



HAL
open science

Importance des facteurs locaux climatiques et édaphiques dans la dynamique de régénération des communautés à hêtre en marge d'aire de répartition

Ludovic Lacombe

► **To cite this version:**

Ludovic Lacombe. Importance des facteurs locaux climatiques et édaphiques dans la dynamique de régénération des communautés à hêtre en marge d'aire de répartition. Ecologie, Environnement. Université de Bordeaux, 2022. Français. NNT : 2022BORD0111 . tel-03875837

HAL Id: tel-03875837

<https://theses.hal.science/tel-03875837v1>

Submitted on 28 Nov 2022

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 PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE

**DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX**

ÉCOLE DOCTORALE n° 304 Sciences et environnement

SPÉCIALITÉ écologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

Par **Ludovic LACOMBE**

**Importance des facteurs locaux climatiques et édaphiques
dans la dynamique de régénération des communautés de hêtre
en marge d'aire de répartition**

Sous la direction de : Didier ALARD
(co-directeur : Emmanuel CORCKET)

Soutenue le 24/03/2022

Membres du jury :

Mme. BALDY, Virginie
M. DUPOUEY, Jean-Luc
M. FADY, Bruno
Mme. GONZALEZ, Maya
M. LENOIR, Jonathan
M. CORCKET, Emmanuel
M. ALARD, Didier

Professeure des universités *Aix-Marseille Université*
Directeur de recherche *INRAE*
Directeur de recherche *INRAE*
Maîtresse de conférences *Bordeaux Sciences Agro*
Chargé de recherche *CNRS*
Professeur des universités *Aix-Marseille Université*
Professeur des universités *Université de Bordeaux*

Présidente
Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examineur
Co-directeur de thèse
Directeur de thèse

Titre : Importance des facteurs locaux climatiques et édaphiques dans la dynamique de régénération des communautés de hêtre en marge d'aire de répartition

Résumé : En milieu tempéré, les hypothèses de distribution et de déplacement des espèces végétales suggèrent une rétraction des aires de distribution en réponse aux changements climatiques. Ce déclin des populations est attendu plus important dans la marge chaude, au sud de l'aire de distribution des espèces où ces dernières vivent aux limites de leurs tolérances physiologiques et écologiques. Le climat peut être modifié par des facteurs locaux comme la canopée forestière et les caractéristiques édaphiques qui améliorent localement les conditions environnementales. Dans le cœur de l'aire de répartition des espèces où l'environnement est favorable, les facteurs locaux sont supposés n'avoir que peu d'impact sur la persistance des espèces. En revanche, dans la marge chaude, les espèces devraient bénéficier de l'amélioration des conditions abiotiques par les facteurs locaux.

Dans ce cadre, mes travaux s'intéressent à l'importance des facteurs locaux sur la persistance des espèces en marge chaude de leur aire de distribution dans un contexte de changement climatique.

Des mesures de survies et croissances ont été réalisées sur les premiers stades de la régénération. En effet, les patterns de distribution des arbres matures observés aujourd'hui reflètent des conditions environnementales et de gestion passées tandis que les stades précoces reflètent une réponse à un environnement actuel et à des besoins en ressources qui peuvent être différents. Le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) a été utilisé comme espèce modèle. En raison de sa vaste distribution en France, il se trouve dans une variété d'environnements en terme de climat, de sol et de flore.

Par l'expérimentation in situ, la persistance du hêtre a été testée le long d'un gradient biogéographique en plaine dans le cœur de son aire de distribution en Normandie et en Lorraine ainsi que dans sa marge chaude en Gironde et dans la Drôme. Un total de 32 sites présentant les mêmes caractéristiques environnementales chacun composés de trois modalités (milieu ouvert dans un mésocosme, sous canopée forestière dans un mésocosme, sous canopée forestière en pleine terre).

Tout d'abord, la germination et la survie des plantules de hêtre ont été mesurées en 2019, une année qui s'est trouvée être extrêmement sèche. Dans ce contexte, les facteurs locaux n'ont pas facilité la régénération du hêtre dans sa marge chaude comme attendu. Les phases précoces de la régénération ne suivent pas un gradient biogéographique latitudinal de la marge chaude vers le cœur de l'aire, mais un gradient de sécheresse qui suit le gradient de continentalité.

Même dans le cœur de l'aire de distribution, la régénération se passe mal du fait de la continentalité. Cela s'explique par le couplage de trois facteurs : un climat plus sec dans les sites continentaux, la canopée forestière faisant barrière aux très faibles pluies et enfin les sols compacts avec de faibles infiltrations.

En parallèle, la persistance et la croissance de plants de trois ans a été mesurée. L'effet de la provenance a été testé sur ces plants. Les plants en provenance de la marge n'avaient pas une survie et croissance significativement différente des plants en provenance du cœur dans toutes les modalités des quatre régions testées. En plus de la croissance et de la persistance, des traits foliaires supplémentaires ont été mesurés afin de mieux discriminer la réponse des plants aux facteurs locaux testés.

Les plants tout comme les plantules avaient un patron de régénération qui suivait un gradient de contrainte caractérisé comme un gradient bioclimatique de bilan hydrique. En 2019, ce gradient bioclimatique correspondait à un gradient de continentalité et non pas un gradient biogéographique cœur/marge, l'hypothèse du déclin des populations en marge n'est pas vérifiée dans le contexte de notre étude.

Ces travaux permettent d'appréhender les mécanismes régulant une étape clé du maintien des écosystèmes forestiers, ici les communautés à hêtre dans un contexte où le climat exerce de plus en plus de pression sur ces dernières particulièrement aux limites de l'aire de distribution des espèces.

Mots clés : *Fagus sylvatica*, biogéographie, régénération, mésocosme, changement climatique

Title : Importance of local climatic and edaphic factors in the regeneration dynamics of beech communities at the range margin

In temperate environments, assumptions about the distribution and movement of plant species suggest that ranges are shrinking in response to climate change. This decline in populations is expected to be greatest in the warmer margin, south of the species' range, where they live at the limits of their physiological and ecological tolerances. Climate can be modified by local factors such as forest canopy and edaphic features that locally improve environmental conditions. In the core of the species' range, where the environment is favourable, local factors are assumed to have little impact on species persistence. In contrast, in the warm margin, species are expected to benefit from the improvement of abiotic conditions by local factors.

In this context, my work focuses on the importance of local factors on the persistence of species in the warm margin of their distribution in a context of climate change.

Survival and growth measurements were carried out on the early stages of regeneration. Indeed, the distribution patterns of mature trees observed today reflect past environmental and management conditions, whereas the early stages reflect a response to a current environment and resource requirements that may be different. The common beech (*Fagus sylvatica* L.) was used as a model species because of its wide distribution in France, it is found in a variety of environments in terms of climate, soil and flora.

Through in situ experimentation, the persistence of beech was tested along a biogeographical gradient in the lowland core of its range in Normandy and Lorraine as well as in its warm margin in Gironde and Drôme. A total of 32 sites with the same environmental cha-

racteristics each composed of three modalities (open environment in a mesocosm, under forest canopy in a mesocosm, under forest canopy in open ground).

Firstly, germination and survival of beech seedlings were measured in 2019, a year that turned out to be extremely dry. In this context, local factors did not facilitate beech regeneration in its warm margin as expected. The early phases of regeneration do not follow a latitudinal biogeographical gradient from the warm margin to the core area, but a drought gradient that follows the continental gradient.

Even in the core of the range, regeneration is poor due to continental conditions. This is explained by the coupling of three factors: the drier climate in continental sites, the forest canopy as a barrier to very low rainfall and finally the compact soils with low infiltration.

In parallel, the persistence and growth of three-year-old plants was measured. The effect of provenance was tested on these plants. In addition to growth and persistence, additional leaf traits were measured to better discriminate the response of the plants to the local factors tested.

Both seeds and seedlings had a regeneration pattern that followed a stress gradient characterised as a bioclimatic water balance gradient. In 2019, this bioclimatic gradient corresponded to a continental gradient and not a core/margin biogeographic gradient, so the hypothesis of declining populations at the margin is not verified in the context of our study.

This work allows us to understand the mechanisms regulating a key stage in the maintenance of forest ecosystems, in this case beech communities, in a context where the climate is exerting more and more pressure on them, particularly at the limits of the species' distribution range.

Keywords : *Fagus sylvatica*, biogeography, regeneration, mesocosm, climate change

Unité de recherche

UMR1202 BIOGECO Biodiversité, Gènes et Communautés

Bâtiment B2 - RdC Est & 1er étage Ouest

Allée Geoffroy St-Hilaire

CS 50023 - 33615 PESSAC, FRANCE

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, un grand merci à Emmanuel mon directeur de thèse, de m'avoir fait confiance pour porter ce beau projet. Merci pour ton soutien, ta patience et tes rires qui ne résonnent désormais plus dans les couloirs du labo depuis ton exil dans notre belle marge continentale (bien que "ma" marge soit meilleure). Nous sommes tous deux passés par des bonnes galères durant ces trois ans et demi (souvenirs des deux zombies malades sur le terrain portant 55 kg de sables dans des pentes rocheuses) mais on l'a fait, beau travail d'équipe.

En parlant d'équipe, merci mille fois à la fine équipe du réseau RESCAN, Sandrine, Estelle, Christel, Michaël et Adib pour leur accueil lors de mes pèlerinages en contrées nordiques, leur gentillesse et leur courage on peut le dire, pour m'avoir suivi et aidé à porter ces foutus mésocosmes !

Merci aux membres de mon comité de suivi de thèse, Arndt, Georges, Philippe et Didier pour votre aide, les discussions enrichissantes et pour avoir su calmer mon entrain couplé à celui de Manu !

Je souhaite une bonne lecture au Jury, merci d'avoir accepté de juger mes travaux et merci pour votre disponibilité et souplesse dans les changements de dates successives.

Merci à tous les membres du laboratoire Biogeco, titulaires ou stagiaires de passage tous ceux qui m'ont aidé de près ou de loin. Merci à Marie-Lise et Didier pour le suivi du sprint final, le peu de temps accordé m'a beaucoup aidé moralement pour finir "dans les temps".

Merci à Jennifer qui m'a suivi un nombre incalculable de fois sur le terrain et supporté l'organisation particulière de mon directeur de thèse et moi-même.

Je n'oublie pas les docteuses maintenant devenues (trop?) grandes et tous les bons moments partagés, j'espère rejoindre votre clan dans peu de temps ! Un coucou à Pauline et Amandine, suite à mon contrat d'ATER, je vais pouvoir continuer nos bavardages... professionnels.

Et bien sûr, merci à ma famille pour leur soutien indéfectible et surtout à toi Morgane, on a fait un super travail d'équipe tout au long de la thèse, de l'installation de la manip' au rush final, merci infiniment pour ton soutien !

J'oublie sûrement un tas de personnes, mais le temps file, je dois remettre ce manuscrit, merci à tous ceux qui ont fait parti de mon aventure !

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE – p. 13

DISPOSITIF ET RÉSEAU – p. 26

1. Dispositif expérimental – p. 26

1.1. Disposition géographique des régions étudiées dans l'aire de distribution du hêtre et caractéristiques des sites – p. 26

1.2. Facteurs manipulés (Unité expérimentale) – p. 33

1.2.1. Cahier des charges et choix des sites - p.34

1.2.2. Tester l'influence du type de sol - p. 35

1.2.3. Tester l'influence de la canopée forestière - p. 41

2. Matériel biologique et mesures - p. 46

2.1. Tester la dynamique de germination – p. 46

2.1.1. Dispositif et méthode de semis des faînes – p. 46

2.1.2. Mesures et campagnes 2019 et 2020 – p. 47

2.2. Tester la dynamique de persistance de jeunes plants - p. 48

2.2.1. Dispositif et méthodes de transplantation – p. 48

2.2.2. Mesures et campagnes 2019 et 2020 – p. 49

3. Création du réseau RESCAN (REgénération Sol CANopée), partenaires et gestion des campagnes de mesures - p. 51

CHAPITRE 1 - RÉPONSE DE LA RÉGÉNÉRATION DU HÊTRE LE LONG D'UN GRADIENT BIOGÉOGRAPHIQUE – p. 53

Dans un contexte de grande sécheresse

ARTICLE 1 EN PRÉPARATION: Forest canopy and local soils feedbacks on beech recruitment under climatic constraints: a biogeographical approach.

1. INTRODUCTION – p. 55

2. MATERIAL AND METHODS – p.58

2.1. Studied areas at the biogeographical scale and macroclimate – p. 58

2.2. Experimental design, canopy and soil factors – p. 60

2.3. Plant material and measurements – p. 61

2.4. Data analysis – p. 62

3. RESULTS – p. 63

3.1. Macroclimatic constraints during the year 2019 – p. 63

3.2. Forest canopy effects on tree regeneration – p. 64

3.3. Soil effects – p. 67

4. DISCUSSION – p. 68

**4.1. Patterns at regional scale: from chorology to bioclimatical gradients
– p. 68**

4.2. Forest canopy effects on beech germination and seedling survival – p. 69

4.3. Local soil effect on beech regeneration – p. 72

4.4. Toward an integrated model for tree regeneration – p. 73

4.5. Tree regeneration issues – p. 76

5. CONCLUSION - p. 78

SUPPLEMENTARY MATERIAL – p. 79

CHAPITRE 2 - IMPORTANCE DES VARIABLES DE L'ENVIRONNEMENT LOCAL SUR LA RÉPONSE FINE DES PREMIERS STADES DE VIE DU HÊTRE – p. 80

ARTICLE 2 EN PRÉPARATION: The importance of local climatic and soil factors on beech germination and survival across contrasted biogeographic areas in France.

1. INTRODUCTION – p. 81

2. MATERIALS AND METHODS – p. 84

2.1. Site characteristics and experimental design – p. 84

2.2. Data collection – p. 85

2.3. Data analysis – p. 86

3. RESULTS – p. 92

3.1. PCA on environmental variables – p. 92

3.2. Beech regeneration responses – p. 93

4. DISCUSSION – p. 94

4.1. Importance of local soil factors for the persistence and regeneration dynamics of beech – p. 95

4.2. Importance of climatic variables for the persistence and regeneration dynamics of beech – p. 97

4.3. Environmental variables impact the persistence and dynamics of regeneration at several spatial scales – p. 99

4.4. Importance of seasonality to understand the regeneration processes – p. 100

4.5. The stress gradient influences the persistence and dynamics of regeneration depending on local factors – p. 101

APPENDIX – p. 103

CHAPITRE 3 - L'EFFET DE LA PROVENANCE DU HÊTRE SUR LE SUCCÈS DE RÉGÉNÉRATION LE LONG D'UN GRADIENT BIOGÉOGRAPHIQUE DE SÉCHERESSE – p. 104

1. INTRODUCTION – p. 104

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES – p. 106

2.1. Dispositif expérimental et collection des données – p. 106

2.2. Analyse des données – p. 110

3. RÉSULTATS – p. 113

4. DISCUSSION / CONCLUSION – p. 117

DISCUSSION GÉNÉRALE / SYNTHÈSE – p. 123

CONCLUSION – p. 132

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES – p. 134

ANNEXES – p. 158

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les concentrations en gaz à effet de serre ont fortement augmenté au cours du 20ème siècle en raison des activités humaines. Les changements climatiques faisant suite à l'émission massive de ces gaz d'origine anthropique sont supposés définitifs ; d'après une étude menée par Solomon et al. en 2009, les modifications du climat physique seraient irréversibles durant un millénaire si les émissions cessaient immédiatement. Ce chiffre est sous-estimé aujourd'hui, les concentrations des principaux gaz à effet de serre étant encore en augmentation d'après le « State of the climate in 2020 » (Blunden & Boyer 2021). Les principaux changements du climat sont un réchauffement global de la température terrestre, une diminution de la pluviométrie estivale, des évènements de fortes pluies ponctuelles et de forte intensité, des évènements de sécheresse plus fréquents et de plus fortes amplitudes dans certaines régions (Dobrowski et al. 2011, Dai 2013, Trenberth et al. 2014, Allan et al. 2020). Ces modifications du climat sont d'autant plus importantes cette dernière décennie et leur empreinte s'observe chaque jour dans les relevés globaux depuis 2012 (Sippel et al. 2020). L'année 2019 se démarque par des températures maximales annuelles record dans une majorité de l'Europe occidentale (Figure 1).

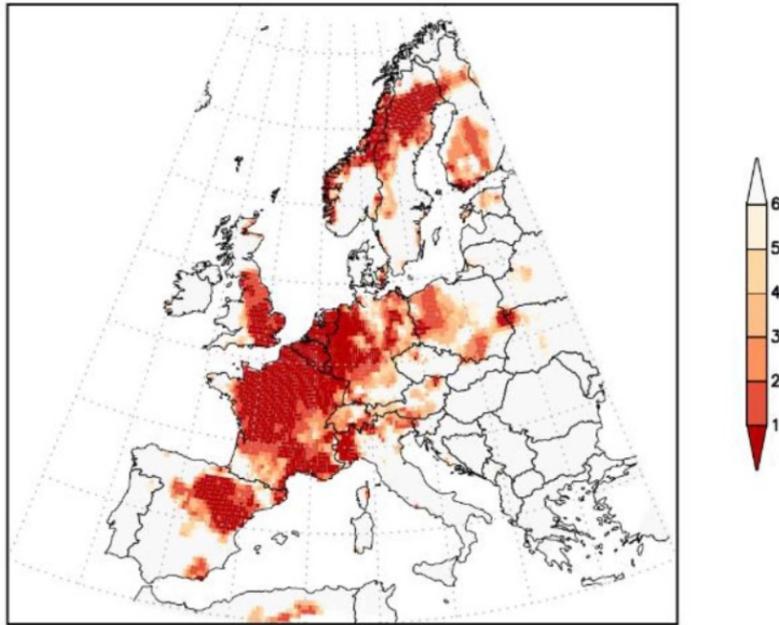
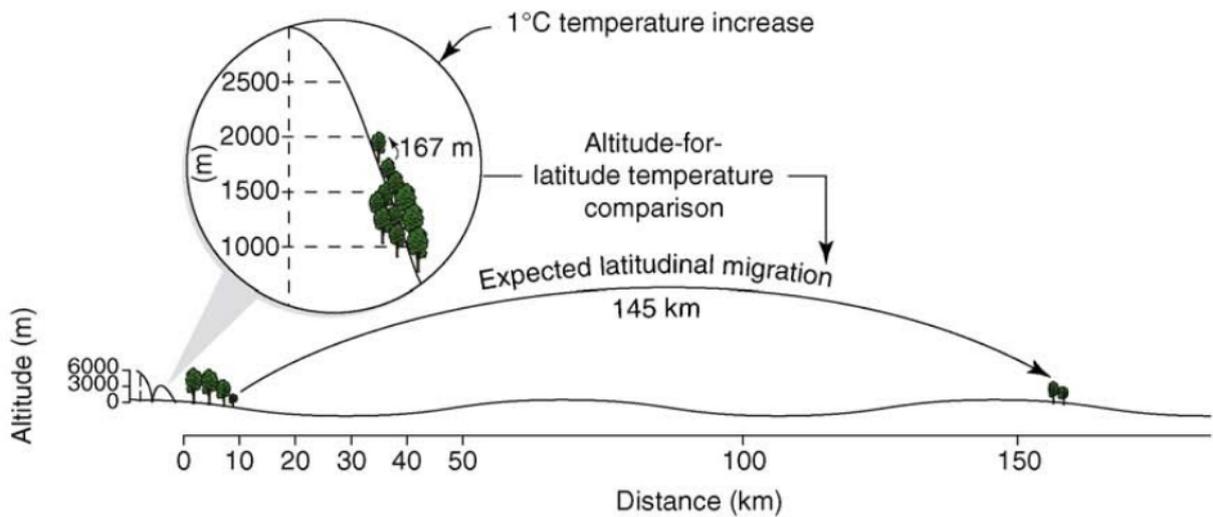


Figure 1: Rang des températures maximales annuelles observées en Europe en 2019 face à la période 1950-2018 (Haylock et al. 2008, version 20.0)

Ce dérèglement climatique rapide à l'échelle des espèces animales et végétales est responsable en parti d'une accélération de la disparition des espèces (Barnosky et al. 2011, Wiens 2016). En effet, les températures maximales annuelles deviennent de plus en plus fortes au fil des années et sont responsables d'un taux d'extinction des espèces plus important (Román-Palacios & Wiens, 2020). Une réponse des espèces pour éviter de subir ces conditions environnementales de plus en plus contraignantes est la modification de leur aire de distribution. La capacité de dispersion des espèces est le mécanisme principal permettant un maintien de niche. Selon leur capacité de dispersion, les espèces vont migrer plus ou moins rapidement vers une niche écologique plus favorable et moins stressante (Castro et al. 2004, Román-Palacios & Wiens, 2020). La position initiale d'une espèce dans son aire de distribution influence fortement sa capacité à endurer le changement climatique. Une espèce présente dans le cœur de son aire de distribution est censée se trouver dans un environnement propice à sa survie et à sa croissance avec des condi-

tions environnementales favorables. On dit qu'elle se trouve dans l'optimum de sa niche écologique. En revanche, une espèce se trouvant dans la marge chaude de son aire de distribution, par exemple dans les latitudes basses de l'hémisphère Nord, se situerait dans un environnement climatique éloigné de ses conditions environnementales optimales. Le déclin des populations en marge d'aire de distribution et les mécanismes qui pourraient permettre leur persistance sont exprimés dans la théorie du centre et de la périphérie (Center-Periphery Hypothesis – CPH, Hampe & Petit 2005). Le réchauffement climatique et l'augmentation en amplitude et en fréquence des événements climatiques telles que les sécheresses aggravent l'environnement déjà contraignant des espèces en marge chaude. Pour des espèces mobiles le changement de niche vers une niche optimale est facilité par rapport à des espèces avec de faibles capacités de dispersion comme certains végétaux. En effet, les espèces végétales comme certaines espèces d'arbres mettent plusieurs décennies avant d'atteindre la maturité sexuelle en plus d'avoir une capacité de dispersion relativement faible et une faible vitesse de migration. La migration en altitude permet avec une élévation de quelques centaines de mètres d'améliorer les conditions environnementales. En revanche pour les espèces vivant dans les plaines, la migration vers de plus hautes latitudes correspond à plusieurs centaines de kilomètres avant une amélioration du climat environnant. Par exemple dans la Figure 2, pour une augmentation des températures annuelles moyennes de 1 °C, la migration prédite des espèces en altitude est de 167 m tandis qu'en plaine, les arbres devraient migrer 145 km en latitude afin de rester dans une même niche climatique.



TRENDS in Ecology & Evolution

Figure 2: Équivalence des migrations d'essences ligneuses en plaine et en région montagneuse pour une augmentation de température annuelle moyenne similaire (Jump et al. 2009).

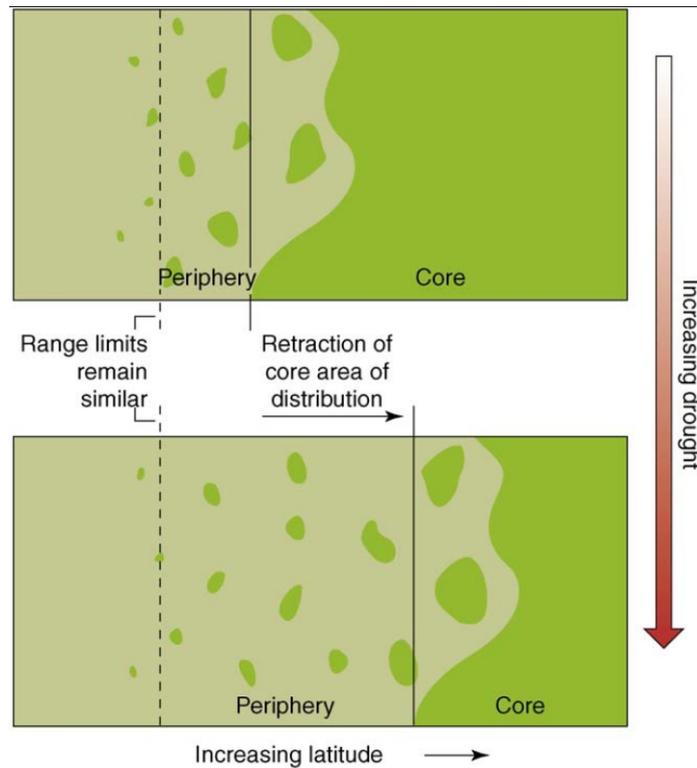
Le rythme des changements climatiques actuel est trop soutenu pour que ces espèces aient le temps de se déplacer vers une nouvelle niche écologique plus favorable. Les essences ligneuses se trouvant dans la marge chaude de leur aire de distribution sont plus à même de disparaître que les espèces dans les latitudes supérieures où les conditions environnementales sont meilleures. Cela entraînera la disparition d'essences ligneuses qui structurent la biodiversité et rendent notamment des services écosystémiques à l'homme : des biens produits (fourniture en bois énergie et matériau, plantes aromatiques, substances et molécules naturelles), des services de régulation (stockage du carbone, protection contre les aléas naturels, formation et stabilisation des sols, régulation du microclimat local), des services culturels et récréatifs (chasse, activités bien-être, activités de recherches scientifiques et éducatives) et le patrimoine naturel qu'elles constituent.

Une des manières de se rendre compte des effets des changements climatiques sur les espèces forestières est de regarder leur dynamique à l'échelle biogéographique. Des changements dans l'aire de distribution des espèces est une façon de traduire leur réponse. Les modifications de l'aire de distribution des espèces forestières liées aux chan-

gements climatiques sont observées à l'échelle de l'espèce, en particulier sur les arbres matures qui servent à définir et représenter les grands ensembles biogéographiques de la végétation (Shafer et al., 2001; Cheaib et al. 2012; Dyberski & Pawlik, 2020; Brandes et al., 2021). En période de changement climatique, les projections modélisent une rétraction de l'aire de distribution des arbres de leur marge chaude vers le cœur de cette dernière. Comme expliqué précédemment, en partant des zones avec des conditions environnementales devenant trop contraignantes (comme des événements de sécheresses plus fortes et fréquentes), vers des climat plus favorables que l'on retrouve dans le cœur de l'aire de distribution. Les populations d'arbres ayant en moyenne une vitesse de migration de 450 m par an n'arrivent pas à migrer assez rapidement. Les peuplements en marge chaude de l'aire de distribution (zone appelée « Periphery », Figure 3) se contractent et se retrouvent de plus en plus isolés tandis que la marge chaude gagne en superficie et se déplace vers les latitudes élevées.

De nombreuses études s'intéressent à la thermophilisation des cortèges végétaux, c'est-à-dire à l'enrichissement des communautés végétales d'altitude en éléments issus des plus basses altitudes, ce qui suggère un déplacement des espèces de montagne (Lenoir et al. 2008). Mais la migration des arbres vers de plus hautes latitudes est moins documentée, bien qu'en expansion (Parmesan & Yohe 2003, Lenoir & Svenning 2015), en effet cette migration est encore peu encore observée. Cela pourrait être du à un délai dans la réponse des populations surtout en plaine (Bertrand et al. 2011). Ce retard de réponse peut être expliqué par le cycle de développement des arbres plus long par rapport à la végétation du sous-bois et un effet tampon du climat régional généré par des facteurs locaux qui améliorent temporairement les conditions environnementales très localement (le micro-

climat) et permettent la persistance des espèces dans leur marge chaude (Zellweger et al. 2020).



TRENDS in Ecology & Evolution

Figure 3: Rétraction de l'aire de distribution résultant de la chute démographique et de la fragmentation des populations en réponse à la sécheresse (Jump et al. 2009).

Ce patron d'extinctions locales des populations en marge chaude des aires de distribution prend en compte des gradients biogéographiques globaux mais ne considère pas des facteurs locaux qui à une échelle même restreinte peuvent modifier ce patron de rétraction des aires de distribution observées. En effet, les facteurs locaux dans chacune des populations en marge chaude pourraient être responsables de leur persistance pour une durée plus ou moins longue. La topographie, l'exposition, les caractéristiques physico-chimiques édaphiques, ou le microclimat engendré par la couverture de la canopée permettent de créer au niveau du sous-bois des conditions environnementales localement

plus favorables que le climat régional à l'échelle supérieure (Castro et al. 2004, Hampe & Petit 2005, Dobrowski 2011, Hylander et al. 2015, De Frenne et al. 2019, Lenoir et al. 2020, Zellweger et al. 2020). Les facteurs locaux permettent la formation de zones de refuge face aux changements climatiques et aident localement la persistance des espèces (Hampe & Jump 2011).

Dans le cadre des changements climatiques, les études portant sur la compréhension des mécanismes affectant la persistance des espèces d'arbres et la modification de leur aire de distribution se basent dans la majorité des cas sur les stades matures de ces dernières (Shafer et al. 2001; Dyberski & Pawlik 2020; Brandes et al. 2021). En revanche, la dynamique des premiers stades de la régénération de ces espèces est peu renseignée le long de gradients biogéographiques (D. E Silva et al. 2012, Rabasa et al. 2013). La distribution des arbres adultes d'aujourd'hui reflète des conditions climatiques d'installation passées. Quant à la dynamique de régénération actuelle, elle est affectée par des conditions d'installation qui peuvent être différentes de celles observées par le passé et les plantules peuvent avoir des besoins en ressources divergents de ceux des arbres matures (Urbietta et al. 2011). Comparer les stades précoces des populations se trouvant dans un large éventail géographique et climatique permet de caractériser l'effet des facteurs locaux sur la persistance et la dynamique de régénération et leur rôle dans le découplage du macroclimat (Caron et al. 2021). Il est nécessaire d'étudier la dynamique de régénération actuelle en marge chaude, car cette dernière pourrait refléter des conditions environnementales que nous pourrions retrouver dans quelques années dans des aires plus nordiques (Castro et al. 2004).

Afin de caractériser l'effet de la position initiale dans l'aire de distribution et des facteurs locaux sur la persistance et la dynamique de régénération, nous avons décidé d'utiliser le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) comme espèce modèle. C'est une espèce très étudiée en France notamment dans mon laboratoire d'accueil (BIOGECO, INRAE) suite aux thèses de Daniel E Silva (2010), Adib Ouayjan (2017) et Marion Walbott (2018). L'originalité de ma thèse qui leur fait suite sera développée en amont des problématiques.

Le hêtre est l'une des trois espèces majeures des forêts européennes (E Silva 2012). C'est une espèce mésophile à forte amplitude écologique ce qui explique sa vaste distribution qui s'étend des montagnes au nord de la péninsule Ibérique au sud-ouest, aux Carpates au sud-est et au Nord jusqu'au sud de la Norvège (Figure 4).



Figure 4: Carte de la distribution du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en Europe, source Euforgen.

Cette espèce atteint sa maturité à l'âge de 60 ans lorsqu'elle se trouve en peuplement (45 ans si isolé) et domine souvent sous la forme de peuplements purs (Suszka et al. 1994). Il croît sur des substrats très divers sauf ceux marqués par de l'hydromorphie, même temporaire et par un pH trop acide. Affectionnant des climats frais et humides, c'est pour cette

raison que sa présence s'observe fortement en altitude (400-1300m). Très sensible à la sécheresse, sa distribution en plaine française est commune dans les hautes latitudes de la Bretagne au Grand Est tandis que dans les basses latitudes, du Sud-Ouest au pourtour méditerranéen, les peuplements sont plus dispersés voire absents. Les populations encore présentes se trouvent dans des zones aux caractéristiques stationnelles particulières par leur topographie souvent encaissée, une exposition vers le nord ou en ripisylve, des conditions que l'on peut trouver par exemple dans la vallée du Ciron (en Gironde, Walbott 2018). Le hêtre est un sujet sensible au réchauffement climatique. En effet, il souffre des événements de sécheresses toujours plus récurrents et cela s'observe notamment sur sa croissance (Jump et al. 2009) et sa physiologie (Rennenberg et al., 2006, Leuschner, 2020). Cependant, cette espèce possède des capacités adaptatives lui permettant d'élever sa tolérance aux conditions environnementales stressantes comme en milieu sec (Jump et al. 2006, Peñuelas et al. 2011).

Ces travaux de thèse s'intéressent à définir par l'expérimentation, à l'échelle d'une partie de l'aire de distribution et à l'échelle locale, l'impact des principaux gradients physico-chimiques environnementaux sur la persistance et la dynamique de régénération d'une essence forestière majeure dans un contexte de réchauffement global. En plus de comparer les mécanismes régissant la régénération dans l'aire biogéographique, la thèse a permis de se mettre en condition particulière de « nouvelle norme climatique » avec des années exceptionnellement sèches et chaudes par rapport aux approches classiques qui se basent sur des gradients climatiques et des dynamiques d'espèces observés les trente dernières années (e.g. la CPH, Hampe & Petit 2005). Les thèses précédant mes travaux s'intéressaient à la dynamique de régénération et des populations du hêtre. Daniel E Silva

a travaillé sur la dynamique de régénération du hêtre en fonction de la position biogéographique des peuplements à hêtres et des gradients climatiques naturels mais sans les manipuler expérimentalement et en ayant comme référence le grand Sud-Ouest. Dans ma thèse, ces gradients seront testés expérimentalement en ayant comme référence des sites localisés en plaine aux quatre coins de la France (Normandie, Lorraine, Drôme, Gironde). Marion Walbott par l'expérimentation, a mesuré la dynamique de régénération en fonction des facteurs locaux dans le Sud-Ouest de la France. Mes travaux reprennent en partie son expérimentation afin de tester les facteurs locaux et leur rôle potentiel dans le maintien du hêtre en marge chaude. En plus de la canopée et du microclimat, le type de sol a été ajouté à l'expérimentation. De plus, son expérience étant exclusivement localisée dans le Sud-Ouest, la persistance et la dynamique de régénération du hêtre ne pouvaient pas être testées à l'échelle biogéographique, il fallait ajouter des modalités expérimentales dans le coeur de l'aire de distribution du hêtre. Dans mes travaux, l'expérience se trouve le long de l'aire de distribution française du hêtre, en marge mais aussi dans le coeur. Enfin Adib Ouayjan a étudié le génotype d'arbres matures issus d'un peuplement relictuelle dans la vallée du Ciron dans le Sud-Ouest de la France, caractérisant une population ancienne datant de la dernière post-glaciaire ; par une analyse dendroécologique, la croissance des hêtres serait peu affectée par des conditions climatiques de plus en plus sèches. Deux provenances ont été utilisées dans ma thèse. Une provenance du peuplement relictuel de la vallée du Ciron considérée comme une provenance de la marge chaude et une provenance du Nord considérée comme une provenance du coeur de l'aire de distribution. Ainsi, la persistance et la croissance du hêtre sera testée en fonction des provenances.

Ce travail de thèse s'appuie sur le réseau RESCAN (Régénération Sol Canopée) que nous avons créé fin 2018 et qui rassemble six chercheurs en France : Michaël Aubert

et Estelle Forey (laboratoire ECODIV, Rouen), Sandrine Chauchard (INRAE, SILVA, Nancy), Emmanuel Corcket et Christel Vidaller (CNRS, IMBE, Avignon) et moi-même en tant que coordinateur (INRAE, BIOGECO, Bordeaux). Ce réseau suit une logique géographique permettant de croiser deux régions dans le cœur de l'aire de distribution du hêtre et deux régions dans la marge chaude, avec dans les deux cas, au Nord comme au Sud, des climats sous influence continentale et océanique. Un dispositif expérimental *in situ* a été créé et installé début 2019 afin de suivre les premiers stades de la régénération du hêtre (germination, croissance, survie) sur deux ans, à l'aide de relevés tous les 3 mois, à l'échelle de l'aire de distribution française du hêtre. Plusieurs variables locales édaphiques et microclimatiques ont été mesurées lors des campagnes de mesures et des variables climatiques régionales ont été extraites de bases de données afin de caractériser le climat à plusieurs échelles.

