



HAL
open science

Multifonctionnalité des forêts et adaptation au changement climatique : Des modèles aux recommandations de gestion.

Valentine Lafond

► **To cite this version:**

Valentine Lafond. Multifonctionnalité des forêts et adaptation au changement climatique : Des modèles aux recommandations de gestion.. Biodiversité et Ecologie. Université de Lorraine, 2023. tel-04020554

HAL Id: tel-04020554

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-04020554>

Submitted on 22 Apr 2023

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

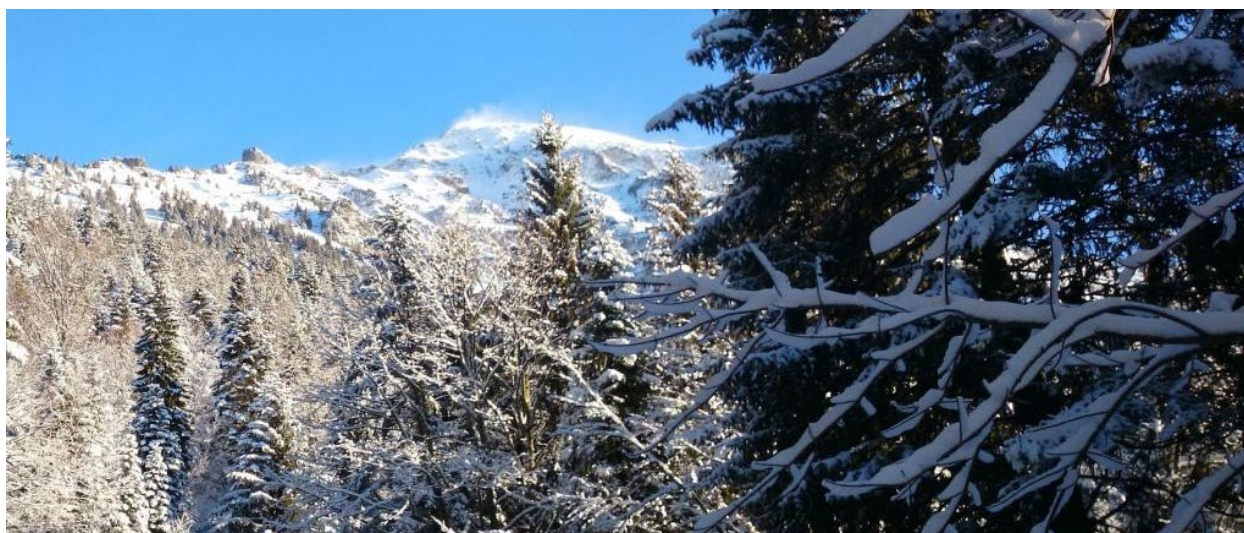
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Mémoire pour une habilitation à diriger des recherches

Multifonctionnalité des forêts et adaptation au changement climatique : Des modèles aux recommandations de gestion



Valentine Lafond

Ecole Doctorale Sciences et Ingénierie des Ressources Naturelles
Biologie et Écologie des Forêts et Agrosystèmes

HDR soutenue le 11 janvier 2023

Jury

Caroline Vincke	Professeure (Université catholique de Louvain)	Rapporteuse
Björn Reineking	Directeur de Recherche (INRAE, UR LESSEM)	Rapporteur
Xavier Morin	Directeur de Recherche (CNRS, CEFE)	Rapporteur
Meriem Fournier	Professeure (INRAE)	Examinatrice
Jean-Claude Gégout	Professeur (AgroParisTech)	Examineur

Remerciements

Je tiens à remercier tous ceux qui m'ont épaulée pendant toutes ces années : encadrants, collègues, amis, famille. Le monde académique est définitivement un monde à part, un écosystème à part entière avec ses individus évoluant parfois de manière chaotique, et dont on ne peut jamais complètement prédire le comportement à l'échelle de la communauté. Je n'ai jamais cherché à mener une analyse de sensibilité de ce système, je me suis concentrée sur les modèles forestiers, mais je pense que cela vaudrait le coup. J'ai heureusement eu la chance d'être entourée de collègues bien intentionnés, avec qui les interactions ont été plutôt de type « facilitation » que « compétition », menant à une dynamique d'équipe stimulante. Mais assez de métaphores sur l'écologie et la modélisation...

Je tiens particulièrement à remercier mes différents encadrants à Irstea/INRAE Grenoble – Benoît Courbaud et Thomas Cordonnier, à l'ETH Zürich – Harald Bugmann, et à l'Université de Colombie Britannique – Verena Griess, pour la confiance et le soutien qu'ils m'ont accordés, notamment en m'impliquant dans l'encadrement d'étudiants. Je remercie également les étudiants en question pour nos échanges enrichissants et collaborations fructueuses, ainsi que pour leur détermination et patience lorsqu'il s'agissait d'implémenter mes (très) nombreux commentaires. Un merci particulier à Nica Huber, Matthias Jöchner, Guillaume Lagarrigues, Federico Lingua, Jillian Spies, et Vivek Srivastava. Un grand merci aussi à mes collègues pour les discussions enrichissantes sur la science, la vie de chercheur, et la vie en général, et pour nos interactions amicales au labo et en dehors. Je remercie en particulier mes compagnons de la *Bobine* à Grenoble (Dominik Cremer-Schulte, Renaud Jaunâtre, Antoine Tabourdeau, Anne-Lena Wahl), du *BQM* à Zürich (Martin Brüllhardt, Maxime Cailleret, Matthias Jöchner, Dario Martin-Benito, Marco Mina, Magdalena Nötzli, Gunnar Petter, Ueli Schmid, Marco Vanoni, Timothy Thrippleton) et de *Bean of the World* à Vancouver (Ignacio Barbeito, Gregory Paradis, Adam Polinko, Devyani Singh). Ces moments de convivialité sont essentiels pour la dynamique de labo, ainsi qu'un terrain fertile pour des collaborations fructueuses.

Je remercie également les membres du jury, qui ont eu l'amabilité de lire ce mémoire et d'évaluer ma trajectoire de recherche. Je remercie en particulier ceux qui m'ont poussée et aidée à me lancer dans cette aventure : Meriem Fournier, Jean-Claude Gégout et Bruno Ferry.

Je remercie enfin et toujours ma famille, en particulier mon conjoint, pour son soutien infailible. Merci à Robin et Arthur d'avoir été si patients, du haut de leurs 6-8 mois et 2 ans (!), pendant que leur maman était occupée à rédiger cette HDR.

Table des matières

Remerciements.....	3
Table des matières	5
Résumé.....	9
Abstract.....	9
Introduction	11
1. Préambule	11
2. Les forêts : importance, fonctions et services.....	14
3. Les forêts et les changements globaux : des écosystèmes sous pression subissant des menaces multiples.....	19
4. Les forêts et les hommes : de nombreux défis à relever et un besoin de renouvellement des pratiques de gestion	20
5. Les modèles forestiers : support de la recherche et de la gestion.....	23
6. Cadre et plan de l'HDR.....	25
Chapitre I – Impacts du changement climatique en Europe: quelles essences pour demain ?..	27
1. Impacts à large échelle – Europe	27
2. Impacts à l'échelle régionale – Suisse.....	34
3. Impacts à l'échelle locale – gradients d'altitude.....	44
4. Conclusion – Perspectives.....	50
Chapitre II – Adaptation des forêts au changement climatique : quelle gestion pour demain ? .	52
1. Quelles options pour favoriser la résistance et la résilience des forêts ?	53
2. Dynamiser la sylviculture pour réduire la vulnérabilité des forêts : exemple des forêts hétérogènes des Alpes françaises ?	57
3. Epidémies d'insectes et changement climatique dans l'Ouest canadien : impacts et options de gestion	63
4. Conclusion – Perspectives.....	69

Chapitre III – Gestion multifonctionnelle des forêts : comprendre les compromis et synergies entre services écosystémiques pour mieux guider la gestion.....	71
1. Effets de la gestion sur les services ou fonctions	71
2. Mieux préserver la biodiversité dans les forêts gérées ?.....	76
a. Echelle du paysage.....	76
b. Echelle du peuplement	82
3. Les forêts hétérogènes, gage de multifonctionnalité ?	84
4. Conclusion – Perspectives.....	92
Chapitre IV – Les modèles, support de la recherche : comprendre leurs limites pour mieux les utiliser.....	95
1. À chaque modèle sont utilisation	95
a. Des modèles pour prédire la réponse aux variations des conditions environnementales	95
b. Des modèles comme outils d'aide à la décision pour la gestion forestière.....	100
2. L'importance du cycle d'évaluation-amélioration des modèles	107
a. Application de l'approche « d'évaludation » au modèle Samsara2	110
b. Aller plus loin avec l'analyse de sensibilité : une analyse multi-sites et multi-états pour une évaluation approfondie du modèle ForCLIM.....	115
c. La modélisation orientée par patrons, une approche holistique à inclure dans le cycle d'évaluation-amélioration des modèles	123
d. Le modèle parfait n'existe pas : comment en tenir compte dans les simulations ?	127
3. Conclusion – Perspectives.....	129
Chapitre V – Discussion-Perspectives	131
1. Bilan et vision pour le futur.....	131
2. Questions et axes de recherche émergents	132
a. Des modèles pour simuler les effets combinés de la sylviculture, du changement climatique, et des perturbations naturelles	132

b.	Mieux comprendre la réponse des peuplements à la modification des conditions de croissance.....	133
3.	Stratégie et plan d'action	136
a.	Analyser et améliorer les modèles forestiers, supports de la recherche	136
b.	Revisiter les lois de croissance et de production	137
c.	Une recherche transdisciplinaire pour mieux intégrer les processus éco(phsio)logiques à différentes échelles dans les simulateurs forestiers	138
4.	De thésarde à directrice de recherche : grandir dans son rôle de chercheure	139
	Conclusion	141
	Table des illustrations	142
	Tableaux.....	142
	Figures	142
	Références.....	145
	Annexes	175
	Annexe A – Exemple d'utilisation de modèle pour la formalisation des connaissances : processus écologiques influençant la limite supérieure des arbres	175
	Annexe B – Curriculum Vitae	181
	Annexe A.1 – État civil.....	181
	Annexe A.2 – Interruptions	181
	Annexe A.3 – Cursus professionnel, fonctions exercées	181
	Annexe A.4 – Diplômes et formations complémentaires	183
	Annexe C – Encadrement de la recherche	184
	Annexe D – Publications scientifiques et communications	187
	Annexe D.1 – Publications scientifiques.....	187
	Annexe D.2 – Autres publications.....	190
	Annexe D.3 – Conférences internationales	191
	Annexe E – Projets de recherche.....	192

Résumé

L'objectif de mes recherches est de revisiter les pratiques de gestion et d'identifier de possibles solutions assurant la gestion durable des forêts et le maintien des services écosystémiques face au changement climatique. Dans cette HDR, j'aborde les différents thèmes et piliers fondateurs de ma recherche : (i) effets du changement climatique sur les forêts à différentes échelles ; (ii) options de gestion pour l'adaptation des forêts au changement climatique ; (iii) pratiques de gestion assurant la multifonctionnalité des forêts, et analyse des compromis entre services ; (iv) utilisation des modèles comme support à la recherche et à la gestion, et importance du processus d'évaluation-amélioration. Mes différentes expériences de recherche, en France et à l'international, m'ont amenée à aborder ces questions pour une diversité d'écosystèmes, de systèmes de gestion, de localisations géographiques et d'échelles spatiales (peuplement, massif, pays, continent). Pour la suite de mes travaux, j'ambitionne de renforcer l'intégration de ces différents thèmes, et notamment de mieux comprendre et modéliser la réponse des peuplements aux variations des conditions de croissance (climat, lumière), afin de mieux simuler les interactions entre silviculture et climat dans les modèles de simulation.

Abstract

My research interest is to investigate current management practices and identify potential solutions for sustainable forest management ensuring the continuous supply of multiple ecosystem services, and the preservation of biodiversity, in the face of climate change and associated changes in natural disturbances regimes. In this HDR, I address the different founding themes and pillars of my research: (i) climate change impacts on forests at different scales; (ii) management options for climate change adaptation; (iii) management practices ensuring forest multifunctionality, and analysis of trade-offs between services; (iv) use of models as a support for research and decision-making, and importance of the evaluation-improvement process. My various research experiences, in France and abroad, led me to address these questions for a diversity of ecosystems, management systems, geographical locations and spatial scales (stand, forest, country, continent). In the future, I aim to strengthen the integration of these different themes, and in particular to better understand and model stand response to changes in growing conditions (climate, light), in order to better simulate interactions between silviculture and climate in forest simulation models.

Introduction

1. Préambule

L'objectif de mes recherches est de revisiter les pratiques de gestion et d'identifier de possibles solutions assurant la gestion durable des forêts et le maintien des services écosystémiques face au changement climatique. J'ai abordé cette question sous différents angles, en remettant en question les pratiques sylvicoles, en analysant les mesures de préservation de la biodiversité, en étudiant les compromis entre services écosystémiques, et en recherchant des options pour améliorer l'adaptation des forêts au changement climatique et réduire les impacts des perturbations naturelles. Mes différentes expériences de recherche en France et à l'international m'ont amenée à aborder ces questions pour une diversité d'écosystèmes (forêts tempérées, montagnardes, boréales etc.), de systèmes de gestion (peuplements purs ou mixtes, réguliers ou irréguliers), de localisations géographiques (France, Suisse, Europe, Canada) et d'échelles spatiales (peuplement, massif, pays, continent). Mes travaux sont fortement ancrés dans la modélisation, qui permet de tester des hypothèses écologiques ou de gestion sur le long terme et sous différentes conditions environnementales.

Mes travaux de thèse, menés au sein de l'Unité Ecosystèmes Montagnards à Irstea Grenoble (INRAE) sous la direction de Benoît Courbaud et Thomas Cordonnier, portaient sur la modélisation et la gestion des forêts de montagne. Réalisée en étroite collaboration avec la section R&D de l'ONF (projet GeForHet¹), ma thèse avait pour double objectif de : (i) tester l'impact de scénarios de gestion dynamique, envisagés dans le cadre de la sylviculture climato-intelligente ; et (ii) d'identifier des scénarios assurant un meilleur compromis entre production de bois et préservation de la biodiversité. A cette fin, j'ai effectué des expériences sylvicoles par simulation (Lafond et al., 2014 ; 2016), après avoir dans un premier temps mené un travail d'évaluation et contribué à un effort d'amélioration du modèle Samsara2 (Lafond et al., 2012 ; Courbaud et al., 2015 ; Lagarrigues et al., 2015). J'ai également participé au développement d'algorithmes de sylviculture et indicateurs de biodiversité (Lafond et al., 2014 ; 2016) implémentés dans Capsis4². Ces travaux ont mené à la mise en place d'expérimentations terrain

¹ Projet GeForHet du programme "Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques" (BGF) du GIP ECOFOR (<http://bgf.gip-ecofor.org/>).

² Capsis4 (<http://capsis.cirad.fr/capsis/presentation>)

sur deux sites situés dans les Alpes et le Jura, qui visent à tester en situation réelle des scénarios de gestion identifiés lors des expériences sylvicoles par simulation.

Par la suite, pendant mon contrat d'Ingénieur de Recherche Irstea, j'ai étendu ces travaux pour inclure la protection contre les risques naturels (chute de blocs, avalanche, glissement de terrain) et analyser les compromis et synergies entre services écosystémiques (Lafond et al., 2017). J'ai également contribué à un effort de cartographie et d'analyse des services écosystémiques dans la région grenobloise (Vannier et al., 2017 ; 2019). J'ai effectué ces travaux dans le cadre de trois projets : projet Européen ARANGE³, projet national FORGECO⁴, et projet régional ESNET⁵.

Pendant mon Post-Doctorat à l'ETH Zürich (Ecole Polytechnique Fédérale de Zürich) dans l'équipe d'écologie forestière dirigée par Prof. Harald Bugmann, je me suis penchée sur la modélisation de l'impact du changement climatique sur les forêts européennes (avec le modèle ForClim). Pour le projet IMPRESSION, j'étais chargée de mener une étude d'impact du changement climatique sur les forêts à l'échelle européenne (Lafond et al., *in prep-a*), et de modéliser le secteur forestier dans une plateforme multisectorielle pour l'adaptation au changement climatique (rIAM). Ces travaux à large échelle ont reposé sur diverses collaborations (Fronzek et al., 2019 ; autres manuscrits en développement), ont mené à la rédaction d'un « *policy booklet* » pour la Commission Européenne⁶, et ont mis en lumière les forces et faiblesses du modèle ForClim (version 3.3). Ces travaux étaient innovants car ils constituaient le premier cas d'application de ForClim à l'échelle Européenne, et ont mené à un important effort d'évaluation et d'amélioration du modèle menés par l'étudiante en Doctorat que j'encadrais (Huber et al., 2018 ; 2020 ; 2021).

Lors de mon passage à l'Université de Colombie-Britannique (UBC Faculty of Forestry) comme Post-Doctorante et instructrice, j'ai été impliquée dans plusieurs projets de recherche et dans l'encadrement d'étudiants du laboratoire anciennement dirigé par Prof. Verena Griess (FRESH Lab), ainsi que dans l'enseignement de la sylviculture (échelle peuplement) et de la gestion forestière (échelle massif). Mon projet principal, intitulé « BioSurveillance of Alien Forest

³ Projet Européen ARANGE (<http://www.arange-project.eu>),

⁴ Projet national FORGECO (<https://forgeco.cemagref.fr>)

⁵ ESNET (www.projet-esnet.org)

⁶ Berry PM, Betts RA, Harrison PA, Sanchez-Arcilla A. (Eds.) (2017) High-end climate change in Europe. Pensoft. ([link](#))

Enemies » (bioSAFE⁷), avait pour objectif de développer des outils facilitant la biosurveillance des espèces forestières invasives (Roe et al., 2019 ; Bilodeau et al., 2019). J'étais en charge, pour ce projet, du développement d'un outil d'aide à la décision pour l'évaluation et la gestion du risque d'invasion d'insectes et de pathogènes. Après avoir dirigé une revue de littérature sur le sujet (Lafond et al., 2020), j'ai coordonné les travaux de plusieurs membres de mon équipe qui ont contribué à la production de données ou de modèles intégrés à l'outil que je développais. Ces travaux portaient sur la modélisation de la niche écologique de différentes espèces invasives (Srivastava et al., 2020), la modélisation de la dynamique et de la gestion des forêts, l'évaluation des impacts sociaux-économiques des invasions sur la production de bois et la récréation (Lingua et al., *in rev.* ; Lingua et al., 2022.). J'ai ensuite développé un outil d'aide à la décision combinant ces différents outils et données et modélisant le processus d'invasion et ses impacts sur les forêts, en utilisant la plateforme de modélisation et simulation SpaDES⁸ (Lafond et al. *in prep-b*).

Mon second projet à UBC portait sur la modélisation et l'analyse des effets de l'éclaircie en Colombie-Britannique (« Thinning project »), avec pour objectif d'atténuer les risques de rupture d'approvisionnement en bois provoqués par les perturbations naturelles (épidémie de dendroctone du pin ponderosa et feux de forêt). Pour ce projet, j'ai contribué à une étude de planification forestière comparant différents scénarios de gestion, et ai dirigé la rédaction de l'article en présentant les résultats (Lafond et al., *in rev.*). J'ai également dirigé une méta-analyse sur la réponse des peuplements à l'éclaircie, fondée sur des expérimentations menées en Colombie-Britannique (Lafond et al., *in prep-c*). Je suis actuellement en voie d'étendre cette analyse à un plus grand nombre d'essences et de conditions environnementales, via une collaboration avec un collègue de Mississippi State University (Assist. Prof Adam Polinko), de manière à mieux comprendre la réponse des peuplements à l'éclaircie en fonction de l'espèce, des conditions environnementales, et des modalités d'éclaircie (intensité, fréquence et date). Notre objectif à plus long terme est d'améliorer les courbes de croissance actuellement intégrées dans les outils de planification forestière.

Cette Habilitation à Diriger des Recherches est pour moi l'occasion de faire la synthèse de plus de douze ans de recherche (huit depuis ma soutenance de thèse), de présenter les conclusions, réflexions et nouvelles questions tirées de mes expériences, et ainsi de définir ma trajectoire de recherche.

⁷ Projet bioSAFE (<http://www.biosafegenomics.com>);

⁸ Plateforme SpaDES (<https://spades.predictiveecology.org/>)

2. Les forêts : importance, fonctions et services

Au niveau mondial, les écosystèmes forestiers couvrent plus de 4 milliards d'hectares (ha), soit 31% des terres émergées (FAO 2020). Les forêts tropicales représentent 45% des forêts, les forêts boréales 27%, les forêts tempérées 16% et les forêts subtropicales 11%. Plus de la moitié des forêts se situent dans 5 pays : la Russie (815 Mha, soit 20% de la surface mondiale de forêt), le Brésil (497 Mha, 12%), le Canada (347 Mha, 9%), les Etats-Unis (310 Mha, 8%) et la Chine (220 Mha, 5%). En Europe, les forêts recouvrent 227 Mha, ce qui représente 35% des terres émergées (Forest Europe 2020), et met l'Europe au même niveau que la Chine. Les écosystèmes forestiers ne sont pas seulement importants en termes de représentativité, ils sont surtout essentiels pour les milliers d'espèces qui en dépendent, y compris l'homme.

Si l'humanité a de tous temps utilisé et géré les écosystèmes pour assurer sa survie, la conceptualisation de la notion de « services écosystémiques »⁹, à savoir les « bénéfiques que les humains tirent des écosystèmes » (MEA, 2005), est somme toute assez récente. Son origine remonterait aux années 70, quand Walter (1977) souligne l'importance des services rendus par les écosystèmes et la nécessité de protéger la biodiversité. Costanza et Daily (1992) ont par la suite développé ce concept et ont contribué à sa diffusion dans le monde académique, mais c'est surtout l'Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire (*Millennium Ecosystem Assessment* ; MEA, 2001, 2005) qui a mis les « services écosystémiques » au premier plan. Ce processus d'évaluation, commencé en 2001 sur demande des Nations Unies, a abouti à la classification des services écosystémiques en quatre grandes catégories (Figure 1) : les services d'approvisionnement (« *provisionning* »), les services de régulation (« *regulating* »), les services de soutien (« *supporting* ») et les services culturels (« *cultural* »), tandis que la biodiversité servirait de socle nécessaire au maintien de la vie sur terre, et donc à la fourniture de tous ces services (mais voir Encadré 1). Il a également abouti à la rédaction d'un rapport sur l'état actuel, les tendances d'évolution et les scénarios futurs des écosystèmes, et qui interpelle notamment sur la surexploitation et fragilisation de nombreux écosystèmes, l'effondrement de la biodiversité, la vulnérabilité des populations humaines face à la perte possibles de certains services et, de manière générale, à la menace croissante du changement global (changement climatique, pollution, changement d'usage des sols, espèces invasives, etc.). Cet effort de réflexion s'est accompagné d'une prise de conscience de l'importance de mieux tenir compte de ces services

⁹ Les services écosystémiques sont les bénéfiques que les humains retirent des écosystèmes (MEA, 2005).

dans la gestion des écosystèmes, et de la nécessité de réduire les impacts négatifs de leur utilisation par l'homme (Dick et al., 2011; Quine et al., 2013).

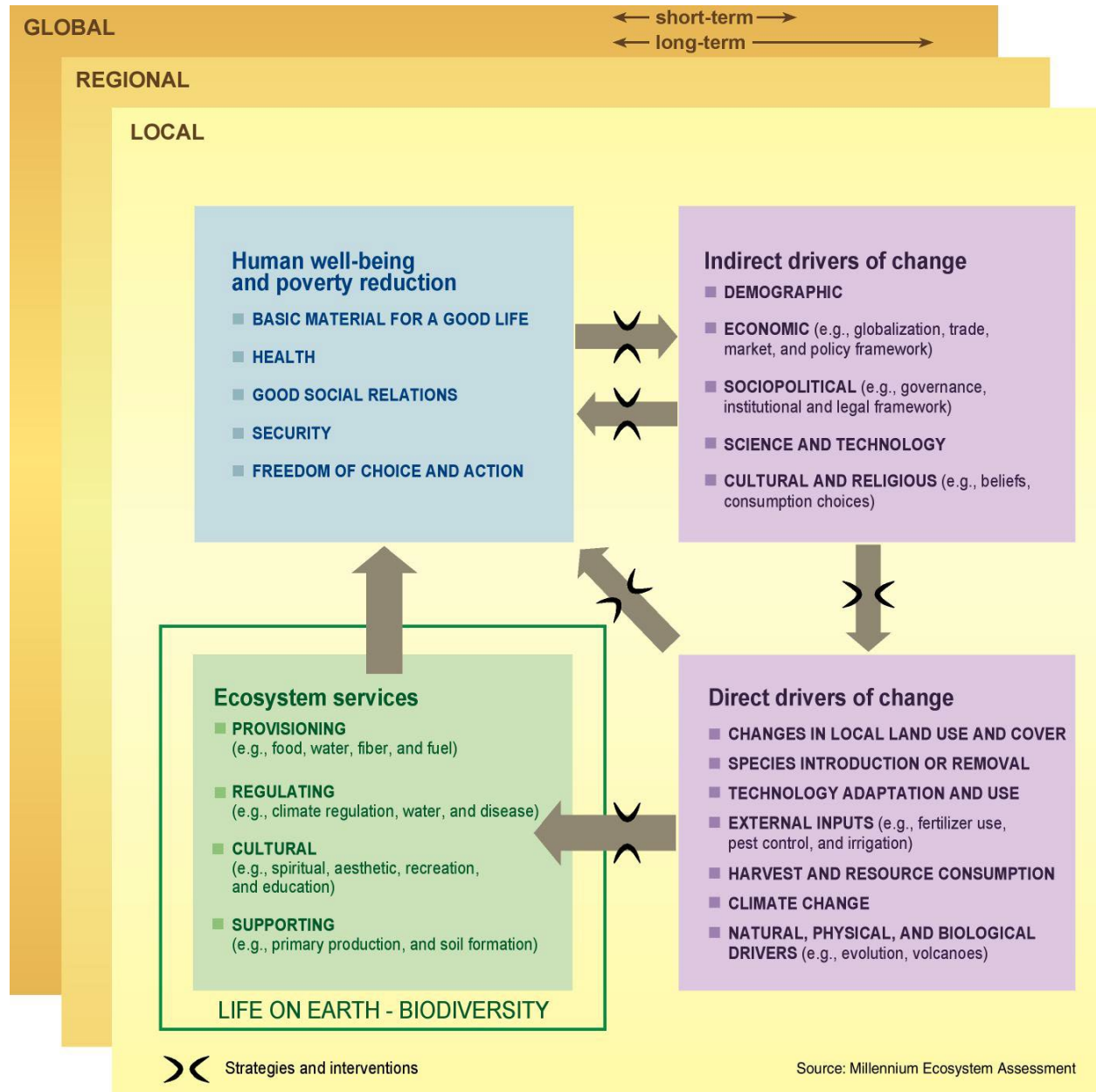


Figure 1. Relations entre les services écosystémiques, la biodiversité, le bien-être et la pauvreté des populations humaines et les facteurs de changement directs et indirects (MEA, 2005)

La forêt n'échappe pas à ce constat, et la plupart des forêts ont longtemps été gérées avec la production de bois pour seul ou principal objectif, les autres fonctions de la forêt étant alors considérées comme annexes et remplies indirectement (Messier et al., 2015 ; Führer 2000; Schütz 1999). Ceci s'explique notamment par le fait que la production de bois est souvent le seul service permettant de générer des revenus, bien que les produits forestiers non-ligneux, comme le gibier, les champignons, baies ou certaines plantes, génèrent des revenus non négligeables dans certaines forêts. Aujourd'hui encore, 28% des forêts mondiales sont gérées principalement pour leur fonction de production, tandis que 18% sont gérées pour leurs usages multiples (FAO 2020).

Constituant une des rares exceptions à ce constat, certaines forêts des montagnes ont depuis longtemps été gérées avec pour objectif principal leur fonction de protection des ressources naturelles et infrastructures contre les risques naturels (ex. érosion, chutes de blocks, avalanches, glissements de terrain) (Dorren et al., 2004 ; Rammer et al., 2015). Près d'un tiers (32%) des forêts européennes ont en effet une fonction de protection contre l'érosion, la qualité de l'eau et le maintien des autres services, contre 10% à l'échelle mondiale (FAO 2020). Toutefois, les forêts gérées spécifiquement pour leur fonction de protection des ressources naturelles et des infrastructures (forêts de protection au sens strict) ne représentent « que » 2% des forêts européennes (Forest Europe 2020), cette proportion montant à 15% dans la zone d'Europe de l'Ouest - Europe Centrale, avec une part particulièrement élevée en Suisse (41.2%), Autriche (19.2%), et République Tchèque (10.7%).

Parce qu'elles servent d'habitat à de nombreuses espèces, dont certaines sont en danger, près de 10% des forêts mondiales sont actuellement protégées avec pour objectif principal la protection de la biodiversité¹⁰ (FAO 2020). En Europe, la proportion de forêts protégées a significativement augmenté depuis le début des années 2000 (+65% ; Forest Europe, 2020), et représentent aujourd'hui près du quart des forêts Européennes (23.6%), que ce soit spécifiquement pour préserver la biodiversité (15%) ou pour préserver les paysages ou des éléments naturels spécifiques (9%).

L'importance des services culturels des forêts, qu'ils soient esthétiques, spirituels, touristiques ou récréatifs, est également de plus en plus reconnue (Bell et al., 2009). En Europe, 70% des forêts sont accessibles au public, tandis que 6% des forêts sont spécifiquement gérées

¹⁰ Notons que nous considérerons dans ce document la biodiversité comme un service écosystémique, sans chercher à débattre de son intégration à ces différents cadres conceptuels (cf. Encadré 1).

pour la récréation (Forest Europe 2020). Au niveau mondial (FAO 2020), environ 4.4% des forêts sont gérées principalement pour les services sociaux qu'elles rendent.

Enfin, grâce à l'activité de photosynthèse, les forêts agissent comme des puits de carbone, participant ainsi à l'atténuation du changement climatique. En Europe, les forêts stockent annuellement 155 Mt de CO₂, soit 10% des émissions brutes de l'Union Européenne (pour la période 2010-2020 ; Forest Europe 2020). Cette capacité de stockage dépend toutefois de multiples facteurs (état et gestion des forêts, perturbations anthropiques et naturelles), et les stocks de Carbone diminuent au niveau mondial (FAO 2020) – voir section suivante.

L'existence de ces différents « services » n'est toutefois pas réellement nouvelle en foresterie, et faisait déjà l'objet de discussions sous la désignation de « fonctions forestières » (fonctions de production, écologique et sociale), dont l'importance a pris de l'ampleur dans le cadre de la gestion multifonctionnelle des forêts (cf. Encadré 1). Cette multifonctionnalité des forêts n'est pas non plus nouvelle en soi, en particulier dans les régions avec une longue histoire d'occupation humaine comme c'est le cas en Europe, où les forêts sont utilisées depuis longtemps pour leurs multiples rôles ou fonctions (Führer 2000). Néanmoins, alors que l'on considérait autrefois que la gestion centrée sur la production de bois permettait indirectement à la forêt de remplir ses autres fonctions (Führer 2000; Schütz 1999), on s'accorde aujourd'hui sur le fait que certaines fonctions nécessitent une gestion spécifique, voire que la gestion axée sur la production de bois tend à avoir des effets négatifs sur les autres fonctions ou services¹¹, et en particulier sur la biodiversité (Boscolo et Vincent 2003; Duncker et al., 2012; Hynynen et al., 2005; Lafond et al., 2017 ; Seidl et al., 2007). **La prise en compte de la multifonctionnalité des forêts dans les objectifs et les pratiques de gestion constitue de fait un réel changement de paradigme** (Baskent et al., 2008; Guariguata et al., 2012; Lexer et Brooks 2005; Marcot et al., 2012; Peng 2000), qui **nécessite de mieux comprendre l'impact des pratiques de gestion sur chaque service, ainsi que les relations de compromis ou de synergies entre services ou fonctions.**

¹¹ Notons que nous utiliserons dans ce document les notions de « service » et de « fonction » de manière interchangeable (cf. Encadré 1).

ENCADRÉ 1 – Services écosystémiques, fonctions forestières et biodiversité

Si le concept de « fonctions forestières » précède, du moins dans l'usage courant, celui de « service écosystémique », ce dernier a peu à peu gagné du terrain et soulève la question de sa connexion avec les cadres conceptuels existants et de ses conséquences pour la gestion (Quine et al., 2013 ; Dick et al., 2011; Norgaard 2010). Le concept de fonction forestière s'inscrit naturellement dans le cadre de la gestion durable des forêts, qui implique de concilier les fonctions de production (avec un aspect économique), fonctions écologiques (protection de la biodiversité) et fonctions sociales. Le concept de « service », quant-à-lui, renvoie plutôt aux produits de ces fonctions, comme la production de bois ou de biomasse, la production d'oxygène ou d'eau douce, la séquestration du carbone, la beauté esthétique, etc. Ce concept est lié à une vision très anthropocentrée du fonctionnement des écosystèmes, qui débouche naturellement sur une approche économique, avec la recherche d'attribution de valeur à ces services (Costanza et al. 1997), au risque de négliger les services non-marchands (Quine et al., 2013).

La classification des services écosystémiques pose également la question de la place donnée à la biodiversité, vue comme un « socle » ou « chapeau » global assurant le bon fonctionnement des écosystèmes et le maintien des services écosystémiques (Norgaard 2010 ; MEA 2005), comme un service de support (Dick et al., 2011), comme un service de régulation (des espèces) ou un service culturel (Quine et al., 2013) ?

Le débat autour de ces différents cadres conceptuels et de la terminologie qui y est associée n'étant le sujet de cette HDR, je prendrai le parti de simplifier mon discours en ne cherchant pas à mettre la biodiversité à part, mais en l'incluant au contraire sous le chapeau global de « service écosystémique », comme je l'ai fait dans ma thèse et dans mes articles publiés jusqu'à présent. J'adopterai également l'attitude de nombreux auteurs en utilisant les termes de « fonction » (sous-entendue forestière) et « service écosystémique » (noté « SE » dans la suite) de manière interchangeable.

3. Les forêts et les changements globaux : des écosystèmes sous pression subissant des menaces multiples

Menace la plus emblématique pour les écosystèmes forestiers, le changement d'usage des sols est responsable de la déforestation d'environ 420 millions d'hectares (ha) dans le monde depuis 1990 (FAO 2020), mais son rythme a sensiblement diminué depuis 2010, passant de -15 Mha/an à -5 Mha/an. Notons toutefois que lorsque l'on considère à la fois la déforestation (perte de surface boisée) et l'afforestation (gain de surface boisée), le taux de changement de la surface boisée au niveau mondial est stable, avec environ - 5 Mha/an depuis les années 2000. La déforestation se concentre principalement en Afrique (augmentation de -3.3 Mha/an en 1990-2000 à -3.9 Mha/an pour 2010-2020) et en Amérique du Sud (diminution de -5 Mha/an en 1990-2010 à - 2.5 Mha/an en 2010-2020), tandis que les surfaces boisées sont globalement stables en Océanie et Amérique du Nord et Centrale. L'Asie et l'Europe présentent des gains nets de surface forestière, variables selon les périodes (de +0.2 Mha/an à +2.4 Mha/ha en Asie, de +0.3 Mha/an à +1.2 Mha/an en Europe), mais qui ont culminé pendant la période 2000-2010, avant de baisser de manière significative sur la période 2010-2020. En Europe, la surface forestière a ainsi augmenté de 9% depuis 1990 (Forest Europe 2020).

Comme tous les écosystèmes, les écosystèmes forestiers, leur fonctionnement et les services qu'ils rendent sont menacés par le changement climatique en cours (IPCC, 2022), qui s'accompagne d'une augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements extrêmes et perturbations naturelles telles que les sécheresses, les incendies, les tempêtes ou les épidémies d'insectes (Becknell et al., 2015 ; Beniston et al., 2007 ; Lindner et al., 2010 ; Lindner et al., 2014, Milad et al., 2011 ; Seidl et al., 2017). L'impact de ces changements s'observe déjà à différents endroits du globe sur la mortalité induite par la sécheresse (Allen et al., 2010 ; Peng et al., 2011 ; Senf et al., 2018), les changements de productivité (Charru et al., 2017 ; Lindner et al., 2014, Pretzsch et al., 2014, Schelhaas et al., 2015) et d'aire de distribution des espèces forestières (Hanewinkel et al., 2013, Iverson et McKenzie 2013 ; Lindner et al., 2014 ; Milad et al., 2010). On s'attend dès lors à de profonds changements de la structure (Elkin et al., 2013, Clark et al., 2016), de la composition (Clark et al., 2016, Gonzalez et al., 2010, Hickler et al., 2012, Schelhaas et al., 2015), et de la productivité (Boisvenue et Running 2006, Gauthier et al., 2014) des forêts et des communautés de sous-bois (Bertrand et al., 2011 ; Lenoir et al., 2008) dans les décennies à venir. Les forêts européennes ne dérogent pas à ces prévisions, d'autant que leur gestion passée les

rend particulièrement vulnérables aux perturbations, du fait de l'altération de leur structure (avec des forêts surstockées, vieillissantes et contenant de nombreux très gros bois) et de leur composition (avec un enrésinement marqué et notamment une forte présence de l'épicéa hors de sa zone de distribution naturelle) (Seidl et al., 2011d ; Spiecker, 2003).

A cela s'ajoute la menace croissante d'invasion par des espèces exotiques, du fait de l'augmentation passée et future du trafic de marchandises et de la mobilité humaine (Hulme 2009; Levine et D'Antonio 2003), et de l'effet positif de l'augmentation des températures sur l'extension de l'aire de distribution potentielle de ces espèces (Dukes et al., 2009; Bellard et al., 2013). En interagissant avec les espèces endémiques (compétition, prédation), ces espèces peuvent perturber la structure, le fonctionnement et la productivité des écosystèmes, avec des conséquences néfastes pour la biodiversité et les services écosystémiques, et des coûts socio-économiques importants (Wilcove et al., 1998; Mack et al., 2000; Pimentel et al., 2000; Chornesky et Randall, 2003; Simberloff et al., 2013).

L'adaptation des forêts aux changements globaux nécessite dès lors **d'anticiper les conséquences** de ces changements sur le **fonctionnement des écosystèmes** et les **services** qu'ils rendent, afin **d'identifier les risques majeurs** et de définir des **mesures de gestion adaptées** (atténuation, adaptation).

4. Les forêts et les hommes : de nombreux défis à relever et un besoin de renouvellement des pratiques de gestion

La prise de conscience croissante de l'existence de ces multiples menaces sur les écosystèmes, couplée à l'émergence de nouveaux enjeux de gestion (adaptation au changement climatique, besoin de gestion durable et multifonctionnelle des forêts), s'est accompagné d'un important effort de réflexion de la part des scientifiques, politiques et gestionnaires. En Europe, les Conférences Ministérielles sur la Protection des Forêts en Europe (MCPFE) et en particulier celle d'Helsinki (en 1993), ont cherché à identifier les problèmes et enjeux liés à la gestion durable et multifonctionnelle des forêts, à proposer des mesures de gestion adaptées et à définir une série de critères et d'indicateurs pour mesurer la durabilité et multifonctionnalité de la gestion forestière (MCPFE 2003). En France, ce changement de politique se retrouve dans la Loi d'orientation sur la Forêt de 2001, qui met au premier plan la gestion durable et multifonctionnelle des forêts et leur protection, puis par le Grenelle de l'Environnement (2007) et les Assises de la Forêt (2006),

qui ont conduit à la définition de huit enjeux clefs de la gestion des forêts (Peyron et Bonhême, 2012) : 1) gestion soutenue de la ressource en bois, 2) lutte contre l'effet de serre, 3) santé et vitalité des forêts, 4) adaptation au changement climatique, 5) contribution à l'activité économique, 6) participation au bien-être social, 7) conservation de la diversité biologique, 8) réalisation de l'équilibre multifonctionnel des forêts.

Au cours de ces assises, un intérêt particulier a été porté au double objectif de « **produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité** [...] », objectif largement repris par la suite par les différentes institutions signataires du protocole d'accord (ONF, CNPPF, FNE, COFORET...) et les programmes de recherche. Dans ce double objectif, la composante de préservation de la biodiversité découle du constat récurrent que les forêts gérées comportent souvent moins d'espèces ou une diversité d'espèce moindre que les forêts non-gérées (Paillet et al., 2010). La composante d'augmentation de la production de bois découle, quant-à-elle, du constat que les forêts françaises sont sous-exploitées (Peyron et Hervé, 2012) : la récolte n'atteindrait que la moitié de la production (nette) annuelle, ce qui se traduit par une augmentation des stocks sur pied sur la plupart du territoire, voire une surcapitalisation dans certaines forêts. En plus du manque à gagner d'un point de vue économique, ces forêts surcapitalisées seraient également plus vulnérables aux perturbations naturelles (Seidl et al., 2011c).

La solution à ce problème serait donc double : (i) récolter les volumes stockés dans les forêts actuellement non-exploitées (ex. pour des raisons d'accès) ; et (ii) augmenter l'intensité des récoltes dans les forêts exploitées, en récoltant plus (ex. en augmentant l'intensité des éclaircies des peuplements réguliers et irréguliers) ou plus tôt (rotations plus courtes, diamètre d'exploitabilité plus faible). La réduction des stocks sur pied et le raccourcissement des rotations sont en effet des solutions régulièrement citées pour favoriser l'adaptation des forêts au changement climatique, en réduisant le temps d'exposition et la vulnérabilité des peuplements aux perturbations naturelles (Kolstrom et al., 2011 ; Legay et al., 2007 ; Puettman, 2011 ; Seidl et al., 2011 b-d ; Spiecker, 2003 ; Spittlehouse et Stewart, 2003). La réduction du diamètre d'exploitabilité est également une réponse envisagée à l'évolution du marché, les industriels privilégiant désormais les bois de petites et moyennes sections, qui présentent de meilleurs rendements sur les nouvelles lignes de transformation utilisées par les scieurs (Chopard et al., 2013b ; François et al., 2013). Cette baisse de la densité des peuplements et du diamètre d'exploitabilité implique de **mener une gestion plus « intensive » ou « dynamique »**, qui répond simultanément aux problèmes de surcapitalisation, d'adéquation à la demande industrielle, et d'adaptation au changement climatique (Chopard et al., 2013b ; Courbaud et al.,

2010; François et al., 2013 ; Peyron et Bonhême, 2012), mais qui **sortirait des itinéraires sylvicoles classiques et pose donc de nouvelles questions** : Quels impacts de la dynamisation sur la dynamique des peuplements (croissance, mortalité, régénération) ? Quels impacts sur la structure et la composition des peuplements ? Quels impacts sur les fonctions ou services, et notamment la biodiversité ?

L'objectif de « mieux préserver la biodiversité » implique, quant à lui, la création de zones dédiées à la protection de la biodiversité à l'échelle du paysage (Bauhus et al., 2009). Ces zones sont en nette augmentation en France (+3% par an ; Peyron et Bonhême, 2012), avec quelques zones de protection forte (1.5% de la surface forestière française), mais surtout un réseau important de zones avec des mesures de protection des habitats naturels (ex. zones Natura 2000) couvrant 26% de la surface forestière française (Peyron et Bonhême, 2012). La préservation de la biodiversité peut également se faire hors de ces zones de protection grâce à des mesures de gestion visant spécifiquement à **conserver les attributs structurels favorables à la biodiversité à l'échelle du peuplement** (Tableau 3), comme la rétention d'arbres morts, de grandes dimensions et si possible porteurs de micro-habitats (Bauhus et al., 2009; Lindenmayer et al., 2012). Ces mesures sont d'ailleurs obligatoires dans le cadre de certification « gestion durable » comme la norme PEFC, qui demande aux gestionnaires forestiers de maintenir au moins 1 arbre mort (ou à défaut 1 arbre sénescant) et 1 arbre à cavités (ou à défaut 1 très gros bois) par hectare, en plus de laisser du bois mort au sol de dimensions et essences variées (PEFC 2012). Enfin, de nombreux auteurs recommandent de **favoriser l'hétérogénéité des peuplements**, d'abord parce qu'elle est associée à une meilleure « naturalité » (Boncina, 2011; Gamborg et Larsen, 2003; O'Hara et Gersonde, 2004) et qu'elle est considérée comme étant favorable à la biodiversité (Tableau 2, Tableau 3).

En ce qui concerne **l'adaptation des forêts au changement climatique**, la plupart des auteurs s'accordent sur le fait qu'elle passe par **l'augmentation de la résistance et de la résilience des peuplements**, via une modification – plus ou moins radicale – de la structure et/ou la composition des peuplements (Kolstrom et al., 2011; Legay et al., 2007; Messier et al., 2019; Millar et al., 2007; Park et al., 2014; Puettmann, 2011; Spiecker, 2003 ; Spittlehouse et Stewart, 2003) : (i) remplacer les espèces vulnérables par des espèces mieux adaptées aux conditions futures ; (ii) convertir les peuplements purs en peuplements mixtes et, plus généralement, favoriser la diversité des espèces, (iii) diversifier la structure (verticale et horizontale) des peuplements, quitte à procéder à la conversion en futaies irrégulières, considérées plus résilientes ; (iv) pratiquer une sylviculture plus « dynamique » en raccourcissant les rotations/révolutions (réduction du diamètre

d'exploitabilité) et/ou en diminuant le capital sur pied, grâce à des éclaircies plus intenses. Il n'existe toutefois pas de « recette miracle » pour l'adaptation au changement climatique, et toutes ces mesures ne sont pas nécessairement souhaitables ni applicables dans tous les contextes. Si la vulnérabilité des écosystèmes au changement climatique dépend en partie de leur capacité d'adaptation, celle-ci doit être favorisée par des **mesures de gestion spécifiques et adaptées au contexte et aux enjeux locaux**.

5. Les modèles forestiers : support de la recherche et de la gestion

Le besoin de **renouvellement des pratiques de gestion** s'accompagne d'un défi de taille dans le contexte forestier, à savoir la quasi impossibilité d'obtenir des réponses rapides via l'expérimentation terrain, à cause de la lenteur des cycles naturels, du difficile contrôle des conditions expérimentales (contexte écologique, aléas climatiques, évènements extrêmes), et du coût important d'installation et de suivi, qui limitent fortement le nombre de modalités testées et la mise en place de répétitions (Ganio et Puettmann, 2008 ; Peng, 2000; Pretzsch et al., 2008). Les expérimentations sylvicoles sont donc trop rares ou trop récentes pour fournir suffisamment de recul (O'Hara et al., 2007), et elles n'adressent pas nécessairement les questions actuelles. L'approche rétrospective, qui consiste à analyser la gestion passée pour mieux comprendre les effets de la gestion sur la dynamique des peuplements, est également confrontée à de nombreuses limites : historique de gestion mal connu, peu ou pas de suivi de l'évolution des caractéristiques des peuplements (inventaires rares et espacés dans le temps), gestion évolutive s'adaptant à la dynamique et à la structure des peuplements (O'Hara et al., 2007).

Ces limites expliquent en partie l'**intérêt porté aux modèles de simulation**, qui permettent de mener des **expérimentations à des échelles temporelles et spatiales larges**, avec un nombre de modalités et de répétitions élevés, tout en assurant le contrôle des paramètres expérimentaux fixes. Les importants efforts de développement de modèles qui ont eu lieu au tournant du millénaire ont ainsi ouverts de nouvelles perspectives, en positionnant les modèles comme support de la recherche (Peng, 2000; Pretzsch et al., 2008). En couplant modèles de dynamique forestière – simulant l'évolution naturelle du peuplement – et algorithmes de sylviculture simulant la gestion (Söderbergh et Ledermann, 2003), il est en effet possible de réaliser des expériences sylvicoles sur le long terme en quelques minutes ou heures. Portés par le progrès informatique et l'augmentation de la puissance des ordinateurs, qui permettent d'augmenter la taille des plans d'expérience, de développer des modèles toujours plus

sophistiqués et des interfaces utilisateurs plus agréables, et d'intégrer des méthodes d'optimisation ou d'analyse multicritère (Muys et al., 2010 ; Peng, 2000; Pretzsch et al., 2008; Wolfslehner et Seidl, 2010), les modèles sont aujourd'hui des outils incontournables.

En plus d'être le **support d'expérimentations par simulation**, les modèles de dynamique forestière ont également un potentiel très intéressant en tant que **vecteur de transfert des connaissances et d'échanges** entre recherche et gestion, mais également de médiation et de formation (Courbaud 2004). Le changement de paradigme observé en gestion forestière, avec une nécessaire évolution des pratiques pour assurer la multifonctionnalité des forêts et leur adaptation au changement climatique, nécessite en effet une plus étroite collaboration entre chercheurs et gestionnaires. Cette collaboration est rendue difficile par l'existence d'un fossé entre recherche et gestion, avec un problème de communication qui a pour conséquences un manque de transfert des résultats et outils produits par la recherche, ainsi qu'un manque de prise en compte des connaissances des gestionnaires (Muys et al., 2010; Peng 2000). Il est toutefois nécessaire d'impliquer les gestionnaires dans les processus de recherche pour intégrer leur « connaissance grise » (expertise – souvent insoupçonnée par les scientifiques), mais également afin d'augmenter la légitimité des recommandations de gestion formulées par les scientifiques (issues des études) et d'augmenter leur application sur le terrain (Muys et al., 2010).

Parmi les solutions envisagées pour « combler le fossé », l'implication des gestionnaires dans le processus de réflexion et d'analyse, via la mise en place de démarches participatives et le **développement d'outils de support d'aide à la décision**, est un réel changement de paradigme en Europe (Muys et al., 2010 ; Peng 2000) comme en Amérique du Nord (Marcot et al., 2012). On peut citer par exemple les approches de gestion adaptative (Cordonnier et Gosselin 2009; Marcot et al., 2012; Westgate et al., 2013), qui visent à mettre en place un cadre de réflexion rassemblant scientifiques et gestionnaires autour de questions de gestion. Ce cadre intègre la définition d'objectifs et de pratiques à tester, mais également leur application et leur suivi sur le terrain, la réflexion étant sans cesse alimentée par la discussion autour des résultats de ces expérimentations « en temps réel ». Le transfert des outils de modélisation et d'aide à la décision développés par la recherche est donc un élément essentiel pour favoriser les échanges et le transfert de connaissances entre la recherche et la gestion (Lexer et Brooks 2005; Peng 2000). Nous verrons toutefois qu'il reste des **efforts à faire pour améliorer leur utilisation et leur transférabilité**, en particulier en termes de documentation transparente des choix de modélisation, des forces et limites du modèle. Leur utilisation requiert ainsi une **approche préalable d'analyse et d'évaluation rigoureuse**.

6. Cadre et plan de l'HDR

L'objectif de mes recherches est de **revisiter les pratiques de gestion** et d'identifier de possibles solutions assurant la **gestion durable des forêts** et le **maintien des services écosystémiques** face au changement climatique. Mes expériences passées m'ont permis de construire une base scientifique solide, supportée par quatre piliers majeurs (Figure 2), qui me permettent d'aborder ces questions sous différents angles ou axes. J'ai interrogé les pratiques sylvicoles, et notamment le **choix des essences** (pilier 1) et le **contrôle de la structure** (pilier 2) des peuplements, pour accroître la **résistance et résilience des forêts**, améliorer leur adaptation au changement climatique et réduire leur vulnérabilité aux perturbations naturelles. J'ai également étudié les **compromis entre fonctions ou services écosystémiques** (pilier 3), notamment entre production de bois, préservation de la biodiversité et protection contre les risques gravitationnels (chutes de blocs, avalanches, glissements de terrain). Mes travaux sont fortement **ancrés dans la modélisation** (pilier 4), qui permet de tester des hypothèses écologiques (ex. lois de croissance, compétition entre espèces, réponse à la lumière) ou de gestion sur le long terme, sous différentes conditions environnementales et en tenant compte de multiples sources d'incertitude, mais qui requiert un important effort d'**évaluation** et documentation des modèles.

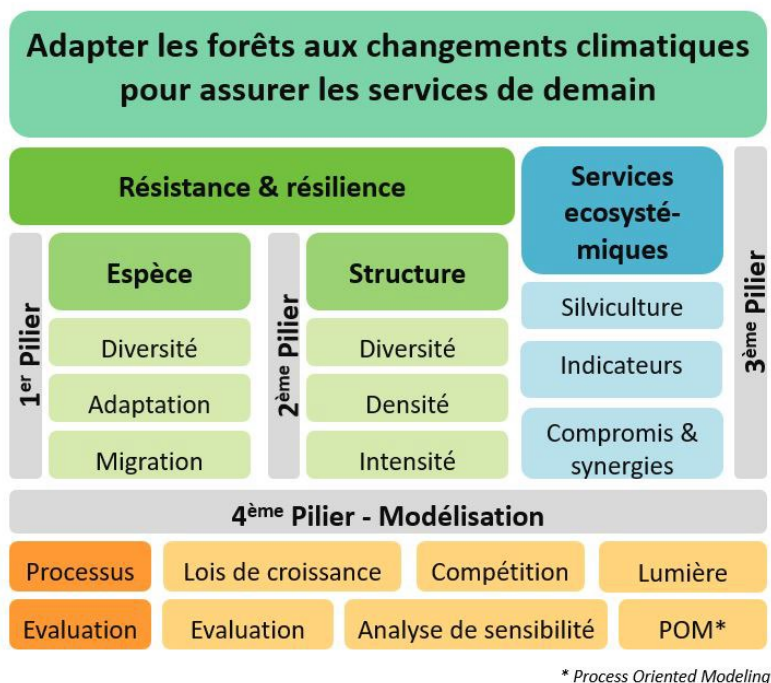


Figure 2 Les thèmes et piliers fondateurs de ma recherche.

Le plan de cette HDR s'appuie sur ce schéma synthétique de mes travaux :

- **Le Chapitre I** s'intéresse à l'impact du changement climatique, et notamment sur la productivité et la composition des forêts (Pilier 1);
- **Le Chapitre II** porte sur les mesures d'adaptation au changement climatique, et regroupe les Piliers 1 et 2 ;
- **Le Chapitre III** adresse la question de la multifonctionnalité des forêts, de l'étude des compromis et synergies entre services, et des mesures de gestion visant à assurer un meilleur équilibre de ces services (Pilier 3) ;
- **Le Chapitre IV** discute des opportunités, avantages et limites de l'utilisation de modèles comme support à la recherche (Pilier 4).
- **Le Chapitre V** consiste en une discussion générale, présente les principales conclusions, réflexions et nouvelles questions qui émergent de mes travaux, et propose quelques perspectives.

Chapitre I – Impacts du changement climatique en Europe: quelles essences pour demain ?

Lorsque l'on s'intéresse à l'impact du changement climatique sur les forêts et à leur adaptation, une des premières questions qui se pose est celle de la composition future des forêts : Quelles essences vont être impactées, où et quand ? Dans quelles régions s'attend-on à observer des pertes de productivité importantes, de la mortalité et des changements de composition des forêts ? Comment anticiper ces changements pour atténuer les impacts négatifs sur la santé et la vitalité des forêts et les différents services écosystémiques qu'elles rendent ? Quelles essences privilégier aujourd'hui pour obtenir des forêts plus résistantes et résilientes aux changements de demain ? Faut-il assister la migration des espèces via la gestion ? Etc.

Lors de mon Post-Doctorat à l'ETH Zurich, j'ai été impliquée dans plusieurs projets visant à projeter l'effet du changement climatique sur les forêts Européennes à différentes échelles (locale, nationale, continentale) en utilisant le modèle ForCLIM (Bugmann, 1994; Bugmann, 1996 ; Bugmann et Solomon, 2000). ForCLIM est un modèle de dynamique forestière climato-sensible qui simule les processus démographiques (régénération, croissance, mortalité) pour des cohortes d'arbres en fonction des conditions environnementales (lumière, température, eau disponible dans le sol, azote) et de paramètres démographiques propres à chaque espèce. Comme les autres modèles de succession par trouée (« *gap model* » ; cf. *Chapitre IV.1*), ForCLIM simule la compétition entre cohortes et la succession naturelle pour des « *patches* » (500-1000 m²), qui sont ensuite agrégés pour représenter l'évolution du peuplement dans son ensemble. Je présente ici les résultats de ces travaux à différentes échelles et discute certaines de leurs limites, mais invite le lecteur à se référer au Chapitre IV.2 pour une discussion plus approfondie des forces et faiblesses du modèle ForCLIM.

1. Impacts à large échelle – Europe

Dans le cadre du projet IMPRESSIONS, j'ai simulé les effets du changement climatique sur la productivité de plusieurs essences forestières Européennes. Les projections à l'échelle Européenne (Figure 3) mettent en évidence l'existence de deux gradients importants dans la réponse des essences forestières au changement climatiques : gradient de latitude et gradient d'altitude. Elles prédisent, d'une part, des **effets positifs aux hautes latitudes** (Nord de l'Europe) et altitudes (zones de montagne), grâce à l'augmentation des températures dans des zones où

la productivité forestière est actuellement limitée par les températures faibles. Elles prédisent, d'autre part, des **effets négatifs dans les zones où on s'attend à une augmentation des vagues de chaleur et des sécheresses**, et donc où l'eau est ou va devenir limitante, notamment dans le Sud et l'Est de l'Europe. L'amplitude de ces effets augmente avec l'amplitude du changement climatique (de modéré – RCP 4.5, à sévère – RCP 8.5).

