

Besoins

Dans l'immédiat, le principal défi à relever pour la communauté forestière concerne les relations entre pratique et recherche (Legay et al., 2007)

En matière de recherche, des études aussi intégratives que possible sont nécessaires, c'est-à-dire des études qui prennent en compte plusieurs facteurs de manière conjointe et ne s'attachent pas à un facteur pris isolément. Des études à l'échelle régionale sont également nécessaires, de sorte à élaborer une gestion qui prenne en compte les caractéristiques locales (Loustau et al., 2007). En outre, au-delà de la recherche, certes indispensable, dans le domaine de l'écologie, une recherche approfondie en sciences sociales autour de la vision de la forêt et de l'équilibre forêt-gibier paraît incontournable pour aboutir à un compromis ou objectif cible qui satisfasse les nombreuses parties prenantes : chasseurs, forestiers et professionnels de la filière bois, grand public.

Par ailleurs, une réalisation efficace des objectifs de gestion nécessite un concours de l'appareil législatif. De ce point de vue, les pratiques ont déjà évolué, avec certains textes renforçant le rôle des chasseurs dans la protection de l'environnement et de la biodiversité comme la nouvelle loi chasse du 7 mars 2012[4] (Charlez, 2012).

[4] LOI n° 2012-325 du 7 mars 2012 portant diverses dispositions d'ordre cynégétique, https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000025450926&categorieLien=id

Enfin, dans la mesure où les dangers menaçant la forêt se feront de plus en plus fréquents et sévères, la gestion forestière multifonctionnelle pourrait se voir préférer une gestion différenciée, avec des forêts plus spécialisées sur un nombre limité de fonctions, comme par exemple certaines qui seraient allouées à la production de bois, alors caractérisées par un cycle de rotation court, un sous-bois contrôlé et des éclaircies permettant des apports en eau suffisants. D'autres pourraient être dédiées à la conservation de la biodiversité, la gestion de l'eau et du paysage. Elles seraient alors caractérisées par une gestion alternative avec des cycles de rotation plus longs et des forêts mélangées inéquiennes, des moins compatibles avec une production optimale de bois (Loustau et al., 2007). Cette dernière supposition reste toutefois à nuancer, car il a été montré que les forêts présentant une diversité plus importante en termes de structure de hauteur pouvaient être plus productives (Dănescu et al., 2016).

Ouverture

Doit-on revenir à un état initial ?

Le concept de climax, introduit en 1885 par Hult, est bien connu des écologues. Sa définition n'a pourtant jamais fait l'objet d'un réel consensus. Il s'agirait du développement de la végétation et de la formation de sol vers un point final déterminé et limité par le climat. Cette notion un peu binaire a rapidement été controversée ; on lui a opposé l'exemple du climax biotique dû au pâturage. Le statut de la végétation y dépend de l'intensité du pâturage, menant à une variation d'états infinie au sein de ce « climax » (Selleck, 1960). Ce concept un peu suranné a ensuite été supplanté par celui de végétation potentielle naturelle (PNV pour *Potential Natural Vegetation*), qui cherchait à identifier la végétation qui s'établirait selon un ensemble de contraintes environnementales données, mais excluant l'effet des humains. Cette approche a toutefois été critiquée car non réaliste et pourvoyant un nombre limité de scénarios, peu prédictifs et peu précis (Chiarucci et al., 2010).

Ces deux concepts et les critiques dont ils ont fait l'objet illustrent le fait qu'il n'est d'équilibre que dynamique, influencé par toutes les interactions biotiques et abiotiques, elles-mêmes variables dans le temps et dans l'espace. Ils montrent également que l'humain ne peut plus être envisagé séparément de son environnement, et que les travaux de recherche se doivent de le considérer comme partie intégrante du paysage écologique, en particulier dans une perspective de gestion adaptative. Au-delà de ces deux aspects, ils témoignent de l'existence, dans l'inconscient collectif, d'un état initial qu'il s'agirait de préserver dans un contexte de changements globaux. Mais alors, comment définir une telle situation ? Le terme « état initial » sous-entend une notion d'antériorité par rapport à une perturbation. Dès lors se posent les questions de quelle antériorité,

et de quelle(s) perturbation(s) sont en jeu. Au XIX^{ème} siècle et au début du XX^{ème}, des théories ont été formulées à partir de la conviction que le paysage européen « naturel » consistait, là où l'établissement des arbres était possible, en une forêt fermée. Pourtant, Vera (2000) remet en question cette théorie pourtant largement inscrite dans les esprits, en argumentant que la présence d'herbivores à la Préhistoire était alors beaucoup plus importante. Il pointe également des incohérences entre un état climacique qu'on se représente comme peuplé d'espèces de fin de succession, tolérantes à l'ombre telles que le sapin, le hêtre ou l'épicéa, et des études palynologiques révélant plutôt la présence de chêne et de châtaigner, qui ont besoin de lumière et ne grandissent pas sous couvert fermé. Plus tard dans la chronologie, au Moyen-âge, il avance l'argument que le vocabulaire utilisé (tel que « *silva* » et « *forest* ») n'impliquait pas l'idée d'une forêt fermée, mais faisait plutôt référence à des terres non cultivées consistant en une mosaïque de prairies, broussailles et bosquets. Dans son ouvrage *Grazing ecology and forest history*, il remet donc en cause l'idée bien ancrée d'une Europe originellement recouverte d'une forêt vierge fermée pour avancer l'hypothèse d'un « *park-like landscape* », c'est-à-dire d'une sorte de paysage de « savane tempérée ». S'il a été montré que les herbivores auraient en effet été déterminants dans les paysages de steppe et toundra de Béringie au Pléistocène (Zimov et al., 1995), il a également été mis en évidence qu'ils n'auraient eu que peu d'impact sur la composition des communautés de plantes et la disponibilité en azote lors du phénomène d'extinctions massives au quaternaire tardif en Angleterre et en Irlande (Jeffers et al., 2018).

Plus proche de notre époque, la forêt a subi de nombreuses transformations sous l'action de l'homme, tels des défrichements massifs au Moyen-âge, ou encore plus récemment une expansion assortie d'un enrésinement par la suite. Les forêts actuelles sont durablement marquées par les pratiques humaines telles que l'agriculture ancienne, tant au niveau de la fertilité de leur sol, que de leur productivité ou encore de leur biodiversité (Dupouey et al., 2007). Ainsi donc paraît-il hors de propos de fixer arbitrairement un quelconque état initial qu'il s'agirait de retrouver. Qui plus est, encore faudrait-il y arriver : une revue bibliographique a montré en Nouvelle-Zélande que même si l'abondance des cervidés était très fortement réduite, la forêt ne pourrait pas recouvrer son état « pré-perturbation » (qui dans ce cas précis peut être caractérisé, puisque les cerfs ont été introduits à une date récente connue). Plusieurs explications sont apportées à cette affirmation (Coomes et al., 2003). Une première serait les changements dans la réponse fonctionnelle des cervidés, diminuant les bénéfices du contrôle de leur population : moins nombreux, ils se rabattraient uniquement sur les espèces appétentes, mais ce revers de régime alimentaire pourrait ne pas être linéaire. Une seconde serait celle des modifications subies par la végétation sous l'effet de l'interaction entre ces herbivores introduits et les processus naturels, tels qu'un changement de l'ordre de succession des espèces comme le suggère notre Chapitre I-2 (l'épicéa, qui précèderait le sapin plutôt qu'il ne le suivrait, a pourtant tendance à être favorisé à

ses dépens), un manque de graines de l'espèce abroutie pour réensemencer la zone, ou encore une colonisation de la niche des espèces abrouties par d'autres, empêchant leur retour.

Quel but poursuivre sinon ?

Si l'on ne peut définir d'état-cible vers lequel tendre, qui soit une référence passée, alors quel but se fixer ? Le rapport de l'Evaluation des écosystèmes pour le Millénaire (ou MEA, pour *Millenium Ecosystem assessment*), étude internationale commanditée par l'ONU, ayant rassemblé plus de 1000 chercheurs de 50 pays, ne s'attache pas à évaluer l'état de la biodiversité elle-même, mais plutôt des bénéfices directs ou indirects que peut représenter le fonctionnement des écosystèmes pour les sociétés humaines. La notion de services écosystémiques a depuis connu un essor fulgurant, allant même parfois jusqu'à se substituer à celle de biodiversité (Maris, 2014). A ce compte, la forêt, pourvoyeuse de nombreux services écosystémiques, apparaît comme un sujet central de conservation (Thuiller, 2007). Dans le contexte de notre étude, qui porte sur les forêts multifonctionnelles soumises à deux importantes pressions de sélection, se pose alors la question de la hiérarchisation de tels services : sur lesquels faut-il concentrer les actions de gestion en priorité ? Une piste de réponse pourrait être de se demander quelle échelle de temps on compte cibler, certains services relevant plutôt du court ou moyen terme – service culturel des aménités, de la chasse, service économique de la production de bois (…), d'autre du plus long terme – service écologique de la préservation de la biodiversité, du stockage de carbone (Gamfeldt et al., 2013)...

A l'instar des définitions de surabondance évoquées plus haut, les services écosystémiques proposent une vision anthropocentrée et, de ce point de vue, très pragmatique de la biodiversité. Si cette approche de monétarisation de la nature peut paraître rassurante en ce qu'elle ramène l'enjeu de la conservation à une logique de marché, que l'on sait gérer, elle échoue toutefois à représenter l'ensemble et la diversité des valeurs en jeu dans la protection de la biodiversité (Maris & Revéret, 2009). La valeur de legs, par exemple, ne peut être prise en compte par cette approche de services écosystémiques. L'action de l'homme sur les forêts, et sur son environnement en général, peut pourtant avoir des répercussions à très long terme (Dupouey et al., 2007; Larrieu et al., 2009). Ce souci de l'altération du patrimoine que nous transmettrons va grandissant, notamment dans le domaine de la forêt, comme le montre l'augmentation du nombre de requêtes effectuées sur un célèbre moteur de recherche sur les termes « Environnement », « Ecologiste », « Développement durable » (synthèse faite par Hervé Le Bouler, pour La Fabrique Ecologique). L'utilisation des services peut donc s'avérer utile pour fixer un cap à la gestion adaptative, mais cette dernière devra à l'avenir tenir de plus en plus compte de la forte demande sociale dont fait l'objet la forêt, qui va de pair avec le souci croissant de l'état de

l'environnement dans lequel nous vivons, et que nous transmettrons aux générations futures. La définition d'une cible à atteindre au travers de cet outil que sont les services écosystémiques pourrait être un moyen de tendre vers un idéal proche de l'éthique naturaliste du stoïcisme, qui invite les hommes à vivre en conformité avec la nature, c'est-à-dire avec leur propre nature.

BIBLIOGRAPHIE

Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. Evolutionary Applications, 1(1), 95–111.

Aldous, S. E. (1944). A Deer Browse Survey Method. Journal of Mammalogy, 25(2), 130–136.

Allen, S. K., Barros, V., Burton, I., Lendrum, D. L., Cardona, O. D., Cutter, S. L., Dube, O. P., Ebi, K. L., Field, C. B., Handmer, J. W., Lal, P. N., Lavell, A., Mach, K. J., Mastrandrea, M. D., McBean, G. A., Mechler, R., Mitchell, T., … Wilbanks, T. J. (2011). Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. Press, Cambridge University.

Andersen, R., Duncan, P., & Linnell, D. C. (1998). The European Roe Deer : the Biology of Success, (d).

Andreassen, K., Solberg, S., Tveito, O. E., & Lystad, S. L. (2006). Regional differences in climatic responses of Norway spruce (Picea abies L. Karst) growth in Norway. Forest Ecology and Management, 222(1–3), 211–221.

Andrew J. Davis, J. H. L. B. S. L. S. J. (1998). Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change. Journal of Animal Ecology, 67(4), 600–612.

Araújo, M. B., & Luoto, M. (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. Global Ecology and Biogeography, 16(6), 743–753.

Aronson, J., Dhillion, S., & Le Floc'h, E. (1995). On the need to select an ecosystem of reference however imperfect: a reply to Pickett and Parker. Restoration Ecology, 3(1), 1–3.

Augspurger, C. K. (2008). Early spring leaf out enhances growth and survival of saplings in a temperate deciduous forest. Oecologia, 156(2), 281–286.

Augustine, D. J., & Mcnaughton, S. J. (1998). Ungulate effects on the functional composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. The Journal of Wildlife Management, 62(4), 1165–1183.

Augusto, L., Bonnaud, P., & Ranger, J. (1998). Impact of tree species on forest soil acidification. Forest Ecology and Management, 105(1–3), 67–78.

Aussenac, G. (2002). Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. Annals of Forest Science, 59(8), 823–832.

Austrheim, G., Solberg, E. J., & Mysterud, A. (2011). Spatio-temporal variation in large herbivore pressure in Norway during 1949-1999: has decreased grazing by livestock been countered by increased browsing by cervids? Wildlife Biology, 17(3), 286–298.

Ayres, M. P. (1993). Plant defense, herbivory, and climate change. Biotic Interactions and Global Change.

Badeau, V., Dupouey, J.-L., Cluzeau, C., Drapier, J., & Le Bas, C. (2010). Climate change and the biogeography of French tree species: first results and perspectives. In D. Loustaud (Ed.), Forests, Carbon cycle and climate change (Quae, pp. 231–252). Paris.

Barbehenn, R. V., & Peter Constabel, C. (2011). Tannins in plant-herbivore interactions. Phytochemistry, 72(13), 1551–1565.

Barone, R. (1997). 1 : Appareil digestif et appareil respiratoire. In Anatomie comparée des mammifères domestique, tome 3. Splanchnologie (p. 853).

Barton, K. E. (2013). Ontogenetic patterns in the mechanisms of tolerance to herbivory in Plantago. Annals of Botany, 112(4), 711–720.

Battipaglia, G., Saurer, M., Cherubini, P., Siegwolf, R. T. W., & Cotrufo, M. F. (2009). Tree rings indicate different drought resistance of a native (Abies alba Mill.) and a nonnative (Picea abies (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. Forest Ecology and Management, 257(3), 820–828.

Bazely, D. R., Myers, J. H., & Burke, K. (1991). The response of numbers of bramble prickles to herbivory and depressed resource availability, 61(3), 327–336.

Becker, M. (1987). Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (Abies alba Mill.) dans les Vosges.Etude écologique et dendrochronologique. Annals of Forest Science, 44(4), 379–472.

Beguin, J., Tremblay, J., Thiffault, N., Pothier, D., & Côté, S. D. (2016). Management of forest regeneration in boreal and temperate deer – forest systems : challenges , guidelines , and research gaps, 7(10), 1–16.

Bengtsson, J., Nilsson, S. G., Franc, A., & Menozzi, P. (2000). Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of european forests. Forest Ecology and Management, 132(1), 39–50.

Berger, U., Piou, C., Schiffers, K., & Grimm, V. (2008). Competition among plants: Concepts, individual-based modelling approaches, and a proposal for a future research strategy. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 9(3–4), 121–135.

Bergquist, J., Löf, M., & Örlander, G. (2009). Effects of roe deer browsing and site preparation on performance of planted broadleaved and conifer seedlings when using temporary fences. Scandinavian Journal of Forest Research, 24(April 2015), 308–317.

Bergquist, J., & Örlander, G. (1998). Browsing damage by roe deer on Norway spruce seedlings planted on clearcuts of different ages: 1. Effect of slash removal, vegetation development, and roe deer density. Forest Ecology and Management, 105(1–3), 283–293.

Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution, 9(5), 187–191.

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrio-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C. J.-C., Gegout, J.-C., Riofrío-Dillon, G., & Gégout, J.-C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. Nature, 479(September 2015), 517–20.

Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J.-M., Walther, G.-R., & Dupouey, J.-L. (2013). Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: Climate change or stand maturation? Journal of Vegetation Science, 24(2), 269–283.

Bolliger, J., Kienast, F., & Zimmermann, N. E. (2000). Risks of global warming on montane and subalpine forests in Switzerland ? a modeling study. Regional Environmental Change, 1(3–4), 99–111.

Bolte, A., Hilbrig, L., Grundmann, B., Kampf, F., Brunet, J., & Roloff, A. (2010). Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce-beech forest. European Journal of Forest Research, 129(3), 261–276.

Boulanger, V., Baltzinger, C., Saïd, S., Ballon, P., Picard, J.-F., & Dupouey, J.-L. (2009). Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. Forest Ecology and Management, 258(7), 1397–1406.

Boulanger, V., Dupouey, J. L., Archaux, F., Badeau, V., Baltzinger, C., Chevalier, R., Corcket, E., Dumas, Y., Forgeard, F., Mårell, A., Montpied, P., Paillet, Y., Picard, J. F., Saïd, S., & Ulrich, E. (2018). Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. Global Change Biology, 24(2), e485–e495.

Boutefeu, B. (2005). L'amenagement forestier en France : à la recherche d'une gestion durable à travers l'Histoire. Vertigo - La Revue Éléctronique En Sciences de l'environnement, 6(2), 1–8.

Bréda, N., & Badeau, V. (2008). Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? Comptes Rendus - Geoscience, 340(9–10), 651–662.

Bronstein, J. L. (2001). The exploitation of mutualisms. Ecology Letters, 4(3), 277–287.

Bryant, J. P., Chapin, F. S., Klein, D. R., Bryant, J. P., Chapin, F. S., & Klein, D. R. (1983). Carbon/Nutrient Balance of Boreal Plants in Relation to Vertebrate Herbivory. Oikos, 40(3), 357–368.

Burke, E. J., & Brown, S. J. (2008). Evaluating uncertainties in the projection of future drought. Journal of Hydrometeorology, 9(2), 292–299.

Burney, O. T., & Jacobs, D. F. (2012). Terpene production and growth of three Pacific Northwest conifers in response to simulated browse and nutrient availability. Trees.

Bykova, O., Chuine, I., Morin, X., & Higgins, S. I. (2012). Temperature dependence of the reproduction niche and its relevance for plant species distributions. Journal of Biogeography, 39(12), 2191–2200.

Caignard, T., Kremer, A., Firmat, C., Nicolas, M., Venner, S., & Delzon, S. (2017). Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas. Scientific Reports, 7(1), 8555.

Cairns, D. M., & Moen, J. (2004). Herbivory influences tree lines. Journal of Ecology, 92(6), 1019–1024.

Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. Botanical Review, 61(4), 306–349.

Canham, C. D., & Murphy, L. (2016). The demography of tree species response to climate: Seedling recruitment and survival. Ecosphere, 7(8), 1–16.

Carmona, D., Lajeunesse, M. J., & Johnson, M. T. J. (2011). Plant traits that predict resistance to herbivores. Functional Ecology, 25(2), 358–367.

Casabon, C., & Pothier, D. (2007). Browsing of tree regeneration by white-tailed deer in large clearcuts on Anticosti Island, Quebec. Forest Ecology and Management.

Cash, V. W., & Fulbright, T. E. (2005). Nutrient enrichment , tannins , and thorns: effects on browsing of shrub seedlings. Journal of Wil, 69(2), 782–793.

Castagneyrol, B., Bonal, D., Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Muiruri, E. W., & Barbaro, L. (2017). Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. Ecology and Evolution, 7(10), 3520–3531.

Caudullo, G., Tinner, W., & Rigo, D. De. (2016). Picea omorika in Europe : distribution , habitat , usage and threats, 2016.

Charlez, A. (2012). La nouvelle loi chasse du 7 mars 2012.

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

Chauchard, S., Beilhe, F., Denis, N., & Carcaillet, C. (2010). An increase in the upper tree-limit of silver fir (Abies alba Mill.) in the Alps since the mid-20th century: A land-use change phenomenon. Forest Ecology and Management, 259(8), 1406–1415.