La problématique générale s'intéresse à la réponse de la persistance et de la dynamique de régénération du hêtre le long de son aire de distribution en fonction des facteurs locaux en contexte de changements climatiques. Dans une première partie, le travail présenté cherche à définir l'impact de la position du hêtre dans son aire de distribution, des gradients de stress impliqués et des facteurs locaux sur sa persistance et dynamique de régénération. Dans un second temps, nous avons été confronté à des conditions météorologiques extrêmes de sécheresse et de températures. Les résultats présentés et la discussion seront à prendre dans ce contexte d'année climatique exceptionnelle. Les facteurs locaux comme la présence d'une canopée forestière ou d'une texture édaphique favorable à l'alimentation hydrique devraient faciliter la persistance des jeunes hêtres en marge chaude de son aire de distribution, ces derniers se trouvant déjà aux limites de leur tolé-

rances physiologiques et écologiques. A l'inverse, il est attendu que la persistance et la dynamique de régénération du hêtre soient peu influencées par les facteurs locaux dans le cœur de l'aire de distribution du hêtre dans le Nord de la France où les conditions écologiques locales sont considérées comme optimales. Ainsi, les problématiques suivantes guideront cette première partie : La persistance et dynamique de régénération du hêtre à l'échelle de notre dispositif expérimental suivent-elles l'hypothèse centre-périphérie, plus précisément, la régénération est-elle meilleure dans le cœur de l'aire de distribution du hêtre par rapport à sa marge chaude ? Les facteurs locaux (caractéristiques édaphiques, ouverture de la canopée et microclimat) ont-ils un effet différent sur la persistance et dynamique du hêtre en marge chaude en comparant sa réponse à celle observée dans le cœur de l'aire de distribution ? Comment la persistance et la dynamique de régénération du hêtre répondent-elles à une forte contrainte de stress, ici un événement de forte sécheresse en fonction de leur position dans l'aire de distribution française ?

Dans une seconde partie plus mécaniste, il s'agira de discriminer plus finement quelles variables influencent ou non la persistance et la dynamique de régénération du hêtre. En année sèche, l'échelle biogéographique et les variables climatiques mesurées à l'échelle du macroclimat suffisent-elles à expliquer la réponse des stades précoces ? Si les facteurs locaux influencent la persistance et la dynamique de régénération du hêtre dans son aire de distribution, par quels mécanismes ces derniers modulent-ils la réponse des jeunes hêtres par rapport aux variables climatiques observées à l'échelle biogéographique ?

Enfin dans une dernière partie qui ne suivra pas le format d'article des deux parties précédentes en raison de l'avancée encore récente des résultats, il s'agira de comparer la persistance et la dynamique de régénération de plants de hêtre de différentes provenances : le cœur et la marge chaude de l'aire de distribution du hêtre. Ainsi en disposant

les deux provenances à la fois dans la marge chaude et le cœur, des provenances sont-elles plus adaptées ou plastiques pour persister et croître dans un contexte d'année exceptionnellement sèche ?

En guise de discussion, se poseront les questions suivantes : le déclin des populations de hêtre initié par un blocage au niveau de la régénération peut-il aussi apparaître dans des habitats de meilleure qualité comme dans le cœur de l'aire de distribution ? Les mêmes facteurs locaux et les variables environnementales qui en découlent sont attendus comme favorables à la persistance du hêtre en marge de l'aire de distribution mais le sont-ils également pour les populations dans le cœur de l'aire de distribution ? L'année 2019 a été une année climatiquement exceptionnelle tout comme l'année suivante. Le climat exceptionnel pourrait-être dès à présent la norme. Dans ce contexte, l'hypothèse du centre-périphérie, hérité de processus passés, serait-elle toujours valable ? En perspective, il sera abordé l'aspect des communautés végétales environnant les sites de notre dispositif expérimental qui n'est pas abordé dans la thèse. Considérées comme un facteur local, les différentes communautés végétales de nos sites expérimentaux pourraient-elles moduler la réponse de la persistance et de la dynamique de régénération le long des gradients testés ?

DISPOSITIF ET RÉSEAU

1. Dispositif expérimental.

1.1. Disposition géographique des régions étudiées dans l'aire de distribution du hêtre et caractéristiques des sites..

L'objectif était de suivre la dynamique de régénération du hêtre à l'échelle de son aire de distribution française en supposant une meilleure dynamique de régénération dans le cœur de l'aire de distribution (Figure 1) où l'on trouve un environnement optimal plutôt que dans la marge chaude où les conditions environnementales sont plus extrêmes (Castro et al. 2004).

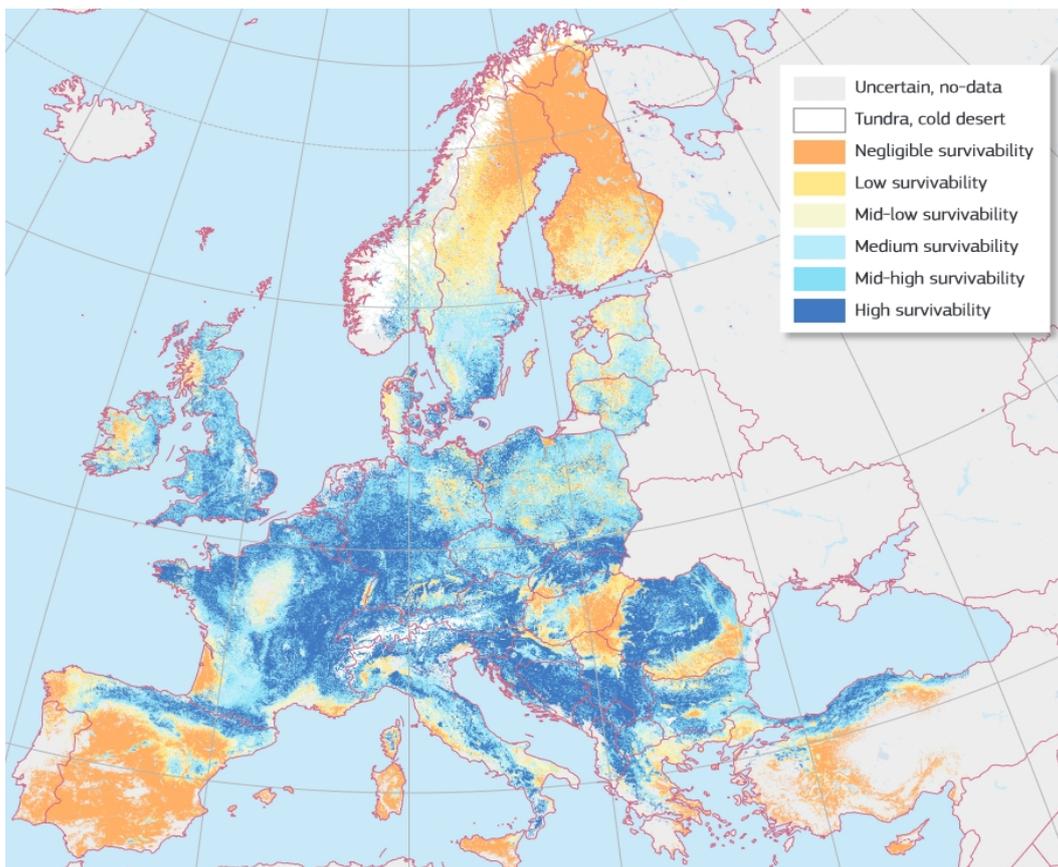


Figure 1: Carte estimant l'adéquation maximale de l'habitat de *Fagus sylvatica* (Houston et al. 2016). Le cœur de l'aire de distribution du hêtre peut-être assimilé au bleu foncé et la marge aux couleurs chaudes.

Pour cela, le choix était d'installer l'expérimentation dans des zones biogéographiques très contrastées, décrites en introduction : dans le cœur de l'aire de distribution du hêtre (zone favorable à la persistance) et dans sa marge chaude (zone défavorable à la persistance). Pour des raisons de faisabilité, seulement deux régions avaient été sélectionnées dans le cœur de l'aire de distribution et deux régions dans la marge chaude en limite d'aire de distribution du hêtre (Figure 2).

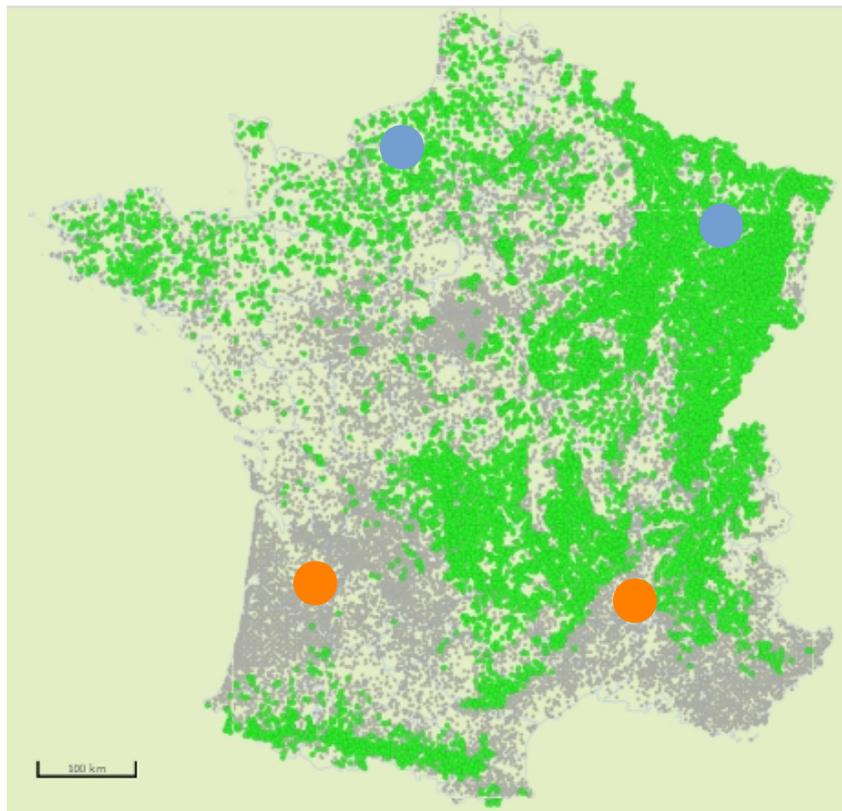


Figure 2: Localisation des zones sélectionnées pour le placement des sites expérimentaux. Distribution de Fagus sylvatica (IFN), absence (gris), présence (vert). Les zones dans le cœur de l'aire de distribution (bleu) se trouvent dans des zones abondantes en hêtre. Les zones dans la marge chaude (orange) se trouvent dans des zones où les populations de hêtre sont isolées.

Cela permettait de se placer dans des zones climatiques différentes et d'enregistrer des réponses biologiques à des climats régionaux distincts au sein d'une même zone de l'aire de distribution (marge/cœur).

Dans la zone du cœur, l'expérimentation se situait au nord et à l'ouest de Rouen en Seine-Maritime (76) en forêt domaniale de Roumare et en forêt domaniale Verte. La zone biogéographique est de type atlantique (Ozenda, 1994) et le climat est de type océanique franc (Joly et al. 2010). La seconde région expérimentale dans la zone du cœur de l'aire de distribution était en forêt domaniale de Haye en Lorraine (54) à l'ouest de Nancy dans la zone subatlantique (Ozenda, 1994) où l'on retrouve un climat intermédiaire entre le climat océanique dégradé et semi-continental (Joly et al. 2010).

En marge chaude d'aire de distribution, une zone d'expérimentation se trouvait en Gironde (33) au sud-est de Bordeaux dans l'entre-deux-mers de Madirac à Sauveterre-de-Guyenne. Se trouvant dans la zone thermoatlantique (Ozenda, 1994), on y trouve un climat de type océanique altéré ou aquitain (Joly et al. 2010). Enfin, la quatrième zone expérimentale se trouvait dans la Drôme (26) à l'est de Montélimar entre le parc naturel régional des Baronnies Provençales et celui du Vercors dans la zone supraméditerranéenne (Ozenda, 1994) où le climat est de type méditerranéen altéré (Joly et al. 2010).

Les tableaux suivant recensent les caractéristiques stationnelles des 16 sites composant les 8 modalités expérimentales de chaque zone : l'exposition, l'altitude, le type de roche mère et la modalité de couverture du milieu (forêt ou milieu ouvert qui pouvait être un champs, coupe/trouée forestière, lisière de forêt).

Tableau 1: Caractéristiques des sites dans le cœur de l'aire de distribution en Lorraine. MÉA = Mésocosme édaphique artificiel décrit en page 35.

Lorraine				
Zone_milieu	exposition	altitude	Géologie étage	Géologie lithologie
Forêt1	Nulle	310m	j1d1	alternance de marnes et de calcaires à pseudo-oolithes grossières
Ouvert1	Nulle	318m	MÉA	MÉA
Forêt2	Nulle	285m	j1d1	alternance de marnes et de calcaires à pseudo-oolithes grossières
Ouvert2	Nulle	291m	MÉA	MÉA
Forêt3	Nulle	292m	j1c	calcaires argileux à pseudo-oolithes grossières
Ouvert3	Nulle	306m	MÉA	MÉA
Forêt4	Nulle	321m	j1d1	alternance de marnes et de calcaires à pseudo-oolithes grossières
Ouvert4	Nulle	313m	MÉA	MÉA
Forêt5	Nulle	327m	j1d2	calcaires oolithiques fins
Ouvert5	Nulle	307m	MÉA	MÉA
Forêt6	Nulle	412m	j1d1	alternance de marnes et de calcaires à pseudo-oolithes grossières
Ouvert6	Nulle	406m	MÉA	MÉA
Forêt7	Nulle	382m	B	Couverture limono-argileuses
Ouvert7	Nulle	345m	MÉA	MÉA
Forêt8	Nulle	360m	j1d1	alternance de marnes et de calcaires à pseudo-oolithes grossières
Ouvert8	Nulle	356m	MÉA	MÉA

Tableau 2: Caractéristiques des sites dans le cœur de l'aire de distribution en Normandie.

Normandie				
Zone_milieu	exposition	altitude	Géologie étage	Géologie lithologie
Forêt1	Nulle	121m	Rs	argiles sableuses à silex
Ouvert1	Nulle	111m	MÉA	MÉA
Forêt2	Nulle	134m	Rs	argiles sableuses à silex
Ouvert2	Nulle	374m	MÉA	MÉA
Forêt3	Nulle	188m	LP	Limons non différenciés
Ouvert3	Nulle	163m	MÉA	MÉA
Forêt4	Nulle	157m	LP	Limons non différenciés
Ouvert4	Nulle	128m	MÉA	MÉA
Forêt5	Nulle	179m	LP	Limons non différenciés
Ouvert5	Nulle	166m	MÉA	MÉA
Forêt6	Nulle	231m	LP	Limons non différenciés
Ouvert6	Nulle	138m	MÉA	MÉA
Forêt7	NO	39m	C5-6	Craie blanche à silex
Ouvert7	NO	47m	MÉA	MÉA
Forêt8	Nulle	117m	Rs	argiles sableuses à silex
Ouvert8	Nulle	119m	MÉA	MÉA

Tableau 3: Caractéristiques des sites en marge chaude de l'aire de distribution en Gironde.

Gironde				
Zone_milieu	exposition	altitude	Géologie étage	Géologie lithologie
Forêt1	Nulle	82	g2M	Marne (33%<CO3<66%) grès
Ouvert1	Nulle	84	MÉA	MÉA
Forêt2	SSE	65	CF/g2B	Colluvions des nappes alluviales anciennes et des molasses de faible épaisseur permettant d'identifier le substratum de Calcaire à astéries
Ouvert2	Nulle	80	MÉA	MÉA
Forêt3	Nulle	63	g2B	Calcaires à astéries
Ouvert3	Nulle	62	MÉA	MÉA
Forêt4	Nulle	61	g2B	Calcaires à astéries
Ouvert4	Nulle	66	MÉA	MÉA
Forêt5	Nulle	83	Fu	Sables argileux, graviers et petits galets du système de la Garonne
Ouvert5	OSO	81	MÉA	MÉA
Forêt6	NO	65	Fu	Sables argileux, graviers et petits galets du système de la Garonne
Ouvert6	Nulle	80	MÉA	MÉA
Forêt7	SSO	42	g2	Calcaires à astéries, calcaire à « Archiacines »
Ouvert7	S	72	MÉA	MÉA
Forêt8	SE	63	g2B	Calcaires à astéries
Ouvert8	S	75	MÉA	MÉA

Tableau 4: Caractéristiques des sites en marge chaude de l'aire de distribution dans la Drôme.

Drôme				
Zone_milieu	exposition	altitude	Géologie étage	Géologie lithologie
Forêt1	SO	513m	n4	calcaire
Ouvert1	SO	533m	MÉA	MÉA
Forêt2	S	584m	n4	calcaire
Ouvert2	S	493m	MÉA	MÉA
Forêt3	SE	559m	C3	Grès, calcaires spathiques, calcaires crayeux à silex
Ouvert3	SE	575m	MÉA	MÉA
Forêt4	SE	511m	C3	Grès, calcaires spathiques, calcaires crayeux à silex
Ouvert4	SE	582m	MÉA	MÉA
Forêt5	SO	543m	n4	calcaire
Ouvert5	Nulle	536m	MÉA	MÉA
Forêt6	SE	507m	n5	calcaire à silex
Ouvert6	S	494m	MÉA	MÉA
Forêt7	O	521m	n5	calcaire à silex
Ouvert7	O	480m	MÉA	MÉA
Forêt8	NE	563m	n5	calcaire à silex
Ouvert8	Nulle	551m	MÉA	MÉA

1.2. Facteurs manipulés (Unité expérimentale)

A l'échelle de notre dispositif national, 32 unités expérimentales (UE) ont été créées, réparties en 8 sites par zone d'expérimentation (Figure 3) constituant les répliques de l'expérience.

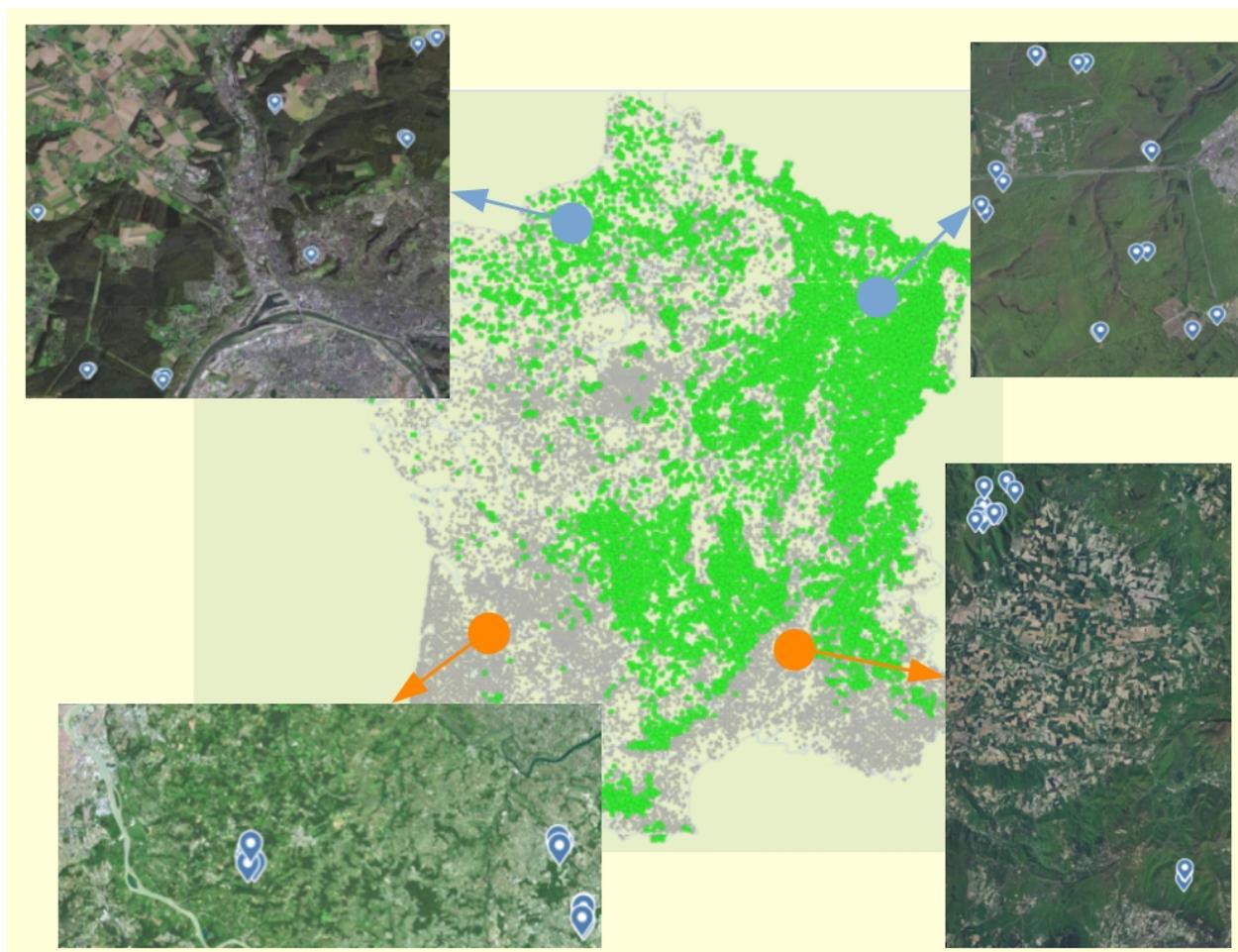


Figure 3: Position géographique des sites dans chaque zone illustrant la variété environnementale au sein d'une même zone.

Chaque unité expérimentale avait été pensée pour tester sur un site donné, à la fois l'influence de la canopée forestière et le type de sol sur la dynamique de régénération du hêtre. Dans les parties suivantes, je vais détailler tout d'abord le cahier des charges ayant permis le choix des sites, les différentes modalités et leur fabrication.

1.2.1. Cahier des charges et choix des sites.

Une première étape avait été de fixer les conditions écologiques et topographiques pour standardiser les sites expérimentaux. Les sites retenus devaient se trouver à moins de 600 mètres d'altitude ce qui correspond à la limite supérieure de l'étage collinéen, premier étage de la végétation, en versant sud (pente inférieure à 20°) ou en exposition nulle. Ce critère d'altitude a été retenu et peut paraître élevé pour une étude s'intéressant à la dynamique de régénération en plaine, mais c'était le seul moyen d'intégrer des peuplements à hêtre se trouvant en exposition nulle ou en versant sud en région méditerranéenne. Comme exprimé ci-dessus, les sites devaient présenter la potentialité d'une régénération naturelle de hêtre. Le plus simple était de se placer dans des peuplements à hêtre ce qui avait été toujours possible sauf en Gironde où sa présence naturelle en peuplement est presque inexistante (Figure 4).

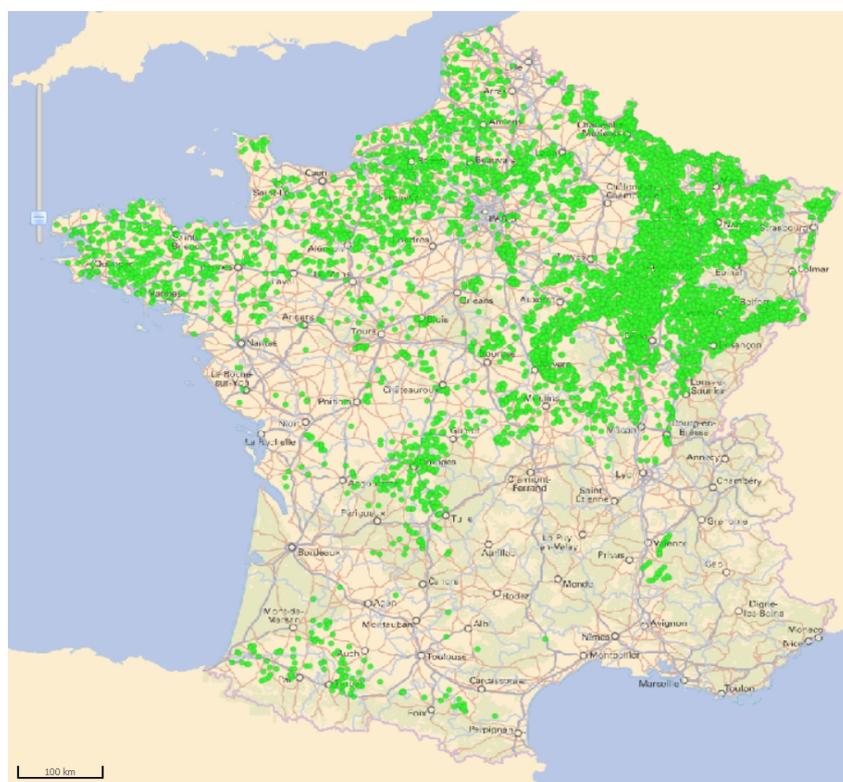


Figure 4: Distribution française de *Fagus sylvatica* inférieure à 600m d'altitude. Données de l'IFN.

De plus dans les zones du cœur de l'aire de distribution et méditerranéennes le dispositif expérimental a pu être placé dans des forêts domaniales gérées par l'ONF, l'installation en a été facilitée. En revanche, en marge chaude, en Aquitaine, les sites respectant notre cahier des charges étaient toujours possédés par des particuliers, rendant la démarche particulièrement difficile. Dans cette zone, trois des huit sites avaient une présence de hêtre. Les cinq autres sites retenus, accessibles sous l'accord des particuliers pendant la durée de l'expérimentation et respectant le cahier des charges présentaient des événements de régénération naturelle d'au moins un hêtre ou à minima se trouvaient dans les mêmes conditions écologiques que les hêtres trouvés localement mais inaccessibles (e.g. parcelle voisine mais pas l'autorisation des propriétaires pour s'installer). Enfin, en terme de type de sol, le site devaient présenter à minima une roche mère calcaire.

1.2.2. Tester l'influence du type de sol.

Deux modalités avaient été mises en place afin de tester l'influence ou non du type de sol sur la dynamique de régénération du hêtre.

Comme décrit dans le paragraphe précédent 32 sites avaient été choisis en suivant le cahier des charges pour placer les unités expérimentales. Une unité expérimentale était composée de trois modalités. **Deux** modalités **sous la canopée** forestière et **une** modalité en **milieu ouvert** qui sera abordée dans le prochain sous-chapitre. En forêt, le matériel biotique avait été planté à même le sol (modalité **pleine terre**).

Dans l'autre modalité, le matériel biotique avait été planté dans des Mésocosmes Écologiques Artificiels (MÉA ; modalité **mésocosme forêt**) que je m'appête à décrire.

Le MÉA est un environnement confiné semi-contraint qui permet d'éviter la variabilité édaphique stationnelle en créant un substrat artificiel issu de sols naturels (Walbott et al. 2019). Dans cette expérience, les MÉAs étaient composés d'un mélange de sols avec différents horizons de sols minéraux et organiques. Les horizons étaient placés dans des boîtes plastiques de 55 cm L x 35 l cm x 24.5 cm H (volume = 50 000 cm³ ; poids sec de 40 kg), percées de 10 trous de 4 mm de diamètres à 3 cm de hauteur en partant de la base afin que l'eau ne s'accumule pas dans le bac et assez fins pour que les horizons de sols ne s'écoulent pas à l'extérieur. Les trous étaient à 4 cm de hauteur afin de créer une petite zone de stockage d'eau pour palier la barrière physique créée par le fond de la boîte qui empêcherait la prospection et croissance des racines des jeunes plants cherchant un accès à la ressource en eau.

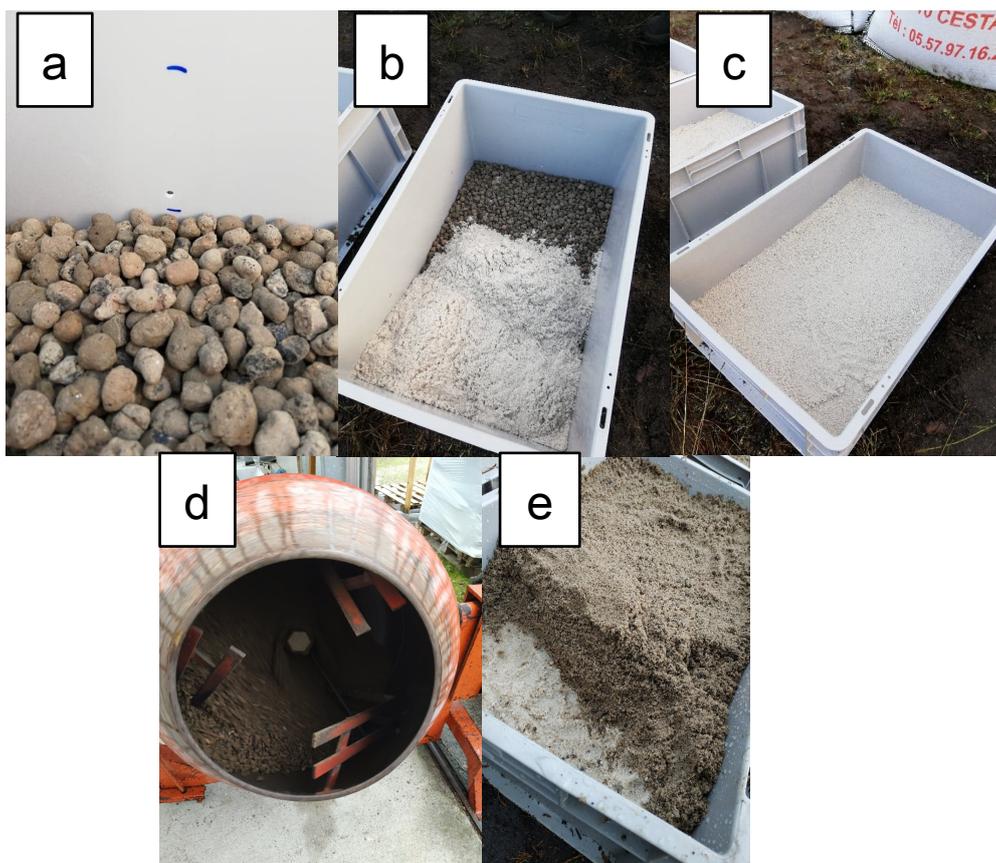


Figure 5: a. horizon (1) avec trou d'évacuation, b. et c. horizon (2), d. mélange des sols des 4 zones, e. mélange formant l'horizon (3).

Le premier horizon (1) à la base de la boîte était composé de 3 cm de billes d'argiles (Figure 5 a). Cet horizon (1) avait pour but de drainer mais aussi de stocker l'eau en période sèche. Le second horizon (2), horizon minéral était constitué de 8 cm de sable de rivière (Figure 5 b et c). Le troisième horizon (3) de 10 cm était un mélange effectué dans une bétonnière composé pour 3:5 de sable de rivière générant la texture, pour 1:5 de terre de bruyère pour l'apport en matière organique également connu pour éviter la fonte des semis des faînes de hêtres (Walbott et al., 2019), et enfin pour 1:5 d'un mélange de sols collectés dans les sites des 4 zones, à moins de 5 mètres d'un hêtre mature (en retirant l'horizon d'humus ; Figure 5 d et e). Cela permettait d'apporter un sol enrichi en micro-organismes présents dans les hêtraies en particulier les mycorhizes (Voorde et al., 2012), essentiels pour la bonne croissance des jeunes plants (Manzanedo et al., 2018) et pouvant conférer une résistance à la sécheresse (Kennedy & Peay, 2007).

Les MÉAs se trouvaient par paires (pour avoir plus de répétitions de mesures) et ils étaient enterrés à une profondeur mettant à niveau le sol dans un MÉA et le sol à l'extérieur (Figure 6).



Figure 6: Modalité mésocosme forêt avec les MEAs disposés par paire.

Ainsi, la dynamique thermique pouvait être continue entre le sol à l'extérieur et à l'intérieur du MÉA.

Suite à cette explication sur les choix et méthode de confection des MÉAs, je vais revenir sur les modalités des unités expérimentales. La modalité **mésocosme forêt** dans une unité expérimentale était donc constituée d'une paire de MÉAs. La modalité pleine terre était formée d'un carré aux mêmes dimensions qu'une paire de MÉAs (2 x (55cm L x 35 cm l)). Le sol avant plantation se voyait retiré de son horizon de litière et de sa végétation en déstructurant le moins possible le premier horizon de sol (Figure 7).



Figure 7: Modalité pleine terre avec l'horizon de litière et la végétation retirés

Les deux modalités étaient placées au plus proche possible l'une de l'autre afin d'éviter les variations micro-climatiques. Sur le terrain cela représentait une distance de 1 à 5 mètres en fonction de la topographie et de la végétation (Figure 8).



Figure 8: Photographies de deux modalités mésocosme forêt et pleine terre.

La modalité **mésocosme forêt** permettait, couplée avec la modalité **pleine terre**, de comparer la dynamique de régénération du hêtre en fonction du type de sol mais dans un même environnement local (proche et sous couvert forestier, Figure 9).

La modalité **mésocosme forêt** servait de modalité **contrôle**, tandis que la modalité pleine terre était la modalité **traitement**. Si différentes réponses étaient observées dans la dynamique de régénération elles étaient fonction des variables édaphiques différentes entre les sols forestiers et les sols standardisés à l'échelle nationale des MÉAs, l'environnement climatique à l'échelle climatique étant similaire.

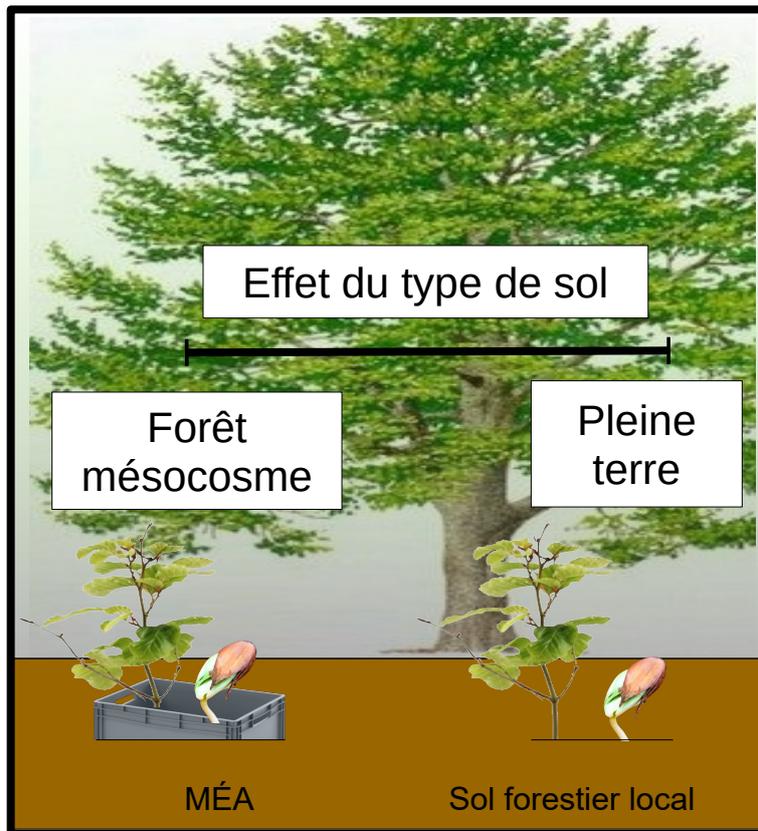


Figure 9: Schéma des 2 modalités sous couvert forestier permettant de tester l'effet du type de sol sur la dynamique de régénération.

1.2.3. Tester l'influence de la canopée forestière.

Dans chaque unité expérimentale, une troisième modalité était placée en **milieu ouvert**. Constituée d'une paire de MÉAs, ils étaient placés à moins de 100 mètres de la modalité **mésocosme forêt**. Cette limite arbitraire de proximité pour éviter les variations climatiques entre les modalités n'a pas toujours pu être respectée. L'objectif était de s'approcher des 100 % de degré d'ouverture du milieu. Il était parfois difficile de trouver des milieux ouverts avec ces critères. Un milieu ouvert pouvait être par exemple un champs,

une coupe forestière récente, une lisière de forêt (orientée vers le sud) ou encore une trouée forestière (Figure 10).