Ces tendances générales sont toutefois à moduler en fonction des essences, et notamment en **fonction de leur sensibilité à la sécheresse**. L'épicéa commun (*Picea abies* ; « Norway spruce », Figure 3), espèce économiquement très importante qui a été plantée largement au-delà de son aire de répartition naturelle en Europe (et notamment à basse altitude en Europe de l'Ouest, Centrale et de l'Est), est une espèce très sensible à la sécheresse pour laquelle on anticipe des pertes de productivité importantes sur une grande majorité de l'Europe et sous tous les scénarios, à l'exception des Alpes et de la Scandinavie (où on s'attend à une augmentation de la productivité aux plus hautes altitudes et latitudes). Le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* ; « Scots pine »), qui est plus tolérant à la sécheresse et a une répartition géographique très large en Europe (il est présent de l'Espagne à la Scandinavie), ne subirait d'importantes réductions de productivité que dans les zones les plus sèches d'Europe du Sud et de l'Est, bien que ces effets négatifs se renforcent avec la sévérité du changement climatique. Le chêne sessile (*Quercus petraea* ; « Sessile oak ») pourrait, quant-à-lui, subir des pertes de productivité importantes dans une grande partie de son aire de distribution actuelle (Europe de l'Ouest, Centrale et de l'Est), mais pourrait devenir une essence d'intérêt dans le Nord de l'Europe. Les espèces méditerranéennes, comme le chêne vert (*Quercus ilex* ; « holm oak »), ne subiraient d'effets négatifs que dans les zones les plus arides d'Europe du Sud et pourraient au contraire majoritairement bénéficier de l'augmentation des températures partout ailleurs.

Il convient de préciser que ces cartes de changement de productivité ne sont pas des prédictions directes de ForCLIM, mais des projections réalisées avec meta-ForCLIM, un méta-modèle de ForCLIM que j'ai développé dans le cadre du projet IMPRESSIONS¹². De plus, ces cartes ne tiennent pas compte de la répartition actuelle des essences, ni des conditions du sol¹³, mais prédisent plutôt la productivité potentielle de différentes essences sous différents scénarios climatiques. Elles mettent ainsi en évidence les grandes tendances attendues en termes de réponse de la productivité de diverses essences au changement climatique.

¹² L'objectif était alors de développer une version simplifiée et plus rapide de ForCLIM qui pourrait : (i) être intégrée au sein de la plateforme multisectorielle pour l'adaptation au changement climatique (rIAM) développée dans IMPRESSIONS ; et (ii) permettre d'effectuer des prédictions à l'ensemble de l'Europe.

¹³ Les résultats sont présentés ici pour des conditions de sol identiques pour toute l'Europe, avec une capacité de stockage – « bucket size » – de 15cm représentant un sol mésique.

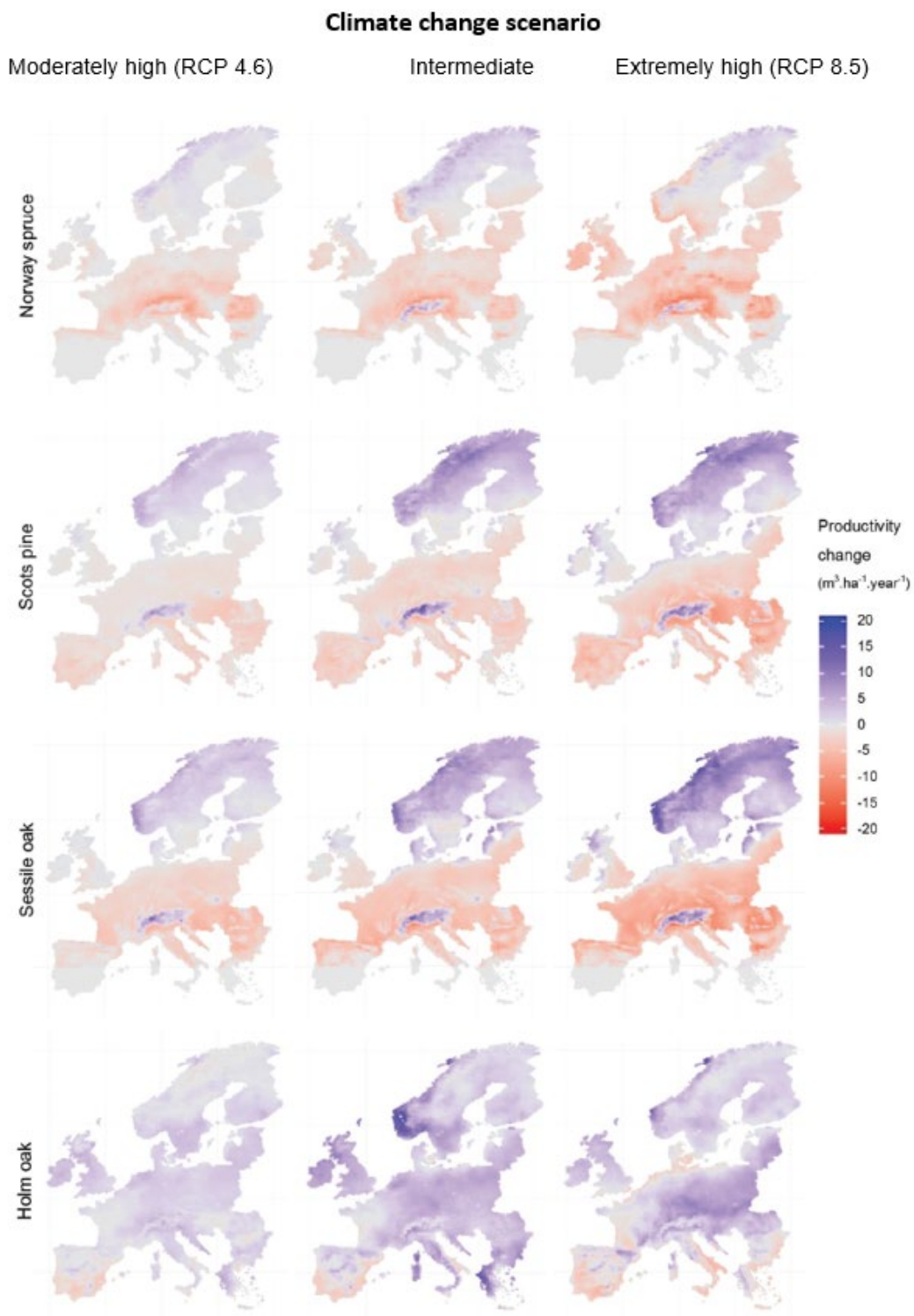


Figure 3 Evolution de la productivité de quatre essences forestières (accroissement annuel en volume) projetée par meta-ForCLIM pour trois scénarios de changement climatiques (modéré, intermédiaire et sévère) pour la période 2070-2100 (modifié d'après Berry et al. (2017) ; Lafond et al. in prep-a).

Ces projections sont toutefois très **sensibles au scénario climatique** considéré, en fonction du degré d'augmentation des températures et des variations de régimes de précipitations (qui peuvent être positives ou négatives selon les scénarios, les mois et les zones considérées). Toujours dans le cadre du projet IMPRESSIONS, j'ai effectué une analyse de sensibilité des projections de ForCLIM aux variations climatiques (Figure 4 ; Fronzek et al., 2019). L'idée était de s'affranchir de scénarios climatiques spécifiques et d'explorer de larges gammes de variations de température (variation des température moyennes mensuelles de -1 à +11°C) et de précipitations (variation des précipitations moyennes mensuelles -60 à +40%) pour produire des surfaces de réponse reflétant la sensibilité du modèle à ces deux variables et à leur interaction. Ces surfaces de réponse ont été produites pour huit régions Européennes différentes, en sélectionnant pour chacune un site représentatif du climat « médian » de la zone (Figure 4).

De manière générale, ces travaux ont montré une forte sensibilité climatique des prédictions de ForCLIM pour la productivité (ici surface terrière) de différentes essences, et notamment de l'épicéa. Les effets des précipitations étaient globalement positifs, avec une stagnation ou une augmentation du stock en cas de climat plus humide, et une réduction du stock lorsque les précipitations diminuent, selon si la productivité l'essence est actuellement limitée par la disponibilité en eau dans la zone en question. La réponse à l'augmentation des températures est plus complexe, et varie selon les zones et les essences, en fonction des conditions climatiques actuelles et de la vulnérabilité à la sécheresse de chaque essence. À l'exception du chêne vert, les différentes essences montrent une réponse négative à l'augmentation de la température dans la plupart des zones (hormis en Europe du Nord et dans les Alpes), dont le seuil et l'amplitude dépend fortement des conditions hydriques. Ces essences seraient ainsi capables de supporter une augmentation des températures relativement marquée tant que l'eau n'est pas limitante, ce qui implique – selon les cas – un maintien ou une augmentation plus ou moins prononcée des précipitations. En Europe du Nord et dans les Alpes, les feuillus répondent plutôt positivement à l'augmentation des températures, tandis que les deux conifères présentent une réponse faiblement positive ou négative, selon le degré de réchauffement. A l'exception de l'épicéa dans en Europe du Nord, la réponse à la température des autres essences dans ces deux zones semble relativement peu modulée par les précipitations, à condition de se situer au-delà d'un seuil de précipitation critique spécifique à chaque essence. Le chêne vert, quand-à-lui, semble généralement bénéficier de l'augmentation des températures tant que celle-ci reste modérée, et ne semble affecté qu'en cas de réchauffement extrême en Europe du Sud et de l'Ouest. On notera la faible productivité de l'épicéa simulée pour ces différents sites représentant le climat médiant de chaque zone.

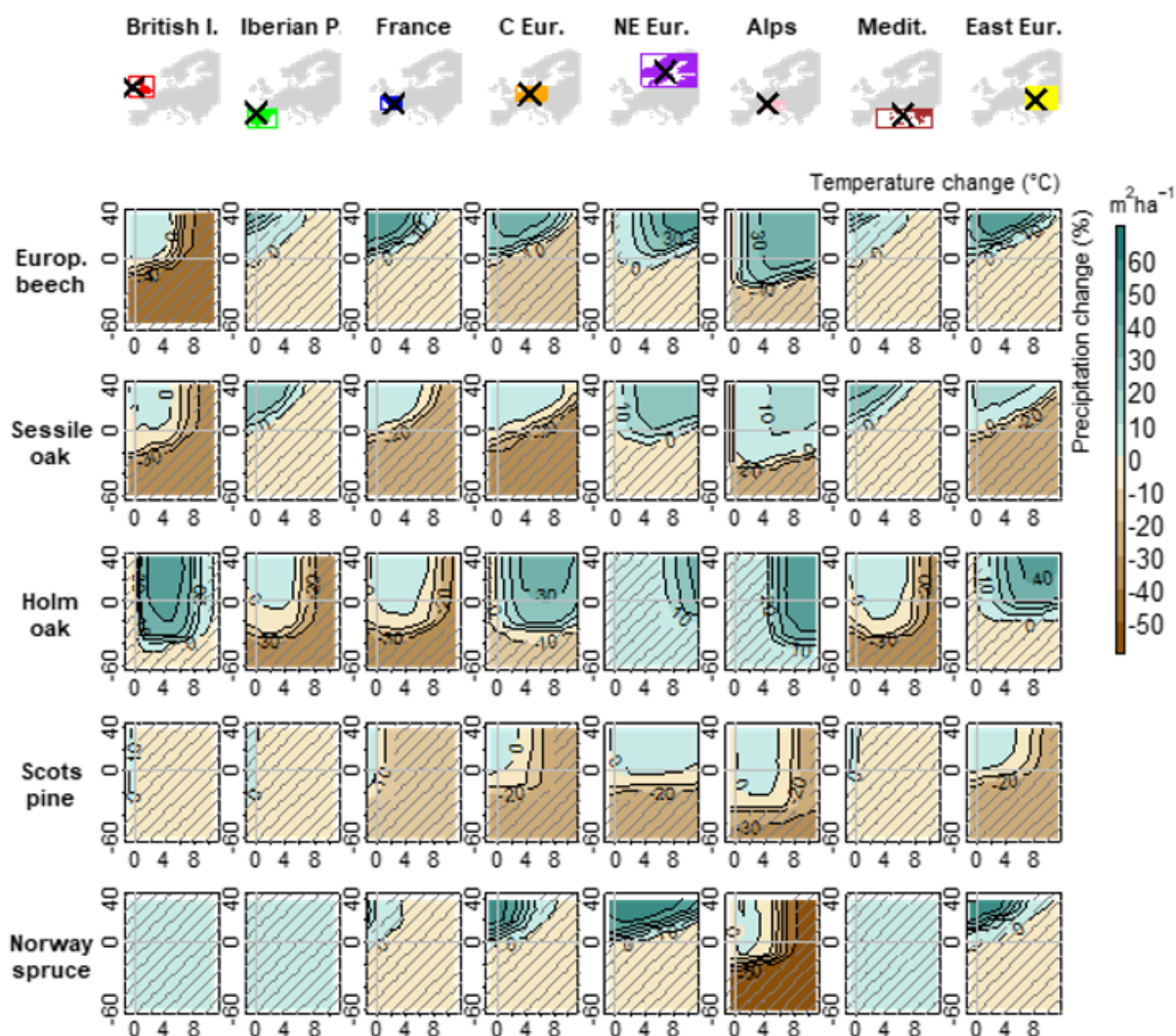


Figure 4 Sensibilité des prédictions de ForCLIM (surface terrière) aux variations de température (abscisse) et de précipitations (ordonnées) pour cinq essences (lignes) dans huit régions d'Europe (colonnes, site représentatif indiqué par une croix) (modifié d'après Fronzek et al., 2019).

Ces surfaces de réponse permettent en théorie d'identifier les **seuils critiques de variations climatiques** menant à une réduction significative de la productivité de chaque essence (ex. +6°C pour le chêne sessile et le hêtre dans les îles Britanniques ; -10% de précipitations pour l'épicéa et -20% pour les autres essences – hors chêne vert – dans les Alpes), ou encore d'identifier les conditions pouvant mener à des gains de productivité (ex. +2°C pour le chêne sessile et le hêtre et +4°C pour le chêne vert dans les Alpes). Il convient toutefois d'interpréter ces résultats avec précautions, en tenant compte des limites de l'étude (limites liées aux données climatiques et à leur utilisation, au modèle et à sa paramétrisation etc.). On notera

notamment que ces simulations couvrent des gammes de variations très étendues, qui ont été appliquées de manière homogène aux valeurs mensuelles de température et de précipitation de huit sites en Europe. Les conditions climatiques ainsi simulées ne sont donc pas nécessairement cohérentes d'un point de vue climatologique, et ne sont probablement pas représentatives du climat futur. De plus, les huit sites ont été sélectionnés pour leur proximité avec les valeurs climatiques médianes de chaque zone, mais ne sont pas représentatifs de la zone complète. Une approche alternative (suivie par d'autres modèles de l'étude ; Fronzek et al., 2019) aurait été d'effectuer des simulations pour l'ensemble de la zone d'étude Européenne, et de synthétiser ensuite les résultats par zone (par exemple en présentant la réponse moyenne ou médiane pour chaque combinaison de changement de température et de précipitations). Cette approche n'était toutefois pas réaliste au moment de la réalisation de l'étude, car nécessitant un nombre de simulations trop important¹⁴. On notera également que ces surfaces de réponse sont très sensibles aux valeurs de réserve en eau du sol utilisées (paramètre « bucket size » dans ForCLIM ; valeurs testées : 5, 10, 15 ou 20 cm ; résultats non montrés), qui est à la fois un paramètre très influent dans ForCLIM (Huber et al., 2018 ; cf. Chapitre IV.2, p.115) et complexe à renseigner, et qui repose donc fréquemment sur des hypothèses fortes. Nous verrons dans la section suivante que les **données pédologiques peuvent fortement influencer la réponse des peuplements au forçage climatique**.

Les résultats de ces deux études sont cohérents avec les impacts observés et attendus en Europe (Lindner et al., 2010, Lindner et al., 2014, Milad et al., 2010), et plus spécifiquement avec d'autres travaux de modélisation des impacts du changement climatique sur les forêts Européennes (Hickler et al., 2012 ; Hanewinkel et al., 2013 ; Rasche et al., 2013 ; Rasche, 2014 ; Reyer et al., 2014 ; Schelhaas et al., 2015). Malgré quelques différences, la plupart des études s'accordent sur le fait que les changements les plus marqués sont attendus là où les conditions sont actuellement limitantes (Bugmann et al., 2015, Mathys et al., 2017, Brecka et al., 2018).

On s'attend notamment à des effets positifs sur la productivité forestière là où la température est un facteur limitant (hautes latitudes et altitudes ; voir également sections suivantes de ce chapitre), et des effets négatifs là où l'eau est limitante (milieux secs, notamment aux basses altitudes et latitudes), en particulier pour les essences sensibles à la sécheresse

¹⁴ Chacun des huit sites a en effet nécessité la simulation de 1 650 simulations (110 combinaisons de variations climatiques x 3 types de sol x 5 essences), amenant à un total de 13 200 simulations (ce qui nécessitait déjà plusieurs jours de simulation menées en parallèle sur une ferme de calcul). Couvrir l'intégralité de la zone d'étude aurait nécessité de simuler ces 1650 simulations pour l'ensemble des 24 128 cellules de la grille de données utilisée dans IMPRESSIONS, pour un total dépassant les 38,8 Millions de simulations.

comme l'épicéa (Lindner et al., 2010 ; Lindner et al., 2014 ; Hartl-Meier et al., 2014, Rasche et al., 2013 ; Rasche, 2014 ; Reyer et al., 2014, Schelhaas et al., 2015, Morin et al., 2018). La réponse de la productivité forestière au changement climatique est toutefois très sensible à certaines hypothèses de modélisation, et notamment la prise en compte – ou non – d'un effet fertilisant du CO₂, qui renforce les effets positifs et compense certains effets négatifs du changement climatique en Europe (Reyer et al., 2014). Il existe en réalité un débat important et de nombreuses incertitudes autour de la réponse de la croissance des arbres à l'augmentation du CO₂ atmosphérique (Körner 2006 ; Lindner et al., 2014).

On s'attend également à une extension au front d'aire de répartition de nombreuses espèces (donc vers le Nord et en altitude), et à une possible rétractation à l'arrière de leur aire de distribution, où elles seraient remplacées par des espèces mieux adaptées à un climat plus chaud et sec (Lexer et al., 2002 ; Walther et al., 2002 ; Penuelas et Boada, 2003 ; Meier et al., 2012 ; Morin et al., 2008 ; Hanewinkel et al., 2013 ; Hickler et al., 2012 ; Takolander et al., 2019). Il existe ainsi un risque de réduction de l'aire de répartition des espèces, voire même un risque d'extinction à l'arrière de l'aire de distribution des espèces, du fait de la longueur – lenteur de leur cycle de vie des arbres et de leur capacité de dispersion limitée (Meier et al., 2012 ; Milad et al., 2010). Hanewinkel et al. (2013), par exemple, anticipent une forte réduction des surfaces d'épicéa commun, et une réduction des surfaces de pin sylvestre et de hêtre en Europe, tandis que le chênes blancs (chênes sessile et pédonculé) verraient une modification importante de leur aire de distribution, qui progresserait vers le Nord mais se traduirait par une augmentation globale de leur aire totale. Enfin, le chêne vert bénéficierait fortement du changement climatique et verrait son aire de répartition augmenter de 30 à 40% (selon le scénario climatique). Hickler et al. (2012) projettent également d'importants changements du type de végétation en Europe, liés à un déplacement vers le Nord et en altitude de la plupart des types de végétation (notamment les espèces méditerranéennes et les feuillus thermophiles), tandis que les espèces acclimatées aux milieux froids ou sensibles à la sécheresse (forêts héli-boréales, et boréales, hêtre) pourraient voir leur aire de distribution se contracter, du moins pendant la période transitoire à moyen terme.

Ces changements auront des conséquences variables sur la structure, la composition et le fonctionnement des écosystèmes en fonction des régions écologiques et des conditions locales, mais également en fonction du contexte socio-économique et des capacités d'adaptation (Milad et al., 2010, Lindner et al., 2010). Dans l'ensemble, les impacts anticipés du changement climatique sur les principales essences économiques Européennes et leur remplacement par des essences économiquement moins intéressantes pourraient avoir des conséquences économiques dramatiques à l'échelle de l'Europe, avec par exemple une baisse anticipée de 14

à 50% (selon le scénario de changement climatique et les taux d'intérêt) de la valeur des forêts Européennes (Hanewinkel et al., 2013). Les pertes de productivité et événements de mortalité de l'épicéa, qui a été largement planté en dehors de son aire de répartition naturelle en Europe et est très sensible aux perturbations naturelles, pourraient ainsi avoir des répercussions multiples (économiques, esthétiques, protection contre les risques naturels en montagne, etc.) (Spiecker et al., 2003, Lindner et al., 2010, Lindner et al., 2014).

Mieux comprendre et anticiper les impacts du changement climatique nécessite donc de **tenir compte à la fois des réponses à large échelle et des spécificités de chaque région ou localité**. En particulier, tandis que les études à large échelle ne considèrent généralement que les leviers climatiques pour projeter l'évolution future des forêts (Hanewinkel et al., 2013, Hickler et al., 2012), les projections à **l'échelle régionale et locale** doivent tenir compte des **spécificités topographiques, pédologiques et historiques** de chaque zone d'étude.

2. Impacts à l'échelle régionale – Suisse

Aux échelles locales et régionales, d'autres facteurs que les grandes tendances climatiques entrent en compte pour déterminer la réponse des forêts au changement climatique, générant ainsi des réponses plus complexes et hétérogènes, notamment dans la période de transition à court et moyen terme. Le facteur le plus important est probablement la **topographie**, qui génère des variations climatiques locales et régionales (CH 2000 2011 ; Engler et al., 2011) qui impactent fortement la dynamique des forêts (Johnstone et al., 2010). Dans les zones de montagne, les prédictions sont d'autant plus complexes qu'en plus des tendances globales prédites en plaine, se superposent des gradients d'altitude et une forte hétérogénéité locale des conditions géomorphologiques, qui influencent fortement le microclimat, le sol et donc la réserve en eau. Les **caractéristiques du sol** modulent ainsi le développement du peuplement à très petites échelles (microsite, peuplement), en impactant sa croissance (De Cáceres et al., 2015) et sa composition (Walthert et Meier, 2017). Cette hétérogénéité induit ainsi une forte variabilité de la sensibilité des forêts de montagne, à l'échelle régionale et locale (Lindner et al., 2010). La **structure et la composition actuelles des forêts**, qui dépend largement de leur historique de gestion (Bürgi et al., 2013) et de perturbations naturelles (Janda et al., 2019), influence également fortement leur développement et leur réponse au changement climatique à l'échelle locale, notamment dans le court et moyen terme (Ruiz-Benito et al., 2013 ; De Cáceres et al., 2015 ; Etzold et al., 2019). De plus, les interactions entre espèces influencent à la fois la productivité

(Mette et al., 2013, Forrester et al., 2017) et la répartition (Bullock et al., 2000 ; Meier et al., 2012 ; Takolander et al., 2019) des espèces, et peut notamment l'immigration de nouvelles espèces dans un site donné (Walther, 2010 ; Takolander et al., 2019).

Mieux comprendre les **effets combinés des facteurs climatiques** (température, précipitations), **topographiques, pédologiques, et historiques** (gestion et perturbations naturelles) sur l'évolution des peuplements est donc essentiel pour mieux **anticiper l'évolution future** des forêts et **guider la gestion** pour favoriser leur adaptation au changement climatique (Lindner et al., 2014). Bien que ces facteurs soient pris en compte dans de plusieurs études visant à analyser la réponse des forêts au changement climatique (ex. Lasch et al., 2002 ; Hlásny et al., 2014 ; Mina et al., 2017a), ces études se concentrent généralement sur quelques sites dont les résultats ne sont pas généralisables à plus large échelle, tandis qu'il existe un besoin clair de mieux comprendre les effets du changement climatique aux échelles intermédiaires (région, pays) (Millar et al., 2007 ; Reyer et al., 2015). Des progrès ont été fait dans ce sens, avec des études à l'échelle régionale intégrant d'autres facteurs autres que le climat (e.g., Elkin et al., 2013 ; Xiao et al., 2017, Schuler et al., 2019), mais peu d'études régionales considèrent la structure et composition actuelles des forêts dans leur analyse (e.g., Temperli et al., 2013, Maroschek et al., 2015, Thom et al., 2017). Il convient donc non seulement de tenir compte de l'impact de ces différents facteurs dans les études par simulation, mais également de le faire à une **échelle qui est compatible avec la planification forestière** (ni trop locale, ni trop large). L'échelle régionale paraît ici adaptée pour informer les gestionnaires sur les effets du changement climatique sur les différentes essences actuellement présentes, et les possibilités de remplacement par des essences plus adaptées (migration assistée).

Enfin, les projections des modèles de simulation sont **sensibles à de multiples sources d'incertitude** (Lindner et al., 2014) : scénarios d'émissions de gaz à effet de serre (IPCC, 2019), projections de changement climatique (Knutti et Sedlacek, 2012 ; Lehner et al., 2020), données climatiques utilisées par les modèles forestiers (Wu et al., 2017 ; Snell et al., 2018), structure et paramétrisation de ces modèles e.g., Hlásny et al., 2014 ; Reyer et al., 2016 ; Snell et al., 2018, Bugmann et al., 2019). Bien que l'importance de tenir compte de ces multiples sources d'incertitude ait été discutée par de nombreux auteurs (Matott et al., 2009 ; Augusiak et al., 2014 ; Lindner et al., 2014), la plupart des études d'impact du changement climatique ne tiennent compte que de l'incertitude liée au choix de scénarios de changement climatique (ex. Fyllas et Troumbis 2009 ; Manusch et al., 2014), ou se concentrent sur la comparaison de modèles (ex. Nishina et al., 2015 ; Ito et al., 2017), tandis que peu d'études ont tenu compte de multiples sources d'incertitude dans leur analyse (ex. Horemans et al., 2016 ; Kalliokoski et al., 2018).

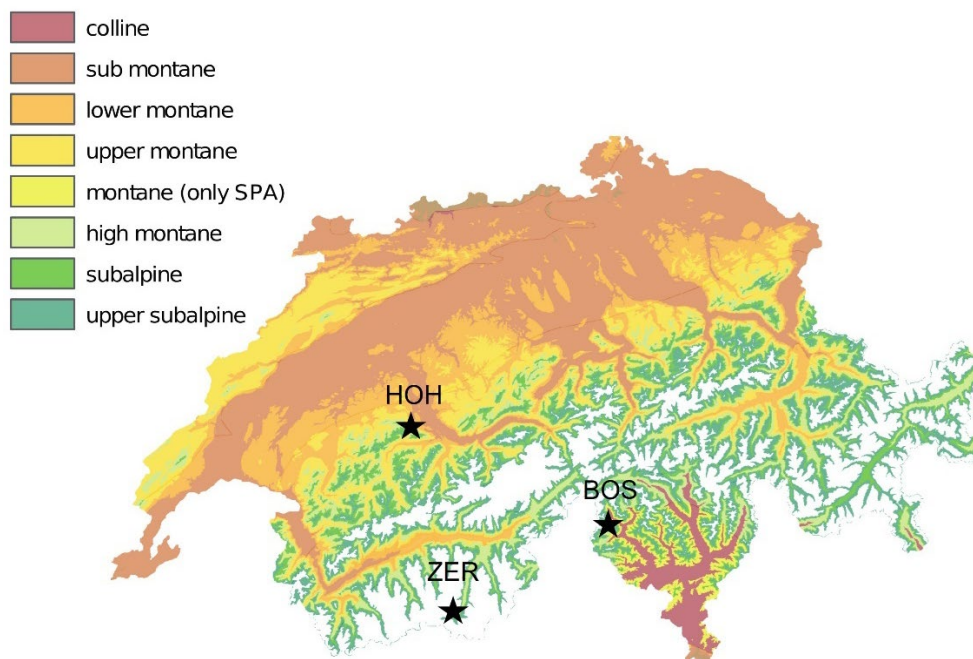


Figure 5 Carte des étages de végétation en Suisse (modifié d'après Huber et al. (2021)). Étages représentés : collinéen (CO), sous-montagnard (SM), montagnard inférieur (LM), montagnard (MO; SPA= Préalpes du Sud), montagnard supérieur (UM), haut montagnard (HM), subalpin (SA), subalpin supérieur (US). Notons que les sites d'étude cités dans Jöchner et al. ont été rajoutés : BOS = Bosco/Gurin, HOH = Hohgant, ZER = Zermatt (cf. Figure 8).

Dans le cadre de la thèse de Nica Huber, nous avons cherché à analyser la réponse des forêts Suisses à des échelles spatiales et temporelles pertinentes pour la planification forestière, le tout en tenant compte de **multiples sources d'incertitudes dans nos projections** : climat, sol, structure et paramétrisation du modèle (Huber et al., 2021). Nous avons choisi la Suisse comme cas d'étude à l'échelle régionale car le pays couvre un large gradient d'altitude (Figure 5) et une diversité types d'écosystèmes représentative d'une grande partie des forêts Européennes : des forêts thermophiles de chêne (*Quercus petraea*) et pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) du Valais au forêts de mélèze (*Larix decidua*) et pin cembro (*Pinus cembra*) de l'étage subalpin, en passant par les forêts mélangées d'épicéa commun (*Picea abies*), sapin pectiné (*Abies alba*) et hêtre (*Fagus sylvatica*) de l'étage montagnard (Frehner et al., 2005 ; Bircher, 2015).

Nous avons simulé 71 peuplements représentatifs des forêts Suisses en termes de structure et composition, obtenus par un travail de stratification du troisième inventaire national Suisse (Bircher, 2015). Nous avons initialisé le modèle avec ces données d'inventaire et simulé leur évolution jusqu'à la fin du siècle prochain (2200), afin d'analyser la réponse des forêts pour différents horizons temporels (court, moyen et long terme). La gestion forestière a été simulée en

suivant les pratiques définies par Bircher (2015) comme étant les plus « appropriées » pour chaque type de peuplement et zone d'altitude : éclaircies par le haut, coupe rase et régénération naturelle pour les futaies régulières ; prélèvements pied-à-pied ou par trouées pour les futaies irrégulières en fonction de l'altitude (moyenne et haute, respectivement). Afin d'évaluer les opportunités offertes par la migration assistée pour l'atténuation des impacts du changement climatique, deux scénarios de régénération naturelle ont été testés : (i) maintien de la composition originale des forêts (BP = « *base species pool* » dans la Figure 6; réservoir d'espèces potentielles identique à la composition initiale du peuplement) ; (ii) immigration possible (naturelle ou artificielle) d'espèces non initialement présentes (IM = « *immigration* » ; le réservoir d'espèces comprend l'ensemble des 30+ espèces simulables dans ForCLIM). De plus, afin de tenir compte des multiples sources d'incertitude sur les projections du modèle, nous avons simulé l'évolution des 71 peuplements sous trois scénarios de changement climatique, deux types de sol (pauvre/superficiel ou riche/profond) et en utilisant huit versions du modèle ForCLIM.

Cette étude s'inscrit en effet dans la continuité de travaux portant sur l'analyse de sensibilité aux paramètres (Huber et al., 2018) et à la structure (Huber et al., 2020) du modèle ForCLIM (cf. Chapitre IV.2, p.115, 123). Ces travaux ont mis en évidence une forte sensibilité des prédictions du modèle au climat, caractéristiques du sol (réserve en eau utile du sol ; paramètre « *bucket size* ») et hypothèses de modélisation des processus démographiques (croissance, régénération, mortalité). Ils ont mené au développement de versions alternatives du modèle (plus de 500 au total !), qui ont ensuite été comparées et évaluées vis-à-vis de leur capacité à simuler les processus écologiques de manière cohérente et à prédire le développement et les caractéristiques de peuplements sous diverses conditions (peuplements purs ou mixtes, gérés ou non-gérés) (Huber et al., 2020). De ces 500 versions, 8 ont été sélectionnées dans la présente étude, afin de tenir compte de l'incertitude sur les hypothèses de modélisation.

La prise en compte de ces différentes sources d'incertitude et option de gestion (régénération) ont nécessité 128 simulations pour chacun des 71 types de peuplement. Nous avons analysé la réponse de chaque type de peuplement en comparant la surface terrière (Figure 6) et la composition (Figure 7) sous chaque scénario de changement climatique aux prédictions obtenues pour le scénario sans changement (climat de référence pour 1980-2009). Nous avons ensuite quantifié et décomposé l'incertitude dans les projections du modèle en fonction des différentes sources d'incertitude considérées (cf. Chapitre IV, p. 127). Du fait du nombre élevé de simulations, les résultats ne sont présentés ici que pour une seule version du modèle ForCLIM (v. 22 ; Huber et al., 2020). Les résultats pour les 71 peuplements sont groupés par étage de végétation (Figure 5).

Comme le montre la Figure 6, la **réponse des peuplements** au changement climatique (caractérisée ici par une augmentation ou une réduction de la surface terrière) **varie fortement avec l'altitude** (entre étages de végétation) et est **influencée par les différentes hypothèses de modélisation et sources d'incertitude** considérées ici : scénario climatique, régénération, type de sol, version du modèle (non montré). Si les peuplements de l'étage subalpin supérieur semblent bénéficier du changement climatique dans tous les cas (et donc quelle que soient les hypothèses de modélisation), la réponse des peuplements de l'étage subalpin est fortement modulée par le type de sol. A l'autre extrême du gradient d'altitude, les peuplements de l'étage collinéen semblent assez peu impactés par le changement climatique, à l'exception du scénario le plus extrême (A2.3), caractérisé par une réduction des précipitations pour toutes les saisons. Pour les autres étages de végétation, la réponse varie fortement en fonction du scénario climatique, du type de sol, et de l'immigration de nouvelles espèces. De manière générale, la proportion de peuplements (au sein d'un étage) subissant des effets négatifs augmente avec la sévérité du scénario climatique, et ces effets sont plus marqués pour un sol pauvre/superficiel que pour un sol riche/profond. Enfin, les effets négatifs du changement climatique semblent d'autant plus marqués que la composition initiale du peuplement est dominée par l'épicéa (résultats non montrés ; cf. Huber et al., 2021).

Les simulations avec migration de nouvelles espèces (Figure 6-b) projettent toutefois des effets négatifs généralement moins marqués que lorsque le réservoir d'espèces pour la régénération est limité aux espèces d'origine (Figure 6-a). Cet effet atténuateur est notamment assez net dans les zones de l'étage montagnard, mais plus faible aux altitudes inférieures, et ne suffit pas à compenser les effets négatifs sous le scénario le plus sévère (A2.3). Aux étages supérieurs, l'effet bénéfique de la migration de nouvelles espèces est tel qu'on observe un changement du signe de l'effet du changement climatique (de négatif à positif) aux étages haut-montagnard et subalpin, et un renforcement des effets positifs à l'étage subalpin supérieur. Ces résultats mettent ainsi en évidence le **potentiel d'atténuation des impacts négatifs du changement climatique offerte par la migration naturelle ou assistée**, grâce à l'ajout d'espèces mieux adaptées au futur climat.

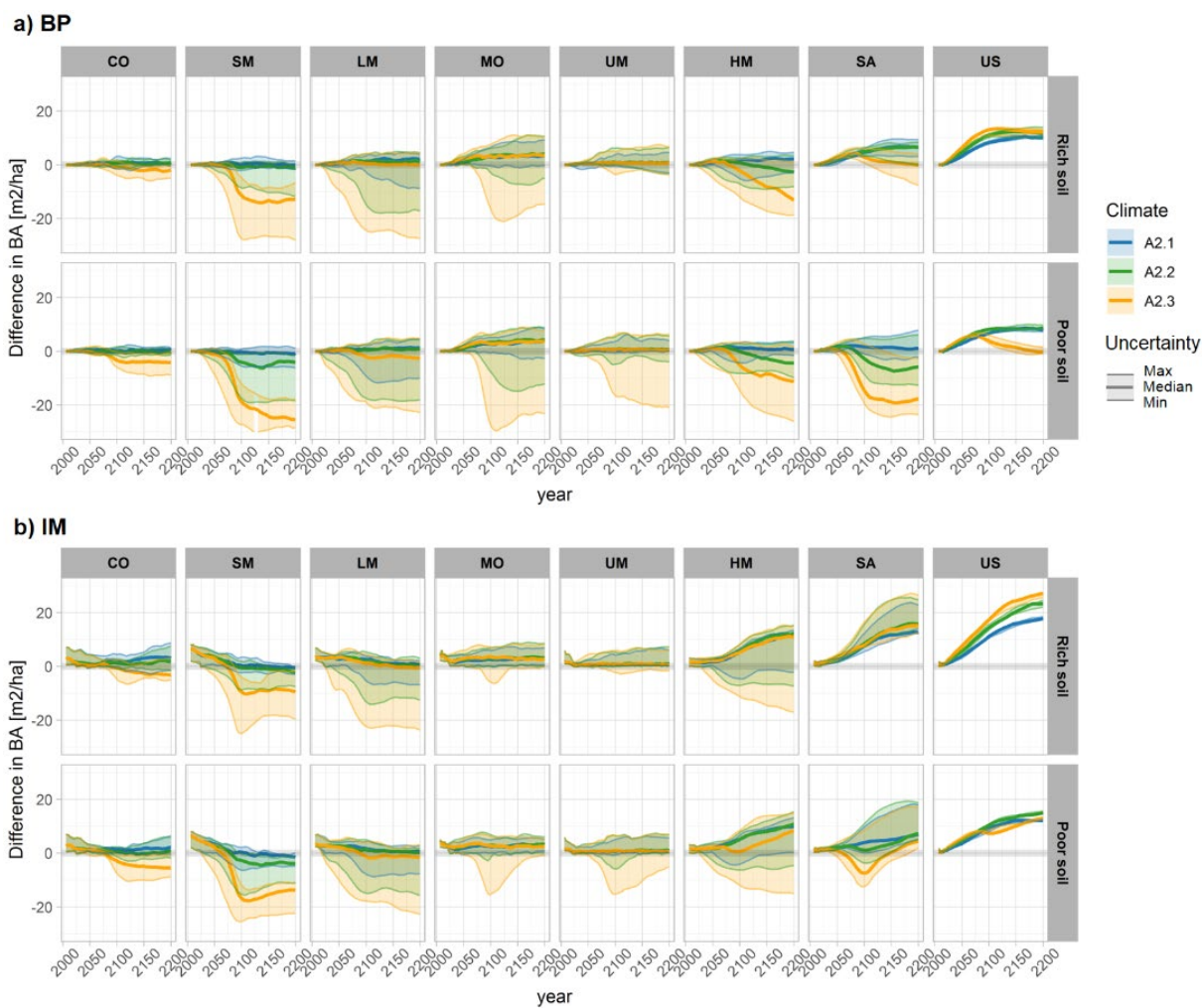


Figure 6 Effets du changement climatique sur la surface terrière pour différents étages de végétation. Évolution de la surface terrière (BA, basal area) dans le temps (abscisse) sous trois scénarios de changement climatique (couleurs) et deux hypothèses de régénération (a-BP réservoir original, b-IM immigration), pour huit étages de végétation (colonnes) et deux types de sols (lignes) du cas d'étude en Suisse (Huber et al., 2021). Les résultats sont présentés ici pour la version 22 du modèle ForCLIM. L'incertitude représentée pour chaque scénario climatique est due aux différents types de peuplement présents dans chaque étage de végétation : CO = collinéen, SM = sous-montagnard, LM = montagnard inférieur, MO = montagnard (Préalpes du Sud), UM = montagnard supérieur, HM = haut montagnard, SA = subalpin, US = subalpin supérieur (cf. Figure précédente).

L'analyse des changements de composition en espèce sous différents scénarios climatiques (Figure 7) montrent en effet la remontée en altitude d'espèces qui sont dominantes aux étages inférieurs (hêtre commun, sapin pectiné), ainsi que d'espèces plus adaptées à la sécheresse (pin sylvestre, chêne ou tilleul). Dans les simulations sans migration (Figure 7-a), l'épicéa est remplacé par le hêtre dans la plupart des étages montagnards (à l'exception du haut-montagnard) sous les scénarios A2.1 et A2.2, mais cette substitution d'espèce n'est pas suffisante pour compenser les effets négatifs du scénario le plus sévère (A2.3), sous lequel le hêtre subit lui aussi les effets de la sécheresse. De plus, l'étage haut-montagnard étant limité par son réservoir d'espèces (le hêtre y est notamment absent), la mortalité de l'épicéa y est plus difficilement compensée, et seuls les peuplements comportant du sapin pectiné ou du pin sylvestre montrent une réponse positive sous les scénarios A2.2 et A2.3. Aux étages subalpin et subalpin supérieur, l'épicéa, le mélèze et le pin cembro bénéficient généralement du changement climatique, bien que des effets négatifs soient observés sous le scénario le plus sévère, en particulier sur sol pauvre et sec (résultats non montrés ; cf. Huber et al. (2021)). Au contraire, dans les simulations avec migration, le hêtre est remplacé par des espèces plus tolérantes à la sécheresse dans la plupart des étages montagnards (sauf HM) sous les trois scénarios climatiques, mais progresse dans les étages supérieurs (HM et SA), allant jusqu'à atteindre l'étage subalpin supérieur sous scénario le plus extrême. Cette remontée en altitude d'espèce mieux adaptées aux futures conditions climatiques permet ainsi de compenser les effets négatifs du changement climatique aux différents étages montagnards et subalpin, avec un effet encore plus marqué pour les sols pauvres en eau et minéraux (résultats non montrés). Ces résultats soutiennent les **mesures d'adaptation au changement climatique fondées sur la migration assistée d'espèces climatiquement plus adaptées.**

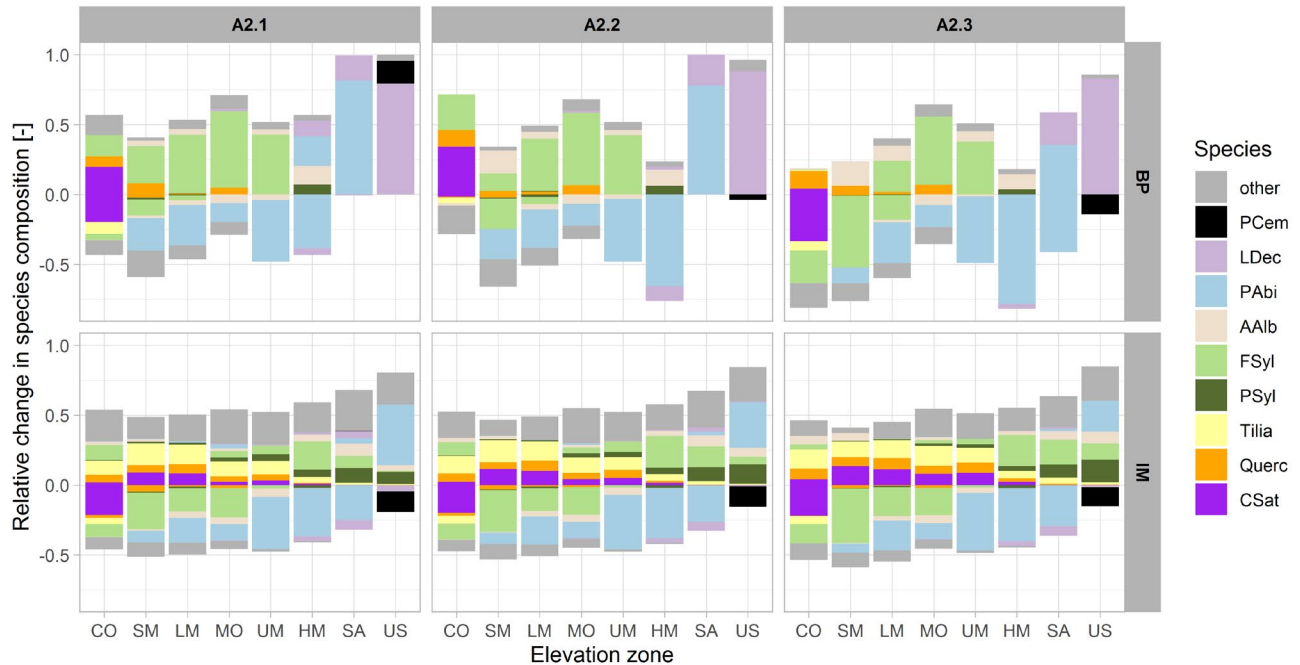


Figure 7 Effets du changement climatique sur la composition en espèces à l'équilibre.

Variations de surface terrière pour chaque espèce dans les différents étages de végétation (abscisses), pour chacun des trois scénarios de changement climatique (colonnes) et sous deux hypothèses de régénération (BP réservoir original, IM immigration). Les résultats sont présentés pour la composition à l'équilibre avec les conditions climatiques (année 2200), pour la version 22 du modèle ForCLIM et un type de sol (riche/profond) (Huber et al., 2021). Notons que les simulations peuvent projeter à la fois une augmentation et une diminution de la surface terrière pour une espèce et un étage de végétation donné, du fait de la variabilité de la réponse des différents types de peuplements regroupés dans chaque étage de végétation : CO = collinéen, SM = sous-montagnard, LM = montagnard inférieur, MO = montagnard (Préalpes du Sud), UM = montagnard supérieur, HM = haut montagnard, SA = subalpin, US = subalpin supérieur. Espèces représentées : PCem= *Pinus cembra*, pin cembro ; LDec = *Larix decidua*, mélèze d'Europe ; PAbi = *Picea abies*, épicéa commun ; AAlb = *Abies alba*, sapin pectiné, FSyl = *Fagus sylvatica*, hêtre commun ; Tilia = *Tilia* sp., tilleuls ; Querc = *Quercus* sp., chênes ; CSat = *Castanea sativa*, châtaigner.

Pour finir, les résultats de cette étude montrent surtout que la réponse des peuplements au changement climatique varie fortement selon l'altitude, le type de peuplement (et notamment leur composition actuelle), le type de sol et le scénario climatique. Bien que les résultats ne soient présentés que pour une version du modèle, la comparaison des prédictions réalisées par différentes versions du modèle ForCLIM confirme les tendances principales, mais met en évidence quelques différences (cf. Annexes de Huber et al. (2021)). Certains des résultats discutés jusqu'à présent semblent mettre en évidence que l'incertitude sur les prédictions du modèle varie selon différents facteurs (notamment l'altitude et l'hypothèse de régénération), et que l'importance relative des différentes sources d'incertitude dépend du contexte. On aura par exemple noté la remarquablement faible incertitude associée aux prédictions du modèle pour l'étage subalpin supérieur (Figure 6), où les seules prédictions qui se démarquent des autres sont celles effectuées pour le type de sol pauvre et sec sous le scénario climatique le plus extrême, et sans migration d'espèces. Une **analyse d'incertitude** effectuée sur les prédictions du modèle ForCLIM a ainsi permis de non seulement confirmer, mais surtout de **quantifier l'importance relative de des différentes sources d'incertitude** (cf. Chapitre IV, p. 127).

Ces projections de l'évolution des forêts Suisses sous différents scénarios de changement climatique sont globalement cohérentes tendances observées ou projetées pour les forêts de montagnes Européennes. On s'attend en effet à une forte variabilité de la sensibilité des forêts de montagne à l'échelle régionale et locale (Lindner et al., 2010). On anticipe notamment une forte vulnérabilité à la sécheresse des sites sujets à des contraintes hydriques, comme les forêts de basse et moyenne altitude (étage collinéen et bas montagnard). Plusieurs études par simulation projettent ainsi des dépérissements ou pertes de productivité à ces altitudes dans les Alpes (Briner et al., 2013; Rasche et al., 2013; Seidl et al., 2011c). L'épicéa serait particulièrement vulnérable sur station sèche à l'étage montagnard (Seidl et al., 2011c) et à basse altitude, les plantations d'épicéa des étages collinéen et sous-montagnard (i.e., en dehors de son aire de répartition naturelle) figurant parmi les peuplements les plus sensibles au futur changement climatique (Courbaud et al., 2010; Rasche et al., 2013; Seidl et al., 2011c; Temperli et al., 2012). Les effets du changement climatique seraient plus contrastés à haute altitude, avec une vulnérabilité plus faible, essentiellement liée au risque d'attaques de scolytes, et une possible augmentation de la productivité (Briner et al., 2013; Rasche et al., 2013; Seidl et al., 2011c).

Les projections réalisées avec ForCLIM en Suisse sont en accord avec ces différentes études par simulation, à quelques différences près. Si elles anticipent effectivement des effets négatifs importants du changement climatique aux étages montagnards inférieurs, les effets sont

plutôt faibles à l'étage collinéen. Cette différence avec les autres études citées plus haut s'explique par une combinaison de facteurs climatiques et historiques : (i) les peuplements présents à cet étage dans notre étude sont en effet tous localisés dans les Préalpes du Sud, dont le climat se caractérise par des régimes de précipitations relativement élevés (y compris en été) ; (ii) aucun de ces peuplements ne se situait dans des conditions topographiques ou pédologiques extrêmes ; (iii) la plupart des peuplements à l'étage collinéen sont principalement composés d'espèces tolérantes à la sécheresse (châtaigner, chêne, tilleul), donc relativement pré-adaptées aux conditions futures. Ceci démontre l'importance de tenir compte des spécificités climatiques et pédologiques régionales, ainsi que des conditions actuelles des peuplements, qui sont héritées de la gestion passée. Enfin, les projections de ForCLIM réalisées dans cette étude ne reflètent que les effets du climat et des conditions de sol, et ignorent l'impact des perturbations naturelles.

La réponse des peuplements au changement climatique les régions de montagne s'annonce donc complexe, en tous cas plus complexe que ne le laissent présager les grandes tendances dérivées de travaux à large échelle et ne tenant bien souvent compte que des leviers climatiques (cf. section a - échelle Européenne). Dans notre étude à l'échelle régionale, les seuls peuplements bénéficiant de manière systématique du changement climatique étaient ceux situés aux plus hautes altitudes (ici étage subalpin supérieur), à la limite actuelle des arbres. Les processus écologiques en jeu à cette altitude sont toutefois assez spécifiques, du fait des conditions climatiques extrêmes, et notamment de la présence d'un manteau neigeux une grande partie de l'année. Mieux comprendre comment ces peuplements répondent au changement climatique était l'objectif des travaux de thèse de Matthias Jöchner (voir ci-dessous).

3. Impacts à l'échelle locale – gradients d'altitude

Bien que les résultats des sections précédentes mettent en évidence un effet généralement positif du changement climatique sur les peuplements de haute altitude, nous avons vu que les caractéristiques du sol et le réservoir local d'espèces sont susceptibles de moduler la réponse de ces peuplements à l'augmentation des températures à l'échelle locale ou régionale (Huber et al., 2021). **De nombreux facteurs sont en fait susceptibles d'influencer les dynamiques naturelles des forêts subalpines et de la limite des arbres** (microtopographie, manteau neigeux, réserve en eau du sol, températures, radiations, vent, historique de gestion, perturbations naturelles etc.), mais leur importance relative varie selon l'échelle considérée, et la manière dont ces différents facteurs interagissent pour déterminer la réponse de ces écosystèmes au changement climatique est encore mal comprise (Holtmeier et Broll 2005, 2017). Tandis que la température est effectivement le principal facteur influant la limite des arbres à large échelle, à l'échelle régionale ou locale son effet est souvent modulé par ces autres facteurs.

En particulier, les régimes de précipitation et la couverture nuageuse sont deux facteurs modulant fortement le climat aux échelles régionale et locale. La couverture nuageuse et l'humidité de l'air contrôlent en effet le bilan radiatif (Grace et al., 2002), et donc la quantité d'énergie effectivement utilisable par les arbres, qui est en fait mal représentée par la température de l'air (Körner, 2016). Si la quantité d'eau est rarement suffisamment limitante pour limiter la croissance des forêts de l'étage subalpin en Europe (Holtmeier et Broll 2005), les régimes de précipitation influencent toutefois la saisonnalité de la disponibilité de la ressource en eau. De plus, le manteau neigeux impacte de diverses manières la régénération, la croissance et la mortalité des arbres à haute altitude (ex. en réduisant la saison de végétation, en impactant mécaniquement la régénération, en favorisant certaines maladies etc.) (Barbeito *et al.*, 2013, Barbeito *et al.*, 2012, Kirdyanov *et al.*, 2003, Wieser, 2012). L'effet sur la saison de végétation et la croissance est probablement le plus direct : en présence de manteau neigeux, la température des racines ne dépasse pas 0 °C, et ce quelle que soit la température de l'air (Gehrig-Fasel et al., 2008). L'activité biologique des racines est alors inhibée, tandis que la respiration des arbres augmente avec la température de l'air au printemps, ce qui impacte la croissance annuelle (Jöchner et al., 2017, Wieser et Bahn, 2004). Ce raccourcissement de la saison de végétation impacte donc les conditions de croissance, avec une variabilité interannuelle élevée du fait de la forte variabilité des régimes de précipitation (par rapport aux températures), ce qui influence la productivité des forêts subalpines et la limite des arbres (Bugmann et Pfister, 2000).

Dans le cadre de la thèse de Matthias Jöchner à l'ETH Zürich, nous avons cherché à analyser l'impact du manteau neigeux et de la couverture nuageuse (et donc des radiations) sur la dynamique des forêts de haute altitude et la position de la limite des arbres dans trois sites des Alpes Suisses (cf. sites marqués par une croix dans la Figure 5, page 36).

Ces sites sont caractérisés par des climats relativement différents : climat pluvieux (env. 2000 mm) et peu ensoleillé à Hohgant dans les Alpes du Nord; climat pluvieux (env. 1790 mm) et ensoleillé à Bosco/Gurin, situé dans les Alpes du Sud ; précipitations modérées (env. 930 mm) et ensoleillement élevé à Zermatt, dans les Alpes centrales continentales. Cette variation du niveau d'ensoleillement semble ainsi fortement influencer la position de la limite des arbres : 2000 m à Hohgant, 2200 m à Bosco/Gurin et 2500 m à Zermatt. Voir Jöchner et al. (2017) pour plus d'informations sur ces sites.

Nous avons utilisé ForCLIM comme outil pour tester l'influence de différentes hypothèses de modélisation influençant la dynamique des forêts à haute altitude (cf. Annexe A). En particulier, la modélisation du manteau neigeux et de son effet réducteur de la longueur de la saison de végétation (et donc inhibiteur de la croissance et de la régénération des forêts) module fortement la position de la limite des arbres pour chacun des sites considérés et la rapproche de la limite effectivement observée (cf. Annexe A, Figure 33), réduisant ainsi (mais n'éliminant pas) la surestimation de la productivité des peuplements de haute altitude et la position de la limite des arbres tels que prédits par ForCLIM. Il est probable que d'autres facteurs

Nous avons ensuite utilisé ForCLIM pour simuler l'évolution des forêts le long de gradients d'altitude pour les trois sites d'études, sous différents scénarios de changement climatique. Les données d'inventaire n'étant pas disponibles pour initialiser le modèle le long de ces gradients d'altitude locaux, nous avons utilisé ForCLIM pour simuler la végétation à l'équilibre avec le climat pré-changement climatique (i.e., 1801-1950) le long de chaque transect d'altitude (un point tous les 100 m). Nous avons ensuite utilisé la structure et composition des peuplements simulés par ForCLIM pendant cette phase de *spin-up* pour initialiser les peuplements aux différentes altitudes en 1800, et avons simulé leur évolution jusqu'en 2010. Nous avons ensuite simulé leur évolution sous quatre scénarios climatiques jusqu'en 2085 : climat actuel (pas de changement supplémentaire par rapport au changement déjà observé), et trois scénarios de changement climatique d'intensité croissante (RCP3PD, A1B, A2). Nous avons enfin prolongé les simulations jusqu'en 2300, de manière à évaluer la réponse à long terme des peuplements, à l'équilibre avec le climat. Les résultats présentés ci-après représentent la moyenne de 200 répétitions pour chaque site, altitude et fenêtre temporelle considérés.