Cheaib, A., Badeau, V., Boe, J., Chuine, I., Delire, C., Dufrêne, E., François, C., Gritti, E. S., Legay, M., Pagé, C., Thuiller, W., Viovy, N., & Leadley, P. (2012). Climate change impacts on tree ranges: Model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. Ecology Letters, 15(6), 533–544.

Chiarucci, A., Ara??jo, M. B., Decocq, G., Beierkuhnlein, C., & Fern??ndez-Palacios, J. M. (2010). The concept of potential natural vegetation: An epitaph? Journal of Vegetation Science, 21(6), 1172–1178.

Chollet, S., Padié, S., Stockton, S., Allombert, S., Gaston, A. J., & Martin, J.-L. (2015). Positive plant and bird diversity response to experimental deer population reduction after decades of uncontrolled browsing. Diversity and Distributions.

Chollet, S., Padié, S., Stockton, S., Allombert, S., Gaston, A. J., & Martin, J.-L. (2016). Positive plant and bird diversity response to experimental deer population reduction after decades of uncontrolled browsing. Diversity and Distributions, 22(3), 274–287.

Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chaplin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defence. Science, 230(4728), 895–899.

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

Coomes, D. A., Allen, R. B., Forsyth, D. M., & Lee, W. G. (2003). Factors preventing the recovery of New Zealand forests following control of invasive deer. Conservation Biology, 17(2), 450–459.

Cooper, G. (2001). Must there be a balance of nature? Biology and Philosophy, 16(4), 481–506.

Cordonnier, T., & Gosselin, F. (2013). La Gestion Adaptative Peut-Elle Nous Aider Dans L ' Adaptation Des Forêts Au Changement Climatique ?, 1–2.

Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 51(4), 335–380.

Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., & Waller, D. M. (2004). Ecological Impacts of Deer Overabundance. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 35(1), 113–147.

Courbaud, B., Kunstler, G., Morin, X., & Cordonnier, T. (2010). Quel futur pour les services écosystémiques de la forêt alpine dans un contexte de changement climatique ? Revue de Géographie Alpine, 98(4), 11.

Cuddington, K. (2001). The "balance of nature" metaphor and equilibrium in population ecology. Biology and Philosophy, 16(4), 463–479.

Dalgleish, H. J., Koons, D. N., & Adler, P. B. (2010). Can life-history traits predict the response of forb populations to changes in climate variability? Journal of Ecology, 98(1), 209–217.

Dănescu, A., Albrecht, A. T., & Bauhus, J. (2016). Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. Oecologia, 182(2), 319–333.

Davi, H., Cailleret, M., Restoux, G., Amm, A., Pichot, C., & Fady, B. (2016). Disentangling the factors driving tree reproduction. Ecosphere, 7(9), 1–16.

Davis, A. J., Jenkinson, L. S., Lawton, J. H., Shorrocks, B., & Wood, S. (1998). Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. Nature, 391(6669), 783–786.

Defossez, E., Courbaud, B., Lasbouygues, O., Schiffers, K., & Kunstler, G. (2016). Are variations of direct and indirect plant interactions along a climatic gradient dependent on species' strategies? An experiment on tree seedlings. Oikos, 125(5), 708–717.

Defossez, E., Courbaud, B., Marcais, B., Thuiller, W., Granda, E., & Kunstler, G. (2011). Do interactions between plant and soil biota change with elevation? A study on Fagus sylvatica. Biology Letters, 7(5), 699–701.

Derrière, N., Wurpillot, S., & Vidal, C. (2013). Un siècle d'expansion des forêts françaises : de la statistique Daubrée à l'Inventaire Forestier de l'IGN. L'If, 31(L'if : le supplémen), 8.

Desplanque, C., Rolland, C., & Michalet, R. (1998). Dendroecological comparison of silver fir (Abies alba) and Norway spruce (Picea abies) in an alpine valley in France. Canadian Journal of Forest Research, 28(5), 737–748.

Diaci, J. (2002). Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. Forest Ecology and Management, 161(1–3), 27–38.

Diaci, J., Adamic, T., & Rozman, A. (2012). Gap recruitment and partitioning in an old-growth beech forest of the Dinaric Mountains: Influences of light regime, herb competition and browsing. Forest Ecology and Management, 285, 20–28.

Dormann, C. F., Schymanski, S. J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., Kearney, M., Morin, X., Römermann, C., Schröder, B., & Singer, A. (2012). Correlation and process in species distribution models: Bridging a dichotomy. Journal of Biogeography, 39(12), 2119–2131.

Dulamsuren, C., Hauck, M., Kopp, G., Ruff, M., & Leuschner, C. (2017). European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). Trees - Structure and Function, 31(2), 673–686.

Dupouey, J., Bachacou, J., Cosserat, R., Aberdam, S., Vallauri, D., Chappart, G., & Corvisier-de-Villèle, M.-A. (2007). Vers la réalistion d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. Le Monde Des Cartes, 191(03/2007), 85–98.

E Silva, D., Rezende Mazzella, P., Legay, M., Corcket, E., & Dupouey, J.-L. (2012). Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? Forest Ecology and Management, 266, 263–272.

Egerton, F. N. (1973). Changing Concepts of the Balance of Nature. The Quarterly Review of Biology, 48(2), 322–350.

Ettl, G. J., & Peterson, D. L. (1995). Extreme climate and variation in tree growth: individualistic response in subalpine fir (Abies lasiocarpa). Global Change Biology, 1(3), 231–241.

Fay, P. A., & Schultz, M. J. (2009). Germination, survival, and growth of grass and forb seedlings: Effects of soil moisture variability. Acta Oecologica, 35(5), 679–684.

Feyen, L., & Dankers, R. (2009). Impact of global warming on streamflow drought in Europe. Journal of Geophysical Research Atmospheres, 114(17), 1–17.

Fields, M. J., & Orians, C. M. (2006). Specificity of phenolic glycoside induction in willow seedlings (Salix sericea) in response to herbivory. Journal of Chemical Ecology, 32(12), 2647–2656.

Fisichelli, N. A., Frelich, L. E., & Reich, P. B. (2012). Sapling growth responses to warmer temperatures "cooled" by browse pressure. Global Change Biology, 18(11), 3455–3463.

Forchhammer, M. C., Stenseth, N. C., Post, E., & Langvatn, R. (1998). Population dynamics of Norwegian red deer: Density-dependence and climatic variation. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 265(1393), 341–350.

Forrester, D. I., Benneter, A., Bouriaud, O., & Bauhus, J. (2017). Diversity and competition influence tree allometric relationships – developing functions for mixed-species forests. Journal of Ecology, 105(3), 761–774.

Forsyth, D. M., Coomes, D. A., Hall, G. M. J., & Nugent, G. (2002). Diet and diet preferences of introduced ungulates (Order: Artiodactyla) in New Zealand. New Zealand Journal of Zoology, 29(4), 323–343.

Forsyth, D. M., Richardson, S. J., & Menchenton, K. (2005). Foliar fibre predicts diet selection by invasive Red Deer Cervus elaphus scoticus in a temperate New Zealand forest. Functional Ecology, 19(3), 495–504.

Foster, D. R., Orwig, D. A., & McLachlan, J. S. (1996). Ecological and conservation insights from reconstructive studies of temperate old-growth forests. Trends in Ecology and Evolution.

Fotelli, M. N., Geßler, A., Peuke, A. D., & Rennenberg, H. (2001). Drought affects the competitive interactions between Fagus sylvatica seedlings and an early successional species, Rubus fruticosus: Responses of growth, water status and δ13C composition. New Phytologist, 151(2), 427–435.

Fotelli, M. N., Nahm, M., Radoglou, K., Rennenberg, H., Halyvopoulos, G., & Matzarakis, A. (2009). Seasonal and interannual ecophysiological responses of beech (Fagus sylvatica) at its south-eastern distribution limit in Europe. Forest Ecology and Management, 257(3), 1157–1164.

Frank, D. A., & Groffman, P. M. (1998). Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. Ecology, 79(7), 2229–2241.

Freeland, W. J., & Janzen, D. H. (1974). Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. The American Naturalist, 108(961), 269–289.

Fuller, R. J., & Gill, R. M. A. (2001). Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. Forestry, 74(3), 193–199.

Furstenburg, D., & van Hoven, W. (1994). Condensed tannin as anti-defoliate agent against browsing by giraffe (Giraffa camelopardalis) in the Kruger National Park. Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology, 107(2), 425–431.

Gaillard, J.-M., Mark Hewison, A. J., Klein, F., Plard, F., Douhard, M., Davison, R., & Bonenfant, C. (2013). How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer. Ecology Letters, 16(SUPPL.1), 48–57.

Gallé, A., & Feller, U. (2007). Changes of photosynthetic traits in beech saplings (Fagus sylvatica) under severe drought stress and during recovery. Physiologia Plantarum, 131(3), 412–421.

Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M. C., Fröberg, M., Stendahl, J., Philipson, C. D., Mikusiński, G., Andersson, E., Westerlund, B., Andrén, H., Moberg, F., Moen, J., & Bengtsson, J. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. Nature Communications, 4.

García-Plazaola, J. I., Esteban, R., Hormaetxe, K., Fernández-Marín, B., & Becerril, J. M. (2008). Photoprotective responses of Mediterranean and Atlantic trees to the extreme heat-wave of summer 2003 in Southwestern Europe. Trees - Structure and Function, 22(3), 385–392.

Gehrig-Fasel, J. (2007). Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? Journal of Vegetation Science, 18(4), 571–582.

Gilbert, L. (2010). Altitudinal patterns of tick and host abundance: A potential role for climate change in regulating tick-borne diseases? Oecologia, 162(1), 217–225.

Gill, R. M. A. (1990). Monitoring the status of European and North American cervids, Nairobi, Kenya.

Gill, R. M. A. (1992). A review of damage by mammals in North temperate forests: Deer. Forestry, 65(2), 145–169.

Goetsch, C., Wigg, J., Royo, A. A., Ristau, T., & Carson, W. P. (2011). Chronic over browsing and biodiversity collapse in a forest understory in Pennsylvania: results from a 60 year-old deer exclusion plot. The Journal of the Torrey Botanical Society.

Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J., & Hódar, J. a. (2008). Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? Journal of Vegetation Science, 19(January), 161–172.

Gómez, L., Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. a, & Castro, J. (2004). Applying plan facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the shrubs as nurse plants. Ecological Applications, 14(4), 1118–1138.

Gomez, N. (2012). Quel avenir pour le sapin et l'épicéa ? Synthèse bibliographique sur l'autécologie et la vulnérabilité comparée du sapin et de l'épicéa dans le cadre des changements climatiques. Rendez-Vous Techniques de l'ONF, (36–37), 3–6.

Grieu, P., Guehl, J. M., & Aussenac, G. (1988). The effects of soil and atmospheric drought on photosynthesis and stomatal control of gas exchange in three coniferous species. Physiologia Plantarum, 73, 97–104.

Guehl, J. M. (1985). Etude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (Pseudotsuga menziesii Mirb., Abies alba Mill. et Picea excelsa Link.). Annals of Forest Science, 42(1), 23–38.

Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling, 135(2–3), 147–186.

Hamilton, J. G., Zangerl, A. R., DeLucia, E. H., & Berenbaum, M. R. (2001). The carbon-nutrient balance hypothesis: Its rise and fall. Ecology Letters, 4(1), 86–95.

Hanley, M. E., Lamont, B. B., Fairbanks, M. M., & Rafferty, C. M. (2007). Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 8(4), 157–178.

Hanley, T. A. (1987). Physical and chemical responses of understory vegetation to deer use in southeastern Alaska. Canadian Journal of Botany, 17, 195–199.

Hardin, G. (1968). The tragedy of the commons. Science, 162, 1243–1248.

Harmer, R., Kiewitt, A., Morgan, G., & Gill, R. (2010). Does the development of bramble (Rubus fruticosus L. agg.) facilitate the growth and establishment of tree seedlings in woodlands by reducing deer browsing damage? Forestry, 83(1), 93–102.

Harvell, C. D. (1990). The ecology and evolution of inducible defenses. The Quarterly Review of Biology, 65(3), 323–340.

Häsler, H., & Senn, J. (2012). Ungulate browsing on European silver fir Abies alba: the role of occasions, food shortage and diet preferences. Wildlife Biology, 18(1), 67–74.

Heinrichs, S., Winterhoff, W., & Schmidt, W. (2012). Vegetation dynamics of beech forests on limestone in central Germany over half a century – effects of climate change, forest man. Biodiversity and Ecology, 4(Vegetation databases for the 21st century), 49–61.

Herms, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: to grow or defend. The Quarterly Review of Biology, 67(3), 283–335.

Herrero, A., Almaraz, P., Zamora, R., Castro, J., & Hódar, J. A. (2016). From the individual to the landscape and back: Time-varying effects of climate and herbivory on tree sapling growth at distribution limits. Journal of Ecology, 104(2), 430–442.

Herrero, A., Zamora, R., Castro, J., & Hódar, J. A. (2012). Limits of pine forest distribution at the treeline: Herbivory matters. Plant Ecology, 213(3), 459–469.

Hessl, A. E., & Baker, W. L. (2010). Spruce and Fir Regeneration and Climate in the Forest-Tundra Ecotone of Regeneration Spruce National Mountain Colorado , U.S.A. Arctic, 29(2), 173–183.

Heuzé, P., Schnitzler, A., & Klein, F. (2005). Consequences of increased deer browsing winter on silver fir and spruce regeneration in the Southern Vosges mountains: Implications for forest management. Annals of Forest Science, 62, 175–181.

Hidding, B., Tremblay, J.-P., & Côté, S. D. (2012). Survival and growth of balsam fir seedlings and saplings under multiple controlled ungulate densities. Forest Ecology and Management, 276(January 2016), 96–103.

Hidding, B., Tremblay, J.-P., & Côté, S. D. (2013). A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. Ecology, 94(12), 2852–2860.

Hilton, G. M., & Packham, J. R. (2003). Variation in the masting of common beech (Fagus sylvatica L.) in northern Europe over two centuries (1800-2001). Forestry, 76(3), 319–328.

Hirabayashi, Y., Kanae, S., Emori, S., Oki, T., & Kimoto, M. (2008). Global projections of changing risks of floods and droughts in a changing climate. Hydrological Sciences Journal, 53(4), 754–772.

Hofmann, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system, 78(4), 443–457.

Hofmann, R. R., & Stewart, D. R. M. (1972). Grazer or browser: a classification based on the stomach-structure and feeding habits of East African ruminants. Mammalia, (1), 226–240.

Hornung, M. (1985). Acidification of soils by trees and forests. Soil Use and Management, 1(1), 24–27.

Horsley, S. B., Stout, S. L., & DeCalesta, D. S. (2003). White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. Ecological Applications.

Houston Durrant, T., de Rigo, D., & Caudullo, G. (2016). Fagus sylvatica and other beeches in Europe: distrubution, habitat, usage and threats. European Atlas of Forest Tree Species, 130–131.

Husheer, S. W., Hansen, Q. W., & Urlich, S. C. (2005). Effects of red deer on tree regeneration and growth in Aorangi Forest, Wairarapa. New Zealand Journal of Ecology.

IGN. (2016). Les forêts mélangées. L'IF, La Feuille de l'Inventaire Forestier, 36, 12.

IGN. (2017). Le mémento. Inventaire Forestier National, 29.

INRA. (2003). La nature ordinaire. Dossier de l'environnement N°29, 39–43.

IPCC. (2013). Changements climatiques 2013, les éléments scientifiques.

Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T. M., Bonin, C., Bruelheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J. N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., … Eisenhauer, N. (2015). Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. Nature, 526(7574), 574–577.

Itô, H., Hino, T., & Takahashi, H. (2014). Optimum density of sika deer for tree seedling survival. The Journal of Wildlife Management.

Jactel, H., & Brockerhoff, E. G. (2007). Tree diversity reduces herbivory by forest insects. Ecology Letters, 10(9), 835–848.

Jactel, H., Gritti, E. S., Drössler, L., Forrester, D. I., Mason, W. L., Morin, X., Pretzsch, H., & Castagneyrol, B. (2018). Positive biodiversity-productivity relationships in forests: climate matters. Biology Letters, 14(4), 20170747.

Jeffers, E. S., Whitehouse, N. J., Lister, A., Plunkett, G., Barratt, P., Smyth, E., Lamb, P., Dee, M. W., Brooks, S. J., Willis, K. J., Froyd, C. A., Watson, J. E., & Bonsall, M. B. (2018). Plant controls on Late Quaternary whole ecosystem structure and function. Ecology Letters, 1–12.

Jonard, M., Fürst, A., Verstraeten, A., Thimonier, A., Timmerman, V., Ponette, Q., & Rautio, P. (2017). 25 ans RENECOFOR. In Dégradation de la nutrition des arbres en phosphore : un signal confirmé à l'échelle européenne. Beaune.

Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., & Coomes, D. A. (2014). Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. Ecology Letters, 17(12), 1560–1569.

Jump, A. S., Hunt, J. M., Martínez-Izquierdo, J. A., & Peñuelas, J. (2006). Natural selection and climate change: Temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in Fagus sylvatica. Molecular Ecology, 15(11), 3469–3480.

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

Jump, A. S., Hunt, J. M., & Peñuelas, J. (2007). Climate relationships of growth and establishment across the atitudinal range of Fagus sylvatica in the Montseny Mounyains, northeast Spain. Ecoscience, 14(4), 507–518.

Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. Ecology Letters, 8(9), 1010–1020.

Kato, T., Ishida, K., & Sato, H. (2008). The evolution of nettle resistance to heavy deer browsing. Ecological Research, 23(2), 339–345.

Kauppi, P. E., Mielikainen, K., Kuusela, K., Kauppi, P. E., Mielikainen, K., & Kuusela, K. (2016). Biomass and Carbon Budget of European Forests , 1971 to 1990 Published by : American Association for the Advancement of Science Biomass and Carbon Budget of European Forests , 1971 to 1990, 256(5053), 70–74.

Keller, F., Kienast, F., & Beniston, M. (2000). Evidence of response of vegetation to environmental change on high-elevation sites in the Swiss Alps. Regional Environmental Change, 1(2), 70–77.

Kiffner, C., Rößiger, E., Trisl, O., Schulz, R., & Rühe, F. (2008). Probability of Recent Bark Stripping a Low Mountain Range in Germany – A Preliminary Analysis. Silva Fennica, 42(1), 125–134.

Kilpelainen, a, Peltola, H., Rouvinen, I., & Kellomaki, S. (2006). Dynamics of daily height growth in Scots pine trees at elevated temperature and CO2. Trees-Structure and Function, 20(1), 16–27.

Kirby, K. J., Mitchell, F. J. G., & Hester, A. J. (1994). A role for large herbivores (deer and domestic stock) in nature conservation management in British semi-natural woods. Arboricultural Journal, 18, 381–399.

Klimo, E., Hager, H., & Kulhavý, J. (2000). Spruce Monocultures in Central Europe-Problems and Prospects.

Koh, S., Watt, T., Bazely, D. R., Pearl, D., Tang, M., & Carleton, T. (1996). Impact of herbivory of white-tailed deer (Odocoileus virginianus) on plant community composition. Aspects of Applied Biology. from http://pi.library.yorku.ca/dspace/handle/10315/6354

Konôpka, B., & Pajtík, J. (2015). Why was browsing by red deer more frequent but represented less consumed mass in young maple than in ash trees?! Journal of Forest Science, 61(10), 431–438.

Kraus, T. E. C., Dahlgren, R. A., & Zasoski, R. J. (2003). Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems-a review. Plant and Soil, 256, 41–66.

Kuijper, D. P. J., Cromsigt, J. P. G. M., Churski, M., Adam, B., Jedrzejewska, B., & Jedrzejewski, W. (2009). Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? Forest Ecology and Management, 258(7), 1528–1535.

Kuiters, A. T., & Slim, P. a. (2002). Regeneration of mixed deciduous forest in a Dutch forest-heathland,following a reduction of ungulate densities. Biological Conservation, 105(MAY), 65–74.