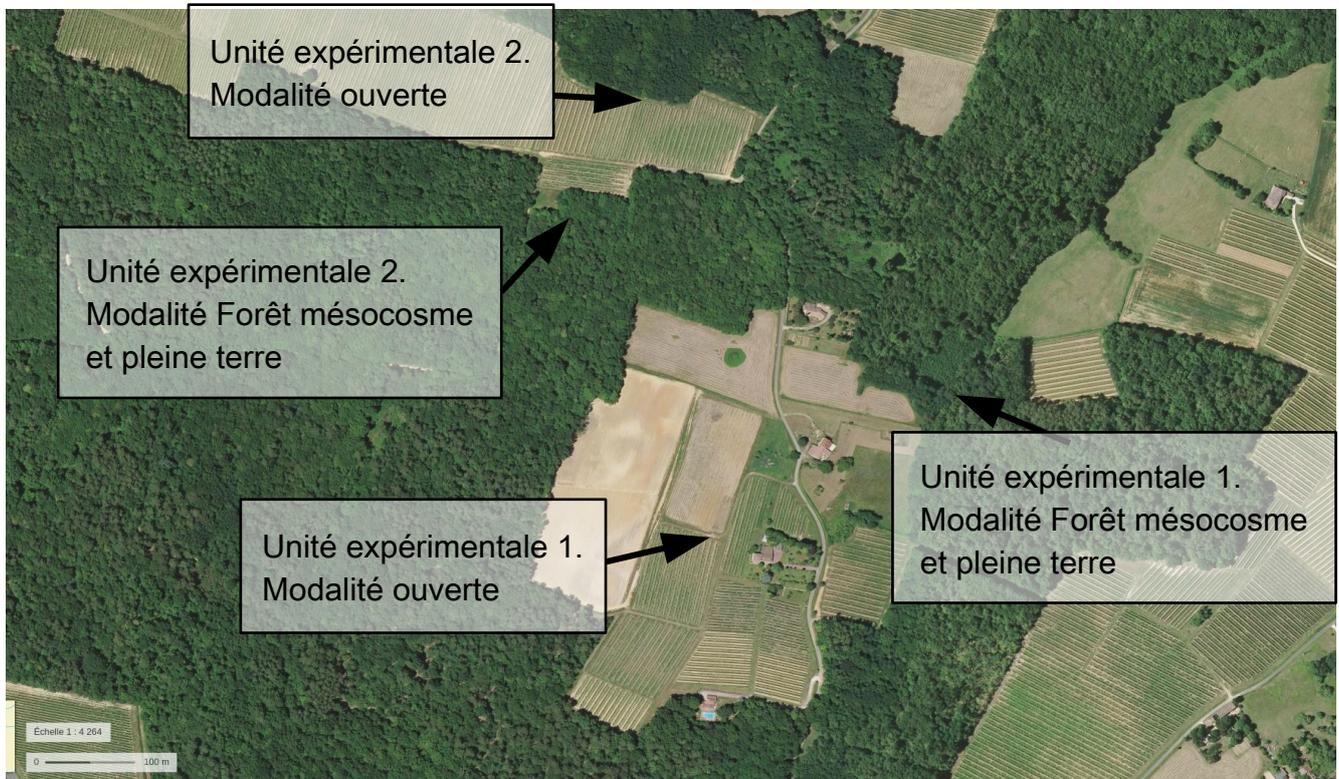


Figure 10: Exemple de disposition des modalités de deux unités expérimentales à Blasimon en Gironde.

Le critère d'ouverture du milieu avait été choisi comme prioritaire sur celui de la distance des modalités dans une unité expérimentale considérant le degré d'ouverture plus important dans la variation de l'environnement local. Ainsi dans certaines unités expérimentales les modalités en forêt étaient un peu plus éloignées de leur modalité ouverte du fait de la difficulté de trouver un site assez ouvert en pleine forêt domaniale ou en Gironde du fait du caractère privé des parcelles. La modalité ouverte (Figure 11) respecte également le cahier des charges en terme de topographie (pente et exposition).



Figure 11: Photographie de deux modalités ouvertes

La **modalité ouverte** (contrôle) permettait une fois couplée avec la modalité **mésocosme forêt** (traitement) de tester l'influence de la canopée forestière sur la dynamique de régénération du hêtre (Figure 12).

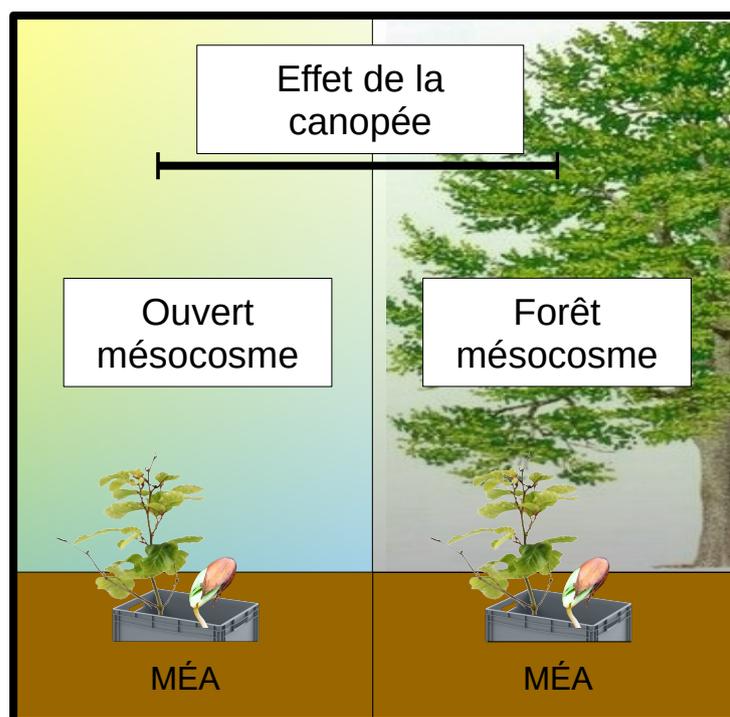


Figure 12: Schéma des 2 modalités sous couvert forestier permettant de tester l'effet de la canopée sur la dynamique de régénération.

Le matériel biotique présent dans ces deux modalités se trouvant dans des MÉAs, les variables jouant sur la dynamique de régénération ne pouvaient pas provenir des variables édaphiques mais nécessairement des variables environnementales climatiques locales ou modifiées par la canopée forestière. Un total de 128 MÉAs avaient été créés (Figure 13), 1 paire par modalité **mésocosme forêt** et 1 paire par modalité en **milieu ouvert** par unité expérimentale réparties sur 8 sites par zone (Figure 14).



Figure 13: Préparation terminée des 128 mésocosmes (février 2019)

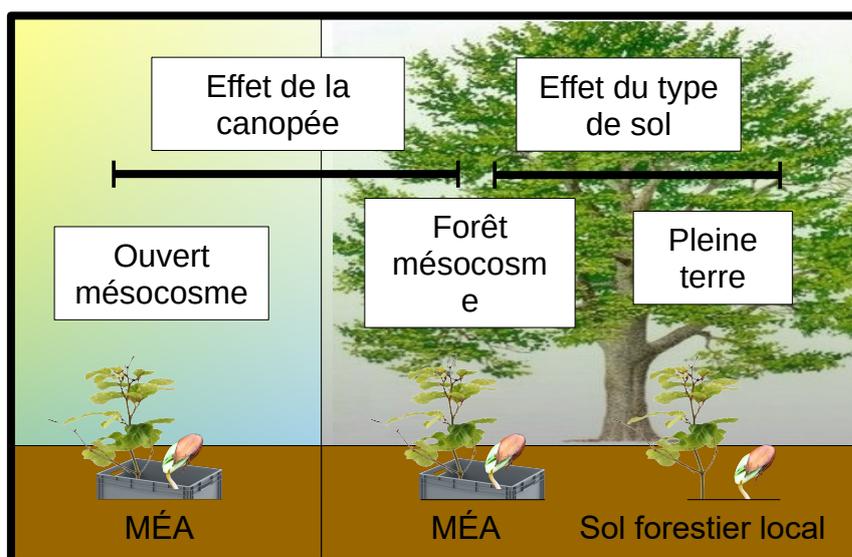


Figure 14: Schéma d'une Unité expérimentale avec les 3 modalités et les effets testés.

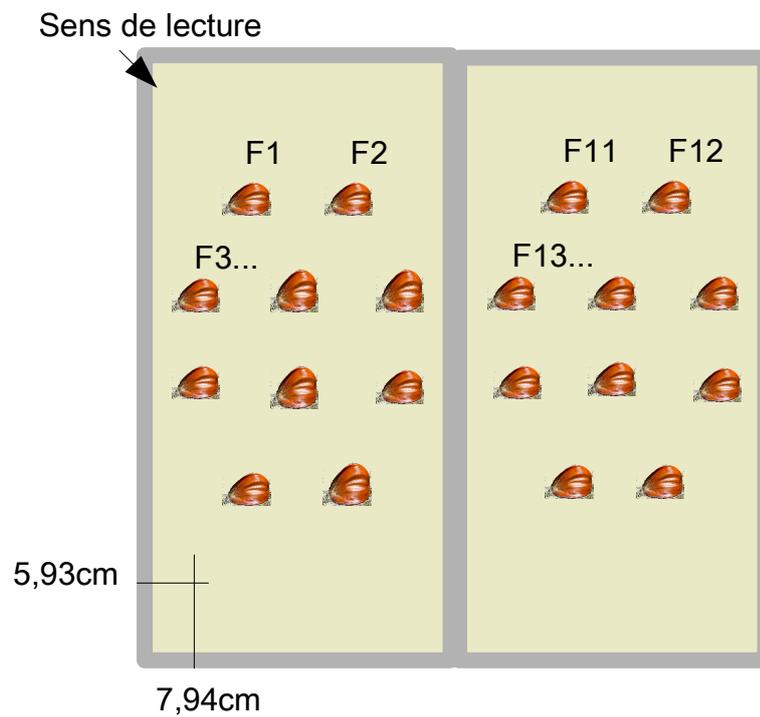


Figure 15: Schéma de plantation dans une paire de M&EA (équivalent en pleine terre)



Figure 16: Cadre de plantation dans un M&EA et en pleine terre

2. Matériel biologique et mesures.

2.1. Tester la dynamique de germination.

2.1.1. Dispositif et méthode de semis des faînes.

Des graines de hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) avaient été achetées à la sécherie de la Joux de l'ONF (Office Nationale des Forêts). Les graines avaient été collectées dans le nord de la France en 2018 (Hauts-de-France, FSY102, origine des essences forestières régulées par le code forestier Français ; *Fournisseurs, espèces réglementées, provenances et matériels de base forestiers, 2019*). La dormance avait été levée à la sécherie (vernalisation légèrement supérieure à 0°C et proche de 100 % d'humidité relative), sans aucun traitement chimique. Les graines étaient stockées dans le noir à + 3°C avant l'expérimentation. Ces graines issues du cœur de l'aire de distribution du hêtre devaient être mise à germer avec des graines provenant de la marge chaude de l'aire de distribution du hêtre. Introuvables dans le commerce, une campagne de récolte de graines avait été effectuée début octobre 2018 dans la hêtraie de la vallée du Ciron dans le sud-est de la Gironde. Au vu de la faible quantité et qualité de graines produites par ces hêtres en 2018 (*cf. E. Silva 2012*) et suite à des tests de flottaison, il avait été décidé d'annuler le test de provenance pour l'année 2019. Les résultats de germination et de suivi des plantules en 2019 sont exclusivement issus de la provenance FSY102 du cœur de l'aire de distribution du hêtre.

Un total de 1920 graines avaient été plantées, à savoir 20 graines par modalité (Figure 15) ou 10 graines par MÉA et équivalent dans la modalité pleine terre. Sur le terrain, pendant l'installation en mars 2019, les graines étaient conservées dans le noir dans une glacière.

Afin de standardiser l'emplacement des graines, un cadre quadrillé aux dimensions d'un MÉA était utilisé (Figure 16). Les graines étaient enterrées à 2 cm de profondeur. Les mesures effectuées pour suivre la germination étaient le succès de germination, la survie des plantules ayant germées, leur croissance en hauteur/diamètre et leur biomasse aérienne/racinaire finale. A l'exception des mesures de biomasses effectuées à la fin de la saison de végétation en décembre 2019, les autres mesures avaient été réalisées les mois de juin, août, octobre et décembre 2019.

2.1.2. Mesures et campagnes 2019 et 2020.

En 2019, l'effet de la provenance sur le succès de germination n'avait pas pu être testé. L'année suivante, de nouvelles graines de provenance nord FSY102 avaient été commandées à la sécherie de la Joux de l'ONF. Des graines en provenance de la vallée du Ciron (marge chaude de l'aire de distribution du hêtre) avaient été mises à ma disposition. Récoltées en novembre 2016, elles étaient stockées en conservation longue dans des réfrigérateurs (entre + 3 et 5 °C) au PNRGF de Guémené-Penfao (Pôle National des Ressources Génétiques Forestières). Les mesures effectuées étaient identiques à celles de 2019.

En gardant le même schéma de plantation et en alternant les provenances, 960 graines en provenance du cœur et 960 en provenance de la marge chaude avaient été plantées (10 graines par modalité ou 5 graines par MÉA et équivalent dans la modalité pleine terre).

2.2. Tester la dynamique de persistance de jeunes plants.

2.2.1. Dispositif et méthodes de transplantation.

Des jeunes plants de hêtre issus de graines récoltées dans la marge chaude (Gironde, vallée du Ciron) et des plants en provenance du cœur de l'aire de distribution du hêtre (FSY102 – Nord) avaient été achetés à la pépinière Naudet à Cazeneuve (33730 Préchac). Âgés de trois ans au moment de leur installation en mars 2019, ils avaient germé et grandi à la pépinière dans les mêmes conditions. De gabarit 30:50 cm à la vente, ils avaient été conservés dans un frigo à + 8°C avant l'installation. En suivant les conseils de la pépinière, la racine principale avait été coupée de 5 centimètres afin de favoriser l'installation et la croissance des racines.

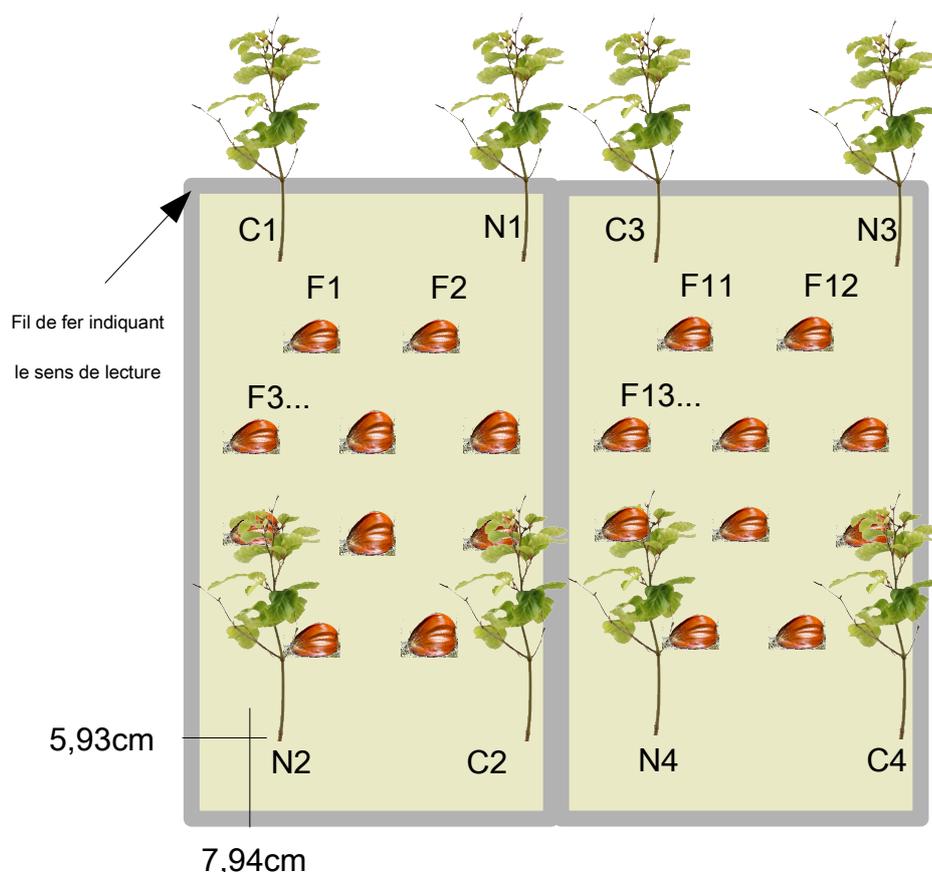


Figure 17: Schéma de la disposition des plants dans une paire de MEA. Disposition identique dans la modalité pleine terre. Provenance de la marge chaude (C – Ciron) et du cœur de l'aire de distribution du hêtre (N - Nord FSY102).

Dans chacune des modalités d'une unité expérimentale (**ouverte, mésocosme forêt, pleine terre**) se trouvaient 4 plants de chaque provenance (4 par paire soit 2 de chacune des provenances par MÉA ou son équivalent en pleine terre, voir Figure 17).

Une fois en place, les plants avaient été marqués avec un marqueur à 1 cm au dessus du niveau du sol au niveau du collet, en rouge pour la provenance de marge chaude et en noir pour la provenance du cœur. Cette marque en plus de permettre une identification plus rapide pour les accompagnateurs extérieurs venant prêter main forte lors des campagnes de mesure, permettait de standardiser les mesures du diamètre, toutes effectuées au niveau de cette marque.

En comparant la survie et croissance des plants entre les modalités **ouverte** et **mésocosme forêt** d'un côté et les modalités **mésocosme forêt** et **pleine terre** de l'autre, les effets de la canopée forestière et du type de sol sur la dynamique de régénération de jeunes plants de hêtre ont pu être testés. Avec ce dispositif, il était également possible de tester l'effet de la provenance des plants (cœur et marge chaude de l'aire de distribution) sur la dynamique de régénération. La réponse des provenances s'observait également en fonction des facteurs locaux testés grâce aux différentes modalités mises en place (**ouverte, mésocosme forêt, pleine terre**).

2.2.2. Mesures et campagnes 2019 et 2020.

L'année suivante, il était initialement prévu d'observer la réponse des plants ayant survécu à la première année. Suite à l'année exceptionnelle en termes de conditions climatiques en 2019, une deuxième cohorte de plants de hêtres avait été ajoutée au dispositif expérimental. Ils étaient issus de la même pépinière et cohorte que les plants en prove-

nance du cœur de l'aire de distribution du hêtre (nord - FSY102) achetés en 2019. Ils étaient donc âgés de 4 ans lors de leur installation en mars 2020. Deux plants par MÉA ou son équivalent en pleine terre de l'année 2019 avaient été retirés à la fin de la saison de végétation en 2019. Deux plants gardés en place étaient de provenances différentes puis les plants retirés étaient en priorité des plants morts pendant l'année ou les moins vigoureux.

Ainsi dans chaque modalité en 2020 se trouvaient :

- 4 plants de 4 ans en 2020 en provenance du cœur de l'aire de distribution de la nouvelle installation de 2020.
- 2 plants de 4 ans en 2019 en provenance du cœur et 2 plants de la marge de l'aire de distribution ayant été plantés en 2019.

Cette disposition en 2020 permettait à la fois de prendre en compte la capacité de résilience des plants de hêtre pour les deux provenances et d'observer la dynamique de régénération d'une nouvelle cohorte en provenance du cœur de l'aire de distribution pour une nouvelle année peut-être différente climatiquement.

Pour toute la durée de l'expérimentation, afin d'empêcher la prédation des grands et micro-mammifères sur les plants et les graines, toutes les modalités étaient recouvertes d'une cage de 1m³ de maille de 13mm (Figure 18).



Figure 18: Photographie d'une cage de 1m³ montée sur des cadres en fer à béton. Grillage flottant à la base pour qu'une fois les barres enfoncées dans le sol, le grillage recouvre le sol et empêche le passage de micro-mammifères.

Le grillage recouvrait également de chaque côtés, les 20 cm de sol à l'extérieur de la cage afin d'empêcher le passage des rongeurs et la prédation des graines.

3. Création du réseau RESCAN (REgénération Sol CANopée), partenaires et gestion des campagnes de mesures.

L'installation et la gestion de l'expérimentation à l'échelle nationale a demandé la création d'un réseau de collaborateurs ayant l'attrait des problématiques posées dans ces travaux et les disponibilités pour m'appuyer localement. Le réseau RESCAN (Régénération Sol CANopée) est composé de 6 collaborateurs répartis dans les laboratoires BIOGECO de l'Université de Bordeaux, ECODIV de Rouen, IMBE d'Aix-Marseille et SILVA de Nancy. Ma première mission avait été de coordonner l'installation d'une expéri-

mentation à l'échelle nationale. Les collaborateurs pouvaient m'aiguiller pour le choix des sites qui respectaient le cahier des charges. Les agents locaux de l'ONF des forêts domaniales dans lesquelles le dispositif expérimental était implanté nous avaient également conseillé quand au choix des sites afin de s'installer sur des parcelles qui respectaient le cahier des charges, avec aucune action de gestion forestière prévue durant l'expérimentation. En Gironde, les propriétaires des parcelles m'avaient également assuré qu'aucune action de gestion forestière n'était envisagée.

Au cours des saisons et des campagnes de mesures, je devais coordonner ces dernières, créer des protocoles de mesures compréhensibles et standardisés, partager les mesures et gérer les échantillons. Enfin je maintenais des contacts réguliers pour discuter des résultats et orienter la réflexion des articles scientifiques.

CHAPITRE 1 - RÉPONSE DE LA RÉGÉNÉRATION DU HÊTRE LE LONG D'UN GRADIENT BIOGÉOGRAPHIQUE

Dans un contexte de grande sécheresse

ARTICLE 1 EN PRÉPARATION: Forest canopy and local soils feedbacks on beech recruitment under climatic constraints: a biogeographical approach.

Authors

Ludovic Lacombe ¹
Sandrine Chauchard ²
Estelle Forey ³
Michaël Aubert ³
Christel Vidaller ⁴
Emmanuel Corcket ^{1,5}

¹ Univ. Bordeaux, INRAE, BIOGECO, F-33610 Pessac, France

² Univ. Lorraine, Agroparistech, INRAE, SILVA, F-54500 Vandoeuvre-les-Nancy, France

³ Univ. Rouen, INRAE, ECODIV, F-76820 Mont-Saint-Aignan, France

⁴ Univ. Avignon, Univ. Aix Marseille, CNRS, IRD, IUT, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), F-84911 Avignon, France

⁵ Univ. Aix Marseille, Univ. Avignon, CNRS, IRD, IUT, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), F-84911 Avignon, France

Corresponding author

Emmanuel Corcket

Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE) - Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Campus Saint Charles - Case 4, 3 Place Victor Hugo, CS 80249, 13331 Marseille Cedex 03 – France

<emmanuel.corcket@imbe.fr>

Abstract

The 'centre-periphery hypothesis' (CPH) suggests that tree species located at the warm margin of their distribution range will decline with climatic changes, but that local ecological factors may alleviate such global effects. Through an experimental design manipulating forest canopy and type of soil, beech regeneration was tested in the core and the margin of its distribution range during a year exceptionally warm and dry. Continentality, but not centre-periphery location, decreased germination rates and drove a positive effect of forest canopy on germinations. Local soils decreased the germination success whatever the biogeographical position. A framework integrating temperature and drought constraints as well as canopy and soil effects was proposed, extending the CPH.

Synthesis: tree regeneration under heavy climatic constraints were poorly related to latitudinal observed distribution patterns, following a continentality bioclimatic gradient. Forest cover facilitated tree germination in the driest bioclimate, whereas local soils reduced the regeneration ability of species.

Keywords

Centre-Periphery Hypothesis, climate change, *Fagus sylvatica*, germination, survival, continentality, temperature, water balance

1. INTRODUCTION

It is well established that climate change influences significantly and globally living systems (Parmesan & Yohe 2003), combining global warming and increasing climate aridity (Dai 2013, Trenberth *et al.* 2014). However, local climates may only partly be coupled with regional climate (Dobrowsky *et al.* 2011) and fine determination of ecological processes involved with local climate change as well as processes of vegetation responses remains still a challenge.

At a biogeographic scale, plant species distribution range may be divided into the centre area, experiencing low stress and favourable ecological niche, and the peripheral area usually linked to an ecological marginality for the species (Pironon *et al.* 2017). At the warm margin, located in low latitudes, climate change is supposed to involve population decline and range restriction as species are at the limits of their physiological and ecological tolerances (Jump *et al.* 2006, Jump *et al.* 2009). This is consistent with wide distribution range contractions of temperate forest tree species predicted by model-based projections for the next decades (Cheaib *et al.* 2012). However, local factors such as biotic interactions with forest canopy, topography, microclimate and soil physico-chemical characteristics should compensate for unfavourable regional climatic conditions and allow local species persistence at the warm margin (Hampe & Petit 2005, Dobrowsky *et al.* 2011, Vilà-Cabrera *et al.* 2019). A fine understanding of the ecological processes that may explain discrepancies between local patterns and general theories becomes then an important issue to assess the responses of tree species to climate change (Pironon *et al.* 2017, Vilà-Cabrera *et al.* 2019).

Among local ecological factors, tree canopy interactions and local soil characteristics are two potential drivers of persistence of plant populations outside their continuous distribution range. According to the stress gradient hypothesis, plant interactions should be mostly positive when climatic constraints are heavy especially due to habitat amelioration by neighbouring plants (Bertness & Callaway 1994, Bruno *et al.* 2003). Then, persistence of tree populations in the warm margin of their distribution range should be improved by forest canopy through a more favourable microclimate than the regional climate (Castro *et al.* 2004). Forest canopy maintains cooler temperatures at ground level due to shade and moisture conditions (De Frenne *et al.* 2019, Lenoir 2020, Zellweger *et al.* 2020). Old growth forests are able to generate cooler microclimates of 2.5 degrees in the spring maximum (Frey *et al.* 2016) and up to 7 degrees in the summer in the warm margin of beech in southwestern France (Walbott 2018). Tree forest canopy positively affects water availability at forest floor level by decreasing temperatures, wind, irradiance and vapour pressure deficit (Landuyt *et al.* 2019). Water availability also depends on local characteristics of soils such as texture, compaction and soil depth (Bréda *et al.* 2002; Kirchen *et al.* 2017) that define the capacity of a soil to absorb water, to retain it and to make it available to plants. Although soil properties are poorly taken into account in distribution range approaches, it is an important secondary factor to predict tree species distribution regeneration niches (Urbieta *et al.* 2011, E Silva *et al.* 2012b).

Studies dealing with tree distribution in response to climate change were mainly carried out on mature trees (Shafer *et al.* 2001; Dyberski & Pawlik 2020; Brandes *et al.* 2021). Distribution patterns of adult trees observed today mostly reflect past environmental and management conditions whereas observing the early stages of regeneration of tree species and their response to climate represents a response to the current environment and their resource requirements may be different from those of adult trees (Urbieta *et al.* 2011). Fo-

cusing on young life stage of tree allows moreover to take into account the role of local ecological factors decoupling the effects of macroclimate warming (Castro *et al.* 2004, Carron *et al.* 2021), or allow to observe early signal of species contraction or extension distribution range (Lenoir *et al.* 2009). To our knowledge, no experimental studies have been conducted at biogeographical locations to test dynamics of trees regeneration at early stages in the context of climate change.

European beech (*Fagus sylvatica* L.) is a major tree forest species in western Europe, covering a vast area from the Cantabrian mountains to the Carpathians and from Sicily to southern Sweden (Fang *et al.* 2006). In French lowlands, It is commonly found in the northern half of the territory which constitutes its core distribution range. In the southern warm margin, there are few isolated populations in the south east above the Mediterranean bioclimatic limit, and some rare populations in the south west (E Silva *et al.* 2012a). European beech is a mesic species, preferring humid atmospheres and well-drained soils, facilitating root exploration but not tolerating excess water content in the soil (Office National des Forêts. Direction technique 2007). Projections for future distribution of beech are quite dependant to the simulations model used, with uncertainties in plains and in the respective roles of atmospheric drivers such as temperatures, precipitations and CO₂. However, most models predict a dramatic contraction of its distribution range to 2055 (Cheaib *et al.* 2012). Observed patterns of beech populations dynamic are challenging such models predictions, since beech populations declined at the margin of their continuous range, but not in the core of their distribution range nor in isolated populations outside their continuous range (Vilà-Cabrera *et al.* 2019). Such discrepancies underline the need of mechanistic experi-

mental approaches to focus on processes and responses- of tree regeneration at biogeographical scale.

We set up an original experimental design using european beech as target species to test the hypothesis that patterns and processes driving tree germination and seedlings survival dynamic depend on latitudinal position in the distribution range of the species, as suggested by the centre-periphery hypothesis. More precisely, we examined the effect of forest canopy interaction and local soils on the dynamics of tree regeneration under climate constraints related to climate change.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Studied areas at the biogeographical scale and macroclimate

Four areas were investigated in France, representing contrasted parts of the observed distribution range of beech in Western Europe (Figure 1a) and constituting a Soil-Canopy Experimental Network (“ReSCan” for “Réseau Expérimental Sol-Canopée”). North-Western (NW) and North-Eastern (NE) areas were located in the core of its distribution range, respectively in the oceanic part (Normandy; 49.44°N | 1.10°E) and in the continental part (Lorraine; 48.68°N | 6.20°E). South-Western (SW) and South-Eastern (SE) areas were located at the margin (Jump et al. 2009) of beech distribution range, respectively and on a similar way in the oceanic part (Aquitainian basin; 44.83°N | -0.57°W) and in the continental part (border of Rhône Valley; 44.57°N | 4.75°E).

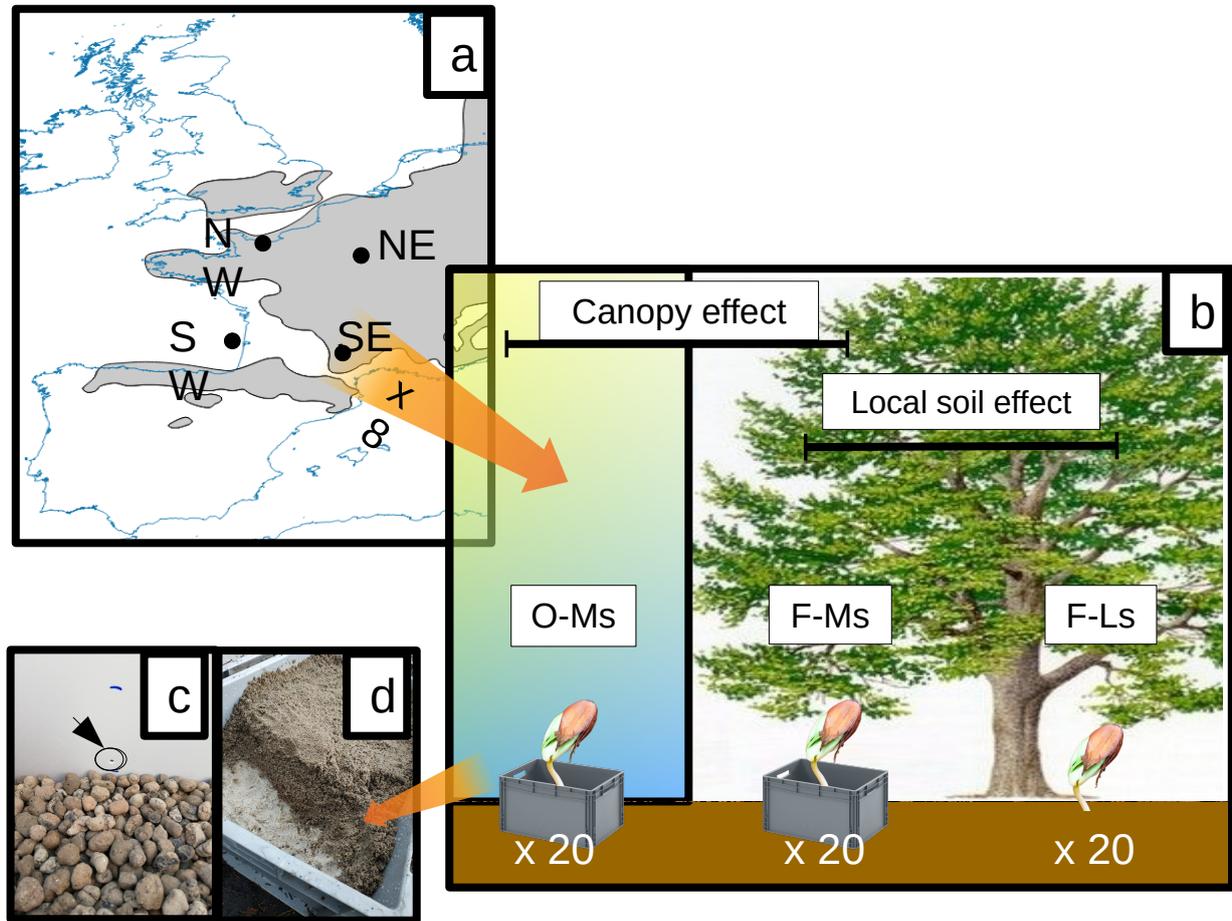


Figure 1 : Distribution range of *Fagus sylvatica* (a) in France according to the European Forest Genetic Resources (EUFORGEN) program with black dots indicating the study areas: North-Western (NW), North-Eastern (NE), South-Western (SW), South-Eastern (SE). In each study area 8 replicated sites of the experimentation (b). Three modalities (plots) are tested: one in an open environment in mesocosme (O-Ms), two under forest canopy in mesocosm (F-Ms) and in local soil (F-LS). Twenty seeds have been planted in each plot. Comparison between mesocosm plots is intended to discriminate an effect of the canopy, whereas forest plots are intended to discriminate the local soil effect. First layer of mesocosm with clay and drilled hole (c), sand and mixture layer (d).

Within each area, eight sites were identified and constituted replications to our experiments. The ecological conditions of these sites were standardized following several criteria: low elevation (40 to 580m), low slope (0 to 20°), southern exposure if any, calcareous bedrock excluding any sandy soils, and presence of beech or characteristic species of *Fagetalia* phytosociological order (Muller 1978).

To assess macroclimate at biogeographical scale, free atmospheric climate data recorded by METAR/SYNOP stations of Météo-France were used in the four areas (NW: 49,38°N | 1,18°E; NE: 48,69°N | 6,22°E; SW: 44,83°N | 0,69°W; and SE: 44,58°N | 4,74°E). Average (T), minimum (Tmin) and maximum (Tmax) temperatures and as well as total rainfall (P) have been extracted monthly and averaged for each area (S1) at three periods: 1979-2008, 2009-2018 and 2019. Potential evapotranspiration (PET) had been carried out using Thornthwaite (Thornthwaite 1948). Water balance was calculated as P-PET.

2.2. Experimental design, canopy and soil factors

In each of the 32 sites (4 areas x 8 sites), we assessed the role of forest canopy and soil on the germination and persistence of beech through three types of experimental plots. Forest canopy effect was tested in each site by coupling plots located in forest stands of broadleaf tree species [beech, sessile oak (*Quercus petraea* (Matt) Liebl.), *Q. pubescens*, pedunculate oak (*Q. robur* L.)] with plots located outside the forest, either in meadows or forest clearcuts (respectively “forest” and “open” plots). Each pair of plots were no more than 500 meters apart in similar topographic conditions. Soil was standardized in both forest and open plots using Artificial Edaphic Mesocosms (AEM; Walbott *et al.* 2019). AEM (hereafter called “mesocosm”) avoids stational edaphic variability by recreating confined and artificial substrate from natural soils, mineral and organic compounds in a 55 L x 35 W x 24.5 H cm plastic box (50 dm³; Walbott *et al.* 2019). A bottom mineral layer was created with 4 cm of clay balls covered with 8 cm of river sand. A soil organo-mineral layer was added in the top with 10 cm of a mixture of 3:5 river sand, 1:5 heather soil and 1:5 mixture of top-soil collected in each region to bring mycorrhizae, microorganisms and textural elements of original beech stand soils at the biogeographical scale. Plastic boxes were drilled 10 times at 4 mm diameter, 3 cm above the bottom to avoid rainfall flooding.