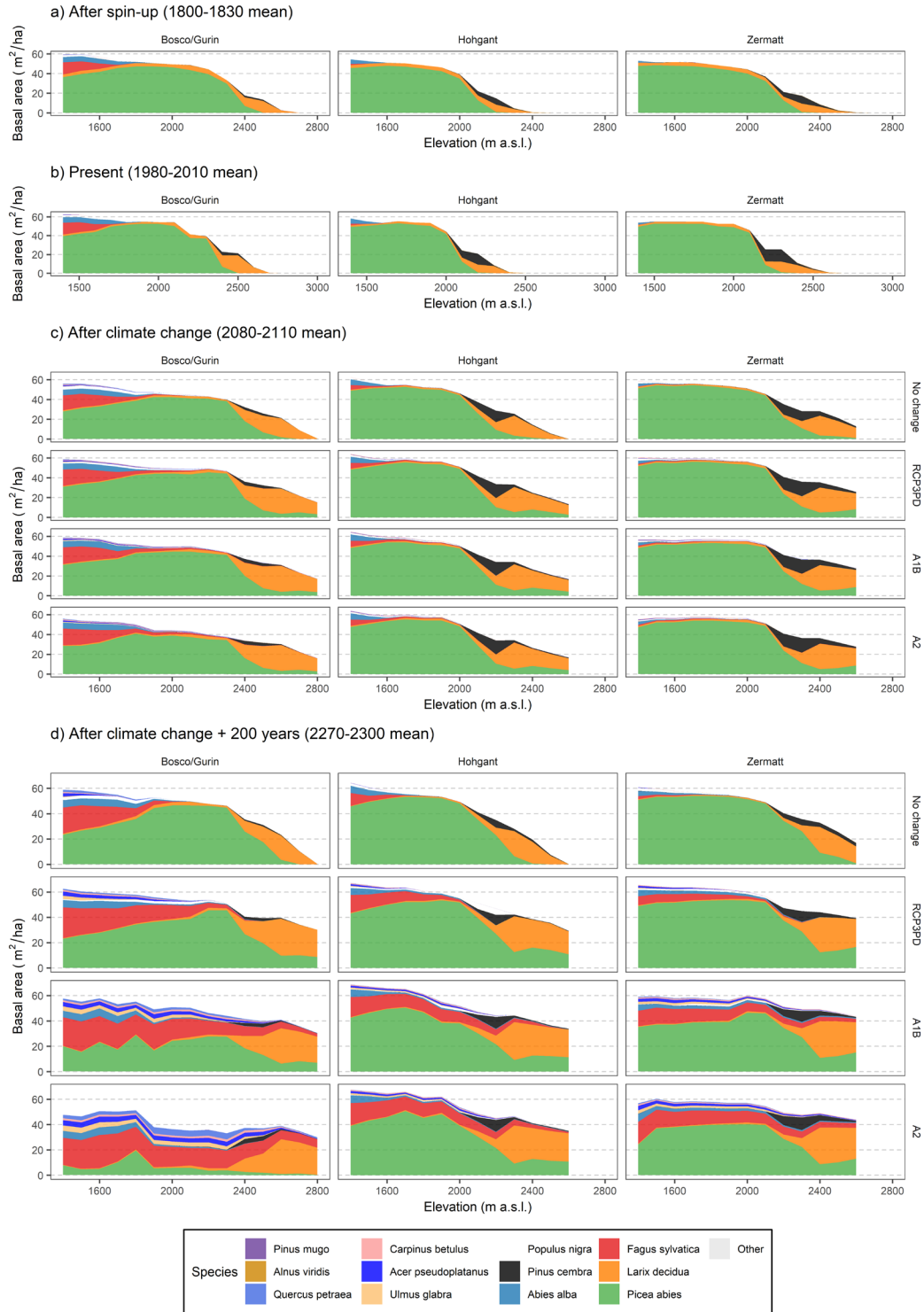


Figure 8 Projection des changements de productivité et de composition des peuplements le long de gradient d'altitude sous différents scénarios climatiques et fenêtres temporelles.

L'évolution temporelle (a- initialisation, b- climat actuel, c- fin de la période de transition, d- équilibre avec le climat) de la surface terrière prédite par espèce (couleurs) par le modèle ForCLIM le long de gradient d'altitude (abscisse) est présentée pour trois sites des Alpes Suisses (colonnes) et quatre scénarios climatiques (lignes). Notons que la limite verticale sur la partie droite de chaque gradient correspond à l'altitude maximale de chaque site.

Ces simulations montrent que la sensibilité des peuplements aux variations de température est fortement dépendante de l'altitude, avec une forte sensibilité des peuplements situés près de la limite des arbres et une réponse moins marquée aux altitudes inférieures. Ceci est cohérent avec le fait que les processus démographiques déterminant la dynamique des forêts (régénération, croissance et mortalité) répondent de manière non linéaire aux variations de température (Elliott, 2012, Lenz et al., 2014, Paulsen et al., 2000). Les peuplements de haute altitude opérant à la limite de leur seuil minimum de température, de faibles variations de températures peuvent avoir des effets très nets sur la productivité. Cette forte sensibilité, couplé au fait que l'augmentation des températures est amplifiée en zone de montagnes (Pepin et al., 2015), fait de la limite des arbres une zone idéale pour l'étude des impacts des changement climatique (Motta et Nola, 2001).

Pour la période « actuelle » (1980-2010), les peuplements sont caractérisés par un stock sur pied (surface terrière) relativement stable et une nette dominance de l'épicéa commun entre 1600 et 2000 m, puis par un déclin plus ou moins abrupt du stock sur pied avec l'altitude, qui s'accompagne d'une augmentation de la proportion de mélèze et de pin cembro. Cette variation importante de la productivité sur une courte distance met en évidence la forte sensibilité de ces peuplements à la baisse des températures, et les différences de tolérance entre espèces. La gamme d'altitude à laquelle s'effectue cette transition, et la proportion relative de ces trois espèces, varie toutefois selon le site considéré. Ces différences s'expliquent par les spécificités climatiques de chaque site, qui diffèrent notamment fortement en termes de régimes de précipitations, de couverture nuageuse et donc d'énergie réellement disponible pour la croissance et la régénération des arbres. L'importante couverture nuageuse à Hoghant limite l'énergie disponible, ce qui explique que la limite des arbres soit à plus faible altitude que pour les deux autres sites, plus ensoleillés. Ces deux derniers diffèrent toutefois fortement en termes de régime de précipitations, le climat pluvieux à Bosco/Gurin permettant à l'épicéa de rester productif et donc dominant jusqu'à une altitude relativement élevée (env. 2400 m), tandis que la transition vers les deux autres espèces s'effectue à plus faible altitude à Zermatt, où le climat est plus sec.

Les projections de ForCLIM sous différents scénarios de changement climatique (Figure 8-c&d) montrent également une très forte sensibilité des peuplements d'altitude à l'augmentation des températures, qui se traduit par une augmentation de la productivité (stock sur pied mesuré par la surface terrière), une remontée en altitude de la limite des arbres, et une modification de la composition des peuplements le long des trois gradients d'altitude considérés. On note ainsi une progression en altitude (au-delà de la limite actuelle des arbres) du mélèze et, dans une moindre mesure, du pin cembro et de l'épicéa. On remarque également une forte progression des feuillus

(et notamment du hêtre commun), qui colonisent les étages inférieurs et intermédiaires dans la plupart des scénarios, ainsi que les étages supérieurs pour les deux scénarios climatiques les plus sévères (A1B et A2). Les changements de composition d'un peuplement sont en général le résultat de : (i) la succession naturelle, observée par exemple lorsqu'un nouveau milieu devient disponible pour la colonisation par les arbres, ou qu'une forêt évolue naturellement sans perturbation naturelle ou anthropique (ex. Risch et al., 2009), où les espèces pionnières à croissance rapide mais peu tolérantes à l'ombre sont progressivement remplacées par des espèces à croissance plus faible mais qui peuvent se régénérer et persister sous couvert forestier ; (ii) l'incapacité d'une (ou plusieurs) espèce(s) à supporter la modification des conditions environnementales, et son remplacement par des espèces mieux adaptées aux nouvelles conditions, tel qu'anticipé dans le cadre du changement climatique (ex. Elkin et al., 2013). Dans ces simulations, les deux phénomènes sont observés en parallèle, les changements de composition étant le résultat de la combinaison de : (i) l'augmentation des températures, qui lève les contraintes de croissance et régénération à haute altitude et rend disponible de nouveaux milieux au-delà de la limite des arbres ; et (ii) de changements de régime de précipitations, qui se traduit généralement par une réduction de la quantité d'eau disponible pendant la saison de végétation, mais avec des variations entre sites qui sont reflétées dans les simulations. Au-delà de la limite actuelle des arbres, le modèle projette une colonisation progressive par des espèces pionnières adaptées aux conditions climatiques, ici le mélèze, suivi par le pin cembro, qui sont ensuite remplacés par l'épicéa, espèce plus tolérante à l'ombre et plus compétitive. Les peuplements mélangés d'épicéa et de mélèze situés à l'ancienne limite des arbres sont quant-à-eux progressivement dominés par l'épicéa, puis colonisés par des espèces feuillues mieux adaptées aux nouvelles conditions climatiques (notamment sous les scénarios climatiques les plus sévères). Ces résultats sont cohérents avec d'autres études par simulations dans les Alpes (e.g., Elkin et al., 2013 ; Schwörer et al., 2014), qui projettent une évolution des forêts subalpines vers une composition correspondant aux forêts actuellement à l'étage montagnard. Ces simulations sont également cohérentes avec des observations effectuées sur deux de ces trois sites (Bosco/Gurin et Zermatt; Jöchner et al., 2017), où des mesures de croissance montrent une réponse positive du mélèze à l'augmentation des températures à la limite actuelle des arbres, mais une réponse négative à plus faible altitude, là où les autres espèces présentent une augmentation de croissance (épicéa à Bosco/Gurin, pin cembro à Zermatt).

Ces modifications apparaissent toutefois de manière très progressive. Si l'augmentation de la productivité est d'abord relativement mesurée et similaire entre les différents scénarios de changement climatique d'ici la fin du XXIème siècle (Figure 8-c), elle se renforce dans la dernière

partie de la simulation (Figure 8-d), pendant laquelle les différences entre scénarios climatiques deviennent apparents. Le même constat s'applique pour la modification de la composition, qui est d'abord modérée et relativement similaire entre scénario, pour devenir plus marquée et très différenciée dans le long terme. Ces résultats mettent en évidence l'importante inertie de la dynamique des peuplements, liée à la longueur du cycle de vie des arbres, qui mettent plusieurs centaines d'années à refléter des changements des conditions environnementales. Les projections des caractéristiques des peuplements à la fin du XXIème siècle reflètent donc encore la phase transitoire, tous les peuplements répondant de manière relativement similaire à la levée des contraintes de température à haute altitude, tandis que les projections de long terme (2300) reflètent la productivité et composition des peuplements à l'équilibre avec le nouveau climat.

Il est également intéressant de noter que les simulations sans changement climatique, qui représentent des simulations de long terme sous climat « actuel », montrent également une augmentation de la productivité et une remontée de la limite des arbres dans le temps, ce qui implique que la limite des arbres actuelle (Figure 8-b) n'est en fait pas à l'équilibre avec le climat, et ce malgré la période d'initialisation de 800 ans (Figure 8-a). Ceci peut s'expliquer par le fait que l'initialisation s'est faite avec les données climatiques pour la période 1800-1950, donc avant changement climatique, tandis que le climat de la période « actuelle » intègre une part de changement climatique déjà réalisé. Les peuplements simulés en 2010 ne sont donc pas à l'équilibre avec ces nouvelles conditions climatiques, et pourraient mettre un siècle à s'y adapter complètement. Ce délai est cohérent avec d'autres études par simulation (Bugmann et Pfister ; 2000) ou empiriques (Camarero et Gutiérrez, 2004 ; Gehrig-Fasel et al., 2007), bien qu'il soit dans ce cas difficile de différencier les effets individuels des différents facteurs (climatique, gestion – notamment l'abandon du pâturage) expliquant la remontée de la limite des arbres actuellement observée dans les montagnes européennes. Il est également possible que, malgré les précautions prises lors de la sélection des sites pour représenter la limite naturelle des arbres, sa position actuelle dans les trois sites de l'étude soit en partie influencée par l'activité humaine et ne soit donc pas à l'équilibre avec le climat, ce qui expliquerait en partie les écarts observés entre la limite simulée et la limite observée (cf. Figure 33, page 177).

Ce n'est donc pas tant le positionnement exact de la limite des arbres (actuelle et future) qu'il faut retenir de ces simulations, mais plutôt les changements projetés pour la structure et la composition des peuplements, et l'inertie associée à ces changements, qui ont le potentiel de fortement moduler les services fournis par les écosystèmes de montagne. Tandis que l'augmentation de la productivité et l'afforestation projetées à haute altitude peuvent être perçues comme bénéfiques pour la production de bois, la séquestration de carbone et la protection contre

les risques gravitationnels (érosion, chute de blocs, avalanche, glissement de terrain), la conversion de prairies alpines en forêt de conifères aura des conséquences négatives sur la biodiversité et la valeur paysagère et récréative de ces zones de haute montagne.

4. Conclusion – Perspectives

Dans ce chapitre, nous avons modélisé et analysé l'impact du changement climatique sur la productivité et la composition des forêts Européennes à différentes échelles (continentale, nationale/régionale, locale), avec un intérêt particulier pour les zones de montagne. Nous avons ainsi montré l'importance des **changements de productivité et de composition projetés le long de gradients de latitude et d'altitude**, en particulier pour les espèces sensibles à la sécheresse (ex. épicéa commun). Nous n'avons toutefois pas quantifié les niveaux de services écosystémiques rendus par ces forêts, ni tenu compte de la modification des régimes de perturbations naturelles (ex. tempêtes, insectes, pathogènes, feux) ou anthropiques (gestion forestière).

Combinées aux effets directs du climat, les perturbations naturelles sont susceptibles de générer des dégâts plus importants et plus fréquents, et donc de porter atteinte au stock et à la productivité des peuplements, à la production de bois et au stockage de carbone (Lindner et al., 2010; Milad et al., 2011), ce dernier service étant particulièrement affecté par l'intensité des perturbations (Colombo et al., 2012; Hynynen et al., 2005). De plus, les peuplements d'altitude étant particulièrement sensibles aux attaques de scolytes, des épidémies conséquentes pourraient limiter ou annuler les effets bénéfiques du changement climatique sur l'augmentation de la productivité des peuplements, la production de bois, le stockage de carbone et la protection contre les risques gravitationnels (Briner et al., 2013; Lindner et al., 2010; Nabuurs et al., 2002; Rasche et al., 2013; Seidl et al., 2011c). Dans le cadre de travaux menés à UBC pour le projet BioSAFE¹⁵, nous avons développé un outil d'aide à la décision (Lafond et al., 2020) simulant l'impact d'espèces invasives sur différents services écosystémiques fournis par les forêts de l'Ouest Canadien, sous différents scénarios climatiques (cf. Chapitre IV.1).

La modification des perturbations anthropiques (gestion forestière) en réponse à l'évolution des attentes socio-économiques vis-à-vis des forêts a la capacité de fortement moduler les effets du changement climatique sur ces écosystèmes et les services qu'ils rendent. Une étude intersectorielle à l'échelle Européenne a par exemple montré que l'augmentation ou la

¹⁵ Projet bioSAFE (<http://www.biosafegenomics.com>)

réduction de la demande en bois avait, via la modulation de l'intensité de gestion, un effet plus important que le climat sur la productivité des forêts (Schröter et al., 2005). L'évolution de la demande pour différents services écosystémiques (ex. nourriture, bois, biodiversité) et leur compétition en termes d'usage des sols renforce ainsi l'importance de considérer non seulement la réponse individuelle de différents secteurs (ex. agriculture, foresterie) aux changements globaux, mais également les interactions entre ces différents secteurs (Harrison et al., 2016). Ces interactions entre secteurs n'étaient pas encore modélisées dans l'analyse de sensibilité présentée dans ce chapitre (Figure 4 ; Fronzek et al., 2019), mais ont été par la suite implémentées au sein de la plateforme rIAM (Savin et al., 2017) développée dans le cadre du projet IMPRESSIONS et conçue comme une suite des travaux de Harrison et al. (2016). Au-delà de l'évolution de la demande en bois et de la compétition avec d'autres secteurs pour l'usage des sols, d'autres évolutions des attentes sociétales sont susceptibles de venir modifier la gestion des forêts, en particulier l'adaptation au changement climatique et la volonté d'assurer une gestion durable et multifonctionnelle des forêts. Dans ce chapitre, nous avons mis en évidence les opportunités offertes par la migration assistée d'espèces mieux adaptées aux futures conditions, dont potentiel d'adaptation au changement climatique et de modification des régimes de perturbations naturelles a été démontré dans des études par simulation dans différents contextes (Dymond et al., 2015, 2014 ; Huber et al. 2021 ; Jourdan et al., 2021 ; Temperli et al., 2012 ; Seidl et al., 2011b). Nous n'avons par contre pas modifié les autres leviers de gestion (ex. densité ou structure des peuplements) dans l'étude de Huber et al. (2021), et la gestion n'était pas simulée dans les autres études (Lafond et al., in prep-a ; Jöchner et al, in prep). Dans le Chapitre II, nous approfondirons la question de l'adaptation des forêts au changement climatique et discuterons des mesures de gestion visant à augmenter la résistance et la résilience des forêts. L'impact de la gestion sur les services écosystémiques, et les stratégies de gestion assurant la multifonctionnalité des forêts, seront quant-à-elles abordées dans le Chapitre III (p. 71).

Enfin, nous avons mis en évidence la grande **sensibilité des projections des impacts du changement climatique à certains facteurs climatiques** (températures, précipitations, couverture nuageuse/ensoleillement, manteau neigeux), **pédologiques** (réserve en eau et richesse du sol), et **écologiques** (hypothèses de modélisation de certains processus écologiques, réservoir d'espèces). Dans le Chapitre IV (p. 127), nous verrons comment **quantifier et propager l'effet de ces différentes sources d'incertitude** (climat, sol, structure et paramétrisation du modèle) sur les projections du modèle.

Chapitre II – Adaptation des forêts au changement climatique : quelle gestion pour demain ?

Les preuves d'impacts négatifs du changement climatique s'accumulent aux quatre coins du globe, qu'ils soient attribués à des effets directs (ex. sécheresse), indirects (ex. insectes) ou d'interaction du climat (ex. sécheresse favorisant les incendies ou attaques d'insectes) (Seidl et al., 2017). Le constat est clair : sécheresses, incendies, tempêtes et épidémies d'insectes augmentent en fréquence et intensité (Becknell et al., 2015 ; Beniston et al., 2007 ; Lindner et al., 2010 ; Milad et al., 2011 ; Seidl et al., 2017). En parallèle, on observe également des effets directs du climat sur la productivité (Charru et al., 2017 ; Pretzsch et al., 2014) et l'aire de distribution des espèces forestières (Iverson et McKenzie, 2013 ; Lindner et al., 2014 ; Milad et al., 2010). Ces changements impactent les écosystèmes forestiers et les services qu'ils rendent (Mina et al., 2017a ; Rasche, 2014 ; Snell et al., 2018), et nécessitent de mettre en place des mesures de gestion visant à en atténuer les effets négatifs, et à favoriser l'adaptation des forêts aux changements futurs (Kolstrom et al., 2011 ; Millar et al., 2007 ; Puettmann, 2011).

Dans ce chapitre, nous commencerons par synthétiser les principales options de gestion proposées pour favoriser la résistance et la résilience des forêts au changement climatique et aux perturbations naturelles qui y sont associées. Nous aborderons ensuite plusieurs exemples d'application de ces recommandations dans des contextes variés : (i) atténuation des impacts combinés d'épidémies d'insectes et du changement climatique dans les forêts de l'Ouest canadien ; (ii) dynamisation de la gestion dans les forêts hétérogènes de montagne des Alpes françaises.

1. Quelles options pour favoriser la résistance et la résilience des forêts ?

Face aux enjeux posés par le changement climatique et l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des perturbations naturelles, de nombreux auteurs recommandent de mettre en place des mesures de gestion visant à **augmenter la résistance et/ou la résilience des peuplements** (Jactel et al., 2009; Kolström et al., 2011 ; Messier et al., 2019; Millar et al., 2007; Park et al., 2014; Puettmann, 2011; Seidl et al., 2011b ; Spittlehouse et Stewart, 2003). Ces mesures consistent à modifier la composition et/ou la structure des peuplements (Tableau 1), avec pour principes communs que : (i) le remplacement d'espèces vulnérables par des espèces mieux adaptées aux futures conditions climatiques augmente la résistance des peuplements ; (ii) des peuplements plus diversifiés (diversité des espèces et des structures) répartissent les risques entre espèces et classes d'âge, limitent les risques de destruction totale du peuplement et sont donc plus résilients ; (iii) des peuplements moins denses réduisent la compétition pour les ressources (notamment la ressource en eau), favorisent la croissance et la vitalité des arbres, et favorisent ainsi la résistance aux perturbations naturelles.

La sélection d'**espèces mieux adaptées aux futures conditions et régimes de perturbations** est probablement la mesure d'adaptation au changement climatique la plus directe et tangible, que ces espèces fassent partie du réservoir local d'espèces ou soient introduites – **migration assistée** (Kolström et al., 2011; Legay et al., 2007; Messier et al., 2019; Millar et al., 2007; Park et al., 2014; Puettmann, 2011; Spiecker, 2003 ; Spittlehouse et Stewart, 2003 ; Williams et Kasten Dumroese, 2013). Il ne s'agit toutefois pas de convertir des forêts entières en monoculture d'essences xérophile, mais plutôt d'intégrer d'introduire – ou d'augmenter la part – de ces essences dans le paysage.

De plus, la substitution d'essences ou migration assistée est généralement recommandée de concert avec la **diversification des essences** à l'échelle du paysage mais aussi du peuplement (Kolström et al., 2011; Legay et al., 2007, 2008; Messier et al., 2019; Millar et al., 2007; Park et al., 2014; Puettmann, 2011; Spiecker, 2003 ; Spittlehouse et Stewart, 2003). La sensibilité aux perturbations naturelles (ex. sécheresse, insectes, vent, feux) étant variables selon les espèces, les peuplements diversifiés en termes de composition ont tendance à être plus résistants et plus résilients que les peuplements purs (Bauhus et al., 2017; Jactel et al., 2009). Plusieurs études démontrent ainsi la moindre vulnérabilité des peuplements mixtes aux épidémies d'insectes (Griess et Knoke, 2011; Jactel et Brouckhoff, 2007 ; Perot et al., 2013), à

la sécheresse (Pretzsch et al., 2013) et au vent (Griess et Knoke, 2011). Il apparaît toutefois que l'effet de la mixité des peuplements n'est pas toujours positif mais dépende en réalité de la composition (Jactel et Brockerhoff, 2007; Pretzsch et al., 2013) ou du type de forêt (Grossiord et al., 2014), les mécanismes sous-jacents étant encore mal compris (Bauhus et al., 2017). Plus généralement, les changements de composition des forêts et les relations diversité-productivité déterminent la réponse des forêts au changement climatique, avec une plus grande résilience des forêts diversifiées (Morin et al., 2018).

En plus de favoriser la diversité des essences, de nombreux auteurs recommandent de favoriser la **diversité des structures**, qui favorise elle aussi la résilience des peuplements (Cordonnier et al., 2008; O'Hara et al., 2007 ; Kolstrom et al., 2011; Spiecker, 2003). Plus généralement, l'hétérogénéité des peuplements, qui combine diversité des essences et des structures et est parfois associées à des types de gestion dit « proches de la nature » (« *close to nature* » ; Schütz, 1999) ou à l'approche de la gestion des forêts comme des « systèmes complexes » (Messier et al., 2019), est perçue par plusieurs auteurs comme gage de résilience aux perturbations naturelles (Millar et al., 2007; Puettmann, 2011).

Certains auteurs recommandent enfin de pratiquer une sylviculture plus « **dynamique** » en **raccourcissant les rotations/révolutions** (réduction du diamètre d'exploitabilité) et/ou en **diminuant le capital sur pied**, grâce à des **éclaircies plus intenses** (Courbaud et al., 2010 ; Kolstrom et al., 2011; Legay et al., 2007; Seidl et al., 2011c & d ; Spiecker, 2003 ; Spittlehouse et Stewart, 2003). Que ces pratiques de « dynamisation » de la sylviculture visent à « rattraper » la structure de peuplements trop vulnérables aux perturbations car trop denses et/ou trop âgés, ou bien à mettre en place un nouvel équilibre à plus faible capital sur pied, leur effet sur la structure et la composition est toutefois mal connu (Kolstrom et al., 2011). Parmi ces différents leviers de dynamisation, l'éclaircie est de loin la pratique la plus étudiée, de nombreuses études supportant son utilisation comme mesure d'adaptation au changement climatique (Moreau et al., 2022). De nombreuses études empiriques ont notamment mis en évidence un effet positif de l'éclaircie sur la résistance et la résilience à la sécheresse, qui augmente avec l'intensité de l'éclaircie, bien que cet effet varie selon l'essence, l'âge et la densité du peuplement (D'Amato et al., 2013; Gebhardt et al., 2014 ; Kohler et al., 2010; Martin-Benito et al., 2010 ; Sohn et al., 2012, 2013, 2016 ; Trouvé et al., 2017). L'éclaircie peut également réduire la vulnérabilité à d'autres perturbations biotiques et abiotiques (Jactel et al., 2009; Moreau et al, 2022). Eclaircir les arbres de petites dimensions permet de réduire le risque de feux en espaçant les arbres et réduisant la quantité de combustible, d'autant plus lorsque l'éclaircie est couplée avec du brûlage dirigé (Agee et Skinner, 2005; Jain et al., 2020; Piqué et Domènech, 2018). L'éclaircie est susceptible de réduire le risque de chablis

à long terme en améliorant la stabilité des arbres (Slodick et Novak, 2006; Wilson et Oliver, 2000), malgré un risque plus élevé à court terme suite à l'ouverture de la canopée et avant que les arbres restant ne réponde en développant leur système racinaire et leur houppier (Gardiner et al., 1997). Enfin, l'éclaircie stimule la croissance et la vigueur des arbres résiduels, ce qui réduit leur vulnérabilité aux attaques d'insectes et pathogènes (Gottschalk, 1995; Mitchell et al., 1983), bien que des effets opposés aient également été mis en évidence (Fettig et al., 2007; Jactel et al., 2009; Moreau et al., 2022). Au final, si de nombreuses études mettent en évidence les opportunités offertes par l'éclaircie pour la réduction de la vulnérabilité des forêts à de nombreuses perturbations naturelles (sécheresse, feux, tempêtes, insectes et pathogènes), l'effet de l'éclaircie diminue avec le temps et varie selon les contextes, ce qui en fait un bon outil d'adaptation au changement climatique sans que ce soit pour autant LA solution universellement applicable (Moreau et al., 2022).

Plus généralement, la vulnérabilité des forêts au changement climatique dépend en partie de leur capacité d'adaptation, qui doit être favorisée par des **mesures de gestion spécifiques et adaptées au contexte et aux enjeux locaux**. Dans la suite de ce Chapitre, nous explorerons **deux exemples d'application de ces mesures d'adaptation à deux contextes très différents** : (i) la dynamisation de la sylviculture dans les forêts hétérogènes de montagne des Alpes françaises ; (ii) l'éclaircie, la migration assistée et la diversification des essences comme options pour atténuer les impacts d'épidémies d'insectes et favoriser l'adaptation au changement climatique dans l'Ouest canadien (Colombie Britannique).

Mesures de gestion	Détails et justifications	Références		
Composition diversifiée et adaptée au nouveau climat	Favoriser les mélanges (résineux – feuillus) et la diversité des espèces	Vulnérabilité plus faible des peuplements mélangés: - À la sécheresse - Aux attaques d'insectes ... Grâce à la complémentarité des niches et aux Répartition des risques	DeClerck et al. (2006); Jactel et al. (2008); Jactel et Brockerhoff (2007); Jourdan et al. (2021) ; Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007); Perot et al. (2013) ; Rasche et al. (2013) ; Seidl et al. (2011b); Spiecker (2003) ; Spittlehouse et Stewart (2003) Legay et al. (2008); Morin et al., 2018 ; Paillet et Gosselin (2011) ; Perot et al. Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2008)	
	Favoriser les espèces adaptées	Remplacement des espèces sensibles (sécheresse) par des espèces plus tolérantes Via la migration assistée	Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007); Puettmann (2011); Rasche et al. (2013); Spiecker (2003); Temperli et al. (2012) ; Spittlehouse et Stewart (2003) Spittlehouse et Stewart (2003) ; Williams et Kasten Dumroese (2013)	
		Utiliser des provenances pré-adaptées, voire des plants améliorés	Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007); Millar et al. (2007) ; Spittlehouse et Stewart (2003)	
	Favoriser la diversité génétique	Favoriser la régénération naturelle, éventuellement enrichir par semis/plantation ; mixer les provenances	Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007) ; Spittlehouse et Stewart (2003)	
	Structure irrégulière	Favoriser la diversité des dimensions	Meilleure résilience, grâce à une régénération continue Conversion en futaie irrégulière Régénération naturelle par petites trouées (diversité des structures horizontale et spatiale)	Cordonnier et al. (2008); O'Hara et al. (2007) Hynynen et al. (2005); Temperli et al. (2012) Kolstrom et al. (2011) Cordonnier et al. (2008); O'Hara et al. (2007) Kolstrom et al. (2011); Spiecker (2003)
		Favoriser le maintien du couvert	Les structures irrégulières favorisent le maintien d'un couvert forestier continu	Kolstrom et al. (2011); von Gadow et al. (2002)
Sylviculture dynamique	Augmenter les prélèvements	Pour décapitaliser certains peuplements Pour répondre à l'augmentation de la productivité (constatée et future)	Courbaud et al. (2010); Kolstrom et al. (2011) Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007); Seidl et al. (2011b)	
	Travailler avec un capital sur pied plus faible	Pour diminuer les pertes lors d'évènements extrêmes (volumes concernés) Pour réduire la sensibilité aux perturbations liée aux peuplements denses ... et en particulier aux sécheresses, en diminuant la compétition pour l'eau	Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007); Seidl et al. (2011d) Kolstrom et al. (2011); Seidl et al. (2011b); Seidl et al. (2011d); Spiecker (2003) ; Spittlehouse et Stewart (2003) Breda et al. (1995); Courbaud et al. (2010); D'Amato et al. (2013); Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007); Rasche et al. (2013); Sohn et al. (2012, 2013, 2016)	
	Raccourcir les rotations (réduire l'âge et/ou le diamètre d'exploitabilité)	Pour réduire la sensibilité aux perturbations liée aux peuplements âgés Pour diminuer la durée d'exposition des arbres aux perturbations et réduire le risque Pour favoriser la transition vers un autre système, plus adapté	Courbaud et al. (2010); Führer (2000); Seidl et al. (2011b); Seidl et al. (2011d) Kolstrom et al. (2011); Puettmann (2011); Spiecker (2003); Thorsen et Helles (1998) Kolstrom et al. (2011) ; Spittlehouse et Stewart (2003)	

Tableau 1 Exemples de mesures de gestion favorisant l'adaptation des forêts au changement climatique (modifié d'après Lafond, 2014)

2. Dynamiser la sylviculture pour réduire la vulnérabilité des forêts : exemple des forêts hétérogènes des Alpes françaises ?

L'évolution du contexte et des enjeux de gestion des forêts révèle un intérêt croissant porté aux **forêts mixtes et irrégulières, jugées plus résilientes aux perturbations naturelles** (O'Hara et al., 2007; Cordonnier et al., 2008 ; cf. ci-dessus), plus multifonctionnelles (Führer, 2000; Schütz, 1999 ; cf. Chapitre III) et plus « naturelles » (« *close to nature* », « *back to nature* », « *nature-based* », « *continuous cover forestry* » etc. ; (Gamborg et Larsen, 2003; O'Hara et Gersonde, 2004 ; O'Hara et al., 2007)). Ce dernier point est toutefois sujet à débat, les forêts naturellement hétérogènes étant en fait plutôt rares, du moins en Europe, où elles se retrouvent principalement dans les zones de montagne (Schütz 2002) : (i) forêts mixtes de l'étage montagnard à sapin, hêtre et épicéa, mélange naturel induit par des différences entre traits de vie des espèces ; (ii) forêts irrégulières de l'étage subalpin, dont la structure irrégulière est maintenue à cause des perturbations fréquentes, qui ouvrent le couvert. Ces forêts sont également intéressantes car elles ont constitué un **modèle de référence pour la gestion**, et ont fourni le cadre conceptuel au développement des pratiques de sélection individuelle des tiges (« jardinage » ; en anglais « *selection system* », « *plenter system* » ou « *plentering* » ; en allemand, « *Plenterwald* »), appliquées en Europe Centrale depuis parfois près de 100 ans, et qui ont inspiré le développement de pratiques « proches de la nature » (Motta et al., 2011; Schütz, 1999; Schütz, 2002).

L'application du traitement en futaie irrégulière a toutefois mené à des résultats mitigés en Europe. Seuls 8% des forêts suisses sont réellement irrégulières, malgré une application systématique des pratiques de jardinage (Schütz, 1999). Un certain dogmatisme sylvicultural a poussé les gestionnaires à appliquer les mêmes pratiques dans tous les contextes, sans tenir compte de la dynamique du peuplement (O'Hara et Gersonde, 2004). De plus, l'application d'une gestion trop conservatrice a conduit à une surcapitalisation de nombreuses forêts européennes (Motta et Haudemand, 2000; O'Hara et al., 2007 ; O'Hara et Gersonde, 2004) : peuplements « vieillissants », caractérisés par un capital sur pied élevé, une forte densité de gros et très gros bois, une structure sujette à la « régularisation », une régénération faible, voire inexistante pour les espèces de lumière – et notamment l'épicéa (Diaci et Firm, 2011). À long terme, cette tendance pourrait avoir pour conséquence la perte de la structure irrégulière et une modification de la composition (favorisant les essences tolérantes à l'ombre) de ces peuplements, et donc leur homogénéisation. Cette gestion conservatrice est également responsable de l'augmentation des

dégâts liées aux perturbations en Europe, à cause de l'augmentation des volumes (et donc des dégâts potentiels) et d'une plus grande sensibilité aux perturbations des peuplements denses, âgés et peu diversifiés (O'Hara et Gersonde, 2004; Seidl et al., 2011d).

Face à ce constat, certains gestionnaires et scientifiques (Courbaud et al., 2010; Legay et al., 2007; Seidl et al., 2011b) recommandent de **pratiquer une sylviculture plus « dynamique »** afin de **décapitaliser ces peuplements, d'améliorer leur stabilité** et de **réduire leur vulnérabilité** aux perturbations naturelles (Tableau 1), ainsi que favoriser la **régénération**. Pour favoriser l'hétérogénéité des peuplements, certains auteurs recommandent de préférer les **prélèvements par trouées** aux prélèvements pied-à-pied (Gauquelin et Courbaud, 2006), afin de stimuler la régénération des espèces de lumière comme l'épicéa (Diaci et Firm, 2011; Grassi et al., 2004; Streit et al., 2009), d'augmenter la diversité des dimensions et la diversité de la structure spatiale, qui sont toutes deux importantes en forêts de montagne (Cordonnier et al., 2008; Motta et Haudemand, 2000; O'Hara, 2006). La réduction de la densité des peuplements, la stimulation de la régénération d'épicéa et le maintien à long terme de l'hétérogénéité du peuplement sont ainsi parmi les principaux enjeux de gestion de ces forêts hétérogènes de montagne.

Je me suis intéressée à ces questions de gestion des forêts hétérogènes de montagne dans le cadre de mes travaux de Doctorat à Irstea (INRAE) et à l'Université Grenoble-Alpes, réalisés dans le cadre des projets GEFORHET (programme Biodiversité et Gestion Forestière) et ARANGE (KBBE-FP7). J'ai utilisé le modèle individu-centré et spatialement explicite Samsara2 (Courbaud et al., 2015 ; cf. Chapitre IV) et un algorithme de sylviculture en futaie irrégulière (que j'ai codéveloppé avec Guillaume Lagarrigue et Benoît Courbaud ; Lafond et al., 2014) pour conduire des expérimentations par simulation analysant les effets de la dynamisation de la gestion et de l'agrégation spatiale des prélèvements sur l'hétérogénéité du peuplement et la production de bois.

Utilisant des données d'inventaire, nous avons reconstitué des peuplements de l'étage montagnard situés dans la forêt de Queige (Beaufortin, altitude moyenne 1400 m, exposition Nord). Ces peuplements présentent un mélange de sapin et épicéa relativement équilibré (Figure 9), sont relativement denses (37.6 m² pour le peuplement n°38 représenté ici) et présentent une structure irrégulière régularisée (ici dans les bois moyens), avec peu de régénération. Nous avons simulé la dynamique des peuplements (croissance, régénération et mortalité) pendant 150 ans sous différents scénarios sylvicoles variant : (i) l'agrégation spatiale des prélèvements, de prélèvements pied-à-pied (0 m²) à des trouées de 5000 m² ; (ii) l'intensité des prélèvements,

mesurée par le taux maximal de récolte des bois mûrs (arbres de diamètre supérieur au diamètre d'exploitabilité – ici 52.5 cm), variant de 33 à 100%. Nous avons ainsi défini trois expériences distinctes (Figure 10) : (1) variation de l'agrégation spatiale pour des prélèvements d'intensité « classique » (i.e., 33%) ; (2) variation de l'intensité de récolte pour des prélèvements pied-à-pied (0 m²) ; (3) variation de l'intensité de récolte pour des prélèvements par petites trouées (500 m²).

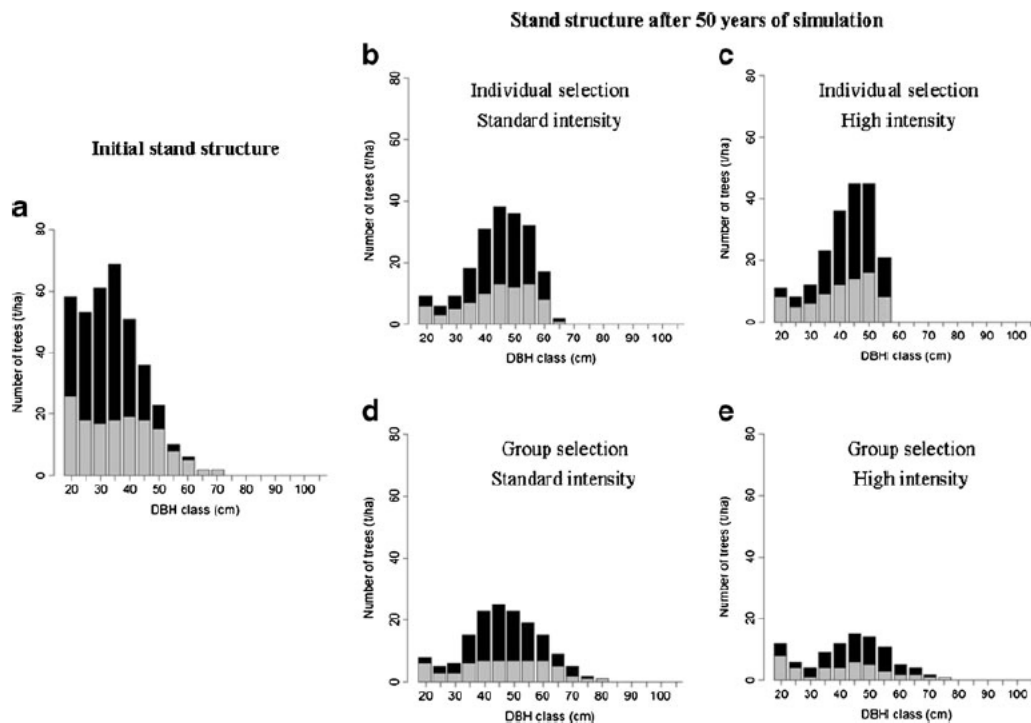


Figure 9 Distribution en diamètre initiale (a) et après 50 ans (b-e) sous différents scénarios sylvicoles. Résultats présentés pour le peuplement n°38 de la forêt de Queige, pour des scénarios combinant deux niveaux d'intensité de récolte (33% à gauche, 100% à droite) et d'agrégation spatiale des prélèvements (pied-à-pied en haut, trouées de 500 m² en bas). Le sapin pectiné est représenté en noir, l'épicéa commun en gris (Lafond et al., 2014).

Ces différents scénarios de gestion ont mené à des peuplements très différents en termes de structure (Figure 9), l'augmentation de l'intensité des prélèvements permettant de décapitaliser plus rapidement le peuplement (Figure 10-a,e,i), tandis que les prélèvements par trouée permettent de corriger plus rapidement la structure horizontale du peuplement, en le faisant converger vers une distribution en diamètre plus typique des futaies irrégulières (Figure 9-d,e).

Ces simulations ont ainsi mis en évidence un effet positif de l'agrégation spatiale des prélèvements sur la diversité en diamètre du peuplement, qui augmente avec la taille des trouées jusqu'à atteindre un plateau vers 500 m² (Figure 10-b), les valeurs d'indice de Gini plus élevées

traduisant une structure réellement irrégulière (Duduman, 2011). Ceci est dû au fait que les trouées distribuent la récolte dans toutes les catégories de diamètre, préservent (indirectement) les gros bois isolés (résultats non montrés), et stimulent l'installation de la régénération (Figure 10-c). La création de trouées n'a toutefois qu'un effet faiblement positif sur la régénération de l'épicéa dans ces simulations (résultats non montrés). Enfin, l'effet de l'agrégation spatiale des prélèvements sur la production de bois est faible en termes de volume récolté (Figure 10-d), avec un léger effet négatif, mais est plus net sur le type de produits, avec une forte augmentation de la diversité des diamètres des arbres récoltés, et donc une diminution de leur diamètre moyen (non montré).

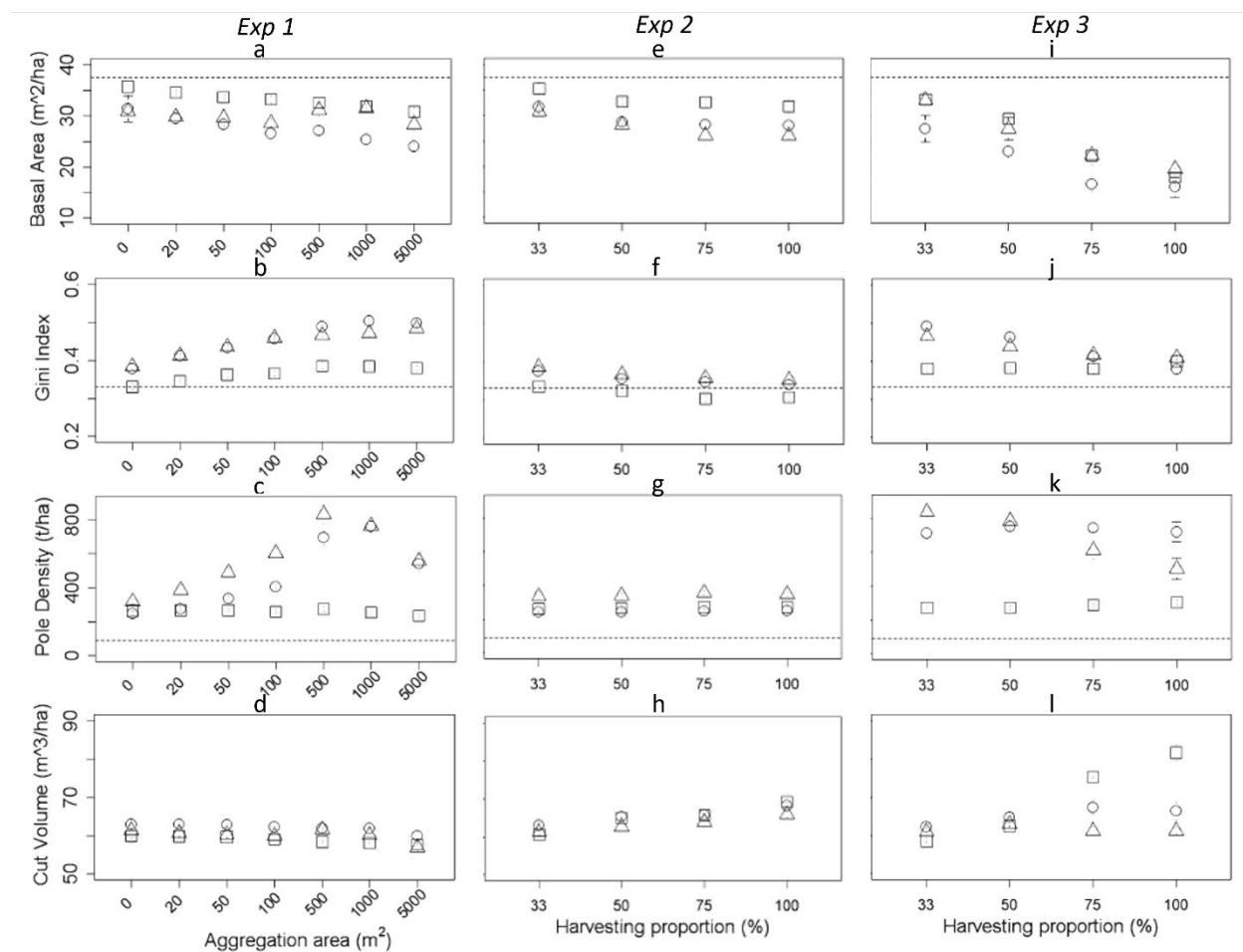


Figure 10 Expériences de simulation variant l'agrégation spatiale des prélèvements et l'intensité de récolte. Résultats présentés pour une sélection d'indicateurs de structure et de récolte, après 50 (carrés), 100 (cercles) et 150 ans (triangles) de simulation pour le peuplement irrégulier n°38. Les résultats d'expérience sur l'effet de l'agrégation spatiale des prélèvements (Exp 1, gauche) sont présentés pour une intensité (maximale) de récolte de 33%. Les résultats d'expérience sur l'intensité de récolte sont présentés pour des prélèvements pied-à-pied (Exp 2, milieu) et pour des prélèvements par trouées de 500 m² (Exp 3, droite). Modifié d'après Lafond et al. (2014).

L'intensification de la récolte, modélisée par l'augmentation de la proportion maximale de bois mûrs récoltés, se traduit par une réduction de la surface terrière (Figure 10 -e), de la proportion de gros bois (non montré), et de la diversité des diamètres (Figure 10-f). Les effets de cette augmentation des prélèvements sont fortement accentués lorsqu'ils sont couplés à une gestion par petites trouées (Exp. 3), avec notamment une très (trop) forte réduction de la densité du peuplement (Figure 10-i). L'intensification de la récolte a des résultats mitigés sur la régénération, avec une densité de perche plus élevée en cas de prélèvement par trouées (Figure 10-k) qu'en pied-à-pied (Figure 10-g), mais peu de différences entre niveaux d'intensité de récolte, si ce n'est un effet négatif à long terme de la combinaison entre trouées et intensité de récolte maximale (Figure 10-k). De même que pour l'expérience précédente, l'effet de l'intensification sur la régénération de l'épicéa (via la réduction du couvert) est relativement faible, le seul effet bénéfique étant temporaire et prédit après 100 ans de récolte intensive par trouée, c'est-à-dire lorsque la surface terrière du peuplement est minimale (non montré). L'intensification de la récolte s'accompagne d'une augmentation du volume de bois récolté, dont l'effet dans le temps dépend de l'agrégation spatiale des prélèvements : en pied-à-pied, cet effet positif est stable dans le temps (Figure 10-h), et permet de récolter les arbres au diamètre d'exploitabilité, avec un diamètre moyen des arbres coupés constant et proche de 50 cm (non montré) ; avec des prélèvements par trouées, le modèle projette une forte augmentation à court terme du volume de bois récolté, qui s'atténue dans le temps pour atteindre des niveaux semblables aux autres modalités (valeur moyenne calculée sur 150 ans).

Ces résultats sont cohérents avec ceux de l'étude par simulation de Rüger et al. (2007), dans laquelle l'augmentation de l'intensité de gestion permet d'augmenter la récolte de bois mais affecte la structure du peuplement, avec une élimination des très gros bois et un fort rajeunissement du peuplement. Contrairement à notre étude, Rüger et al. (2007) projettent également une modification de la composition du peuplement, avec un envahissement des espèces de lumière.

Dans la présente étude, le manque de sensibilité de la régénération de l'épicéa à l'ouverture du couvert, que ce soit via la création de trouées ou l'augmentation de l'intensité des prélèvements, est en partie imputable à la version du modèle de régénération de Samsara2 utilisée (cf. Lafond, 2014, pp. 234-238). Des travaux ultérieurs, s'appuyant sur une nouvelle version du modèle, projettent au contraire une régénération plus équilibrée en termes de mélange sapin-épicéa, et une nette réponse de l'épicéa à l'ouverture du couvert (Courbaud et al., 2015 ;

Lafond et al., 2015). Ceci pointe du doigt la forte sensibilité des prédictions du modèle à la structure et paramétrisation du modèle de régénération, ce qui a été confirmé par une analyse de sensibilité de Samsara2 (Courbaud et al., 2015).

Bien que le changement climatique et ses impacts ne soient pas directement simulés, le modèle Samsara2 n'étant pas sensible au climat (cf. Chapitre IV), cette étude a au moins le mérite de tester l'effet à long terme de deux mesures d'adaptation des forêts au changement climatique sur la structure, la composition, et donc la résilience de peuplement hétérogènes. En partant du postulat que la structure irrégulière de ces forêts est ce qui fait leur force, car les rendant plus résilientes aux perturbations naturelles, et que l'objectif est donc ici de maintenir ou augmenter la diversité structurale, on peut tirer plusieurs conclusions suivantes : (i) en stimulant l'installation de la régénération et en préservant indirectement les gros bois isolés, les petites **trouées augmentent la diversité horizontale du peuplement et favorisent ainsi sa résilience face aux perturbations** (Cordonnier et al., 2008) ; (ii) la **dynamisation de la sylviculture**, simulée via l'augmentation du taux de récolte des arbres matures, pose au contraire un **risque pour le maintien de la diversité structurale du peuplement**, et peut donc impacter sa résilience. Dans le Chapitre suivant, nous analyserons plus en détail les effets des différents leviers de gestion, et notamment les différents leviers d'intensification (taux de récolte, taux d'éclaircie, diamètre d'exploitabilité) sur la structure du peuplement et les indicateurs de services écosystémiques.

3. Epidémies d'insectes et changement climatique dans l'Ouest canadien : impacts et options de gestion

Dans les montagnes rocheuses de l'ouest américain, l'augmentation des températures a modifié le cycle de vie du dendroctone du pin ponderosa (*Dendroctonus ponderosae*), qui est ainsi passé d'un cycle bisannuel à un cycle annuel. Cette évolution a engendré une augmentation drastique de la taille des populations qui, couplée à une large abondance d'hôtes (*Pinus contorta*, *Pinus ponderosa*), a provoqué une **épidémie d'une ampleur sans précédent** entre 2002 et 2012, infectant 18,3 millions d'hectares (ha) de forêt en Colombie britannique (soit 20% de la surface de la province) et décimant plus de 700 millions de m³ de pin (soit la moitié du volume marchand sur pieds) (Walton, 2013). Cette épidémie a également fait passer ces forêts de puits à source de carbone, relâchant une quantité massive de carbone dans l'atmosphère – 270 mégatonnes pour la période 2000-2020 d'après Kurz et al. (2008). Malgré d'importantes coupes sanitaires visant à récolter les arbres morts ou dépérissant, une importante partie du stock sur pied a été perdu ou a brûlé dans la décennie suivante, lors des incendies qui ont massivement impacté la province (Dhar et al., 2016). En plus des effets immédiats de perte de stock sur pied et de baisse de la valeur marchande des coupes sanitaires, le déséquilibre des classes d'âge induit par la mortalité ciblée des arbres matures aura un impact à long terme sur l'approvisionnement en bois dans la province. On s'attend ainsi à une réduction importante de la possibilité forestière (volumes autorisés à la récolte), avec une baisse de 32% dans les prochaines cinq décennies, et un impact économique qui s'élève à plusieurs dizaines de milliards de dollars canadiens (Corbett et al., 2016). Les perspectives d'avenir de la filière bois dans la province ne sont ainsi guère réjouissantes, d'autant qu'on s'attend à une augmentation de la fréquence et de l'intensité des incendies, ainsi qu'une remontée dans le nord de plusieurs insectes ravageurs (Haughian et al., 2012). De plus, la modification du climat fait que certaines essences forestières ne seront bientôt plus en station, leur habitat climatique remontant vers le Nord (Wang et al., 2012) trop rapidement pour que leur capacité de migration naturelle ne leur permette de suivre, et pourrait nécessiter l'intervention humaine via la migration assistée (Aitken et al., 2008).

Plusieurs options de gestion sont considérées en Colombie Britannique pour **atténuer les effets négatifs du changement climatique et des épidémies d'insectes**, parmi lesquelles **l'éclaircie**, la **diversification des essences** et la **migration assistée** (Spittlehouse et Stewart, 2003). Les éclaircies commerciales sont notamment envisagées comme solution pour limiter les

conséquences des épidémies de dendroctone du pin, en permettant d'extraire du volume de peuplements non matures pour satisfaire à la demande en bois et soutenir l'économie locale (Griess et al., 2019 ; Lafond et al. *In rev.*). Ces éclaircies, pourtant communes en Europe, ne sont en effet pas pratique courante en Colombie Britannique, où le type de propriété (95% de forêts publiques) et le système de permis d'exploitation, avec plus de la moitié des surfaces gérées avec un système d'attribution de coupe par volume dans une zone donnée (Haley et Nelson, 2007), défavorisent les investissements par les compagnies forestières (Zhang et Pearse, 1996). De plus, deux mesures d'adaptation favorisant la résistance et la résilience des peuplements au changement climatique sont également considérées : la migration assistée et la diversification des essences (Dymond et al., 2015, 2014; Hof et al., 2017).

Dans une étude par simulation réalisée dans le cadre du projet *Thinning* pour un site pilote dans le centre de la Colombie Britannique (*Copper Pine Creek*, localisée dans le *Bulkley Timber Supply Area*), nous avons évalué les opportunités offertes par l'application combinée de l'éclaircie commerciale et de nouveaux régimes de plantation afin de tester : (i) le potentiel atténuateur des éclaircies sur la diminution de l'approvisionnement en bois dans le court et moyen terme (lié au déséquilibre des classes d'âge faisant suite à l'épidémie de dendroctone du pin) ; (ii) le potentiel adaptatif de composition alternatives lors de la régénération (par plantation) des peuplements après coupe rase. A cette fin, nous avons comparé trois scénarios : (a) composition standard, qui suit les recommandations officielles de composition par zone écologique ; (b) enrichissement en Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), essence candidate à la migration assistée dans de nombreuses zones écologiques du site d'étude (scénario DF) ; (c) diversification, avec ajout de 2-5 essences selon la zone écologique (scénario DIV).

Aucun des modèles disponibles n'étant capable de simuler tous les aspects de cette étude de manière satisfaisante (Penner, 2020), nous avons combinés différents modèles spécialisés dans un **cadre méthodologique de type boîte à outil** (Figure 23) : (i) VDYP et TIPSYS, deux modèles de croissance classiquement utilisés en Colombie Britannique pour produire les courbes de croissances utilisées dans les analyses d'approvisionnement en bois (qui servent de support aux plans de gestion pour les différents bassins d'approvisionnement) (Penner, 2020) ; (ii) le modèle TASS II pour simuler les effets de l'éclaircie sur ces courbes de croissance ; (iii) le modèle LANDIS-II (Scheller and Mladenoff, 2004; Scheller et al., 2007) pour simuler les effets du changement climatique et les différents scénarios de régénération ; (iv) Patchworks™ (Spatial Planning Systems, 2020), un modèle d'optimisation et de planification de récolte, pour intégrer ces différentes courbes de croissance, modéliser les différentes options de gestion, et projeter leur effets sur l'approvisionnement en bois (cf. Chapitre IV.1).

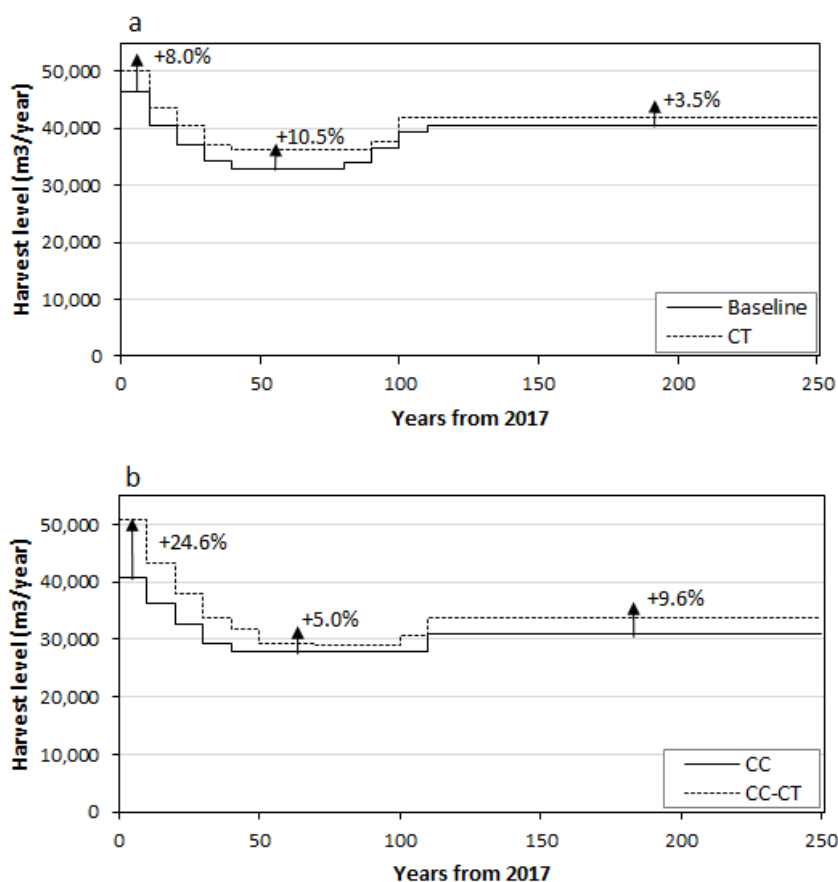


Figure 11 Approvisionnement en bois sous différents scénarios de gestion (« baseline », éclaircie commerciale -CT) sous deux scénarios climatiques : (a) climat actuel et (b) changement climatique (CC).