Kullberg, Y., & Bergström, R. (2001). Winter browsing by large herbivores on planted deciduous seedlings in southern Sweden. Scandinavian Journal of Forest Research, 16(4), 371–378.

Kunstler, G., Albert, C. H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N. E., & Coomes, D. A. (2011). Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. Journal of Ecology, 99(1), 300–312.

Kupferschmid, A. D., & Bugmann, H. (2005). Effect of microsites, logs and ungulate browsing on Picea abies regeneration in a mountain forest. Forest Ecology and Management, 205(1–3), 251–265.

Kupferschmid, A. D., Wasem, U., & Bugmann, H. (2014). Light availability and ungulate browsing determine growth, height and mortality of Abies alba saplings. Forest Ecology and Management, 318, 359–369.

Lane, J. E., Kruuk, L. E. B., Charmantier, A., Murie, J. O., & Dobson, F. S. (2012). Delayed phenology and reduced fitness associated with climate change in a wild hibernator. Nature, 489(7417), 554–557.

Larrieu, L. (2014). Les dendro-microhabitats : facteurs clés de leur occurrence dans les peuplements forestiers, impact de la gestion et relation avec la biodiversité taxonomique.

Larrieu, L., Brustel, H., Cabanettes, A., Corriol, G., Delarue, A., Harel, M., Loireau, J.-N., & Jean-Pierre, S. (2009). Impact de l'anthropisation ancienne sur la biodiversité d'un habitat de hêtraie - sapinière montagnarde. Revue Forestière Française, 61(6), 351–368.

Le Goffe, P. (2012). Économie rurale Économie et politique de la chasse Application au cas français. Economie Rurale, 327–328(1–2), 11–23.

Lebourgeois, F. (2006). Réponse au climat du sapin (Abies alba Mill.) et de l'épicéa (Picea abies (L.) Karts.) dans le réseau RENECOFOR. Rev. For. Fr., 58, 419–432.

Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., & Granier, A. (2005). Climate-tree-growth relationships of European beech (Fagus sylvatica L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). Trees - Structure and Function, 19(4), 385–401.

Lebourgeois, F., Gomez, N., Pinto, P. E., & Mérian, P. (2013). Mixed stands reduce Abies alba tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. Forest Ecology and Management, 303, 61–71.

Legay, M., Cordonnier, T., & Dhôte, J.-F. (2008). Des forêts mélangées pour composer avec les changements climatiques. Revue Forestière Française, 60(2), 181–190.

Legay, M., Cordonnier, T., Mengin-Lecreux, P., Micheneau, C., Franc, A., & Jambois, A. (2007). Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques. Rendez-Vous Techniques, (Hors-série 3), 104 p.

Lendzion, J., & Leuschner, C. (2008). Growth of European beech (Fagus sylvatica L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. Forest Ecology and Management, 256(4), 648–655.

Lenoir, J., Gégout, J.-C., Marquet, P. A., de Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science (New York, N.Y.), 320(5884), 1768–71.

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

Liang, J., Buongiorno, J., Monserud, R. A., Kruger, E. L., & Zhou, M. (2007). Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality. Forest Ecology and Management, 243(1), 116–127.

Lindner, M. (2000). Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. Tree Physiology, 20(5_6), 299–307.

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

Little, R. L., & Peterson, D. L. (1994). Regeneration of sulbalpine fir (Abies lasiocarpa) following fire: effects of climate and other factors. Canadian Journal of Forest Research, 24(5), 934–944.

Lloret, F., Peñuelas, J., & Estiarte, M. (2004). Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. Global Change Biology, 10(2), 248–258.

Lloyd-Hughes, B., & Saunders, M. A. (2002). A drought climatology for Europe. International Journal of Climatology, 22(13), 1571–1592.

Lloyd, A. H., & Fastie, C. L. (2003). Recent changes in treeline forest distribution and structure in interior Alaska. Ecoscience, 10(2), 176–185.

Loison, A., Langvatn, R., & Solberg, J. E. (1999). Body mass and winter mortality in red deer calves:disentangling sex and climate effects. Ecography, 22, 20–30. from file:///C:/Users/mbernard/Downloads/Loison_et_al-1999-Ecography.pdf

Loustau, D., Ogee, J., Dufrêne, E., Déqué, M., Dupouey, J.-L., Badeau, V., Viovy, N., Ciais, P., Desprez-loustau, M.-L., Roques, A., Chuine, I., & Mouillot, F. (2007). Impacts of climate change on temperate forests and interactions with management. Forestry and Climate Change, (October), 253.

Löyttyniemi, K. (1985). On repeated browsing of Scots pine saplings by Moose.

Madsen, P., & Larsen, J. B. (1997). Natural regeneration of beech (Fagus sylvatica L.) with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content. Forest Ecology and Management, 97, 95–105.

Maher, E. L., & Germino, M. J. (2006). Microsite differentiation among conifer species during seedling establishment at alpine treeline. Ecoscience, 13(3), 334–341.

Maris, V. (2014). Nature à vendre : les limites des services écosystémiques, 94. from https://www.cairn.info/nature-a-vendre--9782759221318-page-9.htm

Maris, V., & Revéret, J.-P. (2009). Les limites de l'évaluation économique de la biodiversité. LA REVUE DU CREUM, 4(1).

Martin, B. D. ., & Schwab, E. (2012). Symbiosis: "Living together" in chaos. Studies in History of Biology, 1(December), 20.

Masson-Delmotte, V., Raffalli-Delerce, G., Danis, P. A., Yiou, P., Stievenard, M., Guibal, F., Mestre, O., Bernard, V., Goosse, H., Hoffmann, G., & Jouzel, J. (2005). Changes in European precipitation seasonality and in drought frequencies revealed by a four-century-long tree-ring isotopic record from Brittany, western France. Climate Dynamics, 24(1), 57–69.

Mauri, A., Rigo, D. De, & Caudullo, G. (2016). Abies alba in Europe : distribution, habitat, usage and threats. In J. San-Miguel-Ayanz, D. de Rigo, G. Caudullo, T. Houston Durrant, & A. Mauri (Eds.), European Atlas of Forest Tree Species (pp. 48–49). Luxembourg.

McCann, K., Hastings, A., & Huxel, G. R. (1998). Weak trophic interactions andthe balance of nature. Nature, 395(October), 794–798.

McGarvey, J. C., Bourg, N. a., Thompson, J. R., McShea, W. J., & Shen, X. (2013). Effects of twenty years of deer exclusion on woody vegetation at three life-history stages in a mid-Atlantic temperate deciduous forest. Northeastern Naturalist, 20(3), 451–468.

McMahon, S. M., Parker, G. G., & Miller, D. R. (2010). Evidence for a recent increase in forest growth. Proceedings of the National Academy of Sciences, 107(8), 3611–3615.

MCPFE, Unece, & Fao. (2007). State of Europe's forests 2007. The MCPFE report on sustainable forest management in Europe.

Messaoud, Y., Bergeron, Y., & Asselin, H. (2007). Reproductive potential of Balsam fir (Abies balsamea), white spruce (Picea glauca), and black spruce (Picea mariana) at the ecotone between mixedwood and coniferous forests in the boreal zone of western Quebec, 94(5), 746–754.

Michalet, R., Pagès, J.-P., Saccone, P., & Brun, J.-J. (2008). Les interactions entre espèces dans les mélanges illustrées par le cas des feuillus et des conifères dans les forêts de montagne. Revue Forestière Française, 60(1), 139–153.

Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation. (2008). Programme National de la Forêt et du Bois.

Mitchell, F. J. G., & Kirby, K. J. (1990). The impact of large herbivores on the conservation of semi natural woods in the British uplands. Forestry, 63(4), 333–353.

Moisselin, J.-M., Schneider, M., & Canellas, C. (2002). Les changements climatiques en France au XXè siècle. Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. La Météorologie, 8(38), 45.

Mondoni, A., Rossi, G., Orsenigo, S., & Probert, R. J. (2012). Climate warming could shift the timing of seed germination in alpine plants. Annals of Botany, 110(1), 155–164.

Moran, N., & Hamilton, W. D. (1980). Low nutritive quality as defense against herbivores. Journal of Theoretical Biology, 86(2), 247–254.

Morellet, N., Champely, S., Gaillard, J.-M., Ballon, P., & Boscardin, Y. (2001). The browsing index: new tool uses browsing pressure to monitor deer populations. Wildlife Society Bulletin, 29(4), 1243–1252.

Morellet, N., Gaillard, J.-M., Hewison, A. J. M., Ballon, P., Boscardin, Y., Duncan, P., Klein, F., & Maillard, D. (2007). Indicators of ecological change: New tools for managing populations of large herbivores. Journal of Applied Ecology, 44(3), 634–643.

Morin, X., Fahse, L., de Mazancourt, C., Scherer-Lorenzen, M., & Bugmann, H. (2014). Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. Ecology Letters, 17(12), 1526–1535.

Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., & Bugmann, H. (2011). Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. Ecology Letters, 14(12), 1211–1219.

Morin, X., Roy, J., Sonié, L., & Chuine, I. (2010). Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change. The New Phytologist, 186(4), 900–910.

Morin, X., & Thuiller, W. (2009). Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. Ecology, 90(5), 1301–1313.

Motta, R. (1999). Wild ungulate browsing, natural regeneration and silviculture in the Italian Alps. Journal of Sustainable Forestry, 8(2), 35–53.

Motta, R. (2003). Ungulate impact on rowan (Sorbus aucuparia L.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. Forest Ecology and Management, 181(1), 139–150.

Moyes, K., Nussey, D. H., Clements, M. N., Guinness, F. E., Morris, A., Morris, S., Pemberton, J. M., Kruuk, L. E. B., & Clutton-Brock, T. H. (2011). Advancing breeding phenology in response to environmental change in a wild red deer population. Global Change Biology, 17(7), 2455–2469.

Murata, I., Saruki, S., Kubota, K., Inoue, S., Tashiro, N., Enoki, T., Utsumi, Y., & Inoue, S. (2009). Effects of sika deer (Cervus nippon) and dwarf bamboo (Sasamorpha borealis) on seedling emergence and survival in cool-temperate mixed forests in the Kyushu Mountains. Journal of Forest Research.

Nagel, T. A., Diaci, J., Jerina, K., Kobal, M., & Rozenbergar, D. (2015). Simultaneous influence of canopy decline and deer herbivory on regeneration in a conifer–broadleaf forest. Canadian Journal of Forest Research.

Neuschulz, E. L., Merges, D., Bollmann, K., Gugerli, F., & Böhning-Gaese, K. (2017). Biotic interactions and seed deposition rather than abiotic factors determine recruitment at elevational range limits of an alpine tree. Journal of Ecology, (May), 1–12.

Nugent, G., McShea, W. J., Parkes, J., Woodley, S., Waithaka, J., Moro, J., Gutierrez, R., Azorit, C., Mendez Guerrero, F., Flueck, W. T., & Smith-Flueck, J. M. (2011). Policies and management of overabundant deer (native or exotic) in protected areas. Animal Production Science, 51(4), 384–389.

Obeso, J. R. (1997). The induction of spinescence in European holly leaves by browsing ungulates. Plant Ecology, 129(2), 149–156.

Oleksyn, J., Modrzyński, J., Tjoelker, M. G., Zytkowiak, R., Reich, P. B., & Karolewski, P. (1998). Growth and physiology of Picea abies populations from elevational transects: Common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. Functional Ecology, 12(4), 573–590.

Olofsson, J., Hulme, P. E., Oksanen, L., & Suominen, O. (2005). Effects of mammalian herbivores on revegetation of disturbed areas in the forest-tundra ecotone in northern Fennoscandia. Landscape Ecology.

Olofsson, J., Oksanen, L., Callaghan, T., Hulme, P. E., Oksanen, T., & Suominen, O. (2009). Herbivores inhibit climate-driven shrub expansion on the tundra. Global Change Biology, 15(11), 2681–2693.

ONERC. (2015). L'arbre et la forêt à l'épreuve d'un climat qui change.

Orians, C. M., Thorn, A., & Gómez, S. (2011). Herbivore-induced resource sequestration in plants: Why bother? Oecologia, 167(1), 1–9.

Packham, J. R., Thomas, P. A., Atkinson, M. D., & Degen, T. (2012). Biological Flora of the British Isles: Fagus sylvatica. Journal of Ecology, 100(6), 1557–1608.

Paquette, A., & Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: From temperate to boreal forests. Global Ecology and Biogeography, 20(1), 170–180.

Parker, K. L., Gillingham, M. P., Hanley, T. A., & Robbins, C. T. (1996). Foraging efficiency: Energy expenditure versus energy gain in free-ranging black-tailed deer. Canadian Journal of Zoology, 74(3), 442–450.

Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature, 421, 37.

Pellerin, M., Picard, M., Saïd, S., Baubet, E., & Baltzinger, C. (2016). Complementary endozoochorous long-distance seed dispersal by three native herbivorous ungulates in Europe. Basic and Applied Ecology, 17(4), 321–332.

Pellerin, M., Saïd, S., Richard, E., Hamann, J. L., Dubois-Coli, C., & Hum, P. (2010). Impact of deer on temperate forest vegetation and woody debris as protection of forest regeneration against browsing. Forest Ecology and Management, 260(4), 429–437.

Peltzer, D. A., Allen, R. B., Bellingham, P. J., Richardson, S. J., Wright, E. F., Knightbridge, P. I., & Mason, N. W. H. (2014). Disentangling drivers of tree population size distributions. Forest Ecology and Management.

Peñuelas, J., & Boada, M. (2003). A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). Global Change Biology, 9(2), 131–140.

Peñuelas, J., Hunt, J. M., Ogaya, R., & Jump, A. S. (2008). Twentieth century changes of tree-ring δ13C at the southern range-edge of Fagus sylvatica: Increasing water-use efficiency does not avoid the growth decline induced by warming at low altitudes. Global Change Biology, 14(5), 1076–1088.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J. H. C., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2003). Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. Austral Ecology, 28(6), 642–650.

Peyron, J., & Houllier, F. (1995). Growth and Management of Forests in the French Jura : Implications for Economic Returns and Tree Diversity, (October 2015).

Pickett, S. T. A., & Parker, V. T. (1994). Avoiding the Old Pitfalls: Opportunities in a New Discipline. Restoration Ecology, 2(2), 75–79.

Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.-C., Lebourgeois, F., & Bertrand, R. (2009). Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. Revue Forestière Française, LXI(6), 567–593.

Pinto, P. E. (2008). Ecologie et croissance de Abies alba Mill. from https://tel.archives-ouvertes.fr/pastel-00003643/document

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

Plard, F., Gaillard, J.-M., Coulson, T., Hewison, A. J. M., Delorme, D., Warnant, C., & Bonenfant, C. (2014). Mismatch Between Birth Date and Vegetation Phenology Slows the Demography of Roe Deer. PLoS Biology, 12(4), e1001828.

Post, E., & Pedersen, C. (2008). Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105(34), 12353–12358.

Post, E., Stenseth, N. C., Langvatn, R., & Fromentin, J. M. (1997). Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society, 264(1386), 1317–24.

Potvin, F., Beaupre, P., & Laprise, G. (2003). The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Quebec: A 150-year process. Écoscience, 10(4), 487–495.

Potvin, F., Beaupré, P., & Laprise, G. (2003). The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Québec: a 150-year process. Ecoscience, 10(4), 487–495.

Pretzsch, H. (2014). Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. Forest Ecology and Management, 327, 251–264.

Provenza, F. D., & Malechek, J. C. (1984). Diet selection by domestic goats in relation to blackbrush twig chemistry. Journal of Applied Ecology, 21(21), 831–841.

Purse, B. V., Mellor, P. S., Rogers, D. J., Samuel, A. R., Mertens, P. P. C., & Baylis, M. (2005). Climate change and the recent emergence of bluetongue in Europe. Nature Reviews Microbiology, 3(2), 171–181.

Randolph, S. E. (2004). Evidence that climate change has caused 'emergence' of tick-borne diseases in Europe? International Journal of Medical Microbiology Supplements, 293(37), 5–15.

Rasmann, S., Pellissier, L., Defossez, E., Jactel, H., & Kunstler, G. (2014). Climate-driven change in plant-insect interactions along elevation gradients. Functional Ecology, 28(1), 46–54.

Ratcliffe, S., Wirth, C., Jucker, T., van der Plas, F., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Allan, E., Benavides, R., Bruelheide, H., Ohse, B., Paquette, A., Ampoorter, E., Bastias, C. C., Bauhus, J., Bonal, D., Bouriaud, O., Bussotti, F., … Baeten, L. (2017). Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. Ecology Letters, 20(11), 1414–1426.

Reale, D., McAdam, A. G., Boutin, S., & Berteaux, D. (2003). Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 270(1515), 591–596.

Redjadj, C. (2010). Etude inter- et intra-spécifique des variations spatio-temporelles de l'utilisation des ressources alimentaires au sein d'une communauté de grands herbivores de montagne. Université de Grenoble.

Redjadj, C., Darmon, G., Maillard, D., Chevrier, T., Bastianelli, D., Verheyden, H., Loison, A., & Saïd, S. (2014). Intra- and interspecific differences in diet quality and composition in a large herbivore community. PLoS ONE, 9(2).

Reich, P. B., & Oleksyn, J. (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 101(30), 11001–6.

Repo, T., HÄNninen, H., & KellomÄKi, S. (1996). The effects of long-term elevation of air temperature and CO on the frost hardiness of Scots pine. Plant, Cell & Environment, 19(2), 209–216.

Richard, E., Gaillard, J.-M., Saïd, S., Hamann, J. L., & Klein, F. (2010). High red deer density depresses body mass of roe deer fawns. Oecologia, 163(1), 91–97.

Richardson, A. D., & Keefe, J. O. (2009). Phenology of Ecosystem Processes.

Robbins, C. T., Hanley, T. A., Hagerman, A. E., Hjeljord, O., Baker, D. L., & Mautz, W. W. (1987). Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. Ecology, 68(1), 98–107.

Robbins, C. T., Mole, S., Hagerman, A. E., & Hanley, T. A. (1987). Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in dry matter digestion? Ecology, 68(6), 1606–1615.

Robbins, P. S., Alessandro, R. T., Stelinski, L. L., & Lapointe, S. L. (2012). Volatile Profiles of Young Leaves of Rutaceae spp. Varying In Susceptibility to the Asian Citrus Psyllid (Hemiptera: Psyllidae). Florida Entomologist, 95(3), 774–776.

Rooney, T. P., Wiegmann, S. M., Rogers, D. a., & Waller, D. M. (2004). Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. Conservation Biology, 18(3), 787–798.

Rouault, G., Candau, J.-N., Lieutier, F., Nageleisen, L.-M., Martin, J.-C., & Warzée, N. (2006). Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. Annals of Forest Science, 63(6), 613–624.

Roucher, F. (2014). De la pléthore de cervidés, 3–15.

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

Rudel, T. K. (2009). Three paths to forest expansion: a comparative historical analysis. In Reforesting landscapes (Vol. 10, pp. 45–57).

Rutberg, A. T. (1997). The science of deer management: an animal welfare perspective.

Saccone, P., Delzon, S., Jean-Philippe, P., Brun, J. J., & Michalet, R. (2009). The role of biotic interactions in altering tree seedling responses to an extreme climatic event. Journal of Vegetation Science, 20(3), 403–414.

Sallas, L., Luomala, E.-M., Ultriainen, J., Kainulainen, P., & Holopainen, J. K. (2003). Contrasting effects of elevated carbon dioxide concentration and temperature on Rubisco activity,

chlorophyll fluorescence, needle ultrastructure and secondary metabolites in conifer seedlings. Tree Physiology, 23(2), 97–108.

Sanson, G., Read, J., Aranwela, N., Clissold, F., & Peeters, P. (2001). Measurement of leaf biomechanical properties in studies of herbivory: Opportunities, problems and procedures. Austral Ecology, 26(October 2001), 535–546.