Mesocosms were buried by pairs so that the soil in the mesocosm was at external ground level.

The effect of local soil was tested in each site by coupling under forest conditions a plot with pairs of mesocosms with a plot with a similar open-ground area (respectively “forest mesocosm” and “forest local soil” plots). Both plots were spaced 5 metres maximum apart. Litter, vegetation and their roots were removed in forest local soil plots.

Thus, three experimental modalities were distinguished (Figure 1b): open plot with mesocosms (O-Ms), forest plot with mesocosm (F-Ms), forest plot with local soil (F-Ls). Each of the 96 plots cover an area of 1m², in which seeds of beech were established. Plots were protected from the herbivory of large mammals by a cage of 1m³ made of metal mesh with a 13mm frame.

2.3. Plant material and measurements

Seeds of beech were bought at the seed-drying Center of La Joux managed by ONF (French National Office of Forests) and were collected in the north of France in 2018 (FSY102 origin area). Dormancy has been broken at La Joux seed-drying Center, and seeds were stored at 3°C before the experiment without any physical or chemical treatment. Seeds were planted 2 cm under the soil surface in March 2019 at a density of 20 seeds per modality (10 seeds per mesocosm in O-Ms and F-Ms plots, 2×10 seeds on a similar area on local soil F-Ls plots). Seedling germination, height and survival were recorded individually in the 32 sites in early March, June, late August and October 2019. A seed was considered as germinated as soon as the sprout was seen. We considered the seedling dead when its aerial vegetative apparatus was dry. Rates of germination and survival

were calculated from the 20 seeds of each modality. The height of seedlings was measured from the base of the stem to the tallest green part of the stretched leaf. Seedlings were collected in december 2019, i.e. after the end of the vegetative season, and the diameter at the collar was measured as well as the root length. The root and aboveground dry weight (without leaves) was subsequently measured in the laboratory after 72 hours in the oven at 65°C. Based on the measurements, we calculated Root:Shoot ratio and Height:Diameter (cm/mm). Respectively, they provided information on the state of hydric stress (Gaudio *et al.* 2011), and on sturdiness to wind, drought or frost experienced by plants (Haase 2008).

2.4. Data analysis

All data analysis were done using R v3.4.4 (R Core Team 2018).

We conducted pairwise tests of student on germination and survival means of O-Ms and F-Ms modalities on one hand, and F-Ms and F-Ls modalities on the other hand to test the canopy effect and the local soil effect on germination, survival and growth at the end of the experiment.

Temporal effects of forest canopy and local soils on *Fagus* germination and survival were assessed following relative interaction intensity index (RII; Armas *et al.* 2004). RII_{Canopy} or RII_{LocalS} were positive when the tested ecological factors (forest canopy or local soil) showed a positive effect on germination or survival. Control conditions were represented by the open plots and by the plots with mesocosms, i.e. by plots without any interactions with the ecological factors that were tested (forest canopy and local soil). We calculated RII as:

$$\frac{R_{factor} - R_{control}}{R_{factor} + R_{control}},$$

with “R” referring to the regeneration variable mean (germination and survival). The significance of the canopy or local soil effect, i.e. the difference of RII values to zero, was establi-

shed by graphical determination of the 95% confident interval overlap with the “zero” RII line. This 95% confident intervals was calculated following Kivlin et al. (2013), with “n” the sample size and “s” the standard deviation:

$$\frac{S_{factor}^2}{n_{factor} \times R_{factor}^2} + \frac{S_{control}^2}{n_{control} \times R_{control}^2}$$

3. RESULTS

3.1. Macroclimatic constraints during the year 2019

Overall, mean temperatures during the three periods (mean regional climate 1979-2008, last decade 2009-2018 and the 2019 year) showed a general increase (S1). 2019 was warmer than the last decade, which was warmer than de forty years before. Whatever the period, a latitudinal gradient of temperature (mean, minimal and maximal) was observed: northern areas being colder than southern ones (S1). Besides, a longitudinal gradient raised since the recent increase in maximal temperatures (2019 vs. 2009-2018 mean) tended to be greater in continental sites (NE: +1.2°C; SE: +0.9°C) compared to oceanic ones (NW: +0.8°C, SW: +0.7°C).

Climate aridity increased in the last decade whatever the area compared to 1979-2008 mean, as shown by the general decrease of mean water balance during the period (S1). However, the year 2019 was relatively wet in the oceanic areas (NW and SW) but dramatically dry in the continental areas (NE and SE) when compared with the last decade (S1). This continental gradient was underlined by the absolute values of mean water balance in 2019, exceeding +12mm in the oceanic areas and being under +2.2mm in the continental areas (S1).

3.2. Forest canopy effects on tree regeneration

The effect of forest canopy on beech germination in mesocosms was contrasted according to the longitudinal position (Fig. 2). In continental areas (NE, SE), germination rates were higher under forest canopy, conversely to oceanic areas that showed lower germination (NW) or no significant differences in germination under forest canopy as compared to open plots (SW).

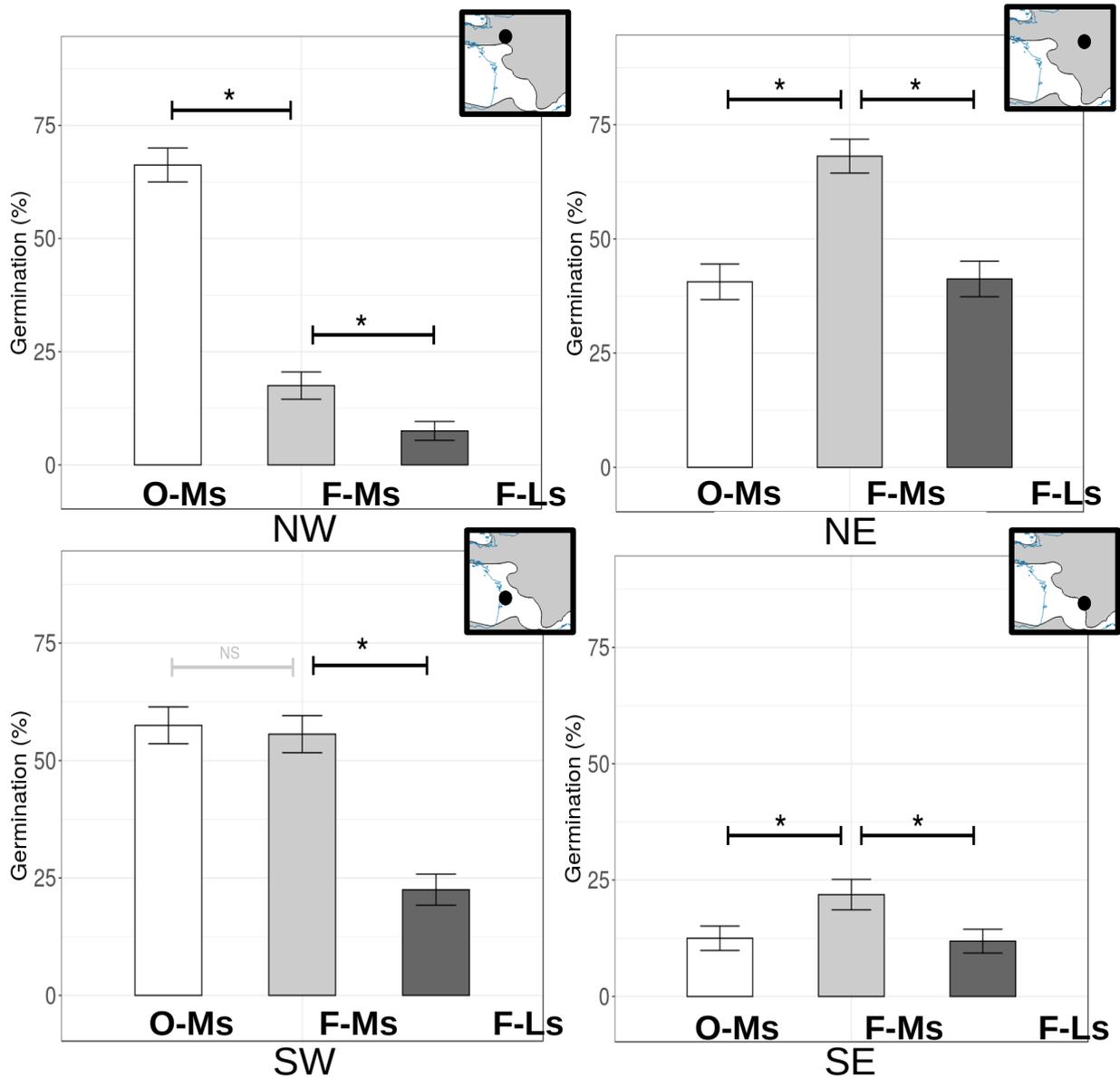


Figure 2: Barplots with mean and standard error (SE) of European beech germination along the biogeographic gradient in different modalities: mesocosm plots in open (white) and forest (light grey) environments, local soil plots in forest environments (dark grey). Significant differences ($P < 0.05$) are indicated with (*) and no symbol is shown when there were no significant differences.

These canopy effects were very stable along the year (Fig. 4A). Survival of seedlings was lower under forest canopy, but this trend was only significant in NE and SW at the end of the experiment (Fig. 3).

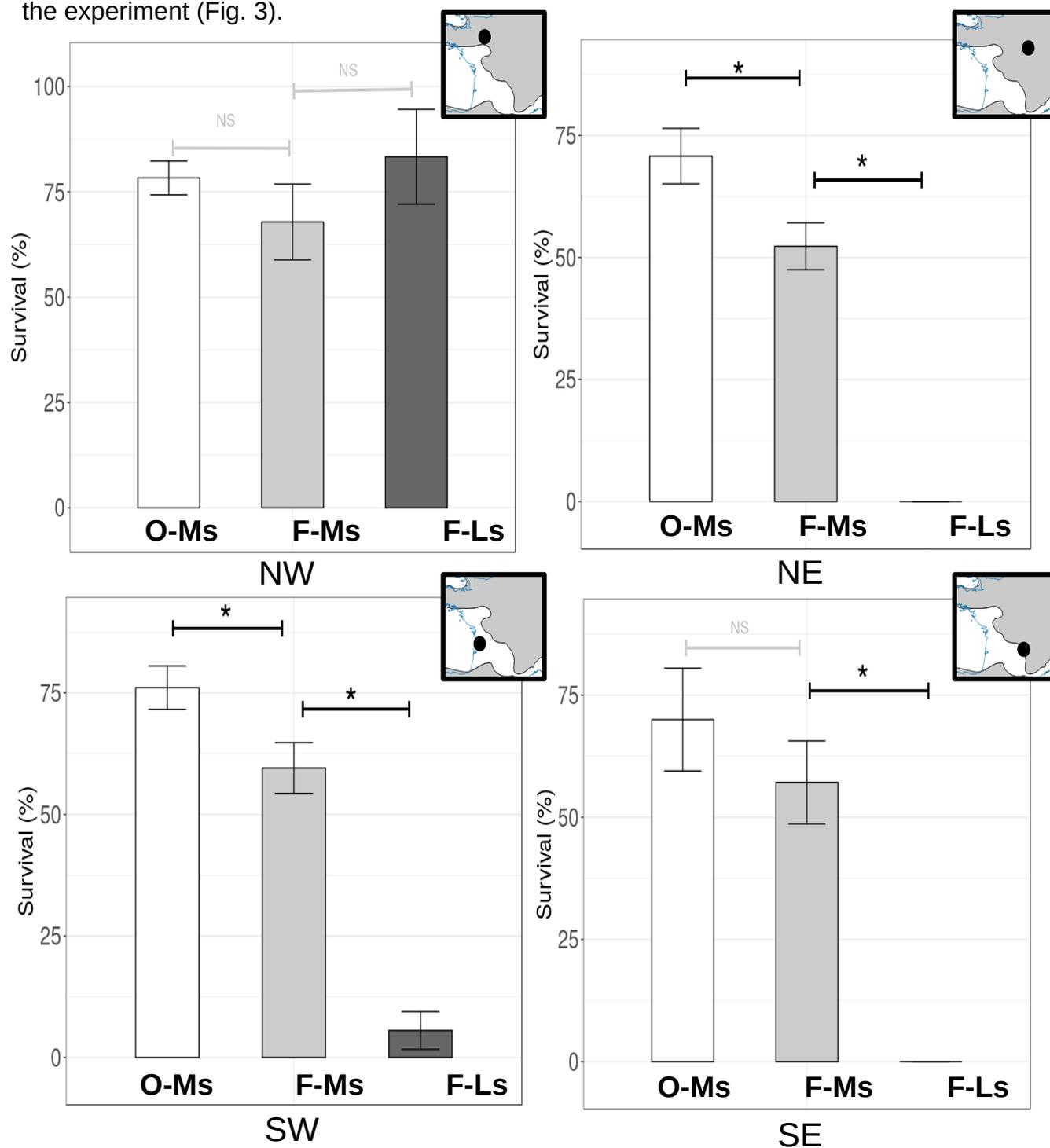


Figure 3: Barplots with mean and standard error (SE) of European beech survival along the biogeographic gradient in different modalities: mesocosm plots in open (white) and forest (light grey) environments, local soil plots in forest environments (dark grey). Significant differences ($P < 0.05$) are indicated with (*) and no symbol is shown when there were no significant differences.

For every areas excepted the wettest one (SW), the negative effect of forest canopy increased between June and October. For the driest area (SE), a transient positive effect of forest canopy appeared during the summer only (Fig. 4B).

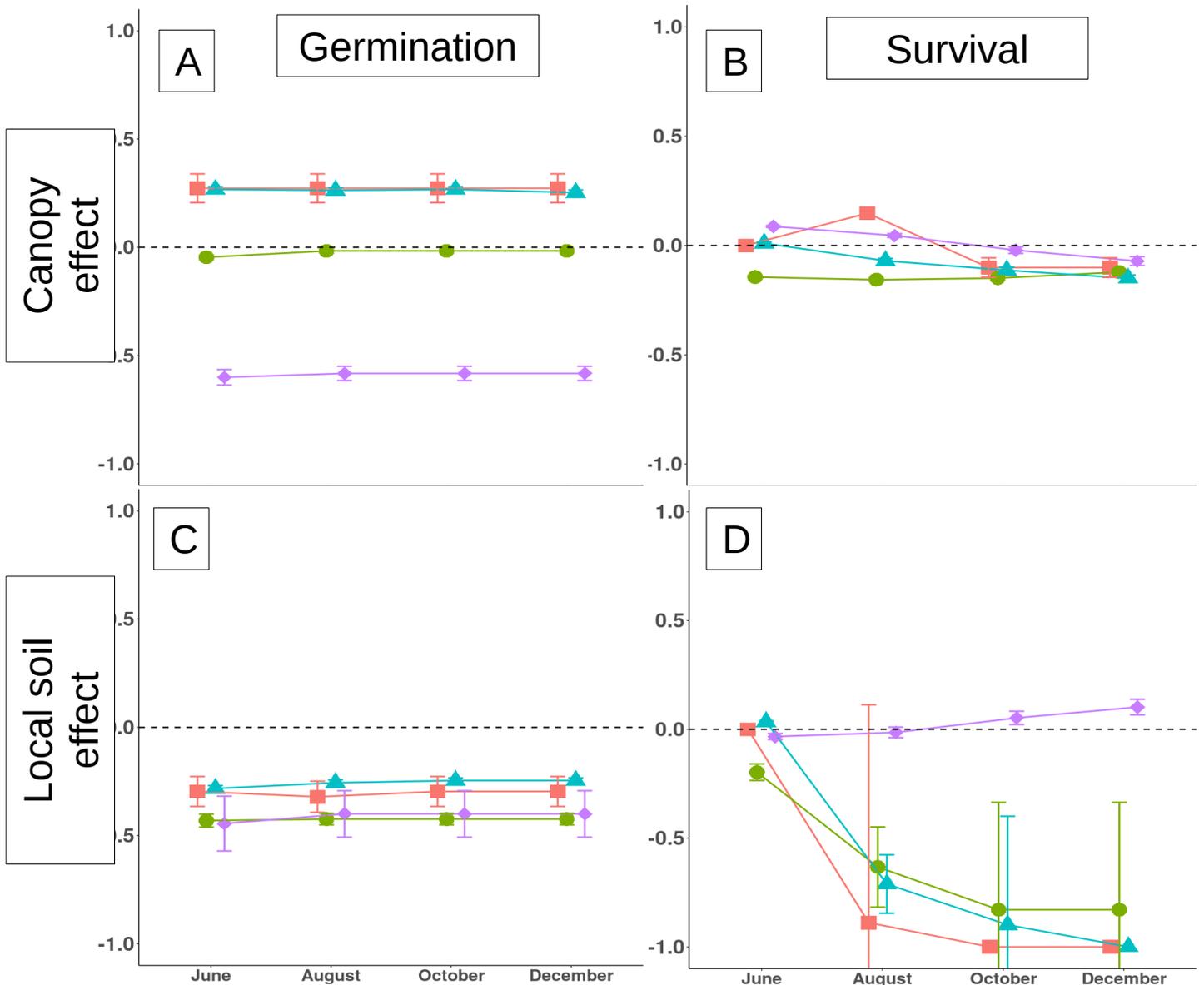


Figure 4: Temporal dynamic of canopy (A, B) and local soil effects (C, D) on germination (A, C) and survival (B, D) in four period: spring (march-June), summer (June – August), early autumn (August – October), late autumn (October – December). Study sites are represented by the following forms: diamond \blacklozenge (NW), triangle \blacktriangle (NE), circle \bullet (SW), square \blacksquare (SE). Error bars represent lower and upper bounds of the 95% confidence intervals. Effect size was significantly different from zero when error bars did not overlap the zero axis.

At the end of the growing season, total dry biomass and Root:Shoot dry biomass of seedlings were lower under forest canopy, although not significantly for Root:Shoot dry biomass in SE (Tab. 1). Height:Diameter ratio of seedling was higher under forest canopy whatever the biogeographic location (Tab. 1).

Table 1: Growth and architectural variables of germinated seeds. Sample size (N) represent seedlings that have germinated and are still alive at the end of 2019 in each region. Local soil modality results are not presented due to insufficient survival in the latter.

Study site	NW		NE		SW		SE	
Modality Sample size	O_Ms N = 83	F_Ms N = 19	O_Ms N = 46	F_Ms N = 57	O_Ms N = 70	F_Ms N = 53	O_Ms N = 14	F_Ms N = 20
Total Biomass (mg)								
Mean	1028.1	122.5	1270.8	224.6	1192.1	244.5	890.2	647.4
se	± 51.9	± 10.7	± 91.4	± 15.2	± 99.3	± 19.4	± 91.0	± 48.3
p	< 0.001 ***		< 0.001 ***		< 0.001 ***		< 0.05 *	
Root:Shoot Biomass								
Mean	3.20	1.04	3.64	1.40	2.53	1.09	2.94	2.48
se	± 0.93	± 0.24	± 0.79	± 0.39	± 0.75	± 0.34	± 0.97	± 0.62
p	< 0.001 ***		< 0.001 ***		< 0.001 ***		< 0.17	
Height:Diameter (cm/mm)								
Mean	4.27	6.91	5.90	7.17	5.18	7.98	4.41	4.96
se	± 1.10	± 1.58	± 1.26	± 1.80	± 1.51	± 1.57	± 0.80	± 0.73
p	< 0.001 ***		< 0.001 ***		< 0.001 ***		< 0.05 *	

3.3. Soil effects

Whatever the area, germination was significantly lower in local soils than in mesocosms (Fig. 2). Similarly to canopy effects, the type of soil did not affect germination rate during the season (Fig. 4C).

Seedling survival decreased dramatically to almost zero in local soils, excepted in the area experiencing the less summer drought (NW) where no significant differences in seedling survival was noticed according to the type of soil (Fig. 3). These negative effects of local soil on seedling survival occurred in the beginning of summer (Fig. 4D).

The comparison of the growth variables were not exploitable in local soil plots, due to the lack of seedling survival.

4. DISCUSSION

4.1. Patterns at regional scale: from chorology to bioclimatical gradients

The experimental areas were established in order to cover two contrasted locations in the centre of the distribution range of beech (NW and NE), and two contrasted locations in the periphery (SW and SE).

Over this latitudinal gradient of chorology, these areas belong to different biogeographical territories [atlantic (NW), subatlantic (NE), thermoatlantic (SW), supramediterranean (SE)] (Ozenda 1994) owing to different climatic types [degraded oceanic (NW), semi-continental (NE), altered oceanic (SW), altered mediterranean (SE)] (Joly et al. 2010). The latitudinal differentiation between centre and periphery is mainly supported by temperatures whatever the time period, which is consistent with current models (Jump *et al.* 2009). Mean, minimum and maximum temperature increases are higher in the northern part of beech distribution range than in the southern (S1). Nevertheless, water balance was not related to this geographical partitioning (S1) although its key role in theoretical models revisiting CPH (Vilà-Cabrera *et al.* 2019).

In ReSCan network, a longitudinal gradient is supported by a relative increase in maximal temperatures recorded in continental areas (NE and SE). Continentality is one of the main bioclimatical gradients allowing to characterise present vegetation distribution (Rivas-Martinez *et al.* 2011, Michalet *et al.* 2021). Combining both latitudinal and continentality components of bioclimatic gradients is a challenge to built more integrative theoretical models to assess vegetation responses to climate variation.

As shown in ReSCan network, 2019 was overall an especially warm and dry year as compared to the mean of the last decade, that was itself especially warm and dry as compared to the mean of the thirty previous years. Extreme climate events such as heatwaves hit western Europe in 2019 and were clearly considered as human driven climatic signal (Vautard *et al.* 2020). Their occurrence is expected to become more and more frequent, suggesting that macroclimatic constraints from climate change should explicitly be taken into account in general models assessing patterns and processes of plant distribution.

4.2. Forest canopy effects on beech germination and seedling survival

The effects of forest canopy on beech germination varied along a longitudinal gradient. Canopy facilitation (Vilà-Cabrera *et al.* 2019, Zellweger *et al.* 2020) were only observed in continental areas (NE and SE; Figure 2), and can be related to specific climatic constraints. In spring, i.e. during the germination period, mean minimal temperatures were 4.8°C in NE (5.7 to 8.1°C in other areas in march-may), and water balance were -60.3mm in SE (-25.4 to -6.0mm in other areas in march-may; S2). This positive effect of forest canopy on germination in ReSCan more continental areas may be explained by a buffering effect of tree canopy on low temperatures (Haesen *et al.* 2021) and drought level (Wassie

et al. 2009; Pugnaire et al. 2011), a moderate increase in temperature improving beech germination (Walbott et al. 2018).

Table 2: Standardization of the bioclimatic gradient according to water balance, temperature and seasonal beech responses to local ecological factors (canopy and local soil). a. In spring (march to may 2019) : P-PET = water balance, min Tmin = Tmin of the coldest day. b. In summer (June to August 2019) : P-PET = water balance, Tmax = mean of the daily maximal temperatures.

a. Spring 2019	Area	P-PET (mm)	min Tmin (°C)	Relative seasonal climatic constraint	germination	
					Canopy effect	Local soil effect
	NW	-6,03	-0.6	low	-	-
	SW	-25,41	1.7	medium	n.s.	-
	NE	-6,69	-2.1	high	+	-
	SE	-60,33	2.4	high	+	-

b. Summer 2019	Area	P-PET (mm)	Tmax (°C)	Relative seasonal climatic constraint	survival	
					Canopy effect	Local soil effect
	NW	-66,1	24.8	medium	n.s.	n.s.
	SW	-84,1	28.0	high	-	-
	NE	-101,48	27.8	high	-	-
	SE	-141,41	28.6	very high	n.s.	-

Across the 32 sites of ReSCan network, a bioclimatic gradient arose based on water balance and minimal temperatures in spring (S2), determining a gradient of climatic constraint (Tab. 2). A shift of biotic interactions occurred from the wettest area (NW) where forest canopy exerted competition on beech germination, to the driest and coldest end of the gradient (NE, SE) where canopy facilitated beech germination in continental areas. This shift from competition to facilitation following a gradient of ecological constraints is consistent with the stress gradient hypothesis (Bertness & Callaway 1994), but not with individual-based models depicting tree populations distribution as a trade-off in the use of light and water resources in contrasted environments (Smith & Huston 1989). At the germination stage, beech performances are higher in environments experiencing both low resources in water and light (facilitation in continental areas), according to the habitat amelioration concept synthesized by Bruno et al. 2003. Conversely, germination is higher outside the forest canopy, suggesting a need of high light level for beech in a wet environment (atlantic bioclimatic territory: NW). This might be related to the low annual sunshine rate in

this area (148h vs. 179 to 238 for other areas; S2) that reinforce the limiting light availability for understory vegetation.

Forest canopy effect on seedling survival were quite different. The critical period for seedling survival is the summer (Fig.4), which was exceptionally warm and dry in 2019 (Vautard *et al.* 2020; S2). The overall trend to negative interactions of forest canopy for seedling survival underlines the fact that greater access to light is necessary for its survival (Szwa-grzyk *et al.* 2001). Moreover, during the severe 2019 climate constraints, it would also be consistent with a tree canopy rainfall interception that occurs when rainfall are scattered (Barbier *et al.*, 2009). The number of rainfall events exceeding 10mm in ReSCan network was ranging from two (SE) to five (NE) (Infoclimat.fr Version 5.4). Incident precipitation separates in throughfall and stemflow (Park & Cameron 2008). Part of the precipitation evaporates, some passes through the foliage (throughfall), some runs off the branches to the trunk (stemflow) (Crockford & Richardson 2000, Chappell *et al.* 2001). These three components obviously depend on the characteristics of the rain event such as its duration and intensity (Puckett 1991, Link *et al.* 2004, Toba & Ohta 2005).

The bioclimatic gradient standing out in summer from ReSCan network and affecting seedling survival was driven by water balance (Tab. 2). Canopy competition for water was significant in intermediate level of climate constraint during the summer, i.e. in NE and SW areas. Combining both regeneration stages along the bioclimatic gradient (Fig. 5c), canopy effects were positive for germination in the more constrained environments, but regeneration were negatively affected by forest canopy when bioclimate improve, for seedling survival during the summer in intermediate levels of climatic constraints, and for seed germination in spring in mild environments.

Patterns of seedlings growth were quite similar, whatever the biogeographical location. In SE, results were less significant, certainly due to the low seedling survival in this supramediterranean area (Tab.1). Beech seedling had lower total biomass under forest canopy, with a relatively important decrease in root biomass and an increase in Height:Diameter ratio suggesting a vertical growth to cope light limitation by forest canopy. Decreasing root proportion in a plant lead to a decrease in drought stress resistance (Haase 2008) and is consistent with the trends of decrease in survival under forest canopy during this extreme climatic year.

4.3. Local soil effect on beech regeneration

Local soils decreased the regeneration ability of beech as compared with standardised mesocosms, whatever the biogeographical location and the position in the bioclimatic gradient. The biogeographical centre-periphery hypothesis was not confirmed since in the southern areas no differential effect of soil on beech regeneration were occurring. However, bioclimatic stress-gradient hypothesis was supported by the fact that soil effects did not influence significantly beech seedling survival at the wettest end of the gradient. The stable and dramatic negative effects of local soils underlined the difficulties for the seeds to germinate on the natural soils conditions of ReSCan network. Soil appeared to be a key local filter, acting at the very early stage of tree regeneration. The main difference between local soils and mesocosms that may explain such pattern at the germination stage is the texture, that is silty-clayed in local soil vs. sandy in mesocosms. Positive influence of sandy soils vs. clayed soil were reported for adult trees, due to a better ability for water percolation in drought limited environments (Ibáñez *et al.* 2014, Case & Staver 2018), but also for beech recruitment (E Silva *et al.* 2012). Severe compaction related to clay texture has been reported to inhibit seed germination and limit seedling growth (Kozłowski 2002). In

wetter environment, the sandy textural advantage for water percolation disappears, as found in the atlantic part (NW) of ReScan network for seedling survival.

The processes underlying beech responses to soil effects were tightly related to the seasonality of germination and survival dynamics. Germination success depends on initial conditions in early spring, and especially soil moisture content during the period of seed rooting (Ammer *et al.* 2008, Barna 2011). After the seeding in ReScan network, rainfalls were very scarce everywhere (from 49.27 to 58.27 for three months in spring, S2) corroborating a positive effect of mesocosm sandy soils. For seedling survival, the negative local soil effect was dramatically exacerbated during the summer (i.e. from August) in all areas excepted in the wettest atlantic one.

4.4. Toward an integrated model for tree regeneration

The ReScan network is a biogeographical scale design, allowing a global approach integrating chorology, biogeography, bioclimatology and ecological processes involved in tree regeneration under climate constraints reflecting usual conditions in a world with a changing climate. Based on *in situ* experiment in four contrasted areas representative of the western distribution range of European beech, ReScan is a starting point for proposing a comprehensive model for tree regeneration dynamic under climate change.

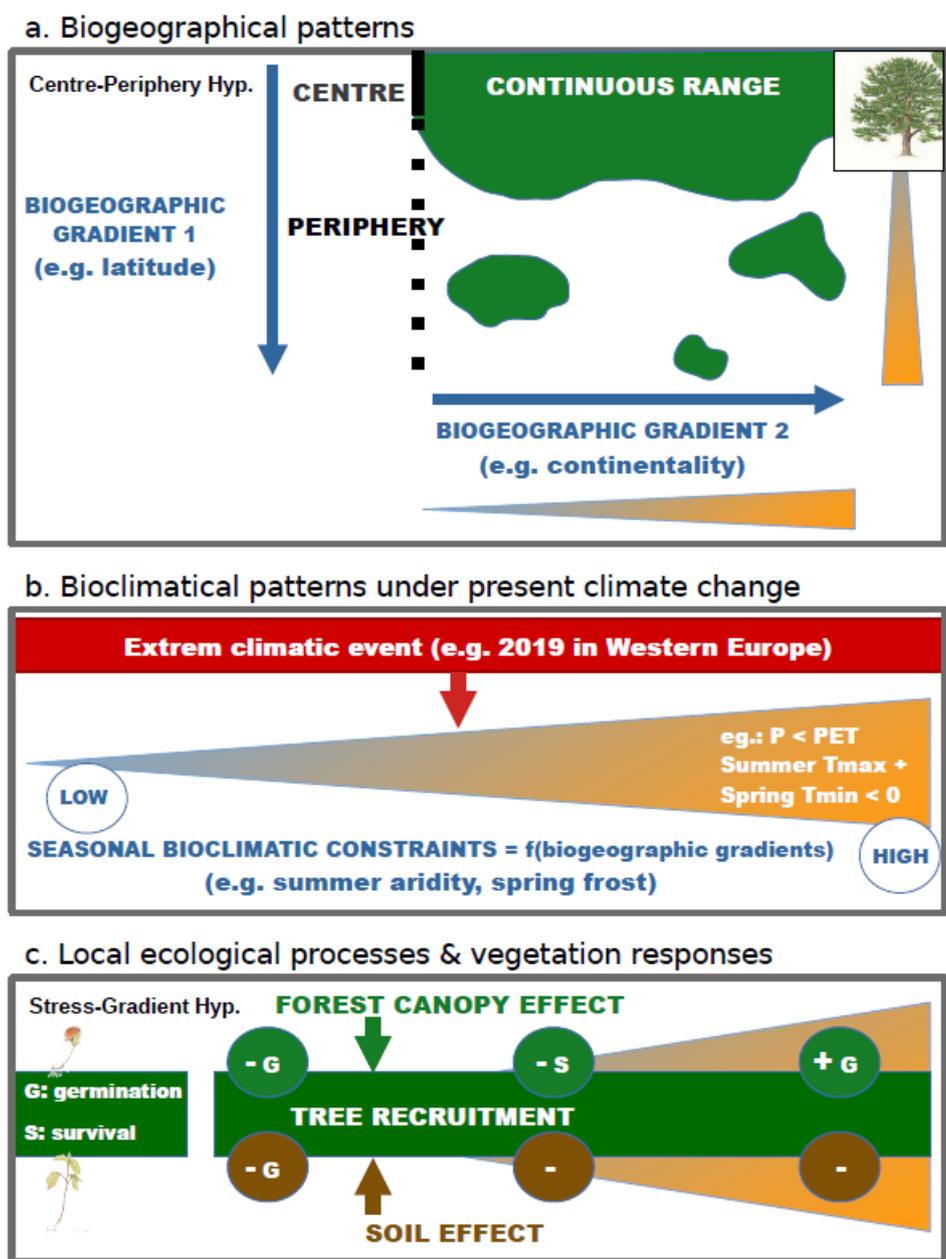


Figure 5: integrated RESCAN (regional vs. local soil-canopy) model for plant recruitment. Regional and local scale effects on plant recruitment are represented by “+” (positive effect), “-” (negative effect). The effect symbol is valid for germination (G) and survival (S) when no letter is specified.

This synthetic model aims to extend the centre-periphery hypothesis based on species chorology to a wider biogeographical approach including natural gradients such as latitude or continentality (Fig. 5a). The second step is to identify the regional climatic gradient constraints that may occur on vegetation regeneration given that this present bioclimatic

gradient (i.e. possibly during extrem climatic events) may noticeably differs from “historical” bioclimatical gradients established from climatic reference periods of usually 30 years. This attempt allows to propose seasonal bioclimatic constraints gradients, taking into account different types of constraints for tree regeneration such as spring frost or summer water balance (Fig. 5b). Under macroclimatic constraints like these recorded in 2019, bioclimatic gradients are not only latitudinal and related to the present observed distribution patterns of tree species, but may follow regional gradients such as continentality that are not consistent with present distribution patterns that are a legacy of passed climatic filters on tree species installation decades ago, under an other climate. The bioclimatic variables identified for beech in ReSCan was summer water balance, summer maximal temperatures, and mean minimal temperatures of the coldest month of spring (Tab. 2), which suggests that temperature is only one component of climate processes induced in the dynamic of tree regeneration.

The last stage is to link such regional gradients to local scale processes, to test the hypothesis of a positive or negative feed-back of local ecological factors such as canopy or soil on global bioclimatic constraints level. In periphery where populations are isolated and located at the equatorial end of the distribution range, ecological conditions should be too severe and recruitment should be difficult if not impossible without the occurrence of local processes such as canopy facilitation or microhabitats improvement (Frey et al. 2016, Zellweger et al., 2019, Walbott, 2018). In the centre of distribution range, the persistence of species should be assured. However, when focusing at early stage regeneration of tree species during increasingly dry years, the dynamic of recruitment of trees does not follow such latitudinal trend but a longitudinal one driven by a regional bioclimatic gradient of

continentality. In the wettest and more oceanic environments (atlantic and thermoatlantic areas), local factors had a negative effect on germination but no effect of the latter on survival. In the drier and more continental environments (subatlantic and supramediterranean areas), local factors had a negative effect on survival. Canopy improved germination but the local soil hindered it. These interplaying factors may explain that forest trees such as European beech tolerates shade but prefers bright light (Balandier et al. 2006, Islam et al. 2016). Seedlings can be established under closed forests (Wagner et al. 2010) but if these conditions are maintained, regeneration is weak and faces a higher mortality rate (Ascoli et al. 2015).