Les résultats de simulation mettent en évidence un effet atténuateur de l'éclaircie sur la diminution de l'approvisionnement en bois, bien que cela ne soit pas suffisant pour combler le déficit anticipé à moyen terme (Figure 11-a), qui est lié au déséquilibre des classes d'âge provoqué par l'épidémie de dendroctone du pin. Cet effet atténuateur semble plus marqué sous le scénario de changement climatique (Figure 11-b), les éclaircies permettant également d'extraire du volume de bois dans des peuplements à risque de dépérissement dans le futur. Le modèle d'optimisation travaillant sur la trajectoire complète de 250 ans, il « voit » alors l'éclaircie comme une opportunité de récolter du volume dans le court terme plutôt que d'en perdre dans le long terme.

Cet effet bénéfique de l'éclaircie n'est toutefois pas suffisant pour limiter les effets négatifs du changement climatique dans le long terme, la solution résidant ici du côté de la modification de la composition (Figure 12-a). Les simulations montrent ainsi l'effet positif de la migration

assistée et de la diversification sur l’approvisionnement en bois, qui permettent de compenser les effets négatifs du changement climatique (DF – migration assistée), voire même de dépasser les niveaux de récolte sous climat de référence (DIV – diversification). Couplées à l’éclaircie commerciale (Figure 12-b), ces options permettent ainsi d’atténuer les impacts combinés de l’épidémie de dendroctone du pin et du changement climatique.

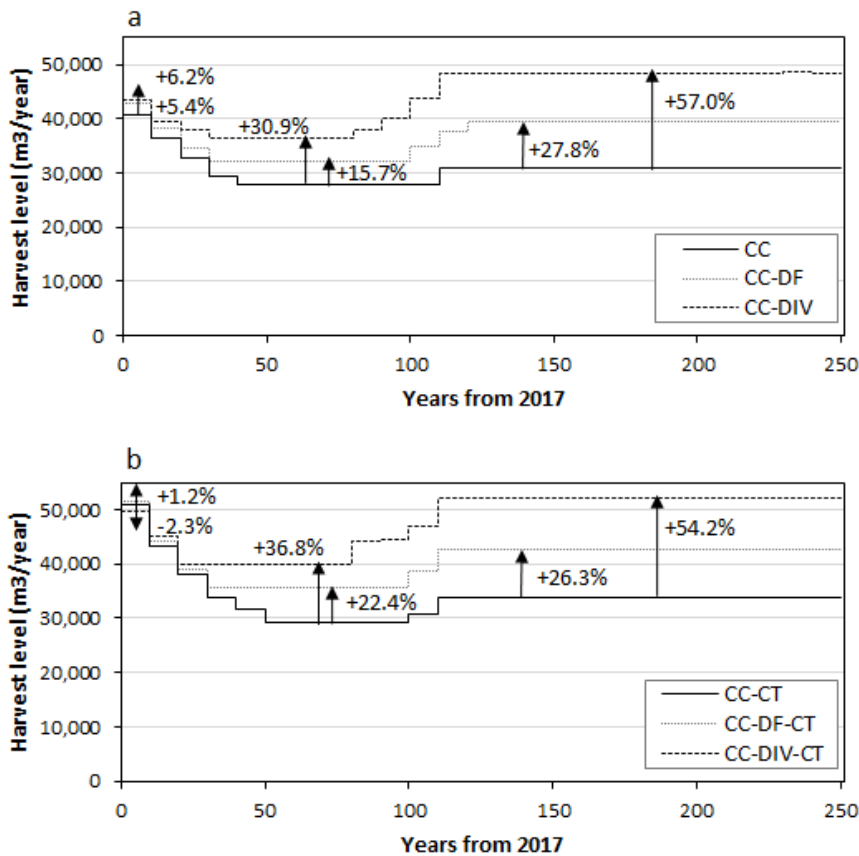


Figure 12 Approvisionnement en bois sous changement climatique (CC) pour trois régimes de plantation (standard, enrichissement en douglas – DF, diversification – DIV) sans (a) ou avec (b) éclaircie commerciale (CT).

Ces résultats sont généralement cohérents avec d'autres études par simulation qui montrent l'effet bénéfique de l'utilisation de mélanges d'essences incluant des espèces mieux adaptées aux futures conditions climatiques (Huber et al., 2021 ; Jourdan et al., 2021 ; Temperli et al., 2012 ; Seidl et al., 2011b), et plus spécifiquement l'opportunité d'utiliser le Douglas comme espèces de substitution à l'épicéa (ex. dans la Forêt Noire (Temperli et al., 2012)). Plus généralement, il est recommandé de combiner les effets positifs de la migration assistée et de la diversification des essences pour favoriser la résistance et la résilience des peuplements (Kolström et al., 2011; Messier et al., 2019; Millar et al., 2007; Park et al., 2014; Spiecker, 2003).

D'autres espèces adaptées aux conditions plus chaudes et plus sèches pourraient également être candidates à la migration assistée dans ce cas d'étude, comme le pin tordu (*Pinus contorta*) ou le pin ponderosa (*Pinus ponderosa*), mais le fait que ces espèces soient parmi les hôtes préférés du dendroctone du pin en ferait des choix peu judicieux. Les régimes de plantation proposés dans cette étude auraient donc l'avantage, en plus de favoriser l'adaptation des forêts au changement climatique, de réduire la dominance d'espèces hôtes dans le paysage et donc de potentiellement réduire le risque de futures épidémies (Dymond et al., 2015, 2014). Notons que la majorité des peuplements de l'intérieur de la Colombie Britannique sont aujourd'hui régénérés avec du pin tordu pour des raisons économiques (essence facile à régénérer et économiquement désirable), et ce malgré les risques de nouvelle épidémie.

Il faut toutefois de souligner que le fort effet positif simulé par le modèle pour les scénarios de composition alternative confond les effets d'adaptation au changement climatique et de gain de productivité lié à la diversification des essences. Le premier effet, qui est recherché ici, est lié au fait que les nouvelles essences (ajoutées à celles de référence pour chaque site) sont mieux adaptées aux nouvelles conditions climatiques et évitent ou compensent, à l'échelle du peuplement, les pertes de croissance ou dépérissements simulés pour certaines essences désormais maladaptées. L'autre effet, qui est intéressant mais n'est pas l'objectif ici, s'explique par le fait que la diversité des essences a un effet positif sur la productivité des peuplements. Différentes études soutiennent cette hypothèse d'un lien entre diversité et productivité (Morin et al., 2011; Zhang et al., 2012; Liang et al., 2016), mais l'amplitude de l'effet positif simulé par le modèle pour le scénario de diversification invite à interpréter ces résultats avec précaution. Bien que cohérents avec les résultats des simulations originales réalisées avec LANDIS-II (Hof et al., 2017) pour ce site d'étude, ces résultats questionnent sur la manière dont le modèle simule les effets de voisinage, complexes par nature et déterminant pour moduler la compétition entre espèces et les effets sur la productivité totale du peuplement (Fichtner et al., 2018).

Notons également que l'éclaircie est ici utilisée uniquement comme un moyen d'extraire du bois dans des peuplements avant leur maturité, et ne modélise pas les autres effets bénéfiques de l'éclaircie sur la croissance (Ashton et Kelty, 2018; Bose et al., 2018) ou sur la résistance et la résilience des peuplements au changement climatique et aux perturbations naturelles associées (Agee et Skinner, 2005 ; D'Amato et al., 2013; Jactel et al., 2009 ; Kohler et al., 2010; Moreau et al., 2022 ; Sohn et al., 2016). Dans ces simulations, les éclaircies sont en effet implémentées trop tardivement dans le développement du peuplement pour espérer une réponse significative de la croissance des arbres résiduels (Bose et al., 2018). De plus, il est intéressant de noter que l'effet de l'éclaircie sur la croissance à l'échelle du peuplement, à savoir l'existence (ou l'absence) d'un effet positif sur l'accroissement à l'échelle du peuplement qui permet de compenser en partie la perte de volume, est incertain. On comprend dès lors que le choix de modéliser une augmentation de la productivité des peuplements après éclaircie (ex. +10% dans modèle EFISCEN ; Nabuurs et al., 2000) a des conséquences importantes sur les résultats de simulation. Nous reviendrons sur ce débat dans le Chapitre V (p. 137).

Modéliser les effets de l'éclaircie sur la résilience et la résistance des peuplements au changement climatique et aux perturbations naturelles impliquerait de modéliser ces différents processus écologiques de manière intégrée. *A minima*, cela nécessiterait de modifier les courbes de croissance afin de tenir compte de l'augmentation de la résistance des peuplement éclaircis à la sécheresse, et de diminuer la fréquence et l'intensité des perturbations naturelles futures (qui ne sont pas simulées dans cette étude). Une meilleure option serait de modéliser ces différents processus de manière explicite, avec un modèle capable de modéliser la réponse des peuplements aux changements de conditions de croissance induites par le changement climatique, la sylviculture et les perturbations naturelles. Les efforts de recherche futurs devraient ainsi se concentrer sur l'amélioration de la compréhension et de la modélisation des effets combinés de la sylviculture, du changement climatique et des perturbations naturelles sur la dynamique des peuplements. Les jeux de données permettant de soutenir cet effort de recherche sont toutefois limités, et il existe un réel besoin de mettre en place de nouvelles expérimentations terrain permettant d'analyser les effets combinés de ces différents facteurs (Becknell et al., 2015; Moreau et al., 2022; Seidl et al., 2017).

4. Conclusion – Perspectives

Dans ce chapitre, nous avons passé en revue et testé, dans le cadre d'expériences par simulation, plusieurs **mesures de gestion considérées dans le cadre de l'adaptation des forêts au changement climatique**. Nous avons notamment vu que, si les peuplements hétérogènes sont généralement jugés favorables à l'adaptation au changement climatique grâce à leur plus grande résilience aux perturbations naturelles (O'Hara et al., 2007; Cordonnier et al., 2008), leur gestion passée trop conservatrice en Europe a mis à mal ce potentiel d'adaptation (O'Hara et al., 2007; O'Hara et Gersonde, 2004), qui doit être rétabli via des mesures de gestion adaptées (Courbaud et al., 2010; Legay et al., 2007; Seidl et al., 2011b). A cette fin, les **prélèvements par petites trouées** présentent de nombreux avantages, avec un effet positif sur la régénération et la diversité structurale des peuplements hétérogènes de montagne (Lafond et al., 2014). La **dynamisation de la gestion**, envisagée comme moyen de décapitaliser les peuplements trop denses, de stimuler leur régénération et de réduire leur vulnérabilité, présente au contraire un risque pour le maintien de la diversité structurale de ces peuplements, et donc leur résilience. Nous avons également discuté des opportunités offertes par la **migration assistée**, via l'introduction d'essences mieux adaptées aux futures conditions climatiques, ainsi que par la diversification des essences. Plus résistants et résilients aux perturbations naturelles (DeClerck et al., 2006; Jactel et al., 2008; Jactel et Brockerhoff, 2007; Perot et al., 2013; Rasche et al., 2013; Seidl et al., 2011b), et possiblement plus productifs (Jourdan et al., 2021; Morin et al., 2018), les peuplements mélangés présentent de nombreux avantages justifiant l'intérêt qui leur est porté (Kolström et al., 2011; Legay et al., 2007, 2008; Messier et al., 2019; Millar et al., 2007; Park et al., 2014; Puettmann, 2011; Spiecker, 2003).

Ces différentes **mesures ont toutefois un coût**, qui ne sera pas nécessairement compensé par la réduction des impacts des perturbations naturelles, notamment en cas d'évènements extrêmes, ou par d'éventuels gains de productivité (Kolstrom et al., 2011) : coûts liés au suivi des peuplements, coûts de développement pour l'amélioration du matériel (y compris végétal), des pratiques, des infrastructures, mais également sacrifice d'exploitabilité ou perte de productivité dans certains cas. La mise en place de mesures d'adaptation au changement climatique dépend donc de nombreux facteurs (Lindner et al., 2010) : importance de la filière économique associée à la production de bois, disponibilité et qualification de la force de travail, type de propriété, accessibilité et difficultés techniques liées à l'exploitation – notamment en montagne. Malgré les opportunités offertes par l'éclaircie commerciale pour l'atténuation des impacts des épidémies d'insectes dans l'Ouest canadien, les barrières à l'implémentation de

l'éclaircie sont nombreuses en Colombie Britannique : topographie et éloignement rendant l'accès difficile, coût de construction et de maintien des routes, manque d'équipement et de compétences, type de propriété et de contrats d'approvisionnement défavorisant les investissements sylvicoles de la part des compagnies forestières (Zhang et Pearse, 1996). Une infrastructure préexistante est en effet une condition préalable à des interventions sylvicoles plus fréquentes telles que l'éclaircie (Kolström et al., 2011). A cela s'ajoute le besoin d'incitations économiques à produire des arbres de différentes dimensions (Ashton et Kelty, 2018 ; Pitt et al., 2013), ce qui n'est pour l'instant que rarement le cas en Colombie Britannique. La capacité d'adaptation des écosystèmes forestiers s'avère donc assez inégale, y compris au sein de l'Europe, avec un gradient nord-sud lié aux fortes contraintes climatiques et à la moindre importance de la fonction de production de bois en zone méditerranéenne (Lindner et al., 2010). Enfin, il existe de nombreuses **contraintes liées à l'acceptation sociale des mesures d'adaptation**, qui est notamment problématique dans le cadre de la migration assistée. Tandis que la migration d'espèces sur de courtes distances est généralement bien acceptée, la migration sur de longues distances, relevant parfois de l'introduction d'espèces exotiques, rencontre une plus grande opposition (Peterson St-Laurent et al., 2018a). Plus généralement, l'acceptation de nouvelles mesures de gestion passe par le **transfert d'information**, qui favorise l'acquisition de connaissances par le public et la création d'une relation de confiance avec les scientifiques, gestionnaires et public (Findlater et al., 2020; Hajjar et al., 2014; Moshofsky et al., 2019; Peterson St-Laurent et al., 2019, 2018b).

J'envisage dans le futur m'intéresser aux **barrières économiques et sociales** à l'implémentation des mesures d'adaptation au changement climatique, et d'aborder notamment ces questions dans le cadre d'approches de **gestion adaptative** supportées par des **modèles utilisés comme outils d'aide à la décision** (Cordonnier et Gosselin 2009; Marcot et al., 2012; Westgate et al., 2013). Je pense ainsi mettre en place des projets pilotes fondés sur la gestion participative, en collaboration avec des gestionnaires forestiers et membres du public (ex. forêts communales).

Chapitre III – Gestion multifonctionnelle des forêts : comprendre les compromis et synergies entre services écosystémiques pour mieux guider la gestion

Nous avons mentionné, en introduction, que la gestion forestière subit un réel **changement de paradigme** depuis quelques décennies (Baskent et al., 2008; Guariguata et al., 2012; Lexer et Brooks, 2005; Marcot et al., 2012; Peng, 2000), transitionnant d'une gestion centrée sur la production de bois – les autres fonctions forestières étant assurées de manière indirecte, à une gestion cherchant à assurer la multifonctionnalité des forêts (Führer, 2000; Schütz, 1999). Nous avons également mentionné les difficultés inhérentes à cette recherche de multifonctionnalité, à savoir que les différents objectifs ne sont pas tous facilement conciliables, et qu'il existe de fait des **compromis entre fonctions ou services**. Ainsi, les mesures considérées comme « optimales » dépendent fortement des objectifs de gestion définis en amont, et donc des services ou fonctions considérés. Dans ce chapitre, nous discuterons d'abord de l'effet de la gestion sur les différents services ou fonctions des forêts, puis nous aborderons la question de la préservation de la biodiversité à l'échelle du paysage et du peuplement, avant de nous pencher sur le cas spécifique des forêts hétérogènes.

1. Effets de la gestion sur les services ou fonctions

De nombreuses études par simulation se sont attachées à **comparer l'effet de différentes stratégies de gestion sur une gamme de services écosystémiques**. Ces études consistent généralement à comparer des scénarios très tranchés (absence de gestion vs gestion en futaie régulière et/ou irrégulière), représentant souvent un gradient d'intensité de gestion (Duncker et al., 2012; Mina et al., 2017a ; Rasche et al., 2013; Rüger et al., 2007; Schwenk et al., 2012; Seidl et al., 2007b; Temperli et al., 2012), tandis que les études reposant sur des variations fines des pratiques de gestion sont plus rares (Bradford et D'Amato, 2012; D'Amato et al., 2011; Rüger et al., 2007). Certaines études prennent une approche paysage et combinent différents types de gestion pour optimiser certains services (Baskent et Keleş, 2009; Buongiorno et al., 2012 ;

Paradis et al., in prep) ou comparer des stratégies basées sur différents niveaux de priorités entre services (Baskent et al., 2008; Schwenk et al., 2012 ; Spies et al., *in prep*).

L'analyse des effets de ces scénarios de gestion sur différents indicateurs de services révèle plusieurs situations de compromis entre services, en particulier entre : (i) production de bois et biodiversité (Duncker et al., 2012; Hynynen et al., 2005; Mina et al., 2017a ; Seidl et al., 2007b) ou hétérogénéité / « naturalité » du peuplement (Boscolo et Vincent, 2003; Rüger et al., 2007) ; (ii) production de bois et stockage de carbone (Baskent et Keleş, 2009; Baskent et al., 2008; Buongiorno et al., 2012; Hynynen et al., 2005; Mina et al., 2017a ; Rasche et al., 2013; Rüger et al., 2007 ; Schwenk et al., 2012; Seidl et al., 2007b) ; (iii) hétérogénéité (ou « naturalité ») du peuplement et stockage de carbone (Bradford et D'Amato, 2012; Colombo et al., 2012; D'Amato et al., 2011) ; (iv) production de bois et oxygène (Baskent et al., 2008) ; ou (v) encore stockage de carbone et ressource en eau (Baskent et Keleş, 2009).

Certaines études mettent également en évidence l'existence de synergies entre services, par exemple entre : (i) stockage de carbone et protection contre les risques gravitationnels et la biodiversité (Mina et al., 2017a) ; (ii) stockage de carbone et production d'oxygène (Baskent et al., 2008) ; (iii) production de bois et ressource en eau (Baskent et Keleş, 2009) ; (iv) production de bois et biodiversité (Schwenk et al., 2012 ; Temperli et al., 2012) – même si ces cas de synergies sont minoritaires par rapport aux cas de compromis entre ces services (cf. ci-dessous).

La comparaison de ces études met ainsi en évidence la **diversité et la complexité de la réponse des différents services à la gestion forestière**. Si l'effet sur la production de bois est généralement admis comme étant positif (Boscolo et Vincent, 2003; Hynynen et al., 2005; Mina et al., 2017a ; Temperli et al., 2012), son effet sur le stockage de carbone varie en fonction des éléments pris en compte. La plupart des études analysées ici ne considèrent que le stockage de carbone sur pied dans le peuplement, qui est maximal dans les forêts non gérées (Bradford et D'Amato, 2012; Colombo et al., 2012; Duncker et al., 2012; Hynynen et al., 2005; Lasch et al., 2005; Mina et al., 2017a ; Schwenk et al., 2012; Seidl et al., 2007b), et répond négativement à l'intensité des perturbations naturelles ou anthropiques (Colombo et al., 2012; Hynynen et al., 2005 ; Mina et al., 2017a). D'autres études considèrent au contraire que le potentiel de stockage de carbone sur pied est limité, le système étant rapidement saturé à cause du vieillissement du peuplement (Bradford et D'Amato, 2012; Colombo et al., 2012). La gestion permet dès lors d'entretenir ce potentiel de séquestration du carbone (Bradford et D'Amato, 2012), grâce à une stimulation de l'accroissement de biomasse (Colombo et al., 2012; Rasche et al., 2013). De plus, les études prenant en compte le stockage de carbone dans les produits bois indiquent que, dans

le long terme, les scénarios gérés permettent d'égalier ou de dépasser les stocks de carbone atteint par les scénarios sans gestion (Colombo et al., 2012; Rasche et al., 2013), avec un effet positif de l'intensité de gestion (Duncker et al., 2012; Rasche et al., 2013; Seidl et al., 2007b).

En ce qui concerne la préservation de la biodiversité, certaines expérimentations par simulation arrivent à la conclusion que la biodiversité est maximisée par l'absence de gestion, c'est-à-dire par une conservation stricte des forêts (Duncker et al., 2012; Hynynen et al., 2005; Mina et al., 2017a ; Seidl et al., 2007b). **La réponse de la biodiversité à la gestion dépend toutefois des taxons et indicateurs considérés dans ces études :** (i) effet négatif pour les études simulant l'effet de la gestion sur les attributs indirects de biodiversité, tels que les gros bois et le bois mort (Duncker et al., 2012; Mina et al., 2017a ; Temperli et al., 2012 ; Seidl et al., 2007b) ; (ii) effet négatif pour les études simulant directement l'effet sur la diversité d'organismes saproxyliques (Hynynen et al., 2015) ; (iii) effet positif pour les études simulant la réponse d'espèces favorisées par l'ouverture du couvert forestier (Temperli et al., 2012 ; Schwenk et al., 2012). Dans l'étude de Temperli et al. (2012), l'intensité de gestion a un effet positif sur la diversité de la composition du peuplement (utilisé ici comme indicateur de biodiversité), grâce à un enrichissement en espèces lié à l'apport de lumière par la gestion. Schwenk et al. (2012), quant-à-eux, prédisent un effet positif de l'intensité de gestion sur la richesse spécifique aviaire totale, l'effet bénéfique sur les espèces de milieux ouverts étant plus important que l'effet négatif sur les espèces forestières. Il est d'ailleurs intéressant de noter que, dans leur étude, la biodiversité est maximale sous régime de coupes à blanc et minimale dans les scénarios sans gestion, la gestion en futaie irrégulière se situant entre les deux. On comprend dès lors que **le choix des indicateurs de biodiversité considérés dans les études comparant différents scénarios de gestion est loin d'être anodin** (Tableau 2).

Attribut	Indicateur	Relation avec la biodiversité	Références ayant établi la relation
Composition	Taux de mélange	Les feuillus portent plus de micro-habitats que les résineux	Larrieu et Cabanettes (2012); Larrieu et al. (2013b); Vuidot et al. (2011)
		Les feuillus sont favorables à certains taxons, en particulier les oiseaux	Barbaro et al. (2007); Moning et Müller (2008)
Diversité structurale	Diversité des tailles	Effet positif via la diversité de niches	Buongiorno et al. (2012); Ishii et al. (2004); Moning et Müller (2008); Ulyshen (2011)
	Stratification verticale	Effet positif via la diversité de niches	Ishii et al. (2004); Moning et Müller (2008); North et al. (1999); Ulyshen (2011)
	Hétérogénéité spatiale	Effet positif via la diversité de niches	Moning et Müller (2008)
(Dendro-) Micro-habitats (MH)	Densité totale	Effet positif sur le nombre d'espèces rares (coléoptères saproxyliques)	Winter et Möller (2008)
	Diversité	Effet positif sur certains taxons (oiseaux, chauve-souris)	Regnery et al. (2013a)
	Densité d'arbres à cavités	Effet positif sur plusieurs taxons : - Oiseaux - Chauve-souris - Coléoptères saproxyliques	Butler et al. (2004); North et al. (1999); Regnery et al. (2013a); (Schreiber et deCalesta 1992), Regnery et al. (2013a) Bouget et al. (2014)
Bois mort	Volume total	Effet positif de la quantité de ressource disponible sur le nombre et la diversité des organismes saproxyliques	Bouget et Gosselin (2012); Brin et al. (2009); Lassauce et al. (2011); Martikainen et al. (2000); Müller et Butler (2010); Similä et al.
	Diversité	La diversité de la ressource est également (voire plus) importante	Bouget et Gosselin (2012); Bouget et al. (2014); Bouget et al. (2013); Brin et al. (2009); Similä et al.
	Densité d'arbres morts debout	Les arbres morts (en particulier debout) portent plus de MH que les arbres vivants ; Importants pour certains types de micro-habitats (ex. cavités)	Fan et al. (2003); Michel et Winter (2009); Regnery et al. (2013b); Vuidot et al. (2011) Bouget et al. (2014); Butler et al. (2004); Fan et al. (2003); North et al. (1999); Vuidot et al.
Très gros bois vivant et mort	Densité de gros- très gros bois vivants	Effet positif du diamètre sur le nombre et la diversité des MH portés, avec un seuil vers 60 -70cm	Fan et al. (2003); Lachat et Butler (2007); Larrieu et Cabanettes (2012); Michel et Winter (2009); Michel et al. (2011); Regnery et al. (2013b); Vuidot et al.
	Densité de gros et très gros bois morts	Effet positif du diamètre sur la présence de cavités, avec un seuil à 30cm	Fan et al. (2003); Schreiber et deCalesta Spiering et Knight (2005)
		Effet positif sur la biodiversité : - Coléoptères saproxyliques - Oiseaux cavicoles	Bouget et al. (2014); Similä et al. (2003) Schreiber et deCalesta (1992); Spiering et Knight (2005)

Tableau 2 Attributs structurels et indicateurs de biodiversité courants (d'après Lafond 2014).

Cette **variabilité des effets de la gestion sur la biodiversité** dans ces études par simulation est globalement **cohérente avec les études empiriques**. Bien que de nombreuses études indiquent que la biodiversité est généralement plus élevée dans les forêts non gérées que dans les forêts gérées (Paillet et al., 2010), avec des effets négatifs de la gestion sur de nombreux taxons (ex. insectes, champignons, lichens, bryophytes), la réponse de la biodiversité à la gestion est en fait assez complexe. En modifiant la structure et la composition des forêts, la sylviculture induit à la fois des effets directs et des effets indirects sur la biodiversité. L'ouverture de la canopée modifie l'intensité et la distribution spatiale de la lumière au sol, ce qui modifie la végétation du sous-bois, avec des effets positifs ou négatifs selon les espèces considérées (Ares et al., 2009; Duguid et Ashton, 2013; Bartels et Chen, 2009). Les éclaircies réduisent l'abondance et la diversité des structures favorables à la biodiversité, notamment les dendro- microhabitats (Larrieu et al., 2014; Vuidot et al., 2011) et le bois mort (Larrieu et al., 2012; Lassauce et al., 2011; Martikainen et al., 2000; Similä et al., 2003). Les forêts gérées contiennent généralement moins d'espèces associées au bois mort, comme les coléoptères saproxyliques (Martikainen et al., 2000; Similä et al., 2003) ou les oiseaux nicheurs (Müller et al., 2007). Au contraire, les espèces d'oiseaux affiliées aux milieux ouverts semblent bénéficier de la gestion forestière (Perry et Thill, 2013; Moring et Müller, 2008).

On comprend dès lors que, puisque l'effet de la gestion sur la biodiversité dépend fortement du taxon considéré, les études visant à simuler et comparer l'effet des différentes stratégies de gestion sur la biodiversité ne peuvent pas se contenter de modéliser une seule composante de la biodiversité mais doivent au contraire **intégrer une large gamme d'indicateurs (directs ou indirects) de biodiversité représentant la diversité des réponses possibles à la gestion** (Tableau 2).

2. Mieux préserver la biodiversité dans les forêts gérées ?

a. Echelle du paysage

À l'échelle du paysage, la préservation de la biodiversité s'appuie en partie sur la création de zones dédiées à la protection de la biodiversité (Bauhus et al., 2009). Ces zones sont en nette augmentation en France (+3% par an ; Peyron et Bonhême, 2012), avec 2% de la surface forestière classée «zone de protection forte » et 18.5% classée zone Natura 2000 (IUCN, Piton et al., 2021), mais aussi en Europe (23.6% de forêts protégées, +65% depuis le début des années 2000 ; Forest Europe 2020) et dans le monde (10% des forêts protégées ; FAO 2020). Ces zones sont réglementées et, selon le type de zone et la réglementation en vigueur, la gestion forestière peut y être autorisée – mais contrôlée (ex. zones Natura 2000) – ou strictement interdite (ex. réserves de biodiversité).

En dehors de ces zones réglementées, différentes pratiques de gestion peuvent être implémentées pour mieux préserver la biodiversité (Lindenmayer et al., 2012) : (i) protection des zones sensibles (ex. cours d'eau, milieux humides) ; rétention et protection à long terme d'une partie du peuplement au moment de la récolte (arbres individuels, ou groupes de taille variable ; aussi appelés îlots de conservation), visant à laisser vieillir ces arbres et ainsi augmenter la présence d'attributs favorables à la biodiversité (gros arbres, bois mort ; cf. Tableau 2) ; création de mosaïque de peuplements de différentes structures (Barbaro et al., 2007; Lindenmayer et al., 2012 ; Lindenmayer et Franklin, 1997; Moning et Müller, 2008). Plusieurs stratégies sont ainsi disponibles et peuvent être combinées pour assurer la multifonctionnalité des forêts à l'échelle du paysage.

En Colombie Britannique, par exemple, une étude par simulation (Spies et al., *in prep* ; Figure 13) que nous avons réalisée pour un territoire du Nord-Ouest (*Bulkley Timber Supply Area* ; cf. Chapitre 2.3, p.63) a mis en évidence les opportunités offertes par l'implémentation de stratégies de gestion ciblant différents services écosystémiques en combinant une diversité de pratiques de gestion (zones protégées, coupes à blanc, coupes partielles). Dans ce cas d'étude, différentes mesures sont actuellement mises en place pour protéger les populations de Caribou (*Rangifer tarandus caribou*), espèce « en danger » et protégée au Canada) : (i) création de zones de réserve stricte (23 631 ha sur les 762 734 ha de la zone d'étude, soit 3%), où toute récolte est interdite ; (ii) création de zones où la récolte est possible sous conditions (19,483 ha, soit 2.5% de la zone d'étude), avec notamment l'obligation de maintenir une proportion élevée (ex. 45-60%

selon les zones écologiques) de peuplements âgés (i.e., ≥ 80 ans). Les cours d'eau et zones humides sont également protégés par la création de zones tampon (de 17m de large), où la récolte est interdite. En dehors de ces différentes zones, la gestion forestière pratiquée actuellement dans la région (Basecase, Figure 13) consiste à récolter les peuplements par coupe rase, puis à les replanter en favorisant les deux espèces commerciales locales : pin (*Pinus contorta*) et épicéa (*Picea engelmannii*, *Picea mariana* ou *Picea mariana x engelmannii* selon les zones). Notons qu'aucune éclaircie n'est réalisée pendant la croissance du peuplement (cf. Chapitre 2.3, p.63). Cette stratégie de gestion est principalement axée sur la production de bois, et est considérée sous-optimale pour les autres services ou valeurs forestières jugés importants dans la région (Spies et al., 2019) : production de bois, de baies et de plantes médicinales, protection de la ressource forestière et la connectivité des habitats, de la ressource en eau, des poissons et de plusieurs mammifères, protection de l'héritage culturel.

En collaboration avec des communautés indigènes de Colombie Britannique, Spies et al. (2019) ont identifié un ensemble de critères, indicateurs et valeurs cibles permettant d'évaluer les niveaux atteints pour chacun de ces services, et ont défini les pratiques de gestion favorables à chaque critère. Spies et al. (*in prep*) ont ensuite défini trois stratégies de gestion alternative visant à favoriser : (i) la biodiversité, en maintenant les habitats favorables à différentes espèces (cerfs, élans, caribou, prédateurs, animaux à fourrure, poissons), la connectivité des habitats et la qualité de l'eau (*Scénario I*) ; (ii) les services à forte valeur économique, à savoir la production de bois et la préservation de la ressource en eau (*Scénario II*) ; (iii) la préservation des ressources forestières, des baies, des herbes médicinales, et de l'héritage culturel (*Scénario III*). En termes de pratiques de gestion, ces différentes stratégies diffèrent du cas de base (*Basecase*) à plusieurs niveaux : (i) les coupes partielles sont favorisées, et permettent notamment de prélever du bois dans les zones de protection partielle dans les scénarios II et III (mais pas dans le *Scénario I*) ; (ii) la régénération ne favorise plus exclusivement le pin ou les différents épicéas (sauf *Scénario II*), mais cherche à se rapprocher de la composition naturelle des forêts (*Scénario I*) ou d'un compromis avec 50% de composition naturelle et 50% de pin et épicéa (*Scénario III*). Ces trois scénarios renforcent également la protection des vieilles forêts, la rétention au moment de la coupe (13% du peuplement) et la création de zones tampon en bordure de cours d'eau ou de zone humide (qui passe de 17 à 54m).

La planification forestière et l'évolution du paysage sont ensuite simulées pendant 350 sous chaque scénario avec le modèle Woodstock (Remsoft®), qui optimise la sélection temporelle des peuplements à récolter et le type de traitement (coupe à blanc ou coupe partielle), de manière à optimiser la récolte de bois (rendement soutenu) tout en respectant les différentes contraintes

associées à chaque scénario (ex. zones de réserve de biodiversité, surfaces minimales à préserver à l'échelle du paysage pour différents types, âges et composition). La performance multicritère de chaque scénario est évaluée vis-à-vis de l'atteinte des valeurs cibles définies pour l'ensemble des indicateurs représentés dans la Figure 13-Figure 15a (Spies et al., 2019), ainsi que vis-à-vis de la récolte de bois (Figure 13-b).

Les résultats montrent que les différents scénarios alternatifs sont tous beaucoup plus performants que le scénario de base pour l'ensemble des critères (Figure 13-a), à l'exception du volume récolté (Figure 13-b). Le Scénario I, dédié à la préservation de la biodiversité, est le plus performant sur l'ensemble des indicateurs des valeurs indigènes (Figure 13-a), mais est de loin le moins performant en termes de volume récolté (Figure 13-b). Les deux autres scénarios montrent toutefois des performances très proches du Scénario I pour la plupart des indicateurs des valeurs indigènes (Figure 13-a), avec des valeurs légèrement plus faibles pour les indicateurs de préservation de l'habitat de différents mammifères, mais permettent de maintenir la récolte de bois à un niveau proche du scénario de base (Figure 13-b). Ces résultats mettent ici encore en avant l'existence d'un compromis assez net entre production de bois et préservation de la biodiversité (scénario de base vs Scénario I), ainsi que les opportunités offertes par les deux autres scénarios alternatifs, qui permettent de concilier la production de bois et les autres valeurs indigènes. De plus, les bons résultats du Scénario II (production de bois et eau) en termes de préservation de la biodiversité, alors que ce scénario ne ciblait pas spécifiquement ces indicateurs, met en lumière l'existence d'une synergie entre préservation de la ressource en eau et biodiversité, grâce à la création de zones tampon le long des cours d'eau et zones humides, ce qui favorise la connectivité des habitats, et participe indirectement à l'atteinte des objectifs de maintien de vieilles forêts. La différence importante entre les scénarios alternatifs en termes de production de bois s'explique par le fait que les Scénarios II et III autorisent les prélèvements de bois par coupe partielle (jusqu'à 25-30% de la surface) dans les zones de protection conditionnelle du Caribou, ce que le Scénario I interdit.

Ces travaux sont intéressants car ils mettent en évidence l'existence potentielle d'une **marge de progrès importante par rapport aux pratiques de gestion actuelle** et à leurs impacts sur une large gamme d'indicateurs de services écosystémiques. Sans pour autant prétendre à apporter de solution définitive, ces **scénarios peuvent être utilisés comme support à la discussion avec différents gestionnaires et utilisateurs des forêts**. Le choix d'une stratégie doit ensuite se décider en fonction de **l'importance relative entre ces différents objectifs**.

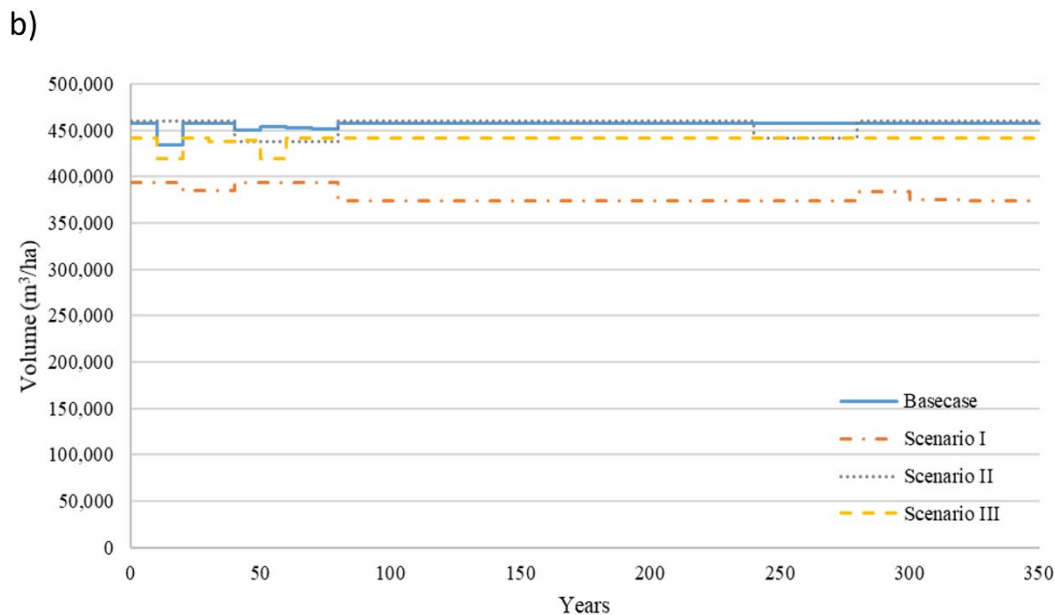
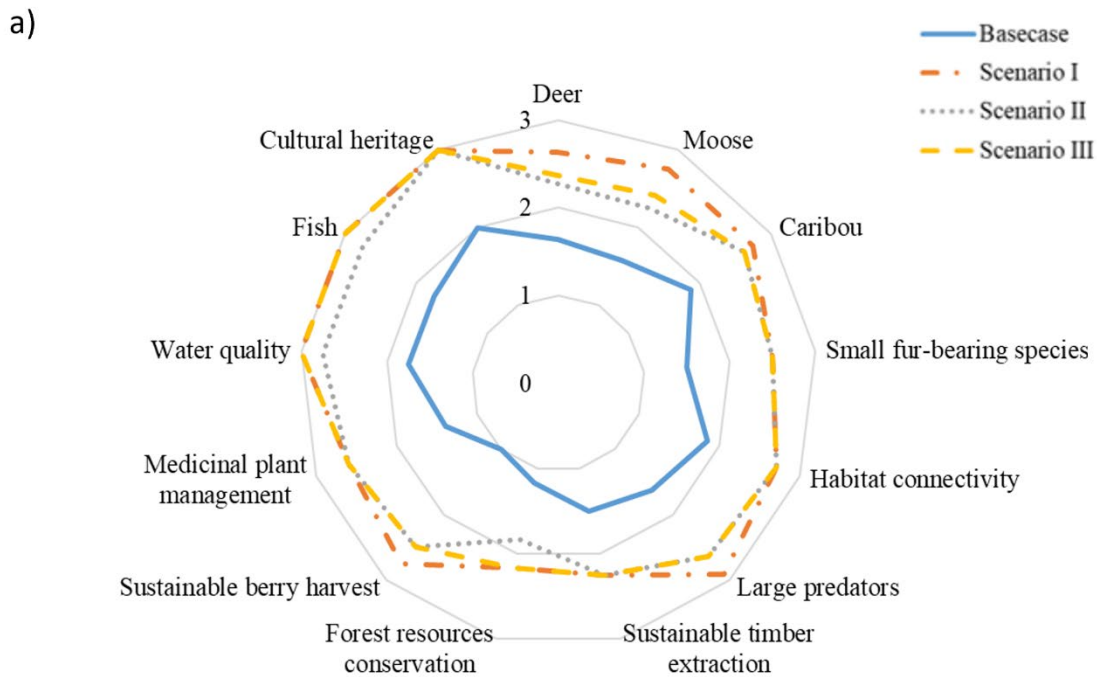


Figure 13 Performance relative des différents scénarios de gestion, pour un ensemble d'indicateurs de services écosystémiques (Spies et al., in prep).

Ces scénarios consistent à : (i) reproduire la gestion actuelle, principalement axée sur la production de bois (Basecase) ; (ii) préserver la biodiversité, en maintenant les habitats de différentes espèces, la connectivité des habitats et la qualité de l'eau (Scénario I) ; (iii) favoriser les services à forte valeur économique, à savoir la production de bois et la préservation de la ressource en eau ; (iv) préserver les ressources forestières, les baies, herbes médicinales, et héritage culturel (Scénario III). Leur performance pour chaque indicateur est notée de 1 à 3, selon si la valeur cible pour chaque indicateur (telle que définie dans Spies et al., 2019) a été atteinte complètement (3), partiellement atteinte (2) ou pas du tout (1).

Néanmoins, une des limites de ce type d'analyse est que les différents scénarios de gestion sont généralement définis *a priori*, en fonction de l'objectif de chaque scénario en termes de service(s) écosystémique(s) ciblé(s), du (des) niveau(x) de service désiré(s) et de leur importance relative (e.g., Schwenk et al., 2012). La performance de ces scénarios prédéfinis, évaluée chaque service en fonction des résultats de simulation, est ainsi une propriété émergente du modèle. Bien que la production de bois soit généralement maximisée par les modèles d'optimisation utilisés dans les approches de planification forestière classique telles que décrite ci-dessus (Figure 13; cf. Chapitre II.2 et IV.1), les autres services sont généralement intégrés dans le modèle comme des contraintes (e.g., surface minimale de vieilles forêts) et ne sont donc pas optimisés. Même en explorant différentes variantes pour chaque scénario, il n'y **aucune certitude que les scénarios finalement sélectionnés soient les plus performants pour chaque objectif**, et rendent donc réellement compte des compromis et synergies entre services.

Au contraire, les approches d'optimisation multicritères permettent d'optimiser plusieurs services à la fois, et d'explorer une **large gamme de pratiques de gestion** pour identifier le **scénario optimal pour chaque objectif**, en fonction de leur poids relatif (ex. Baskent et Keleş, 2009; Buongiorno et al., 2012). Elles permettent ainsi de détecter les « **vrais** » **compromis**, caractérisés par l'impossibilité d'augmenter la valeur d'un service sans baisser celle d'un autre. Dans une étude réalisée pour plusieurs bassins d'approvisionnement en bois dans le Nord-Est de la Colombie Britannique (*Timber Supply Areas – TSAs n°8, 16, 24, 40 et 41*), la planification forestière à l'échelle du paysage a été optimisée pour chercher à concilier production de bois et préservation de la biodiversité, en s'intéressant ici à la Sittelle à poitrine rousse ou Sittelle du Canada (*Sitta canadensis*), un oiseau associé aux forêts denses de conifères. L'abondance de Sittelle est prédite pour chaque peuplement par un modèle d'habitat, qui est fonction de la biomasse de conifères, de feuillus, et de l'âge du peuplement. Ce modèle de biodiversité a été intégré dans le modèle de planification forestière *ws3* (Paradis, 2021) hébergé dans *SpaDES* (Chubaty et McIntire, 2019), qui repose sur un cadre de modélisation similaire aux études de planification décrites précédemment (cf. ci-dessus et Chapitre II.3 ; cf. Chapitre IV.1, Figure 23). La gestion a ensuite été optimisée pour la production de bois et la biodiversité, pour différents niveaux de priorité donnée à cette dernière. Les résultats mettent en évidence l'existence d'un compromis très marqué entre production et biodiversité dans toutes les zones (Figure 14), mais montrent que le coût marginal (perte de récolte) d'un effort modéré pour la préservation de la biodiversité est relativement faible (notamment pour les TSAs 08, 40 et 41), tandis que ce coût augmente fortement pour les niveaux de conservation élevés. L'analyse de la **courbe de compromis** permet ainsi de mieux estimer les performances et le « coût » de chaque scénario.

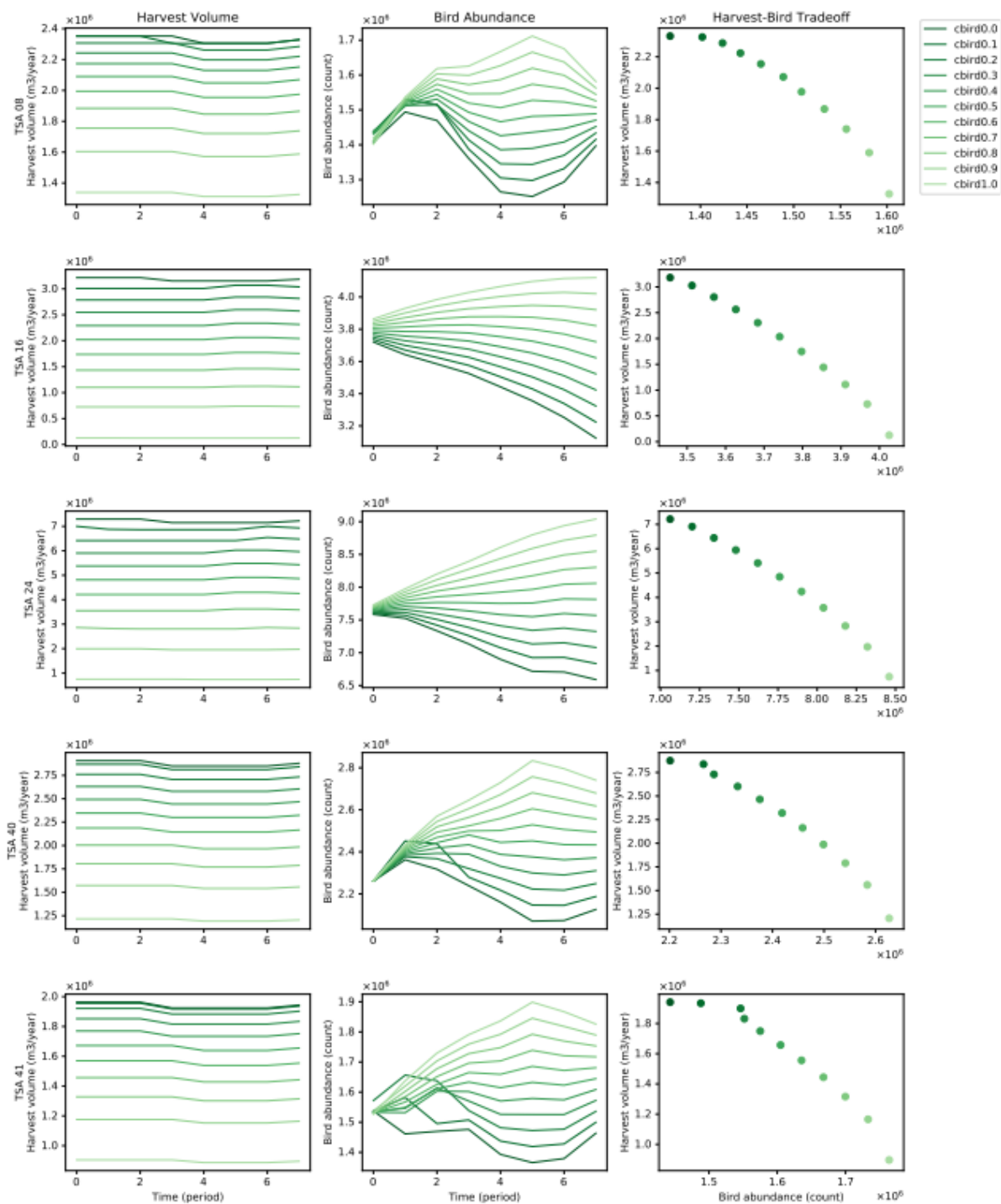


Figure 14 Optimisation multicritère à l'échelle du paysage entre production de bois et biodiversité. Comparaison des niveaux de production de bois (gauche) et de biodiversité (milieu) obtenus pour 11 niveaux de priorité croissante (0 à 1) donnée à la maximisation de l'abondance d'un oiseau (la Sittelle du Canada) à l'échelle du paysage, et caractérisation de la courbe de compromis entre ces deux objectifs (droite) (résultats préliminaires d'après Paradis et al., in prep).

b. Echelle du peuplement

À l'échelle du peuplement, plusieurs mesures de gestion sont proposées pour limiter ou compenser les effets de la gestion sur la biodiversité (Tableau 3). Une partie de ces recommandations repose sur la **préservation des attributs naturels impactés par la gestion**, comme le **bois mort**, et notamment les **arbres morts debout**, les **arbres porteurs de dendro-microhabitats**, ou plus généralement les **gros et très gros bois** (Bauhus et al., 2009; Bouget et al., 2014; Fan et al., 2003; Larrieu et Cabanettes, 2012; Martikainen et al., 2000 ; Michel et Winter, 2009; Regnery et al., 2013b; Schreiber et deCalesta, 1992; Siitonen et al., 2000; Similä et al., 2003; Vuidot et al., 2011).

Certains recommandent même d'appliquer une sylviculture visant à favoriser la formation d'attributs favorables à la biodiversité (Tableau 3) en rallongeant les rotations, voire en créant – de manière directe ou indirecte – du bois mort et des micro-habitats (« *silviculture for old-growth attributes* », (Bauhus et al., 2009)).

Enfin, de nombreux auteurs recommandent de **favoriser l'hétérogénéité des peuplements**, parce qu'elle est associée à une meilleure « naturalité » (Bauhus et al., 2009 ; Boncina, 2011; Gamborg et Larsen, 2003; O'Hara et Gersonde, 2004) et qu'elle est considérée comme étant favorable à la biodiversité (Tableau 3). La diversité structurale est en effet associée à une plus grande diversité des niches et dendro-microhabitats (Ishii et al., 2004), avec un effet positif sur de nombreux taxons, notamment les oiseaux (Moning et Müller, 2008), les insectes (Ulyshen 2011) ou encore la végétation de sous-bois (Duguid et Ashton 2013). La mixité des peuplements est également favorable à la biodiversité, avec un effet positif direct de la présence de feuillus sur les oiseaux (Barbaro et al., 2007; Moning et Müller, 2008), ou indirect via un effet positif sur le nombre et la diversité des dendro-microhabitats (Fan et al., 2003; Larrieu et Cabanettes, 2012; Vuidot et al., 2011) ou la diversité du bois mort, cette dernière étant importante pour les organismes saproxyliques (Similä et al., 2003).

On observe ainsi un certain **consensus autour des modes de gestion en futaie irrégulière** (Boncina 2011; Gamborg et Larsen 2003; Schütz 1999), parfois assimilés à la gestion de « proche de la nature » (« *close to nature forestry* » (Boncina, 2011)). Ce type de gestion permet en effet de produire du bois à haute valeur économique tout en étant propice aux attributs naturels favorables à la biodiversité comme la diversité des essences, l'hétérogénéité des structures et la présence de très gros bois. Il permettrait donc de réconcilier production de bois et protection de la biodiversité à l'échelle du peuplement. Nous verrons toutefois dans la suite de ce chapitre que ces forêts sont, elles aussi, sujettes au compromis entre production et biodiversité.

	Objectifs	Mesures proposées	Références
Hétérogénéité	Créer et maintenir une diversité de structure	À l'échelle du peuplement, via la diversité des diamètres en futaie irrégulière...	Bauhus et al. (2009); Ulyshen (2011); Duguid et Ashton (2013)
		... et l'hétérogénéité spatiale créée par les trouées	Duguid et Ashton (2013); Jenkins et Parker (1999); Webster et Lorimer (2005); Moning et Müller (2008)
		À l'échelle du paysage, via une mosaïque de peuplements de différentes structures	Barbaro et al. (2007); Lindenmayer et Franklin (1997); Moning et Müller (2008)
	Favoriser la diversité des essences	Diversité des essences	Fan et al. (2003); Larrieu et Cabanettes (2012)
		Favoriser les feuillus	Michel et Winter (2009)
Maintien des attributs existants	Maintenir des gros bois et très gros bois	Maintenir des gros bois et très gros bois	Bauhus et al. (2009); Fan et al. (2003); Larrieu et Cabanettes (2012); Michel et Winter (2009); Regnery et al. (2013b); Siitonen et al. (2000); Vuidot et al. (2011)
		Surtout ceux porteurs de micro-habitats	Vuidot et al. (2011)
		Laisser des arbres dépérissant	Michel et Winter (2009)
		Laisser du bois mort	Martikainen et al. (2000); Michel et Winter (2009)
	Maintenir une quantité et une diversité de bois mort élevées	Et en particulier du bois mort debout	Butler et al. (2004); Fan et al. (2003); Regnery et al. (2013b); Siitonen et al. (2000); Vuidot et al. (2011)
		Et surtout du bois mort debout de grandes dimensions	Bouget et Gosselin (2012); Bouget et al. (2014); Schreiber et deCalesta (1992); Similä et al. (2003); Spiering et Knight (2005)
		Ne pas exploiter les chablis	Bauhus et al. (2009)
		Conserver des rémanents d'exploitation	Brin et al. (2009)
	Assurer une continuité des stades de décomposition du bois mort	Schreiber et deCalesta (1992); Siitonen et al. (2000); Similä et al. (2003)	
Création d' attributs	Créer du bois mort	De manière directe, en « tuant » des arbres	Bauhus et al. (2009); Michel et Winter (2009)
		De manière indirecte, en augmentant la densité et donc la mortalité (autoéclaircie)	Bauhus et al. (2009); Siitonen et al. (2000)
	Favoriser le recrutement de très gros bois à micro-habitats	En n'éliminant pas les petits arbres mal conformés (porteurs de micro-habitats)	Bauhus et al. (2009)
		En augmentant les rotations, pour laisser vieillir les gros bois	Bauhus et al. (2009); Martikainen et al. (2000); Michel et Winter (2009); Moning et Müller (2008); Regnery et al. (2013b); Siitonen et al. (2000)

Tableau 3 Mesures de maintien et de création des attributs favorables à la biodiversité (Lafond, 2014)

3. Les forêts hétérogènes, gage de multifonctionnalité ?

Nous avons vu précédemment (Tableau 3) que, grâce à leur diversité de structure et composition, les forêts hétérogènes comportent une plus grande diversité de niches favorables à de nombreuses espèces forestières (Moning et Müller, 2008; Ares et al., 2009; Duguid et Ashton, 2013) et favorisent la présence continue d'attributs clefs pour la biodiversité, comme le bois mort ou les gros et très gros bois (Boncina, 2011; Spiecker, 2003; Redon et al., 2014), qui sont favorables aux dendro-microhabitats (Larrieu et Cabanettes, 2012). Ces forêts assurent également le maintien d'un couvert continu, qui assure une protection permanente contre les risques gravitationnels (Dorren et al., 2004; Rammer et al., 2015). **Les forêts hétérogènes (mixtes et irrégulières) sont ainsi souvent considérées plus multifonctionnelles**, car permettant de d'atteindre **plusieurs objectifs** (fonctions ou services écosystémiques) à la fois à **l'échelle du peuplement** (Spiecker, 2003; Diaci et al., 2011; O'Hara et Ramage, 2013) et d'assurer la permanence de ces fonctions dans le temps (Cordonnier et al., 2008).

Les tendances actuelles d'**évolution des pratiques de gestion** soulèvent toutefois de nouvelles **questions quant à la capacité de ces forêts à maintenir cette multifonctionnalité**. Nous avons mentionné l'intérêt porté à la dynamisation de la gestion, qui est considérée par les gestionnaires forestiers comme un moyen de contrer la tendance à la surcapitalisation et au vieillissement des forêts irrégulières de montagne (Courbaud et al., 2010; Peyron et Bonhême, 2012), de réduire leur vulnérabilité au changement climatique (Seidl et al., 2011) et de mieux répondre aux attentes de la filière bois en termes de dimensions des produits (Chopard et al., 2013b; François et al., 2013) – cf. Introduction et Chapitre 2. Cette dynamisation de la gestion se traduit, dans les futaies irrégulières, par une augmentation du taux de prélèvement accompagné d'une réduction du diamètre d'exploitabilité, ce qui a pour effet de réduire la densité du peuplement et la durée de rotation, et donc la présence de très gros bois. Cette tendance est donc en opposition avec les recommandations de conservation de la biodiversité, qui prônent au contraire de favoriser la diversité structurale des peuplements, et notamment la présence de ces très gros bois, favorables aux micro-habitats (Tableau 3). Nous avons également montré, dans le Chapitre 2.2, que la dynamisation de la gestion risquait de réduire la diversité des diamètres et donc de limiter la résilience des peuplements, mais que les coupes par trouées avait au contraire un effet bénéfique sur ces deux critères de durabilité de la gestion (Cordonnier et al., 2008; Lafond et al., 2014). D'autres études ont mis en évidence les effets positifs des coupes par trouées sur l'abondance de bois mort (Bolton et D'Amato 2011), et la diversité de la végétation du sous-bois

(Ares et al., 2009). **L'enjeu réside donc ici à identifier des stratégies de gestion permettant de concilier ces différents objectifs de manière durable.**

Lors de mes travaux à INRAE Grenoble (en tant que Doctorante puis Ingénieur de Recherche), j'ai conduit une série d'expériences par simulation visant à analyser les effets, individuels et combinés, de différents leviers de gestion en futaie irrégulière (dynamisation, rétention, trouées) sur la dynamique des peuplements et les services qu'ils rendent (production de bois, protection contre les risques gravitationnels, préservation de la biodiversité), puis à identifier et analyser les compromis entre services (production de bois, protection contre les risques gravitationnels, préservation de la biodiversité) (Lafond et al., 2015, 2017).