Scheller, R. M., & Mladenoff, D. J. (2005). A spatially interactive simulation of climate change, harvesting, wind, and tree species migration and projected changes to forest composition and biomass in northern Wisconsin, USA. Global Change Biology, 11(2), 307–321.

Schultz, J. C., Appel, H. M., Ferrieri, A. P., & Arnold, T. M. (2013). Flexible resource allocation during plant defense responses. Frontiers in Plant Science, 4(August), 1–11.

Schulze, E. D., Bouriaud, O. B., Wäldchen, J., Eisenhauer, N., Walentowski, H., Seele, C., Heinze, E., Pruschitzki, U. P., Dănilă, G., Marin, G., Hessenmöller, D., Bouriaud, L., & Teodosiu, M. (2014). Ungulate browsing causes species loss in deciduous forests independent of community dynamics and silvicultural management in Central and Southeastern Europe. Annals of Forest Research, 57(2), 267–288.

Scott, P. A., Hansell, R. I. C., Fayle, D. C. F., Park, Q., & W, M. A. (1987). Establishment of white spruce populations and responses to climatic change at the treeline, Churchill, Manitoba, Canada. Arctic and Alpine Research, 19(1), 45–51.

Seiwa, K. (1999). Changes in leaf phenology are dependent on tree height in Acer mono, a deciduous broad-leaved tree. Annals of Botany, 83(4), 355–361.

Seldal, T., Hegland, S. J., Rydgren, K., Rodriguez-Saona, C., & Töpper, J. P. (2017). How to induce defense responses in wild plant populations? Using bilberry (Vaccinium myrtillus) as example. Ecology and Evolution, 7(6), 1762–1769.

Selleck, G. W. (1960). The climax concept. The Botanical Review, 26(4), 534–545.

Senn, J., Wasem, U., & Odermatt, O. (2002). Impact of browsing ungulates on plant cover and tree regeneration in windthrow areas. Forest Snow and Landscape Research.

Silva, L. C. R., Anand, M., & Leithead, M. D. (2010). Recent widespread tree growth decline despite increasing atmospheric CO2. PLoS ONE, 5(7).

Sjaastad, Ö. V., Hove, K., & Sand, O. (2003). Physiology of domestic animals. (S. V. Press, Ed.).

Skonhoft, A., Yoccoz, N. G., Stenseth, N. C., Gaillard, J., Applications, S. E., Aug, N., & Loison, A. (2011). Management of Chamois (Rupicapra Rupicapra) Moving between a Protected Core Area and a Hunting Area Reviewed work (s): MANAGEMENT OF CHAMOIS (RUPICAPRA RUPICAPRA) MOVING BETWEEN A PROTECTED CORE AREA AND A HUNTING AREA. America, 12(4), 1199–1211.

Speed, J. D. M., Austrheim, G., Hester, A. J., & Mysterud, A. (2010). Experimental evidence for herbivore limitation of the treeline. Ecology, 91(11), 3414–3420.

Spiecker, H. (1995). Growth dynamics in a changing environment - long-term observations. Plant and Soil, 168–169(1), 555–561.

Steinbrenner, A. D., Gómez, S., Osorio, S., Fernie, A. R., & Orians, C. M. (2011). Herbivore-Induced Changes in Tomato (Solanum lycopersicum) Primary Metabolism: A Whole Plant Perspective. Journal of Chemical Ecology, 37(12), 1294–1303.

Storms, D., Aubry, P., Hamann, J.-L., Saïd, S., Fritz, H., Saint-Andrieux, C., & Klein, F. (2008). Seasonal variation in diet composition and similarity of sympatric red deer Cervus elaphus and roe deer Capreolus capreolus. Wildlife Biology, 14, 237–250.

Storms, D., Said, S., Fritz, H., Hamann, J. L., Saint-Andrieux, C., & Klein, F. (2006). Influence of hurricane Lothar on red and roe deer winter diets in the Northern Vosges, France. Forest Ecology and Management, 237(1–3), 164–169.

Takatsuki, S. (2009). Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. Biological Conservation, 142(9), 1922–1929.

Témoin, J.-L. (2009). Création d'îlots de vieux bois en forêt de Rambouillet.

Temperli, C., Bugmann, H., Elkin, C., Temperli, C., Bugmann, H., & Elkin, C. (2012). Adaptive management for competing forest goods and services under climate change. Ecological Applications, 22(8), 2065–2077. from http://www.jstor.org/stable/

Thomas, C. D., Thomas, C. D., Cameron, A., Cameron, A., Green, R. E., Green, R. E., Bakkenes, M., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., Erasmus, B. F. N., De Siqueira, M. F., De Siqueira, M. F., Grainger, A., … Williams, S. E. (2004). Extinction risk from climate change. Nature, 427(6970), 145–8.

Thompson, I. D., & Curran, W. (1992). Influence of moose browsing on successional forest growth on black spruce sites in Newfoundland. Forest Ecology and Management, 47(1–4), 29–37.

Thuiller, W. (2007). Climate change and the ecologist. Nature, 448(August), 550–552.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences, 102(23), 8245–8250.

Tingstad, L., Olsen, S. L., Klanderud, K., Vandvik, V., & Ohlson, M. (2015). Temperature, precipitation and biotic interactions as determinants of tree seedling recruitment across the tree line ecotone. Oecologia, 179(2), 599–608.

Tinner, W., Colombaroli, D., Heiri, O., Henne, P. D., Steinacher, M., Untenecker, J., Vescovi, E., Allen, J. R. M., Carraro, G., Conedera, M., Joos, F., Lotter, A. F., Luterbacher, J., Samartin, S., & Valsecchi, V. (2013). The past ecology of Abies alba provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. Ecological Monographs, 83(4), 419–439.

Tixier, H., Duncan, P., Scehovic, J., Yant, A., Gleizes, M., Lila, M., & Yani, A. (1997). Food selection by European roe deer (Capreolus capreolus): effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. Journal of Zoology, 242(2), 229–245.

Tjoelker, M. G., Reich, P. B., & Oleksyn, J. (1999). Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO2 acclimation of dark respiration in five boreal tree species. Plant, Cell and Environment, 22(7), 767–778.

Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J. D., Piedallu, C., & Courbaud, B. (2015). Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. Journal of Ecology, 103(2), 502–512.

Treml, V., Šenfeldr, M., Chuman, T., Ponocná, T., & Demková, K. (2016). Twentieth century treeline ecotone advance in the Sudetes Mountains (Central Europe) was induced by agricultural land abandonment rather than climate change. Journal of Vegetation Science, 27(6), 1209–1221.

Vacek, Z., Vacek, S., Bilek, L., Kral, J., Remes, J., Bulusek, D., & Kralicek, I. (2014). Ungulate impact on natural regeneration in spruce-beech-fir stands in Cerny dul nature reserve in the Orlické hory Mountains, case study from central sudetes. Forests, 5(11), 2929–2946.

Väisänen, M., Martz, F., Kaarlejärvi, E., Julkunen-Tiitto, R., & Stark, S. (2013). Phenolic Responses of Mountain Crowberry (Empetrum nigrum ssp. hermaphroditum) to Global Climate Change are Compound Specific and Depend on Grazing by Reindeer (Rangifer tarandus). Journal of Chemical Ecology, 39(11–12), 1390–1399.

Vallet, P., & Pérot, T. (2011). Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: Evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. Journal of Vegetation Science, 22(5), 932–942.

van der Plas, F., Ratcliffe, S., Ruiz-Benito, P., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M. A., Ampoorter, E., Baeten, L., Barbaro, L., Bastias, C. C., Bauhus, J., Benavides, R., Benneter, A., Bonal, D., Bouriaud, O., Bruelheide, H., … Allan, E. (2017). Continental mapping of forest ecosystem functions reveals a high but unrealised potential for forest multifunctionality. Ecology Letters.

Vera, F. W. M. (2000). Grazing Ecology and Forest History. Wallingford Oxon, UK: CABI publishing.

Verheyden-Tixier, H., Renaud, P.-C., Morellet, N., Jamot, J., Besle, J. M., & Dumont, B. (2008). Selection for nutrients by red deer hinds feeding on a mixed forest edge. Oecologia, 156(3), 715–726.

Verheyden, H., Ballon, P., Bernard, V., & Saint-andrieux, C. (2006). Variations in bark-stripping by red deer Cervus elaphus across Europe. Mammal Review, 36(3), 217–234.

Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhôte, J.-F., & Clark, J. S. (2009). Biases in the estimation of size-dependent mortality models: advantages of a semiparametric approach. Canadian Journal of Forest Research, 39(8), 1430–1443.

Vila, B., Guibal, F., Torre, F., & Martin, J.-L. (2004). Assessing spatial variation in browsing history by means of fraying scars. Journal of Biogeography, 31(6), 987–995.

Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., Haase, J., Kunstler, G., Schelhaas, M. J., & Trasobares, A. (2013). Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production. PLoS ONE, 8(2).

Vilà, M., Vayreda, J., Gracia, C., & Ibáñez, J. J. (2003). Does tree diversity increase wood production in pine forests? Oecologia, 135(2), 299–303.

Villalba, J. J., Provenza, F. D., Catanese, F., & Distel, R. A. (2015). Understanding and manipulating diet choice in grazing animals. Animal Production Science, 55(3), 261–271.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! Oikos, 116(5), 882–892.

Vitasse, Y. (2013). Ontogenic changes rather than difference in temperature cause understory trees to leaf out earlier. New Phytologist, 198(1), 149–155.

Vitasse, Y., Delzon, S., Bresson, C. C., Michalet, R., & Kremer, A. (2009). Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. Canadian Journal of Forest Research, 39(7), 1259–1269.

Vospernik, S. (2006). Probability of bark stripping damage by red deer (Cervus elaphus) in Austria. Silva Fennica, 40(4), 589–601.

Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K., & Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. Global Change Biology, 17(6), 2145–2161.

Walker, M. D., Wahren, C. H., Hollister, R. D., Henry, G. H. R., Ahlquist, L. E., Alatalo, J. M., Bret-Harte, M. S., Calef, M. P., Callaghan, T. V, Carroll, A. B., Epstein, H. E., Jónsdóttir, I. S., Klein, J. A., Magnússon, B., Molau, U., Oberbauer, S. F., Rewa, S. P., … Wookey, P. A. (2006). Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103(5), 1342–6.

Waller, D. M., Johnson, S., Collins, R., & Williams, E. (2009). Threats posed by ungulate herbivory to forest structure and plant diversity in the Upper Great Lakes Region-with a review of methods to assess those threats. Natural Resource Report NPS/GLKN/NRR2009/102, US Department of Interior.

Walther, G.-R., Beißner, S., & Burga, C. A. (2005). Trends in the upward shift of alpine plants. Journal of Vegetation Science, 16(5), 541.

Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J., I, O. H., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. Nature, 389–395.

Ward, A. I. (2005). Expanding ranges of wild and feral deer in Great Britain. Mammal Review, 35(2), 165–173.

Wardle, D. a., Barker, G. M., Yeates, G. W., Bonner, K. I., & Ghani, A. (2001). Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: Aboveground and belowground consequences. Ecological Monographs, 71(4), 587–614.

Warren, J. J., Blanchette, D., Dawson, D. V, Teresa, A., Phipps, K. R., Starr, D., & Drake, D. R. (2010). Coupled dynamics of body mass and population growth in response to environmental change. Nature, 466(07), 482–485.

Watt, A. S. (1925). On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. Part II, Sections II and III. The development and structure of beech communities on the Sussex downs (continued). Journal of Ecology, 13(1), 27–73.

Weladji, R. B., & Holand, Ø. (2003). Global climate change and reindeer: Effects of winter weather on the autumn weight and growth of calves. Oecologia, 136(2), 317–323.

Weller, S. G., Cabin, R. J., Lorence, D. H., Perlman, S., Wood, K., Flynn, T., & Sakai, A. K. (2011). Alien Plant Invasions, Introduced Ungulates, and Alternative States in a Mesic Forest in Hawaii. Restoration Ecology.

Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. Trends in Ecology and Evolution, 21(5), 261–268.

Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., Dormann, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J. A., Guisan, A., Heikkinen, R. K., Høye, T. T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M. C., Normand, S., … Svenning, J. C. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. Biological Reviews, 88(1), 15–30.

Wright, I. J., Westoby, M., Reich, P. B., Oleksyn, J., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornellissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Gulias, J., Garnier, E., Navas, M.

L., Roumet, C., Groom, P. K., … Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 428, 821–827.

Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. Proceedings of the National Academy of Sciences, 96(4), 1463–1468.

Zang, C., Hartl-Meier, C., Dittmar, C., Rothe, A., & Menzel, A. (2014). Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: Climatic drivers and levels of variability. Global Change Biology, 20(12), 3767–3779.

Zimov, S. A., Chuprynin, V. I., Oreshko, A. P., Chapin III, F. S., Reynolds, J. F., & Chapin, M. C. (1995). Steppe-tundra transition: a herbivore-driven shift at the end of the Pleistocene. American Naturalist, 146(5), 765–794.

ANNEXES

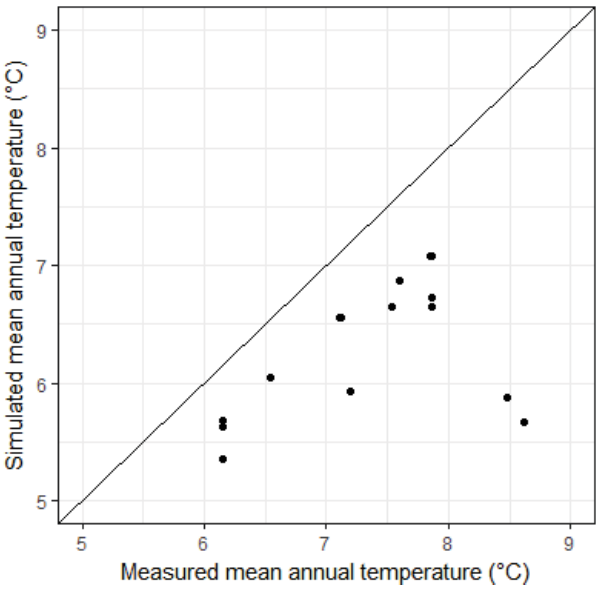
CHAPITRE I-1

A. Climate data from weather stations

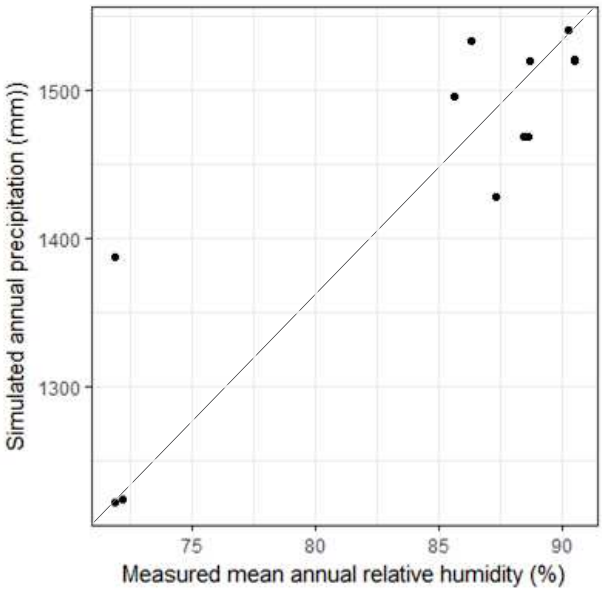
Five plots in Vercors and two plots in Ventoux are equipped with weather stations. Those stations are placed at 4 m above ground level, oriented with a northern aspect, and capture temperature (°C) and relative humidity (%) every two hours since 2014 or 2016 in Vercors, and since 2015 on Ventoux. We also got hourly data captured since 2007 from two weather stations belonging to the National Institute for Agricultural Research (INRA) close to two other plots on Ventoux.

We computed mean daily temperatures per year from hourly data, then mean monthly temperatures per year from the daily data, then mean monthly temperatures on the period 2014 – 2017 (or 2015 – 2017 or 2016 – 2017). We considered the period 2015 – 2017 for INRA's weather station data.
At each site, we inferred the temperature of the plots that are not equipped with weather stations from the regression coefficient of temperature versus elevation, calculated on the equipped plots.
We then calculated the mean winter and spring temperature as the mean of December, January and February temperatures and March, April, May and June temperatures respectively.

We did the same for relative humidity data.



Simulated mean annual temperature versus mean annual temperature measured with the weather stations



Simulated annual precipitation (mm) versus mean annual relative humidity (%) measured with the weather stations

Simulated temperature was underestimated compared to real measured temperature, maybe because they are simulated above the canopy whereas our weather stations measured under canopy temperature. The small deviation between simulated and measured temperature, and the graphical relationship between

simulated precipitations and measured relative humidity make us confident about the simulated data we used.

B. 1. Stand structure

a. Silver fir

Site – Triplet	p-value	Significance	Year
Vercors Inter	**0.023**	*	2014
Ventoux Inter	**2.548×10^{-6}**	***	2014
Vercors Bas	**0.006**	**	2014
Ventoux Haut	0.640	NS	2016
Ventoux Inter	0.680	NS	2016
Vercors Bas	**0.000**	***	2016
Vercors Inter	**0.037**	*	2016
Bauges Bas	1.000	NS	2016
Vercors Haut	**0.0140**	*	2016
Bauges Haut	NA	NA	2016
Vercors Inter	0.214	NS	2017
Vercors Bas	1	NS	2017
Bauges Bas	0.382	NS	2017
Ventoux Haut	NA	NA	2017
Ventoux Inter	NA	NA	2017
Ventoux Bas	0.546	NS	2017
Bauges Haut	0.392	NS	2017
Vercors Haut	NA	NA	2017

b. Beech

Site – Triplet	p-value	Significance	Year
Vercors Inter	**1.053×10^{-7}**	***	2014
Ventoux Inter	0.378	NS	2014
Vercors Bas	**3.514×10^{-26}**	***	2014
Ventoux Inter	0.063	.	2016
Ventoux Haut	0.506	NS	2016
Vercors Inter	NA	NA	2016
Vercors Bas	**5.233×10^{-5}**	***	2016
Vercors Haut	**0.048**	*	2016
Bauges Inter	**0.001**	***	2016
Bauges Bas	**8.676×10^{-6}**	***	2016
Bauges Haut	NA	NA	2016

Ventoux Bas	**0.009**	**	2016
Vercors Inter	0.214	NS	2017
Vercors Bas	0.927	NS	2017
Vercors Haut	**7.625×10^{-9}**	***	2017
Bauges Inter	**3.914×10^{-16}**	***	2017
Bauges Haut	**4.781×10^{-25}**	***	2017
Ventoux Inter	**6.678×10^{-5}**	***	2017
Ventoux Haut	**1.260×10^{-7}**	***	2017
Bauges Bas	**0.006**	**	2017

C. 2. Outputs of model 3

Species	Effect	Estimate ± SE	t-value	Pr (>|t|)
Silver fir	I_{spring}	$3.77 \times 10^{-6} \pm 1.34 \times 10^{-7}$	28.18	< 0.0001
	Light	$1.47 \times 10^{-2} \pm 3.27 \times 10^{-4}$	44.94	< 0.0001
	Site			< 0.0001
Beech	I_{spring}	$-1.65 \times 10^{-5} \pm 2.58 \times 10^{-7}$	-63.913	< 0.0001
	Light	$1.38 \times 10^{-2} \pm 1.43 \times 10^{-3}$	9.624	< 0.0001
	Site			< 0.0001

D. Outputs of model 4

Species	Effect	Pillai approximation	F-value	Pr(>F)
Silver fir	I_{spring}	0.352	1.993	0.17
	Stand composition	0.184	0.828	0.51
	Site	0.176	0.387	0.88

Species	Effect	Sum of square	F-value	Pr(>F)
Silver fir	I_{spring}	19.543	1.868	0.19
	Stand composition	6.480	0.619	0.45
	Site	10.929	0.522	0.61
	I_{spring}	0.085	0.242	0.63