4.5. Tree regeneration issues

Trees play a key role in the global carbon and hydrological cycles and in maintaining biodiversity (Vilà-Cabrera *et al.* 2019). However, the distribution of adult trees is mostly a reflection of past conditions (climate, forest management). Observations of early plant life stages (seedlings) reflect a response of the current environment (Urbieta *et al.* 2011). Therefore, the needs (conditions and resources) supporting regeneration might be different from those of adult trees. An advantage to investigate regeneration of plants at their southern margin of distribution is that it may provide a scenario of ecological conditions that may develop in more northern areas given the current global warming trend (Castro *et al.*, 2004). Thus, the response observed in the warmer margin of the beech range may be representative of future responses in more northern regions. These results might suggest strategies for conservation and restoration in the light of climate change. Regeneration dynamics discriminate against models based on mature trees. More importance is given to local factors on early stages. As long as the plants are below the canopy, they are de-

pendent on the canopy. They are therefore not entirely dependent on the global climatic factors widely used to explain the persistence dynamics of adult trees.

The recurrence of drought events the last 10 years might become increasingly common the next few years. Both mean mensual temperatures and water balance increased in each areas from 1979 to 2019 (S1). The drought periods of the last decade are within historical variability and are not without precedent in the last millennium in Europe (Ionita et al., 2021). However, with a shorter time step, focusing on the vegetation period, the droughts of the last ten years are the most extreme observed due to the precipitation deficit that extends spatially and in intensity in Europe (Hanel et al., 2018). Although the recurrence of droughts and their intensity is increasing, especially in the southernmost regions of Europe, encouraging beech growth have been observed in these regions. A recent increase in beech growth in its warm margin, particularly in the Mediterranean, contradicts the water stress hypothesis (Seynave et al., 2008; Tegel et al., 2014). This implies that beech persistence in the warm margin might be explained by factors other than climatic ones. These other factors may be local factors such as the canopy which could have a negative effect on persistence during periods of high rainfall deficit. Similarly, soil characteristics such as low mineral texture, high compaction, and low infiltration capacity restrict what little water is available in dry periods such as the 2019 growing season. As these recent results show, the persistence of beech is facilitated in the warm margin by local factors that can have a negative effect in the core.

5. CONCLUSION

The model proposed from the ReScan experimental network assumes that the regeneration of forest trees under climate change is partly independent of the present distribution range of species, but depends on current bioclimatic gradients such as water balance and local factors such as tree canopy and soil composition, especially at the germination stage. Even in the centre of the distribution range, germination might be relatively low as compared to wettest sites at the periphery of the distribution range, with negative effects of local canopies and soils compared to control conditions (without forest canopies and in standard mesocosms). Once the step of germination is reached, local factors do not affect survival in the centre of distribution range with low climatic constraints. Furthermore, in the driest sites, tree canopy promote the germination (even if the germination is low) but deplete survival of seedlings. Local soils increased the climatic drought and showed negative effects on both germination and survival. In a persistent trend of climate water deficit continues, areas in the core of the beech's range may be less favourable for maintaining its regeneration. In this context of global warming, populations in the core could disappear while some populations in the warm margin could be preserved with regeneration and persistence of seedlings still possible.

Acknowledgements

We thank Adib Ouayjan for his help in the field and data collection. We also thank National Forest Office (ONF) and the landowners who allowed us to set up the experiment.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary 1: Table of the mean, minimal, maximal monthly temperatures and Mean mensual Water Balance (P-PET) over 3 time steps: the year 2019, the average of the last decade and 40 years before for the four study areas.

Study area	DATE	Mean monthly temperatures (C°.) (Tmin - Tmax)	Mean Water balance (mm.)
NW	1979-2008	10.3 (6.7 – 14.2)	20
	2009-2018	10.9 (6.9 – 15.3)	10,6
	2019	11.4 (7.2 – 16.1)	12,9
NE	1979-2008	9.5 (6.0 – 14.7)	16,3
	2009-2018	10.3 (6.7 – 15.8)	2,9
	2019	11.2 (6.8 – 17.0)	-3,7
SW	1979-2008	13.7 (9.0 – 18.3)	17,4
	2009-2018	14.3 (9.6 – 19.0)	4,3
	2019	14.9 (10.1 – 19.6)	17,5
SE	1979-2008	11.9 (9.1 – 18.4)	18
	2009-2018	13.0 (9.9 – 19.2)	7,4
	2019	13.5 (9.9 – 20.1)	2,2

Supplementary 2: Table of the average, minimal, maximal temperatures, precipitations, water balance (P-PET) and Hours of sunshine in early Spring (March to May) from the meteorological records of airport stations in the four study areas in 2019.

	Spring (march-may)				
	Tmin (°C)	Tmax (°C)	P (mm)	P-PET (mm)	Sunshine (h)
NW	5.73	15.1	51.63	-6.03	148
NE	4.8	15.57	58.27	-6.69	179
SW	8.07	18.27	57.57	-25.41	201
SE	7.83	18.43	49.27	-60.33	238

CHAPITRE 2 - IMPORTANCE DES VARIABLES DE L'ENVIRONNEMENT LOCAL SUR LA RÉPONSE FINE DES PREMIERS STADES DE VIE DU HÊTRE

ARTICLE 2 EN PRÉPARATION: The importance of local climatic and soil factors on beech germination and survival across contrasted biogeographic areas in France.

Authors

Ludovic Lacombe ¹

Michaël Aubert ²

Sandrine Chauchard ³

Estelle Forey ²

Christel Vidaller ⁴

Emmanuel Corcket ^{1,5}

¹ Univ. Bordeaux, INRAE, BIOGECO, F-33610 Pessac, France

² Univ. Rouen, INRAE, ECODIV, F-76820 Mont-Saint-Aignan, France

³ Univ. Lorraine, Agroparistech, INRAE, SILVA, F-54500 Vandoeuvre-les-Nancy, France

⁴ Univ. Avignon, Univ. Aix Marseille, CNRS, IRD, IUT, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), F-84911 Avignon, France

⁵ Univ. Aix Marseille, Univ. Avignon, CNRS, IRD, IUT, Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE), F-84911 Avignon, France

En préparation

1. INTRODUCTION

The persistence and dynamics of plant populations are affected by climate changes, and especially climatic drought events has been identified as the most important factor influencing population mortality (e.g. *Fagus sylvatica* mortality; Archambeau et al., 2020). Extreme weather events have become more frequent and of greater magnitude in recent years e.g. in 2018 and 2019 when summer droughts in Europe were unprecedented compared to records over the last 250 years (State of the Climate: Global Climate Report for Annual 2019, 2020; Hari et al., 2020). That kind of short duration drought events increases the frequency of lethal events for plant populations (Allen et al., 2015), whereas species phenotypic variations are driven by other climatic factors such as temperature and rainfall supply (Fréjaville et al., 2020). Overall, natural regeneration of tree forest species was related to an interplay of climatic, stand and soil variables (E Silva et al. 2012).

Impacts of climate change on vegetation may depends on the position of species in their biogeographical distribution range. Extreme events faced by species are supposed to be more severe in the warm margin than in the core of their distribution range (Pulido et al., 2021), because plants in their biogeographical margins are at the limits of their physiological and ecological tolerance (Vilà-Cabrera et al., 2019). Differences in species performances between the core and the warm margin increase with average temperatures over the last 30 years (Pulido et al., 2021). Particularly, models of species distribution predict that at the warm margin of the distribution range, the tree distribution range is limited by an increase in species mortality (Benito-Garzón et al., 2013). Besides these warm margin effects on tree species dynamic, biogeographical continental effects may occur in climatologically constrained years (Lacombe et al. *In prep.*). At the local scale, ecological factors such as

soil type and biotic interactions through forest canopy could impact the growth and mortality of plant species and are often neglected at the biogeographical scale (Pearson & Dawson 2003). Forest soils with good water status, well drained, are expected to be more favourable than soils with high compaction that is detrimental to root development (Barna et al., 2011). Soil properties are a key factor, able to interact with climatic conditions (Ibañez et al. 2014). Forest canopy is able to buffer the restrictive regional climate during hot periods by locally decreasing temperatures and maintaining relative humidity in the understory (Frey et al. 2016; De Frenne et al. 2019, Lenoir 2020, Zellweger et al. 2020).

Distribution studies are most often carried out on mature tree species, in forest stands and plots that have been monitored for several years (Dyberski & Pawlik 2020; Brandes et al. 2021). However, plant distribution patterns that are observed today reflect mainly past climates, and plant ability to grow and persist do not necessarily reflect the current environmental conditions faced by recent tree populations (Urbietá et al. 2011). In contrast, early stages of the tree life cycle such as germination, survival and seedling growth are directly influenced by current climate and drought events and allow for changes in distribution patterns (Lenoir et al. 2009). Short-term responses of persistence and regeneration for forest species are under the influence of constraint gradients such as summer drought, which strongly reduces seedling survival in populations at the edge of their range (e.g. Eriksson, 1996; Clark et al., 1999; Gaston, 2009). Furthermore, at the stand level, tree species regeneration is influenced by microclimate generated by the forest canopy opening (E Silva et al. 2012). However, such canopy effects change from a positive to a negative way when water balance induced by regional climate increase (Lacombe et al. *In prep.*).

Beech (*Fagus sylvatica*) is a forest species widely distributed in Western Europe, selected and managed for the high economic value of its wood (Ascoli et al., 2015). It is

considered as a shade-tolerant species in the early life stages (Wagner et al., 2010), although under these conditions its regeneration is poor, growth inhibited and exposed to higher mortality (Topoliantz and Ponge, 2000; Collet et al., 2008). Beech germination dynamic is dependent on spring weather conditions (Runkle, 1989; E Silva et al. 2012), but also precipitation and temperature during the growing season and early autumn frosts (E Silva et al. 2012). Growth in height and diameter is better in open environments (Kunstler et al., 2006). Young plants are very plastic in terms of morphology, which depends on genetics, light, water, nutrients and frost (Nicolini, 1997). Soil type also impacts regeneration at different stages: a mineral soil favours beech germination by maintaining a stable water regime and temperatures (Ammer et al., 2002), while heavy compaction is detrimental to seedling survival by, for example, decreasing the ability of roots to spread to access water during drought events (Barna, 2011).

Through an *in situ* design at the scale of beech distribution range, this experiment aims to (i) characterise and quantify ecological gradients of constraints at global and local scales for tree regeneration, and to (ii) identify the ecological responses of beech germination to global biogeographic as well to local microclimatic and soil factors. The hypothesis is that current regeneration patterns of tree species are relatively independent from the global climatic gradients shaping biogeographical patterns of vegetation, due to the importance of local microclimatic and soil factors.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Site characteristics and experimental design

This study was conducted in four areas in France, from the core of beech's distribution area up to its southern margin in lowlands (<600 m; Lacombe et al. *submitted*). These areas owned to four contrasted biogeographic territories: atlantic, subatlantic, thermoatlantic and supramediterranean (Ozenda, 1994). Sites were selected in broadleaved forests, according to precise specifications in order to standardise them. Presence of beech trees was required or at least the site should have the same ecological conditions as neighbouring forests including beech trees. Southern exposures were chosen. The slope had to be less than 20° and the soils had to come from a calcareous parent rock. Eight sites per region were selected (32 sites in total) to place three experimental units i.e. three modalities allowing to test soil and canopy effects on beech regeneration. Soil effect was tested under forest canopy, where one plot in bare soil ('Forest local soil') was coupled with a mesocosm modality ('Forest mesocosm') few meters apart. Mesocosms are semi-constraint environments, recreating artificial soil layers, which allow to standardize soil characteristics (Walbott et al. 2019). Canopy effect was tested through two modalities with standardized soils: one in an open environment ('Open mesocosm') and the other under the forest canopy (Forest mesocosm). These two modalities were as close as possible to each other (<500 m) in order to remain in similar environmental conditions except for the openness of the environment (Lacombe et al. *submitted*). Each of the three modalities (Forest local soil, Forest mesocosm, and Open mesocosm) was covered with a 1 m² cage with a mesh size of 1.3 cm in order to avoid damage from large and small mammals (Lacombe et al., *submitted*). Contrasted bioclimatic areas as well as regional ecological variability are able to create a complex ecological gradient, both climatic and edaphic, among the 96 experimental plots.

2.2. Data collection

A total of 1920 seeds of *Fagus sylvatica* from La Joux drier (France) had been sown in march 2019, buried at a depth of 2 cm. There were 20 seeds per modality. It was equal to 10 seeds per mesocosm or its equivalent in the local soil. Measurements of the various metrics were taken in June, August, October and December 2019. The measurements carried out on beech seedlings during these campaigns were germination rate (%), seedling survival (%), stretched height (cm) and collar diameter (mm). The height was measured with a ruler from the base of the stem in contact with the ground to the highest leaf or bud when stretched; this could correspond to a secondary shoot. The diameter was measured with a calliper at the base of the seedling, with two perpendicular measurements which were then averaged. At the end of the growing season in December the still living seedlings were removed for laboratory measurements of the root length (cm) of the main root from the collar, root biomass (mg) and aerial biomass without leaves (mg). The root length was measured with a ruler from the stem in contact with the soil to the tip of the main root. The dry biomass was weighed after drying at 60°C for 72 hours. In parallel with these measurements with a view to highlighting an effect of local soil characteristics, the soil compaction (N/g²) and moisture (%) were measured in each campaign. Compaction was measured with a penetrometer and soil moisture with a moisture probe (THETAPROBE ML3). Soil samples were extracted at the end of the experiment in order to characterise the granulometry (percentage of sands, silts and clays), organic carbon, organic nitrogen and assimilable phosphorus (P₂O₅) for each modality. Granulometry was measured by sedimentometry and sieving methods. Organic carbon and nitrogen were measured by a CHN Flash 2000 elemental analyser and assimilable phosphorus P₂O₅ by the Duchofour

and Bonneau method (Duchaufour & Bonneau, 1959). The openness of the environment for each modality was assessed by taking hemispherical photographs in early March to record the opening of environments before the growing season and late June during the growing season. Processing of the photographs on the CAN-EYE software (<https://www6.paca.inrae.fr/can-eye/>) made it possible to extract the percentage of opening above the modalities. Variables from the SAFRAN database were used to characterise the climate of the modalities for the year 2019. Each site containing an experimental unit was characterised by climate variables of 8×8 km grid cells. The impact of the mesoclimate on the regeneration and persistence dynamics of the beech was measured on this scale. The mesoclimate could be compared to the regional climate on a scale of several km². Some sites in the same grid had the same values of climate variables. The variables mean monthly precipitation, mean monthly temperature, monthly evapotranspiration potential (PET) and monthly soil water index (SWI) were extracted. SWI represents the conceptual hourly water stored in the soil and varies on small scales with soil properties and drainage patterns. If the SWI is zero, the soil is very dry and plants cannot draw water from it. If the SWI is equal to one, the soil is saturated with water and has reached its useful reserve. Water balance was calculated by subtracting the potential evapotranspiration amount from the precipitation (P-PET; Lacombe et al., *submitted*). Precipitation continentality was calculated, as a ratio of May to October precipitations to November to April precipitations i.e. the proportion of rainfall occurring during the vegetation growing season (Michalet et al., 2021).

2.3. Data analysis

In this experiment, our replication unit was the experimental modality, i.e. the plot. Germination was assessed in all experimental modalities (N = 96 modalities). Survival was assessed for the modalities in which germination events occurred (N = 62 modalities).

Table 1: Statistical data on significant biotic and environmental variables included in the models. The statistics of the environmental variables are calculated according to the experimental units in which the biotic variables were measured.

Measured variable (unit)	Germination N = 96 modalities					Survival N = 62 modalities					Growth N = 44 modalities				
	Mean	Median	Min	Max	Standard deviation	Mean	Median	Min	Max	Standard deviation	Mean	Median	Min	Max	Standard deviation
Germination (1920 seeds, %)	35	30	0	95	34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Survival (677 germinates, %)	-	-	-	-	-	51	60	0	100	37	-	-	-	-	-
Height (374 alive, cm)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12.04	11.29	9.25	19.02	2.15
Diameter (374 alive, mm)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.16	2.2	1.15	3.25	0.59
Root length (374 alive, cm)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	19.1	19.27	7.8	32.29	4.9
Root biomass (374 alive, mg)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	554.07	521.37	35.99	1497.46	425.83
Stem biomass (374 alive, mg)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	210	184.01	46.87	615.2	135.62
Soil_comp_max (N/cm ²)	1.55	0.98	0.34	4.5	1.23	1.28	0.88	0.34	4.5	0.99	0.84	0.79	0.34	4.5	0.66
Soil_pH	5.96	6.16	3.45	7.79	0.75	6.04	6.16	4.28	7.79	0.57	6.08	6.16	4.28	6.28	0.36
Soil_c:n	25.09	30.3	9.74	33.57	7.64	25.59	30.3	10.49	33.57	7.42	29.62	30.3	14.57	33.57	3
Soil_clay(%)	13.24	1.17	1.17	50.96	17.69	11.52	1.17	1.17	45.29	16.64	2.89	1.17	1.17	45.29	8.08
Canopy_opening_june (%)	-	-	-	-	-	42.6	17.49	6.58	100	39.93	55.56	56.12	7.54	100	40.78
Macro_t_mean (°C)	14	14.07	12.1	15.33	1.29	13.94	13.08	12.1	15.33	1.28	13.83	13.08	12.1	15.33	1.29
Water_balance (mm)	-8.08	-4.86	-36.49	19.64	18.87	-6.83	-4.86	-36.49	19.64	15.16	-4	-2.66	-36.49	19.64	15.35
Precipitation_continuity (mm)	1.02	1.1	0.16	0.55	0.25	1.07	1.19	0.55	1.26	0.22	1.09	1.19	0.55	1.26	0.21
SWI (mm)	0.55	0.56	0.46	0.64	0.07	0.55	0.56	0.46	0.64	0.06	0.56	0.56	0.46	0.64	0.07

Finally, the growth variables were assessed for the modalities in which the seedlings were still alive at the end of the growing season in December 2019 (N = 44 modalities). Multiple linear regression analysis was used to identify climate and edaphic variables related to the variables of regeneration dynamics and persistence of beech.

Table 2: Multiple regression of the logarithm for germination and survival (%) based on environmental variables presented in PCA and using stepwise selection. Decrease in R-squared R^2 when removing each variable from the regression model.

Significant model variables	Decrease in R^2	Estimate	Standard deviation	T-test	P-value
Germination					
Intercept	-	-9.070	5.411	-1.68	0.0937 .
Precipitation_continentality	0.10	4.660	2.042	2.28	0.0225 *
Soil_clay	0.09	-0.031	0.014	-2.17	0.0304 *
Survival					
Intercept	-	-1.552	0.408	-3.80	<.0001 ***
Soil_c:n	0.18	0.055	0.009	5.82	<.0001 ***
Soil_comp_max	0.03	-0.151	0.062	2.45	0.0173 *
SWI	0.03	0.982	0.448	2.19	0.0325 *
Canopy_opening_june	0.02	0.002	0.001	2.11	0.0395 *

In the first step, due to a large number of ecological variables and to avoid a high level of collinearity, variables with high Pearson correlation values were removed (Organic nitrogen, percentages of sand and silt, average precipitations and PET) and principal component analysis (PCA) was used to identify the variables with the highest contribution to the eigenvalues. In a second step, multiple regression analyses were performed for each biotic variable tested using the Akaike information criterion (Akaike, 1974) to select the best models on which to perform multiple regression analyses. The normality of the residuals was checked using the Shapiro-Wilk test (Shapiro, 1965). Germination model didn't respect normality (Shapiro-Wilk test: $p < 0.05$). In this case, a generalized linear model (GLM) following a binomial family was used (due to the germination variable presented in proportion). As quite all the germination events occurred in the early spring, some variables were not implemented in the germination model. Minimum water content and maxi-

Table 3: Multiple regression of the logarithm for seedlings stem biomass and root biomass (mg) based on environmental variables presented in PCA and using stepwise selection. Decrease in R-squared R^2 when removing each variable from the regression model.

Significant model variables	Decrease in R^2	Estimate	Standard deviation	T-test	P-value
Stem biomass					
Intercept	-	0.125	1.006	0.13	0.9010
Canopy_opening_june	0.65	0.014	0.001	10.09	<.0001 ***
Water_balance	0.20	-0.038	0.007	-5.08	<.0001 ***
SWI	0.15	7.423	1.714	4.33	<.0001 ***
Root biomass					
Intercept	-	-404.641	984.697	-0.41	0.6834
Canopy_opening_june	0.72	9.516	0.867	10.98	<.0001 ***
Water_balance	0.05	-13.908	4.835	-2.88	0.00655 **
SWI	0.03	2561.428	1113.201	2.30	0.02697 *

Table 4: Multiple regression of the logarithm for seedlings height (cm), diameter (mm) and root length (cm) based on environmental variables presented in PCA and using stepwise selection. Decrease in R-squared R^2 when removing each variable from the regression model.

Significant model variables	Decrease in R^2	Estimate	Standard deviation	T-test	P-value
Height					
Intercept	-	-28.657	8.290	-3.46	0.00142 **
Canopy_opening_june	0.25	0.034	0.007	4.74	<.0001 ***
Water_balance	0.28	-0.231	0.052	-4.45	<.0001 ***
Precipitation_continentality	0.18	7.424	2.133	3.48	0.0013 **
SWI	0.18	31.186	9.123	3.42	0.0016 **
Soil_pH	0.06	3.650	1.729	2.11	0.0418 *
Diameter					
Intercept	-	-1.093	2.559	-0.43	0.6718
Canopy_opening_june	0.32	0.010	0.002	6.61	<.0001 ***
Precipitation_continentality	0.07	-1.330	0.429	-3.10	0.0038 **
Soil_comp_max	0.05	-0.433	0.163	-2.65	0.0119 *
soil_clay	0.04	0.060	0.025	2.36	0.0241 *
Water_balance	0.04	0.020	0.009	2.31	0.0270 *
Root length					
Intercept	-	30.204	19.334	1.56	0.1275
Canopy_opening_june	0.38	0.080	0.009	8.80	<.0001 ***
Macro_t_mean	0.09	-3.471	0.790	-4.39	<.0001 ***
Soil_comp_max	0.07	-6.841	1.756	-3.90	<.0001 ***
Water_balance	0.05	-0.245	0.080	-3.05	0.0044 **
Soil_pH	0.03	7.836	3.126	2.51	0.0171 *

imum compaction were of little relevance in the winter and early spring period as was the opening up of the environment in the middle of the growing season when germination events had ceased. For the survival and growth models, the three variables expressed above for germination were used but maximum water content, minimum compaction and openness in the non-growing season were removed. The model residuals of the growth variables followed a normal distribution with the exception of the stem biomass where a GLM following a Gamma distribution were used (for strictly positive data with positively-skewed errors, Faraway, JJ. 2005). Finally, to assess the importance of a given variable in a model, this variable was removed from the regression model and the decrease in R-squared was calculated relative to the reference model. The statistical data of the measured biotic variables, the edaphic, canopy opening and climatic ecological variables are listed in Table 1.

The environmental variables retained are those present in the models with a significant effect in the multiple linear regressions. Statistics were calculated for each environmental variable according to the biotic variables and the number of experimental units in which they were measured. The models are grouped into three groups. The first models grouped germination events and seedling survival (Tab 2).

These are binary biotic variables measured in different numbers (96 and 62 replicates respectively). Stem biomass, root biomass, height, diameter and root length models were based on the same size sample (N=44), with the following biotic variables being measured on the surviving plants at the end of 2019. The biomass models were grouped on one side (Tab 3) and the morphometric variables on the other (Tab 4). All computations and statistical analyses were carried out using R software (4.1.2 version), 'stats', 'plyr', 'factominer' and 'mass' packages.

3. RESULTS

3.1. PCA on environmental variables

The first two axes of the PCA account for 58.4% of the total variance (Figure 1). Edaphic variables are correlated with the first axis while macroclimatic variables are linked with the second axis.

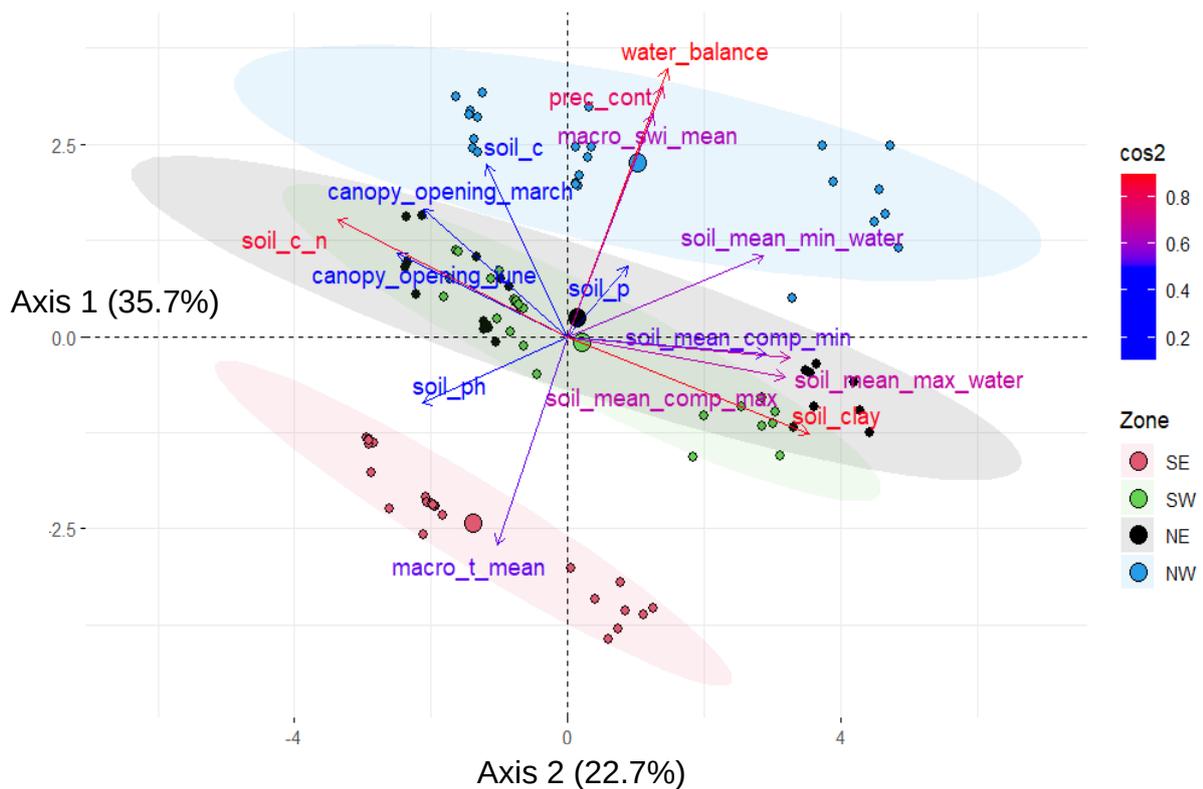


Figure 1: The first two axes of the PCA on the variables implemented in the models. Variables with high \cos^2 are shown in red: soil C/N (*soil_c_n*), water balance (*water_balance*), precipitation continentality (*prec_cont*) and soil clay proportion (*soil_clay*). Different ellipses represent the biogeographic areas.

The edaphic variables with the highest contribution on axis 1 ($\cos^2 > 0.7$) are the proportion of clay in the soil (*soil_clay*) and the C/N ratio (*soil_c_n*). Soils experiencing the highest content in clay show the highest soil water maximum content in upper layers, and the strongest maximum compaction during the summer (Fig. 1). Axis 1 discriminated local

soils, rich in clay and with low C/N ratio from edaphic artificial mesocosms with sandy texture and high C/N ratio (Appendix 1).

Macroclimatic variables with the highest contribution ($\cos^2 > 0.66$) are water balance and continental precipitation (prec_cont). A positive annual water balance, showing an excess of precipitation related to PET, is related to a high ratio of precipitations during vegetation growing season in climates with relatively low mean annual temperatures and favourable soil water index (Fig. 1). Axis 2 represents water supply for vegetation, mixing macroclimatic but also soil inputs.

This PCA displaying the first two axes orders the regions according to axis 2 (Fig. 1). In 2019, the NW area had the greatest water supply whereas the SE area was the more arid. SW and NE areas were intermediate.

3.2. Beech regeneration responses

The main environmental conditions affecting germination rate were precipitation continentality, i.e. the occurrence on precipitation during the vegetation growth season which increased beech germination and proportion of clay in the soil that decreased beech germination rates (Tab 2). Decreases in R-squared after removing each variable from the model were equivalent, respectively 0.10 for precipitation continentality and 0.09 for Soil_clay.

Beech seedling survival was positively related with soil C/N ratio (decrease in R-squared: 0.18), but also with SWI (decrease in R-squared: 0.03) and opening of the canopy in June (decrease in R-squared: 0.02). Maximum compaction (i.e. soil compaction in summer) decreased the chances of survival of young beech trees (decrease in R-squared: 0.03).

Dry biomass models showed similar significant variables (Tab 3). The opening of the canopy in June as well as SWI (decrease in R-squared: 0.15 and 0.03 respectively) favoured stem and root dry biomass (decrease in R-squared: 0.65 and 0.72 respectively). Surprisingly, water balance was related with a decrease in stem and root dry biomass in 2019 (decrease in R-squared: 0.20 and 0.05 respectively).

Models for the morphometric variables (height, diameter, root length; Tab 4) showed once again the importance of canopy openings in June, which was related with the increase in height, diameter and root length (decrease in R-squared: 0.25, 0.32 and 0.38 respectively). Height growth was favoured by continental precipitation, SWI and pH (decrease in R-squared: 0.18, 0.18 and 0.06 respectively) while water balance decreased it by 28% in the model. For diameter growth, proportion of clay in the soil and the water balance were both responsible for a 4% increase while maximum soil compaction decreased the diameter by 7% in the model. Root length was positively related to soil pH (decrease in R-squared: 0.03). The macroclimate mean temperature, maximum soil compaction and water balance were unfavourable for root length growth (decrease in R-squared: 0.09, 0.07 and 0.05 respectively).

4. DISCUSSION

Our approach, based on a multiple regressions analysis allowed us to characterise the main environmental variables that could explain the persistence and regeneration dynamics of beech along a biogeographic gradient and under different environmental conditions at the local scale.

The variables related to local factors (soil, canopy opening) were strongly related with the first axis in the PCA, showing a greatest variability of these types of variables along the ecological gradient created through the experimental design. Macroclimatic variables that are usually pointed out to explain tree species responses at biogeographical scales showed a lower variability since these variables were strongly related to PCA axis 2.

4.1. Importance of local soil factors for the persistence and regeneration dynamics of beech

Soils with highest clay proportion had the greatest compaction and soil moisture content in the upper part of the soil. If such clay textural effects on compaction and ability to retain water were expected, the low C/N ratio associated with highest textural proportion of clay was more surprising. Indeed, the soils with a high C/N ratio (and low clay content) were the mesocosms composed on average of 97.41% fine and coarse sands. This high C/N ratio could be due to the so-called heather soil that makes up 1:5 of the first horizon of the mesocosms and include nitrogen poor organic matter. Textural and C/N ratio differences were then directly linked to our soil experimental manipulations.

Germination was negatively affected by high soil clay contents. For seeds buried even at shallow depths, an inhibition of germination was observed in clay soils compared to sandy soils (Benvenuti, 2003). The sandy texture allows a better oxygen supply and does not intensify the hypoxia already induced by the partial gas permeability of the seed coat during germination (Guterman et al. 1992). Despite both variables were related, the negative effect of clay texture was not supported by a negative effect of soil moisture. Indeed, soil moisture, especially a thin film of water in contact with the seed, is a necessary factor for germination in beech (Ammer et al. 2002; Löf and Welander 2004).

Survival was mostly impacted by the C/N ratio with the highest decrease in R² (18%). Mesocosms, with high C/N ratio and lower clay proportion, had better seedling survival in 2019. This experimentally made soils included a proportion of peat in upper layer, which is able to retain water better and therefore dry out less quickly during a drought. Ankenbauer & Loheide II (2017) showed that an increase of organic matter increased the plant available water content and could generate up to 35 additional days without water stress, during the dry summer when plants are under increased water stress. By associating the high C/N ratios with mesocosms and thus with a predominantly sandy texture, the positive effect of the C/N ratio could also be explained by the low compaction in these modalities. High compaction had a significant negative effect on seedling survival. High compaction hinders the growth and exploration of roots, which are not sufficiently developed when drought events occur (Barna 2011). As in our study, due to high soil compaction reducing soil porosity, ventilation and permeability, diameter growth of *Pinus contorta* and *Alnus glutinosa* was negatively impacted compared to a sandy soil (Bulmer & Simpson, 2011, Firouzan & Nejad, 2015).

Finally, a clay texture favours the growth in diameter of seedlings. This result was not consistent with our hypothesis that clay soils, which are more compact, would inhibit growth. This could be related to the higher nutrients in forest soils than in our mesocosms, although not present in the models. This result could also be explained by the architectural compromise that the seedlings made between height and radial growth. In forest environments, competition generated by the canopy and the undergrowth decreases diameter growth while height is improved in case of increased competition (Collet and Chenost 2006; Prévosto and Balandier 2007). In our experimental set-up, all the local soil modali-

ties were located in a forest environment and had a much higher proportion of clay than the other mesocosm modalities. The seedlings of the mesocosm modality in an open environment (Open mesocosm) were not subject to competition. This experimental imbalance may explain the difference in diameter related to the proportion of clays.

Root height and length were higher when the pH of the soils was less acidic (plus 6 and 3% respectively). Less acidic soils have more exchangeable bases, are richer in nutrients and could favour seedling growth (Ponge 1994).

4.2. Importance of climatic variables for the persistence and regeneration dynamics of beech

Although the climate variables were correlated to the second axis of the PCA and explained 22.7% of the total variance, this type of variable was found in all the selected models explaining germination, survival, biomass and morphometry.

Germination of beech seeds is dependent on physical factors such as temperature and water (Kozłowski et al. 1991). In our case precipitation during the growing season only (precipitation_continentality, Table 2) improved germination. As planting was carried out at the end of March and the first survey at the beginning of June, we assume that the majority of germination events took place from May to June and benefited from rainfall during this period. Direct access to liquid water is essential for germination of *F. sylvatica* (Watt 1923, Packham et al. 2012), which explains the significance of rainfall during the growing season on germination. In contrast, temperature was not significant in our model. As the first germination survey took place in June, temperatures were already quite high compared to those in March across the biogeographic gradient studied and germination events had already taken place. Germination events should have been recorded on shorter time scales between late March and early June to perhaps discriminate an effect of temperature on germination.

One of the important results we highlight in this study is the significant importance of edaphic factors on survival compared to climatic variables. Indeed, the only climatic variable retained in our model explaining 3% of the variation in survival is the SWI. Soils on sites with higher SWI had more water available for seedlings. The PCA in Figure 1 places SWI on the same axis as water balance and the precipitation continentality following the biogeographical gradient, with these values being higher in the Atlantic Oceanic (NW) climate region and lower in Mediterranean (SE) climate regions. This is consistent with the results of Petritan et al (2007), where the good water status of the soil and its availability, particularly in summer, contribute to a reduction in mortality. Good soil water status is also important for the growth of beech seedlings in terms of height but not diameter (Petritan et al. 2007).

This relationship is also verified in our study with heights positively correlated to SWI, as well as stem and root biomass. The negative effect of water balance on stem and root biomass, height and root length variables was unexpected at first sight. In dry periods the height growth of beech can decrease by 18% and the overall growth decreases to save resources (Seynave et al. 2018). Beech is expected to show a significant drop in growth on the sites most strongly affected by summer drought (Vanhellemont et al. 2019). We assume in our case, that the water balance is not specific enough to the summer period as continental precipitation could be, which indeed has a positive effect on height (precipitation_continentality: +18% in height). The water balance is also contrary to the SWI in the biomass models (Table 3). Thus we consider the water balance as closely related to cloudiness and light availability in its most positive end, i.e. in Atlantic areas (Lacombe et al., *In prep.*). High cloudiness can decrease the light intensity at forest soil necessary for

the growth of beech seedlings even if seedlings are shade tolerant, their growth is better in environments with higher light intensity (Bebre et al. 2021, Wang et al. 2021).