Pour ces expériences, j'ai utilisé un cadre méthodologique (Figure 15) couplant le modèle de dynamique forestière Samsara2 (Courbaud et al, 2015), un algorithme de sylviculture irrégulière (Lafond et al., 2014) et des modèles et indicateurs de services écosystémiques incluant : (i) un modèle de décomposition du bois mort, basé en partie sur le modèle développé par Holeksa et al. (2008) , et servant à estimer l'abondance et la diversité du bois mort; (ii) un modèle de diversité de la végétation herbacée du sous-bois, développé par Zilliox et Gosselin (2014) pour prédire la richesse spécifique de différents groupes d'espèces (tolérantes, intermédiaires et intolérantes à l'ombre) en fonction des caractéristiques du peuplement (densité, structure, composition) et du site (altitude, exposition, pente) ; (iii) des indicateurs de durabilité et résilience, basé sur la structure (densité, régénération, diversité des diamètres, structure spatiale) et la composition (taux de mélange des arbres adultes et de la régénération) ; (iv) des indicateurs de production de bois (volume total, dimensions et diversité des produits).

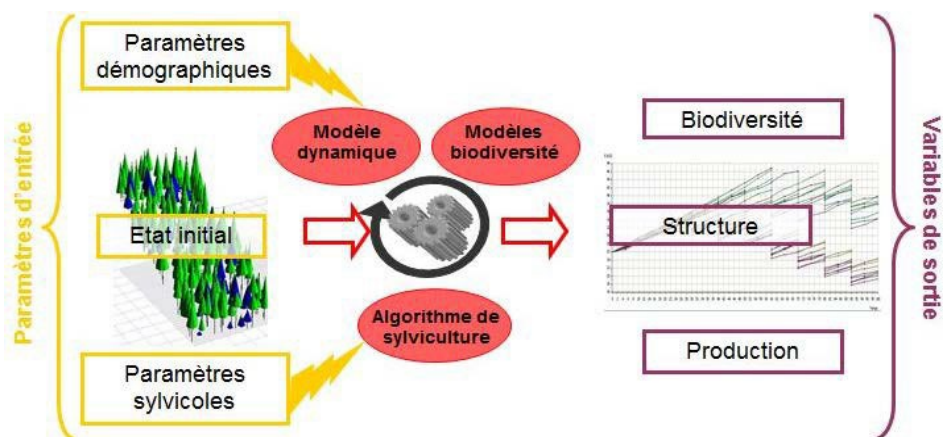


Figure 15 Cadre méthodologique servant de support aux expériences par simulation (Lafond, 2014)

Dans une première étude (Lafond et al., 2015), j'ai analysé la réponse de la production de bois et de plusieurs indicateurs de biodiversité à trois leviers de gestion : (i) intensité de gestion (ex. réduction du diamètre d'exploitabilité, augmentation du taux de récolte) ; (ii) agrégation spatiale des arbres récoltés (prélèvements pied à pied vs par trouées de taille croissante) ; (iii) rétention d'attributs favorables à la biodiversité (gros bois, bois mort, espèce minoritaire).

Ces travaux ont montré que **l'intensité de gestion a des effets négatifs sur l'ensemble des indicateurs de biodiversité** (Tableau 4 ; cf. Figure 16, pour les résultats détaillés), et des effets mitigés sur la production de bois (effets faiblement positifs ou négatifs sur le volume produit, selon les paramètres, effet positif sur la qualité du bois). Comme attendu, les **mesures de rétention de la biodiversité ont des effets positifs sur les indicateurs de biodiversité associés** (effet positif de la rétention de bois mort sur la diversité du bois mort, de la rétention de gros bois sur la diversité des diamètres, de la rétention de l'espèces minoritaire sur la diversité des essences), avec quelques effets indirects (ex. effet positif de la rétention de gros bois sur la diversité du bois mort et la diversité des espèces de sous-bois). La taille des trouées a cependant des effets variables selon l'indicateur considéré : positif sur la diversité des diamètres et du bois mort, négatifs sur la diversité spécifique des arbres et des espèces de sous-bois, nul ou légèrement négatif sur la production de bois.

Management Drivers ↓	Biodiversity => diversity of:				Production	
	Dead wood	Tree size	Tree sp.	Understory sp.	Timber Vol.	Timber quality
Intensity	-	-	-	-	(-/+)	+
Gap size	(+)	++	-	-	(-)	
Large trees	+	++	(+)	(+)	(-)	-
Dead wood	++				-	++
Minor sp.			++	+		

Tableau 4 Synthèse des résultats de l'analyse de sensibilité d'indicateurs de biodiversité et de production de bois à la variation des différents leviers de gestion (lignes) contrôlant l'intensité de gestion, la taille des trouées et la rétention d'attributs favorables à la biodiversité (gros bois, bois mort, espèce minoritaire). Les résultats détaillés sont présentés dans la Figure 18 (p. 97).

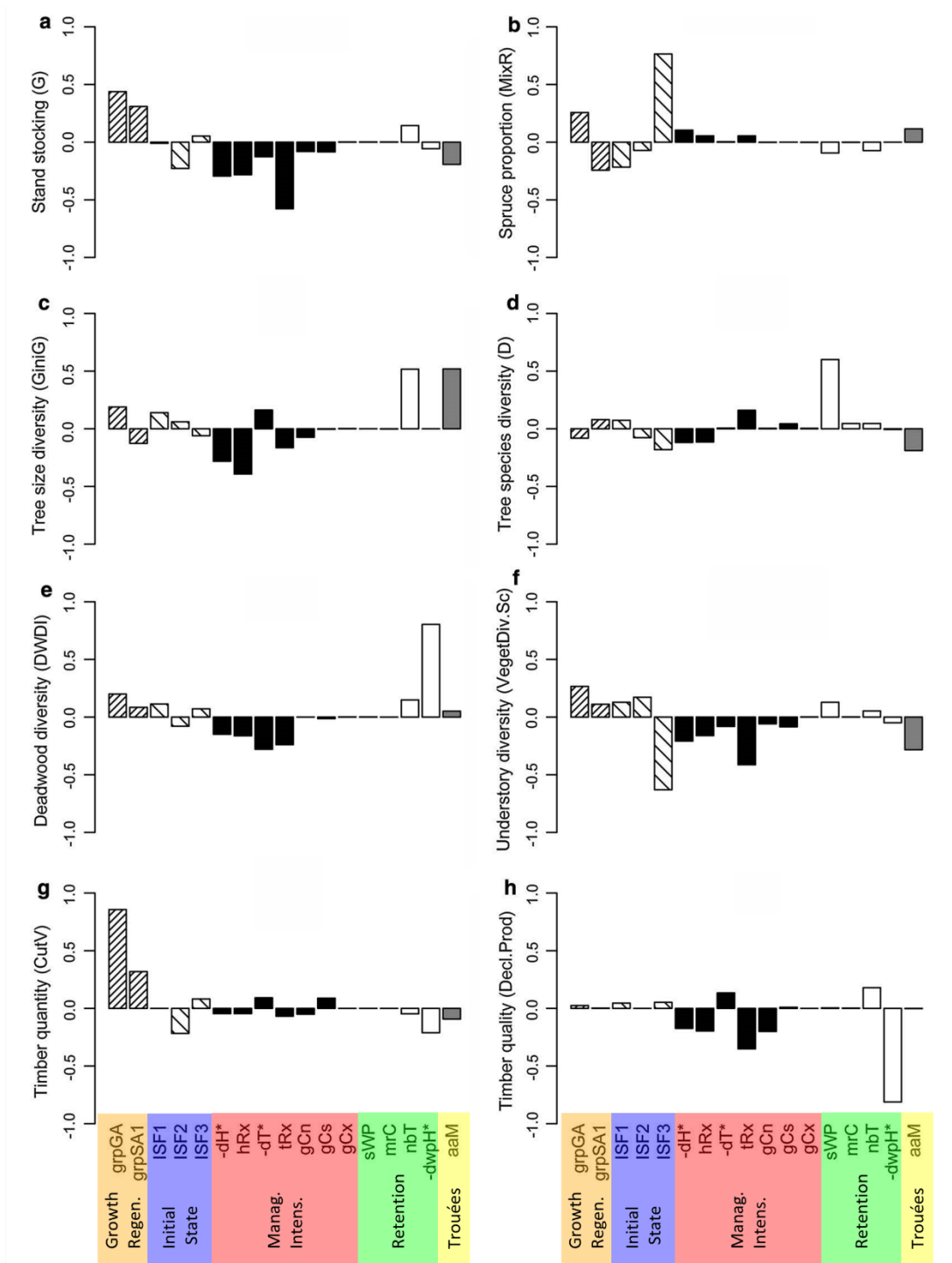


Figure 16 Analyse de sensibilité d'indicateurs de durabilité et de services écosystémiques aux variations des paramètres et variables d'entrée du modèle de simulation (modifié d'après Lafond et al., 2015). Signe et amplitude des effets des variations de différents paramètres démographiques (orange), d'états initiaux (bleu) et leviers de gestion contrôlant l'intensité des prélèvements (rouge), la rétention de biodiversité (vert) et la taille des trouées (jaune), sur un ensemble d'indicateurs de durabilité et résilience (a-c), biodiversité (d-f) et production de bois (g,h).

J'ai ensuite cherché à identifier des **effets compensatoires** entre ces leviers de gestion, et notamment à identifier les conditions sous lesquelles il serait possible de dynamiser la gestion tout en préservant la biodiversité et la résilience du peuplement. Ces analyses ont par exemple montré qu'il est possible maintenir la diversité structurale si l'augmentation des prélèvements est compensée par une augmentation de la rétention de gros bois (Figure 17-a) ou de la taille des trouées (Figure 17-b). Elles montrent également que l'effet négatif des éclaircies sur la diversité du bois mort peut être compensé par l'augmentation de la rétention de bois mort ou dépérissant (Figure 17-c). Au-delà de l'existence de ces effets de compensation, ce qui est intéressant ici est leur quantification. La rétention de 4 à 6 gros bois /ha, par exemple, est supérieure aux exigences de la certification de gestion durable PEFC (2 gros bois/ha), mais reste largement inférieure à leur densité dans les forêts non gérées d'Europe centrale (10-20 arbres/ha de diamètre > 70cm (Nilsson et al., 2012)), qui pourrait servir de cible dans le cadre d'une gestion à objectif de biodiversité (ex. « *retention forestry* » (Lindenmayer et al., 2012 ; Gustafsson et al., 2012)).

Ces effets de compensation peuvent être rattachés au **concept d'intensification écologique** (Bommarco et al., 2013; Doré et al., 2011), qui consiste à réduire les impacts négatifs de l'intensification de la gestion en favorisant la régulation biologique dans les agroécosystèmes productifs. Dans cet article, nous avons transféré ce concept au cas des forêts hétérogènes, pour désigner une situation où une pratique de gestion favorisant des attributs structuraux (ex. rétention de gros bois et bois mort) ou émulant des processus naturels (ex. trouées simulant les régimes de perturbations naturelles (Bergeron et al., 1999; Seymour et al., 2002)) peut compenser les effets négatifs de pratiques axées sur la production.

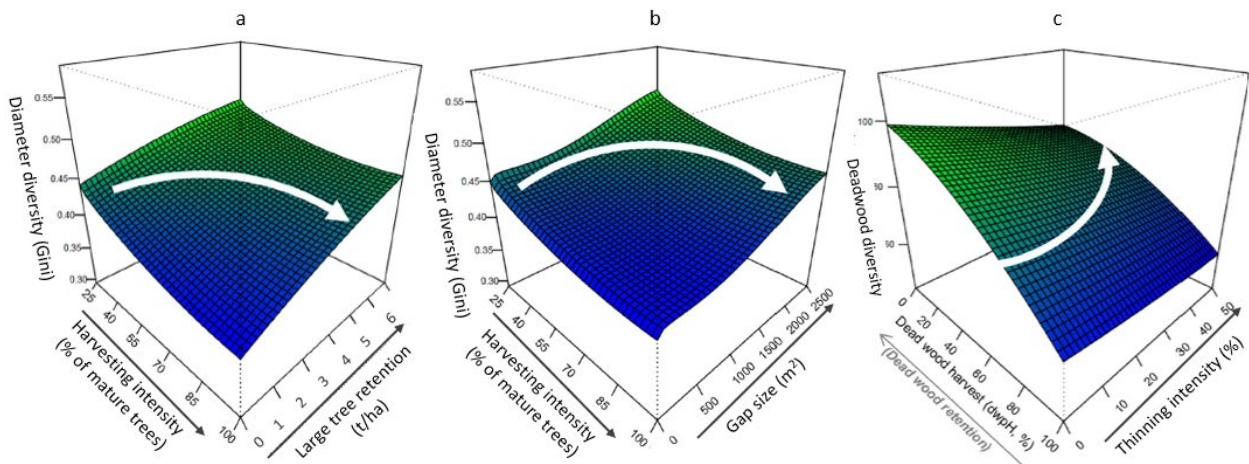


Figure 17 Réponse d'indicateurs de diversité structurale (a, b) et de biodiversité (c) à différents leviers de gestion mettant en évidence l'existence d'effets de compensation (flèches) entre : intensité de récolte et rétention de gros bois (a) ou taille des trouées (b), intensité d'éclaircie et rétention de bois mort (c).

Dans une seconde étude (Lafond et al., 2017), nous avons cherché à **caractériser les compromis et synergies** entre trois fonctions essentielles des forêts de montagne : **production de bois**, **protection** contre les risques gravitationnels (chutes de blocs, avalanches, érosion et glissements de terrain) et **biodiversité** (diversité des diamètres, diversité du bois mort, richesse spécifique des arbres et de la végétation herbacée du sous-bois). J'ai utilisé le même cadre méthodologique que dans l'étude précédente (Lafond et al., 2015 ; Figure 15), qui combine le modèle de dynamique forestière Samsara2 (Courbaud et al., 2015), un algorithme de sylviculture irrégulière (Lafond et al., 2014), des modèles de biodiversité (Holeksa et al., 2008 ; Zilliox et Gosselin, 2014), en rajoutant cette fois des indicateurs de protection contre les chutes de blocs (Berger et Dorren, 2007), les avalanches (Berger, 1997), l'érosion et les glissements de terrain (Frehner et al., 2005). Ces indicateurs sont basés sur des connaissances d'experts (Cordonnier et al., 2013), et intègrent l'amplitude du risque (ex. taille et densité des blocs, pente) et des indicateurs de structure du peuplement (couvert forestier pour l'érosion les glissements de terrain, surface terrière et diamètre moyen pour les avalanches, nombre d'arbres et diamètre moyen pour les chutes de blocs). J'ai exploré une large gamme de scénarios possibles, échantillonnant aléatoirement 100 000 combinaisons de modalités des différents paramètres de l'algorithme de sylviculture (Lafond et al., 2015), et utilisé la méthode des fronts de Pareto (ex. Kennedy et Ford, 2011) pour identifier l'ensemble des scénarios optimaux (scénarios « non dominés »¹⁶) et analyser les compromis et synergies entre différents indicateurs de manière non biaisée (Charpentier 2015). Cette méthode des fronts de Pareto ne pouvant pas être appliquée sur un grand nombre d'indicateurs à la fois, nous avons analysé les relations entre les différents indicateurs de services écosystémiques (Lafond et al., 2017) pour n'en sélectionner que quatre : deux indicateurs synthétiques pour la protection contre les risques naturels (moyenne des trois indicateurs) et la diversité de la strate herbacée (moyenne des trois groupes écologiques), un indicateur lié aux attributs naturels (diversité du bois mort) et un indicateur de production de bois (volume moyen récolté par décennie).

L'analyse des **fronts de Pareto** a permis de mettre en évidence l'existence de **compromis entre production de bois et biodiversité** (Figure 18 a,b), qui est notamment très marqué dans le cas de la diversité du bois mort (Figure 18-a) et reflète l'effet d'un gradient d'intensité de gestion le long du front de Pareto (cf. Lafond et al., 2017). Le faible compromis avec la diversité de la strate herbacée est liée au fait que la réponse de l'indicateur de richesse

¹⁶ Les scénarios non-dominés sont aussi performants que les autres pour tous les critères mais strictement meilleurs pour au moins un critère (Kennedy et Ford, 2011).

spécifique globale masque la réponse des espèces tolérantes à l'ombre. Aucune relation n'a été détectée entre la diversité du bois mort et de la strate herbacée (Figure 18-c). Ces analyses ont également mis en évidence un **compromis entre la production de bois et la protection contre les risques naturels** (Figure 18-c), lié au fait que l'intensité de gestion réduit la densité du couvert et le nombre de gros bois et donc l'efficacité de la protection contre les chutes de blocs (Dorren et al., 2004; Fuhr et al., 2015). Enfin, elles ont permis de détecter des **synergies entre la protection contre les risques naturels et les indicateurs de biodiversité** (Figure 18 e,f). La forte synergie entre protection et diversité de la strate herbacée est liée au fait que ces différents indicateurs répondent de manière positive à la densité du peuplement et à la présence de gros bois (la réponse négative des herbacées intolérantes à l'ombre étant masquée dans l'indicateur global). La synergie est relativement modérée dans le cas du bois mort (Figure 18 e), la possibilité de récolter les arbres morts ou dépérissant ayant affaibli le lien entre diversité. Du bois mort et peuplements dense et chargés en gros bois. Cette synergie est cohérente avec l'étude de Fuhr et al. (2015), qui montrent qu'il est possible de réconcilier protection et biodiversité dans les forêts mûres possédant de nombreux attributs naturels favorables à la biodiversité et à la protection contre les chutes de blocs (notamment grâce à la présence de bois mort au sol).

Si le fait que les scénarios prédéfinis (gestion classique en rouge et scénarios alternatifs en bleu dans la Figure 18) soient situés aussi loin du front de Pareto peut sembler surprenant à première vue, cela s'explique en fait par le fait que ces scénarios représentent des stratégies de gestion orientées sur la production de bois, avec des variantes pour favoriser l'adaptation au changement climatique (dynamisation) et la rétention de biodiversité, mais sans chercher à maximiser la protection contre les risques gravitationnels. En cherchant à optimiser tous les services à la fois, la méthode des fronts de Pareto a au contraire sélectionné des peuplements nettement plus denses, obtenus grâce à des taux de prélèvements (récolte et éclaircie) inférieurs à ceux considérés dans ces scénarios. Les scénarios du front se caractérisent également par des prélèvements pied-à-pied ou par petite trouée, ces dernières étant favorables à la diversité des diamètres (Cordonnier et al., 2008; Lafond et al., 2014, 2015), à la protection contre les risques naturels (Motta et Haudemand, 2000; Gauquelin et Courbaud, 2006; O'Hara, 2006), à la diversité du sous-bois Falk et al., 2008; Ares et al., 2009) et au bois mort (Bolton et D'Amato 2011).

On notera toutefois que ces **résultats sont fortement dépendant des indicateurs sélectionnés**, et pourraient aboutir à des résultats différents si les dimensions et la qualité des arbres récoltés étaient prises en compte, ou si la biodiversité était représentée par plus d'espèces favorisées par l'ouverture du couvert, comme les herbacées intolérantes ou les oiseaux de milieux ouverts (Perry et Thill, 2013; Moning et Müller, 2008 ; Schwenk et al., 2012).

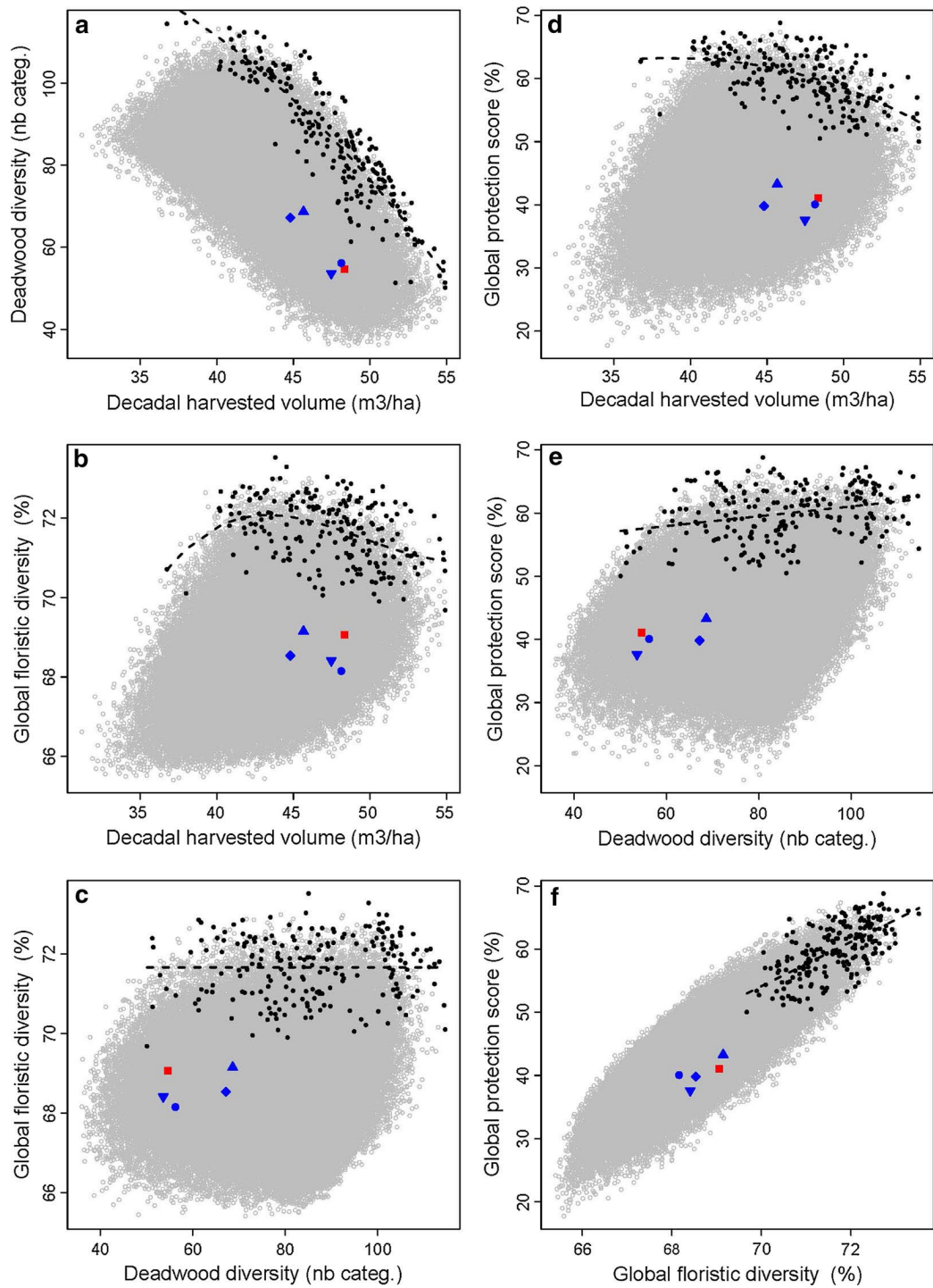


Figure 18 Compromis et synergies entre indicateurs de services écosystémiques (Lafond et al., 2017). Pour chaque paire d'indicateurs de service écosystémique (a-f), l'ensemble des 100 000 scénarios de gestion (gris) sont comparés aux scénarios du front de Pareto (noir), et à un ensemble de scénarios prédéfinis (gestion « classique » en rouge, scénarios alternatifs en bleu). On notera que le front de Pareto est identifié pour l'ensemble de quatre indicateurs considérés (production de bois, diversité du bois mort, protection contre les risques gravitationnels, diversité de la strate herbacée) et est donc optimisé sur quatre dimensions, tandis qu'il est ici projeté en deux dimensions pour chaque paire d'indicateurs (ce qui explique l'éclatement du nuage de points noirs).

4. Conclusion – Perspectives

Dans ce chapitre, nous avons discuté de l'effet de la gestion sur les services écosystémiques, et des approches possibles pour mieux préserver la biodiversité. Nous avons notamment vu que les forêts hétérogènes sont souvent considérées comme gage de multifonctionnalité (Spiecker, 2003; Diaci et al., 2011; O'Hara et Ramage, 2013), grâce à la diversité des structures, de la composition, et au maintien d'un couvert continu dans le temps. Nous avons toutefois vu que, même au sein des forêts hétérogènes, différentes pratiques de gestion viennent moduler les niveaux de service rendus par les forêts. En particulier, nous avons vu que l'intensité de gestion a un effet négatif sur la biodiversité, qui peut être partiellement compensé par des mesures de préservation (rétention de gros et très gros bois, rétention de bois mort). Nous avons également vu que la gestion par trouée a un effet plutôt bénéfique sur la diversité des diamètres, la protection contre les chutes de blocs et la biodiversité. Nous avons surtout mis en évidence l'existence d'un compromis très marqué entre production de bois et préservation de la biodiversité dans les peuplements irréguliers de montagne, qui est le résultat de ces gradients d'intensité de gestion et de mesures de préservation de la biodiversité. L'existence du compromis production-biodiversité n'est pas surprenante, ce problème se retrouvant dans différents types de peuplements, de pratiques et d'échelles de gestion (Boscolo et Vincent 2003; Duncker et al., 2012; Hynynen et al., 2005; Paradis et al., in prep ; Seidl et al., 2007 ; Spies et al., in prep). Ainsi, bien que les forêts hétérogènes soient considérées comme étant plus multifonctionnelles et favorables à la biodiversité, elles ne constituent pour autant pas une solution magique faisant disparaître les compromis entre services.

La question de l'échelle à laquelle les objectifs et compromis doivent être raisonnés apparaît en fait essentielle. Les **peuplements hétérogènes** favorisent la **multifonctionnalité à l'échelle du peuplement** (Spiecker, 2003; Diaci et al., 2011; O'Hara et Ramage, 2013), ce qui peut être important dans certains contextes, par exemple pour concilier production de bois, biodiversité et protection contre les risques naturels dans les forêts de montagne. Mais même dans le cas particulier des forêts de montagne, et même en donnant une importance forte à la conservation de la biodiversité, la généralisation de la gestion en futaie irrégulière n'apparaît pas recommandée. Redon et al. (2014) ont en effet montré que la meilleure stratégie pour maximiser la conservation de la biodiversité dans les Préalpes françaises repose sur la création d'une mosaïque combinant plusieurs types de peuplements à l'échelle du paysage, et non pas sur l'application systématique de la gestion irrégulière. Ils recommandent toutefois d'augmenter la

part de peuplements irréguliers (à deux étages et multi-étages) par rapport aux proportions actuellement observées dans le cas d'étude (massif du Vercors). De plus, plusieurs études montrent que, bien que la gestion irrégulière permettent généralement d'atteindre des niveaux « satisfaisants » pour un ensemble de services à l'échelle du peuplement (ce qui peut être perçu comme un « bon compromis »), sa performance (par rapport aux autres types de gestion) varie selon l'importance relative des services considérés (Boscolo et Vincent 2003; Duncker et al., 2012; Hynynen et al., 2005; Seidl et al., 2007).

Raisonnement des services et compromis à l'échelle du paysage permet ainsi de combiner différentes pratiques de gestion, et peut permettre d'atteindre de meilleurs niveaux de services. Schwenk et al. (2012) ont par exemple montré que la combinaison de différentes approches de gestion (coupe rase, coupes progressives, futaie irrégulière, réserve) était toujours supérieure à l'application d'une unique stratégie lorsqu'il s'agit de concilier production de bois, séquestration de carbone (sur pieds) et biodiversité (aviaire) à l'échelle du paysage dans des forêts feuillues du Nord-Est des Etats-Unis. De manière générale, l'application d'un portefeuille d'approches de gestion favorisant une diversité de structures, compositions et services à l'échelle du paysage semble plus judicieuse que l'application systématique d'une approche unique, qui comporte un risque d'homogénéisation.

Cette **approche paysagère et multifonctionnelles de la gestion des forêts**, et de l'analyse des compromis et synergies entre services écosystémiques, me semble être un cadre méthodologique plus approprié que l'approche peuplement pour simuler et comparer différentes stratégies de gestion. Comme nous l'avons vu ci-dessus, l'approche paysage permet de combiner différentes pratiques pour mieux atteindre les objectifs, et peut notamment **permettre l'application d'approches de zonage** (ex. TRIADE; Gauthier et al., 2008; Nitschke et Innes, 2005; Ranius et Roberge, 2011), qui consiste à séparer le paysage en zones ayant des objectifs et donc des intensités de gestion différentes. De plus, simuler l'évolution des forêts à l'échelle paysage permet de tenir compte d'aspects spatiaux (ex. proximité et continuité entre peuplements, topographie, routes) et donc de simuler ou analyser certains processus (ex. dispersion, **perturbations naturelles**) ou **services écosystémiques** (ex. biodiversité, protection contre les risques gravitationnels, récréation) de manière **spatialement explicite** et donc plus « réaliste » (Nitschke et Innes, 2008).

Dans le cadre de la thèse de Federico Lingua à UBC, nous avons par exemple ont montré le potentiel d'utiliser les photos postées sur les réseaux sociaux pour identifier les **zones de forêt**

à forte valeur récréative (Figure 19). En dérivant de ces données le nombre de visites annuelles pour chaque site et la ville d'origine des photographes, et en calculant le coût du déplacement, il est même possible de quantifier cette valeur récréative (Lingua et al., 2022). Bien que l'échelle d'analyse dans cet exemple soit très large, des approches similaires ont été appliquées avec succès à l'échelle d'un massif forestier (ex. Tenerelli et al., 2016).

Mes travaux futurs viseront ainsi à **modéliser conjointement les effets du changement climatique, des perturbations naturelles et de la gestion sur la dynamique des forêts et les services qu'ils rendent à l'échelle du paysage**. Ces résultats de simulation serviront ensuite de support pour alimenter les échanges avec les gestionnaires et la réflexion autour de la redéfinition de pratiques de gestion plus en accord avec l'évolution des objectifs (adaptation au changement climatique, multifonctionnalité des forêts). Dans le chapitre suivant, nous discuterons plus en détail des enjeux et opportunités d'utiliser les modèles comme support pour la recherche et la gestion.

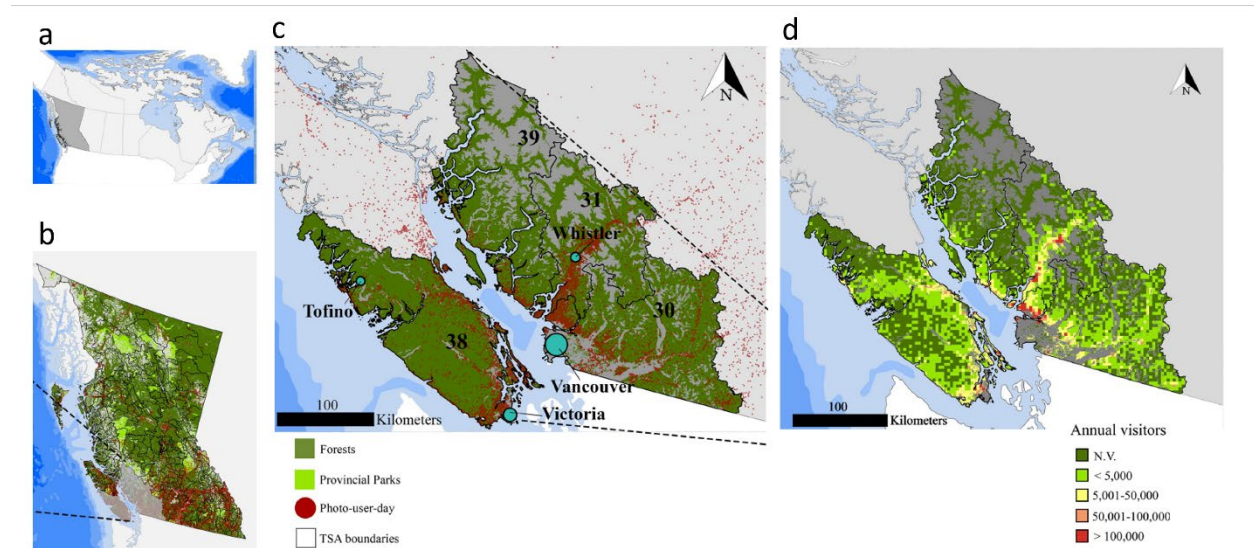


Figure 19 Estimation de la valeur récréative des forêts de Colombie Britannique. Nombre de photos journalières (b, c) postées par des utilisateurs de réseaux sociaux (« photo-user-day ») et estimation du nombre de visiteurs annuels dans les forêts de Colombie Britannique (a,b) et d'une zone d'étude (c,d) située dans le Sud-Ouest de la province et comprenant plusieurs agglomérations (Vancouver, Victoria) et villes touristiques (Tofino, Whistler) (modifié d'après Lingua et al., 2022).

Chapitre IV – Les modèles, support de la recherche : comprendre leurs limites pour mieux les utiliser

Comme cela apparaît assez clairement dans les trois chapitres précédents, mes travaux de recherche sont fortement ancrés dans la modélisation, et consistent principalement à développer, évaluer et utiliser des modèles pour répondre à des questions en lien avec les enjeux actuels de gestion forestière : adaptation au changement climatique et multifonctionnalité des forêts. Dans ce chapitre, je discute les forces et faiblesses de chaque modèle pour chaque type d'application, ainsi que les « bonnes pratiques » à suivre pour le développement et l'utilisation des modèles.

1. À chaque modèle sont utilisation

a. Des modèles pour prédire la réponse aux variations des conditions environnementales

Être capable de prédire la réponse des écosystèmes aux variations des conditions climatiques est essentiel pour anticiper les impacts sur leur fonctionnement et les services qu'ils rendent (Montoya et Raffaelli, 2010 ; Walter et al., 2002). Nous avons vu, dans le Chapitre I, que le changement climatique modifie le fonctionnement des écosystèmes forestiers, et notamment la productivité (Lafond et al., in prep-a ; Morin et al., 2018, Reyer et al., 2014, Schelhaas et al., 2015) et l'aire de répartition des espèces (Hickler et al., 2012 ; Hanewinkel et al., 2013 ; Morin et al., 2007 ; Meier et al., 2012 ; Schelhaas et al., 2015), et donc la composition locale des forêts (Jöchner et al., in prep ; Huber et al., 2021 ; Morin et al., 2018). Bien que les projections de la réponse des forêts au changement climatique soient généralement cohérentes entre ces études, elles sont issues de modèles très différents, qui ont chacun leurs forces et leurs faiblesses.

Les modèles de répartition des espèces (en anglais « *species distribution models* », SDM), aussi appelés modèles d'habitat ou de niche écologique, consistent à modéliser la relation entre les conditions environnementales et la présence (ou l'absence) d'une espèce (Elith et Leathwick, 2009 ; Guisan et Thuiller, 2005). Deux approches sont principalement utilisées pour développer ces modèles (Dormann et al., 2012) : (i) l'approche corrélative (appelés modèles

corrélatifs, statistiques, ou d'enveloppe bioclimatique), qui consiste à établir une relation statistique (non causale) entre des observations de présence/absence d'une espèce et des variables environnementales (Elith et Leathwick, 2009; Guisan et Zimmermann, 2000) – cf. Figure 20 ; (ii) les modèles basés sur les processus écologiques (modèles mécanistes, biophysiques), qui représentent de manière explicite la réponse physiologique d'une espèce aux conditions environnementales, en fonction des connaissances théoriques de la forme de cette réponse et des seuils physiologiques propres à chaque espèce (Kearney et Porter, 2009) – cf. Chapitre I. Notons qu'une diversité d'approches hybrides existe, constituant ainsi un continuum entre ces deux principales méthodes (Dormann et al., 2012).

Au-delà de leurs différences méthodologiques, ces deux approches diffèrent en termes d'interprétation écologique du modèle. Les modèles mécanistes – contrairement aux modèles corrélatifs – représentent les processus de manière explicite grâce à la formulation *a priori* de liens de causalité entre conditions environnementales et présence ou absence d'une espèce, les paramètres de cette relation ayant une valeur écologique (Dormann et al., 2012). Ces deux méthodes proposent également deux représentations différentes de la niche écologique des espèces : tandis que l'approche mécaniste (basée sur les processus) permet d'approcher la niche « fondamentale » (ou « potentielle ») de l'espèce, l'approche corrélative (ou statistique) représente généralement la niche « réalisée » (Leibold, 1995). La niche réalisée est un sous-ensemble de la niche fondamentale, qui ne représente pas les situations où l'espèce est absente à cause de facteurs biotiques (compétition, dispersion ou gestion).

Bien que ces approches permettent toutes de projeter l'aire de répartition d'une espèce, le choix de l'approche dépend de l'application recherchée (ex. explicative ou prédictive), ainsi que du niveau de connaissance de l'espèce modélisée. Les modèles corrélatifs ont l'avantage d'être (généralement) plus simples, de ne pas nécessiter de connaissances préalables sur l'écologie de l'espèce modélisée, et de pouvoir être facilement appliqués à large échelle à faible coût (Figure 20), tandis que les modèles mécanistes sont généralement plus complexes, longs et difficiles à développer et paramétrer, et gourmands en temps de calcul (Dormann et al., 2012). Les modèles corrélatifs sont ainsi particulièrement intéressants pour caractériser la niche d'espèces dont l'écologie est mal connue, et ont de nombreuses applications en conservation ou en biosécurité (Srivastava et al., 2019) – ex. répartition potentielle d'espèces invasives pour le projet BioSAFE (Figure 20 ; Srivastava et al., 2021). S'ils sont utiles pour modéliser la réponse de l'aire de répartition des arbres aux facteurs climatiques à large échelle (ex. Hanewinkel et al., 2013), et donc pour guider le choix des espèces pour l'adaptation des forêts au changement climatique

(Pecchi et al., 2019), ces modèles ne tiennent généralement pas compte des facteurs qui entrent en jeu à plus petite échelle (ex. topographie, sol, compétition ; cf. Chapitre I). En particulier, ces modèles ne représentent l'effet des facteurs biotiques (ex. compétition, dispersion) que de manière implicite, tandis que de nombreuses études ont montré l'importance de comprendre et modéliser de manière explicite les interactions entre espèces pour mieux anticiper l'effet des variations des conditions climatiques sur la répartition des espèces (Brooker et al., 2007; Meier et al., 2012; Nieto-Lugilde et al., 2015 ; Takolander et al., 2019). De plus, l'approche corrélatrice s'appuie sur l'hypothèse que les espèces sont à l'équilibre avec leur environnement, et les projections d'évolution de leur aire de répartition sous différents scénarios climatiques (Figure 20) représentent de nouveaux états d'équilibre, mais ne rendent pas compte des phases transitoires entre ces états. Enfin, ces modèles ne permettent pas de prédire la productivité des espèces, à moins de les coupler avec des relations allométriques (Jenkins et al., 2003; Pastor et al., 1984)).

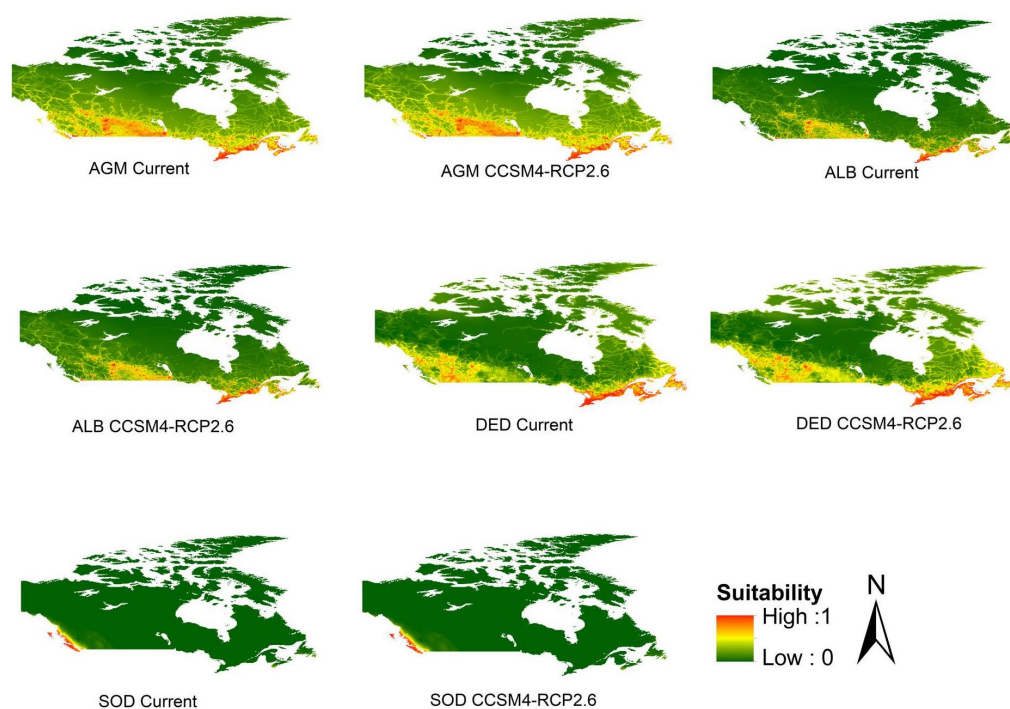


Figure 20 Aire de répartition potentielle au Canada pour quatre espèces invasives.

Ces cartes, produites par des modèles de distribution des espèces de type corrélatif, représentent la probabilité d'installation sous climat actuel (« current ») ou changement climatique (ici le scénario CCSM4-RCP2.6) de deux insectes (*Lymantria*, « Asian gypsy moth » [AGM], *Lymantria dispar asiatica* ; le Longicorne asiatique, Asian longhorned beetle [ALB], *Anoplophora glabripennis*) et deux pathogènes (mort subite du chêne ou encre des chênes rouges, « sudden oak death » [SOD], *Phytophthora ramorum*; et la graphiose de l'orme, Dutch elm disease [DED], *Ophiostoma ulmi*) qui sont pour l'instant absents du Canada. Ces modèles de répartition tiennent compte de variables climatiques et anthropiques (Human Impact Index, HII) pour estimer le risque d'invasion (Srivastava et al., 2021).

En permettant de simuler de manière explicite les différents processus (ex. croissance, mortalité, régénération, dispersion, compétition) qui influencent la productivité et la répartition des espèces dans le temps, les modèles de dynamique de végétation (« *dynamic vegetation models* ») permettent au contraire d'analyser la réponse des forêts au changement climatique pendant les phases transitoires (Bugmann, 2001; Snell et al., 2014). On notera que, tandis que certains modèles de végétation prédisent l'aire de répartition de communautés végétales ou types de végétation (ex. forêt méditerranéenne, forêt tempérée mixte, forêt boréale résineuse, tundra, etc. ; Hickler et al., 2012), d'autres prédisent la répartition d'espèces individuelles (Gutierrez et al., 2016; Morin et al., 2008).

Parmi les modèles de végétation, les modèles de succession par trouée (« *gap models* » ; Figure 21) simulent les processus écologiques clefs (régénération, croissance, mortalité, compétition) en fonction de facteurs biotiques et abiotiques (températures, précipitations, caractéristiques du sol), pour des arbres individuels ou des cohortes d'arbres, sur des « *patches* » de petite surface, simulant ainsi la dynamique du peuplement suivant la création d'une trouée créée par la mort d'un arbre dominant de la canopée (Bugmann, 2001). Ces « *patches* » évoluent indépendamment les uns des autres, les modèles simulant la compétition entre arbres ou cohortes d'arbres au sein de chaque « *patch* ». Ils peuvent ensuite être agrégés pour représenter l'évolution du peuplement dans son ensemble. Premier né des modèles de succession, JABOWA (Botkins, 1972) a depuis été suivi par des centaines de modèles développés pour simuler la dynamique des forêts dans la plupart des biomes forestiers (Bugmann, 2001 ; Kimmins, 2004).

Modèle de référence pour simuler la dynamique des forêts de montagne d'Europe centrale (Bugmann, 1996 ; Huber et al., 2021 ; Jöchner et al., *in prep*), ForCLIM a été également appliqué avec succès dans d'autres zones d'Europe (e.g., Huber et al., 2018 ; Huber et al., 2020 ; Lafond et al., *in prep-a* ; Mina et al., 2017a; Rasche et al., 2013) et du monde, par exemple en Amérique du Nord (Bugmann et Solomon, 2000; Gutierrez et al., 2016) et en Chine (Shao et al., 2001). Comme les autres modèles de succession (ex. LPJ-Guess ; Hickler et al., 2012), ForCLIM est un bon modèle candidat pour la simulation des impacts du changement climatique sur les forêts car il est à la fois capable de (i) simuler la réponse individuelle de différentes essences (plus de 30) à des changements de conditions environnementales, et de (ii) simuler la compétition intra- et interspécifique, et donc projeter l'évolution de la composition des forêts dans le temps, en réponse aux effets combinés du climat et de la compétition pour les ressources. Ce modèle est également capable de tenir compte de variations à petite échelle des caractéristiques du peuplement et du site (ex. topographie, caractéristiques du sol), ce qui permet d'étudier la réponse des peuplements à différentes échelles : du peuplement au continent (Chapitre 1). ForCLIM simule

toutefois la phénologie des espèces de manière simplifiée, ce qui limite probablement sa capacité à simuler la dynamique des espèces aux limites d'aire de distribution, et notamment à la limite supérieure des arbres en altitude (cf. ci-dessous, Figure 33; voir aussi Chapitre I.3, Figure 8).

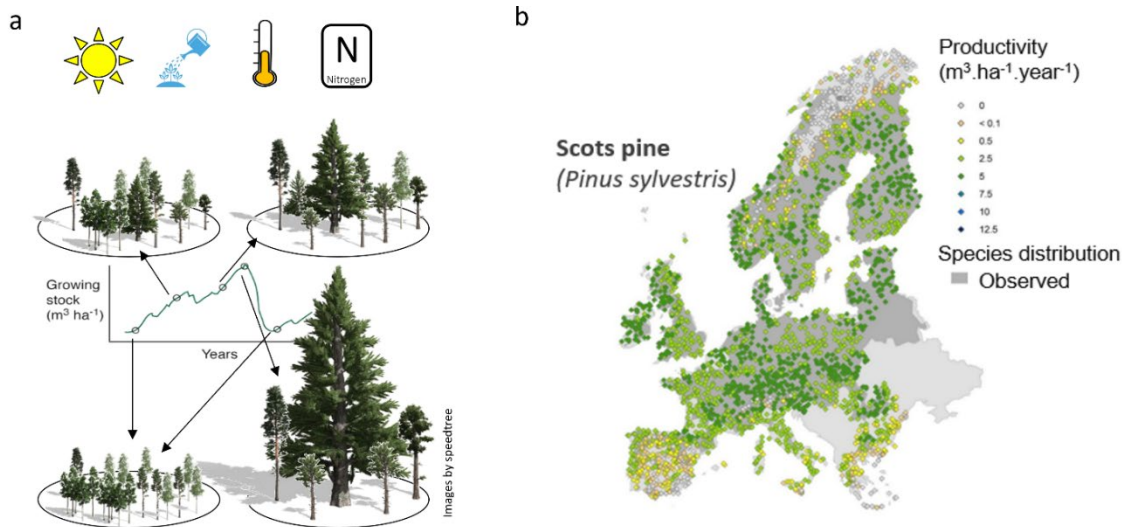


Figure 21 Description schématique du modèle ForCLIM (a) et exemple d'application pour prédire la productivité et l'aire de répartition du pin sylvestre en Europe (b).

Grâce à leur représentation explicite des différents processus déterminant la dynamique des forêts, les modèles mécaniste (ou modèles basés sur les processus) peuvent également être utilisés comme support pour formaliser les connaissances. Les modèles peuvent en effet être utilisés comme cadre conceptuel pour tester une hypothèse ou comparer différentes représentations d'un processus écologiques (ex. inclusion d'un nouveau processus, comparaison de différents structures et/ou paramétrisation d'un sous-modèle). Ils peuvent par exemple être utilisés pour de mieux comprendre l'impact de certains processus sur la répartition et la croissance des espèces, notamment en limite d'aire : impact de la phénologie sur l'aire de distribution des espèces et sa réponse au changement climatique (Morin et al., 2007) ; impact du manteau neigeux sur la limite supérieure des arbres le long d'un gradient d'altitude (Jöchner et al., in prep ; Annexe A) ; impact de différentes hypothèses sur l'effet du CO₂ sur la productivité des forêts et leur réponse au changement climatique (Reyer et al., 2014) ; impact de différentes formulations alternative des principaux processus démographiques (régénération, croissance, mortalité) et de la transmission de la lumière dans le peuplement sur la dynamique du peuplement dans différents contextes écologiques (Huber et al., 2020 ; cf. Chapitre IV.2.c).

b. Des modèles comme outils d'aide à la décision pour la gestion forestière

Les modèles traditionnellement utilisés comme support à la décision en gestion forestière visent à prédire le rendement (i.e., la production de bois attendue) pour un peuplement donné, en fonction de sa composition, de sa gestion et de son contexte écologique (généralement caractérisé par un indice de fertilité, *site index*). Les tables de croissance ou tables de production (*yield tables*) développées dès le XVIII^{ème} siècle, qui prédisent les valeurs de surface terrière ou de volume d'un peuplement en fonction de son âge, sont ainsi considérés comme les premiers « modèles » développés pour la gestion forestière. Ces tables ont évolué au cours du temps, pour se transformer en simulateurs de croissance avec l'apparition des ordinateurs (Pretzsch, 1999). Ces modèles sont purement empiriques, et prédisent avec justesse la croissance des peuplements tant que leur application reste dans le domaine de validité du modèle (donc dans des conditions similaires aux données utilisées pour la calibration) (Peng, 2000 ; Porté et Bartelink, 2002). Ils ne sont donc typiquement pas adaptés aux prédictions sous changement climatique, bien que des développements méthodologiques récents (ex. réestimation de l'indice de fertilité en fonction des conditions environnementales ; Seynave et al., 2005, 2008) ouvrent des voies possibles à leur utilisation dans des environnements changeants (Fontes et al., 2010).

L'intérêt croissant porté à la multifonctionnalité des forêts, et notamment aux peuplements mélangés et irréguliers, a mené à une évolution vers des modèles plus complexes, passant de l'échelle peuplement à l'échelle arbre, et de modèles aspatiaux à des modèles spatialement explicites (ex. Samsara2), capables de simuler les interactions entre individus, et notamment la compétition pour la lumière (Porté et Bartelink, 2002). En parallèle, le développement de modèles mécanistes modélisant les processus écologiques de manière explicite, et notamment la réponse de différentes essences aux variations des conditions environnementales et la compétition intra- et interspécifique, a permis de soutenir le développement de modèles pour les forêts hétérogènes (y compris les modèles de succession par trouée comme ForCLIM).

Enfin, l'intérêt pour la gestion holistique des écosystèmes, aussi appelée gestion écosystémique (Bergeron et al. 1999; Gauthier et al., 2008 ; Seymour et al. 2002), porte le développement de modèles de succession comme LANDIS II (Scheller and Mladenoff, 2004; Scheller et al., 2007) ou LANDCLIM (Schumacher et al., 2004, 2006), capables de simuler la dynamique naturelle des forêts à l'échelle du paysage, et notamment les perturbations naturelles (feux de forêts, épidémies d'insectes, tempêtes etc.), en fonction des conditions environnementales (Pretzsch et al., 2008 ; Taylor et al., 2009).

Les modèles ont ainsi évolué pour pouvoir mieux répondre aux questions de gestion, et notamment à l'intérêt pour les peuplements mixtes, les peuplements irréguliers (ou les deux), ainsi que pour l'adaptation au changement climatique et la simulation des perturbations naturelles. Les différents types de modèles (empiriques, mécanistes – processus, ou hybrides) ont toutefois chacun leurs forces et limites, ce qui explique qu'un type de modèle ne soit pas devenu dominant mais plutôt que la **diversité des questions de gestion justifie la coexistence de ces différents modèles, qui ont chacun leur application** (Fontes et al., 2010 ; Peng, 2000). Sans prétendre brosser une revue de littérature complète du sujet – je renvoie le lecteur aux revues existantes (Fontes et al., 2010 ; Peng, 2000 ; Porté et Bartelink, 2002 ; Pretzsch et al., 2008 ; Taylor et al., 2009), nous allons ci-après illustrer des exemples d'application de différents types de modèles utilisés comme support d'aide à la décision.

Dans la section précédente, nous avons discuté de l'application de différents types de modèles (modèles d'enveloppe bioclimatique vs modèles mécanistes ou orientés processus) pour prédire la réponse des forêts aux changements de conditions environnementales dans l'optique de prédire l'aire de répartition et la productivité des espèces, et leur évolution sous changement climatique. Bien que ces résultats puissent être utilisés pour guider la gestion (Pecchi et al., 2019), et notamment le choix des essences d'avenir dans différentes zones, cela ne représente qu'un cas d'application bien particulier des modèles mécanistes (et le seul cas d'application des modèles enveloppe).

La force des modèles de succession par trouée (*gap models*) comme ForCLIM repose sur leur généralité, qui leur permet de simuler la dynamique des forêts pour une large gamme de conditions environnementales, et à différentes échelles (cf. Chapitre I). Leur application comme support d'aide à la décision pour la gestion forestière était relativement limitée dans le passé, ces modèles n'ayant pas vocation à prédire la productivité d'essences individuelles de manière fiable – et performant à ce sujet généralement moins bien que les modèles empiriques (Peng, 2000, Porté et Bartelink, 2002). L'intérêt pour l'adaptation des forêts au changement climatique et la gestion écosystémique ont toutefois poussé le développement et l'utilisation des modèles de succession pour la gestion depuis le début des années 2000 (Fontes et al., 2010 ; Taylor et al., 2009). Des progrès ont ainsi été réalisés pour améliorer la capacité prédictive de ces modèles et leur utilisation comme outil d'aide à la décision, bien qu'il reste d'importants efforts à faire pour évaluer ces modèles, le réalisme des processus simulés et la fiabilité de leurs prédictions (Fontes et al., 2010 ; cf. section suivante).

Dans le cas de ForCLIM, le développement de plusieurs algorithmes de sylviculture (Mina et al., 2017b ; Rasche et al., 2011 ; Thrippleton et al., 2020) a notamment permis d'utiliser le modèle pour simuler différents scénarios de gestion et leurs impacts sur les services écosystémiques (Mina et al., 2017a ; Rasche et al., 2013). Le fait que le modèle soit généralement utilisé pour simuler les processus démographiques par cohortes d'arbres dans des patches non spatialement explicite limite toutefois le réalisme des interventions simulées et de la réponse du peuplement. De plus, bien que les niveaux de stock sur pied (surface terrière) prédits par le modèle soient généralement cohérents avec les valeurs observées dans différents contextes écologiques (Irauscheck et al., 2022 ; Mina et al., 2017b ; Rasche et al., 2011), les biais de prédiction peuvent être très importants dans certains cas, et notamment dans les situations extrêmes, comme les stations sèches (Mina et al., 2016) ou en limite d'aire de répartition (cf. Annexe A ; Jöchner et al., *in prep*). Ce constat a amené à une évaluation et révision approfondie du modèle, que nous détaillerons ci-après (cf. sections 2.b-d de ce chapitre).

Les modèles individu-centrés et spatialement explicites (ou dépendant des distances) comme Samsara2 (Courbaud et al., 2015), SORTIE/BC (Coates et al., 2003) ou TASS (Government of British Columbia, 2018 ; cf. Figure 23), simulent les processus démographiques (croissance, régénération, mortalité) à l'échelle de l'arbre, et tracent ainsi l'évolution des caractéristiques d'arbres individuels dans le peuplement, ainsi que leur position spatiale. Ils sont donc particulièrement adaptés pour modéliser la compétition entre arbres individuels (notamment pour la lumière), pour simuler la réponse des peuplements à la sylviculture de manière fine, et la dynamique des peuplements hétérogènes (mixtes et irréguliers), mais sont généralement limités dans l'étendue spatiale et temporelle de leur application par leur coût élevé en temps de simulation (Porté et Bartelink, 2002).

Le modèle Samsara2 (Courbaud et al., 2015), par exemple, modélise les processus démographiques et la compétition pour la lumière de manière spatialement explicite (Courbaud, 2000; Courbaud et al., 2003) (Figure 26), ce qui le rend particulièrement adapté à la simulation de la dynamique des forêts hétérogènes de montagne (Figure 22). Couplé à un algorithme de sylviculture irrégulière (Lafond et al., 2014), le modèle est capable de simuler une large gamme de pratiques de gestion en futaie irrégulière visant à moduler la structure du peuplement (horizontale, verticale et spatiales) et donc le dosage de la lumière dans le peuplement et son impact sur la régénération et l'équilibre du mélange sapin-épicéa. Nous avons vu des exemples d'application du modèle évaluant l'effet de la dynamisation de la sylviculture et de l'agrégation spatiale des arbres prélevés (Chapitre II.2 ; Lafond et al., 2014), ou encore l'analyse de l'effet de

la gestion sur les compromis entre services écosystémiques (Chapitre III.3 ; Lafond et al., 2015, 2017). Nous analyserons le modèle, son comportement et sa performance plus en détail ci-après (Chapitre IV.2), Samsara2 servant d'exemple pour l'application de l'approche « d'évaluation ». Au-delà de son temps de calcul élevé (20 min pour une simulation de 150 ans sur 4 ha), qui limite la taille des peuplements simulés, la principale limite de Samsara2 est le fait que le modèle ne soit pas climato-sensible, et donc incapable de simuler l'impact du changement climatique sur la dynamique des forêts.