	Stand composition	0.681	1.947	0.19
	Site	0.761	1.088	0.37
	I_{spring}	0.008	4.398	0.06 .
	Stand composition	0.001	0.480	0.50
	Site	0.000	0.132	0.88

Species	Effect	Pillai approximation	F-value	Pr(>F)
Beech	I_{spring}	0.265	1.560	0.25
	Stand composition	0.140	0.706	0.57
	Site	0.514	1.616	0.18

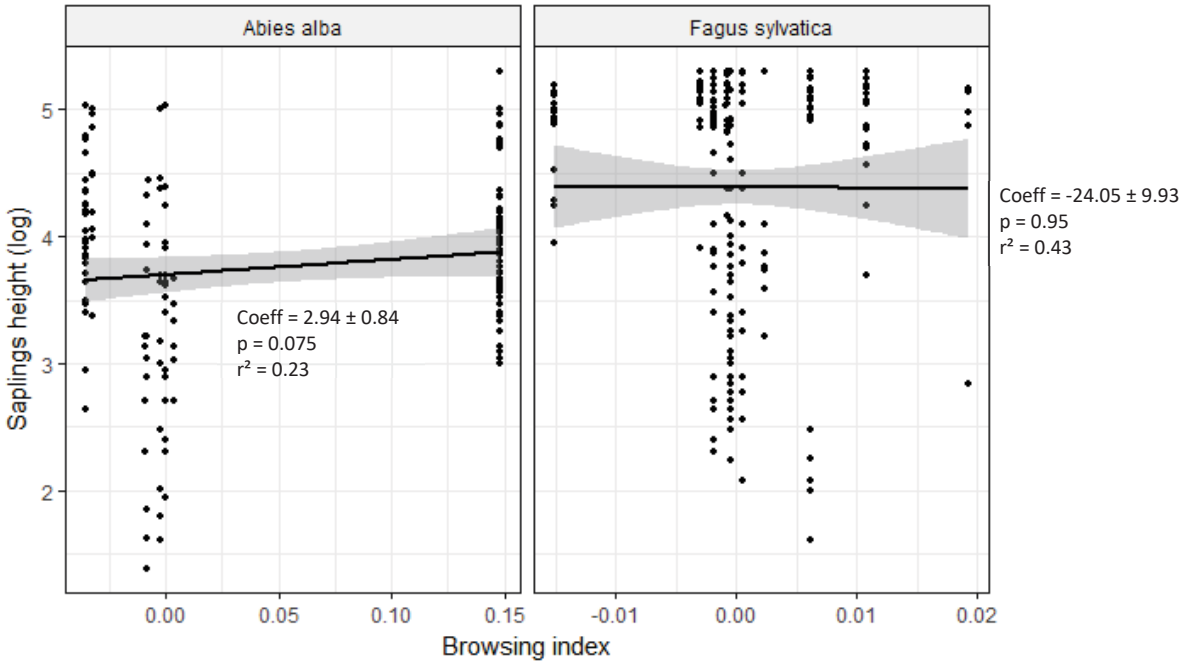
Species	Effect	Sum of square	F-value	Pr(>F)
Beech	I_{spring}	10.619	5.165	0.04 *
	Stand composition	0.001	0.000	0.98
	Site	8.871	2.157	0.15
	I_{spring}	2.459	1.991	0.18
	Stand composition	0.253	0.205	0.66
	Site	13.548	5.486	0.02 *
	I_{spring}	1.574	1.0732	0.32
	Stand composition	0.685	0.467	0.51
	Site	0.635	0.217	0.81

E.1. Outputs of model (6)

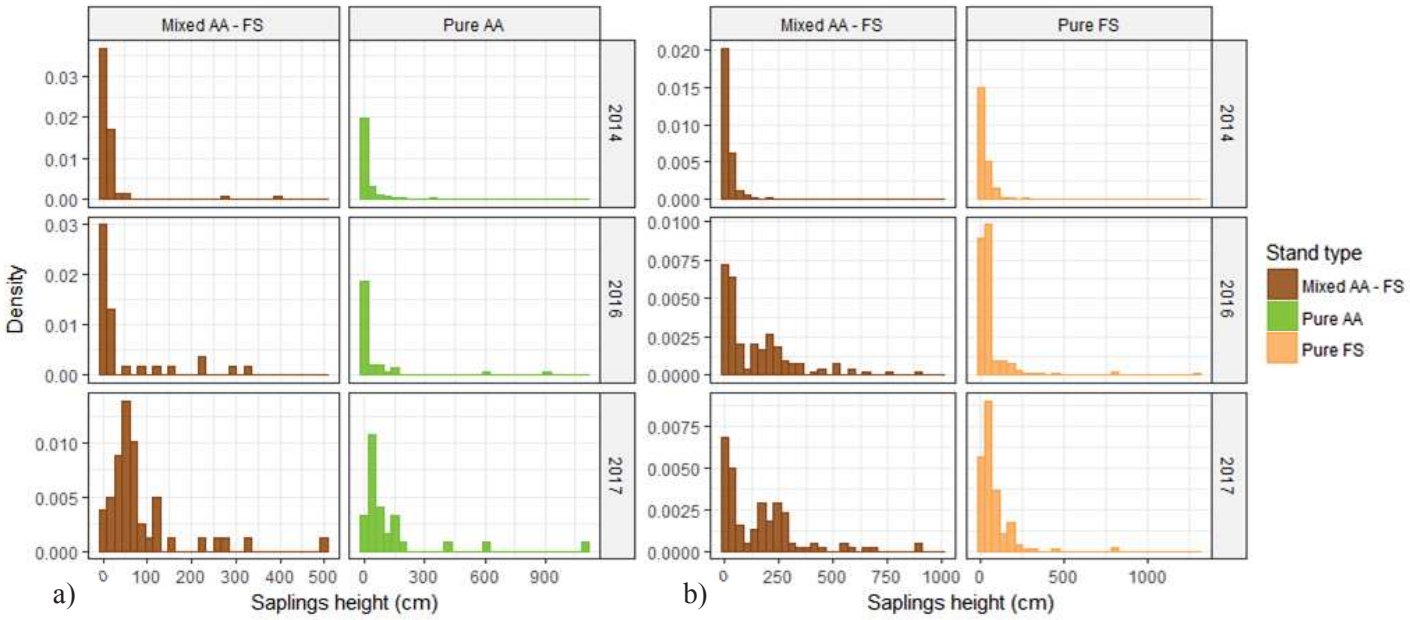
Species	Effect	Estimate ± Std Error	F-value	Pr (> F)	
Silver fir	BI	-24.055 ± 9.929	-2.423	0.949	
	Stand composition			< 0.0001	***
	Site			< 0.0001	***
	Light	-0.031 ± 0.044	-0.702	0.353	

	Year			< 0.0001	***
Beech	BI	2.936 ± 0.844	3.477	0.075	.
	Stand composition			< 0.0001	***
	Site			0.088	.
	Light	-0.043 ± 0.058	-0.741	0.542	
	Year			0.333	

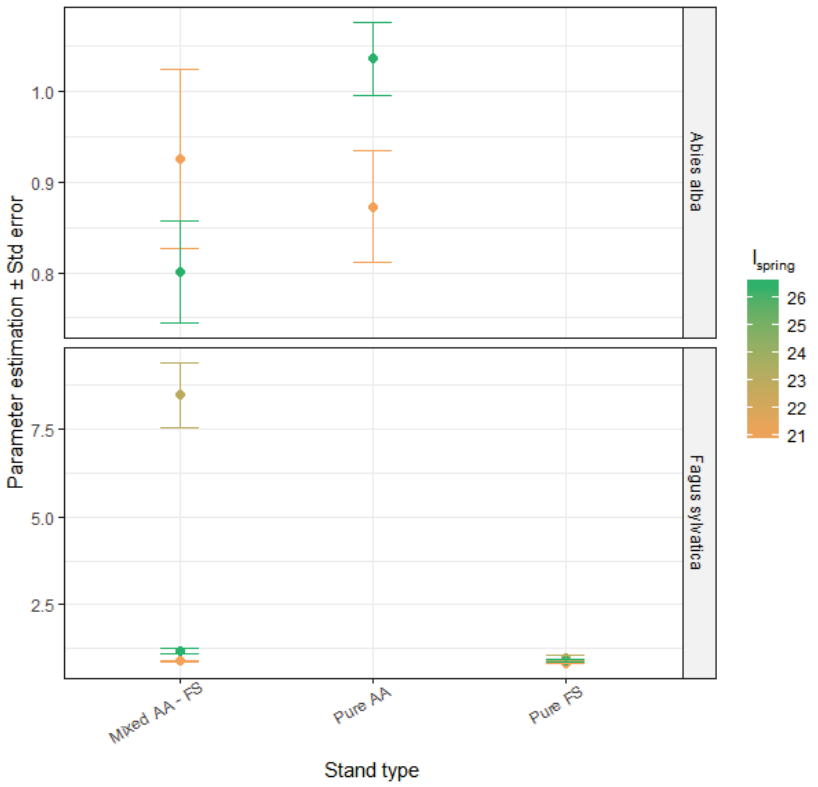
E.2 Saplings height versus browsing index for silver fir and beech



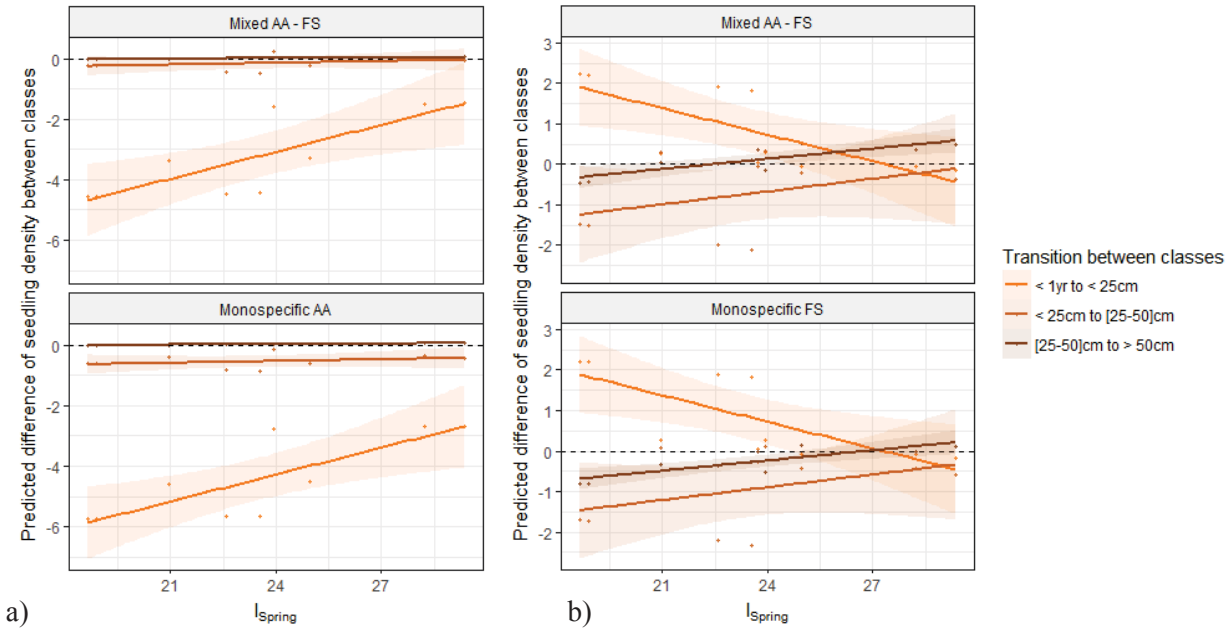
F. Saplings height distribution (without current year's seedlings) for silver fir (a) and beech (b)



G. Coefficients of allometry versus I_{spring} (the greener the point, the wetter and colder the triplet)



H. Transition between size classes

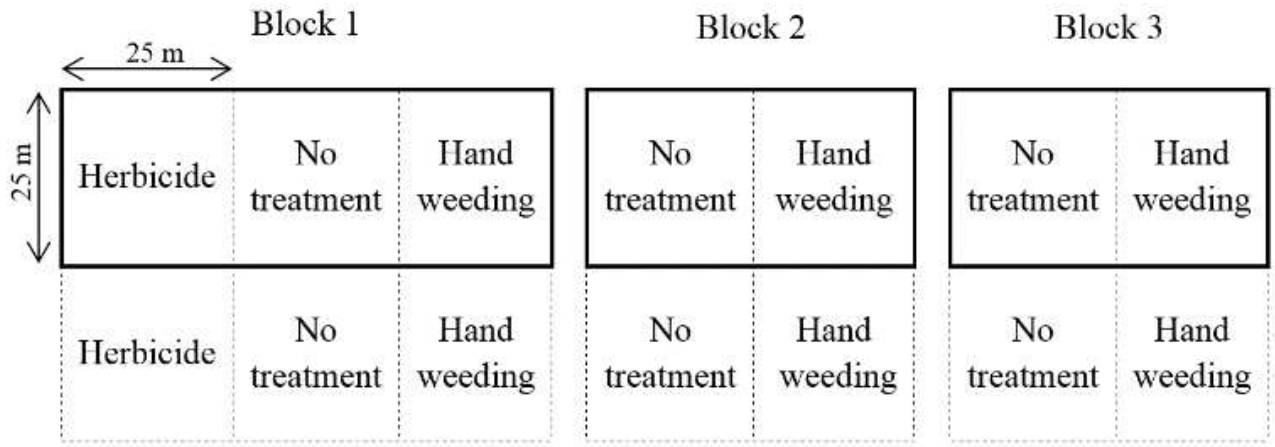


a) b)

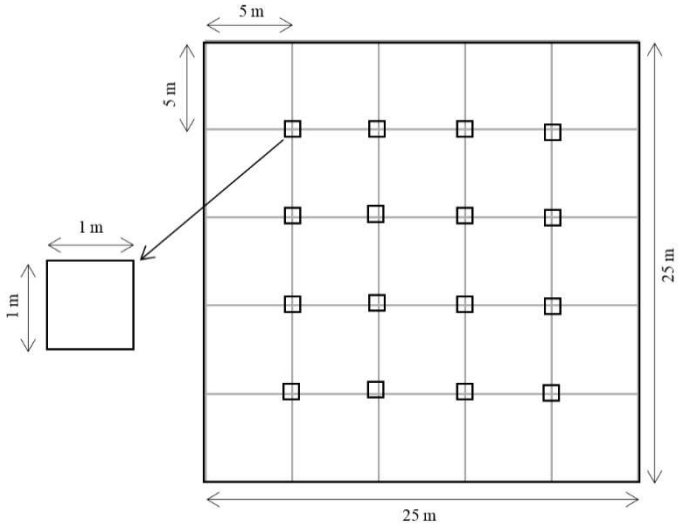
I. Average amount of fruit per tree for each species in Mont Ventoux

Number of seeds / tree	Silver fir	Beech
2013	25	199
2014	9	0
2015	13	0
2016	28	420
2017	0	0

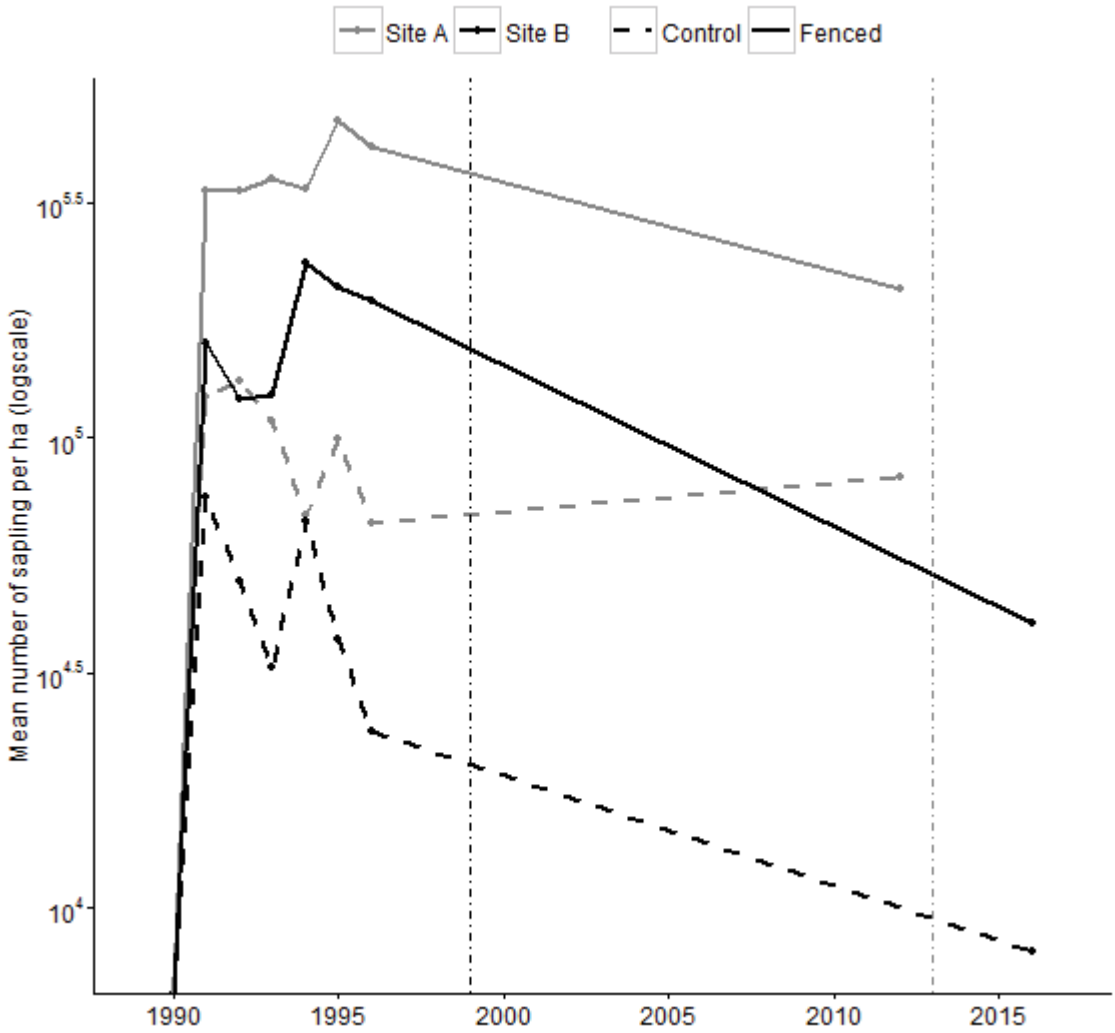
CHAPITRE I-2



Supplementary figure A: Experimental design with fences and initial vegetation treatments. Solid lines represent fences, in place from 1989 to 1999 or 2013 in site B and site A, respectively.



Supplementary figure B: Detail of a 25 m x 25 m plot with 16 1 m x 1 m subplots inside.



Supplementary figure C: Trajectories of silver fir sapling densities (log10 scale) from 1990 in fenced and control plots in both sites. Vertical lines represent the years when the fences were removed (1999 and 2013 in site B and site A, respectively).

Supplementary figure D: Browsed silver fir seedlings inside plots fenced for 10 years then left unfenced for 17 years in site B.