4.3. Environmental variables impact the persistence and dynamics of regeneration at several spatial scales

With our experimental design, we could test the influence of environmental variables at different scales. The climatic variables extracted from the SAFRAN database correspond to 8km² grids and are associated with the macroclimate scale, i.e. landscape and stand scale or regional climate (Escoriza et al., 2018). We consider them to be independent of local factors. The local factors tested modify the environment at the microclimate or individual scale (Matese et al., 2014). In our case, the Forest mesocosm modality was able to account for the resulting canopy impact compared to the Open mesocosm modality. It was the canopy openness measured at our experimental sites that significantly varied survival, stem and root biomass, height, diameter and root length. Survival was positively impacted by canopy opening. In a dry year with scattered and low intensity rainfall, the canopy could intercept light rainfall that evaporated or ran off to the base of the trunks before reaching the seedlings at ground level in the understory (Crockford & Richardson 2000, Chappell et al. 2001, Barbier et al, 2009). This result is contrary to expected patterns of canopy facilitation (Vilà-Cabrera et al. 2019, Zellweger et al. 2020) showing the buffering effect of the canopy on regional climate by improving the microclimate with lower temperatures and reduced droughts at the local scale (Wassie et al. 2009; Pugnaire et al. 2011, Haesen et al. 2021). The switch from facilitation to competition is determined by environmental conditions (Michalet et al. 2014). In a period of intense drought like 2019, the canopy cover instead of buffering the regional climate and facilitating the persistence of understorey seedlings had to make the local environment even more constraining by, for example, intercepting light rainfall. For all growth variables, the opening of the canopy promotes growth. Following our hypothesis that the negative effect of water balance (except

for the diameter for the reasons expressed earlier) on growth is related to the duration of sunlight and the lower amount of light reaching the forest floor, the largely beneficial effect of canopy opening on stem biomass (65%), root biomass (72%), height (25%) and root length (38%) should be related to access to the light resource. Although the beech tree is tolerant to low light levels, especially in the early stages of development, its juvenile growth is favoured by access to this resource (Bebre et al. 2021). Only germination did not respond significantly to a variation in canopy opening, due to the strong ability of beech to germinate at very low light intensities as low as 1% RLI (Wagner et al. 2010) and to the fact that germination probably occurred before the leaf growing in our broadleaved forests. Finally, in all models, variations in the measured biotic variables were explained both by macroclimate variables and by local factors such as forest canopy openness or forest soil type. These results highlight the importance of considering both physico-chemical variables on a biogeographical scale and local factors explaining an equally important part of the variation in the persistence and regeneration dynamics of beech.

4.4. Importance of seasonality to understand the regeneration processes

Seasonality was taken into account in our experiment by the measured environmental variables (soil moisture and compaction measured along the year, canopy opening during the winter and after leaf unfolding) and through the nature of biological variables of beech regeneration. Germinations occurred between March and June, seedling growth from March to October and mortality mainly during the summer. To some extent, ecological factors involved in beech regeneration responses depend on the temporality of the biological process.

Germination was positively affected by precipitation during the growing season, i.e. rainfall in May onwards since not additional germination were noticed after June in our measurements.

Survival was mainly affected by local edaphic factors allowing the seedlings better access to water resources during severe drought events, probably root establishment. Indeed, better C/N ratios are associated with sandy mesocosm textures. The low compaction in mesocosms facilitated the installation and root development of the seedlings, and the sandy texture allowed for better infiltration of low summer rainfall (Sajjadi et al. 2016), which could be stored in the peat in the first horizon of the mesocosms.

The growth of the seedlings was also dependent on seasonal climatic events. Access to light resources was the limiting factor for growth due to the importance of canopy openness in our models. But the negative effect of the water balance on growth while rainfall during the growing season had a positive effect on height confirms the importance of rainfall events during the growing season and dry periods while cloudiness and access to light represented by the water balance slow down growth at the year scale.

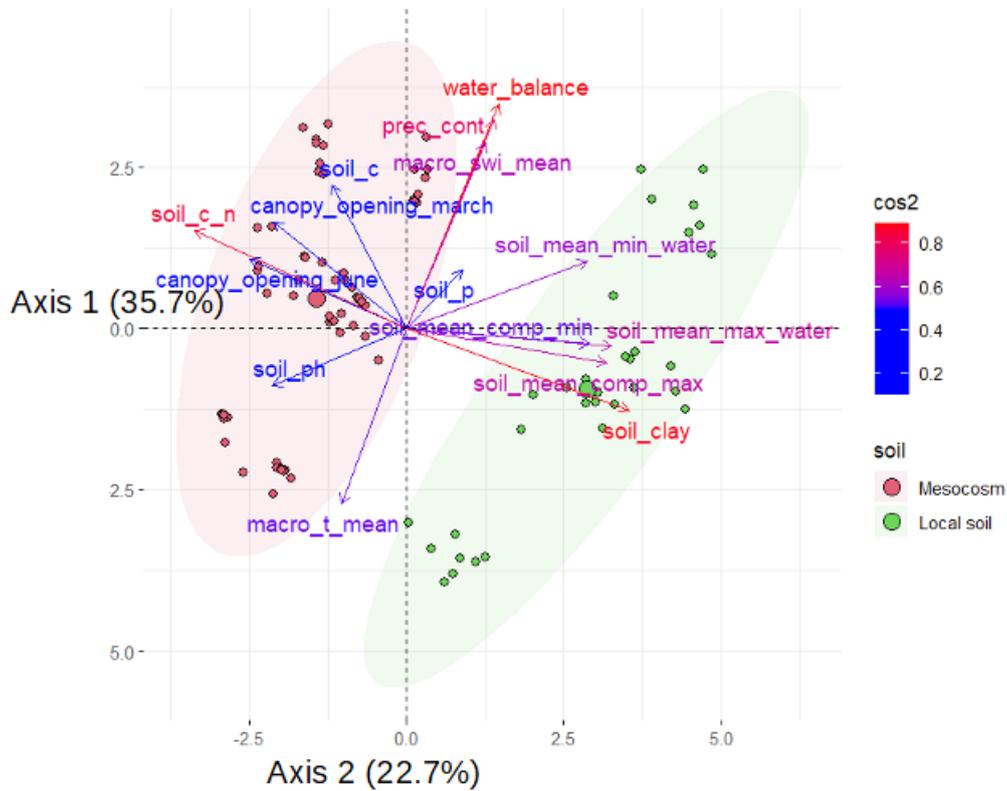
4.5. The stress gradient influences the persistence and dynamics of regeneration depending on local factors

The 'centre-periphery hypothesis' (CPH) predicts that populations are more likely to disappear along a gradient from the centre of their range towards the edges as they find themselves in increasingly less favourable habitats as they approach the edges (Brown 1984; Lawton 1993; Safriel, Volis & Kark 1994; Vucetich & Waite 2003; Hampe & Petit 2005), at the limit of their physiological tolerance (Vilà-Cabrera et al. 2019). According to Lacombe et al. (*In prep.*), beech regeneration responses to canopy and soil effects follo-

wed a climatic constraint gradient shaped by water balance and minimum temperatures. The importance of water balance was confirmed for the beech regeneration variables that we tested here, but only for seedling growing variables. Soil and canopy local factors were usually more important than macroclimatic variables to explain beech germination along our experimental ecological gradient.

Lacombe et al. (*In prep.*) have shown that the more continental regions (NE, SE) had a low water balance compared to the oceanic regions (NW, SW). In addition, the biogeographical position influenced germination and survival: sites with oceanic climates in the core of the range were more favourable, whereas sites with continental climates in the warm margin were less favourable. The ecological constraint gradient following the germination and survival response started from the NW with favourable regeneration, the SW and NE showed intermediate regeneration while the SE had the least regeneration success (Lacombe et al., *In prep.*). Germination and survival of seedlings followed this constraints gradient and our present results allow us to corroborate the results of Lacombe et al. (*In prep.*). In Figure 1, the second axis corresponds to macroclimatic variables represented by hydric variables, notably with the water balance contributing strongly to this axis. Thus, in the PCA made up of all the environmental variables and the local factors measured, the ordering of the experimental sites follows exactly the ordering proposed in the previous article with the NW region with the highest water balance, followed by the NE and SW regions perfectly overlapped in the PCA and finally the SE region with the lowest water balance.

APPENDIX



Appendix 1: The first two axes of the PCA of the variables implemented in the models. Variables with high \cos^2 are shown in red: soil C/N (soil_c_n), water balance (water_balance), precipitation continentality (prec_cont) and soil clay proportion (soil_clay). Different ellipses represent the soil modalities: Local soil (green), Mesocosm (red).

CHAPITRE 3 - L'EFFET DE LA PROVENANCE DU HÊTRE SUR LE SUCCÈS DE RÉGÉNÉRATION LE LONG D'UN GRADIENT BIOGÉOGRAPHIQUE DE SÉCHERESSE.

1. INTRODUCTION

Les changements climatiques créent des conditions abiotiques nouvelles pour les espèces en place. Ainsi, l'année 2019 par exemple est une année exceptionnellement chaude et sèche par rapport aux décennies précédentes (Lacombe et al. Art. 1 In prep.). Or les espèces forestières ont développé des génotypes adaptés à des conditions bioclimatiques héritées des décennies précédentes cette période récente de réchauffement climatique anthropique. La réponse des arbres forestiers aux conditions bioclimatiques actuelles pose ainsi question. Dans le cadre des changements globaux et de l'impact du réchauffement climatique sur la distribution des espèces, les modélisations prévoient une migration des populations de la marge chaude des aires de distribution vers des latitudes possédant des conditions écologiques et environnementales plus clémentes (Archambeau et al. 2020 ; Fréjaville et al., 2020 ; Pulido et al., 2021). Les espèces d'arbres avec un long cycle de vie comme le hêtre atteignant la maturité entre 60 et 80 ans en peuplement (Suszka et al., 1994) ont une capacité de dispersion et une vitesse de migration très limitées. A l'échelle latitudinale, pour rester dans leur optimum climatique suite à une augmentation des températures moyennes d'un degré Celsius, la migration vers des latitudes plus hautes devrait être de 145 km (Jump et al., 2009). Les populations d'arbres en marge chaude sont ainsi dans l'incapacité de migrer au rythme des changements climatiques actuels, et seraient contraintes à s'adapter à des climats plus chauds et secs ou disparaître. Des taux de mortalités plus élevés sont observés dans la marge chaude chez le hêtre (Benito-Garzón et al., 2013).

En se plaçant dans le paradigme de la CPH (Centre-Periphery Hypothesis), les populations les plus marginales sont plus sujettes à des évènements d'extinctions et génétiquement moins diverses que les populations centrales dans l'aire de distribution (Lawton 1993; Vucetich & Waite 2003). Mais ces populations marginales possèdent une diversité génétique régionale très élevée même à des échelles spatiales fines (Hampe & Petit, 2005). Pour cette raison, en marge, les populations sont considérées comme mieux adaptées localement aux conditions de sécheresses retrouvées dans la marge chaude. Les conditions environnementales dans le cœur de l'aire de distribution devenant plus contraignantes, des espèces ou des populations provenant de la marge chaude devraient être plus adaptées à ces nouvelles conditions environnementales plus chaudes et sèches du cœur. Ce postulat est à la base de la migration assistée d'espèces ou de populations forestières de la marge chaude vers le cœur, afin de pallier les changements climatiques et maintenir des peuplements dans le cœur qui sauront faire face aux modifications environnementales rapides (Williams & Dumroese, 2013 ; Koralewski et al., 2015).

Un autre courant existe, laissant supposer que les populations sont adaptées aux conditions écologiques du milieu dans lesquelles elles évoluent, ainsi, chaque individu d'une même espèce peut subir un stress du changement climatique (Harte et al. 2004). Les transplantations et les migrations assistées seraient sur ce principe inefficaces. De plus, certains auteurs mettent en évidence que les réponses attendues par le biais de réponses évolutives ou plastiques face aux changements climatiques ne seraient pas suffisantes compte tenu des taux prédits de changements climatiques très importants (Franks et al., 2014).

Dans la marge chaude, il est attendu une meilleure performance des plants en provenance de la marge ; ces derniers sont considérés comme mieux adaptés aux climats chauds et secs que des plants du cœur adaptés à un environnement moins contraint (Lesica & Crone, 2016). De plus, l'année 2019 étant exceptionnelle en terme de sécheresse, les plants de la marge chaude transplantés dans le cœur, retrouvant des conditions de sécheresses présentes dans la marge, ils devraient être plus performants dans le cœur de l'aire de distribution.

L'objectif est de tester la persistance et la croissance des plants de hêtres de deux provenance distinctes, en cœur et marge d'aire de distribution, dans des contextes écologiques très contrastés à l'échelle globale (biogéographique) mais également locale (types de recouvrements de canopées, types de sol). L'hypothèse est que les plants de la marge chaude de l'aire de distribution montrent une meilleure régénération que les plants issus d'une population du cœur, surtout pour des plants en contexte d'année chaude et sèche. La provenance de cœur d'aire devrait être particulièrement vulnérable lorsqu'elle est transplantée en marge chaude. La présence de canopée forestière devrait atténuer l'effet négatif de la marge chaude sur les provenances de cœur, et le type de sol pourrait moduler la réponse des plants en marge chaude en tamponnant ou accentuant la contrainte thermohydrique de la marge d'aire.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Dispositif expérimental et collection des données.

Le dispositif expérimental mis en place en 2019 par le réseau RESCAN a été utilisé pour tester la réponse des plants de hêtre à la position biogéographique, l'effet de la canopée forestière et du type de sol. Chaque région (NW: Atlantique, NE: sub-continentale, SW: Thermo-Atlantique et SE: Méditerranéenne) possède 8 unités expérimentales situées

sur différents sites. Les sites ont été sélectionnés en respectant un cahier des charges afin de les standardiser (cf. M&M chapitres 1 et 2). Une unité expérimentale est constituée de trois modalités : une modalité en pleine terre sous couvert forestier (F_pt), une modalité dans une paire de mésocosmes édaphiques artificiels sous le même couvert forestier (F_ms) et une modalité dans une paire de mésocosmes en milieu ouvert (O_ms).

Dans chaque modalité ont été plantés en 2019, quatre plants de hêtre en provenance du cœur de l'aire de distribution du hêtre en France (Nord - FSY 102, origine des essences forestières régulées par le code forestier Français ; *Fournisseurs, espèces réglementées, provenances et matériels de base forestiers, 2019*) et quatre plants de hêtre en provenance de la marge chaude issus de graines récoltées en 2016 dans la vallée du Ciron (Sud-Est de la Gironde), pour un total de 768 plants. Les plants des deux provenances se sont développés pendant deux ans et demi à la pépinière NAUDET (Caze-neuve, 33730 Préchac, France) avant leur transplantation en mars 2019 à l'échelle du réseau. Avant la plantation et sous les conseils de la pépinière, la racine principale de chaque plant a été coupée de 2 à 3 cm afin de faciliter l'installation et la survie des plants suite à la transplantation, et afin de favoriser la croissance des racines secondaires. Des campagnes de mesures ont été effectuées l'année 2019, en mars pour la mesure initiale, en juin en fin de printemps, fin Août après les sécheresses estivales, en octobre pour tenir compte d'une reprise automnale de croissance potentielle et fin novembre pour clore les mesures à la fin de la saison de végétation. Lors de chaque campagne, la survie des plants est relevée : est considéré comme mort tout individu ne présentant plus de feuille chlorophyllienne en saison de végétation. La survie ne peut être estimée en novembre, lorsque les feuilles des plants sont toutes sèches. Des mesures de croissance sont effec-

tuées : la hauteur étirée de la partie chlorophyllienne la plus élevée à l'aide d'une règle millimétrée (cela pouvait être un rameau secondaire) et le diamètre au collet à l'aide d'un pied à coulisse millimétré. Pour le diamètre, un trait au collet à 1cm de hauteur par rapport au sol permettait de faire au même emplacement les deux mesures de diamètre perpendiculaires (90°). Les deux mesures, par la suite moyennées, permettent de prendre en compte l'architecture des plants, le diamètre n'étant pas toujours uniforme à la base de la tige.

En 2020, deux plants de chaque provenance avaient été remplacés par des plants du Nord afin de tester l'effet interannuel du climat sur la réponse des plants en provenance du Nord en comparant la persistance et dynamique de régénération en 2019 et 2020. Ces résultats ne seront pas abordés dans ces travaux, mais cela explique l'effectif réduit par deux en 2020 des plants installés depuis 2019. En juillet 2020, entre deux confinements liés à la pandémie de COVID, des mesures des traits foliaires ont été effectuées. Trois feuilles de chaque plants en bon état de santé avaient été mesurées, c'est-à-dire en évitant les feuilles sénescentes, parasitées ou touchées par de l'herbivorie des insectes. *In situ*, trois estimations par feuille des concentrations en chlorophylles et flavonoïdes avaient été réalisées avec un Dualex (DUALEX SCIENTIFIC+TM) sur les trois feuilles sélectionnées de chaque plants. Le Dualex permet des mesures non destructives sur le terrain et laisse les feuilles intactes pour les prochaines mesures au laboratoire. Les autres mesures de traits nécessitaient des prélèvements de feuilles qui devaient être gardées hydratées à turgescence. Pour ce faire, les feuilles étaient placées dans des sachets en plastique hermétiques sur un papier buvard avec 2 cm d'eau ; sachets ensuite placés dans une glacière avant les mesures au laboratoire la même journée. Les biomasses fraîches étaient réalisées le jour même afin de mesurer la masse de la feuille à turgescence. Les biomasses sèches étaient mesurées après 72 heures à 60°C dans une étuve. Le rapport du

contenu en chlorophylles et flavonoïdes avait servi à calculer le NBI (Nitrogen Balance index), tandis la teneur en matière sèche était calculée en faisant le rapport de la masse sèche par celui de la masse des feuilles à la turgescence (Leaf Dry Matter Content ;

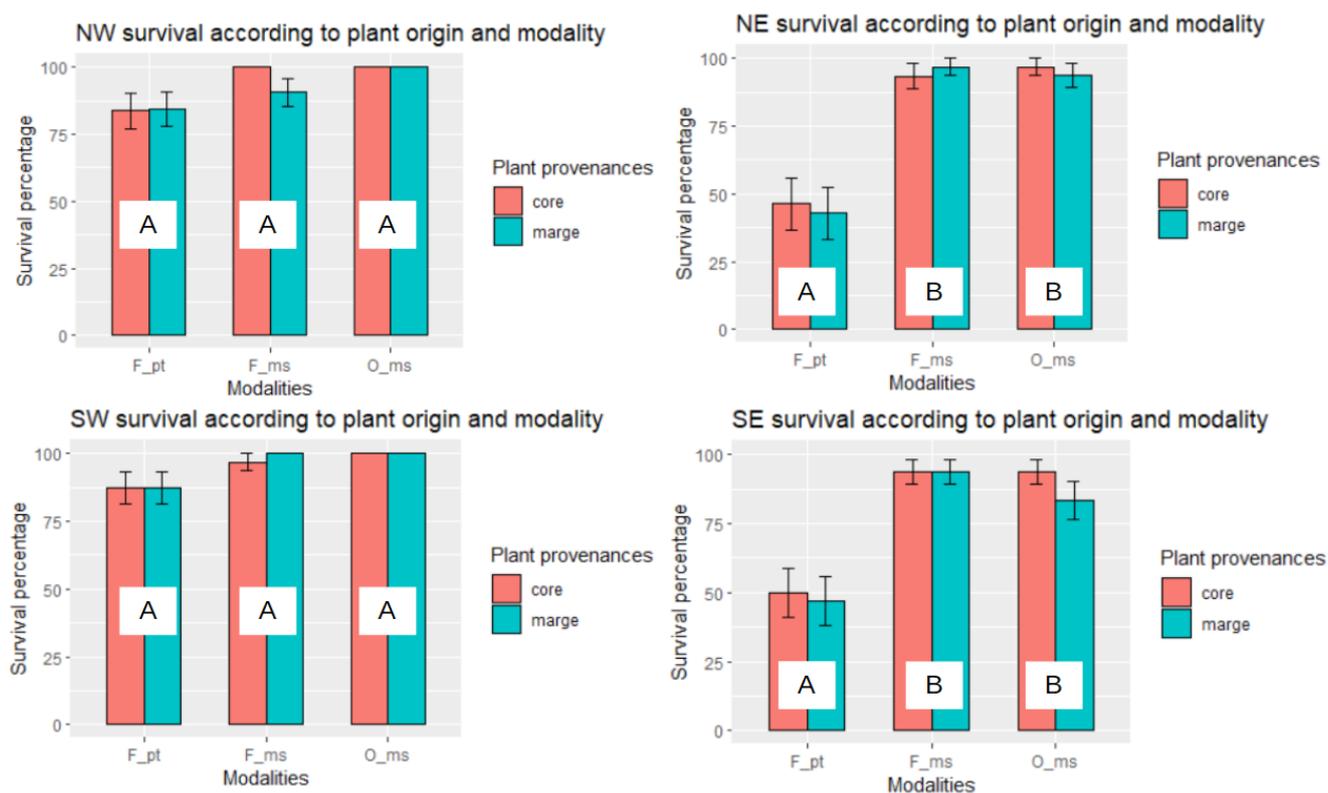


Figure 1: Survie en pourcentage des plants de hêtre en fonction de leur provenance (coeur = core et marge chaude = marge), de la modalité expérimentale (F_pt: Forêt pleine terre, F_ms : Forêt mésocosme, O_ms : Ouvert mésocosme) et de la région (NW: Atlantique, NE: Sub-continentale, SW: Thermo-Atlantique, SE: Méditerranéenne). La différence significative entre les modalités est représentée par l'appartenance de chaque modalité expérimentale à un groupe (A et B).

LDMC).

Ainsi en 2020, les résultats de la survie, la hauteur et le diamètre des plants concernent les plants issus de la plantation en 2019. Les résultats des traits foliaires, mesurés en 2020 sont issus des feuilles de ces mêmes plants mais avec un effectif divisé par deux en raison de la mise en place d'une nouvelle expérience qui avait nécessité de retirer la moitié des plants pour transplanter une nouvelle cohorte.

2.2. Analyse des données

Les analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel R studio, R version 4.1.2 (2021-11-01). La survie, la hauteur, le diamètre, le NBI (chlorophylles/flavonoïdes des feuilles) et la LDMC (masse sèche/masse fraîche à turgescence des feuilles) avaient été testés en fonction des modalités expérimentales (F_pt, F_ms et O_ms) et de la provenance des plants de hêtre (core, marge) indépendamment dans chaque région (NW, NE, SW, SE). La survie étant une variable binaire (à l'échelle du plant, vivant : 1, mort : 0), elle a été analy-

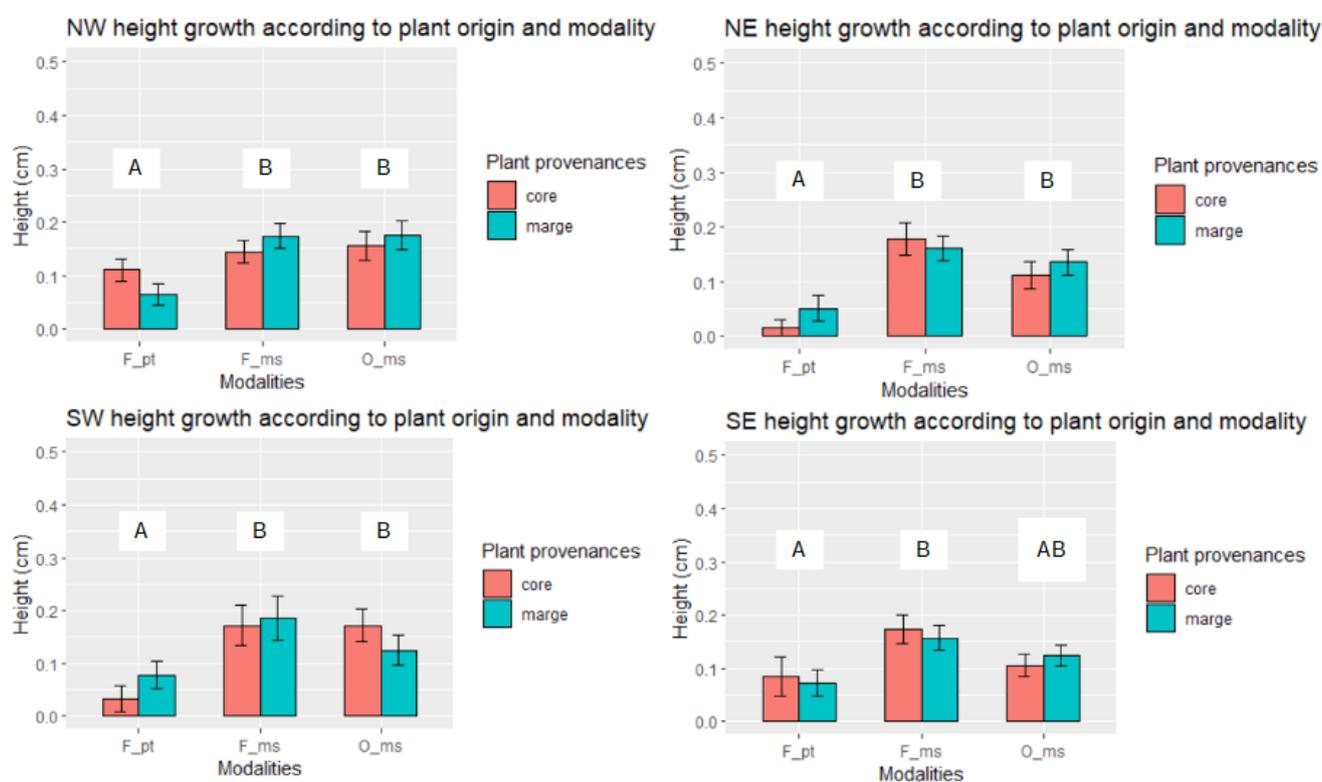


Figure 2: Croissance en hauteur (cm) des plants de hêtre en fonction de leur provenance (coeur = core et marge chaude = marge), de la modalité expérimentale (F_pt: Forêt pleine terre, F_ms : Forêt mésocosme, O_ms : Ouvert mésocosme) et de la région (NW: Atlantique, NE: Sub-continentale, SW: Thermo-Atlantique, SE: Méditerranéenne). La différence significative entre les modalités est représentée par l'appartenance de chaque modalité expérimentale à un groupe (A et B).

sée avec une GLM de famille binomiale suivie d'un test *post hoc* appelé "Tukey contrast" de comparaison par paire des variables (fonction "emmeans" du package du même nom) simulant un test de Tukey pour un objet glm. La hauteur et le diamètre des plants de deux ans et demi, bien qu'ils aient germé et grandi dans les mêmes conditions en pépinière étaient significativement différents entre les deux provenances à la plantation en mars

2019. Suite à une test t de Welch, la hauteur moyenne des plants de la provenance marge (36.59 cm, N= 384) était supérieure à celle des plants de la provenance cœur (34.62 cm, N= 384) avec une p-value = 2.35e⁻⁸. De la même manière, le diamètre moyen des plants de la provenance marge (7.21 mm) était supérieur à celui des plants de la provenance cœur (6.14 mm) avec une p-value = 2.20e⁻¹⁷. Ainsi pour comparer les variables de hauteur et diamètre, la croissance relative ont été calculée en utilisant la formule ci-dessous :

$$\frac{(T1 - T0)}{T0}$$

avec T1 égal à la mesure finale en hauteur et diamètre de chaque plant mesurés en décembre 2019 et T0 égal à la mesure initiale en hauteur et diamètre mesuré en mars 2019 lors de l'installation.

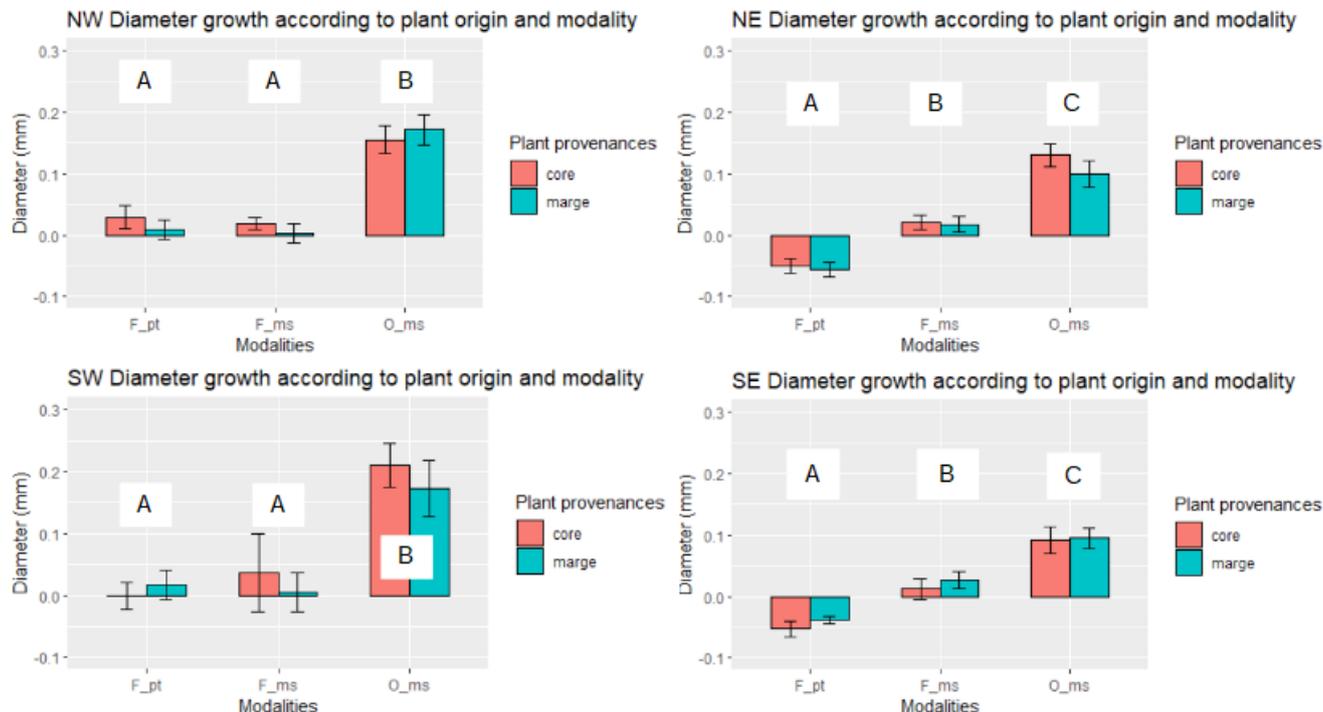


Figure 3: Croissance en diamètre (mm) des plants de hêtre en fonction de leur provenance (cœur = core et marge chaude = marge), de la modalité expérimentale (F_pt: Forêt pleine terre, F_ms : Forêt mésocosme, O_ms : Ouvert mésocosme) et de la région (NW: Atlantique, NE: Sub-continentale, SW: Thermo-Atlantique, SE: Méditerranéen). La différence significative entre les modalités est représentée par l'appartenance de chaque modalité expérimentale à un groupe (A, B et C).

Une ANOVA à deux voies suivie d'un test de Tukey a été utilisée comme test pour comparer les variables de croissance en hauteur, diamètre, le LDMC et le NBI à la provenance et à la modalité expérimentale. Les tests ont été réalisés indépendamment dans chaque région ; n'ayant que deux régions dans le cœur et deux dans la marge chaude, nous ne pouvions les comparer ; cela aurait été de la pseudo-réplication.

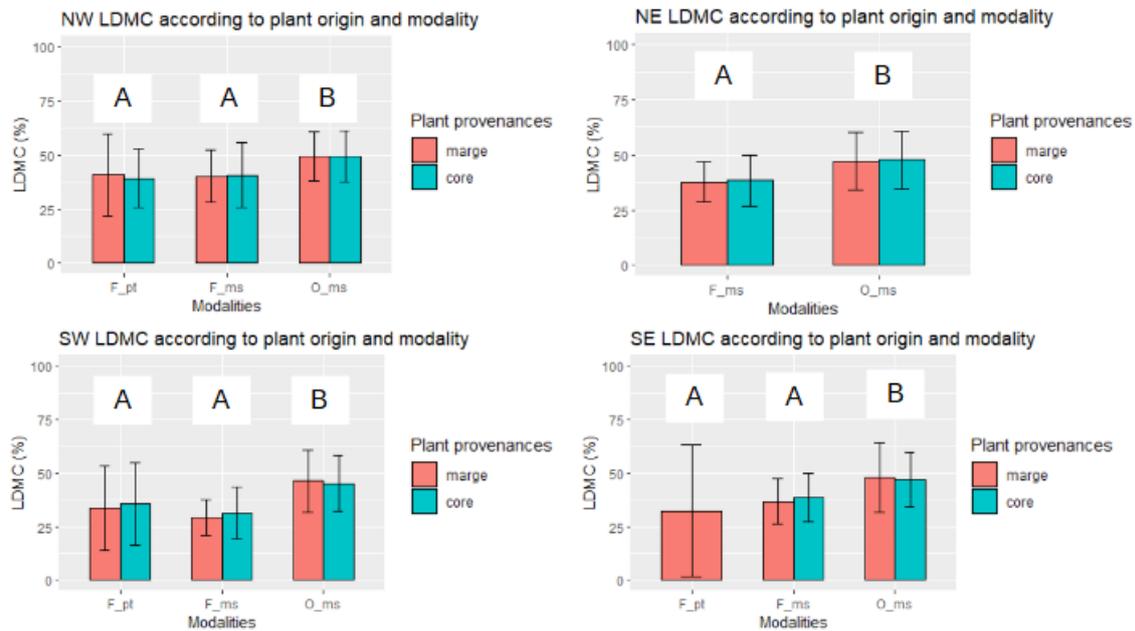


Figure 4 : LDMC (%) des plants de hêtre en fonction de leur provenance (cœur = core et marge chaude = marge), de la modalité expérimentale (F_pt: Forêt pleine terre, F_ms : Forêt mésocosme, O_ms : Ouvert mésocosme) et de la région (NW: Atlantique, NE: Sub-continentale, SW: Thermo-Atlantique, SE: Méditerranéenne). La différence significative entre les modalités est représentée par l'appartenance de chaque modalité expérimentale à un groupe (A et B).

3. RÉSULTATS

La figure 1 représente les taux de survie au sein de chaque région en fonction de la modalité expérimentale et de la provenance des plants dans leur aire de distribution.