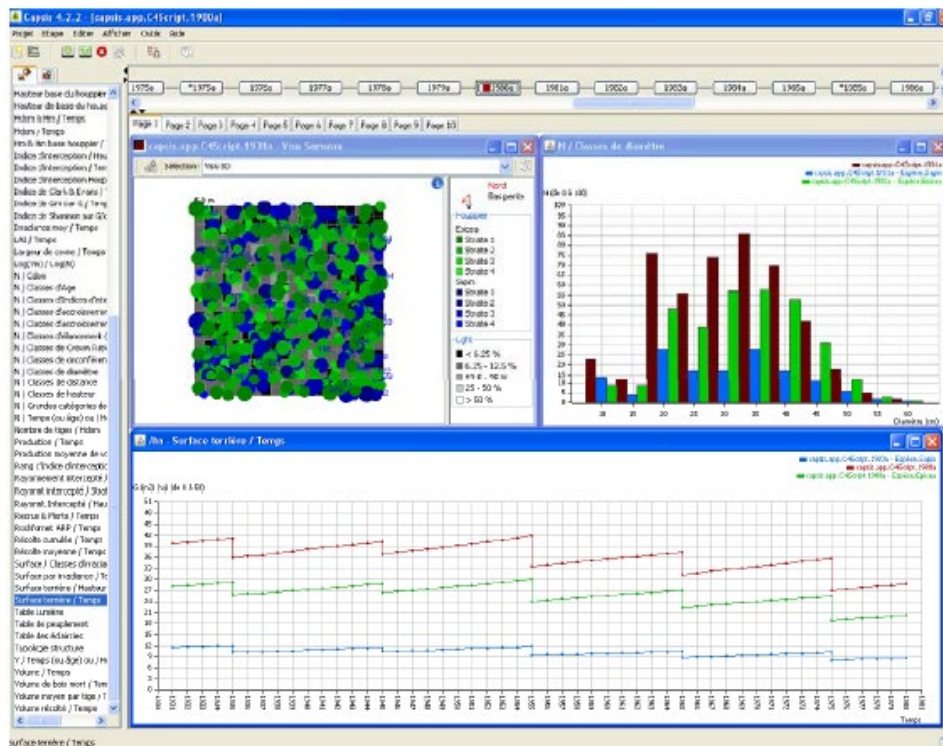


Figure 22 Simulation de l'évolution d'un peuplement irrégulier et mélangé (sapin en bleu, épicéa en vert) sous un scénario de sylviculture irrégulière pied à pied, réalisée avec le modèle Samsara2 sur la plateforme de simulation Capsis4.

Malgré leurs limites, la bonne capacité prédictive des modèles de croissance purement empiriques, qui prédisent le rendement pour une essence donnée en fonction des conditions écologiques (indice de fertilité, *site index*), fait qu'ils sont toujours utilisés aujourd'hui comme support d'aide à la décision (Fontes et al., 2010 ; Peng, 2000 ; Porté et Bartelink, 2002). Ils sont notamment utilisés dans les modèles de planification forestière pour projeter l'approvisionnement en bois à l'échelle du paysage sous différents scénarios de gestion.

C'est par exemple le cas des différents travaux présentés dans les Chapitres II.3 et III.2.a, qui reposent sur un cadre méthodologique similaire (Figure 23), à quelques variations près, à celui utilisé par les gestionnaires forestiers pour réaliser les études d'approvisionnement en bois qui servent de support à la rédaction des plans de gestion en Colombie Britannique. Deux modèles sont classiquement utilisés pour générer les courbes de croissance utilisées dans ces analyses (VDYP et TIPSY, cf. Figure 23), notamment parce que ce sont les modèles de références requis par le gouvernement de Colombie Britannique pour réaliser les études servant à valider les plans de gestion (Penner, 2020). VDYP est un modèle de croissance empirique à l'échelle du peuplement, qui prédit la croissance de peuplement régénérés naturellement et non perturbés, en fonction du contexte écologique, de l'essence, de l'âge et des caractéristiques initiales du peuplement (si initialisé à partir d'un inventaire). Il est utilisé pour produire les courbes de croissance utilisés dans les modèles d'optimisation de l'approvisionnement en bois (ex. Woodstock, cf. Chapitre III.2 ; Patchworks, cf. Chapitre II.3) pour les peuplements régénérés naturellement. TIPSY est un métamodèle d'un modèle plus complexe (TASS, modèle individu-centré et spatialement explicite mais non public), sous forme de table à plusieurs entrées, et prédit les caractéristiques de peuplement purs régénérés artificiellement en fonction de leur âge, composition, et densité de plantation (entre autres). Ces modèles ne sont toutefois pas capables de simuler les effets du changement climatique, ni la réponse de tous les peuplements à l'éclaircie (Penner, 2020). Les études d'approvisionnement en bois sont donc généralement limitées dans leur capacité à simuler autre chose que le *status quo* (climat actuel et gestion consistant à effectuer des coupes à blanc et à replanter, sans effectuer de traitements intermédiaires).

Dans le cadre du projet *Thinning*, nous nous sommes mis à la place de professionnels chargés de simuler l'effet du changement climatique et de différentes options d'adaptation (éclaircie, diversification et migration assistée) avec les outils disponibles en Colombie Britannique (modèles et données). A cette fin, nous avons mis en place une boîte à outil couplant différentes données et modèles (Figure 23 ; cf. Chapitre II.3), de manière à simuler les différentes composantes du problème de gestion (éclaircie, changement climatique, espèces alternatives). Cette boîte à outil combine différents types de modèles : (i) les modèles de croissance classiquement utilisés pour produire les courbes de croissances utilisées dans les analyses d'approvisionnement en bois (TIPSY et VDYP, respectivement pour les peuplements gérés et non-gérés) ; (ii) le modèle individu-centré et spatialement explicite TASS III (version publique de TASS calibrée pour un nombre limité d'espèces) pour simuler l'effet de l'éclaircie sur une sélection de peuplements et en dériver des fonctions de correction à appliquer aux courbes de croissance de base pour l'ensemble des peuplements ; (iii) le modèle LANDIS-II pour simuler les

effets du changement climatique et les différents scénarios de composition alternative (d'après l'étude de Hof et al., (2017)) et en dériver des fonctions de correction à appliquer aux courbes de croissance de base ; (iv) un modèle d'optimisation de l'approvisionnement en bois à l'échelle du paysage intégrant ces différentes courbes et des données d'inventaire pour simuler la gestion et l'évolution de la forêt, qui est classiquement utilisé pour ce type d'étude (Patchworks™ ; Spatial Planning Systems, 2020). Bien qu'elle fasse un peu « bricolage », cette approche de « boîte à outil » n'est pas nouvelle et est implémentée dans les cas où il n'existe pas d'outil permettant d'aborder tous les aspects d'un problème de gestion, mais où la combinaison de plusieurs outils spécialistes de chaque aspect peut permettre d'apporter de premiers éléments de réponse (Sturtevant et al., 2007; Seely et al., 2004). Le problème dans notre cas était que le nombre de modèles disponibles pour les forêts de Colombie Britannique est relativement limité, d'autant que le gouvernement ne « cautionne » que très peu d'entre eux (Penner, 2020). Bien que plusieurs modèles aient été calibrés pour certaines régions de la Province dans le passé (ex. SORTIE/BC ; Coates et al., 2003), leur utilisation comme support d'aide à la décision demande qu'ils soient recalibrés et validés dans différents contextes avant d'être acceptés (Penner, 2020).

Un autre problème majeur que nous avons rencontré est le manque d'information sur la structure, calibration et validation de ces différents modèles, pourtant couramment utilisés pour guider la gestion forestière en Colombie Britannique. Ce problème n'est pas nouveau, et est clairement une barrière à l'utilisation de ces outils comme support à la décision (Penner, 2020).

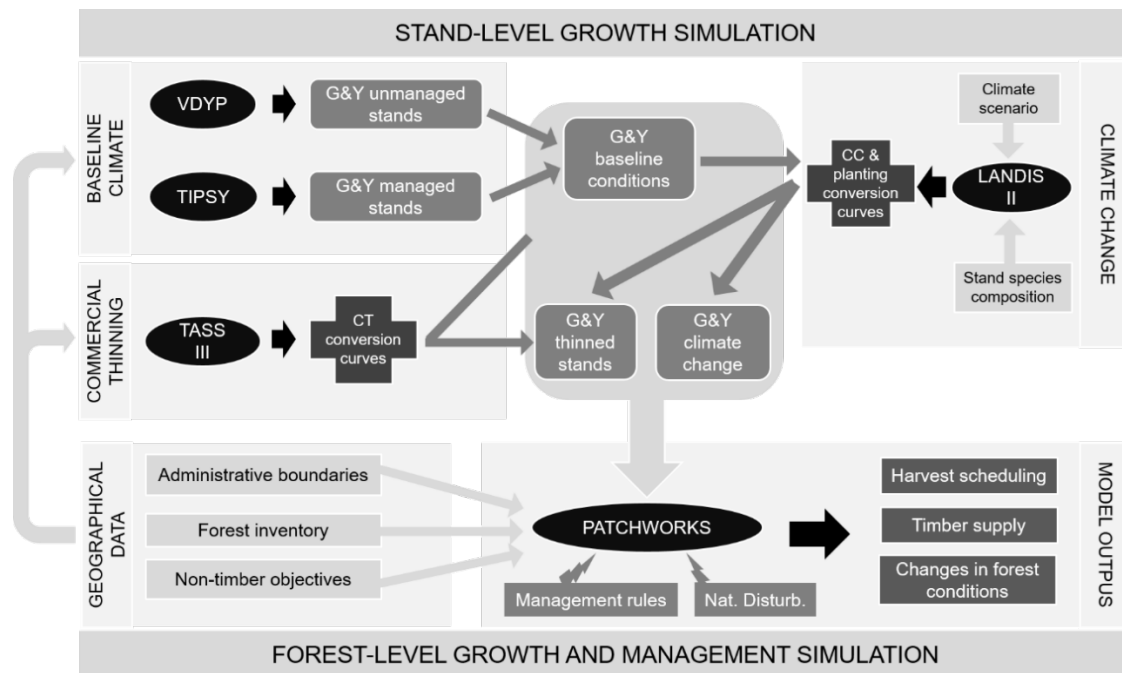


Figure 23 Cadre méthodologique de type « boîte à outil » utilisé pour l'analyse de différents scénarios de gestion en Colombie Britannique (Lafond et al., in rev).

Enfin, simuler l'impact des changements globaux sur les écosystèmes forestiers nécessite non seulement de simuler l'effet du changement climatique, mais également de considérer l'impact des perturbations naturelles (Seidl et al., 2011a). Dans le cadre du projet BioSAFE, nous avons cherché à évaluer l'impact d'invasion d'insectes exotiques (ex. *Lymantria dispar asiatica*) sur les forêts de Colombie Britannique et les différents services écosystémiques qu'elles rendent. Utilisant la plateforme de modélisation et simulation spatiale *SpaDES* (Chubaty et McIntire, 2019) comme environnement, nous avons couplé le modèle de planification forestière *ws3* (Paradis, 2021) avec un modèle d'invasion et des modèles de services écosystémiques (Figure 24). Le modèle de planification forestière est relativement similaire au cadre méthodologique classique décrit ci-dessus (sans changement climatique) et utilise un inventaire des forêts et des courbes de croissance pour planifier les coupes rases et simuler l'évolution des forêts. Le modèle d'invasion simule les processus d'introduction, établissement, dispersion et impact de différentes espèces invasives, en fonction de traits spécifiques (ex. distance de vol pour *Lymantria*) et de cartes d'habitat potentiel produites par des modèles de niche écologique (cf. Figure 20 ci-dessus). Pour la production de bois, les volumes de récolte prédits par *ws3* sont multipliés par des prix moyens pour calculer leur valeur économique (*partial budgeting*). La valeur récréative des forêts est estimée à partir de photos et données tirées des réseaux sociaux (cf. Chapitre III.4 ; Figure 19 ; Lingua et al., 2022). En permettant de simuler différents scénarios d'invasion et leurs effets sur les forêts et les services écosystémiques, cet outil permet de quantifier les impacts socio-économiques potentiels de différentes espèces exotiques, et de les comparer aux coûts de prévention et de contrôle de ces invasions pour guider la gestion de ces espèces invasives.

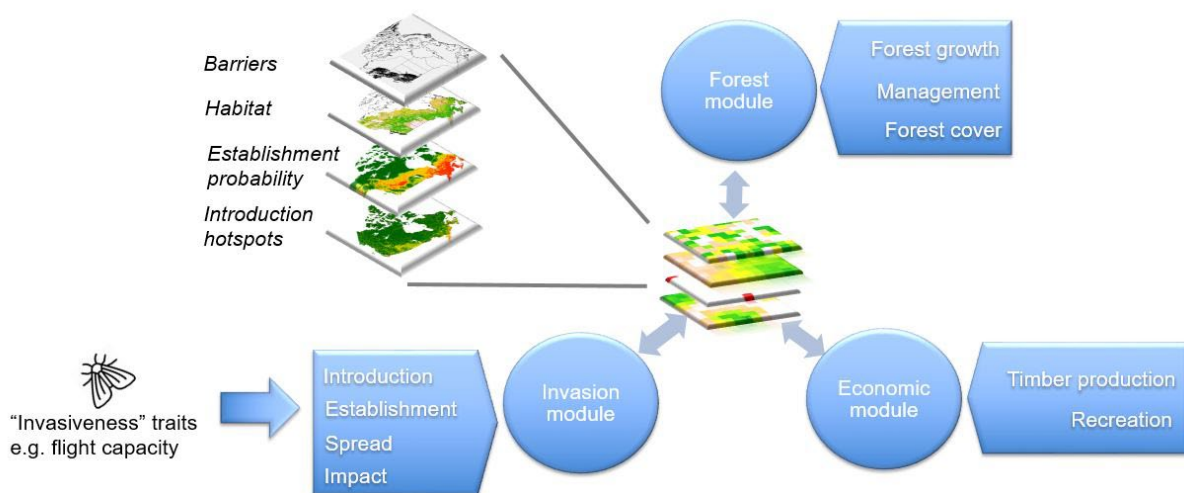


Figure 24 Description schématique de l'outil d'aide à la décision développé dans le cadre du projet BioSAFE

2. L'importance du cycle d'évaluation-amélioration des modèles

Avec l'augmentation de l'utilisation des modèles comme outil d'aide à la décision, notamment pour évaluer les effets des changements globaux sur les écosystèmes et l'efficacité de mesures de gestion alternatives, la fiabilité de leurs prédictions devient un enjeu majeur (Bennett et al., 2013; Clark et al., 2001; Mouquet et al., 2015; Purves et Pacala, 2008; Schmolke et al., 2010). Pour augmenter la confiance en leurs modèles, les modélisateurs les évaluent en comparant leurs prédictions à des données d'observation (ex. données d'inventaires) ou à des connaissances théoriques (ex. écologie des populations, des communautés).

Dans le cas des modèles de dynamique forestière, il est courant de comparer la composition des forêts (i.e., de la communauté des arbres) prédite à l'équilibre (sans gestion) à la végétation naturelle potentielle sur ce même site (Bugmann, 1996; Lexer and Honninger, 2001; Botkin, 1993) ou à la composition de forêts mûres non gérées (« *old growth* » forests) (Pacala et al., 1996; Rüger et al., 2007), ou bien d'utiliser des séries historiques de données d'inventaires pour de comparer l'évolution du stock (ex. surface terrière) (Wehrli et al., 2005; Wehrli et al., 2007) et de la structure (ex. distribution en diamètre) (Didion et al., 2009; Purves et al., 2008 ; Seidl et al., 2005; Wehrli et al., 2005) prédites et observées.

Ces comparaisons des prédictions à la structure et composition observées sont toutefois généralement limitées par l'existence de données historiques (qui sont somme toute rares), et ne permettent d'évaluer la fiabilité des prédictions des modèles que contre des tendances observées dans le passé (en termes de conditions environnementales et de pratiques de gestion). Or l'urgence aujourd'hui, et c'est bien ce qui fait la force des modèles (vs des observations terrains – cf. introduction), est d'utiliser les modèles pour prédire l'évolution des forêts sous des scénarios de changement des conditions environnementales et/ou des pratiques de gestion. Avant de pouvoir utiliser les prédictions d'un modèle pour élaborer des recommandations de gestion, il est donc nécessaire d'obtenir une estimation complète de leur fiabilité, en ayant non seulement une vision globale de ses forces, faiblesses et domaine de validité (conditions environnementales et échelle temporelle), mais également une compréhension détaillée du niveau de confiance que l'on peut avoir en chacune des variables de sortie, et de l'interprétation que l'on peut en faire au regard des biais de prédiction et incertitudes du modèle.

De nombreux auteurs ont émis des recommandations quant aux bonnes pratiques pour le développement et l'évaluation des modèles (Augusiak et al., 2014; Grimm et Railsback, 2005 ; Grimm et al., 2010; Grimm et al., 2014 ; Prisley et Mortimer, 2004; Shaeffer, 1980; Soares et al., 1995; Rykiel, 1996; Schmolke et al., 2010 ; Vanclay et Skovsgaard, 1997). Ces guides proposent

des séquences d'étapes de développement et d'évaluation-validation (parfois appelés « évaluation », cf. Augusiak et al. (2014)), qui varient sensiblement selon les auteurs mais incluent généralement les étapes de conception, paramétrisation/calibration, prédiction, évaluation et analyse de sensibilité, qui peuvent éventuellement aboutir à la modification du modèle (structure ou paramétrisation) (Figure 25). Les objectifs de ce processus sont multiples : (i) améliorer la crédibilité du modèle, en montrant qu'il a été soumis à une procédure de vérification complète (Vanclay et Skovsgaard, 1997) ; (ii) évaluer si le modèle est adapté à l'utilisation que l'on veut en faire, et notamment évaluer la fiabilité de ses prédictions et des conclusions que l'on peut en tirer (Rykiel, 1996) ; (iii) améliorer la compréhension de la structure et du comportement du modèle, pour mieux comprendre ses prédictions (Augusiak et al., 2014; Grimm et Railsback, 2005). Ce dernier point est essentiel, car l'augmentation de la complexité des modèles écologiques, du fait de la diversité des processus simulés et du grand nombre de paramètres et variables d'entrées, transforme rapidement les modèles en « boîtes noires » pour l'utilisateur. C'est d'autant plus vrai lorsqu'il existe une forte hétérogénéité des différents éléments du modèle et des non-linéarités dans les différents processus modélisés, ce qui rend le comportement du modèle (et ses prédictions) difficiles à anticiper (Brailard, 2013). Ainsi, la confiance que l'on a dans un modèle ne doit pas seulement venir de la comparaison de ses prédictions avec des données d'observations, mais doit également tenir compte de sa structure, des différents processus élémentaires modélisés, et de la cohérence des prédictions issues de leur assemblage (Dutreuil, 2013).

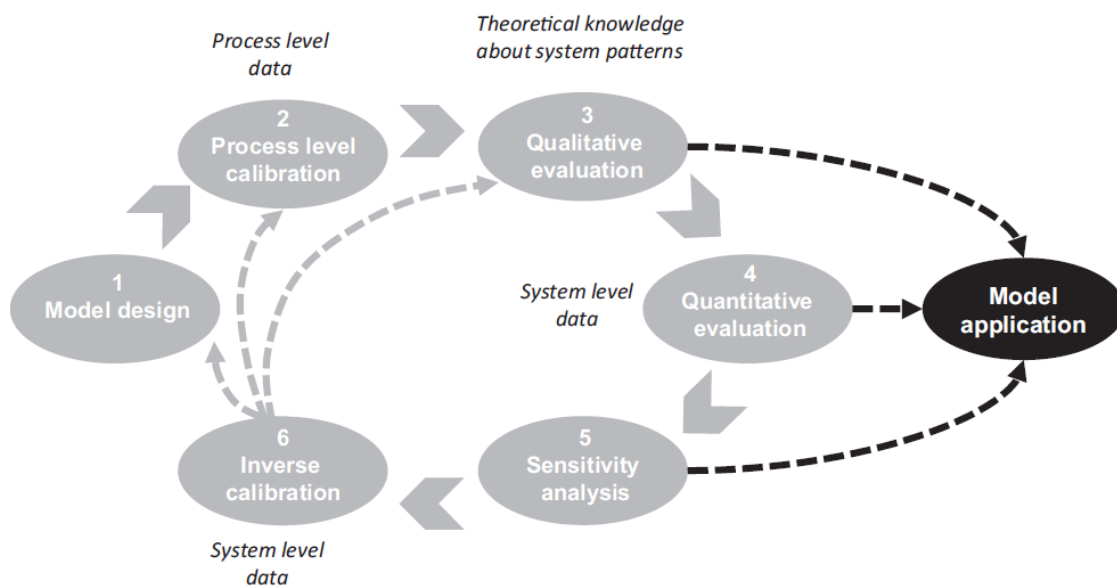


Figure 25 Cycle d'évaluation (Courbaud et al., 2015)

Ces approches « d'évaludation » sont toutefois rarement appliquées dans leur intégralité (Schmolke et al., 2010), le long processus de développement, évaluation et amélioration des modèles menant généralement à l'étirement dans le temps de ces différentes étapes et donc à l'éparpillement de la publication de leurs résultats, ce qui limite notre capacité à obtenir une vision globale des forces et faibles de chaque modèle.

C'est notamment le cas du modèle ForCLIM, dont la capacité à reproduire l'aire de répartition (Gutierrez et al., 2016 ; Figure 21), la structure et composition de forêts gérées et non-gérées a été évaluée dans différents contextes écologiques (Bugmann et Solomon, 2000 ; Irauscheck et al., 2021 ; Mina et al., 2017b ; Rasche et al., 2011), en évaluant parfois différentes hypothèses de modélisation des processus écologiques (Bircher et al., 2015 ; Mina et al., 2016 ; Jöchner et al., in prep ; Huber et al., 2020), ou en analysant la sensibilité des prédictions aux paramètres du modèle (Huber et al., 2018 ; cf. ci-dessous). Il manque toutefois une approche complète permettant d'obtenir une compréhension globale des forces et faiblesses du modèle.

Dans le cadre de mes travaux de thèse à Irstea (INRAE) Grenoble, nous avons au contraire tenu à soumettre le modèle Samsara2 à un processus complet « d'évaludation », combinant ainsi les travaux de différents membres de l'équipe (Lafond et al., 2012, Courbaud et al., 2015 ; Lagarrigues et al., 2015) dans un effort commun visant à évaluer et améliorer le modèle (ce qui a nécessité de répéter plusieurs fois le processus de développement – évaluation – amélioration du modèle) avant de s'en servir comme support à l'expérimentation sylvicole (Lafond et al., 2014, 2015, 2017).

Je décris par la suite ce travail « d'évaludation » du modèle Samsara2, en illustrant certaines des étapes clefs et les leçons que nous en avons tiré. Je montre ensuite qu'il est possible d'aller plus loin dans les enseignements tirés de l'analyse de sensibilité d'un modèle, et dans la démarche d'évaluation et d'amélioration, comme nous l'avons fait avec les travaux menés sur le modèle ForCLIM dans le cadre de la thèse de Nica Huber à l'ETH Zürich.

a. Application de l'approche « d'évaludation » au modèle Samsara2

Hébergé par la plateforme de simulation Capsis4 (de Coligny, 2005, 2007; Dufour-Kowalski et al., 2012) (Figure 22), le modèle Samsara2 est un modèle individu centré et spatialement explicite simulant la dynamique forestière (croissance, mortalité, régénération naturelle) dans les sapinières-pessières irrégulières de montagne (Figure 26). Comme ses prédécesseurs (Courbaud, 1995, 1997, 2004), il est fondé sur la compétition pour la lumière (Courbaud, 2000; Courbaud et al., 2003), ce qui le rend particulièrement adapté à l'étude des effets de la sylviculture irrégulière sur la dynamique des peuplements, au travers du dosage de la lumière (Cordonnier et al., 2008; Courbaud et al., 2001; Lafond et al., 2014).

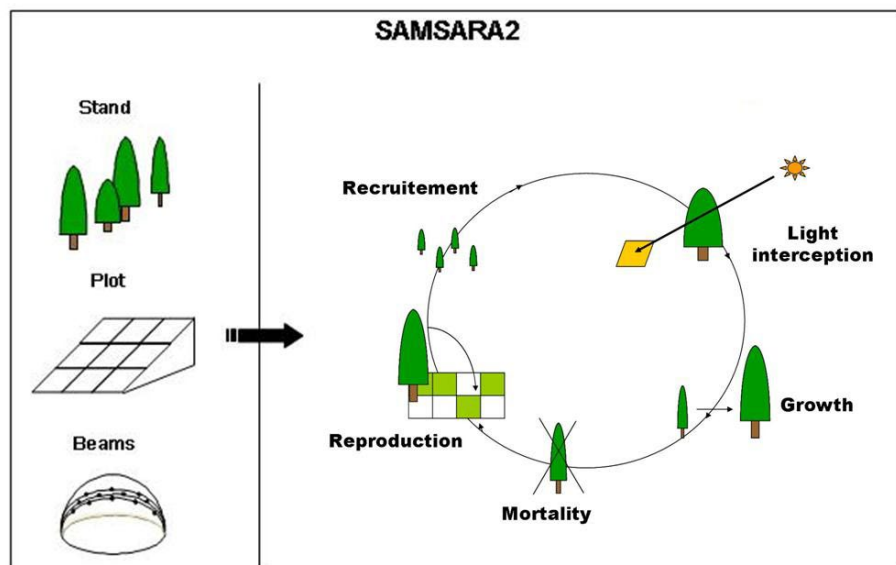


Figure 26 Schéma descriptif du modèle Samsara2 (Benoît Courbaud)

Le développement du modèle Samsara2 a été initié lors de la thèse de Ghislain Vieilledent, avec la calibration empirique des modèles de croissance, régénération (Vieilledent, 2009) et mortalité (Vieilledent et al., 2010b; Vieilledent et al., 2009), ainsi que des relations allométriques (e.g., hauteur-diamètre, diamètre-dimensions du houppier) (Vieilledent et al., 2010a). Bien que chacun de ces sous-modèles ait été évalué indépendamment lors de son développement, il restait à vérifier que leur combinaison, et donc la modélisation des différents processus à l'échelle de l'individu (arbre), abouti à un comportement global cohérent du modèle Samsara2 à l'échelle de la communauté (peuplement forestier). Cette évaluation était ainsi une étape préalable à

l'utilisation du modèle comme support à l'expérimentation par simulation (cf. Chapitres II et III). Nous avons donc soumis le modèle à un processus « d'évaluation » (Figure 25), afin de vérifier la cohérence du modèle (fonctionnement, effets des paramètres) et des dynamiques simulées (évolution du stock, de la régénération, de la composition ...), ainsi que d'évaluer la capacité prédictive du modèle (détection et quantification de biais de prédiction).

L'évaluation qualitative du modèle s'est appuyée sur l'analyse des patrons d'évolution de la structure et de la composition, observés sur des simulations à long terme avec ou sans perturbations naturelles (trouées de 3000 m² tous les 150 ans reproduisant les régimes de tempête dans les Alpes).

La démarche d'évaluation quantitative s'est appuyée sur des simulations rétrospectives de la dynamique et de la gestion forestière. Nous avons utilisé les données historiques de gestion d'une vingtaine de peuplements de la forêt de Queige (Massif du Beaufortain, en Savoie, Alpes du Nord françaises), qui donnent des informations sur l'état du peuplement à différentes dates (3 inventaires) et le suivi des coupes sur une période de 50 ans (1931-1980). La démarche consistait alors à reconstituer un peuplement initial à partir du premier inventaire (1931), à simuler son évolution sur la période 1931-1980, et à comparer les caractéristiques du peuplement (stock, structure, composition) prédites par le modèle avec celles observées sur le terrain lors des inventaires. Ces simulations rétrospectives se sont toutefois heurtées au problème du faible niveau de détail des données historiques de suivi des coupes (i.e., nombre de tiges N et volume total V prélevés par année), qui a nécessité le développement (et la validation) d'un algorithme de sylviculture visant à reproduire des opérations sylvicoles à partir de la distribution du peuplement avant coupe et de ces données de gestion agrégées (N , V) – Algorithme « *NV Thinner* » (Lafond et al., 2012).

Enfin, une analyse de sensibilité globale a été menée afin de vérifier la cohérence interne du modèle, d'étudier la réponse des variables de sortie aux variations des paramètres d'entrée, et de détecter les paramètres dont l'incertitude – sur la valeur moyenne estimée lors de la calibration – influence fortement les prédictions du modèle (Saltelli et al., 2000, 2008). Etant limités par le temps de calcul important du modèle, nous avons opté pour une méthode de *screening*, à savoir la méthode de Morris révisée (Campolongo et al., 2007; Cariboni et al., 2007; Morris, 1991), qui échantillonne l'espace des paramètres avec plusieurs « trajectoires » le long desquelles les paramètres sont variés un à un (OAT, *One At a Time*). Cette analyse de sensibilité a permis d'analyser le comportement du modèle, et de guider la sélection des paramètres candidats pour la recalibration (par approche bayésienne) de certains paramètres démographiques (Lagarrigues et al., 2015).

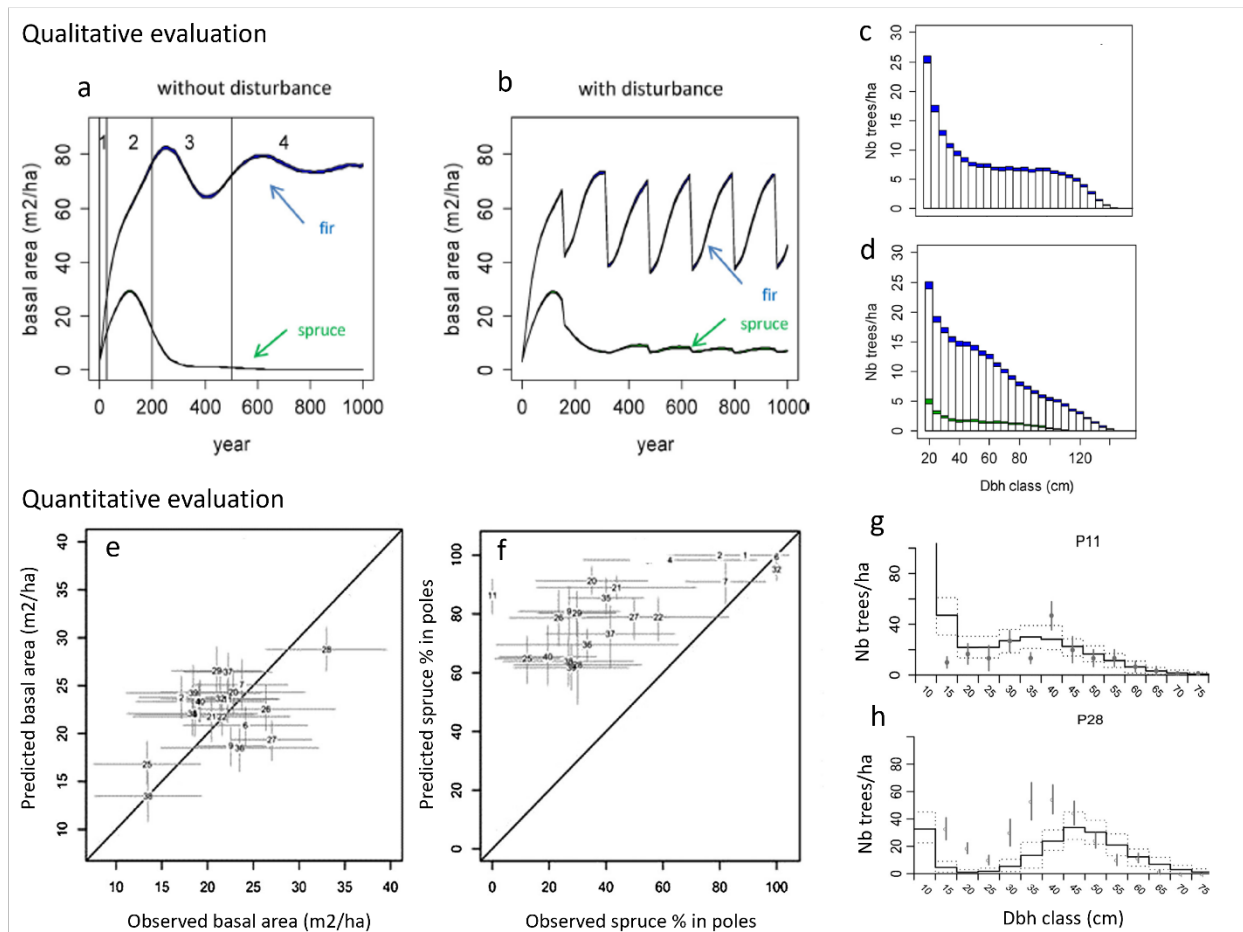


Figure 27 Illustration du processus « d'évaluation » du modèle Samsara2 (d'après Courbaud et al. 2015). Sélection de résultats des étapes d'évaluation qualitative (haut) et quantitative (bas) : évolution temporelle de la surface terrière du peuplement en absence (a) ou présence (b) de perturbations naturelles ; distribution en diamètre à l'équilibre en absence (c) ou présence (d) de perturbations naturelles ; comparaison de la surface terrière (e) et de la composition des perches (f) prédites et observées pour un ensemble de peuplements ; comparaison de la distribution en diamètre prédite (ligne continue, pointillés pour l'intervalle de confiance) et observée (points et barres d'erreur) pour deux peuplements (g, h).

Cette approche « d'évaluation » a permis d'analyser en détail comment les différents processus simulés à l'échelle de l'arbres influencent la dynamique du peuplement, et ont ainsi permis de mieux comprendre le comportement du modèle et d'évaluer la fiabilité de ses prédictions.

L'évaluation qualitative a montré que le modèle simulait de manière cohérente la dynamique des peuplements, et reproduisait notamment les différentes phases de l'évolution naturelle d'un peuplement sans perturbation (cf. Figure 27-a, numéros 1-4) : (1) initiation de la régénération, (2) exclusion des tiges (par compétition), (3) effondrement partiel et ré-initiation de la régénération, (4) forêt sur-mature (« *old growth* ») caractérisée par une dynamique de trouées liée à la mort d'arbres isolés (Oliver et Larson, 1996). L'évolution de densité du peuplement est

également cohérente avec le patron décrit dans Bormann et Likens (1979) : elle augmente rapidement, atteint un pic vers 90 m²/ha et s'est ensuite stabilisée à 70 m²/ha, ce qui est cohérent avec les valeurs observées en forêts mélangées de sapin et épicéa (71.4-110 m²/ha max, 47.1-62 m²/ha à l'équilibre) (Motta et al., 2011; Korpel, 1982 ; Leibundgut, 1982). Le modèle reproduit également le processus de succession naturelle, avec l'exclusion progressive de l'épicéa, espèce intolérante à l'ombre et la dominance du sapin, bien que son exclusion complète ne soit que rarement observée dans les forêts naturelles, où les petites perturbations permettent au contraire son maintien (Motta et al., 2011; Korpel, 1982 ; Leibundgut, 1982). Les simulations avec perturbations produisent une dynamique caractérisée par une alternance de phases d'effondrement et de croissance du peuplement (Figure 27-b), qui est cohérente avec la dynamique des peuplements de montagne sujets aux tempêtes (Korpel, 1982). En créant des ouvertures dans le couvert, ces perturbations amènent de la lumière au sol et stimulent ainsi la régénération, et permettent notamment à l'épicéa de se maintenir dans le peuplement (Motta et al., 2011; Korpel, 1982 ; Leibundgut, 1982), ce qui est cohérent avec les observations terrain et l'autécologie du sapin pectiné et de l'épicéa commun (Grassi et al., 2004; Stancioiu et O'Hara, 2006). Dans les deux types de simulations, la distribution en diamètre du peuplement (Figure 27-c&d) correspond avec la structure classique des peuplements irréguliers (en J inversé).

L'évaluation quantitative a ensuite permis de vérifier que, dans le moyen terme, le modèle projetait l'évolution des principales caractéristiques du peuplement de manière relativement fiable, avec des biais moyen de l'ordre de 5-9% après 50 ans de simulation (densité d'arbres, surface terrière, diversité des diamètres, volume, accroissement en volume), ce qui est dans la gamme basse des biais de prédiction rapportés pour des modèles similaires (Didion et al., 2009 ; Pacala et al., 1996; Seidl et al., 2005 ; Wehrli et al., 2007). Un autre point important est que nous n'avons pas détecté de biais systématique pour ces variables, le modèle sous-estimant ou surestimant leur valeur selon le peuplement considéré. Pour la surface terrière (Figure 27-e), par exemple, les écarts entre valeurs prédites et observées sont relativement faibles en comparaison à la gamme d'incertitude de la valeur observée (liée à la variabilité des valeurs mesurées dans les sous-placettes d'inventaire), et le biais moyen sur l'ensemble des peuplements est inférieur à 1 m²/ha (+0.96 m²/ha, soit + 6.9%). La distribution en diamètre était également reproduite de manière relativement correcte pour la plupart des peuplements (Figure 27-g&h), avec toutefois une surestimation du nombre d'arbres dans les petites catégories de diamètre, lié à une surestimation du recrutement. L'évaluation a ainsi mis en évidence une surestimation systématique du nombre de perches (en moyenne 8.5 x la valeur moyenne observée dans les placettes) (Figure 27-g&h), et notamment du nombre de perches d'épicéa, menant à une

composition déséquilibrée et fortement favorable à cette essence de lumière (Figure 27-f). D'autres études ont également mis en avant la difficulté à reproduire la structure en diamètre des peuplements avec précision (Didion et al., 2009 ; Irauschek et al., 2020). On notera toutefois que le modèle de régénération de Samsara2 a subi plusieurs modifications au cours de ce processus « d'évaludation », et qu'une version précédente prédisait au contraire des niveaux de régénération de l'épicéa trop faibles, qui ne répondaient que très peu à l'ouverture du couvert (Lafond et al., 2014 ; cf. Chapitre II.2).

L'analyse de sensibilité du modèle a montré la forte influence de trois paramètres démographiques du modèle (pour chaque espèce): deux paramètres contrôlant la croissance (forme et amplitude de la fonction de croissance), qui ont une forte influence sur l'ensemble des variables de sortie, et un paramètre lié à la régénération (contrôlant la production de graines), qui a une forte influence sur le nombre de tiges adultes et la densité et composition des perches, mais une influence plus faible sur les autres variables (du moins sur la période d'analyse de 50 ans). D'autres paramètres étaient également influents pour certaines variables, mais avec un effet moindre : deux paramètres contrôlant la mortalité (influençant le nombre d'arbres), plusieurs paramètres liés à la taille du houppier, qui contrôlent ainsi l'interception de la lumière, et des paramètres liés à la croissance en hauteur de l'épicéa, que ces trois paramètres clef. Cette analyse a ainsi mis en lumière la forte influence du processus de croissance dans les simulations du modèle, ce qui est cohérent avec le fait que la plupart des processus sont reliés à la taille des arbres, de manière directe ou indirecte via l'interception et la disponibilité de la lumière dans le peuplement. La croissance des arbres dominants a ainsi un rôle régulateur clef, en modulant la disponibilité de la lumière, avec des répercussions sur la mortalité et la régénération.

En plus de permettre de mieux appréhender la fiabilité du modèle, cette « évaludation » a permis de mieux comprendre comment les différents processus simulés à l'échelle de l'arbre, et leur intégration à l'échelle du peuplement, contrôlent la dynamique à moyen et long terme. Elle a également permis de clarifier le domaine d'application du modèle, en montrant qu'il reproduit correctement la dynamique du peuplement sous différents régimes de perturbations (naturelles ou anthropiques), et peut donc être utilisé comme support à l'expérimentation. L'interprétation des prédictions du modèle doit toutefois tenir compte de l'existence des biais de prédiction. En cas d'utilisation comme support d'aide à la décision, et donc à des fins prédictives, il est conseillé de se contenter de simulations à court terme (quelques dizaines d'années) afin de réduire le risque de propagation des biais de prédiction de la régénération aux classes de diamètres supérieures. Enfin, cette approche a permis d'identifier les processus et paramètres candidats à la recalibration (Lagarrigue et al., 2015) et à l'amélioration du modèle (régénération).

b. Aller plus loin avec l'analyse de sensibilité : une analyse multi-sites et multi-états pour une évaluation approfondie du modèle ForCLIM

Le modèle ForCLIM a été « évalué » dans une large gamme de conditions environnementales (Bugmann et Solomon, 2000 ; Irauscheck et al., 2021 ; Mina et al., 2017 ; Rasche et al., 2011), en comparant le stock sur pied et la composition du peuplement à l'équilibre à celles de forêts non gérées (Bugmann et Solomon, 2000), ou en effectuant des simulations rétrospectives de l'évolution de peuplements gérés et en comparant les caractéristiques du peuplement (densité, distribution en diamètre, composition) prédites par le modèle à celles observées lors d'inventaires (Irauscheck et al., 2021 ; Mina et al., 2017 ; Rasche et al., 2011). Ces études ont généralement montré que le modèle reproduisait correctement les patrons généraux de la dynamique des forêts (développement du peuplement, succession naturelle), mais que la fiabilité de ses prédictions de la structure et de la composition du peuplement dépendait du contexte écologique. Plusieurs tentatives d'amélioration du modèle ont tenté de corriger ces biais, avec par exemple l'inclusion d'un modèle de manteau neigeux pour réduire la saison de végétation en altitude (Jöchner et al., *in prep* ; Annexe A), la modification de la fonction de réponse des peuplements à la température (Rickebusch et al., 2007) et à la sécheresse (Mina et al., 2016), ou encore la comparaison de fonctions alternatives de mortalité (Bicher et al., 2015). Il manquait toutefois une évaluation systématique du modèle dans différents contextes écologiques permettant d'obtenir une vision plus complète des forces et faiblesses du modèle ForCLIM, et de guider le processus d'amélioration.

Dans le cadre de la thèse de Nica Huber, nous avons mis en place un processus d'évaluation du modèle ForCLIM visant à mieux comprendre le comportement du modèle pour différents types d'application (géré, non géré, peuplements purs ou mixtes, court ou long terme), et guider l'effort d'amélioration. La première étape de ce processus consistait à conduire une analyse de sensibilité des paramètres du modèle à l'échelle Européenne, afin d'évaluer l'importance des différents processus modélisés en fonction du contexte écologique et du type d'application (avec ou sans perturbations, peuplement pur ou mixte, court ou long terme). L'objectif de cette analyse de sensibilité était double : (i) mieux comprendre le comportement du modèle dans ces différents contextes d'application ; (ii) identifier les paramètres ou processus candidats pour l'étape suivante d'amélioration du modèle. Cette seconde étape a consisté à élaborer des paramétrisations ou formulations alternatives pour certains des processus clefs identifiés par l'analyse de sensibilité, ce qui a abouti à la création de 500 versions alternatives du

modèle ForCLIM, qui ont ensuite été comparées en utilisant une approche d'évaluation fondée sur la modélisation orientée processus (cf. section suivante).

Avec l'analyse de sensibilité de ForCLIM (Huber et al., 2018), nous avons cherché à mieux comprendre le comportement du modèle dans différents contextes écologiques, et notamment à analyser l'effet des conditions environnementales, de la compétition ou du stade de développement du peuplement sur la sensibilité des prédictions aux différents paramètres du modèle. Nous avons limité cette étude à une sélection de 7 espèces représentant une diversité de traits fonctionnels et incluant les principales essences commerciales en Europe : épicéa commun (*Picea abies*), pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), hêtre commun (*Fagus sylvatica*), chêne sessile (*Quercus petraea*), tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata*), châtaigner (*Castanea sativa*) et chêne vert (*Quercus ilex*). Pour chaque espèce, nous avons conduit une analyse de sensibilité du peuplement pur et en mélange (7 espèces) sur 30 sites sélectionnés (ex. Figure 28), de manière à échantillonner une large gamme de contextes écologiques en Europe, en faisant varier tous les paramètres du modèle (17 paramètres par espèce + 15 paramètres généraux du modèle) dans leur gamme d'incertitude (estimée d'après la littérature, la calibration initiale du modèle et l'avis d'experts). Comme pour l'analyse de sensibilité de Samsara2 (cf. section précédente), la méthode d'analyse de sensibilité retenue ici est la méthode de Morris révisée (Campolongo et al., 2007; Cariboni et al., 2007; Morris, 1991), qui est particulièrement adaptée pour les modèles ayant un nombre de paramètres relativement large et/ou un temps de calcul long, en échantillonnant l'espace des paramètres de manière efficace (nécessitant ici « seulement » 3 168 simulations pour les peuplements purs et 36 180 simulations pour le peuplement mélangé – par site). Pour chaque site et type de composition (7 essences pures + 1 peuplement mélangé), nous avons appliqué le plan d'échantillonnage de l'espace des paramètres (donc 3 168 ou 36 180 simulations) et simulé l'évolution du peuplement sur 1 000 ans en partant d'un sol nu (en simulant donc uniquement la régénération naturelle). Nous avons ensuite analysé la sensibilité de la surface terrière aux variations des paramètres du modèle après 100 et 1 000 ans, représentant respectivement le début et la fin de succession.

L'analyse de sensibilité a permis d'identifier 8 paramètres ayant une influence élevée dans toutes les conditions (Figure 29), qui sont rattachés au processus de régénération ($kEstDens$, $kEstP$, $kBrPr$), à l'eau (kBS , $kDrTol$ et $kSIAsp$), à la lumière ($kA2$) et à la température ($kWiTN$). Plusieurs autres paramètres ont également été identifiés comme ayant une influence forte, mais qui varie selon le contexte (cf. ci-après) : paramètres liés au processus de régénération ($kBrow$), à l'eau

(kCw), à la croissance (kG) et à la mortalité ($kAMax$, $kSGrT$). Ces résultats sont toutefois très agrégés, et l'analyse de l'effet de la surface terrière du peuplement sur la sensibilité à certains paramètres (résultats non montrés, cf. Annexes de Huber et al., 2018) montre que l'influence des paramètres liés à la régénération et à l'eau diminuent avec la surface terrière, tandis que celle des paramètres liés à la lumière, à la croissance et à la mortalité augmente avec la surface terrière. Cette analyse de sensibilité a surtout montré que la sensibilité des prédictions du modèle à sa paramétrisation n'est pas constante, mais varie au contraire en fonction du site (conditions environnementales), de l'espèce considérée et de la composition (pur ou mélangé) et du stade de développement (début ou fin de succession) du peuplement.

La Figure 29 montre que l'influence relative des paramètres varie parfois fortement entre les simulations en peuplement pur ou mélangé, et entre début et fin de succession. Il n'est pas surprenant que la sensibilité à certains paramètres du modèle dépende du stade de développement du peuplement, et il apparaît notamment logique que les paramètres liés au processus de régénération aient plus d'influence en début de succession (Figure 29-c) : paramètres liés à la densité maximale ($kEstDens$) et à la probabilité ($kEstP$) de régénération, ou encore la pression ($kBrPr$) et sensibilité à l'abrouissement ($kBrow$). Le paramètre contrôlant le taux de croissance maximal (kG) est également sensiblement plus influent en début de succession, notamment pour les peuplements mixtes, car il contrôle la course pour les ressources (lumière). De même, il n'est pas étonnant que les paramètres contrôlant le processus de mortalité ($kAMax$, âge maximal ; $kSGrT$, nombre maximal d'année de croissance ralentie ; $kDeathP$, probabilité de mortalité) soient plus influents en fin de succession, de même que le paramètre allométrique contrôlant le poids du feuillage ($kA2$), qui contrôle l'interception de lumière dans le peuplement. On notera toutefois que l'influence de ce dernier est plus importante pour les peuplements purs, tandis que l'influence des paramètres liés à la mortalité et à l'eau (kBS , réserve en eau du sol ; $kDrTol$, tolérance à la sécheresse ; $kSIAsp$, paramètre de correction de la pente et exposition, qui intègre l'effet de la topographie sur le rayonnement et sur l'évapotranspiration) est plus grande pour les peuplements mixtes.

L'analyse de sensibilité a également montré que l'influence des paramètres varie en fonction du site et de l'espèce (ex. Figure 28). Bien que les paramètres liés à l'eau soient parmi les plus influents du modèle, leur influence diminue avec la tolérance à la sécheresse de l'espèce et avec la somme des précipitations annuelles : ils sont par exemple moins influents pour le pin sylvestre (tolérant à la sécheresse) que pour le hêtre en peuplement pur (Figure 28 – a vs c), et moins influents en Europe de l'Ouest que dans les zones plus sèches Sud et Est de l'Europe, certaines zones de Scandinavie). Les paramètres liés aux températures sont généralement plus

influent en marge de l'aire de répartition des espèces : toutes les espèces présentent une plus forte sensibilité à deux paramètres liés à la température ($kDDMin$, somme minimale des degrés jours ; $kDTT$, seuil de température minimal pour le développement) dans les sites situés à la marge froide de leur aire de répartition (hautes latitudes et altitudes) ; certains feuillus (chênes sessile et vert, hêtre commun ; Figure 28 – c,d) présentent également une forte sensibilité au paramètre contrôlant la tolérance au froid ($kWiTN$, température hivernale minimale tolérée) au Nord et à l'Est de l'Europe ; certains conifères (épicéa et pin sylvestre ; Figure 28 – a,b) sont au contraire sensibles au paramètre contrôlant le besoin en froid ($kWiTX$, température hivernale maximale tolérée) au Sud et à l'Ouest de l'Europe.

Enfin, la compétition interspécifique modifie l'influence relative des paramètres, avec certains paramètres plus influents en peuplement pur que mixte (paramètre $kA2$ lié à la lumière) ou le contraire (paramètre de croissance kG , paramètres de mortalité et paramètres liés à l'eau). Cet effet de la compétition sur l'influence des paramètres dépend toutefois des espèces, avec un groupe d'espèces sensibles à la compétition (pin sylvestre, chêne sessile, tilleul à petites feuilles, châtaigner) et un groupe d'espèces moins sensibles (épicéa commun, hêtre commun, chêne vert). Cela se traduit par le fait que les espèces du premier groupe se font exclure par compétition à certains sites et que leur sensibilité à certains paramètres varie fortement entre peuplements pur et mixte (ex. pin sylvestre, Figure 28 – a vs b), avec notamment une plus faible sensibilité au paramètre de lumière ($kA2$) et une plus grande sensibilité aux paramètres liés à la mortalité et à l'eau. Ce dernier point s'explique par le fait que leur plus grande tolérance à la sécheresse leur confère un avantage compétitif en mélange lorsque l'espèce dominante atteint sa limite physiologique. Au contraire, les espèces du second groupe sont peu affectées par la présence des autres espèces (ex. hêtre, Figure 28 – c vs d), ce qui est attendu pour le hêtre, espèce de fin de succession, mais est plus surprenant pour l'épicéa. Ces résultats sont toutefois à analyser en tenant compte que le peuplement mélangé ne contenait (potentiellement) que les 7 espèces de l'étude. On pourrait par exemple s'attendre à ce que l'épicéa soit sensible à la présence d'espèces présentant une niche écologique proche mais étant plus tolérantes à l'ombre (ex. sapin pectiné).

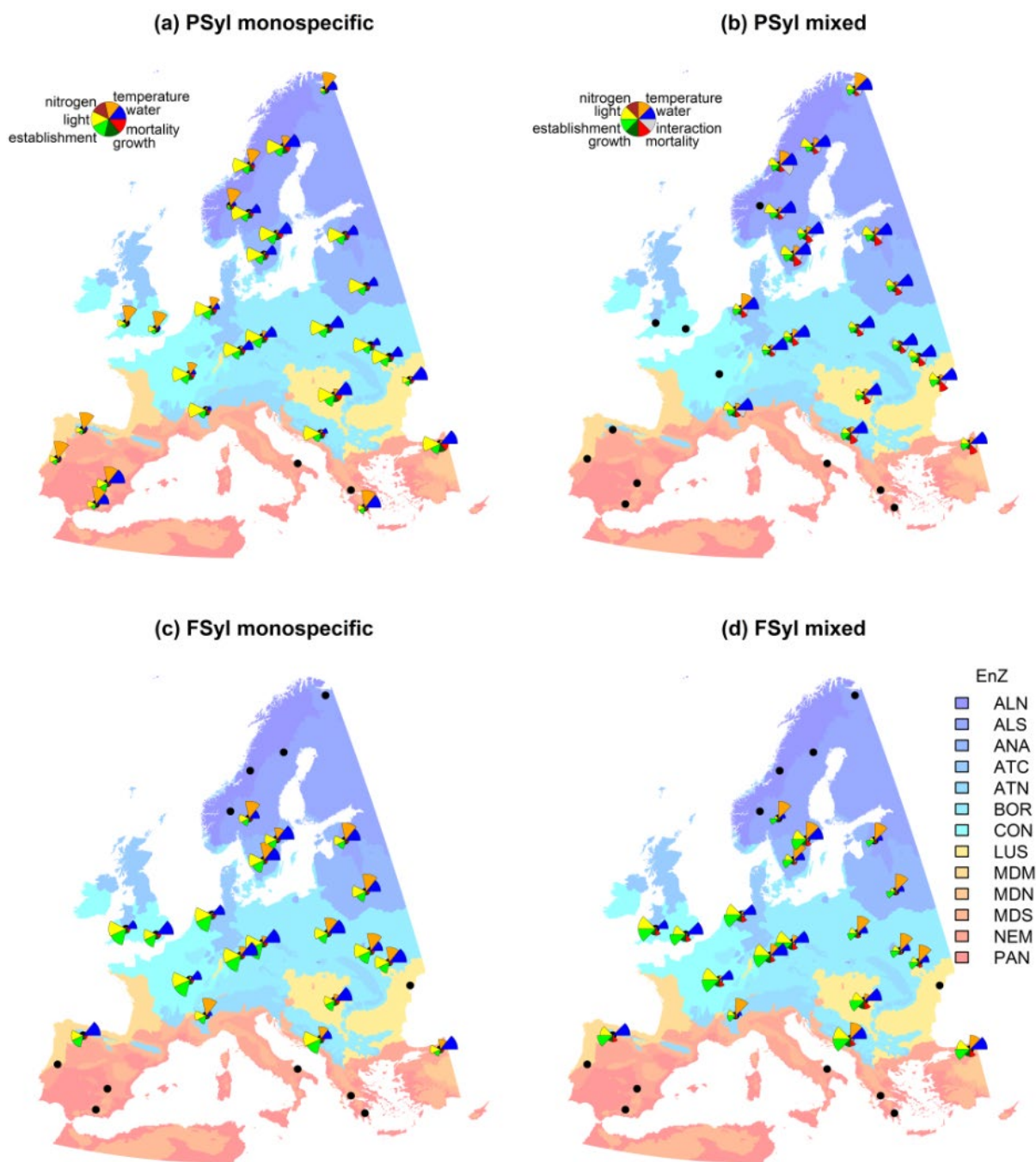


Figure 28 Résultats de l'analyse de sensibilité de ForCLIM pour deux espèces (hêtre, *Fagus sylvatica* ; pin sylvestre, *Pinus sylvestris*) sur différents sites en Europe (Huber et al., 2018).

Pour chaque site, la sensibilité à différents groupes de paramètres est représenté avec un diagramme camembert, dont la taille des parts représente l'amplitude de l'effet et la couleur représente le groupe auquel est rattaché le paramètre (cf. clef de lecture en haut à gauche). Le fond de carte représente les zones environnementales (EnZ ; Metzger et al., 2005): ALN – Alpine North; BOR – Boreal; NEM – Nemoral; ATN – Atlantic North; ALS – Alpine South; CON – Continental; ATC – Atlantic Central; PAN – Pannonian; LUS – Lusitanian; ANA – Anatolian; MDM – Mediterranean Mountains; MDN – Mediterranean North; MDS – Mediterranean South.