Supplementary tables

Forest cover (ha)	Year	Hunting plan	Number of red deer killed
32510	1985	451	303
31706	1991	539	340
31706	1995	517	332
31619	2000	878	327
32135	2005	985	492
No data	2010	No data	No data
30476	2015	1491	656

Supplementary table A: Hunting plan and number of red deer shot by year in forests at site A

Forest cover (ha)	Year	Hunting plan	Number of red deer killed
10594	1985	171	115
11335	1991	193	152
10330	1995	154	127
10363	2000	211	95
10423	2005	255	177
20818	2010	388	267
18250	2015	568	357

Supplementary table B: Hunting plan and number of red deer shot by year in forest at site B

Forest cover (ha)	Year	Hunting plan	Number of roe deer killed
8728 (1990)	1985	183	No data
8728 (1990)	1993	237	237
8728 (1990)	1998	297	297
8918 (2000)	2002	223	95
7943 (2006)	2007	229	161
8585	2012	228	129

Supplementary table C: Hunting plan and number of roe deer shot by year around site A (data from the three surrounding municipalities were summed)

Forest cover (ha)	Year	Hunting plan	Number of roe deer killed
4502 (1990)	1985	52	No data
4502 (1990)	1993	91	78
4502 (1990)	1998	112	No data
4744 (2000)	2002	No data	No data
4184 (2007)	2007	No data	No data
4413	2012	185	161

Supplementary table D: Hunting plan and number of roe deer shot by year around site B (data from the three surrounding municipalities were summed)

	Site A		Site B	
	Fenced	Control	Fenced	Control
Silver fir seedlings . m^{-2}	7.4 ± 0.3	8.2 ± 0.3	0.3 ± 0.1	0.1 ± 0.1
Norway spruce seedlings . m^{-2}	0.1 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0	0.01 ± 0.1
Silver fir saplings . m^{-2}	13.5 ± 0.3	0.01 ± 0.1	3.8 ± 0.2	0.7 ± 0.1
Norway spruce saplings . m^{-2}	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.04 ± 0.1

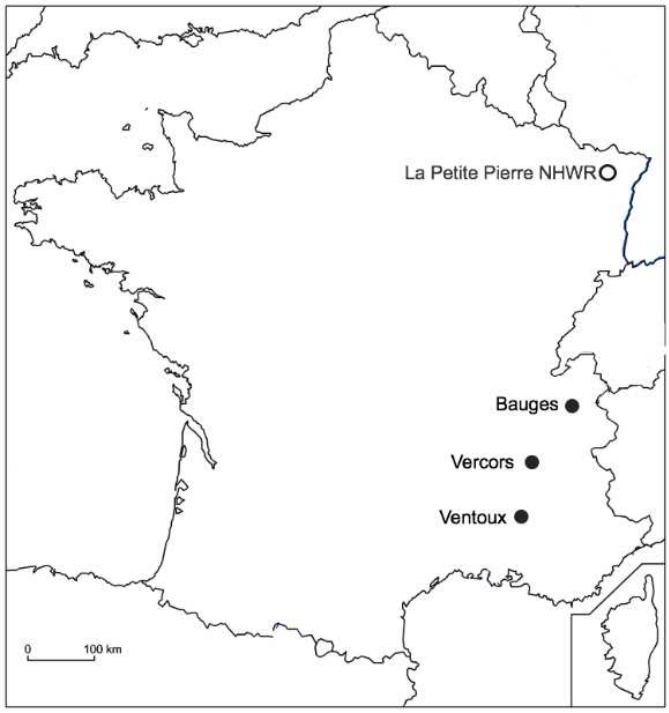
Supplementary table E: Densities of silver fir and Norway spruce seedlings (< 20 cm height) and saplings (> 20 cm height) in fenced and control plots.

Site	Variable	Species	Mean values		Model statistics		
			Fenced	Control	Estimate	T-value	P-value
A	Overall mean height (cm)	Silver fir	37.7 ± 2.2	6.2 ± 0.2	-25.790	-7.081	< 0.0001
		Norway spruce	27.4 ± 3.8	18.1 ± 3.9	-8.800	-3.096	0.0102
	Overall mean diameter (mm)	Silver fir	11.4 ± 0.4	1.5 ± 0.1	-8.759	-11.102	< 0.0001
		Norway spruce	9.8 ± 0.9	7.2 ± 1.6	Insufficient data		
B	Overall mean height (cm)	Silver fir	104.9 ± 4.2	94.5 ± 4.8	-9.467	-1.752	0.1103
		Norway spruce	144.8 ± 8.2	105.8 ± 22.1	Insufficient data		
	Overall mean diameter (mm)	Silver fir	13.8 ± 1.0	6.3 ± 0.4	-5.004	-2.061	0.0662
		Norway spruce	59.6 ± 14.7	114.8 ± 36.3	Insufficient data		

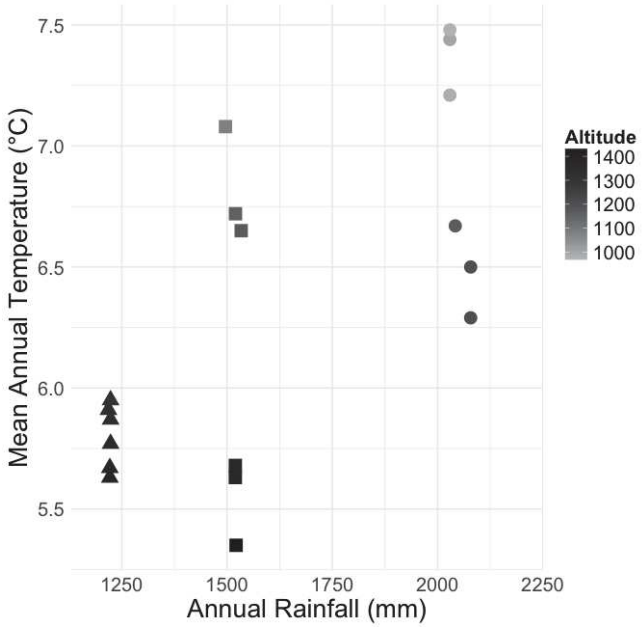
Supplementary table F: Effect of fencing on the overall mean height and overall mean diameter of silver fir and Norway spruce saplings (mean ± standard error of mean), at both sites

CHAPITRE II-1

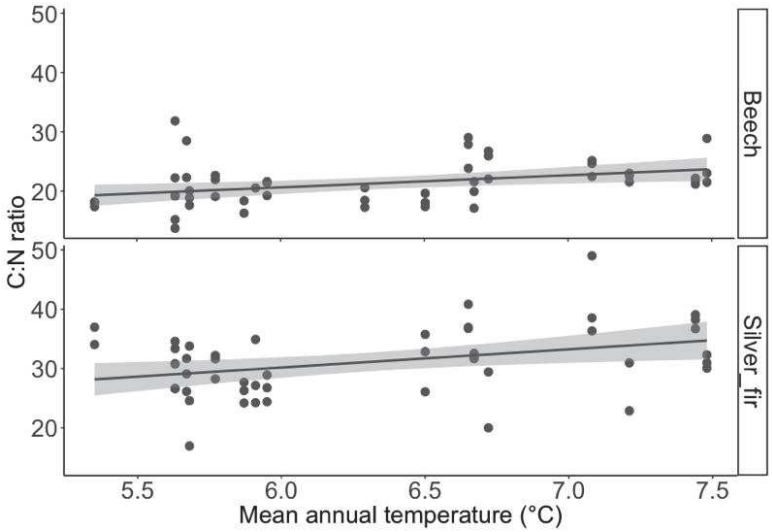
Appendix 1: Map of France showing locations of the four study sites. The Vosges site (La petite Pierre NHWR) and the alpine sites (Bauges, Vercors and Ventoux) are respectively represented with hollow circles and solid circles.



Appendix 2: Mean annual temperature (°C), annual rainfall (mm) and altitude of each of the forest plots of the climatic gradient sites. Triangles, squares and circles respectively correspond to the sites of Ventoux, Vercors and Bauges



Appendix 3: C:N ratio versus mean annual temperature (°C) for silver fir (p = 0.011) and common beech (p = 0.004).



CHAPITRE II-2

A. Snow cover in all sites, data obtained from Peter Kjellander, Marco Heurich, Christoph Dreiser, and Georges Kunstler, personal communications and (Szwed et al., 2017).

Country	Site	Winter snow cover		
		Presence	Average (min, max) thickness	Period
Sweden	Gällivare	Yes	69 cm (53 - 87 cm)	DJF 2009 – 2010
Germany	BFNP	Yes	35 cm (1 – 80 cm)	DJF 2016 – 2017
Germany	Freiburg	Yes	54 cm (28 – 82 cm)	DJF 2017 – 2018
Poland	Kroscienko	Yes	30 cm (20 – 50 cm)	DJF 1991 – 2013
France	Chartreuse	Yes	60 cm (20 – 100 cm)	Overall estimate
France	Belledonne	Yes	60 cm (20 – 100 cm)	Overall estimate
France	Vercors	Yes	60 cm (20 – 100 cm)	Overall estimate

B. Calculation of T_{m_wint}:

- All sites but BNFP were sampled in 2010 so we considered mean December 2009, January and February 2010 temperature data. Therefore, at each plot of all sites but BNFP, mean winter temperature was calculated as:

For each month: $T_m = T_{meanWCdownscaled} + T_{meanCHELSA_2009\ or\ 2010} - T_{meanWC_1960\text{-}1990}$

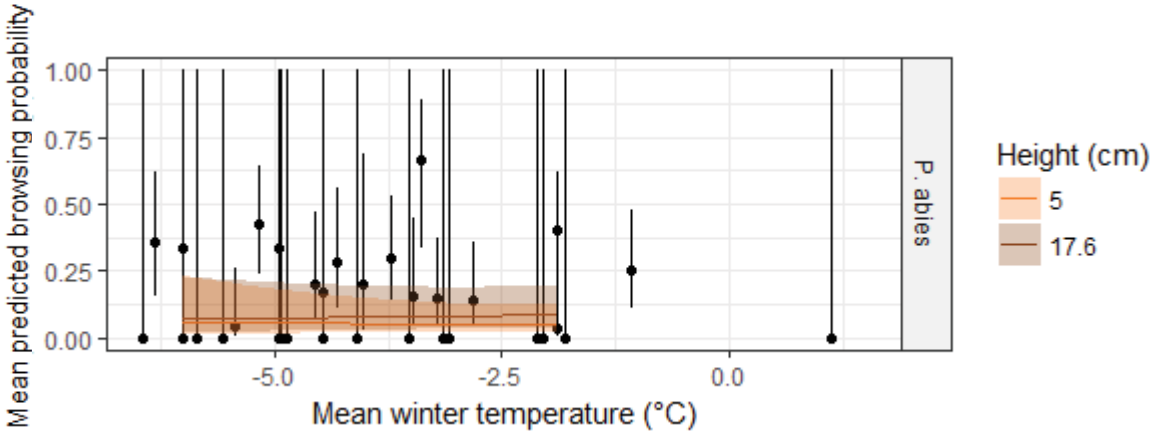
Then for the winter before sampling: $T_{m_wint} = (T_{mDec09} + T_{mJan10} + T_{mFeb10}) / 3$

- BNFP was sampled in 2017, so we considered mean December 2016, January 2017 and February 2017 temperature data. However, CHELSA Version 1.2 online contains data up to 2013. Since we had data measured from weather stations at this site, we decided to correct downscaled mean monthly temperature data over 1960 – 1990 by the difference between mean measured temperature data over 1972 – 1992 and of the sampling year.Therefore, at each plot of BNFP, mean winter temperature was calculated as

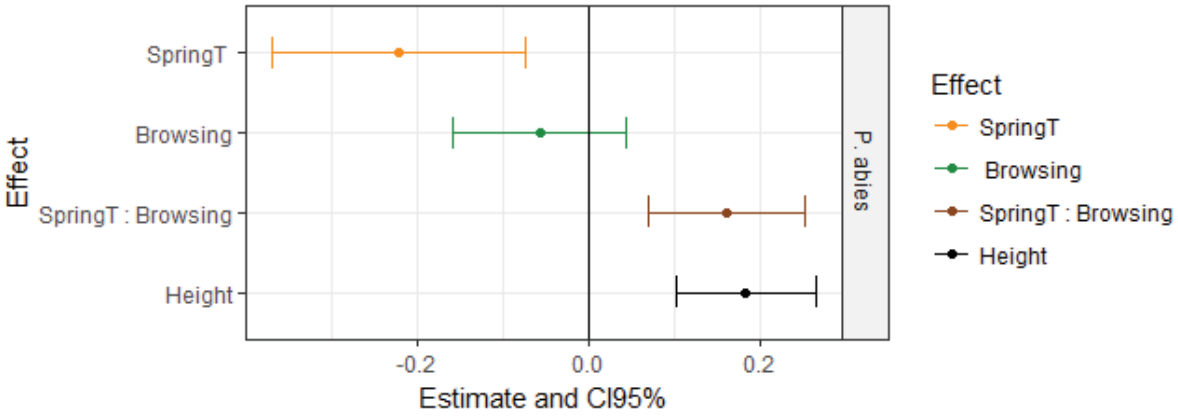
For each month: $T_m = T_{meanWCdownscaled} + T_{mean_measured_2016\ or\ 2017} - Tmean_measured_1972\text{-}1992$

Then for the winter before sampling: $T_{m_wint} = (T_{mDec16}$ b) $+ T_{mJan17} + T_{mFeb17}) / 3$

C. Browsing probability values predicted by model M1, versus mean winter temperature (°C) for Norway spruce at all sites but the Swedish one, Gällivare. Colors refer to lower (5%) and upper (95%) quantiles of seedlings height.



D. Estimates of parameters of model M2 for each variable / interaction tested, with their confident interval (all variables were scaled), for Norway spruces at all sites but the Swedish one Gällivare. Confident intervals including 0 mean the variable has no significant effect of sapling last shoot length.



E. Parameters estimations of models (1) and (2) for Norway spruce at all sites but the Swedish one Gällivare.

Model	Variable	Estimate ± Std error		Z value	Pr (>|Z|)	
1	T_{m_wint}	0.08207	0.25083	0.327	**0.744**	
	Ht_{sapl}	0.87806	0.28781	3.051	**0.002**	**
	T_{m_wint} : Ht_{sapl}	0.30205	0.22714	1.330	**0.184**	

Model	Variable	Estimate ± Std error	t value	Pr (>|t|)	
2	Ht_{sapl}	0.184 ± 0.041	4.511	**< 0.001**	***
	SpringT	-0.221 ± 0.074	-2.994	**< 0.001**	
	Br	-0.057 ± 0.050	-1.134	0.257	
	SpringT - Br	0.161 ± 0.045	3.566	**< 0.001**	***

F-1. Estimation of ungulate pressure.

For each study site we computed an average body mass of each ungulate species present there, then centered and scaled it (source: http://www.oncfs.gouv.fr/). We collected estimations of each ungulate species density at each site (French hunting bags http://www.oncfs.gouv.fr/Observatoire-Grande-Faune-et-Habitats-OGFH-ru146/Tableaux-de-bord-OGFH-ar1408, Peter Kejllander, pers. comm.,Tomasz Podgorsky, pers. comm., Belotti et al., 2014; Coppes et al., 2017), and we grouped the species according to their diet: intermediate feeders / grazers versus concentrate selectors / browsers (Hofmann, 1989).

We then estimated the relative parts of each tree species (silver fir / Norway spruce / deciduous species) in the whole year diet of each intermediate feeder / concentrate selector class (Chevrier et al., 2016), and computed it as a percentage of whole year diet.

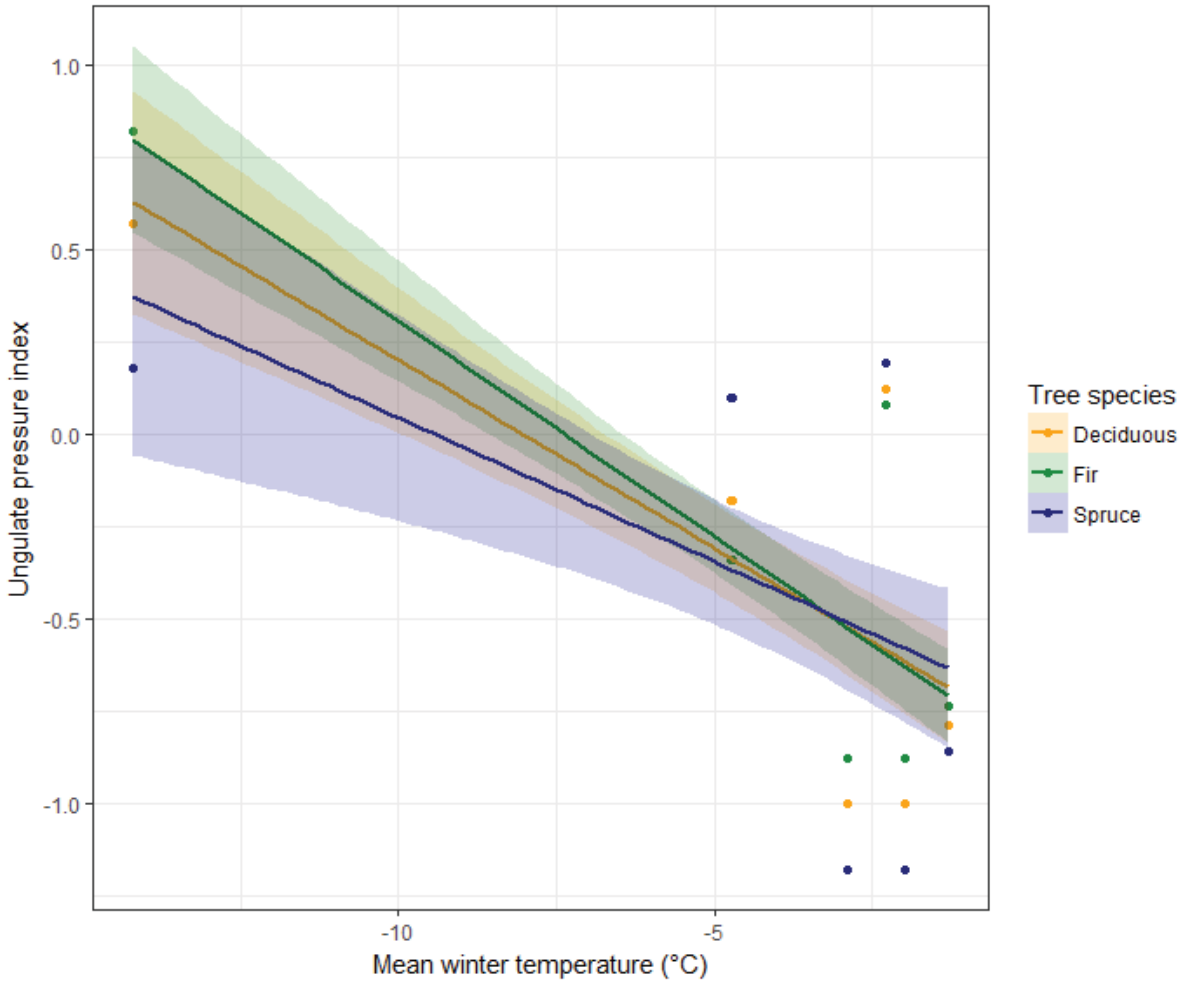
We finally multiplied the density estimation, the center-scaled average body mass of the species and each percentage of tree species in the diet to obtain one coefficient per tree species (silver fir / Norway spruce / deciduous species) and by site.

We considered those coefficients estimators of the ungulate pressure on each tree species at each site as exposed on the following table (supplementary material E-2).

F-2. Presence (1) / absence (0), mean centered-scaled body masses and percentage of each tree species in the whole year diet of ungulate species occurring at each site. U.P.I. stands for Ungulate Pressure Index.