D'après les résultats de l'analyse de variance, il n'y avait aucune différence significative de la persistance entre les plants provenant du cœur et de la marge chaude de l'aire de distribution, peu importe la modalité expérimentale et la région. La p-value minimale était de 0.212 entre les provenances de la modalité O_ms de la région SE. Il n'y avait pas de différence de survie entre les modalités du NW et du SW. La p-value minimale est de 0.102 entre les modalités F_pt et F_ms de la région SW. Enfin la réponse de la survie était identique dans le NE et le SE avec les modalités en pleine terre (F_pt ; groupe A) significative-

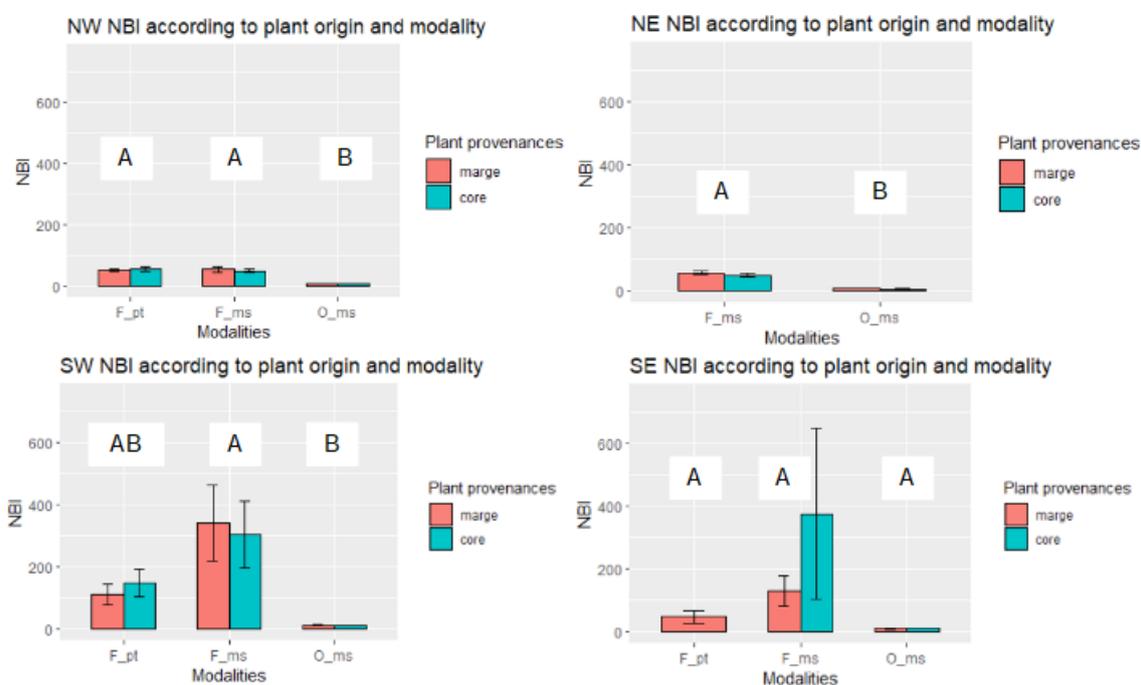


Figure 5: NBI (Chl/Flav) des plants de hêtre en fonction de leur provenance (cœur = core et marge chaude = marge), de la modalité expérimentale (F_pt: Forêt pleine terre, F_ms : Forêt mésocosme, O_ms : Ouvert mésocosme) et de la région (NW: Atlantique, NE: Sub-continentale, SW: Thermo-Atlantique, SE: Méditerranéenne). La différence significative entre les modalités est représentée par l'appartenance de chaque modalité expérimentale à un groupe (A et B).

ment inférieures à la survie dans les modalités en mésocosmes (F_ms et O_ms ; groupe B). Les p-value étaient inférieures à 0.0001 entre les modalités F_pt / F_ms et F_pt / O_ms pour les deux régions.

Au niveau des variables de croissance, il n'y avait aucune différence significative de hauteur et de diamètre entre les provenances peu importe la région d'installation et la modalité expérimentale.

Pour la hauteur (Figure 2), la p-value la plus faible était de 0.172 entre les provenance de la modalité F_pt au NW. La p-value la plus faible pour la croissance en diamètre était de 0.169 entre les provenance de la modalité O_ms dans le NE. Peu importe la provenance, la croissance en hauteur se comportait de la même manière dans les régions NW, NE et SW avec une moins bonne croissance dans la modalité F_pt que dans les modalités F_ms et O_ms (p-values < 0.01). Dans ces 3 régions, la croissance en hauteur n'était pas significativement différente entre les modalités en mésocosmes (F_ms et O_ms). Seule exception dans le SE, la croissance en hauteur dans la modalité O_ms n'était pas significativement différente des modalités en forêt (F_pt et F_ms) ; la croissance en hauteur comme dans les autres régions était inférieure dans la modalité F_pt par rapport à celle en modalité F_ms (p-value = 0.003).

La croissance en diamètre se comportait différemment de la hauteur (Figure 3). Dans les régions océaniques (NW et SW), la croissance en diamètre était similaire dans les modalités en forêt (F_pt et F_ms) alors que celle en modalité ouverte (O_ms) était supérieure aux deux autres modalités (p-values < 0.0001).

Dans les régions plus continentales (NE et SE), la croissance en diamètre suivait le même patron avec des croissances négatives en F_pt, différentes des croissances légèrement positives en F_ms, elles mêmes significativement inférieures aux croissances en diamètre des modalités O_ms (p -values < 0.0001).

Au niveau des variables des traits foliaires, pour le LDMC (le pourcentage de matière sèche dans les feuilles) et le NBI (le rapport Chl/Flav), au sein des mêmes modalités expérimentales et dans les quatre régions, il n'existait pas de différence significative entre les deux provenances testées (Figure 4 et 5). La p -value la plus faible pour le LDMC était de 0.248 entre les provenances de la modalité F_ms dans le SE. Pour le NBI, la plus faible p -value entre les provenances était de 0.153 dans la modalité F_ms toujours dans le SE.

Les traits foliaires ont été mesurés en 2020. La survie en 2020 des plants installés depuis 2019 a fortement chuté par rapport à la survie de 2019. C'est pour cela que des modalités n'apparaissent pas dans les figures 4 et 5 en raison du taux de survie extrêmement faible voire nul des hêtres notamment dans la modalité en pleine terre où les mesures de traits foliaires n'ont donc pas pu être effectuées.

Au sein des différentes modalités expérimentales, un patron se répétait dans toutes les régions. Les modalités en forêt (F_pt et F_ms) ne présentaient pas de différences significatives (p -values > 0.1). N'ayant pas de survie dans la modalité F_pt dans le NE, les modalités ne pouvaient pas être comparées. Enfin, les modalités en milieu ouvert (O_ms) avaient des LDMC supérieurs aux modalités F_pt (p -value < 0.01).

Pour les régions NW, SW et SE, les LDMC en modalité F_ms étaient significativement inférieures aux LDMC des modalités O_ms (p -values < 0.0001).

Les différences de NBI (chlorophylles/flavonoïdes) entre les provenances n'étaient pas significatives dans toutes les modalités des quatre régions (p -value minimale = 0.153). Aucune différence significative de NBI existait entre les modalités dans le SE (p -value minimale = 0.131). Dans le NE, le NBI était plus élevé dans la modalité F_ms que O_ms (p -value < 0.0001). Le NBI était supérieur dans les modalités en forêt (F_pt et F_ms) par rapport au NBI en milieu ouvert (O_ms, p -values < 0.0001) dans le NW. Enfin, dans le SW, le NBI des modalités F_pt n'était pas différent des NBI des autres modalités (groupe AB, Figure 5) et les modalités F_ms et O_ms possédaient des NBI significativement différents (p -value < 0.0001).

4. DISCUSSION

Effet de la provenance des plants de hêtre

Aucun effet provenance significatif sur la survie, la croissance en hauteur, la croissance en diamètre, le contenu en matière sèche des feuilles (LDMC) et le rapport chlorophylles sur flavonoïdes des feuilles (NBI) n'a été détecté sur les plants de hêtre. Les populations du Nord, venant du cœur de l'aire de distribution, placées dans la marge chaude avaient la même réponse que des populations du Ciron, originaires de la marge de l'aire, et ce même en année particulièrement chaude et sèche. Ce résultat est contraire aux résultats de Rehfeldt (2002, 2004, 2014) où des populations provenant des régions du cœur de l'aire de distribution, de régions plus fraîches, avaient de meilleures capacités d'acclimatation en raison de la plus grande diversité génétique des populations issues du cœur des aires de distribution comparées aux populations de marge (Petit et al., 2003; Chang et al., 2004; Hampe & Petit, 2005). Une plus grande diversité génétique favorise l'acclimatation adaptative (Jump et al., 2009), bien que si la contrainte persiste, comme une augmentation des températures et de plus faibles pluviométries, cette adaptation sur le court terme ne soit pas suffisante pour permettre la persistance des populations (Harter et al., 2015).

A l'inverse, les provenances du Ciron, en marge d'aire, supposées plus adaptées aux climat chaud et sec de la marge de l'aire de distribution ne persistent pas mieux dans le cœur de l'aire de distribution et ce même en année exceptionnellement sèche. La différence de génotype induite par l'adaptation locale des populations en marge chaude en raison de la pression sélective d'un environnement extrêmement sec peut être utile pour l'adaptation à de nouveaux environnements (Hampe & Petit, 2005). Les plants en provenance de la marge chaude et transplantés dans le cœur de l'aire de distribution dans le

NW et NE auraient pu avoir une meilleure performance que les plants du Nord. Les populations de hêtres en marge chaude possèdent une résistance à l'embolie du xylème par rapport aux populations plus nordiques (Stojnic et al., 2018), mais cet avantage de la population de marge ne s'observe pas dans nos résultats au vu de la survie et croissance radiale sur des plants de 3 ans. Cette évolution ou plasticité à se protéger de l'embolie doit apparaître à des stades de vie plus tardifs chez le hêtre. D'autres différences dans les propriétés structurales et traits de croissance ont été mises en évidence entre des populations de différentes provenances. Ježík et al. (2016) observent en jardin commun, de plus faibles croissance annuelles radiales pour des populations les plus océaniques par rapport à des populations continentales. Nos résultats sont concordant avec ceux de Knutzen et al. (2015), qui en comparant des provenances issues de climats contrastés par le régime hydrique annuel (de 816 à 544 mm par an) observaient des différences génétiques responsables d'adaptation des feuilles à la régulation de l'état hydrique en conditions de stress hydrique mais ces adaptations n'affectaient pas la croissance en hauteur et diamètre de jeunes plants âgés d'environ trois ans comme dans notre expérience.

Effets biogéographiques et des modalités expérimentales sur les plants de hêtre

Dans un second temps, les résultats présentés dans ce chapitre permettent d'appuyer les résultats des deux articles en préparation. Dans le premier article (chapitre 1), la germination, la survie et les variables morphologiques des plantules ayant germé avaient été suivies. Les résultats sur les premiers stades montraient une dynamique de régénération contrainte par un gradient climatique (bilan hydrique et températures minimales) qui en 2019 suivait le gradient de contraintes écologiques avec de meilleures régénérations dans la région la plus océanique (NW), le SW et NE avec une régénération intermédiaire et la région continentale en marge (SE) avec la plus faible persistance et dynamique de

régénération. Le chapitre 2 confirmait l'influence des variables climatiques hydriques mais également des facteurs locaux notamment l'importance du type de sol.

En terme de survie, un net gradient de continentalité dans les réponses des plants est visible, avec une survie des plants inférieure dans les modalités en pleine terre sous couvert forestier (F_pt). La survie réagit non pas au gradient biogéographique supposé par la CPH mais probablement au gradient bioclimatique : de bilan hydrique mis en évidence dans le chapitre 1 avec de meilleurs bilans hydriques dans les régions océaniques (NW, SW). De plus, au niveau des facteurs locaux, c'est la modalité en pleine terre (F_pt) qui discrimine la réponse de régénération entre régions. Couplé aux faibles bilans hydriques, néfastes pour la survie des plantules (E Silva et al., 2012), la texture argileuse, la forte compaction et le faible drainage (Ammer et al., 2002 ; Barna et al., 2011) des sols locaux par rapport aux sols reconstitués des mésocosmes à dominance sableuse pourrait expliquer la différence de survie observée au stade de régénération des plants.

La croissance en hauteur était toujours plus faible dans les modalités en pleine terre (F_pt) dans les quatre régions. Seule la région SE, la plus contraignante d'après le gradient de contraintes (chapitre 1), présentait une croissance en hauteur dans la modalité O_ms qui ne se discriminait pas des deux autres modalités en forêt (F_pt et F_ms). Les facteurs édaphiques n'expliquent pas seuls ce résultat. Il faut les coupler aux variables climatiques (Ibañez et al. 2014). Durant les périodes extrêmement sèches, on observe une diminution de la croissance en hauteur du hêtre afin d'économiser les ressources (Seynave et al. 2018, Vanhellefont et al. 2019), cela pourrait expliquer le résultat intermédiaire de la croissance en hauteur dans la modalité O_ms du SE.

Comme pour la survie, la croissance en diamètre suit un patron de continentalité ou d'océanité avec des croissances en diamètre faibles en forêt (F_pt et F_ms) par rapport à la modalité ouverte (O_ms) dans les régions NW et SW. Dans les régions plus continentales (NE et SE), la croissance relative en diamètre est négative en pleine terre (F_pt), faible en mésocosme couvert (F_ms) et plus importante en milieu ouvert (O_ms). Ces résultats concordent avec ceux du chapitre 2 : les fortes compactations en période de sécheresse en modalité pleine terre (F_pt) inhibaient la croissance (Chapitre 2, Table 4) tandis que l'ouverture de la canopée était bénéfique. Ici, un facteur local édaphique discrimine la réponse de la croissance en diamètre des plants de hêtre en fonction d'un gradient biogéographique de continentalité représenté par des contraintes hydriques.

Outre le fait de justifier l'utilisation de la croissance relative pour comparer la réponse des plants, tester la différence en hauteur et diamètre absolu entre les provenances au T0, permettait de se rendre compte de la différence d'architecture des plants selon leur provenance. Les plants de deux ans et demi en mars 2019 en provenance de la marge chaude avaient des hauteurs et diamètres plus importants que ceux en provenance du cœur de l'aire de distribution du hêtre. Les conditions de développement en pépinière étaient identiques, il existe donc des différences génétiques entre les provenances testées rendant les plants en provenance de la marge plus haut et avec un diamètre au collet plus important. Ces deux traits peuvent donner un avantage aux plants en provenance de la marge par rapport aux plants du cœur, la hauteur permettant d'être par exemple plus compétitive pour capter la luminosité dans le sous-bois (Harter et al., 2015) et le diamètre est étroitement lié à la hauteur, un étiolement avec un diamètre plus faible étant caractéristique d'un manque de ressources en lumière ou en eau (Stjepanović et al., 2018).

Au niveau des traits foliaires, le LDMC suivait le même patron à l'échelle biogéographique avec un LDMC, plus importants dans les milieux ouverts. Ces résultats appuient ceux de la thèse de Marion Walbott (2018) qui trouvait sur des plants de hêtre, des LDMC plus importants dans les milieux ouverts ou sous des canopées de pinèdes par rapport à des canopées de feuillus mixtes. Les plants de hêtres sont très plastiques à l'ouverture du milieu et dans un milieu stressant comme les milieux ouverts afin de limiter les pertes en eau, les feuilles sont plus petites et contiennent moins d'eau (Collet et al., 2001).

Le NBI (rapport chlorophylle/flavonoïdes) est une signature indiquant dans quel métabolisme les plants investissent leurs ressources en termes de production de protéines (Meyer et al., 2006). En milieu contraint comme les milieux ouverts (e.g. Walbott 2018), le NBI est faible, le métabolisme secondaire produit des flavonoïdes, alors qu'en milieu plus fermé et/ou moins contraint, la production primaire est favorisée avec notamment la production de protéines contenant des chlorophylles. Dans le cadre de cette étude, le NBI est similaire dans les différentes modalités de la région SE très contraintes climatiquement, les facteurs locaux n'avaient pas d'effet sur la perception du stress des plants. Dans les trois autres régions (NW, NE et SW) le NBI des milieux ouverts (O_ms) est plus faible en raison de l'amélioration du climat local par la canopée forestière (Walbott, 2018 ; Vilà-Cabrera et al., 2019 ; Zellweger et al., 2020). Seul le NBI de la modalité F_pt dans le SW (Figure 5) était similaire aux deux autres modalités ; l'intensité lumineuse ne joue pas à elle seule sur la production en composés secondaires, le stress engendré par le type de sol (e.g. la compaction, la faible réserve utile) affecte la production des composés secondaires. Ce résultat peut être corrélé à la moins bonne croissance en hauteur des plants dans les modalités en pleine terre (F_pt, Figure 2), le milieu étant plus contraignant en rai-

son du type de sol, les plants avaient moins de croissance primaire et donc moins de chlorophylles produites.

CONCLUSION

Deux principaux messages sont tirés de ces résultats. Premièrement, l'absence d'effet de la provenance des plants sur la capacité de *Fagus sylvatica* à persister et à croître dans des environnements très différents aux niveaux biogéographiques et locaux (types de canopées, de sols). Ces résultats doivent être replacés dans le contexte du dispositif expérimental, c'est-à-dire des modalités testées (position biogéographique, climat, canopée forestière, type de sol) et de l'année 2019 exceptionnelle en terme de températures et de sécheresse estivale (*Copernicus Climate Change Service* ; Hari et al., 2020 ; State of the Climate: Global Climate Report for Annual 2019). Ainsi contrairement à nos hypothèses, la persistance et la dynamique de régénération de la population de la marge chaude (Ciron, Sud-Est Gironde) n'était pas mieux adaptée au climat chaud et sec de 2019 que la population en provenance du cœur de l'aire de distribution (Nord, FSY 102).

Deuxième point important, un effet de continentalité est observé pour la survie des plants de trois ans. Ainsi, contrairement aux hypothèses de la CPH, la position biogéographique importe peu. La survie des plants comme pour celle des plantules suit un gradient bioclimatique assimilé à un gradient de continentalité. La contrainte climatique des régions continentales est aggravée par un facteur local de texture du sol avec de moins bonnes survies dans les modalités en pleine terre (F_pt).

DISCUSSION GÉNÉRALE / SYNTHÈSE

Apports et continuité du travail de thèse

Ces travaux de thèse permettent de caractériser et quantifier les mécanismes de la persistance et de la dynamique de régénération du hêtre.

Suite à la thèse de E Silva (2010), à des fins de gestion et de conservation, il a été mis en évidence la nécessité de s'intéresser aux populations végétales en marge chaude de leur aire de distribution où les environnements locaux déjà défavorables peuvent se détériorer en raison de l'augmentation en fréquence et en intensité des sécheresses estivales observées déjà en 2010. Ces conditions n'ont cessé d'empirer en 2019 et 2020 lors des mes travaux de thèse. Par la modélisation, les facteurs locaux (type de sol et microclimat) avaient un effet néfaste sur la fitness des hêtraies dans les plaines du Sud-Ouest de l'Europe (E Silva et al. 2012). Mais l'hypothèse que des situations locales pouvaient être favorables au maintien des populations en marge chaude malgré un contexte global défavorable avait été émise. De plus, il soulignait l'intérêt de tester les différences de fitness entre des populations (génotypes) de la marge et du cœur afin d'observer une potentielle résistance des populations de la marge chaude à l'augmentation des contraintes. L'étude de la réponse des traits de ces populations par rapport à des gradients de contraintes climatiques globales et locales permettrait de mettre en évidence des différences de génotypes, son expression en fonction des contraintes climatiques et l'influence des facteurs locaux sur l'expression de ces populations.

En 2018, les travaux de thèse de M Walbott reprenaient en parti les problématiques émises précédemment. Un dispositif expérimental *in situ* avait été mis en place dans la vallée du Ciron en Gironde, permettant de tester à l'aide de mésocosmes, l'influence du

climat global et du microclimat (sous canopée) sur la persistance et la dynamique de régénération de deux stades précoces du développement du hêtre, la germination et des jeunes plants. Cette étude se trouvait exclusivement dans la marge chaude de l'aire de distribution du hêtre ne permettant pas de comparer la réponse des stades précoces du hêtre à la position dans son aire biogéographique. De plus, l'impact du type de sol, un facteur local important dans les étapes de régénération n'était pas testé mais avait au contraire été standardisé en mésocosmes disposés en milieux naturels. Néanmoins, les facteurs locaux comme la topographie, la structure de la communauté végétale et la canopée forestière étaient bénéfiques à la persistance et dynamique de régénération du hêtre dans la marge, confirmant l'impact des facteurs locaux sur la régénération et donc la nécessité de les implémenter dans les modèles de distribution (Cheaib et al. 2012, E Silva 2012).

Naturellement, l'étape suivante allait être de tester l'impact que pouvait avoir les facteurs locaux sur la persistance des populations de hêtre à une échelle supérieure en se plaçant à la fois dans la marge chaude mais aussi dans le cœur de l'aire de distribution du hêtre. Toujours en se basant sur les stades précoces, étapes clés du maintien des populations et reflétant la réponse du climat actuel.

Par des approches théoriques, mécanistes et l'expérimentation déployée par le réseau RESCAN, les travaux de cette thèse ont permis de répondre aux interrogations des thèses précédentes et de mettre en évidence :

- l'importance des gradients bioclimatiques et des facteurs locaux plutôt que la position dans l'aire de distribution lors des premiers stades de vie du hêtre.
- les effets des facteurs locaux tels que la canopée forestière et le type de sol sur la germination et survie des plantules.

- les variables régionales climatiques et édaphiques jouant précisément sur la germination, la survie, et les traits morphologiques des plantules.
- l'absence d'effet de la provenance sur la persistance et la croissance des plants de hêtre dans des environnements contrastés à l'échelle biogéographique et locale.

Synthèse de la thèse

Le premier chapitre est un article en préparation dans lequel, au départ nous voulions mettre en évidence l'influence des facteurs locaux testés dans le réseau RESCAN, c'est-à-dire le type de sol et l'influence de la canopée, sur la première cohorte de graines plantée en 2019. Les réponses de la germination et de la survie des plantules de hêtre étaient différentes de nos hypothèses de départ. En effet, nous nous attendions à ce que la position dans l'aire de distribution du hêtre influence fortement la régénération et persistance des plantules. En suivant un gradient latitudinal, comme proposé par la CPH (Center-Periphery Hypothesis, Lawton, 1993; Brown et al., 1996; Vucetich & Waite, 2003), les populations marginales seraient plus contraintes du fait de leur position éloignée du cœur de l'aire de distribution (le cœur étant considéré comme la niche optimale). Nos résultats indiquent également une régénération suivant un gradient de contrainte mais en 2019, nous l'avons caractérisé comme un gradient de contrainte hydrique à l'échelle biogéographique. Ainsi, la position biogéographique avait effectivement de l'importance sur la réponse de la germination et de la survie, mais sa logique n'était pas seulement latitudinale mais plutôt continentale en suivant le gradient du bilan hydrique. De plus, ce gradient bioclimatique couplé à l'effet des facteurs locaux édaphiques et de la canopée, la persistance et la dynamique de régénération s'orientaient de la région au climat le plus océanique

(NW) à la région au climat le plus continental (SE), les régions SW et NE ayant des résultats intermédiaires.

Nous avons pu mettre en évidence que la germination pouvait être moins importante dans des sites localisés dans le cœur de l'aire de distribution comparés à des sites plus humides situés dans la marge chaude. Les facteurs locaux comme la canopée pouvaient avoir un effet positif sur la germination dans la marge (SE) et un effet néfaste dans le cœur (NW). Les facteurs locaux permettent bien la persistance en marge (Hampe & Petit, 2005). Nous considérons les événements de sécheresses actuels comme exceptionnels, mais en changeant la norme climatique, c'est-à-dire en considérant ces événements de sécheresses comme la norme (ce qui est d'ailleurs en train d'arriver, 2019 était considérée comme l'une des années les plus chaudes enregistrées et l'année suivante en 2020 a battu également des records de chaleurs dépassés en 2019), nous pourrions imaginer la disparition de certaines populations dans le cœur de l'aire de distribution tandis que des populations en marge comme dans la région SW bénéficieraient des facteurs locaux et d'un climat plus humide pour persister. La CPH, héritée de processus passés, serait remise en cause pour l'avenir et même dans le présent. L'exceptionnel devient la norme.

Le chapitre deux est également un article en préparation dans lequel on utilise une approche plus mécaniste pour caractériser les variables climatiques et édaphiques impactant la régénération du hêtre et en précisant quelles variables interviennent et à quels stades précoces de la vie du hêtre. Cet article a pour but d'appuyer le premier article qui cherchait à créer un modèle théorique. Dans ce chapitre deux, les variables mesurées sur nos sites sont réellement corrélées aux variables biotiques de la régénération. L'importance du bilan hydrique est confirmée mais seulement pour les variables de croissance des plantules. La germination est influencée sur une fenêtre temporelle plus courte, bénéficiant notamment des pluies durant la saison de végétation, confirmant le besoin en humi-

dité des graines pour débiter la germination (Wagner et al. 2010). Le facteur local édaphique impacte également la germination. Des sols minéraux avec une bonne aération et infiltration sont bénéfiques (Winget & Kozlowski, 1965 ; Kozlowski, 2002). La survie en année sèche est majoritairement impactée par le type de sol, les textures minérales favorisant l'infiltration des rares événements de pluies et la forte compaction des sols argilo-limoneux freinant le développement racinaire. De manière générale, les facteurs locaux et plus précisément les variables édaphiques sont plus importantes que les variables macroclimatiques pour expliquer les variations observées des variables de la régénération. Les résultats mécanistes de ce chapitre corroborent les résultats du premier chapitre : la position biogéographique influe bien sur la régénération du hêtre en suivant un gradient de contrainte allant des sites aux climats océaniques des hautes latitudes, plus favorables, vers les sites en marge chaude plus continentaux, moins favorables. En ajoutant les facteurs locaux édaphiques et l'ouverture de la canopée aux variables macroclimatiques, l'ordination du succès de la régénération et de la persistance du hêtre suit toujours ce pattern allant des sites du NW, à ceux du SW et NE superposés pour finir au plus bas dans les sites du SE.

Enfin dans le troisième chapitre, contrairement aux hypothèses d'adaptations locales des populations en marge chaude à des environnements plus contraints (Lesica & Crone, 2016), nous mettons en évidence une absence de l'effet de la provenance des plants de hêtre sur leur capacité à croître et à persister le long des gradients écologiques testés. Les plants en provenance de la vallée du Ciron (marge chaude) ont les mêmes réponses en terme de survie, croissance morphologique ou traits foliaires que les plants du Nord (cœur). Plusieurs explications sont plausibles : le rythme des changements clima-

tiques est peut-être trop rapide pour laisser le temps à une réponse évolutive ou plastique des plants (Franks et al., 2014) ; à l'inverse, les populations peuvent être assez plastiques pour être relativement peu affectées par des conditions climatiques de plus en plus sèches comme observé par A Ouayjan (2017) sur la population de la vallée du Ciron (marge chaude) où la croissance du hêtre suite à des analyses de la taille des cernes était peu affectée par les changements climatiques récents. De plus, les résultats du troisième chapitre permettent d'appuyer les résultats présentés dans les articles en préparation des chapitres un et deux, mais pour un stade de la régénération des hêtres plus tardifs que la germination et la première saison de végétation des plantules. Effectivement, un gradient de continentalité s'observe dans la réponse des plants au niveau de la survie, de la croissance en hauteur, de la croissance en diamètre et des traits foliaires (LDMC, NBI).

Pour les traits foliaires, les relations avec les variables de croissance sont limitées car le LDMC et le NBI ont été mesurés en 2020 après que les plants aient été transplantés depuis deux ans, des mesures sur la première année d'installation n'auraient peut-être pas montré des résultats similaires ; de plus, l'effectif des plants issus de la plantation de 2019 était divisé par deux en 2020 en raison de la mise en place d'une nouvelle expérience qui avait nécessité de retirer la moitié des plants pour transplanter une nouvelle cohorte. Une nouvelle cohorte exclusivement de plants en provenance du Nord a été installée en 2020 pour tester l'effet interannuel du climat sur la persistance et régénération des plants par rapport aux plants du Nord plantés en 2019. Les données n'ont pas encore été analysées mais elles feront l'objet d'un article qui pourrait notamment appuyer les résultats de 2019 en terme d'influence du bilan hydrique et des facteurs locaux, 2020 ayant été une année toute aussi chaude et sèche que 2019 (*Copernicus: 2020 Warmest Year on Record for Europe; Globally, 2020 Ties with 2016 for Warmest Year Recorded | Copernicus, 2021*).

Une différence de hauteur et de diamètre existait entre les plants en provenance de la marge et du cœur à l'installation en mars 2019. Les plants en provenance de la marge avaient une hauteur et un diamètre plus importants. Cette différence pouvait être liée aux différences phénotypiques des deux provenances distinguables dès la troisième année des plants. La pépinière se trouvant dans le Sud-Ouest de la France, les plants de la marge auraient pu être favorisés dès l'installation en germant dans un climat régional identique alors que les plants en provenance du cœur ont passé les deux ans et demi avant leur installation dans l'expérimentation dans un climat régional plus chaud et sec que les conditions environnementales présentes dans leur région d'origine.

Limites de l'étude

L'expérimentation présentée dans cette thèse présente des limites. Au niveau de la germination, il faut bien préciser que les graines semées avaient été vernalisées. Or les graines du hêtre pour lever leur dormance ont besoin de cumuler des températures de l'automne à l'hiver proches des 1 à 5 °C pendant environ trois mois (Suszka et al., 1994 ; Wagner et al., 2010). Dans un contexte de réchauffement climatique, ces conditions de températures basses durant plusieurs mois pourraient ne plus être rencontrées d'autant plus dans la marge chaude outre dans des conditions locales très particulières comme dans la vallée du Ciron où la forte topographie, le cours d'eau froid et la canopée forestière pourraient tamponner encore quelques années le climat régional contraignant (Ouayjan, 2017 ; Walbott, 2018).

En utilisant les mésocosmes, une barrière physique limitait le développement racinaire en profondeur. Pour pallier ce blocage, faciliter la transplantation très stressante pour

les plants et permettre artificiellement un accès simplifié à la ressource en eau, les bacs des mésocosmes étaient percés à 3 cm au dessus de la base. Rempli de billes d'argiles, cet horizon créait une réserve en eau accessible pour les plants. Cette réserve a pu impacter notamment la survie des plants et favoriser les modalités en mésocosmes par rapport à celles en pleine terre expliquant potentiellement la scission flagrante observée entre les résultats de survie de ces modalités. De plus, en pleine terre nous avons retiré la végétation et les racines à l'installation mais au cours de la saison de végétation, on suppose que les racines des arbres adultes surplombant les modalités en pleine terre en forêt pouvaient absorber les faibles pluies estivales, créant ainsi une compétition au niveau des racines pour l'accès à la ressource en eau. Par exemple dans Anderson et al. (2001), l'humidité des sols est réduite sous la canopée de chênes et cette diminution est corrélée à une faible disponibilité de l'eau dans le sous-bois.

Échelle des communautés végétales forestières

Un autre facteur local pouvant influencer la persistance et la dynamique de la régénération du hêtre est la communauté végétale environnante. Tout d'abord les espèces formant la canopée mais aussi celles se trouvant dans le sous-bois peuvent modifier l'environnement local des jeunes hêtres, faciliter son installation en tamponnant par exemple le climat régional et en générant un climat local plus favorable. Au contraire, les espèces présentes dans l'environnement proche du hêtre peuvent entrer en compétition avec lui pour l'accès à la lumière, à l'eau ou encore en produisant des composés allélopathiques freinant par exemple la germination (Walbott, Gallet et Corcket, 2018). Nous prévoyons de réaliser un article en utilisant les relevés phytosociologiques réalisés sur tous les sites du réseau RESCAN. Il pourrait être intéressant d'observer la différence de régénération du hêtre en fonction de la communauté végétale avoisinant les modalités en pleine terre. Des

analyses de groupement préliminaires distinguent et regroupent les communautés de certains sites (Annexe I) susceptibles de générer des conditions écologiques différentes.

Les premiers stades de la régénération

Enfin, nous nous sommes intéressés aux stades précoces plutôt qu'au stade mature chez le hêtre car c'est une étape clé de la persistance de l'espèce tout en relatant une réponse au climat actuel contrairement aux arbres matures, installés lorsque les conditions environnementales étaient moins chaudes et sèches. Il faut évidemment continuer à s'intéresser aux hêtres adultes, bien que comparés aux chênes, peu de dépérissements soient observés (E Silva 2010). Si la mortalité du hêtre augmente comme observé récemment en marge chaude (Archambeau et al., 2020), la régénération de l'espèce n'aura pas lieu même s'il existe des potentialités de persistance et de régénération en marge notamment grâce aux facteurs locaux.

CONCLUSION

1^{er} message : Une logique continentale forte :

En année sèche, les premiers stades de la régénération de *F. sylvatica*, c'est-à-dire la germination et la survie des plants et plantules suivent un gradient de continentalité. Ce n'est pas un gradient biogéographique latitudinal qui est responsable de la distribution et de la persistance des populations comme proposé par la CPH. En effet, les taux de germination et de survie des plantules et des plants sont relativement meilleurs dans les régions où la continentalité s'exprime le moins.

2^e message : Les gradients bioclimatiques :

Les gradients bioclimatiques hydriques et particulièrement le bilan hydrique caractérisent le gradient de continentalité observé sur les événements de la régénération. La région la plus humide au NW possède la meilleure survie, les régions SW et NE sont intermédiaires et la régions SE en marge et continentale présente le plus faible bilan hydrique et les moins bonnes survies sur les deux stades étudiés.

3^e message : L'influence des facteurs locaux, la canopée et le sol :

Peu importe la position dans le gradient biogéographique, le sol local limite la germination et la survie en raison de sa texture argileuse et compacte. Le sol local n'est pas néfaste lorsque le gradient bioclimatique représenté par le bilan hydrique est favorable comme dans la région NW. L'effet de la canopée est variable le long des gradients bioclimatiques, il passe d'un effet négatif dans les zones humides et positif dans les zones sèches.

Ainsi, en couplant les facteurs biogéographiques, bioclimatiques et locaux, nous n'observons pas une logique de persistance et de dynamique de régénération qui serait meilleure dans le cœur de l'aire de distribution par rapport à la marge chaude. Les facteurs expliquant la distribution des espèces et leur réponse aux changements du climat sont plus complexes que des gradients biogéographiques thermiques présentés dans la CPH. En année exceptionnellement sèche, ce sont des gradients bioclimatiques couplés à des facteurs locaux qui régulent la régénération du hêtre. Ces résultats doivent être contextualisés à l'année 2019 et aux gradients bioclimatiques observés. En réitérant l'expérience sur plusieurs années, le gradient de contrainte climatique représenté par le bilan hydrique pourrait suivre une tout autre patron que le patron de continentalité observé en 2019.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Akaike, H. "A New Look at the Statistical Model Identification." *IEEE Transactions on Automatic Control*, vol. 19, no. 6, Dec. 1974, pp. 716–23, [https://doi.org/10.1109/](https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705)

TAC.1974.1100705.

Allan, Richard P., et al. "Advances in Understanding Large-Scale Responses of the Water Cycle to Climate Change." *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 1472, no. 1, 2020, pp. 49–75, <https://doi.org/10.1111/nyas.14337>.

Allen, Craig D., et al. "On Underestimation of Global Vulnerability to Tree Mortality and Forest Die-off from Hotter Drought in the Anthropocene." *Ecosphere*, vol. 6, no. 8, 2015, p. art129, <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>.

Ammer, Christian, Reinhard Mosandl, et al. "Direct Seeding of Beech (*Fagus Sylvatica* L.) in Norway Spruce (*Picea Abies* [L.] Karst.) Stands: Effects of Canopy Density and Fine Root Biomass on Seed Germination." *Forest Ecology and Management*, 2002, p. 14.

Ammer, Christian, Bernd Stimm, et al. "Ontogenetic Variation in the Relative Influence of Light and Belowground Resources on European Beech Seedling Growth." *Tree Physiology*, vol. 28, no. 5, May 2008, pp. 721–28, <https://doi.org/10.1093/treephys/28.5.721>.

Ankenbauer, Kyle J., and Steven P. Loheide II. "The Effects of Soil Organic Matter on Soil Water Retention and Plant Water Use in a Meadow of the Sierra Nevada, CA." *Hydrological Processes*, vol. 31, no. 4, 2017, pp. 891–901, <https://doi.org/10.1002/hyp.11070>.

Archambeau, Juliette, et al. "Similar Patterns of Background Mortality across Europe Are Mostly Driven by Drought in European Beech and a Combination of Drought and Competi-

tion in Scots Pine.” *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 280, Jan. 2020, p. 107772, <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107772>.

Armas, Cristina, et al. “Measuring Plant Interactions: A New Comparative Index.” *Ecology*, vol. 85, no. 10, Oct. 2004, pp. 2682–86, <https://doi.org/10.1890/03-0650>.

Ascoli, Davide, et al. “The Synchronicity of Masting and Intermediate Severity Fire Effects Favors Beech Recruitment.” *Forest Ecology and Management*, vol. 353, Oct. 2015, pp. 126–35, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.031>.