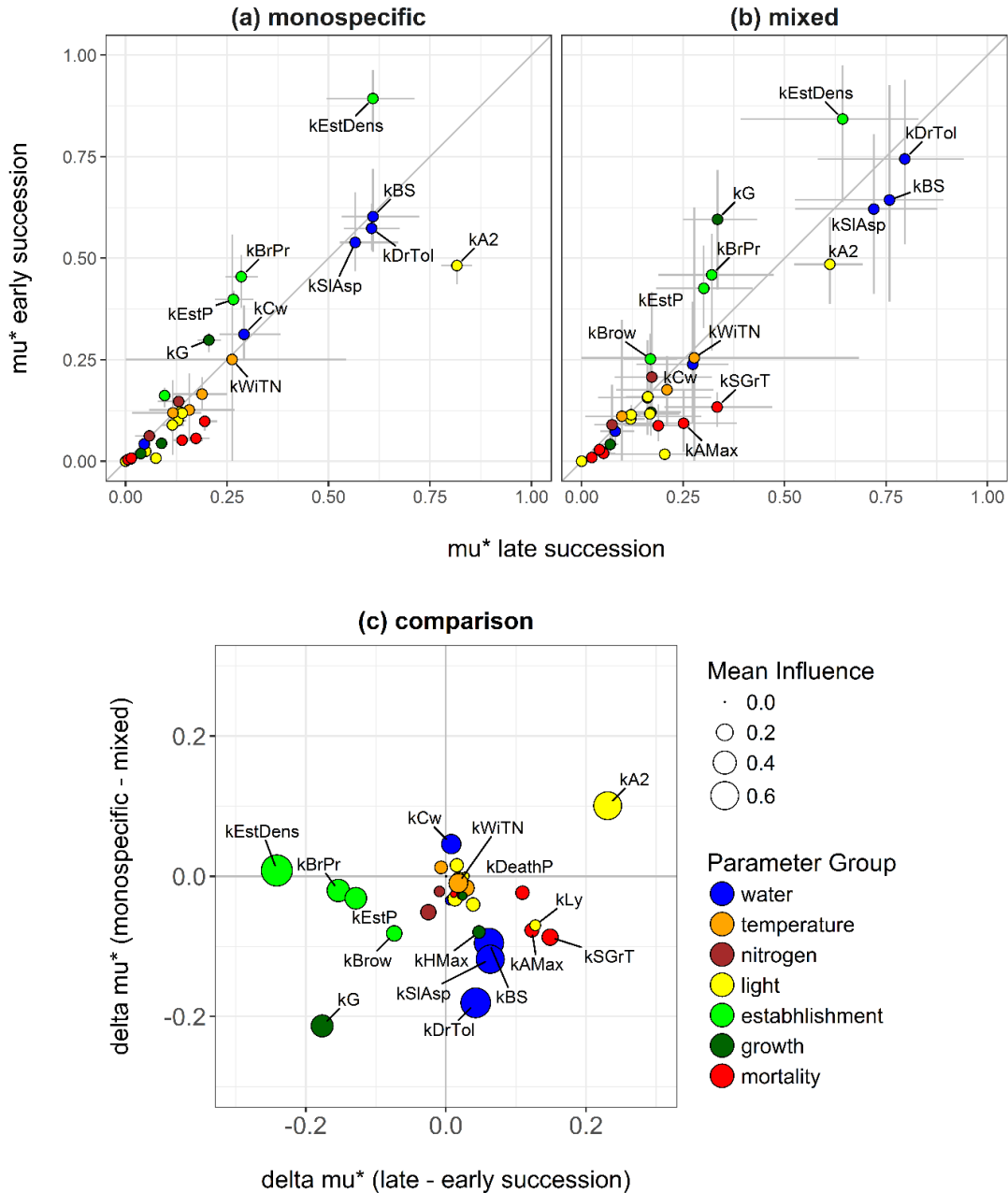


Figure 29 Résultats agrégés de l'analyse de sensibilité de ForCLIM montrant l'effet du stade de développement et de la composition sur l'influence relative des paramètres du modèle (Huber et al., 2018). L'influence moyenne (μ^*) de chaque paramètre en début (axe y) et fin (axe x) de succession est comparée pour les peuplements purs (a) ou mélangés (b), ces valeurs étant agrégées pour l'ensemble des sites et des espèces (barres d'erreur représentant l'interquartile). Ces deux graphiques sont ensuite combinés dans le troisième panneau (c), qui indique l'influence moyenne (taille du point) de chaque paramètre pour les quatre états analysés, et positionne le paramètre en fonction de l'effet de la composition (axe y) et du stade de développement (axe x) sur son influence : les paramètres situés à gauche de la ligne verticale sont plus influents en début de succession, ceux à droite le sont en fin de succession ; les paramètres situés au-dessus de la ligne horizontale sont plus influents pour les peuplements purs, ceux en dessous sont plus influents en mélange. Les couleurs des paramètres indiquent leur appartenance à un des 7 groupes de paramètres (eau, température, azote, lumière, régénération, croissance, mortalité).

Cette analyse de sensibilité a ainsi permis de mieux comprendre le comportement du modèle, ainsi que d'identifier les paramètres ou processus clefs pour l'amélioration du modèle. Le fait que les paramètres les plus influents du modèle soient rattachés à différents processus écologiques indique que le comportement du modèle n'est pas dominé par un unique processus ou paramètres, contrairement à Samsara2 (dominé par un paramètre de croissance ; Courbaud et al., 2015) ou LPJ-Guess (dominé par le processus de photosynthèse ; Pappas et al., 2013). De plus, le fait que l'influence des différents paramètres varie en fonction du climat, du stade de développement et de la complexité du peuplement montre que le modèle est capable de représenter les effets combinés des conditions environnementales et de la structure et composition du peuplement sur les différents processus écologiques modélisés et leur importance relative.

On notera toutefois que, bien que la forte influence d'un paramètre puisse refléter son importance écologique (i.e., le paramètre a un rôle clef dans la dynamique du peuplement), elle peut également être liée à la structure du modèle (e.g., le paramètre contrôle la valeur de l'exposant d'une fonction puissance, comme kA^2) ou la largeur de sa gamme d'incertitude (et donc de sa gamme de variation dans cette analyse de sensibilité). Par exemple, le fait que la sensibilité aux paramètres liés à l'eau soit élevée pour la plupart des contextes écologiques et des espèces, mais diminue avec la tolérance à la sécheresse de l'espèce et les précipitations annuelles du site, est cohérent avec le fait que l'eau est des principaux facteurs limitant la croissance d'une espèce sur l'ensemble de son aire de répartition (Littell et al., 2008; Martin-Benito et Pederson, 2015), que son importance est maximale à sa limite sèche (Adams et Kolb, 2005; Bigler et al., 2006) et varie selon la capacité de l'espèce à tolérer la sécheresse (e.g., Churakova Sidorova et al., 2016; Ogaya et Penuelas, 2007). L'amplitude de l'influence de ces paramètres peut toutefois mettre en évidence de possibles problèmes de structure (e.g., représentation de la sécheresse dans ForCLIM) et de paramétrisation (large gamme d'incertitude pour certains paramètres) du modèle, ce qui doit amener à se pencher sur la manière dont les différents processus liés à l'eau sont modélisés.

La forte influence de certains paramètres n'est en effet pas un problème en soi, mais elle permet d'identifier les paramètres et processus clefs pour la simulation de la dynamique du peuplement, et donc ceux pour lesquels il est important d'avoir un niveau de confiance élevé dans le modèle, et qui pourraient justement faire l'objet d'un processus de vérification et d'amélioration du modèle. Dans le cas des paramètres liés à l'eau, la forte (et systématique) influence des paramètres, couplée à la simplicité du modèle de stockage d'eau (réserve en eau utile constituée d'une seule couche et se remplissant et vidant avec un pas de temps mensuel) et du calcul de

l'indice de sécheresse (calcul mensuel), ainsi qu'à la forte incertitude sur les caractéristiques du sol et de la tolérance de chaque espèce à la sécheresse (qui peut varier localement du fait de la plasticité phénotypique), a amené à l'identification de ces différents processus comme nécessitant une révision prioritaire. La sensibilité aux températures aux marges de l'aire de distribution des espèces est cohérente avec le fait que les températures contrôlent la longueur de la saison de végétation, les phénomènes météorologiques extrêmes (gelées, vagues de chaleur) et la phénologie (Chuine, 2010 ; Morin et al., 2007), mais doit également interroger sur la simplicité des processus modélisés dans ForCLIM, et donc sur sa capacité à simuler correctement l'aire de répartition des espèces et la dynamique du peuplement à ses marges, ce qui est clef dans le cadre de l'étude des impacts du changement climatique. Dans ForCLIM, les marges d'aire de répartition sont le produit d'un système de filtres contrôlant l'installation de la régénération de chaque espèce, en fonction de seuils de température (min et max), mais qui ne tiennent pas compte de la phénologie de manière explicite. Or certaines études ont montré l'importance de modéliser la phénologie des espèces pour mieux représenter leur aire de répartition et sa réponse au changement climatique (Morin et al., 2008).

Ces travaux sont innovants car ils constituent, du moins à notre connaissance, une des rares analyse de sensibilité complète d'un modèle de dynamique de végétation, et en tous cas la seule analyse de sensibilité couvrant une gamme de conditions écologiques aussi large, et peuvent donc être d'intérêt pour les développeurs et utilisateurs de modèles de dynamique forestière, et notamment ceux de modèles de succession eux aussi dérivés de JABOWA (cf. section 1.a de ce chapitre). Cette analyse de sensibilité a également permis d'identifier plusieurs paramètres et processus candidats à l'amélioration du modèle ForCLIM (paramètres $kA2$, kG , paramètres liés à la régénération, à l'eau et aux températures – phénologie), que nous abordons ci-après.

c. La modélisation orientée par patrons, une approche holistique à inclure dans le cycle d'évaluation-amélioration des modèles

Nous avons vu que l'analyse de sensibilité de ForCLIM (Huber et al., 2018) a permis d'identifier les paramètres ou processus les plus influents du modèle, qui contrôlent la simulation de la dynamique forestière dans différents types d'applications et contextes écologiques. Cette analyse a également mis en lumière certains processus ou paramètres méritant la mise en place d'un processus de vérification ou d'amélioration, surtout lorsque leur forte influence est couplée à une forte incertitude sur la structure ou paramétrisation du modèle. Dans la suite de sa thèse, Nica Huber s'est donc concentrée sur l'amélioration du modèle ForCLIM, en analysant en détail la formulation de chaque processus écologique (régénération, croissance, mortalité, transmission de la lumière dans le peuplement) et en proposant une ou plusieurs¹⁷ alternatives en termes de paramétrisation¹⁸ ou de structure¹⁹, en s'appuyant au maximum sur des données empiriques. Cet effort a amené à la comparaison de 504 versions différentes du modèle (Huber et al., 2020). J'épargnerai ici au lecteur la description de ces différentes formulations et paramétrisations alternatives, et renvoie à l'article publié dans *Ecosphere* (Huber et al., 2020) pour plus de détail. Nous nous concentrerons ici sur la description des principes généraux de l'approche d'évaluation de ces 504 modèles, qui s'appuie sur la « modélisation orientée par patrons » (« *Pattern-Oriented Modeling* », POM ; Grimm et al., 1996), et les principales leçons tirées de cette analyse.

Ici l'objectif était de se revisiter la formulation de différents processus clefs pour la dynamique des forêts de manière conjointe, et d'évaluer la performance des différentes versions alternative pour une large gamme de conditions écologiques et de types d'application du modèle (court et long terme, peuplement pur ou mélangé, avec ou sans perturbations naturelles ou anthropiques). Malgré les nombreux appels à revisiter les processus écologiques de manière conjointe (Bircher et al., 2015 ; Courbaud et al., 2015 ; Hülsmann et al., 2017), l'amélioration des modèles repose en effet encore trop souvent sur la modification d'un unique processus et sur l'évaluation du modèle pour une application spécifique, avec le risque que les modifications apportées améliorent la performance du modèle non pas parce que le processus en question est réellement mieux modélisé (ou du moins pas uniquement pour cette raison), mais parce qu'elles

¹⁷ Jusqu'à 6 formulations alternatives dans le cas du processus de régénération.

¹⁸ Ex. réestimation des valeurs d'accroissement en diamètre (paramètre kG) à partir de données dendrochronologiques (*International Tree-Ring Data Bank*).

¹⁹ Ex. remplacement de la fonction de mortalité de forme « J inversé » par une forme en « U », i.e., augmentation de la probabilité de mortalité avec le diamètre.

compensent d'autres problèmes structurels du modèle (i.e., ce qui revient à obtenir le bon résultat pour la mauvaise raison). La « modélisation orientée par patrons » permet au contraire d'évaluer plusieurs versions d'un modèle, en considérant chaque formulation alternative comme une hypothèse et en analysant leur performance contre un ensemble de « patrons » (i.e., caractéristiques du peuplement) décrivant la complexité du système étudié (Grimm et al., 1996 ; Wiegand et al., 2003 ; Grimm et Railsback, 2012). Cette approche considère que si un modèle est capable de reproduire une diversité de patrons décrivant le système modélisé, on peut alors considérer qu'il simule les différents mécanismes pertinents avec un niveau de détail suffisant pour son utilisation (Grimm et al., 2005 ; Grimm et Railsback, 2012).

Les prédictions du modèle (enfin, des 504 versions alternatives !) pour 16 sites²⁰ couvrant un large gradient de conditions écologiques ont ainsi été évaluées en les comparant aux valeurs attendues pour un ensemble de caractéristiques du peuplement en fonction du type de simulation : (i) simulations à court terme de peuplements gérés, utilisant les données d'inventaire pour initialiser les simulations et évaluer la prédiction des caractéristiques du peuplement²¹ en fin de période de simulation ; (ii) simulations à long terme de peuplements non gérés, croisant deux modalités de composition (peuplement pur ou mixte) et de perturbations (sans perturbations, avec perturbations naturelles), et utilisant des données publiées dans la littérature pour définir la gamme de valeurs possibles pour chaque indicateur de structure et composition des forêts naturelles²². Un système de score a été développé afin d'évaluer de manière quantitative et de comparer les différentes versions du modèle, en distribuant des points positifs pour chaque caractéristique prédite correctement²³, et en pénalisant fortement les modèles dont les prédictions tombent largement en dehors d'une gamme de valeurs jugées acceptables²⁴.

L'évaluation simultanée des différentes formulations ou paramétrisations alternatives pour chaque processus (Figure 30) a confirmé la nécessité de ce processus de révision et d'évaluation de ForCLIM : (i) la considération de formulations ou paramétrisation alternatives pour différents

²⁰ 9 sites pour les simulations sans gestion, couvrant un gradient écologique de référence utilisé dans plusieurs autres études (Bugmann et Solomon, 2000 ; Didion et al., 2009), 7 sites pour les forêts gérées, correspondant au jeu de données de référence du Cost Action PROFOUND (Reyer et al., 2019).

²¹ Nombre d'arbres, surface terrière, hauteur dominante, diamètre maximal.

²² Nombre d'arbres, nombre de perches, surface terrière du peuplement, surface terrière des très gros bois, âge minimum des arbres de diamètre ≥ 50 cm, temps nécessaire pour atteindre la moitié de la surface terrière maximale, espèce dominante.

²³ Prédiction correcte (+1 point) si la valeur prédite tombe (i) dans un intervalle de $\pm 20\%$ autour de la valeur issue de l'inventaire pour les peuplements gérés ou (ii) dans la gamme de valeurs possibles établie d'après la littérature pour les peuplements non gérés.

²⁴ Pénalité (-10 points) si la valeur prédite : (i) tombe en dehors de $\pm 50\%$ autour de la valeur observée du peuplement géré ; (ii) est $\geq 2x$ la valeur haute ou $\leq \frac{1}{2}$ de la valeur basse du peuplement non géré.

processus clefs a permis d'améliorer la performance du modèle pour chaque cas d'application considéré ; (ii) le modèle original (ForCLIM version 3.3) n'était jamais inclus dans le set des 10% « meilleurs modèles » pour chaque application (même si les versions originales de certains processus étaient incluses, elles étaient toujours combinées avec une version alternative pour au moins un processus) ; (iii) les « meilleurs modèles » comprenaient au moins deux formulations alternatives dans 93-100% des cas (cf. valeurs de PmAF, Figure 30). Néanmoins, cette étude n'a pas permis d'identifier une unique version alternative pouvant être considérée comme LA nouvelle version de ForCLIM car : (i) la meilleure version pour chaque application performait généralement moins bien pour les autres applications, voire moins bien que le modèle original dans certains cas ; (ii) les 10% des meilleures versions pour chaque application étaient constituées de différentes combinaisons de versions originales et alternatives des différents processus ou paramétrisations ; (iii) bien que 7 versions du modèle aient été identifiées comme intéressantes car systématiquement plus performantes que le modèle original pour les 5 applications, aucune de ces 7 versions n'était présente dans les 5 sets de « 10% des meilleurs modèles ». Dès lors, la recommandation est de préférer l'utilisation d'un ensemble de modèles pour les futures applications de ForCLIM, plutôt que d'utiliser une version unique. Le set des 7 modèles a ainsi été utilisé dans l'analyse régionale d'impact du changement climatique (cf. Chapitre I.2), et a servi pour l'analyse de décomposition d'incertitude présentée ci-après.

Cette approche de « modélisation orientée par patrons » a surtout confirmé la nécessité de réviser la modélisation des processus démographiques (régénération, croissance, mortalité) et de la transmission de la lumière pour les modèles qui, comme ForCLIM, sont fondés sur des formulations et paramétrisations théoriques, développées sans ou avec peu de données empiriques, et datant pour certains de la première génération de modèles de succession de la lignée de JABOWA (Botkins, 1972 ; Bugmann, 2001). Elle a montré l'importance de ne pas réviser les processus un par un pour une application donnée, mais de les réviser au contraire de manière simultanée, en considérant une diversité de types d'application (avec ou sans perturbations, pur ou mixte, court terme ou long terme) et de contexte écologique. De manière peu surprenante, l'importance des hypothèses de modélisation liées au processus de croissance étaient plus importantes pour l'application à court terme en peuplement géré, tandis que les hypothèses sur la régénération et la mortalité étaient plus importantes pour les simulations à long terme. Il est également intéressant de noter que les sites présentant des climats extrêmes (froid ou sec) étaient plus discriminants que les sites aux conditions climatiques peu contraignantes. Cette analyse a donc montré l'opportunité d'utiliser plusieurs jeux de données empiriques comme support à la « modélisation orientée par patrons ».

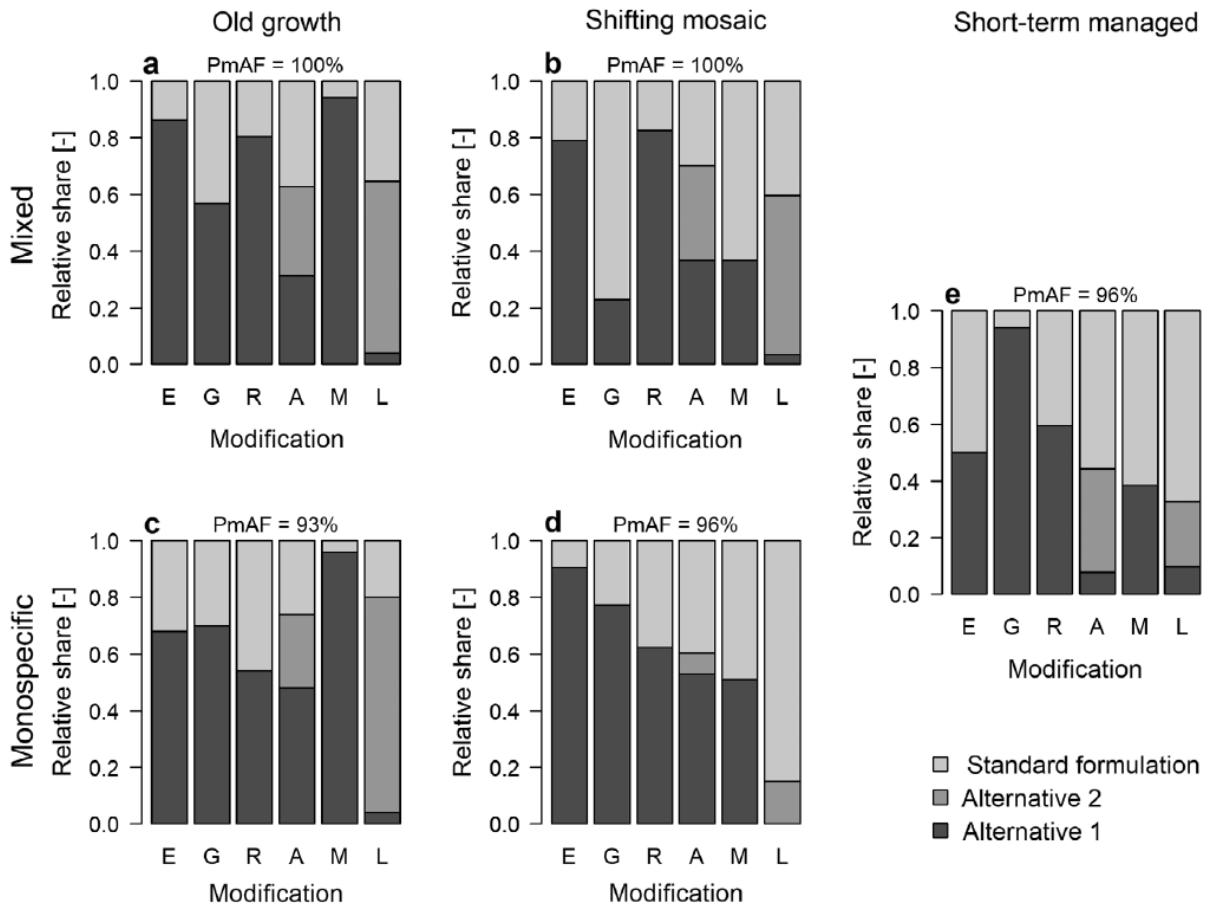


Figure 30 Caractérisation des meilleures versions du modèle ForCLIM pour différentes utilisations. Pour chaque type d'application du modèle, croisant différentes modalités de composition (peuplement pur en bas, mélangé en haut) et de perturbations (non perturbé à gauche, perturbations naturelles au milieu, et anthropiques à droite), la composition des 10% meilleurs modèles est représentée en termes de combinaison des différentes représentations de paramètres ou formulations de processus : E, establishment; G, growth-rate parameter (kG); R, growth-reduction factor (GRF); A, allocation of volume growth to height and diameter growth; M, mortality; and L, light regime. PmAF indique le % de « meilleures versions » incluant plus d'une formulation alternative (Huber et al., 2020).

d. Le modèle parfait n'existe pas : comment en tenir compte dans les simulations ?

Nous avons vu, dans le cadre du processus d'analyse de sensibilité – révision – évaluation du modèle ForCLIM (Huber et al., 2018, 2020), que l'intégration de formulations alternatives pour certains processus permettait d'améliorer les performances du modèle pour un ensemble d'applications. Nous n'avons toutefois pas réussi à identifier une unique version jugée meilleure pour toutes les applications, et recommandons au contraire d'utiliser un ensemble de modèles pour les futures applications du modèle. C'est ce qui a été fait dans le cadre de l'étude présentée dans Huber et al. (2021), pour laquelle nous avons utilisé l'ensemble des 7 modèles identifiés comme plus performants que le modèle original pour toutes les applications (Huber et al., 2020 ; cf. ci-dessus) pour projeter l'impact du changement climatique à l'échelle régionale (cf. Chapitre 1.2). Utiliser cet ensemble de modèles nous a permis de propager l'incertitude sur la structure et paramétrisation du modèle sur ses projections. Nous avons également cherché à évaluer l'impact d'autres sources d'incertitude : scénario de changement climatique, réserve en eau du sol, composition potentielle du peuplement (réservoir d'espèces locales vs migration assistée). Cette étude a ainsi montré que les projections de l'effet du changement climatique le long de gradient d'altitude en Suisse étaient sensibles à plusieurs facteurs (climat, sol, hypothèses de modélisation), et que cette sensibilité semblait varier avec l'altitude (en fait avec les conditions climatiques actuelles et les types de peuplement).

L'analyse d'incertitude (décomposition de variance) effectuée sur les prédictions du modèle ForCLIM (Figure 31) a permis non seulement de confirmer, mais surtout de **quantifier l'importance relative de des différentes sources d'incertitude**. Elle confirme notamment la très forte influence des caractéristiques du sol sur les prédictions du modèle pour les étages subalpin et subalpin supérieur (>71% de la variance), ainsi que leur forte influence pour la plupart des étages montagnards (sauf MO). Elle met également en évidence la forte influence du scénario climatique pour les prévisions à long terme (2200), et leur relativement moindre importance pour le moyen terme (2070), du moins comparativement à l'influence du sol et de la version du modèle. Le choix du scénario climatique apparaît notamment décisif pour les prédictions effectuées aux étages sous-montagnard (SM) et haut-montagnard (HM), qui sont des zones de transition pour la composition en espèce. La migration d'espèce vient toutefois atténuer l'importance du climat à l'étage haut-montagnard, la remontée en altitude de feuillus venant compenser la mortalité de l'épicéa. Enfin, si l'influence du modèle semble relativement faible aux

étages subalpin et subalpin supérieur, elle est beaucoup plus importante aux étages inférieurs, en particulier à l'étage collinéen (CO) et à l'étage montagnard des Préalpes du Sud (MO).

Ces résultats démontrent l'importance de **propager l'incertitude dans les prédictions des modèles**, notamment pour les simulations sous forçage climatique. Ils soulignent également l'importance de **réduire au maximum l'incertitude** lorsque cela est possible, par exemple en **améliorant la fiabilité des données climatiques et pédologiques** (et notamment la réserve en eau du sol) (De Cáceres et al., 2015 ; Huber et al., 2018) et en **améliorant la représentation des processus écologiques dans les modèles** (Huber et al., 2020).

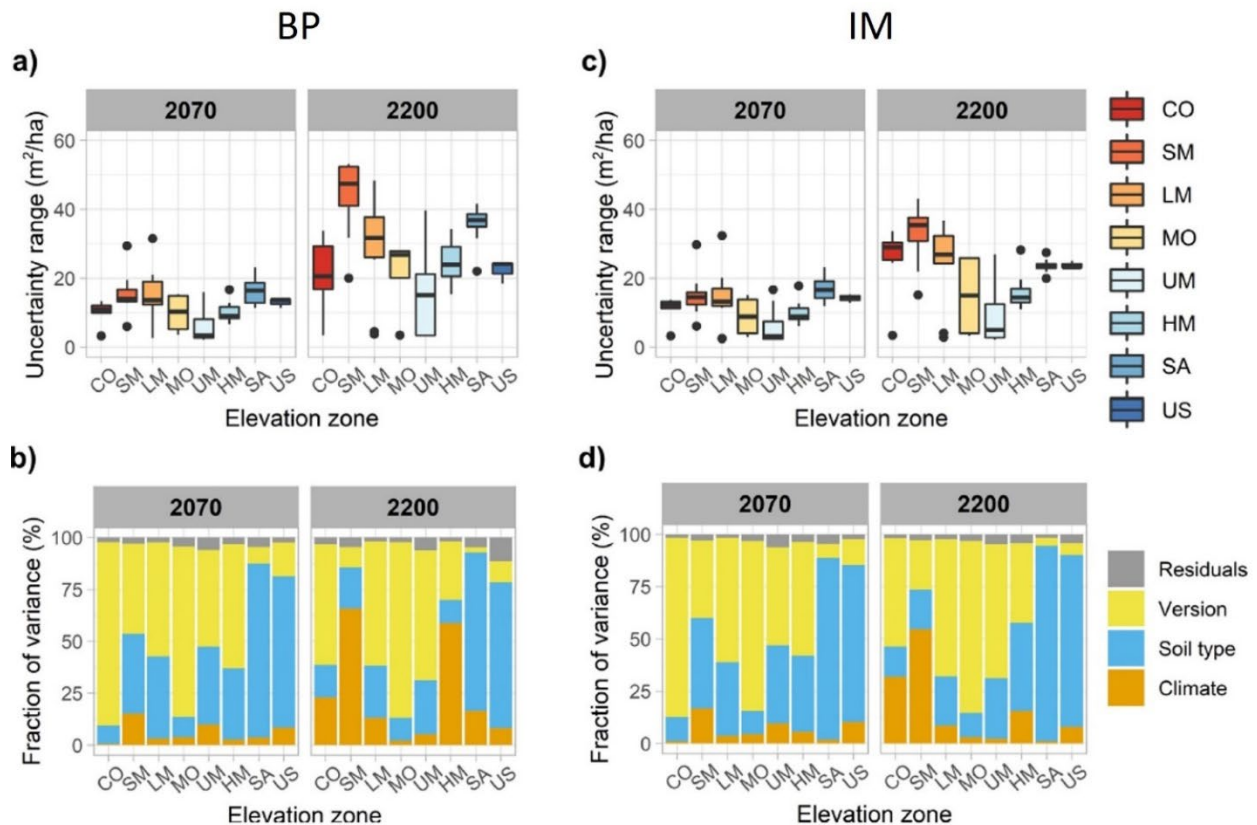


Figure 31 Influence relative de différentes sources d'incertitude sur les projections du modèle ForCLIM. L'amplitude de l'incertitude sur les prédictions de surface terrière (haut) et la décomposition de la variance (bas) sont présentées pour les différents étages de végétation (abscisses) pour le moyen (2070) et long (2200) terme, sous deux hypothèses de régénération (BP réservoir original, IM immigration). Étages représentés : CO = collinéen, SM = sous-montagnard, LM = montagnard inférieur, MO = montagnard (Pré-Alpes du Sud), UM = montagnard supérieur, HM = haut montagnard, SA = subalpin, US = subalpin supérieur (modifié d'après Huber et al. (2021)).

3. Conclusion – Perspectives

Lors de mes différents projets de recherche passés, j'ai été amenée à manipuler une diversité de modèles en termes de : (i) complexité, allant de modèles relativement simples de type enveloppe bioclimatique (Figure 20) à modèles combinant plusieurs sous-modèles pour intégrer les effets des perturbations naturelles et de la gestion forestière sur les services écosystémiques (Figure 24) ; (ii) échelle spatiale, allant de modèles simulant la dynamique de forêts à l'échelle d'une trouée ou d'un peuplement, à des applications à l'échelle continentale (Figure 3) ; (iii) application, incluant l'analyse des effets du changement climatique aux échelles locale (Figure 8), nationale (Figure 6) et continentale (Figure 3), l'évaluation de variations fines de pratiques sylvicoles (ex. taille des trouées ; Figure 10), l'analyse des compromis entre services écosystémiques à l'échelle du peuplement (Figure 18) et du paysage (Figure 13, Figure 14), et l'évaluation de l'impact d'espèces invasives sur différents services (Figure 24). Chaque modèle a toutefois ses particularités, ses forces et ses limites, qu'il est impératif de connaître pour pouvoir choisir le « meilleur » modèle pour chaque application.

Les modèles, bien qu'utiles, ne sont toutefois que des outils reposant sur une représentation simplifiée de la réalité. Il existe autant de modèles différents qu'il existe de questions de recherche ou de gestion, chaque modèle étant en général développé pour répondre à des besoins – et des questions – spécifiques, et est le résultat d'un compromis entre simplicité et réalisme. La complexité des modèles augmente en effet exponentiellement avec le nombre et la complexité des processus représentés. Un modèle plus complexe n'est toutefois pas nécessairement meilleur, bien au contraire. Le principe de parcimonie est essentiel en modélisation, où le modèle le plus simple permettant d'expliquer et représenter un phénomène, est le meilleur. Il convient également d'éviter de tomber dans le piège de la poursuite de la précision à tout prix, et de se concentrer plutôt sur la justesse des prédictions. Autrement dit, il vaut mieux des prédictions vaguement correctes que précisément fausses. Enfin, toute prédiction d'un modèle est à interpréter avec précaution, en tenant compte des spécificités du modèle, de ses forces et de ses faiblesses. Il apparaît donc essentiel de non seulement clairement documenter les hypothèses de modélisation sur lesquelles repose chaque modèle, mais d'être également transparent sur ses forces et faiblesses, en quantifiant les biais de prédictions, la sensibilité des prédictions à la paramétrisation du modèle, l'incertitude sur la valeur des paramètres, et comment différentes sources d'incertitude (paramètres, structure du modèle, données d'entrée) impactent les prédictions (Courbaud et al., 2015 ; Huber et al., 2018, 2020, 2021).

Cette bonne documentation des modèles est d'autant plus importante que les modèles sont de plus en plus utilisés comme support d'aide à la décision, ou comme outil de formation (Courbaud, 2004). Le transfert des outils de modélisation et d'aide à la décision développés par la recherche est un élément essentiel pour favoriser les échanges et le transfert de connaissances entre la recherche et la gestion (Lexer et Brooks 2005; Peng 2000), notamment dans le cadre de la mise en place d'une démarche de gestion participative (Marcot et al., 2012 ; Muys et al., 2010 ; Peng 2000) ou adaptative (Cordonnier et Gosselin 2009; Marcot et al., 2012; Westgate et al., 2013). Si ce transfert se fait aujourd'hui difficilement, c'est que les modèles ont avant tout été développés pour la recherche et ne répondent pas toujours aux besoins et contraintes des gestionnaires, notamment à cause de leur complexité d'utilisation. Pour répondre à leurs besoins, les modèles doivent permettre la simulation des pratiques de gestion désirées et proposer des variables de sortie compréhensibles et adaptées aux critères d'évaluation utilisés par les gestionnaires (Peng 2000). Il est également nécessaire de les rendre plus abordables (Muys et al., 2010; Pretzsch et al., 2008), en facilitant leur obtention (par exemple en téléchargement sur internet), en proposant une interface graphique agréable (« *user friendly* », graphiques, visualisation 3D – cf. Figure 22), en intégrant des méthodes d'aide à la décision (ex. analyse multicritère), mais également en accompagnant leur utilisation (formations, support technique, notices d'aide, manuels utilisation détaillés). Enfin, il est essentiel de rassurer – ou du moins de renseigner – les gestionnaires sur la fiabilité des modèles proposés (Muys et al., 2010), grâce à une documentation fournie indiquant le domaine de calibration et d'utilisation, et proposant une évaluation complète des forces et faiblesses du modèle (évaluation qualitative, quantitative, analyse de sensibilité) et de la robustesse des ses prédictions (propagation de l'incertitude), afin d'indiquer de manière claire (et honnête) les atouts et limites du modèle (ex. Courbaud et al., 2015).

Chapitre V – Discussion-Perspectives

1. Bilan et vision pour le futur

Dans cette HDR, j'ai abordé les différents thèmes et piliers fondateurs de ma recherche (Figure 2). Dans le Chapitre I, nous avons discuté des effets du changement climatique sur les forêts Européennes à différentes échelles, en mettant en lumière des effets positifs ou négatifs selon les espèces et localisations. Nous avons notamment montré que les projections de ces effets sont très sensibles au climat actuel et futur, aux caractéristiques du sol, à la composition actuelle des forêts, et à la migration d'espèces mieux adaptées aux futures conditions. Dans le Chapitre II, nous avons passé en revue les options de gestion considérées dans le cadre de l'adaptation des forêts au changement climatique, que nous avons illustrées avec deux exemples d'application dans des contextes différents (Alpes française et Ouest du Canada). Dans le Chapitre III, nous avons abordé la question de la multifonctionnalité des forêts, discuté de l'impact de différentes pratiques de gestion sur les services écosystémiques, et analysé les compromis entre services ou fonctions, et notamment entre production de bois et biodiversité. Nous avons abordé ces questions à différentes échelles et pour différents contextes, et avons notamment étudié en détail le cas particulier des forêts hétérogènes de montagne. Dans le Chapitre IV, nous nous sommes penchés sur les modèles, qui servent de support à la quasi-totalité de mes travaux (en tous cas des travaux présentés ici), et discuté de leurs forces et limites comme support à la recherche et à la gestion en fonction du type d'application. Nous avons notamment vu l'importance de soumettre les modèles à un processus d'évaluation et amélioration rigoureux.

Dans le futur, j'ambitionne d'aborder les questions de gestion durable et multifonctionnelle des forêts et d'adaptation au changement climatique de manière intégrée, en analysant par exemple les impacts combinés de la sylviculture, des perturbations naturelles et du changement climatique sur la dynamique des forêts et les services écosystémiques. Cette vision repose sur le développement d'outils de simulation capables de modéliser chaque composante du problème et leurs interactions de manière réaliste. Ces outils de simulation apparaissent également comme un media essentiel favorisant les échanges entre chercheurs et gestionnaires, ainsi qu'entre chercheurs et étudiants. Ils se positionnent ainsi comme une des pierres angulaires de l'intégration entre recherche, gestion et enseignement.

2. Questions et axes de recherche émergents

Mon expérience de recherche passée me permet de tirer les conclusions suivantes : (i) les modèles forestiers sont des outils utiles mais hautement spécialisés qui présentent de nombreuses limites, et sont notamment rarement capables de simuler les effets combinés de la sylviculture et de changements des conditions environnementales de manière fiable, en particulier lorsque ces changements s'écartent fortement du *status quo*; ceci est en partie lié au fait que (ii) notre compréhension de la réponse des peuplements aux modifications des conditions de croissance est encore limitée, en particulier pour des conditions environnementales extrêmes ou des scénarios sylvicoles atypiques (ex. peuplements à très faible densité, envisagés dans le cadre de la sylviculture climato-intelligente), et la question des changements d'échelles spatiales et temporelles reste complexe. Je développe ci-dessous ces différents points, en soulignant les questions et perspectives de recherche émergentes.

a. Des modèles pour simuler les effets combinés de la sylviculture, du changement climatique, et des perturbations naturelles

Il est généralement admis que les modèles forestiers de simulation sont utiles pour conceptualiser et tester notre compréhension des processus écologiques, que l'on s'intéresse aux processus généraux contrôlant la dynamique des peuplements (régénération, croissance, mortalité) ou à des processus spécifiques contrôlant la réponse des arbres et peuplements aux changements des conditions de croissance (environnement et compétition). Comme nous l'avons vu dans le Chapitre IV, chaque modèle a été conçu pour répondre à des questions spécifiques et, bien que pouvant être utilisé pour d'autres applications, est généralement moins adapté que les modèles plus « spécialistes ». Samsara2, par exemple, est un modèle individu-centré spatialement explicite développé pour les forêts hétérogènes de montagne qui, grâce à son couplage avec un modèle de transmission de la lumière dans le peuplement, permet de simuler les différents processus écologiques à l'échelle de l'arbre, en réponse à des variations de niveaux de lumière causées par des perturbations (naturelles ou anthropiques). Ce modèle permet donc de conduire des expériences sylvicoles par simulation dans les peuplements mixtes et irréguliers de montagne, explorant par exemple l'impact de variations dans les taux de prélèvement ou la taille des trouées (Lafond et al., 2014), l'influence relative de différents leviers de dynamisation de la gestion (Lafond et al., 2015), ou les compromis entre services écosystémiques (Lafond et al.,

2017). Ce modèle ne permet toutefois pas de simuler les effets du changement climatique, puisque la modélisation des processus démographiques s'appuie sur des relations empiriques développées sous le *status quo*, sans co-variables climatiques. ForClim, à l'opposé, est un modèle de succession par trouée (« *gap model* ») qui est climato-sensible et donc capable de simuler le développement des peuplements sous différents scénarios de changement climatique (Huber et al., 2021). Le fait qu'il simule le développement de cohortes d'arbres – et non d'arbres individuels – limite toutefois sa capacité à simuler des variations fines entre itinéraires sylvicoles et leurs impacts sur le peuplement, et en fait donc un modèle moins adapté à la réalisation d'expériences sylvicoles par simulation. Le défi aujourd'hui consiste donc à identifier ou développer des modèles à la fois génériques (i.e., non liés à un jeu de données de calibration et des conditions d'application spécifiques), fiables et précis, capables de simuler de manière réaliste les effets combinés de la sylviculture et des conditions environnementales sur la dynamique des peuplements.

b. Mieux comprendre la réponse des peuplements à la modification des conditions de croissance

A plusieurs reprises dans le passé, mes travaux sur la simulation de la gestion forestière à IRSTEA, ETH Zürich et UBC (projet « *Thinning* ») m'ont amenée à la conclusion que la modélisation de quelque chose d'aussi « simple » que la réponse des peuplements à l'éclaircie était en réalité complexe et associée à de nombreuses incertitudes. Bien qu'il existe un certain consensus quant à la réponse à l'éclaircie à l'échelle de l'arbre (effets positifs sur le diamètre des arbres restants), la question de la réponse à l'échelle du peuplement fait débat (Assmann, 1970; Skovsgaard et Vanclay, 2008). D'un côté, certains auteurs affirment qu'il existe nécessairement un compromis entre accroissement à l'échelle individuelle et l'échelle peuplement, puisque réduire la densité du peuplement revient à réduire son stock sur pied et donc sa capacité de production. De l'autre, certains auteurs pensent que l'éclaircie a un effet positif sur l'accroissement à l'échelle du peuplement (croissance compensatoire post-éclaircie), qui permettrait au peuplement de compenser la perte de volume et de rattraper – du moins en partie – les niveaux de stocks observés dans les peuplements non-éclaircis (voir par exemple l'analyse faite par Li et al. (2018) de résultats d'éclaircie dans des peuplements de Douglas en Colombie-Britannique). Ce débat est lié à l'existence de plusieurs théories sur la réponse des peuplements aux variations de densité (Skovsgaard et Vanclay, 2008). La première théorie, la loi de Langsæter

ou « *Thinning response hypothesis* » (en bleu sur la Figure 32-a) stipule que, pour de nombreuses espèces forestières, l'accroissement en volume à l'échelle du peuplement est indépendante de variations de densité – et donc de l'intensité de l'éclaircie – sur une large gamme de densité, jusqu'à un niveau critique au-delà duquel la production du peuplement est impactée (la valeur de 50% de la surface terrière maximale étant souvent citée comme valeur seuil). La seconde théorie est liée à l'existence d'une densité optimale pour laquelle l'accroissement est maximal, car la réduction du stock est suffisamment faible pour être largement compensée par l'augmentation de l'accroissement individuel – théorie d'Assmann (1970) sur l'existence de niveaux de surface terrière naturelle, optimale et critique (en rouge sur la Figure 32-a). L'existence d'une surface terrière optimale a été confirmée par certaines expérimentations sylvicoles européennes, bien que celles-ci aient été critiquées à cause de leur manque de contrôle de la fertilité des sites où ont été implémentés les différents traitements (Assmann, 1970). De plus, la réponse du peuplement dépend de nombreux facteurs : l'âge, l'espèce, le site et l'intensité du traitement (surface terrière résiduelle après traitement) peuvent moduler la réponse du peuplement à l'éclaircie (Assmann, 1970; Skovsgaard 2009; Guillemot et al., 2015; Kim et al., 2016), ainsi que la réponse à la sécheresse des peuplements éclaircis (Moreau et al., 2022 ; Sohn et al., 2016).

Du fait de l'intérêt porté aujourd'hui à la sylviculture climato-intelligente, il existe un intérêt renouvelé pour la caractérisation de la croissance et de la production des peuplements à faible densité (Courbaud et al., 2010 ; Kolstrom et al., 2011; Legay et al., 2007; Seidl et al., 2011c & d ; Spiecker, 2003 ; Spittlehouse et Stewart, 2003), supposés plus résistants et résilients à la sécheresse et aux perturbations naturelles (Breda et al., 1995 ; D'Amato et al., 2013; Sohn et al., 2012, 2013, 2016). En particulier, il s'agit d'identifier la densité seuil au-delà de laquelle la productivité du peuplement commence à décroître (partie droite de la courbe sur la Figure 32-a), et de caractériser cette décroissance (ex. Trouvé et al., 2019). Il est possible qu'il existe un compromis entre perte de productivité et augmentation de la résistance ou résilience des peuplements à faible densité, qu'il convient dès lors de détecter et caractériser pour guider les recommandations sylvicoles. Malgré des progrès dans notre compréhension des processus écophysologiques impliqués dans le contrôle de la croissance des arbres et leur réponse aux changements des conditions de croissance et de disponibilité des ressources (eau, lumière, nutriments), le changement d'échelle de la réponse des processus à l'échelle de la cellule ou du tissu (ex. photosynthèse) vers les niveaux organisationnels supérieurs (l'arbre, le peuplement, le paysage), et leur intégration temporelle (de la minute à la durée d'une rotation) s'avèrent très difficile, surtout lorsque plusieurs facteurs sont modifiés en même temps (Chmura et al., 2011).

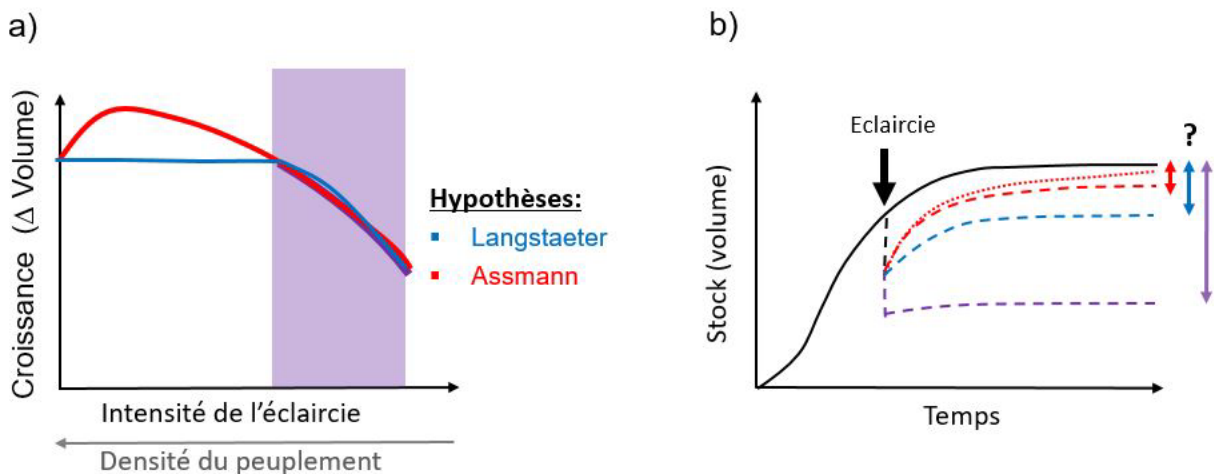


Figure 32 Illustration des différentes théories existantes sur la réponse des peuplements à l'éclaircie (Langsæter en bleu, Assmann en rouge) et leurs impacts sur l'accroissement annuel du peuplement (a) et son intégration à l'échelle de la vie du peuplement (b).

En plus de créer des débats animés entre sylviculteurs (expérience personnelle), cette incertitude quant à la réponse des peuplements à l'éclaircie sur le court terme (Figure 32-a) aboutit, lorsque la réponse est intégrée à l'échelle de la vie du peuplement, à des trajectoires très contrastées en termes de développement du stock du peuplement (Figure 32-b). Ces fortes différences entre trajectoires illustrent bien les conséquences liées au choix d'une théorie donnée lors de la modélisation de l'éclaircie dans les outils d'aide à la décision : selon la courbe choisie (Figure 32-a), le stock en fin de simulation (Figure 32-b), et donc la récolte finale, peuvent atteindre des niveaux très variables, aboutissant potentiellement à des conclusions et recommandations sylvicoles contrastées. L'incertitude liée à la réponse des peuplements à l'éclaircie affecte donc notre capacité à intégrer cette intervention sylvicole – pourtant clef – dans les modèles de simulation, et donc dans la planification forestière. Les deux théories ont été implémentées dans les modèles de simulation utilisés comme outils d'aide à la décision dans le monde, et il apparaît donc nécessaire d'améliorer notre compréhension des processus sous-jacents afin de développer une réponse unifiée et cohérente entre modèles de simulation.

3. Stratégie et plan d'action

a. Analyser et améliorer les modèles forestiers, supports de la recherche

Une part importante de mon programme de recherche reposera sur l'évaluation et l'amélioration de modèles existants, et le développement de nouveaux modèles si besoin. Je pense en effet qu'il faut aujourd'hui éviter de réinventer la roue à chaque nouveau projet, et au contraire favoriser l'amélioration d'outils via des collaborations entre modélisateurs. Je suis également convaincue qu'il faut tirer parti des plateformes de simulation multi-modèles, qui offrent un cadre pour le développement de modèles et la conduite d'expériences par simulation, avec notamment le partage de fonctions ou outils entre modèles. J'ai travaillé avec deux de ces plateformes dans le passé : Capsis4²⁵ (Dufour-Kowalski et al., 2012 ; cf. Figure 22), plateforme de simulation utilisée par les modélisateurs forestiers français (voire francophones, avec notamment la participation de modélisateurs belges et québécois) ; et SpaDES²⁶ (Chubaty et McIntire, 2019 ; Figure 24), une plateforme plus axée sur l'écologie du paysage, mais qui constitue un excellent exemple de plateforme favorisant la modularité. Ces deux plateformes facilitent le développement de nouveaux modèles en proposant un cadre conceptuel, une structure et des outils communs. Dans l'idéal, ces plateformes doivent être *open source* et *open access*, afin de favoriser la transparence de la recherche, les échanges d'outils et connaissances entre modélisateurs, et l'utilisation de ces modèles par les gestionnaires comme outils d'aide à la décision.

Je travaillerai en collaboration avec d'autres modélisateurs français et européens (ex. modélisateurs des équipes SILVA DYNAMICS à INRAE, du réseau FOREM – anciennement CAQ et CAQSIG – et du réseau CAPSIS) pour effectuer une revue systématique des modèles actuellement utilisés pour conduire des expériences sylvicoles, de manière à identifier leurs forces, faiblesses, et perspectives d'amélioration. En particulier, on s'attachera à identifier des structures ou outils potentiellement réutilisables par d'autres modèles, et à les rendre effectivement disponible. Par exemple, le modèle de transmission de la lumière, développé dans un premier temps pour le modèle Samsara2, a été par la suite isolé et transformé en outil indépendant (*SamsaraLight*) utilisable par les autres modèles de la plateforme Capsis4.

²⁵ Capsis4 (<http://capsis.cirad.fr/capsis/presentation>)

²⁶ Plateforme SpaDES (<https://spades.predictiveecology.org/>)

L'algorithme de sylviculture pour les peuplements irréguliers (UMA, *Uneven-aged Management Algorithm*) a également été conçu de manière à être utilisable par d'autres modèles de Capsis4. Enfin, une de mes priorités d'amélioration de ces outils d'aide à la décision sera le développement de modèles et indicateurs de services écosystémiques au sein de ces plateformes de simulation, en prenant garde à favoriser leur généricité et modularité afin qu'ils soient utilisables par différents modèles d'une même plateforme. Ces développements permettront de favoriser la conduite d'expériences sylvicoles par simulation évaluant l'impact de différents facteurs (gestion, changement climatique etc.) sur une gamme de fonctions ou services écosystémiques plus large que la seule production de bois (biodiversité, carbone, récréation, protection contre les risques naturels, etc.), et donc d'identifier des scénarios de gestion assurant la multifonctionnalité des forêts. Je mettrai ici à profit mon expérience de développement de modèles d'indicateurs de biodiversité et services écosystémiques, et collaborerai avec des collègues spécialistes de la modélisation de différents services pour intégrer leurs modèles (ou leurs versions simplifiées dans ces plateformes). Je collaborerai également avec des spécialistes des sciences humaines et sociales (ex. UMR BETA, Forest Inn Lab).

b. Revisiter les lois de croissance et de production

En parallèle de la revue systématique des modèles forestiers décrite ci-dessus, cet effort collectif s'attachera à évaluer – et potentiellement réviser – les lois de croissance et production (lois dendrométriques) utilisées par ces modèles. En particulier, il apparaît aujourd'hui nécessaire de tester la validité de ces lois sous un large gradient de conditions environnementales et de densité de peuplement, afin d'identifier les conditions pour lesquelles elles sont mises à défaut. Développer de nouvelles lois valides dans ces conditions nécessitera l'analyse de données d'expérimentation terrain couvrant un large gradient de conditions environnementales et de densités de peuplement. Dans tous les cas, l'amélioration des lois de croissance nécessitera de mieux comprendre les processus sous-jacents, qui est un travail à mener en parallèle – que je développe ci-dessous. Le développement de lois valides dans une large gamme de conditions est néanmoins possible en théorie, à conditions que les processus sous-jacents soient pris en compte dans la formulation du modèle, de manière directe ou indirecte, en utilisant par exemple la densité du peuplement, l'âge et les conditions environnementales comme covariables.

Les données produites par le réseau expérimental du GIS « Coopérative de Données sur la Croissance des Peuplements Forestiers » permettra de soutenir ces analyses, mais il sera

probablement nécessaire de compléter ce réseau par l'installation de nouvelles expérimentations couvrant une plus large gamme de conditions environnementales et d'essences forestières, en collaboration avec des collègues Européens et hors-Europe. Mon réseau professionnel et mon expérience en modélisation forestière et analyse d'expérimentations sylvicoles seront utiles pour soutenir cet effort et favoriser les collaborations. Je suis actuellement impliquée dans un travail de collection et d'analyse de données d'expérimentations sylvicoles installées en Amérique du Nord, dirigé par un ancien collègue (Adam Polinko, assistant professeur à *Mississippi State University*). Notre objectif est non seulement de tester les deux hypothèses liées à la réponse des peuplements à l'éclaircie (Figure 32), mais également de démêler les effets respectifs des modalités de l'éclaircie, des conditions environnementales, de l'âge du peuplement et de l'espèce. J'étendrai cet effort aux expérimentations européennes (ex. réseau REFOREST, NFZ).

c. Une recherche transdisciplinaire pour mieux intégrer les processus éco(physio)logiques à différentes échelles dans les simulateurs forestiers

Mieux comprendre les processus écophysologiques impliqués dans la réponse des arbres aux variations de la disponibilité des ressources (eau, lumière, nutriments) à fine échelle spatiale et temporelle (cellule ou tissu ; infra-annuelle) devrait permettre de faciliter l'intégration de ces réponses à plus large échelle (arbre, peuplement, paysage ; rotation). En particulier, il s'agira d'analyser des données expérimentales (ex. sites ateliers) pour étudier comment les différents processus écophysologiques sont perturbés par la sylviculture (ex. éclaircie) afin de mieux comprendre comment les variations brusques dans la disponibilité des ressources (et la compétition pour ces ressources) modulent les flux de matière et énergie, contrôlent la croissance saisonnière et interannuelle, et affectent l'équilibre entre les différents compartiments de l'arbre. A cette fin, je collaborerai avec des collègues écologues et écophysologues d'instituts de recherche français (ex. équipe SILVA à INRAE Nancy) et étrangers. L'objectif sera d'identifier les processus éco(physio)logiques impliqués dans la modulation de la réponse des peuplements aux modifications des conditions de croissance, et notamment les mécanismes clefs perturbés par la sylviculture, afin de guider l'intégration de ces processus aux échelles supérieures et leur modélisation dans les simulateurs forestiers.

4. De thésarde à directrice de recherche : grandir dans son rôle de chercheure

Ma trajectoire de recherche, de ma thèse de Doctorat à Irstea Grenoble à mon rôle d'enseignant-chercheur à l'Université de Colombie-Britannique (UBC), en passant par mon post-Doctorat à l'École Polytechnique Fédérale de Zürich (EPFZ / ETHZ), m'a permis de me former, de m'améliorer, et de m'épanouir en tant que chercheure et enseignante, jusqu'à m'amener à un niveau de maturité qui me permet, je pense, de franchir une nouvelle étape avec cette habilitation à diriger des recherches.

J'ai été impliquée de manière active dans huit projets de recherche, allant de projets locaux menés en collaboration étroite avec des gestionnaires, à des projets européens ou canadiens impliquant de nombreux partenaires académiques. Ces projets m'ont amenée à travailler en relation avec gestionnaires et chercheurs de différents organismes et universités, et à développer ainsi un large réseau international, que je souhaite étendre et consolider dans le futur. Ces projets avaient une dimension « appliquée » forte, ayant en général pour objectif de produire (ou d'améliorer) des outils d'aide à la décision pour guider la gestion, notamment l'adaptation au changement climatique ou l'atténuation des perturbations naturelles. Mes travaux ont donc une forte dominante de modélisation, les modèles développés étant par la suite utilisés pour analyser différents scénarios d'impacts (changement climatique, invasions d'insectes etc.) ou de gestion forestière. Dans le futur, je souhaite continuer à travailler en collaboration étroite avec la gestion, afin de développer des outils d'aide à la décision ayant vocation à faire évoluer les pratiques de gestion vers plus de durabilité et de multifonctionnalité des forêts. Ma volonté de me positionner à l'interface entre gestion et recherche était déjà clairement inscrite en moi pendant ma formation d'Ingénieur Forestier, et je suis aujourd'hui confortée dans cette idée que c'est là que je pourrais le plus m'épanouir en tant que chercheur.

Ces outils d'aide à la décision étant en général le fruit d'un travail d'équipe, j'ai été amenée à travailler sur ces thématiques avec plusieurs étudiants en Master ou Doctorat qui m'ont aidée à évaluer, améliorer ou développer différents modèles. J'ai ainsi été amenée à encadrer des étudiants de manière formelle ou informelle sur des thématiques telles que le modélisation (modèles de niche, modèles de dynamique forestière, développement d'algorithmes de sylviculture, modèles de services écosystémiques etc.), la gestion forestière à l'échelle peuplement ou paysage, ou plus généralement la rédaction d'articles ou de projet de recherche.

J'ai également été amenée à coordonner les travaux de membres de mon équipe, me conférant ainsi des compétences en direction d'équipe et gestion de projet. Ces différentes expériences m'ont amenée à gérer plusieurs aspects de la gestion d'équipe et de l'encadrement d'étudiants (recrutement, définition et rédaction de projet de thèse, conception et correction d'articles, conseils théoriques, conseils techniques, coordination des travaux pour produire un outil commun). Dans le futur, je compte continuer à encadrer des étudiants en Master et Doctorat, et à me positionner comme mentor de Post-Doctorants, afin non seulement de les aider à développer des connaissances et compétences essentielles pour leur vie professionnelle, mais également à s'épanouir sur le plan personnel au sein d'une équipe soudée. Je suis en effet convaincue de l'importance d'une bonne dynamique d'équipe, qui est essentielle à l'épanouissement individuel de ses membres, aux interactions enrichissantes, et est un support nécessaire pour mener des collaborations fructueuses aboutissant à des travaux d'envergure. Devenir Directrice de Recherche ou Professeur est pour moi l'aboutissement logique de cette évolution naturelle de mon rôle de chercheuse, et me permettrait créer un environnement stimulant pour mettre en place les dynamiques de recherche permettant de répondre aux questions liées aux grands enjeux actuels et futurs de gestion des forêts.

Conclusion

Mes différentes expériences de recherche et d'enseignement en France, en Suisse et au Canada, m'ont amenée à me pencher sur la question de la gestion durable et multifonctionnelle des forêts, et leur adaptation au changement climatique.