	Tree species	Roe deer (nb.km-2)	Body mass	% diet	Moose (nb.km-2)	Body mass	% diet	Red deer (nb.km-2)	Body mass	% diet	Chamois (nb.km-2)	Body mass	% diet	Ibex (nb.km-2)	Body mass	% diet	Mouflon (nb.km-2)	Body mass	% diet	U.P.I. / tree sp.
Belledonne	Decid.	1	-0.66	-0.30	0	_	_	1	0.22	0.12	1	-0.55	-0.30	1	-0.38	-0.21	1	-0.56	-0.31	-1.00
	Spruce	1	-0.66	-0.09	0	_	_	1	0.22	0.19	1	-0.55	-0.47	1	-0.38	-0.33	1	-0.56	-0.48	-1.18
	Fir	1	-0.66	-0.42	0	_	_	1	0.22	0.08	1	-0.55	-0.20	1	-0.38	-0.14	1	-0.56	-0.20	-0.88
Chartreuse	Decid.	1	-0.66	-0.30	0	_	_	1	0.22	0.12	1	-0.55	-0.30	0	0	0.00	1	-0.56	-0.31	-0.79
	Spruce	1	-0.66	-0.09	0	_	_	1	0.22	0.19	1	-0.55	-0.47	0	0	0.00	1	-0.56	-0.48	-0.86
	Fir	1	-0.66	-0.42	0	_	_	1	0.22	0.08	1	-0.55	-0.20	0	0	0.00	1	-0.56	-0.20	-0.74
Vercors	Decid.	1	-0.66	-0.30	0	_	_	1	0.22	0.12	1	-0.55	-0.30	1	-0.38	-0.21	1	-0.56	-0.31	-1.00
	Spruce	1	-0.66	-0.09	0	_	_	1	0.22	0.19	1	-0.55	-0.47	1	-0.38	-0.33	1	-0.56	-0.48	-1.18
	Fir	1	-0.66	-0.42	0	_	_	1	0.22	0.08	1	-0.55	-0.20	1	-0.38	-0.14	1	-0.56	-0.20	-0.88
Freiburg	Decid.	0	0	0.00	0	_	_	1	0.22	0.12	0	_	_	0	_	_	0	_		0.12
	Spruce	0	0	0.00	0	_	_	1	0.22	0.19	0	_	_	0	_	_	0	_		0.19
	Fir	0	0	0.00	0	_	_	1	0.22	0.08	0	_	_	0	_	_	0	_		0.08
Gallivare	Decid.	1	-0.66	-0.30	1	1.94	0.87	0	_	_	0	_	_	0	_	_	0	_		0.57
	Spruce	1	-0.66	-0.09	1	1.94	0.27	0	_	_	0	_	_	0	_	_	0	_		0.18
	Fir	1	-0.66	-0.42	1	1.94	1.24	0	_	_	0	_	_	0	_	_	0	_		0.82
Kroscienko	Decid.	1	-0.66	-0.30	0	_	_	1	0.22	0.12	0	_	_	0	_	_	0	_		-0.18
	Spruce	1	-0.66	-0.09	0	_	_	1	0.22	0.19	0	_	_	0	_	_	0	_		0.10
	Fir	1	-0.66	-0.42	0	_	_	1	0.22	0.08	0	_	_	0	_	_	0	_		-0.34
Bavarian FNP	Decid.	1	-0.66	-0.30	0	_	_	1	0.22	0.12	0	_	_	0	_	_	0	_		-0.18
	Spruce	1	-0.66	-0.09	0	_	_	1	0.22	0.19	0	_	_	0	_	_	0	_		0.10
	Fir	1	-0.66	-0.42	0	_	_	1	0.22	0.08	0	_	_	0	_	_	0	_		-0.34

F-3. Variation of the empirical ungulate pressure index, for each site and tree species, according to the mean winter temperature of the sites, with a 50% confident interval.

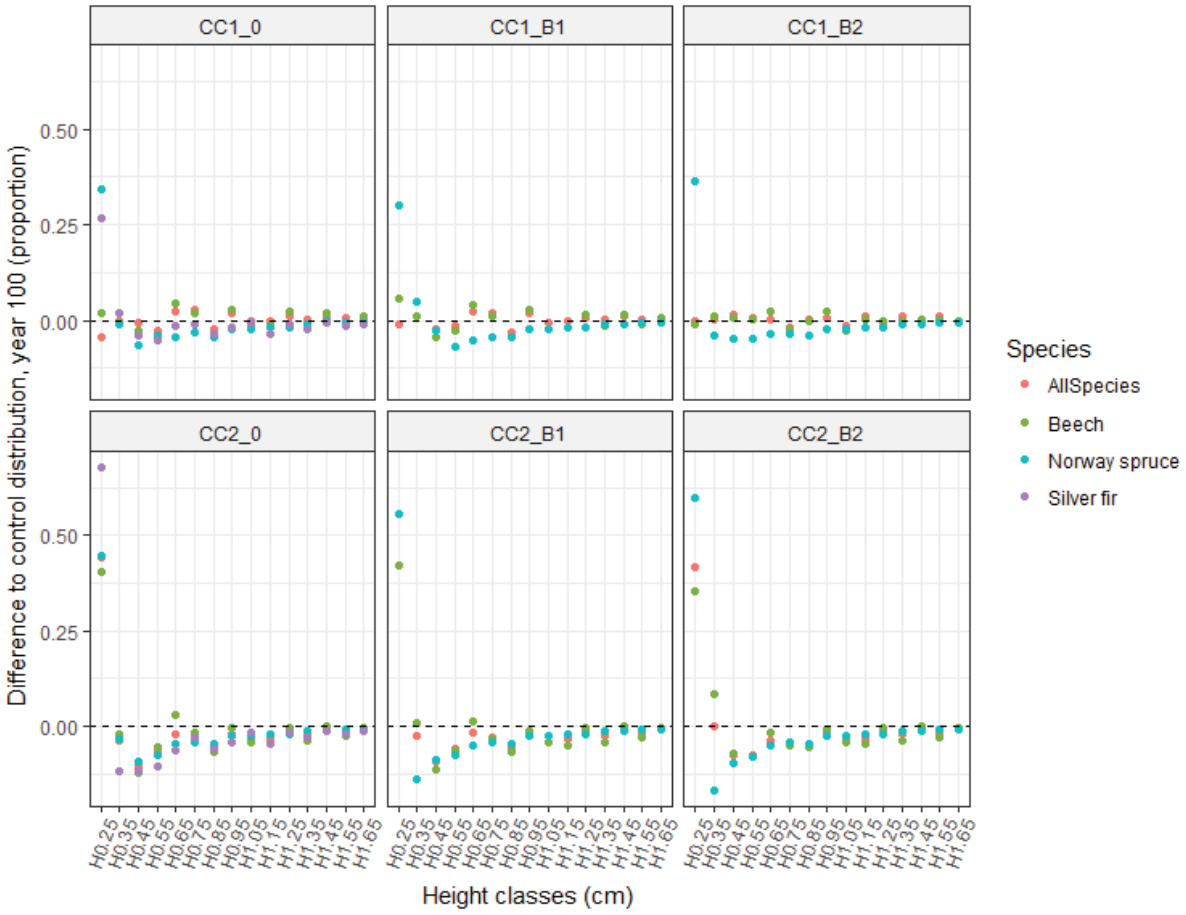


CHAPITRE III

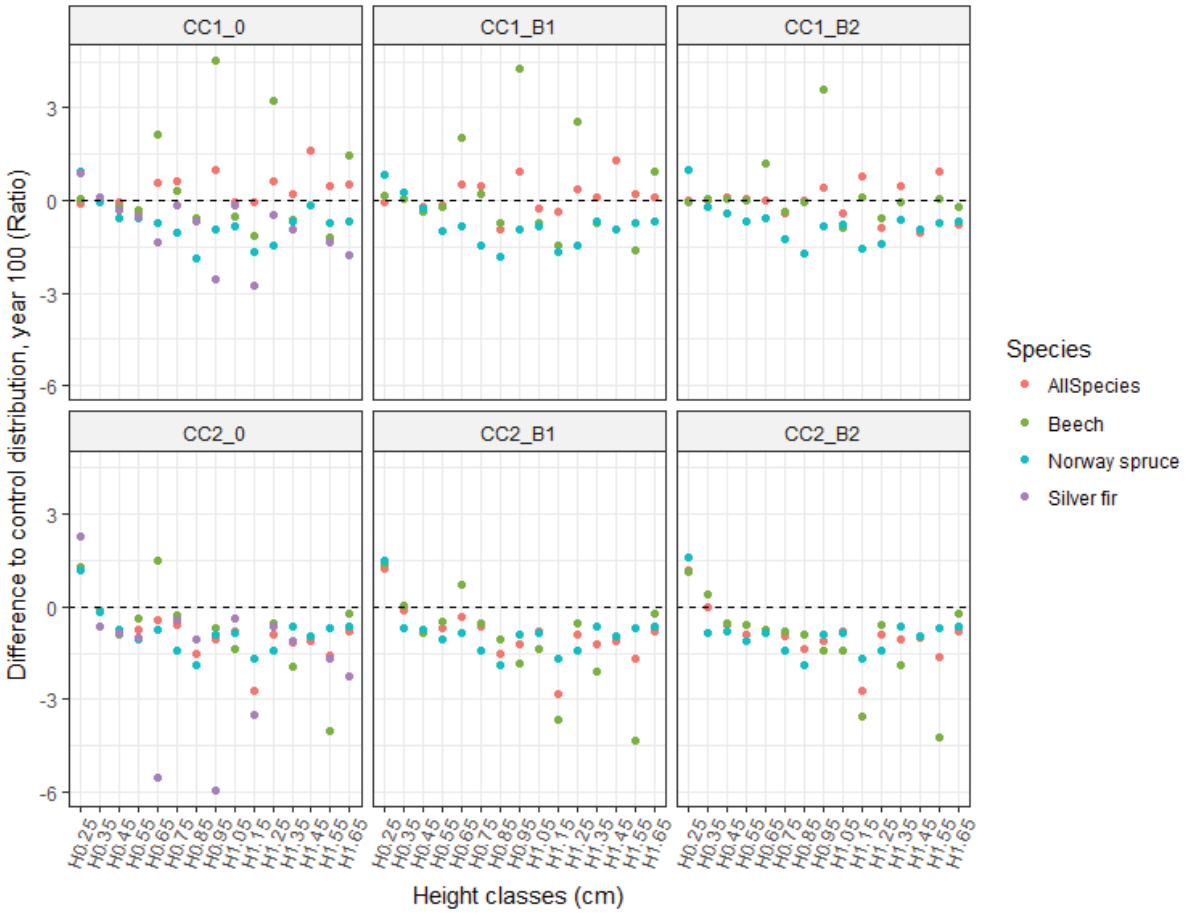
A. Uneven-aged management parameters

Parameter	Value
Initial inventory minimal DBH	7.5 cm
Current recruitment DBH	7.5 cm
Harvest diameter	52.5 cm
Thin diameter	27.5 cm
Maximum harvest ratio	1
Maximum thin ratio	0.3
Mix ratio criteria	0.1
Target basal area	25 $m^2.ha^{-1}$

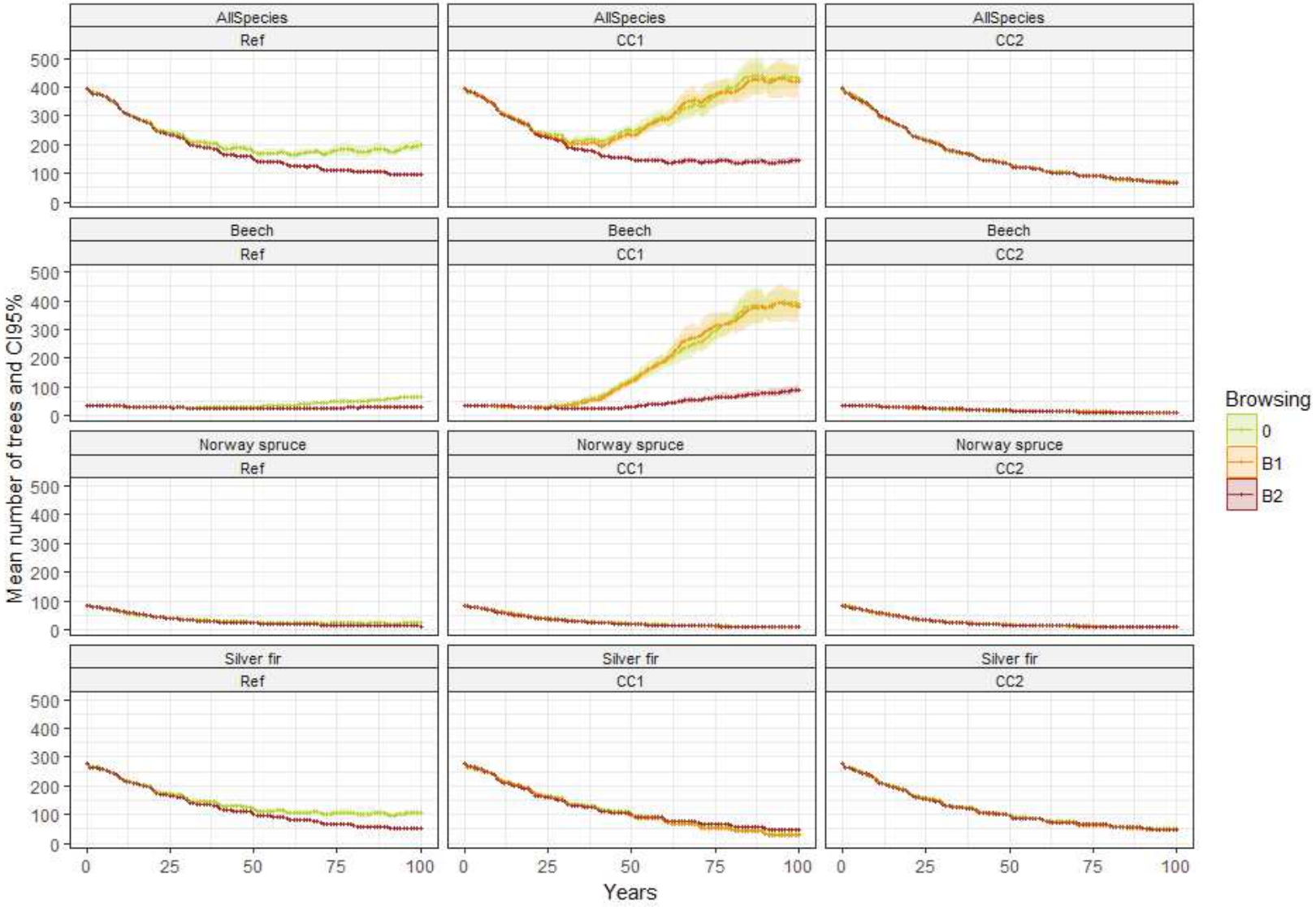
B-1. Differences between the proportion of each height class as compared to the total amount of saplings, for each scenario and tree species at year 100, and the reference proportions (reference situation, year 100)



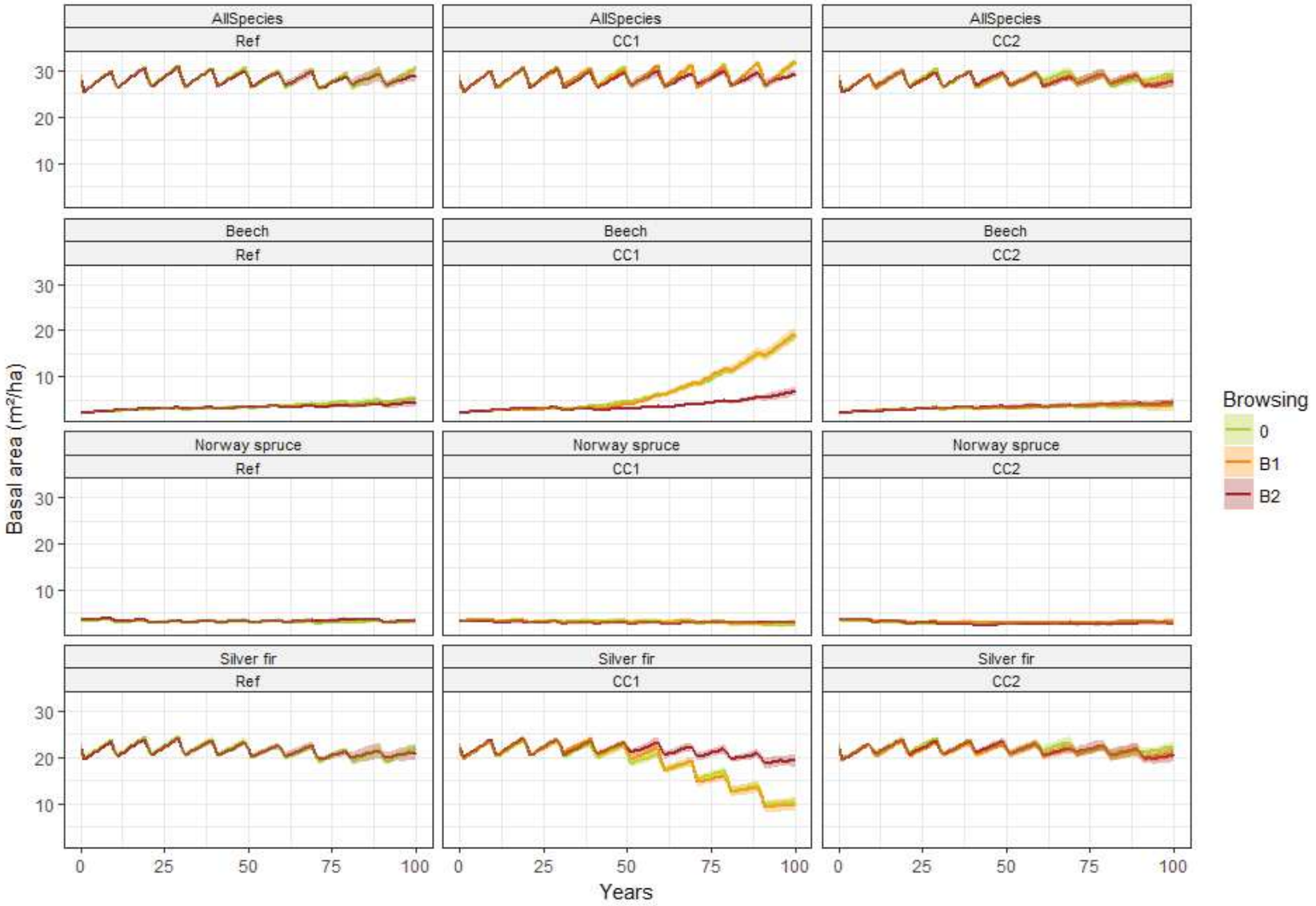
B-2. Ratio between the proportion of each height class as compared to the total amount of saplings, for each scenario and tree species at year 100, and the reference proportions (reference situation, year 100)


CC1_0
CC1_B1
CC1_B2
CC2_0
CC2_B1
CC2_B2
Difference to control distribution, year 100 (Ratio)
3
0
-3
-6
H0.25
H0.35
H0.45
H0.55
H0.65
H0.75
H0.85
H0.95
H1.05
H1.15
H1.25
H1.35
H1.45
H1.55
H1.65
Height classes (cm)
Species
AllSpecies
Beech
Norway spruce
Silver fir

C. Variation of the mean number of adult trees ha^{-1} of all tree species, for each climatic and browsing scenario



D. Variation of the basal area throughout the century in each climatic – browsing scenario, for each tree species



E. Ratio of the mean number of saplings of year 100 compared to year 0 for saplings in the 20 – 70 cm layer. Coloured cases correspond to thresholds mentioned in the results section.