Balandier, P., et al. “Designing Forest Vegetation Management Strategies Based on the Mechanisms and Dynamics of Crop Tree Competition by Neighbouring Vegetation.” *Forestry: An International Journal of Forest Research*, vol. 79, no. 1, Jan. 2006, pp. 3–27, <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi056>.

Barbier, Stéphane, et al. “Influence of Several Tree Traits on Rainfall Partitioning in Temperate and Boreal Forests: A Review.” *Annals of Forest Science*, vol. 66, no. 6, Sept. 2009, pp. 1–11, <https://doi.org/10.1051/forest/2009041>.

Barna, Milan. “Natural Regeneration of *Fagus Sylvatica* L.: A Review.” *Austrian Journal of Forest Science*, vol. 128, Apr. 2011, pp. 71–92.

Barnosky, Anthony D., et al. “Has the Earth’s Sixth Mass Extinction Already Arrived?” *Nature*, vol. 471, no. 7336, Mar. 2011, pp. 51–57, <https://doi.org/10.1038/nature09678>.

Bebre, Ieva, et al. "Seedling Growth and Biomass Production under Different Light Availability Levels and Competition Types." *Forests*, vol. 12, no. 10, Oct. 2021, p. 1376, <https://doi.org/10.3390/f12101376>.

Benito-Garzón, Marta, et al. "Interspecific Differences in Tree Growth and Mortality Responses to Environmental Drivers Determine Potential Species Distributional Limits in Iberian Forests." *Global Ecology and Biogeography*, vol. 22, no. 10, 2013, pp. 1141–51, <https://doi.org/10.1111/geb.12075>.

Benvenuti, Stefano. "Soil Texture Involvement in Germination and Emergence of Buried Weed Seeds." *Agronomy Journal*, vol. 95, no. 1, 2003, pp. 191–98, <https://doi.org/10.2134/agronj2003.1910>.

Bertness, Mark D., and Ragan Callaway. "Positive Interactions in Communities." *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 9, no. 5, mai 1994, pp. 191–93, [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4).

Bertrand, Romain, et al. "Changes in Plant Community Composition Lag behind Climate Warming in Lowland Forests." *Nature*, vol. 479, no. 7374, Nov. 2011, pp. 517–20, <https://doi.org/10.1038/nature10548>.

Blunden, J., and T. Boyer. "State of the Climate in 2020." *Bulletin of the American Meteorological Society*, vol. 102, no. 8, Aug. 2021, pp. S1–475, <https://doi.org/10.1175/2021BAMSStateoftheClimate.1>.

Brandes, Arno Fritz das Neves, et al. "The Growth Responses of *Araucaria Angustifolia* to Climate Are Adjusted Both Spatially and Temporally at Its Northern Distribution Limit." *Fo-*

rest Ecology and Management, vol. 487, May 2021, p. 119024, <https://doi.org/10.1016/j.fo-reco.2021.119024>.

Bréda, Nathalie, et al. “Réservoir en eau des sols forestiers tempérés : spécificité et difficultés d'évaluation.” *La Houille Blanche*, no. 3, June 2002, pp. 24–32, <https://doi.org/10.1051/lhb/2002038>.

Brown, J. H. “On the Relationship Between Abundance and Distribution of Species.” *American Naturalist*, vol. 124, no. 2, 1984, pp. 255–79, <https://doi.org/10.1086/284267>. Scopus.

Bruno, John F., et al. “Inclusion of Facilitation into Ecological Theory.” *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 18, no. 3, Mar. 2003, pp. 119–25, [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9).

Bulmer, C. E., and D. G. Simpson. “Soil Compaction and Water Content as Factors Affecting the Growth of Lodgepole Pine Seedlings on Sandy Clay Loam Soil.” *Canadian Journal of Soil Science*, Mar. 2011, <https://doi.org/10.4141/S04-055>. Ottawa, Canada.

Caron, Maria Mercedes, et al. “Thermal Differences between Juveniles and Adults Increased over Time in European Forest Trees.” *Journal of Ecology*, vol. 109, no. 11, 2021, pp. 3944–57, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13773>.

Case, Madelon F., and A. Carla Staver. “Soil Texture Mediates Tree Responses to Rainfall Intensity in African Savannas.” *New Phytologist*, vol. 219, no. 4, 2018, pp. 1363–72, <https://doi.org/10.1111/nph.15254>.

Castro, Jorge, et al. "Seedling Establishment of a Boreal Tree Species (*Pinus Sylvestris*) at Its Southernmost Distribution Limit: Consequences of Being in a Marginal Mediterranean Habitat." *Journal of Ecology*, vol. 92, no. 2, Apr. 2004, pp. 266–77, <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00870.x>.

Chang, Chin-Sung, et al. "Low Levels of Genetic Variation among Southern Peripheral Populations of the Threatened Herb, *Leontice Microrhyncha* (Berberidaceae) in Korea." *Biological Conservation*, vol. 119, no. 3, Oct. 2004, pp. 387–96, <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.12.003>.

Chappell, Nick A., et al. "Modelling Rainfall and Canopy Controls on Net-Precipitation beneath Selectively-Logged Tropical Forest." *Plant Ecology*, vol. 153, no. 1, Apr. 2001, pp. 215–29, <https://doi.org/10.1023/A:1017532411978>.

Cheaib, Alissar, et al. "Climate Change Impacts on Tree Ranges: Model Intercomparison Facilitates Understanding and Quantification of Uncertainty." *Ecology Letters*, vol. 15, no. 6, 2012, pp. 533–44, <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01764.x>.

Clark, J. S., et al. "Interpreting Recruitment Limitation in Forests." *American Journal of Botany*, vol. 86, no. 1, 1999, pp. 1–16, <https://doi.org/10.2307/2656950>.

Collet, Catherine, Alexandre Piboule, et al. "Advance *Fagus Sylvatica* and *Acer Pseudoplatanus* Seedlings Dominate Tree Regeneration in a Mixed Broadleaved Former Coppice-with-Standards Forest." *Forestry: An International Journal of Forest Research*, vol. 81, no. 2, avril 2008, pp. 135–50, <https://doi.org/10.1093/forestry/cpn004>.

Collet, Catherine, Olivier Lanter, et al. "Effects of Canopy Opening on Height and Diameter Growth in Naturally Regenerated Beech Seedlings." *Annals of Forest Science*, vol. 58, no. 2, Feb. 2001, pp. 127–34, <https://doi.org/10.1051/forest:2001112>.

Collet, Catherine, and Clement Chenost. "Using Competition and Light Estimates to Predict Diameter and Height Growth of Naturally Regenerated Beech Seedlings Growing under Changing Canopy Conditions." *Forestry: An International Journal of Forest Research*, vol. 79, no. 5, Dec. 2006, pp. 489–502, <https://doi.org/10.1093/forestry/cpl033>.

Copernicus Climate Change Service (C3S)/ECMWF/KNMI. <https://climate.copernicus.eu/ESOTC/2019/european-temperature>.

Crockford, R. H., and D. P. Richardson. "Partitioning of Rainfall into Throughfall, Stemflow and Interception: Effect of Forest Type, Ground Cover and Climate." *Hydrological Processes*, vol. 14, no. 16–17, 2000, pp. 2903–20, [https://doi.org/10.1002/1099-1085\(200011/12\)14:16/17<2903::AID-HYP126>3.0.CO;2-6](https://doi.org/10.1002/1099-1085(200011/12)14:16/17<2903::AID-HYP126>3.0.CO;2-6).

Dai, Aiguo. "Increasing Drought under Global Warming in Observations and Models." *Nature Climate Change*, vol. 3, no. 1, Jan. 2013, pp. 52–58, <https://doi.org/10.1038/nclimate1633>.

De Frenne, Pieter, et al. "Global Buffering of Temperatures under Forest Canopies." *Nature Ecology & Evolution*, vol. 3, no. 5, 2019, pp. 744–49, <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0842-1>.

Dobrowski, Solomon Z. "A Climatic Basis for Microrefugia: The Influence of Terrain on Climate." *Global Change Biology*, vol. 17, no. 2, 2011, pp. 1022–35, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02263.x>.

Duchaufour Ph., Bonneau M., 1959. Une méthode nouvelle de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. *Bul. AFES*, 4, 193-198.

Dyderski, Marcin K., and Łukasz Pawlik. "Spatial Distribution of Tree Species in Mountain National Parks Depends on Geomorphology and Climate." *Forest Ecology and Management*, vol. 474, Oct. 2020, p. 118366, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118366>.

E Silva, D., et al. "Does Natural Regeneration Determine the Limit of European Beech Distribution under Climatic Stress?" *Forest Ecology and Management*, vol. 266, Feb. 2012, pp. 263–72, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.031>.

E Silva, Daniel. *Ecologie Du Hêtre (Fagus Sylvatica L.) En Marge Sud-Ouest de Son Aire de Distribution*. Nancy 1, 9 Nov. 2010, <http://theses.fr/2010NAN10136>.

---. "Tracking Human Impact on Current Tree Species Distribution Using Plant Communities." *Journal of Vegetation Science*, vol. 23, no. 2, 2012, pp. 313–24, <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01341.x>.

Eriksson, Ove. "Regional Dynamics of Plants: A Review of Evidence for Remnant, Source-Sink and Metapopulations." *Oikos*, vol. 77, no. 2, 1996, pp. 248–58, <https://doi.org/10.2307/3546063>.

Escoriza, Daniel, et al. "Habitat Use in South-West European Skinks (Genus *Chalcides*)."

PeerJ, vol. 6, Jan. 2018, p. e4274, <https://doi.org/10.7717/peerj.4274>.

Fang, Jingyun, and Martin J. Lechowicz. "Climatic Limits for the Present Distribution of Beech (*Fagus L.*) Species in the World." *Journal of Biogeography*, vol. 33, no. 10, 2006, pp. 1804–19, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01533.x>.

Faraway, JJ. 2005. *Extending the linear model with R: generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models*. CRC press.

Firouzan, A. H., and S. M. Nejad. "Study the Effects of Soil Compaction on Growth Characteristics of *Alnus Glutinosa*." *Advances in Environmental Biology*, vol. 9, Jan. 2015, pp. 167–72.

Franks, Steven J., et al. "Evolutionary and Plastic Responses to Climate Change in Terrestrial Plant Populations." *Evolutionary Applications*, vol. 7, no. 1, Jan. 2014, pp. 123–39, <https://doi.org/10.1111/eva.12112>.

Fréjaville, Thibaut, et al. "Range Margin Populations Show High Climate Adaptation Lags in European Trees." *Global Change Biology*, vol. 26, no. 2, 2020, pp. 484–95, <https://doi.org/10.1111/gcb.14881>.

Frey, Sarah J. K., et al. "Spatial Models Reveal the Microclimatic Buffering Capacity of Old-Growth Forests." *Science Advances*, vol. 2, no. 4, Apr. 2016, <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501392>.

Gaston, Kevin J. "Geographic Range Limits: Achieving Synthesis." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 276, no. 1661, Apr. 2009, pp. 1395–406, <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1480>.

Gaudio, Noémie, et al. "Light-Mediated Influence of Three Understorey Species (*Calluna Vulgaris*, *Pteridium Aquilinum*, *Molinia Caerulea*) on the Growth of *Pinus Sylvestris* Seedlings." *European Journal of Forest Research*, vol. 130, no. 1, Jan. 2011, pp. 77–89, <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0403-2>.

Gutterman, Y., et al. "Interrelated Effects of Temperature, Light and Oxygen on *Amaranthus Caudatus* L. Seed Germination." *Weed Research*, vol. 32, no. 2, 1992, pp. 111–17, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1992.tb01868.x>.

Haase, Diane. "Understanding Forest Seedling Quality: Measurements and Interpretation." *Tree Planters' Notes*, vol. 52, Jan. 2008, pp. 24–30.

---. "Understanding Forest Seedling Quality: Measurements and Interpretation." *Tree Planters' Notes*, vol. 52, Jan. 2008, pp. 24–30.

Haesen, Stef, et al. "ForestTemp – Sub-Canopy Microclimate Temperatures of European Forests." *Global Change Biology*, vol. 27, no. 23, 2021, pp. 6307–19, <https://doi.org/10.1111/gcb.15892>.

Hampe, Arndt, and Alistair S. Jump. "Climate Relicts: Past, Present, Future." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 42, no. 1, Nov. 2011, pp. 313–33, <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145015>.

Hampe, Arndt, and Rémy J. Petit. "Conserving Biodiversity under Climate Change: The Rear Edge Matters." *Ecology Letters*, vol. 8, no. 5, May 2005, pp. 461–67, <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x>.

Hanel, Martin, et al. "Revisiting the Recent European Droughts from a Long-Term Perspective." *Scientific Reports*, vol. 8, no. 1, June 2018, p. 9499, <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27464-4>.

Hari, Vittal, et al. "Increased Future Occurrences of the Exceptional 2018–2019 Central European Drought under Global Warming." *Scientific Reports*, vol. 10, Aug. 2020, p. 12207, <https://doi.org/10.1038/s41598-020-68872-9>.

Harte, John, et al. "Climate Change and Extinction Risk." *Nature*, vol. 430, no. 6995, July 2004, pp. 34–34, <https://doi.org/10.1038/nature02718>.

Harter, David E. V., et al. "A Comparison of Genetic Diversity and Phenotypic Plasticity among European Beech (*Fagus Sylvatica* L.) Populations from Bulgaria and Germany under Drought and Temperature Manipulation." *International Journal of Plant Sciences*, vol. 176, no. 3, Mar. 2015, pp. 232–44, <https://doi.org/10.1086/679349>.

Haylock, M. R., Hofstra, N., Klein Tank, A. M. G., Klok, E. J., Jones, P. D., & New, M. (2008). A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 113(D20). <https://doi.org/10.1029/2008JD010201>

Hylander, Kristoffer, et al. "Microrefugia: Not for Everyone." *AMBIO*, vol. 44, no. 1, Jan. 2015, pp. 60–68, <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0599-3>.

Ibáñez, Inés, and Sarah McCarthy-Neumann. "Integrated Assessment of the Direct and Indirect Effects of Resource Gradients on Tree Species Recruitment." *Ecology*, vol. 95, no. 2, 2014, pp. 364–75, <https://www.jstor.org/stable/43494350>.

Ionita, M., et al. "Past Megadroughts in Central Europe Were Longer, More Severe and Less Warm than Modern Droughts." *Communications Earth & Environment*, vol. 2, no. 1, Mar. 2021, pp. 1–9, <https://doi.org/10.1038/s43247-021-00130-w>.

Islam, Mahmuda, et al. "The Effect of Soil Moisture Content and Forest Canopy Openness on the Regeneration of *Dipterocarpus Turbinatus* C.F. Gaertn. (Dipterocarpaceae) in a Protected Forest Area of Bangladesh." *Tropical Ecology*, vol. 57, Feb. 2016, pp. 455–64.

Ježík, M., et al. "The Response of Intra-Annual Stem Circumference Increase of Young European Beech Provenances to 2012-2014 Weather Variability." *IForest - Biogeosciences and Forestry*, vol. 9, no. 6, 2016, p. 960, <https://doi.org/10.3832/ifor1829-009>.
world.

Joly, Daniel, et al. "Les types de climats en France, une construction spatiale." *Cybergeo: European Journal of Geography*, June 2010, <https://doi.org/10.4000/cybergeo.23155>.

Jump, Alistair S., Rob Marchant, and Josep Peñuelas. "Environmental Change and the Option Value of Genetic Diversity." *Trends in Plant Science*, vol. 14, no. 1, Jan. 2009, pp. 51–58, <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.002>.

Jump, Alistair S., Jenny M. Hunt, José A. Martínez-Izquierdo, et al. "Natural Selection and Climate Change: Temperature-Linked Spatial and Temporal Trends in Gene Frequency in *Fagus Sylvatica*." *Molecular Ecology*, vol. 15, no. 11, 2006, pp. 3469–80, <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03027.x>.

Jump, Alistair S., Jenny M. Hunt, and Josep Peñuelas. "Rapid Climate Change-related Growth Decline at the Southern Range Edge of *Fagus Sylvatica*." *Global Change Biology*, vol. 12, no. 11, Nov. 2006, pp. 2163–74, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01250.x>.

Jump, Alistair S., Csaba Mátyás, and Josep Peñuelas. "The Altitude-for-Latitude Disparity in the Range Retractions of Woody Species." *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 24, no. 12, Dec. 2009, pp. 694–701, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.007>.

Kennedy, Peter G., and Kabir G. Peay. "Different Soil Moisture Conditions Change the Outcome of the Ectomycorrhizal Symbiosis between *Rhizopogon* Species and *Pinus Muri-cata*." *Plant and Soil*, vol. 291, no. 1, Jan. 2007, p. 155, <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9183-3>.

Kirchen, Gil, et al. "Local Soil Type Variability Controls the Water Budget and Stand Productivity in a Beech Forest." *Forest Ecology and Management*, vol. 390, Apr. 2017, pp. 89–103, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.12.024>.

Kivlin, Stephanie N., et al. "Fungal Symbionts Alter Plant Responses to Global Change." *American Journal of Botany*, vol. 100, no. 7, 2013, pp. 1445–57, <https://doi.org/10.3732/ajb.1200558>.

Knutzen, Florian, et al. "Does Reduced Precipitation Trigger Physiological and Morphological Drought Adaptations in European Beech (*Fagus Sylvatica* L.)? Comparing Provenances across a Precipitation Gradient." *Tree Physiology*, vol. 35, no. 9, Sept. 2015, pp. 949–63, <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv057>.

Koralewski, Tomasz E., et al. "Plants on the Move: Assisted Migration of Forest Trees in the Face of Climate Change." *Forest Ecology and Management*, vol. 344, mai 2015, pp. 30–37, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.014>.

Kozłowski, T.T., Kramer, P.J., Pallardy, S.G. (1991): The physiological ecology of woody plants. San Diego: Academic Press Inc.

Kozłowski, T. T. "Physiological Ecology of Natural Regeneration of Harvested and Disturbed Forest Stands: Implications for Forest Management." *Forest Ecology and Management*, vol. 158, no. 1, Mar. 2002, pp. 195–221, [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00712-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00712-X).

Kunstler, Georges, et al. "Indirect Facilitation and Competition in Tree Species Colonization of Sub-Mediterranean Grasslands." *Journal of Vegetation Science*, vol. 17, no. 3, June 2006, pp. 379–88, <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02458.x>.

Landuyt, Dries, et al. "The Functional Role of Temperate Forest Understorey Vegetation in a Changing World." *Global Change Biology*, vol. 25, no. 11, 2019, pp. 3625–41, <https://doi.org/10.1111/gcb.14756>.

Lawton, John H. "Range, Population Abundance and Conservation." *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 8, no. 11, Nov. 1993, pp. 409–13, [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90043-O](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90043-O).

Lenoir, J., and J. C. Svenning. "Climate-Related Range Shifts – a Global Multidimensional Synthesis and New Research Directions." *Ecography*, vol. 38, no. 1, 2015, pp. 15–28, <https://doi.org/10.1111/ecog.00967>.

Lenoir, Jonathan, et al. "A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century." *Science (New York, N.Y.)*, vol. 320, juillet 2008, pp. 1768–71, <https://doi.org/10.1126/science.1156831>.

---. "Rethinking Climate Context Dependencies in Biological Terms." *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Sept. 2020, p. 202016537, <https://doi.org/10.1073/pnas.2016537117>.

Lesica, Peter, and Elizabeth E. Crone. "Arctic and Boreal Plant Species Decline at Their Southern Range Limits in the Rocky Mountains." *Ecology Letters*, vol. 20, no. 2, Feb. 2017, pp. 166–74, <https://doi.org/10.1111/ele.12718>.

Leuschner, Christoph. "Drought Response of European Beech (*Fagus Sylvatica* L.)—A Review." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 47, décembre 2020, p. 125576, <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125576>.

Link, Timothy E., et al. "The Dynamics of Rainfall Interception by a Seasonal Temperate Rainforest." *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 124, no. 3, Aug. 2004, pp. 171–91, <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.01.010>.

Löf, Magnus, and Nils Torkel Welander. "Influence of Herbaceous Competitors on Early Growth in Direct Seeded *Fagus Sylvatica* L. and *Quercus Robur* L." *Annals of Forest Science*, vol. 61, no. 8, Dec. 2004, pp. 781–88, <https://doi.org/10.1051/forest:2004075>.

Manzanedo, R. D., et al. "Fagus Sylvatica Seedlings Show Provenance Differentiation Rather than Adaptation to Soil in a Transplant Experiment." *BMC Ecology*, vol. 18, no. 1, Oct. 2018, p. 42, <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0197-5>.

Matese, Alessandro, et al. "Spatial Variability of Meteorological Conditions at Different Scales in Viticulture." *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 189–190, juin 2014, pp. 159–67, <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.01.020>.

Meyer, S., et al. "Relationships between Optically Assessed Polyphenols and Chlorophyll Contents, and Leaf Mass per Area Ratio in Woody Plants: A Signature of the Carbon-Nitrogen Balance within Leaves?" *Plant, Cell & Environment*, vol. 29, no. 7, July 2006, pp. 1338–48, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01514.x>.

Michalet, Richard, Philippe Choler, et al. "Rainfall Continentality, via the Winter Gams Angle, Provides a New Dimension to Biogeographical Distributions in the Western United States." *Global Ecology and Biogeography*, vol. 30, no. 2, 2021, pp. 384–97, <https://doi.org/10.1111/geb.13223>.

Michalet, Richard, Yoann Le Bagousse-Pinguet, et al. "Two Alternatives to the Stress-Gradient Hypothesis at the Edge of Life: The Collapse of Facilitation and the Switch from Facilitation to Competition." *Journal of Vegetation Science*, vol. 25, no. 2, 2014, pp. 609–13, <https://doi.org/10.1111/jvs.12123>.

MULLER S. 1978. Contribution à la synsystématique des hêtraies d'Europe occidentale et centrale. Thèse 3ème cycle, Ecol. Vég., Univ. Paris-Sud, Orsay. 95 p. + fig. et tab. h.t.

Nicolini, E., 1997. Approche morphologique du développement du hêtre (*Fagus sylvatica*). Ph.D. Thesis. Université Montpellier II.

NOAA National Centers for Environmental Information, State of the Climate: Global Climate Report for Annual 2019, published online January 2020, retrieved on December 7, 2021 from <https://www.ncdc.noaa.gov/sotc/global/201913>.

Office national des forêts. Direction technique, 2007. Gestion des hêtraies dans les forêts publiques françaises. Rendez-vous techniques de l'ONF, hors-série n° 2. 112p

Ouayjan, Adib. *Dendroécologie et génétique d'une population de hêtre (Fagus sylvatica) en marge chaude de l'aire de répartition de l'espèce*. Université de Bordeaux, 7 Dec. 2017, <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01755056>.

Ozenda, P. 1994. Végétation du Continent Européen. Delachaux et Niestlé. Paris.

Packham, John R., et al. "Biological Flora of the British Isles: Fagus Sylvatica." *Journal of Ecology*, vol. 100, no. 6, 2012, pp. 1557–608, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02017.x>.

Park, Andrew, and Jessie Lee Cameron. "The Influence of Canopy Traits on Throughfall and Stemflow in Five Tropical Trees Growing in a Panamanian Plantation." *Forest Ecology and Management*, 2008, p. 11.

Parmesan, Camille, and Gary Yohe. "A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems." *Nature*, vol. 421, no. 6918, Jan. 2003, p. 37, <https://doi.org/10.1038/nature01286>.

Pearson, Richard G., and Terence P. Dawson. "Predicting the Impacts of Climate Change on the Distribution of Species: Are Bioclimate Envelope Models Useful?" *Global Ecology*

and *Biogeography*, vol. 12, no. 5, 2003, pp. 361–71, <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>.

Peñuelas, Josep, et al. “Increased Water-Use Efficiency during the 20th Century Did Not Translate into Enhanced Tree Growth.” *Global Ecology and Biogeography*, vol. 20, no. 4, 2011, pp. 597–608, <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00608.x>.

Petit, Rémy J., et al. “Glacial Refugia: Hotspots But Not Melting Pots of Genetic Diversity.” *Science*, vol. 300, no. 5625, June 2003, pp. 1563–65, <https://doi.org/10.1126/science.1083264>.

Petritan, Any Mary, et al. “Effects of Shade on Growth and Mortality of Maple (*Acer Pseudoplatanus*), Ash (*Fraxinus Excelsior*) and Beech (*Fagus Sylvatica*) Saplings.” *Forestry: An International Journal of Forest Research*, vol. 80, no. 4, Oct. 2007, pp. 397–412, <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm030>.

Pironon, Samuel, et al. “Geographic Variation in Genetic and Demographic Performance: New Insights from an Old Biogeographical Paradigm.” *Biological Reviews*, vol. 92, no. 4, 2017, pp. 1877–909, <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/brv.12313>.

Ponge, Jean-François. “Pédologie. Sol, Végétation, Environnement, 3ème Ed. By Ph. Duchaufour.” *Vegetatio / Vegetatio Acta Geobot; Plant Ecol; Vegetation*, vol. 112, no. 2, June 1994, pp. 189–90, <https://doi.org/10.2307/20046443>.

Prévosto, Bernard, and Philippe Balandier. “Influence of Nurse Birch and Scots Pine Seedlings on Early Aerial Development of European Beech Seedlings in an Open-Field Plantation of Central France.” *Forestry: An International Journal of Forest Research*, vol. 80, no. 3, juillet 2007, pp. 253–64, <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm017>.

Puckett, Larry J. "Spatial Variability and Collector Requirements for Sampling Throughfall Volume and Chemistry under a Mixed-Hardwood Canopy." *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 21, no. 11, Nov. 1991, pp. 1581–88, <https://doi.org/10.1139/x91-220>.

Pugnaire, F. I., et al. "Positive Plant Interactions in the Iberian Southeast: Mechanisms, Environmental Gradients, and Ecosystem Function." *Journal of Arid Environments*, vol. 75, no. 12, Dec. 2011, pp. 1310–20, <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.01.016>.

Pulido, Fernando, et al. *Widespread Latitudinal Asymmetry in Marginal Population Performance*. bioRxiv, 2 Sept. 2021, p. 529560, <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/529560v2>.

Rabasa, Sonia G., et al. "Disparity in Elevational Shifts of European Trees in Response to Recent Climate Warming." *Global Change Biology*, vol. 19, no. 8, 2013, pp. 2490–99, <https://doi.org/10.1111/gcb.12220>.

R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rehfeldt, G.E., et al. "Genetic Responses to Climate and Climate-Change in Conifers of the Temperate and Boreal Forests." *Recent Research Developments in Genetics & Breeding*, vol. 1, Jan. 2004, pp. 113–30.

Rehfeldt, Gerald E., Barry C. Jaquish, et al. "Comparative Genetic Responses to Climate in the Varieties of *Pinus Ponderosa* and *Pseudotsuga Menziesii*: Reforestation." *Forest*

Ecology and Management, vol. 324, July 2014, pp. 147–57, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.040>.

Rehfeldt, Gerald E., Nadejda M. Tchebakova, et al. “Intraspecific Responses to Climate in *Pinus Sylvestris*.” *Global Change Biology*, vol. 8, no. 9, 2002, pp. 912–29, <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00516.x>.

Rennenberg, H., et al. “Physiological Responses of Forest Trees to Heat and Drought.” *Plant Biology*, vol. 8, no. 5, 2006, pp. 556–71, <https://doi.org/10.1055/s-2006-924084>.

Rivas Martínez S, Rivas Sáenz S, Penas A (2011a) Worldwide bioclimatic classification system. *Global Geobotany 1*: 1–638. <https://doi.org/10.5616/gg110001>.

Román-Palacios, Cristian, and John J. Wiens. “Recent Responses to Climate Change Reveal the Drivers of Species Extinction and Survival.” *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 117, no. 8, Feb. 2020, pp. 4211–17, <https://doi.org/10.1073/pnas.1913007117>.

Runkle, James R. “Synchrony of Regeneration, Gaps, and Latitudinal Differences in Tree Species Diversity.” *Ecology*, vol. 70, no. 3, 1989, pp. 546–47, <https://doi.org/10.2307/1940199>.

Safriel, Uriel N., et al. “CORE AND PERIPHERAL POPULATIONS AND GLOBAL CLIMATE CHANGE.” *Israel Journal of Plant Sciences*, vol. 42, no. 4, May 1994, pp. 331–45, <https://doi.org/10.1080/07929978.1994.10676584>.

Sajjadi, Sayed-Abdul-Hamid, et al. “Effect of Soil Physical Properties on Infiltration Rate.” *Geomechanics and Engineering*, vol. 10, no. 6, 2016, pp. 727–36, <https://doi.org/10.12989/gae.2016.10.6.727>.

Seynave, Ingrid, Alain Bailly, et al. "GIS Coop: Networks of Silvicultural Trials for Supporting Forest Management under Changing Environment." *Annals of Forest Science*, vol. 75, no. 2, June 2018, pp. 1–20, <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0692-z>.

Seynave, Ingrid, Jean-Claude Gégout, et al. "Is the Spatial Distribution of European Beech (*Fagus Sylvatica* L.) Limited by Its Potential Height Growth?" *Journal of Biogeography*, vol. 35, no. 10, Oct. 2008, pp. 1851–62, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01930.x>.

Shafer, Sarah L., et al. "Potential Changes in the Distributions of Western North America Tree and Shrub Taxa under Future Climate Scenarios." *Ecosystems*, vol. 4, no. 3, May 2001, pp. 200–15, <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0004-5>.

Shapiro, S. S., and M. B. Wilk. "An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples)." *Biometrika*, vol. 52, no. 3/4, 1965, pp. 591–611, <https://doi.org/10.2307/2333709>.

Sippel, Sebastian, et al. "Climate Change Now Detectable from Any Single Day of Weather at Global Scale." *Nature Climate Change*, vol. 10, no. 1, Jan. 2020, pp. 35–41, <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0666-7>.

Smith, Thomas, and Michael Huston. "A Theory of the Spatial and Temporal Dynamics of Plant Communities." *Vegetatio*, vol. 83, no. 1, Oct. 1989, pp. 49–69, <https://doi.org/10.1007/BF00031680>.

Solomon, Susan, et al. "Irreversible Climate Change Due to Carbon Dioxide Emissions." *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 106, no. 6, Feb. 2009, pp. 1704–09, <https://doi.org/10.1073/pnas.0812721106>.

Stjepanović, Stefan, et al. "The Impact of Adverse Weather and Climate on the Width of European Beech (*Fagus Sylvatica* L.) Tree Rings in Southeastern Europe." *Atmosphere*, vol. 9, no. 11, Nov. 2018, p. 451, <https://doi.org/10.3390/atmos9110451>.

Stojnić, S., et al. "Variation in Xylem Vulnerability to Embolism in European Beech from Geographically Marginal Populations." *Tree Physiology*, vol. 38, no. 2, février 2018, pp. 173–85, <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx128>.

Suszka, Boleslan, et al. *Graines des feuillus forestiers : de la récolte au semis*. Editions Quae, 1994.

Szwagrzyk, Jerzy, et al. "Dynamics of Seedling Banks in Beech Forest: Results of a 10-Year Study on Germination, Growth and Survival." *Forest Ecology and Management*, vol. 141, no. 3, Feb. 2001, pp. 237–50, [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00332-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00332-7).

Tegel, Willy, et al. "A Recent Growth Increase of European Beech (*Fagus Sylvatica* L.) at Its Mediterranean Distribution Limit Contradicts Drought Stress." *European Journal of Forest Research*, vol. 133, no. 1, Jan. 2014, pp. 61–71, <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0737-7>.

Thornthwaite, C. W. "An Approach toward a Rational Classification of Climate." *Geographical Review*, vol. 38, no. 1, 1948, pp. 55–94, <https://doi.org/10.2307/210739>.

Toba, T., and T. Ohta. "An Observational Study of the Factors That Influence Interception Loss in Boreal and Temperate Forests." *Journal of Hydrology*, vol. 313, no. 3, Nov. 2005, pp. 208–20, <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2005.03.003>.

Topoliantz, Stéphanie, and Jean-François Ponge. "Influence of Site Conditions on the Survival of *Fagus Sylvatica* Seedlings in an Old-Growth Beech Forest." *Journal of Vegetation Science*, vol. 11, no. 3, 2000, pp. 369–74, <https://doi.org/10.2307/3236629>.

Trenberth, Kevin E., et al. "Global Warming and Changes in Drought." *Nature Climate Change*, vol. 4, no. 1, Jan. 2014, pp. 17–22, <https://doi.org/10.1038/nclimate2067>.

Urbietta, Itziar R., et al. "Mediterranean Pine and Oak Distribution in Southern Spain: Is There a Mismatch between Regeneration and Adult Distribution?" *Journal of Vegetation Science*, vol. 22, no. 1, 2011, pp. 18–31, <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01222.x>.

Vanhellemont, Margot, et al. "Distinct Growth Responses to Drought for Oak and Beech in Temperate Mixed Forests." *Science of The Total Environment*, vol. 650, Feb. 2019, pp. 3017–26, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.054>.

Vautard, Robert, et al. "Human Contribution to the Record-Breaking June and July 2019 Heatwaves in Western Europe." *Environmental Research Letters*, vol. 15, no. 9, Sept. 2020, p. 094077, <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aba3d4>.

Vilà-Cabrera, Albert, et al. "Refining Predictions of Population Decline at Species' Rear Edges." *Global Change Biology*, vol. 25, no. 5, 2019, pp. 1549–60, <https://doi.org/10.1111/gcb.14597>.

Voorde, Tess, et al. "Soil Inoculation Method Determines the Strength of Plant-Soil Interactions." *Soil Biology & Biochemistry*, vol. 55, décembre 2012, pp. 1–6, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.05.020>.

Vucetich, John A., and Thomas A. Waite. "Spatial Patterns of Demography and Genetic Processes across the Species' Range: Null Hypotheses for Landscape Conservation Genetics." *Conservation Genetics*, vol. 4, no. 5, Sept. 2003, pp. 639–45, <https://doi.org/10.1023/A:1025671831349>.

Wagner, Sven, et al. "Beech Regeneration Research: From Ecological to Silvicultural Aspects." *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no. 11, May 2010, pp. 2172–82, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.029>.

Walbott, Marion, et al. *Conception de mésocosmes édaphiques artificiels (MEA) pour expérimentations écologiques en milieu naturel*. 2019, p. 7.

---. *Rôles des facteurs locaux dans la distribution et la persistance des communautés à hêtre (Fagus sylvatica) en marge d'aire de répartition*. Université de Bordeaux, 20 Dec. 2018, <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02049104>.

Wang, Fang, et al. "Seedlings from Marginal and Core Populations of European Beech (*Fagus Sylvatica* L.) Respond Differently to Imposed Drought and Shade." *Trees*, vol. 35, no. 1, Feb. 2021, pp. 53–67, <https://doi.org/10.1007/s00468-020-02011-9>.

Wassie, Alemayehu, et al. "Tree Regeneration in Church Forests of Ethiopia: Effects of Microsites and Management." *Biotropica*, vol. 41, no. 1, 2009, pp. 110–19, <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00449.x>.

Watt, A. S. "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." *Journal of Ecology*, vol. 13, no. 1, 1925, pp. 27–73, <https://doi.org/10.2307/2255556>.

Wiens, John J. "Climate-Related Local Extinctions Are Already Widespread among Plant and Animal Species." *PLoS Biology*, vol. 14, no. 12, Dec. 2016, p. e2001104, <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001104>.

Williams, Mary I., and R. Kasten Dumroese. "Preparing for Climate Change: Forestry and Assisted Migration." *Journal of Forestry*, vol. 111, no. 4, juillet 2013, pp. 287–97, <https://doi.org/10.5849/jof.13-016>.

Zellweger, Florian, et al. "Forest Microclimate Dynamics Drive Plant Responses to Warming." *Science*, vol. 368, no. 6492, May 2020, pp. 772–75, <https://doi.org/10.1126/science.aba6880>.