CC	Drought		Browsing	Species	Mean nb of saplings (Y100)	Std error	$\frac{Nb_{Y100}}{Nb_{Y0}}$
	I	Freq					
No	I_1	7y	0	All	729.22	108.57	1.37
No	I_1	7y	0	Beech	187.72	14.20	3.88
No	I_1	7y	0	Norway spruce	370.96	90.34	1.05
No	I_1	7y	0	Silver fir	170.54	18.98	1.31
Yes	I_1	7y	0	All	915.76	90.23	1.73
Yes	I_1	7y	0	Beech	895.96	89.12	18.51
Yes	I_1	7y	0	Norway spruce	6.64	2.37	0.02
Yes	I_1	7y	0	Silver fir	13.16	2.37	0.10
Yes	I_1	5y	0	All	837.9	122.94	1.58
Yes	I_1	5y	0	Beech	819.86	120.00	16.94
Yes	I_1	5y	0	Norway spruce	4.88	1.17	0.01
Yes	I_1	5y	0	Silver fir	13.16	2.72	0.10
Yes	I_1	2y	0	All	699.16	97.94	1.32
Yes	I_1	2y	0	Beech	663.74	91.12	13.71
Yes	I_1	2y	0	Norway spruce	10.58	5.40	0.03
Yes	I_1	2y	0	Silver fir	24.84	4.00	0.19
Yes	I_2	7y	0	All	1355.76	423.83	2.55
Yes	I_2	7y	0	Beech	890.72	282.60	18.40
Yes	I_2	7y	0	Norway spruce	339.44	135.64	0.96
Yes	I_2	7y	0	Silver fir	125.6	47.36	0.96
Yes	I_2	5y	0	All	1373.42	439.29	2.59
Yes	I_2	5y	0	Beech	557.54	188.24	11.52
Yes	I_2	5y	0	Norway spruce	639.4	218.11	1.82
Yes	I_2	5y	0	Silver fir	176.48	59.53	1.36
Yes	I_2	**2y**	**0**	**All**	**211.7**	**122.90**	**0.40**
Yes	I_2	2y	0	Beech	97.88	48.06	2.02
Yes	I_2	2y	0	Norway spruce	84.54	58.47	0.24

Yes	I_2	2y	0	Silver fir	29.28	19.67	0.22
Yes	I_1	7y	B_1	All	1083.72	143.29	2.04
Yes	I_1	7y	B_1	Beech	1080.32	142.24	22.32
Yes	I_1	7y	B_1	Norway spruce	3.4	1.33	0.01
Yes	I_1	**7y**	B_1	**Silver fir**	**0**	**0.00**	**0.00**
Yes	I_1	5y	B_1	All	1303.04	135.36	2.45
Yes	I_1	5y	B_1	Beech	1293.42	134.35	26.72
Yes	I_1	5y	B_1	Norway spruce	9.62	3.87	0.03
Yes	I_1	5y	B_1	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_1	2y	B_1	All	560.7	65.01	1.06
Yes	I_1	2y	B_1	Beech	558.04	64.02	11.53
Yes	I_1	2y	B_1	Norway spruce	2.66	2.08	0.01
Yes	I_1	2y	B_1	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	7y	B_1	All	845.44	233.32	1.59
Yes	I_2	7y	B_1	Beech	695.56	193.48	14.37
Yes	I_2	7y	B_1	Norway spruce	149.88	58.05	0.43
Yes	I_2	7y	B_1	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	5y	B_1	All	626.02	262.86	1.18
Yes	I_2	5y	B_1	Beech	476.6	194.89	9.85
Yes	I_2	5y	B_1	Norway spruce	149.42	72.01	0.42
Yes	I_2	5y	B_1	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	**2y**	B_1	**All**	**108.62**	**74.74**	**0.20**
Yes	I_2	2y	B_1	Beech	82.72	51.87	1.71
Yes	I_2	2y	B_1	Norway spruce	25.9	23.30	0.07
Yes	I_2	2y	B_1	Silver fir	0	0.00	0.00
No	I_1	**7y**	B_2	**All**	**436.98**	**69.18**	**0.82**
No	I_1	7y	B_2	Beech	179.26	20.85	3.70
No	I_1	7y	B_2	Norway spruce	257.72	56.47	0.73
No	I_1	**7y**	B_2	**Silver fir**	**0**	**0.00**	**0.00**
Yes	I_1	**7y**	B_2	**All**	**482.5**	**51.34**	**0.91**
Yes	I_1	7y	B_2	Beech	416.66	38.36	8.61

Yes	I_1	7y	B_2	Norway spruce	65.84	25.96	0.19
Yes	I_1	**7y**	**B_2**	**Silver fir**	**0**	**0.00**	**0.00**
Yes	I_1	5y	B_2	All	565.16	42.21	1.06
Yes	I_1	5y	B_2	Beech	459.48	33.59	9.49
Yes	I_1	5y	B_2	Norway spruce	105.68	22.54	0.30
Yes	I_1	5y	B_2	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_1	2y	B_2	All	361.76	50.90	0.68
Yes	I_1	2y	B_2	Beech	316.98	25.12	6.55
Yes	I_1	2y	B_2	Norway spruce	44.78	31.60	0.13
Yes	I_1	2y	B_2	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	7y	B_2	All	501.18	110.62	0.94
Yes	I_2	7y	B_2	Beech	250.86	63.86	5.18
Yes	I_2	7y	B_2	Norway spruce	250.32	57.71	0.71
Yes	I_2	7y	B_2	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	5y	B_2	All	237.34	101.74	0.45
Yes	I_2	5y	B_2	Beech	139.02	56.05	2.87
Yes	I_2	5y	B_2	Norway spruce	98.32	48.61	0.28
Yes	I_2	5y	B_2	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	2y	B_2	All	41.44	14.50	0.08
Yes	I_2	**2y**	**B_2**	**Beech**	**27.24**	**7.26**	**0.56**
Yes	I_2	2y	B_2	Norway spruce	14.2	8.95	0.04
Yes	I_2	2y	B_2	Silver fir	0	0.00	0.00

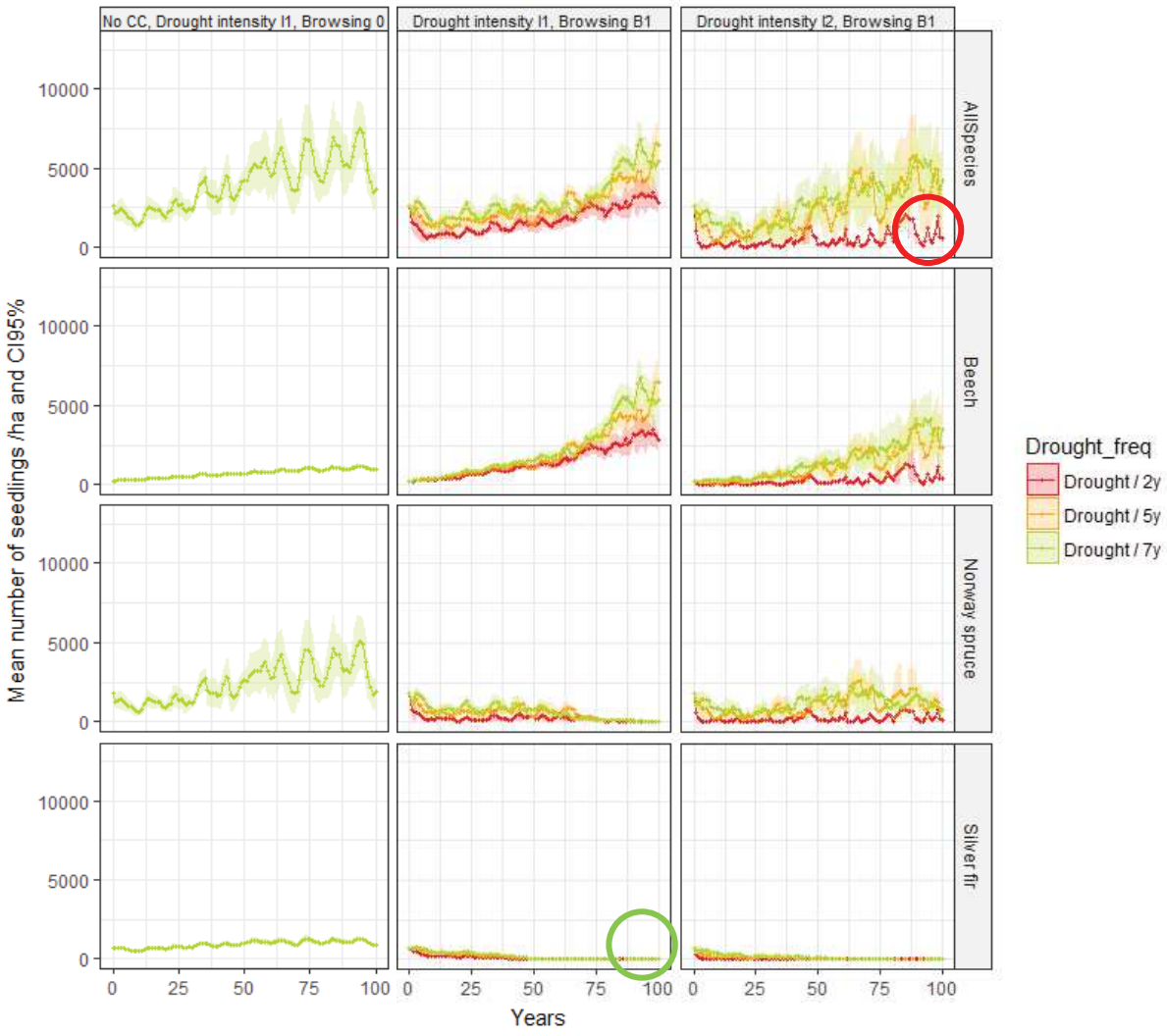
F. Ratio of the mean number of saplings of year 100 compared to year 0 for saplings in the 20 – 30 cm layer. Coloured cases correspond to thresholds mentioned in the results section.

CC	Drought		Browsing	Species	Mean nb of saplings (Y100)	Std error	$\frac{Nb_{Y100}}{Nb_{Y0}}$
	I	Freq					
No	I_1	7y	0	All	1543.7	223.93	1.34
No	I_1	7y	0	Beech	334.9	15.79	3.56
No	I_1	7y	0	Norway spruce	914.3	200.23	1.15
No	I_1	7y	0	Silver fir	294.5	24.77	1.13
Yes	I_1	7y	0	All	1951.6	200.46	1.70
Yes	I_1	7y	0	Beech	1882.6	195.64	20.03
Yes	I_1	7y	0	Norway spruce	27.1	9.38	0.03
Yes	I_1	7y	0	Silver fir	41.9	5.93	0.16
Yes	I_1	5y	0	All	1655.3	268.64	1.44
Yes	I_1	5y	0	Beech	1599.2	258.77	17.01
Yes	I_1	5y	0	Norway spruce	18.3	3.70	0.02
Yes	I_1	5y	0	Silver fir	37.8	7.29	0.15
Yes	I_1	2y	0	All	1332.3	175.96	1.16
Yes	I_1	2y	0	Beech	1218.9	150.30	12.97
Yes	I_1	**2y**	**0**	**Norway spruce**	**43.5**	**22.28**	**0.05**
Yes	I_1	2y	0	Silver fir	69.9	9.17	0.27
Yes	I_2	7y	0	All	3536.5	968.52	3.07
Yes	I_2	7y	0	Beech	2267.8	646.77	24.13
Yes	I_2	7y	0	Norway spruce	868.6	322.60	1.09
Yes	I_2	7y	0	Silver fir	400.1	138.45	1.54
Yes	I_2	5y	0	All	3511.8	1014.91	3.05
Yes	I_2	5y	0	Beech	1290.2	385.85	13.73
Yes	I_2	5y	0	Norway spruce	1630.9	515.27	2.05
Yes	I_2	5y	0	Silver fir	590.7	178.42	2.27
Yes	I_2	**2y**	**0**	**All**	**828.4**	**503.42**	**0.72**
Yes	I_2	2y	0	Beech	338	176.11	3.60
Yes	I_2	2y	0	Norway spruce	354.6	235.77	0.44

Yes	I_2	2y	0	Silver fir	135.8	93.15	0.52
Yes	I_1	7y	B_1	All	2260.8	284.35	1.96
Yes	I_1	7y	B_1	Beech	2247.4	280.14	23.91
Yes	I_1	7y	B_1	Norway spruce	13.4	4.94	0.02
Yes	I_1	7y	B_1	**Silver fir**	0	0.00	0.00
Yes	I_1	5y	B_1	All	2729.4	277.97	2.37
Yes	I_1	5y	B_1	Beech	2696	274.16	28.68
Yes	I_1	5y	B_1	Norway spruce	33.4	12.67	0.04
Yes	I_1	5y	B_1	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_1	**2y**	B_1	**All**	**1045.9**	**121.02**	**0.91**
Yes	I_1	2y	B_1	Beech	1035.2	116.95	11.01
Yes	I_1	**2y**	B_1	**Norway spruce**	**10.7**	**7.80**	**0.01**
Yes	I_1	2y	B_1	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	7y	B_1	All	2407.2	608.04	2.09
Yes	I_2	7y	B_1	Beech	1847.6	465.71	19.66
Yes	I_2	7y	B_1	Norway spruce	559.6	190.43	0.70
Yes	I_2	7y	B_1	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	5y	B_1	All	1531	638.24	1.33
Yes	I_2	5y	B_1	Beech	1031.7	413.87	10.98
Yes	I_2	5y	B_1	Norway spruce	499.3	233.23	0.63
Yes	I_2	5y	B_1	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	2y	B_1	All	408.4	304.41	0.35
Yes	I_2	2y	B_1	Beech	285.7	192.85	3.04
Yes	I_2	2y	B_1	Norway spruce	122.7	112.17	0.15
Yes	I_2	2y	B_1	Silver fir	0	0.00	0.00
No	I_1	7y	B_2	All	935	138.11	0.81
No	I_1	7y	B_2	Beech	308.8	33.59	3.29
No	I_1	7y	B_2	Norway spruce	626.2	117.69	0.79
No	I_1	**7y**	**B_2**	**Silver fir**	**0**	**0.00**	**0.00**
Yes	I_1	7y	B_2	All	951.7	114.91	0.83
Yes	I_1	7y	B_2	Beech	684.4	54.02	7.28

Yes	I_1	7y	B_2	Norway spruce	267.3	107.31	0.34
Yes	I_1	**7y**	**B_2**	**Silver fir**	**0**	**0.00**	**0.00**
Yes	I_1	5y	B_2	All	1159.3	84.83	1.01
Yes	I_1	5y	B_2	Beech	754.2	44.14	8.02
Yes	I_1	5y	B_2	Norway spruce	405.1	79.80	0.51
Yes	I_1	5y	B_2	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_1	2y	B_2	All	707.4	147.00	0.61
Yes	I_1	2y	B_2	Beech	526.5	39.20	5.60
Yes	I_1	**2y**	**B_2**	**Norway spruce**	**180.9**	**131.61**	**0.23**
Yes	I_1	2y	B_2	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	7y	B_2	All	1485	270.95	1.29
Yes	I_2	7y	B_2	Beech	473.8	101.07	5.04
Yes	I_2	7y	B_2	Norway spruce	1011.2	196.29	1.27
Yes	I_2	7y	B_2	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	5y	B_2	All	601.9	263.07	0.52
Yes	I_2	5y	B_2	Beech	233.6	90.11	2.49
Yes	I_2	5y	B_2	Norway spruce	368.3	176.69	0.46
Yes	I_2	5y	B_2	Silver fir	0	0.00	0.00
Yes	I_2	2y	B_2	All	154.8	54.54	0.13
Yes	I_2	**2y**	**B_2**	**Beech**	**84.6**	**18.77**	**0.90**
Yes	I_2	2y	B_2	Norway spruce	70.2	44.27	0.09
Yes	I_2	2y	B_2	Silver fir	0	0.00	0.00

G. Variation of the mean number of saplings between 20 and 70 cm tall, for each species, all climatic modalities crossed with B_1 browsing modality. Circles represent the climatic threshold under which the number of saplings decreases throughout the century, its colour the corresponding drought frequency



Résumé

L'inquiétude au sujet du devenir des forêts tempérées de moyenne montagne va croissant, du fait du changement climatique d'une part, et des difficultés de régénération liées à la pression exercée par les grands ongulés d'autre part. Les populations d'ongulés herbivores connaissent en effet une forte augmentation depuis le milieu du XXème siècle dans l'hémisphère Nord ; et leur abroutissement sélectif, dû à leurs préférences alimentaires, exerce une forte pression sur la régénération, dont l'intensité sur les essences varie selon leur appétence. La réponse de la régénération au changement climatique en termes de survie et de croissance demeure méconnue, mais de premiers résultats suggèrent qu'elle pourrait être encore plus affectée que les arbres adultes, et de manière différentielle également du fait des diverses autécologies des essences. Dans ce contexte de changements globaux, le recours aux forêts mélangées est envisagé comme une option valable de minimisation des risques. Comment caractériser la réponse de la régénération à ces deux pressions de sélection, et quel pourrait être l'avenir d'un peuplement mélangé dans ce contexte ? Notre étude se focalise sur les effets de l'abroutissement par les grands ongulés et du changement climatique sur la régénération du sapin, du hêtre et de l'épicéa en mélange. Nous utilisons pour cela diverses approches. Nous montrons que la germination et l'installation de semis de hêtres n'est pas affectée par l'éclairement au sol plus faible en situation de mélange. Nous mettons en évidence une quasi-inversion d'essences entre sapin et épicéa au niveau de la strate de régénération, bénéficiant à l'épicéa, lorsqu'ils sont soumis à une forte pression d'abroutissement. A l'échelle des traits foliaires, nous trouvons des réponses différentes entre les trois essences aux pressions du climat et de l'abroutissement, le sapin étant le seul à exprimer une réponse claire à l'abroutissement (tissus plus résistants, augmentation du rapport C/N foliaire). Nos résultats démontrent également une diminution de l'abroutissement avec l'augmentation de la température hivernale et un effet plus important de l'abroutissement que de la température printanière sur la croissance des semis de sapin, hêtre, érable. Enfin, via une approche de modélisation, nous avons simulé la dynamique d'un peuplement mélangé de sapin, hêtre et épicéa sur une durée de 100 ans, et montré une modification des seuils de tolérance à la sécheresse par l'abroutissement, et vaildé la possible disparition du sapin dans des scénarios comprenant abroutissement et changement climatique. Ces travaux soulignent l'influence des grands ongulés en interaction avec les conditions climatiques sur la dynamique de la régénération forestière, et l'importance de prendre cette pression en compte dans les protocoles de recherche destinés à étudier l'évolution de la régénération en contexte climatique changeant.

Abstract

There is growing concern about the future of temperate mountainous forests, because of climate change and of the difficulties in regenerating forests caused by large ungulates pressure. Herbivore ungulate populations have strongly increased since the middle of the XXth century in the northern hemisphere. By their selective browsing due to their dietary preferences, they exert a strong pressure on regeneration, which intensity on each tree species varies with their palatability. The response of regeneration to climate change in terms of growth and survival is still poorly known, but some results suggest it could be affected differentially given the different autecologies of the species. In such a global changes context, mixed forests are considered a valuable option of adaptation. How would the regeneration phase respond to those two pressures, and what could be the future of a mixed stand in such a context? This study focuses on the effects of browsing by large ungulates and climate change on mixed silver fir, Norway spruce and beech stand regeneration. We show that the lower amount of light reaching the ground in mixed stands does not affect beech regeneration germinating. We demonstrate a quasi-substitution of silver fir by Norway spruce saplings when submitted to high browsing pressure. At the finer scale of foliar traits, we find different responses among the three species to varying climate and browsing pressure, silver fir being the only species expressing an answer to browsing (increase in shoot mechanical resistance and in foliar C:N). Our results also demonstrate a decrease in browsing with increasing winter temperature, and a stronger effect of browsing than of spring temperature on saplings growth for silver fir, beech and sycamore maple. Finally, our simulations of the dynamics of a mixed silver fir-Norway spruce-beech stand suggest a shift in tolerance to drought thresholds due to browsing, and confirm the possible eradication of silver fir in scenarios combining browsing and climate change. This work highlights the influence of large ungulates interacting with climate conditions on forest regeneration dynamics, and the importance to consider this pressure in research protocols aiming at studying the behaviour of regeneration in changing climate contexts.