J'ai abordé cette question sous différents angles (sylviculture, intensification de la production, préservation de la biodiversité, compromis entre services écosystémiques, adaptation au changement climatique, perturbations naturelles, etc.), pour une diversité d'écosystèmes (forêts tempérées, montagnardes, boréales, pluviales), de systèmes de gestion (peuplements purs ou mixtes, réguliers ou irréguliers), de localisations géographiques (France, Suisse, Europe, Canada), et d'échelles spatiales (peuplement, massif, pays, continent) et temporelles (court, long, très long terme).

La diversité de ces thématiques et expériences me confèrent à la fois une vision globale des problèmes de gestion des forêts et une capacité d'adaptation et de compréhension de chaque contexte particulier, le tout étant ancré dans les enjeux actuels : produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité et la multifonctionnalité des forêts, favoriser l'adaptation au changement climatique et leur atténuation, raisonner la gestion à différentes échelles spatiales et temporelles emboîtées. Ces thématiques se retrouvent également au cœur de mon enseignement, que ce soit dans les cours de sylviculture et gestion des forêts que je dispense à UBC ou dans mes interventions thématiques lors de séminaires (ETH Zürich) ou Écoles d'Été (UBC et ETH Zürich).

Ces différentes expériences m'ont aussi convaincue de l'importance de rapprocher recherche, enseignement et gestion, en particulier dans le contexte actuel, très dynamique et évolutif, qui nécessite l'adaptation des forêts aux changements globaux et aux évolutions des attentes sociétales. Faire face à ces enjeux requiert non seulement une recherche active et dynamique, mais également une grande proximité entre recherche et gestion, afin de favoriser le transfert de connaissances (dans les deux sens) et l'émergence de nouvelles questions de recherche pertinentes pour la gestion (R&D). De plus, mieux ancrer l'enseignement dans les résultats des travaux de recherche permet d'intégrer les nouvelles connaissances quasiment en « temps réel » à la formation des gestionnaires de demain. Je suis donc convaincue qu'il est aujourd'hui nécessaire de faire évoluer les modèles de création et transmission des connaissances et compétences, de manière à mieux intégrer recherche, enseignement et gestion.

Table des illustrations

Tableaux

Tableau 1 Exemples de mesures de gestion favorisant l'adaptation des forêts au changement climatique (modifié d'après Lafond, 2014)	56
Tableau 2 Attributs structurels et indicateurs de biodiversité courants (d'après Lafond 2014)...	74
Tableau 3 Mesures de maintien et de création des attributs favorables à la biodiversité (Lafond, 2014).....	83
Tableau 4 Synthèse des résultats de l'analyse de sensibilité d'indicateurs de biodiversité et de production de bois à la variation des différents leviers de gestion (lignes) contrôlant l'intensité de gestion, la taille des trouées et la rétention d'attributs favorables à la biodiversité (gros bois, bois mort, espèce minoritaire).	86

Figures

Figure 1. Relations entre les services écosystémiques, la biodiversité, le bien-être et la pauvreté des populations humaines et les facteurs de changement directs et indirects (MEA, 2005).....	15
Figure 2 Les thèmes et piliers fondateurs de ma recherche.....	25
Figure 3 Evolution de la productivité de quatre essences forestières (accroissement annuel en volume) projetée par meta-ForCLIM pour trois scénarios de changement climatiques (modéré, intermédiaire et sévère) pour la période 2070-2100 (modifié d'après Berry et al. (2017) ; Lafond et al. in prep-a).....	29
Figure 4 Sensibilité des prédictions de ForCLIM (surface terrière) aux variations de température (abscisse) et de précipitations (ordonnées) pour cinq essences (lignes) dans huit régions d'Europe (colonnes, site représentatif indiqué par une croix) (modifié d'après Fronzek et al., 2019).....	31
Figure 5 Carte des étages de végétation en Suisse (modifié d'après Huber et al. (2021)).	36
Figure 6 Effets du changement climatique sur la surface terrière pour différents étages de végétation.	39
Figure 7 Effets du changement climatique sur la composition en espèces à l'équilibre.	41
Figure 8 Projection des changements de productivité et de composition des peuplements le long de gradient d'altitude sous différents scénarios climatiques et fenêtres temporelles.	46

Figure 9 Distribution en diamètre initiale (a) et après 50 ans (b-e) sous différents scénarios sylvicoles.....	59
Figure 10 Expériences de simulation variant l'agrégation spatiale des prélèvements et l'intensité de récolte.	60
Figure 11 Approvisionnement en bois sous différents scénarios de gestion (« baseline », éclaircie commerciale -CT) sous deux scénarios climatiques : (a) climat actuel et (b) changement climatique (CC).	65
Figure 12 Approvisionnement en bois sous changement climatique (CC) pour trois régimes de plantation (standard, enrichissement en douglas – DF, diversification – DIV) sans (a) ou avec (b) éclaircie commerciale (CT).	66
Figure 13 Performance relative des différents scénarios de gestion, pour un ensemble d'indicateurs de services écosystémiques (Spies et al., in prep).....	79
Figure 14 Optimisation multicritère à l'échelle du paysage entre production de bois et biodiversité.	81
Figure 15 Cadre méthodologique servant de support aux expériences par simulation (Lafond, 2014).....	85
Figure 16 Analyse de sensibilité d'indicateurs de durabilité et de services écosystémiques aux variations des paramètres et variables d'entrée du modèle de simulation (modifié d'après Lafond et al., 2015).	87
Figure 17 Réponse d'indicateurs de diversité structurale (a, b) et de biodiversité (c) à différents leviers de gestion mettant en évidence l'existence d'effets de compensation (flèches) entre : intensité de récolte et rétention de gros bois (a) ou taille des trouées (b), intensité d'éclaircie et rétention de bois mort (c).	88
Figure 18 Compromis et synergies entre indicateurs de services écosystémiques (Lafond et al., 2017).....	91
Figure 19 Estimation de la valeur récréative des forêts de Colombie Britannique.....	94
Figure 20 Aire de répartition potentielle au Canada pour quatre espèces invasives.....	97
Figure 21 Description schématique du modèle ForCLIM (a) et exemple d'application pour prédire la productivité et l'aire de répartition du pin sylvestre en Europe (b).	99
Figure 22 Simulation de l'évolution d'un peuplement irrégulier et mélangé (sapin en bleu, épicéa en vert) sous un scénario de sylviculture irrégulière pied à pied, réalisée avec le modèle Samsara2 sur la plateforme de simulation Capsis4.....	103
Figure 23 Cadre méthodologique de type « boîte à outil » utilisé pour l'analyse de différents scénarios de gestion en Colombie Britannique (Lafond et al., in rev).....	105

Figure 24 Description schématique de l'outil d'aide à la décision développé dans le cadre du projet BioSAFE	106
Figure 25 Cycle d'évaluation (Courbaud et al., 2015).....	108
Figure 26 Schéma descriptif du modèle Samsara2 (Benoît Courbaud)	110
Figure 27 Illustration du processus « d'évaluation » du modèle Samsara2 (d'après Courbaud et al. 2015).....	112
Figure 28 Résultats de l'analyse de sensibilité de ForCLIM pour deux espèces (hêtre, <i>Fagus sylvatica</i> ; pin sylvestre, <i>Pinus sylvestris</i>) sur différents sites en Europe (Huber et al., 2018)..	119
Figure 29 Résultats agrégés de l'analyse de sensibilité de ForCLIM montrant l'effet du stade de développement et de la composition sur l'influence relative des paramètres du modèle (Huber et al., 2018).....	120
Figure 30 Caractérisation des meilleures versions du modèle ForCLIM pour différentes utilisations	126
Figure 31 Influence relative de différentes sources d'incertitude sur les projections du modèle ForCLIM.	128
Figure 32 Illustration des différentes théories existantes sur la réponse des peuplements à l'éclaircie (Langsæter en bleu, Assmann en rouge) et leurs impacts sur l'accroissement annuel du peuplement (a) et son intégration à l'échelle de la vie du peuplement (b).....	135
Figure 33 Effets de différentes hypothèses de modélisation les caractéristiques du peuplements simulées par ForCLIM le long de gradients d'altitude des Alpes.	177
Figure 34 Effets de différentes hypothèses de modélisation sur la croissance des arbres simulée par ForCLIM le long de gradients d'altitude des Alpes.	178

Références

- Adams, H.D. and Kolb, T.E., 2005. Tree growth response to drought and temperature in a mountain landscape in northern Arizona, USA. *Journal of Biogeography*, 32(9):1629-1640.
- Agee, J.K. and Skinner, C.N., 2005. Basic principles of forest fuel reduction treatments. *Forest ecology and management*, 211(1-2):83-96.
- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T. and Curtis-McLane, S., 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary applications*, 1(1):95-111.
- Ares, A., Berryman, S. D. et Puettmann, K. J., 2009. Understory vegetation response to thinning disturbance of varying complexity in coniferous stands. *Applied Vegetation Science* 12(4): 472-487.
- Ashton, M.S. and Kelty, M.J., 2018. *The practice of silviculture: applied forest ecology*. John Wiley & Sons.
- Augusiak, J., Van den Brink, P.J. and Grimm, V., 2014. Merging validation and evaluation of ecological models to 'evaluation': A review of terminology and a practical approach. *Ecological Modelling*, 280:117-128.
- Barbaro, L., Rossi, J. P., Vetillard, F., Nezan, J. et Jactel, H., 2007. The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography* 34(4): 652-664.
- Barbeito, I., Dawes, M.A., Rixen, C., Senn, J. and Bebi, P., 2012. Factors driving mortality and growth at treeline: a 30-year experiment of 92 000 conifers. *Ecology*, 93(2):389-401.
- Barbeito, I., Brücker, R.L., Rixen, C. and Bebi, P., 2013. Snow fungi—induced mortality of *Pinus cembra* at the alpine treeline: evidence from plantations. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 45(4):455-470.
- Barbier, S., Chevalier, R., Loussot, P., Berges, L. et Gosselin, F., 2009. Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: Tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management* 258: S176-S186.
- Bartels, S. F. et Chen, H. Y. H., 2009. Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? *Ecology* 91(7): 1931-1938.
- Baskent, E. Z. et Keleş, S., 2009. Developing alternative forest management planning strategies incorporating timber, water and carbon values: An examination of their interactions. *Environmental Modeling and Assessment* 14(4): 467-480.
- Baskent, E. Z., Keles, S. et Yolasigmaz, H. A., 2008. Comparing multipurpose forest management with timber management, incorporating timber, carbon and oxygen values: A case study. *Scandinavian Journal of Forest Research* 23(2): 105-120.
- Bauhus, J., Puettmann, K. et Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management* 258(4): 525-537.
- Bauhus, J., Forrester, D.I., Gardiner, B., Jactel, H., Vallejo, R. and Pretzsch, H., 2017. Ecological stability of mixed-species forests. In *Mixed-species forests* (pp. 337-382). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Becknell, J.M., Desai, A.R., Dietze, M.C., Schultz, C.A., Starr, G., Duffy, P.A., Franklin, J.F., Pourmokhtarian, A., Hall, J., Stoy, P.C. and Binford, M.W., 2015. Assessing interactions among changing climate, management, and disturbance in forests: a macrosystems approach. *BioScience*, 65(3):263-274.

- Bell, S., Simpson, M., Tyrväinen, L., Sievänen, T. and Pröbstl, U. eds., 2009. *European forest recreation and tourism: a handbook*. Taylor & Francis.
- Beniston, M., Stephenson, D. B., Christensen, O. B., Ferro, C. A. T., Frei, C., Goyette, S., Halsnaes, K., Holt, T., Jylha, K., Koffi, B., Palutikof, J., Scholl, R., Semmler, T. et Woth, K., 2007. Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climatic Change* 81: 71-95.
- Bennett, N.D., Croke, B.F., Guariso, G., Guillaume, J.H., Hamilton, S.H., Jakeman, A.J., Marsili-Libelli, S., Newham, L.T., Norton, J.P., Perrin, C. and Pierce, S.A., 2013. Characterising performance of environmental models. *Environmental Modelling & Software*, 40:1-20.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A. et Gauthier, S., 1999. Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest-level considerations. *The Forestry Chronicle* 75: 49-54.
- Berry PM, Betts RA, Harrison PA, Sanchez-Arcilla A. (Eds.) (2017) High-end climate change in Europe. Pensoft. ([link](#))
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrio-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J. C. et Gegout, J. C., 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479(7374): 517-520.
- Bigler, C., Bräker, O.U., Bugmann, H., Dobbertin, M. and Rigling, A., 2006. Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, 9(3):330-343.
- Bilodeau, Pierre, Amanda D. Roe, Guillaume Bilodeau, Gwylim S. Blackburn, Mingming Cui, Michel Cusson, Daniel Doucet et al. "Biosurveillance of forest insects: part II— adoption of genomic tools by end user communities and barriers to integration." *Journal of Pest Science* 92, no. 1 (2019): 71-82.
- Bircher, N., 2015. Stratification of the Swiss forest area into typical forest stands. *In To die or not to die: Forest dynamics in Switzerland under climate change*, Doctoral dissertation, ETH Zurich, Swiss Federal Institute of Technology Zurich, Switzerland, p.95.
- Bircher, N., Cailleret, M. and Bugmann, H., 2015. The agony of choice: different empirical mortality models lead to sharply different future forest dynamics. *Ecological Applications*, 25(5):1303-1318.
- Boncina, A., 2011. Conceptual approaches to integrate nature conservation into forest management: a Central European perspective. *International Forestry Review* 13(1): 13-22.
- Bonté, B., Lafond, V., Cordonnier, T. et Mathias, J.-D., 2013. Using an Individual-Based Model of Uneven-Aged Forests for Studying Trade-off Between Timber Production and Deadwood Preservation. In *ICCGI 2013, The Eighth International Multi-Conference on Computing in the Global Information Technology*, 175-180.
- Bormann, F.H. and Likens, G.E., 1979. Pattern and process in a forested ecosystem Springer-Verlag. New York.
- Boscolo, M. et Vincent, J. R., 2003. Nonconvexities in the production of timber, biodiversity, and carbon sequestration. *Journal of Environmental Economics and Management* 46(2): 251-268.
- Bose, A.K., Weiskittel, A., Kuehne, C., Wagner, R.G., Turnblom, E. and Burkhart, H.E., 2018. Does commercial thinning improve stand-level growth of the three most commercially important softwood forest types in North America?. *Forest ecology and management*, 409:683-693.

- Botkin, D.B., Janak, J.F. and Wallis, J.R., 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *The Journal of ecology*:849-872.
- Botkin, D.B., 1993. *Forest dynamics: an ecological model*. Oxford University Press on Demand.
- Bouget, C. et Gosselin, F., 2012. Le volume de bois mort, indicateur indirect de biodiversité : une approche critique *Revue Forestiere Francaise* LXIV(5): 723-731.
- Bouget, C., Larrieu, L. et Brin, A., 2014. Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecological Indicators* 36(0): 656-664.
- Bouget, C., Larrieu, L., Parmain, G. et Nusillard, B., 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation* 22(9): 2111–2130.
- Bouget, C., Nusillard, B., Pineau, X. et Ricou, C., 2012. Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conservation and Diversity* 5(4): 264-278.
- Boyden, S., Montgomery, R., Reich, P. B. et Palik, B., 2012. Seeing the forest for the heterogeneous trees: stand-scale resource distributions emerge from tree-scale structure. *Ecological Applications* 22(5): 1578-1588.
- Bradford, J. B. et D'Amato, A. W., 2012. Recognizing trade-offs in multi-objective land management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10(4): 210-216.
- Brecka, A.F., Shahi, C. and Chen, H.Y., 2018. Climate change impacts on boreal forest timber supply. *Forest Policy and Economics*, 92:11-21.
- Breda, N., Granier, A. et Aussenac, G., 1995. EFFECTS OF THINNING ON SOIL AND TREE WATER RELATIONS, TRANSPIRATION AND GROWTH IN AN OAK FOREST (QUERCUS-PETRAEA (MATT) LIEBL. *Tree Physiology* 15(5): 295-306.
- Brin, A., Bouget, C., Brustel, H. et Jactel, H., 2011. Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *Journal of Insect Conservation* 15(5): 653-669.
- Brin, A., Brustel, H. et Jactel, H., 2009. Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Annals of Forest Science* 66(3).
- Briner, S., Elkin, C. et Huber, R., 2013. Evaluating the relative impact of climate and economic changes on forest and agricultural ecosystem services in mountain regions. *Journal of Environmental Management* 129: 414-422.
- Brooker, R.W., Travis, J.M., Clark, E.J. and Dytham, C., 2007. Modelling species' range shifts in a changing climate: the impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of theoretical biology*, 245(1):59-65.
- Bugmann, H., 1994. *On the ecology of mountainous forests in a changing climate: a simulation study*, Doctoral dissertation, ETH Zurich, Swiss Federal Institute of Technology Zurich, Switzerland.
- Bugmann, H.K., 1996. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology*, 77(7):2055-2074.
- Bugmann, H.K. and Solomon, A.M., 2000. Explaining forest composition and biomass across multiple biogeographical regions. *Ecological Applications*, 10(1):95-114.
- Bugmann, H., 2001. A review of forest gap models. *Climatic Change*, 51(3):259-305.
- Bugmann, H., Brang, P., Elkin, C., Henne, P.D., Jakoby, O., Lévesque, M., Lischke, H.,

- Psomas, A., Rigling, A., Wermelinger, B. and Zimmermann, N.E., 2015. Climate change impacts on tree species, forest properties, and ecosystem services.
- Bugmann, H., Seidl, R., Hartig, F., Bohn, F., Brůna, J., Cailleret, M., François, L., Heinke, J., Henrot, A.J., Hickler, T. and Hülsmann, L., 2019. Tree mortality submodels drive simulated long-term forest dynamics: Assessing 15 models from the stand to global scale. *Ecosphere*, 10(2), p.e02616.
- Bullock, J.M., Edwards, R.J., Carey, P.D. and Rose, R.J., 2000. Geographical separation of two *Ulex* species at three spatial scales: does competition limit species' ranges?. *Ecography*, 23(2):257-271.
- Buongiorno, J., Halvorsen, E. A., Bollandsas, O. M., Gobakken, T. et Hofstad, O., 2012. Optimizing management regimes for carbon storage and other benefits in uneven-aged stands dominated by Norway spruce, with a derivation of the economic supply of carbon storage. *Scandinavian Journal of Forest Research* 27(5): 460-473.
- Bürgi, M. and Schuler, A., 2003. Driving forces of forest management—an analysis of regeneration practices in the forests of the Swiss Central Plateau during the 19th and 20th century. *Forest ecology and management*, 176(1-3):173-183.
- Burschel, P., El Kateb, H. et Mosandl, R., 1992. Experiments in mixed mountain forests in Bavaria. In *The ecology and silviculture of mixed-species forests*, 183-215 (Eds M. J. Kelty, B. C. Larson and C. D. Oliver. Kluwer.
- Butler, R., Angelstam, P., Ekelund, P. et Schlaeffer, R., 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological Conservation* 119(3): 305-318.
- Camarero, J.J. and Gutiérrez, E., 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic change*, 63(1):181-200.
- Campolongo, F., Cariboni, J. et Saltelli, A., 2007. An effective screening design for sensitivity analysis of large models. *Environmental Modelling et Software* 22(10): 1509-1518.
- CH2011. 2011. Swiss climate change scenarios CH2011. C2SM, MeteoSwiss, ETH, NCCR Climate, and OcCC, Zurich, Switzerland
- Charru, M., Seynave, I., Hervé, J.C., Bertrand, R. and Bontemps, J.D., 2017. Recent growth changes in Western European forests are driven by climate warming and structured across tree species climatic habitats. *Annals of Forest Science*, 74(2):1-34.
- Chikumbo, O. et Nicholas, I., 2011. Efficient thinning regimes for *Eucalyptus fastigata*: Multi-objective stand-level optimisation using the island model genetic algorithm. *Ecological Modelling* 222(10): 1683-1695.
- Chmura, D.J., Anderson, P.D., Howe, G.T., Harrington, C.A., Halofsky, J.E., Peterson, D.L., Shaw, D.C. and Clair, J.B.S., 2011. Forest responses to climate change in the northwestern United States: ecophysiological foundations for adaptive management. *Forest Ecology and Management*, 261(7):1121-1142.
- Chopard, B., Deleuze, C., François, D., Collet, R., Boudey, A. et Moureaux, T., 2013a. Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière: I. De la ressource à la demande : un panorama de la filière résineuse française. *Rendez-vous techniques de l'ONF* (39-40): 7-13.
- Chopard, B., Deleuze, C., François, D., Collet, R., Boudey, A., Moureaux, T., Fenart, P. et Lanvin, J.-D., 2013b. Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière: II. Comprendre et objectiver les attentes des scieurs résineux industriels. *Rendez-vous techniques de l'ONF* (39-40): 13-21.

- Chornesky, E.A. and Randall, J.M., 2003. The threat of invasive alien species to biological diversity: setting a future course. *Annals of the Missouri Botanical Garden*:67-76.
- Chubaty, A.M. and McIntire, E.J.B., 2019. SpaDES: Develop and run spatially explicit discrete event simulation models. *R package version*, 2(3).
- Chuine, I., 2010. Why does phenology drive species distribution?. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555):3149-3160.
- Churakova, O.V., Saurer, M., Bryukhanova, M.V., Siegwolf, R.T. and Bigler, C., 2016. Site-specific water-use strategies of mountain pine and larch to cope with recent climate change. *Tree Physiology*, 36(8):942-953.
- Clark, J.S., Carpenter, S.R., Barber, M., Collins, S., Dobson, A., Foley, J.A., Lodge, D.M., Pascual, M., Pielke Jr, R., Pizer, W. and Pringle, C., 2001. Ecological forecasts: an emerging imperative. *science*, 293(5530):657-660.
- Coates, K.D., Canham, C.D., Beaudet, M., Sachs, D.L. and Messier, C., 2003. Use of a spatially explicit individual-tree model (SORTIE/BC) to explore the implications of patchiness in structurally complex forests. *Forest Ecology and Management*, 186(1-3):297-310.
- Colombo, S. J., Chen, J., Ter-Mikaelian, M. T., McKechnie, J., Elkie, P. C., MacLean, H. L. et Heath, L. S., 2012. Forest protection and forest harvest as strategies for ecological sustainability and climate change mitigation. *Forest Ecology and Management*, 281: 140-151.
- Corbett, L.J., Withey, P., Lantz, V.A. and Ochuodho, T.O., 2016. The economic impact of the mountain pine beetle infestation in British Columbia: provincial estimates from a CGE analysis. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 89(1):100-105.
- Cordonnier, T., Courbaud, B., Berger, F. et Franc, A., 2008. Permanence of resilience and protection efficiency in mountain Norway spruce forest stands: a simulation study. *Forest Ecology and Management* 256(3): 347-354.
- Cordonnier, T. et Gosselin, F., 2009. La gestion forestière adaptative : intégrer l'acquisition de connaissances parmi les objectifs de gestion. *Revue Forestiere Francaise* 61(2): 131-144.
- Costanza, R. and Daly, H.E., 1992. Natural capital and sustainable development. *Conservation biology*, 6(1):37-46.
- Courbaud, B., 1995. Modélisation de la croissance en forêt irrégulière. Perspectives pour les pessières irrégulières de montagne. *Revue Forestiere Francaise* (spécial Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois): 173-182.
- Courbaud, B., 1997. Modélisation de l'éclaircissement et de la croissance de l'épicéa (*Picea abies*, L. Karst) en forêt irrégulière de montagne. 244.
- Courbaud, B., 2000. Comparing light interception with stand basal area for predicting tree growth. *Tree Physiology* 20: 407-414.
- Courbaud, B., 2004. Intérêt des modèles pour l'ingénierie écologique : exemples à partir du modèle de dynamique des peuplements forestiers SAMSARA. *Ingénieries - E A T* (spécial Ingénierie écologique): 49-56.
- Courbaud, B., De Coligny, F. et Cordonnier, T., 2003. Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology* 116: 1- 18.
- Courbaud, B., Goreaud, F., Dreyfus, P. et Bonnet, F., 2001. Evaluating thinning strategies using a tree distance dependent growth model: some examples based on the

- CAPSIS software "uneven- aged spruce forests" module. *Forest Ecology and Management* 145: 15-28.
- Courbaud, B., Kunstler, G., Morin, X. et Cordonnier, T., 2010. Quel futur pour les services écosystémiques de la forêt alpine dans un contexte de changement climatique ? - What is the future of the ecosystem services of the Alpine forest against a backdrop of climate change? *Revue De Géographie Alpine - Journal of Alpine Research* 98(1): 412-425.
- Courbaud, B., Lafond, V., Lagarrigues, G., Vieilledent, G., Cordonnier, T., Jabot, F. and De Coligny, F., 2015. Applying ecological model evaluation: Lessons learned with the forest dynamics model Samsara2. *Ecological Modelling*, 314:1-14.
- D'Amato, A. W., Bradford, J. B., Fraver, S. et Palik, B. J., 2011. Forest management for mitigation and adaptation to climate change: Insights from long-term silviculture experiments. *Forest Ecology and Management* 262(5): 803-816.
- D'Amato, A.W., Bradford, J.B., Fraver, S. and Palik, B.J., 2013. Effects of thinning on drought vulnerability and climate response in north temperate forest ecosystems. *Ecological Applications*, 23(8):1735-1742.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., Hanson, P. J., Irland, L. C., Lugo, A. E., Peterson, C. J., Simberloff, D., Swanson, F. J., Stocks, B. J. et Wotton, B. M., 2001. Climate change and forest disturbances. *Bioscience* 51(9): 723-734.
- Daume, S. et Robertson, D., 2000. A heuristic approach to modelling thinnings. *Silva Fennica* 34(3): 237-249.
- De Cáceres, M., Martínez-Vilalta, J., Coll, L., Llorens, P., Casals, P., Poyatos, R., Pausas, J.G. and Brotons, L., 2015. Coupling a water balance model with forest inventory data to predict drought stress: the role of forest structural changes vs. climate changes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 213:77-90.
- de Coligny, F., 2005.CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies in Silviculture, a software platform for forestry modellers. In Workshop on Information Science for Agriculture and Environment (ISAE)Guizou Normal University, GuiYang, P.R. China.
- de Coligny, F., 2007.Efficient building of forestry modelling software with the Capsis methodology. In *Pma 2006: Second International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, Proceedings*, 216-222 (Eds T. Fourcaud and X. P. Zhang. Los Alamitos: IEEE Computer Soc.
- de Coligny, F., Ancelin, P., Cornu, G., Courbaud, B., Dreyfus, P., Goreaud, F., Gourlet Fleury, S., Meredieu, C., Orazio, C. et Saint Andre, L., 2004.CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies In Silviculture:open architecture for a shared forest-modelling platform. In *Fourth Workshop IUFRO S5.01.04, Harrison Hot Springs, British Columbia, CAN, 8-15 September 2002*, 10.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Alard, D., Saguez, R., Wattez-Franger, A., De Foucault, B., Delelis-Dusollier, A. et Bardat, J., 2004. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understory response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology* 41(6): 1065-1079.
- Dhar, A., Parrott, L. and Hawkins, C.D., 2016. Aftermath of mountain pine beetle outbreak in British Columbia: stand dynamics, management response and ecosystem resilience. *Forests*, 7(8), p.171
- Diaci, J. et Firm, D., 2011. Long-term dynamics of a mixed conifer stand in Slovenia managed with a farmer selection system. *Forest Ecology and Management* 262(6): 931-939.
- Diaci, J., Kerr, G. et O'Hara, K., 2011. Twenty-first century forestry: integrating ecologically

- based, uneven-aged silviculture with increased demands on forests. *Forestry* 84(5): 463-465.
- Diaz-Balteiro, L. et Romero, C., 2008. Making forestry decisions with multiple criteria: A review and an assessment. *Forest Ecology and Management* 255(8-9): 3222-3241.
- Dick, J. M., Smith, R. I. et Scott, E. M., 2011. Ecosystem services and associated concepts. *Environmetrics*, 22(5): 598-607.
- Didion, M., Kupferschmid, A.D., Zingg, A., Fahse, L. and Bugmann, H., 2009. Gaining local accuracy while not losing generality—extending the range of gap model applications. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(6):1092-1107.
- Dormann, C.F., Schymanski, S.J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., Kearney, M., Morin, X., Römermann, C., Schröder, B. and Singer, A., 2012. Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography*, 39(12):2119-2131.
- Dorren, L.K., Berger, F., Imeson, A.C., Maier, B. and Rey, F., 2004. Integrity, stability and management of protection forests in the European Alps. *Forest ecology and management*, 195(1-2):165-176.
- Duduman, G., 2011. A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry*, 84(3): 301-314.
- Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C. et de Coligny, F., 2012. Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science*, 69(2): 221-233.
- Duguid, M. C. et Ashton, M. S., 2013. A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 303(0): 81-90.
- Duncker, P.S., Raulund-Rasmussen, K., Gundersen, P., Katzensteiner, K., De Jong, J., Ravn, H.P., Smith, M., Eckmüller, O. and Spiecker, H., 2012. How forest management affects ecosystem services, including timber production and economic return: synergies and trade-offs. *Ecology and Society*, 17(4). Engler, R., Randin, C.F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N.E., Araújo, M.B., Pearman, P.B., Le Lay, G., Piedallu, C., Albert, C.H. and Choler, P., 2011. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global change biology*, 17(7):2330-2341.
- Dutreuil, S., 2013. Comment le modèle Daisyworld peut-il contribuer à l'hypothèse Gaïa? In: *Varenne, F., Silberstein, M. (Eds.), Modéliser et simuler. Epistémologies et pratiques de la modélisation et de la simulation*, vol. 1: 189–254.
- Dymond, C.C., Tedder, S., Spittlehouse, D.L., Raymer, B., Hopkins, K., McCallion, K. and Sandland, J., 2014. Diversifying managed forests to increase resilience. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(10):1196-1205.
- Dymond, C.C., Spittlehouse, D.L., Tedder, S., Hopkins, K., McCallion, K. and Sandland, J., 2015. Applying resilience concepts in forest management: a retrospective simulation approach. *Forests*, 6(12):4421-4438.
- Elith, J. and Leathwick, J.R., 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40(1):677-697.
- Elkin, C., Gutiérrez, A.G., Leuzinger, S., Manusch, C., Temperli, C., Rasche, L. and Bugmann, H., 2013. A 2° C warmer world is not safe for ecosystem services in the European Alps. *Global Change Biology*, 19(6):1827-1840.

- Elliott, G.P., 2012. The role of thresholds and fine-scale processes in driving upper treeline dynamics in the Bighorn Mountains, Wyoming. *Physical Geography*, 33(2):129-145.
- Etzold, S., Ziemińska, K., Rohner, B., Bottero, A., Bose, A.K., Ruehr, N.K., Zingg, A. and Rigling, A., 2019. One century of forest monitoring data in Switzerland reveals species- and site-specific trends of climate-induced tree mortality. *Frontiers in Plant Science*, 10, p.307.
- FAO. 2020. Global Forest Resources Assessment 2020 – Key findings. Rome. <https://doi.org/10.4060/ca8753en>
- Fan, Z. F., Shifley, S. R., Spetich, M. A., Thompson, F. R. et Larsen, D. R., 2003. Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 33(8): 1481-1494.
- Fettig, C.J., Klepzig, K.D., Billings, R.F., Munson, A.S., Nebeker, T.E., Negrón, J.F. and Nowak, J.T., 2007. The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States. *Forest ecology and management*, 238(1-3):24-53.
- Fichtner, A., Härdtle, W., Bruelheide, H., Kunz, M., Li, Y. and Von Oheimb, G., 2018. Neighbourhood interactions drive overyielding in mixed-species tree communities. *Nature communications*, 9(1):1-8.
- Findlater, K.M., St-Laurent, G.P., Hagerman, S. and Kozak, R., 2020. Surprisingly malleable public preferences for climate adaptation in forests. *Environmental Research Letters*, 15(3), p.034045.
- Fontes, L., Bontemps, J.D., Bugmann, H., Van Oijen, M., Gracia, C., Kramer, K., Lindner, M., Rötzer, T. and Skovsgaard, J.P., 2010. Models for supporting forest management in a changing environment. *Forest Systems*, 19:8-29.
- FOREST EUROPE, 2020: State of Europe's Forests 2020.
- Forrester, D.I., Benneter, A., Bouriaud, O. and Bauhus, J., 2017. Diversity and competition influence tree allometric relationships—Developing functions for mixed-species forests. *Journal of Ecology*, 105(3):761-774.
- François, D., Chopard, B., Deleuze, C., Fenart, P. et Lanvin, J.-D., 2013. Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière: III. Premiers enseignements pour le sylviculteur de résineux et perspectives pour la Ret D. *Rendez-vous techniques de l'ONF* (39-40): 21-30.
- Fronzek, S., Carter, T.R., Pirttioja, N., Alkemade, R., Audsley, E., Bugmann, H., Flörke, M., Holman, I., Honda, Y., Ito, A. and Janes-Bassett, V., 2019. Determining sectoral and regional sensitivity to climate and socio-economic change in Europe using impact response surfaces. *Regional environmental change*, 19(3):679-693.
- Führer, E., 2000. Forest functions, ecosystem stability and management. *Forest Ecology and Management* 132(1): 29-38.
- Fyllas, N.M. and Troumbis, A.Y., 2009. Simulating vegetation shifts in north-eastern Mediterranean mountain forests under climatic change scenarios. *Global Ecology and Biogeography*, 18(1):64-77.
- Gamborg, C. et Larsen, J. B., 2003. 'Back to nature' - a sustainable future for forestry? *Forest Ecology and Management* 179(1-3): 559-571.
- Ganio, L.M. and Puettmann, K.J., 2008. Designing long-term, large-scale forestry experiments with research objectives at multiple scales. *Journal of Sustainable Forestry*, 26(1):1-18.

- Gardiner, B.A., Stacey, G.R., Belcher, R.E. and Wood, C.J., 1997. Field and wind tunnel assessments of the implications of respacing and thinning for tree stability. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 70(3):233-252.
- Gauquelin, X. et Courbaud, B., 2006. *Guide des sylvicultures de montagne - Alpes du Nord françaises*. Cemagref, CRPF Rhône-Alpes, ONF.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M. A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D. D., Morin, H., Drapeau, P. et Bergeron, Y., 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec.
- Gebhardt, T., Häberle, K.H., Matyssek, R., Schulz, C. and Ammer, C., 2014. The more, the better? Water relations of Norway spruce stands after progressive thinning. *Agricultural and Forest Meteorology*, 197:235-243.
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A. and Zimmermann, N.E., 2007. Tree line shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment?. *Journal of vegetation science*, 18(4):571-582.
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A. and Zimmermann, N.E., 2008. Evaluating thermal treeline indicators based on air and soil temperature using an air-to-soil temperature transfer model. *Ecological modelling*, 213(3-4):345-355.
- Gosselin, F., 2012. Indicateurs de biodiversité forestière utilisant la richesse, l'abondance et la composition des essences : réflexions méthodologiques à propos de leur mise à l'épreuve. *Revue Forestiere Francaise* LXIV(5): 733-737.
- Gossner, M. M., Floren, A., Weisser, W. W. et Linsenmair, K. E., 2013. Effect of dead wood enrichment in the canopy and on the forest floor on beetle guild composition. *Forest Ecology and Management* 302(0): 404-413.
- Gottschalk, K.W., 1995. Using silviculture to improve health in northeastern conifer and eastern hardwood forests. In *In: LG Eskew, comp. Forest health through silviculture: proceedings of the 1995 National Silviculture Workshop, Mescalero, New Mexico, May 8-11, 1995. Gen. Tech. Rep. RM-GTR-267. Fort Collins, CO: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station: 219-226 (Vol. 267)*.
- Government of British Columbia, 2018. Tree & Stand Simulator (TASS) [online]. URL <https://www2.gov.bc.ca/gov/content/industry/forestry/managing-our-forest-resources/forest-inventory/growth-and-yield-modelling/tree-and-stand-simulator-tass> (accessed 09.01.22).
- Grace, J., Berninger, F. and Nagy, L., 2002. Impacts of climate change on the tree line. *Annals of botany*, 90(4):537-544.
- Grassi, G., Minotta, G., Tonon, G. et Bagnaresi, U., 2004. Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 34(1): 141-149.
- Griess, V.C. and Knoke, T., 2011. Growth performance, windthrow, and insects: meta-analyses of parameters influencing performance of mixed-species stands in boreal and northern temperate biomes. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(6):1141-1159.
- Griess, V.C., Man, C.D., Polinko, A.D. and Spies, J., 2019. Mitigating midterm timber supply shortage using commercial thinning operations. A case study from British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 443:1-18.
- Grimm, V., Frank, K., Jeltsch, F., Brandl, R., Uchmański, J. and Wissel, C., 1996. Pattern-oriented modelling in population ecology. *Science of the Total Environment*, 183(1-2):151-166.

- Grimm, V., Revilla, E., Berger, U., Jeltsch, F., Mooij, W.M., Railsback, S.F., Thulke, H.H., Weiner, J., Wiegand, T. and DeAngelis, D.L., 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science*, 310(5750):987-991.
- Grimm, V. and Railsback, S.F., 2012. Pattern-oriented modelling: a 'multi-scope' for predictive systems ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1586):298-310.
- Grimm, V. and Railsback, S.F., 2013. Individual-based modeling and ecology. In *Individual-Based Modeling and Ecology*. Princeton university press.
- Grimm, V., Augusiak, J., Focks, A., Frank, B.M., Gabsi, F., Johnston, A.S., Liu, C., Martin, B.T., Meli, M., Radchuk, V. and Thorbek, P., 2014. Towards better modelling and decision support: documenting model development, testing, and analysis using TRACE. *Ecological modelling*, 280:129-139.
- Grossiord, C., Granier, A., Ratcliffe, S., Bouriaud, O., Bruelheide, H., Češko, E., Forrester, D.I., Dawud, S.M., Finér, L., Pollastrini, M. and Scherer-Lorenzen, M., 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(41):14812-14815.
- Guariguata, M. R., Sist, P. et Nasi, R., 2012. Reprint of: Multiple use management of tropical production forests: How can we move from concept to reality? *Forest Ecology and Management* 268(0): 1-5.
- Guisan, A. and Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*, 135(2-3):147-186.
- Guisan, A. and Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8(9):993-1009.
- Gutiérrez, E., Campelo, F., Camarero, J.J., Ribas, M., Muntán, E., Nabais, C. and Freitas, H., 2011. Climate controls act at different scales on the seasonal pattern of *Quercus ilex* L. stem radial increments in NE Spain. *Trees*, 25(4):637-646.
- Gutiérrez, A.G., Snell, R.S. and Bugmann, H., 2016. Using a dynamic forest model to predict tree species distributions. *Global Ecology and Biogeography*, 25(3):347-358.
- Hajjar, R., McGuigan, E., Moshofsky, M. and Kozak, R.A., 2014. Opinions on strategies for forest adaptation to future climate conditions in western Canada: surveys of the general public and leaders of forest-dependent communities. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(12):1525-1533.
- Haley, D. and Nelson, H., 2007. Has the time come to rethink Canada's Crown forest tenure systems?. *The Forestry Chronicle*, 83(5):630-641.
- Hanewinkel, M., 2002. Comparative economic investigations of even-aged and uneven-aged silvicultural systems: a critical analysis of different methods. *Forestry* 75(4): 473-481.
- Hanewinkel, M. et Pretzsch, H., 2000. Modelling the conversion from even-aged to uneven-aged stands of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) with a distance-dependent growth simulator. *Forest Ecology and Management* 134(1-3): 55-70.
- Hanewinkel, R., Sargent, J.D., Karlsdóttir, S., Jónsson, S.H., Mathis, F., Faggiano, F., Poelen, E.A., Scholte, R., Florek, E., Sweeting, H. and Hunt, K., 2013. High youth access to movies that contain smoking in Europe compared with the USA. *Tobacco control*, 22(4):241-244.
- Harmon, M. E., Krankina, O. N. et Sexton, J., 2000. Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. *Canadian Journal of Forest Research- Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 30(1): 76-84.

- Harrison, P.A., Dunford, R.W., Holman, I.P. and Rounsevell, M.D., 2016. Climate change impact modelling needs to include cross-sectoral interactions. *Nature Climate Change*, 6(9):885-890.
- Harti-Meier, C., Dittmar, C., Zang, C. and Rothe, A., 2014. Mountain forest growth response to climate change in the Northern Limestone Alps. *Trees*, 28(3):819-829.
- Haughian, S.R., Burton, P.J., Taylor, S.W. and Curry, C., 2012. Expected effects of climate change on forest disturbance regimes in British Columbia. *Journal of Ecosystems and Management*, 13(1).
- Hickler, T., Vohland, K., Feehan, J., Miller, P.A., Smith, B., Costa, L., Giesecke, T., Fronzek, S., Carter, T.R., Cramer, W. and Kühn, I., 2012. Projecting the future distribution of European potential natural vegetation zones with a generalized, tree species-based dynamic vegetation model. *Global Ecology and Biogeography*, 21(1):50-63.
- Hlásny, T., Barcza, Z., Barka, I., Merganičová, K., Sedmák, R., Kern, A., Pajtk, J., Balázs, B., Fabrika, M. and Churkina, G., 2014. Future carbon cycle in mountain spruce forests of Central Europe: modelling framework and ecological inferences. *Forest Ecology and Management*, 328:55-68.
- Hof, A.R., Dymond, C.C. and Mladenoff, D.J., 2017. Climate change mitigation through adaptation: the effectiveness of forest diversification by novel tree planting regimes. *Ecosphere*, 8(11), p.e01981.
- Holeksa, J., Zielonka, T. et Zywiec, M., 2008. Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 38(3): 415-428.
- Holtmeier, F.K. and Broll, G., 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global ecology and Biogeography*, 14(5):395-410.
- Holtmeier, F.K. and Broll, G., 2017. Treelines—Approaches at different scales. *Sustainability*, 9(5), p.808.
- Horemans, J.A., Bosela, M., Dobor, L., Barna, M., Bahyl, J., Deckmyn, G., Fabrika, M., Sedmak, R. and Ceulemans, R., 2016. Variance decomposition of predictions of stem biomass increment for European beech: Contribution of selected sources of uncertainty. *Forest Ecology and Management*, 361:46-55.
- Huber, N., Bugmann, H. and Lafond, V., 2018. Global sensitivity analysis of a dynamic vegetation model: Model sensitivity depends on successional time, climate and competitive interactions. *Ecological Modelling*, 368:377-390.
- Huber, N., Bugmann, H. and Lafond, V., 2020. Capturing ecological processes in dynamic forest models: why there is no silver bullet to cope with complexity. *Ecosphere*, 11(5), p.e03109.
- Huber, N., Bugmann, H., Cailleret, M., Bircher, N. and Lafond, V., 2021. Stand-scale climate change impacts on forests over large areas: transient responses and projection uncertainties. *Ecological Applications*, 31(4), p.e02313.
- Hülsmann, L., Bugmann, H. and Brang, P., 2017. How to predict tree death from inventory data—lessons from a systematic assessment of European tree mortality models. *Canadian Journal of Forest Research*, 47(7):890-900.
- Hynynen, J., Ahtikoski, A., Siitonen, J., Sievänen, R. et Liski, J., 2005. Applying the MOTTI simulator to analyse the effects of alternative management schedules on timber and non-timber production. *Forest Ecology and Management* 207(1–2): 5-18.
- IPCC. 2019. Climate change and land: an IPCC special report on climate change,

- desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems. Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland: In press.
- IPCC. 2022. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Lösschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 3056 pp.
- Irauschek, F., Barka, I., Bugmann, H., Courbaud, B., Elkin, C., Hlásny, T., Klopčič, M., Mina, M., Rammer, W. and Lexer, M.J., 2021. Evaluating five forest models using multi-decadal inventory data from mountain forests. *Ecological Modelling*, 445, p.109493.
- Ishii, H. T., Tanabe, S. I. et Hiura, T., 2004. Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science* 50(3): 342-355.
- Ito, A., Nishina, K., Reyer, C.P., François, L., Henrot, A.J., Munhoven, G., Jacquemin, I., Tian, H., Yang, J., Pan, S. and Morfopoulos, C., 2017. Photosynthetic productivity and its efficiencies in ISIMIP2a biome models: benchmarking for impact assessment studies. *Environmental Research Letters*, 12(8), p.085001.
- Iverson, L.R. and McKenzie, D., 2013. Tree-species range shifts in a changing climate: detecting, modeling, assisting. *Landscape ecology*, 28(5):879-889.
- Janda, P., Tepley, A.J., Schurman, J.S., Brabec, M., Nagel, T.A., Bače, R., Begovič, K., Chaskovskyy, O., Čada, V., Dušátko, M. and Frankovič, M., 2019. Drivers of basal area variation across primary late-successional *Picea abies* forests of the Carpathian Mountains. *Forest Ecology and Management*, 435:196-204.
- Jactel, H., Branco, M., Duncker, P., Gardiner, B., Grodzki, W., Langstrom, B., Moreira, F., Netherer, S., Nicoll, B., Orazio, C., Piou, D., Schelhaas, M.-J. et Tojic, K., 2012. A Multicriteria Risk Analysis to Evaluate Impacts of Forest Management Alternatives on Forest Health in Europe. *Ecology and Society*, 17(4).
- Jactel, H., Brockerhoff, E. et Piou, D., 2008. Disease risk in mixed forests. *Revue Forestiere Francaise*, 60(2): 168-180.
- Jactel, H. et Brockerhoff, E. G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, 10(9): 835-848.
- Jactel, H., Nicoll, B. C., Branco, M., Gonzalez-Olabarria, J. R., Grodzki, W., Langstrom, B., Moreira, F., Netherer, S., Orazio, C., Piou, D., Santos, H., Schelhaas, M. J., Tojic, K. et Vodde, F., 2009. The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science*, 66(7): 701–719.
- Jain, T.B., Fried, J.S. and Loreno, S.M., 2020. Simulating the effectiveness of improvement cuts and commercial thinning to enhance fire resistance in west coast dry mixed conifer forests. *Forest Science*, 66(2):157-177.
- Jenkins, M. A. et Parker, G. R., 1999. Composition and Diversity of Ground-layer Vegetation in Silvicultural Openings of Southern Indiana Forests. *The American Midland Naturalist*, 142(1): 1-16.
- Jenkins, J.C., Chojnacky, D.C., Heath, L.S. and Birdsey, R.A., 2003. National-scale biomass estimators for United States tree species. *Forest science*, 49(1):12-35.
- Jöchner, M., Bugmann, H., Nötzli, M. and Bigler, C., 2017. Among-tree variability and feedback effects result in different growth responses to climate change at the upper treeline in the Swiss Alps. *Ecology and evolution*, 7(19):7937-7953.

- Jöchner M, Lafond V, Bigler C, Bugmann H (in prep) Understanding the past is the key to the future: Combining empirical data and dynamic modelling to project forest dynamics at treeline under climate change.
- Johnstone, J.F., McIntire, E.J., Pedersen, E.J., King, G. and Pisaric, M.J., 2010. A sensitive slope: estimating landscape patterns of forest resilience in a changing climate. *Ecosphere*, 1(6):1-21.
- Jonsell, M., Hansson, J. et Wedmo, L., 2007. Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden - Comparisons between tree species and diameters. *Biological Conservation*, 138(1-2): 89-99.
- Jourdan, M., Cordonnier, T., Dreyfus, P., Riond, C., de Coligny, F. and Morin, X., 2021. Managing mixed stands can mitigate severe climate change impacts on French alpine forests. *Regional Environmental Change*, 21(3):1-15.
- Kalliokoski, T., Mäkelä, A., Fronzek, S., Minunno, F. and Peltoniemi, M., 2018. Decomposing sources of uncertainty in climate change projections of boreal forest primary production. *Agricultural and Forest Meteorology*, 262:192-205.
- Kearney, M. and Porter, W., 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology letters*, 12(4):334-350.
- Kennedy, M. C., Ford, E. D., Singleton, P., Finney, M. et Agee, J. K., 2008. Informed multi-objective decision-making in environmental management using Pareto optimality. *Journal of Applied Ecology* 45(1): 181-192.
- Kimmins, J.P., 2004. Forest ecology. *Fishes and forestry: Worldwide watershed interactions and management*:17-43.
- Kirdyanov, A., Hughes, M., Vaganov, E., Schweingruber, F. and Silkin, P., 2003. The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic. *Trees*, 17(1):61-69.
- Knutti, R. and Sedláček, J., 2013. Robustness and uncertainties in the new CMIP5 climate model projections. *Nature climate change*, 3(4):369-373.
- Kohler, M., Sohn, J., Nägele, G. and Bauhus, J., 2010. Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) be increased through thinning?. *European Journal of Forest Research*, 129(6):1109-1118.
- Kolstrom, M., Lindner, M., Vilen, T., Maroschek, M., Seidl, R., Lexer, M. J., Netherer, S., Kremer, A., Delzon, S., Barbati, A., Marchetti, M. et Corona, P., 2011. Reviewing the Science and Implementation of Climate Change Adaptation Measures in European Forestry. *Forests* 2(4): 961-982.
- Körner, C., 2006. Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. *New phytologist*, 172(3):393-411.
- Körner, C., 2016. When it gets cold, plant size matters—a comment on treeline. *Journal of Vegetation Science*, 27(1):6-7.
- Korpel, S., 1982. Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia [Czechoslovakia]. *Acta facultatis forestalis zvoien*.
- Kruys, N., Jonsson, B. G. et Stahl, G., 2002. A stage-based matrix model for decay-class dynamics of woody debris. *Ecological Applications*, 12(3): 773-781.
- Kurz, W.A., Dymond, C.C., Stinson, G., Rampley, G.J., Neilson, E.T., Carroll, A.L., Ebata, T. and Safranyik, L., 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, 452(7190):987-990.
- Lachat, T. et Butler, R., 2007. Gestion des vieux arbres et du bois mort: Îlots de sénescence, arbres- habitat et métapopulations saproxyliques. Lausanne, Suisse: Ecole

polytechnique fédérale Lausanne (EPFL) - WSL.

- Lachat, T., Wermelinger, B., Gossner, M. M., Bussler, H., Isacsson, G. et Muller, J., 2012. Saproxyllic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecological Indicators*, 23: 323-331.
- Lafond, V., Cordonnier, T., De Coligny, F. and Courbaud, B., 2012. Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data. *Annals of forest science*, 69(2):235-243.
- Lafond, V., Lagarrigues, G., Cordonnier, T. and Courbaud, B., 2014. Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Annals of Forest Science*, 71(2):173-186.
- Lafond, V., Cordonnier, T. and Courbaud, B., 2015. Reconciling biodiversity conservation and timber production in mixed uneven-aged mountain forests: identification of ecological intensification pathways. *Environmental Management*, 56(5):1118-1133.
- Lafond, V., Cordonnier, T., Mao, Z. and Courbaud, B., 2017. Trade-offs and synergies between ecosystem services in uneven-aged mountain forests: evidences using Pareto fronts. *European Journal of Forest Research*, 136(5):997-1012.
- Lafond, V., Lingua, F., Lumnitz, S., Paradis, G., Srivastava, V. and Griess, V.C., 2020. Challenges and opportunities in developing decision support systems for risk assessment and management of forest invasive alien species. *Environmental Reviews*, 28(3):218-245.
- Lafond V, Polinko AD, Man CD, Dymond CC, Griess VC (in revision) Mitigating the mid-term timber supply shortage in British Columbia: Silvicultural options under a changing climate.
- Lafond V, Huber N, Bugmann H (in prep-a) Patterns of tree species distribution and productivity under high-end climate change scenarios: European forests may never look the same.
- Lafond V, Paradis G, Lingua F, Srivastava V, Griess VC, Hamelin R. (in prep-b) A decision-support system for FIAS impact assessment: a case study with Asian gypsy moth in British Columbia.
- Lafond V, Polinko A, Spies J, Howard C, Griess VC (in prep-c) Tree and stand growth response to thinning in British Columbia: a meta-analysis.
- Lingua, F., Coops, N.C., Lafond, V., Gaston, C. and Griess, V.C., 2022. Characterizing, mapping and valuing the demand for forest recreation using crowdsourced social media data. *Plos one*, 17(8), p.e0272406.
- Lingua F, Lafond V, Gaston C, Hamelin RC, Coops N, Griess VC (in revision) The evolution of the economics of forest biotic disturbances: outlining the future from the learnings of the past.
- Lagarrigues, G., Jabot, F., Lafond, V. and Courbaud, B., 2015. Approximate Bayesian computation to recalibrate individual-based models with population data: Illustration with a forest simulation model. *Ecological Modelling*, 306:278-286.
- Larrieu, L. et Cabanettes, A., 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 42(8): 1433-1445.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Brin, A., Bouget, C. and Deconchat, M., 2014. Tree microhabitats at the stand scale in montane beech–fir forests: practical information for taxa conservation in forestry. *European Journal of Forest Research*, 133(2):355-367.

- Larrieu, L., Cabanettes, A. et Delarue, A., 2012. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *European Journal of Forest Research*, 131(3): 773-786.
- Lasch, P., Lindner, M., Erhard, M., Suckow, F. and Wenzel, A., 2002. Regional impact assessment on forest structure and functions under climate change—the Brandenburg case study. *Forest ecology and management*, 162(1):73-86.
- Lasch, P., Badeck, F.-W., Suckow, F., Lindner, M. et Mohr, P., 2005. Model-based analysis of management alternatives at stand and regional level in Brandenburg (Germany). *Forest Ecology and Management*, 207(1–2): 59-74.
- Lassauce, A., Lieutier, F. et Bouget, C., 2012. Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests: Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. *Biological Conservation*, 147(1): 204-212.
- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H. et Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms *Ecological Indicators*, 11(5): 1027-1039.
- Legay, M., Cordonnier, T. et Dhote, J. F., 2008. Des forets melangees pour composer avec les changements climatiques - Mixing forest species to cope with climate change. *Revue Forestiere Francaise*, 60(2): 181-190.
- Legay, M., Mortier, F., Mengin-Lecreux, P. et Cordonnier, T., 2007. La gestion forestière face aux changements climatiques : tirons les premiers enseignements. *Rendez-vous techniques de l'ONF* (Hors-série n° 3 « Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques »): 95- 102.
- Lehner, F., Deser, C., Maher, N., Marotzke, J., Fischer, E.M., Brunner, L., Knutti, R. and Hawkins, E., 2020. Partitioning climate projection uncertainty with multiple large ensembles and CMIP5/6. *Earth System Dynamics*, 11(2):491-508.
- Leibold, M.A., 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76(5):1371-1382.
- Leibundgut, H., 1982. Europäische Urwälder der Bergstufe, Bern: P.
- Lenoir, J., Gegout, J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P. et Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320(5884): 1768-1771.
- Lenz, A., Vitasse, Y., Hoch, G. and Körner, C., 2014. Growth and carbon relations of temperate deciduous tree species at their upper elevation range limit. *Journal of Ecology*, 102(6):1537-1548.
- Lexer, M.J. and Hönninger, K., 2001. A modified 3D-patch model for spatially explicit simulation of vegetation composition in heterogeneous landscapes. *Forest ecology and management*, 144(1-3):43-65.
- Lexer, M.J., Hönninger, K., Scheifinger, H., Matulla, C., Groll, N., Kromp-Kolb, H., Schadauer, K., Starlinger, F. and Englisch, M., 2002. The sensitivity of Austrian forests to scenarios of climatic change: a large-scale risk assessment based on a modified gap model and forest inventory data. *Forest Ecology and Management*, 162(1):53-72.
- Lexer, M. J. et Brooks, R. T., 2005. Decision support for multiple purpose forestry. *Forest Ecology and Management*, 207(1–2): 1-3.
- Lexer, M. J. et Seidl, R., 2009. Addressing biodiversity in a stakeholder-driven climate change vulnerability assessment of forest management. *Forest Ecology and Management*, 258(SUPPL.): S158-S167.
- Liang, J. J. et Picard, N., 2013. Matrix Model of Forest Dynamics: An Overview and Outlook.

- Forest Science*, 59(3): 359-378.
- Liang, J., Crowther, T.W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.D., McGuire, A.D., Bozzato, F., Pretzsch, H. and De-Miguel, S., 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309), p.aaf8957
- Lindenmayer, D. B. et Franklin, J. F., 1997. Managing stand structure as part of ecologically sustainable forest management in Australian mountain ash forests. *Conservation Biology*, 11(5): 1053-1068.
- Lindenmayer, D. B., Franklin, J. F., Lohmus, A., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W., Brodie, A., Kiehl, B., Kouki, J., Pastur, G. M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, J., Wayne, A. et Gustafsson, L., 2012. A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conservation Letters*, 5(6): 421-431.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J. et Marchetti, M., 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4): 698-709.
- Lindner, M., Fitzgerald, J.B., Zimmermann, N.E., Reyer, C., Delzon, S., van Der Maaten, E., Schelhaas, M.J., Lasch, P., Eggers, J., van Der Maaten-Theunissen, M. and Suckow, F., 2014. Climate change and European forests: what do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management?. *Journal of environmental management*, 146:69-83.
- Littell, J.S., Peterson, D.L. and Tjoelker, M., 2008. Douglas-fir growth in mountain ecosystems: water limits tree growth from stand to region. *Ecological Monographs*, 78(3):349-368.
- Lohmus, A., Kraut, A. et Rosenvald, R., 2013. Dead wood in clearcuts of semi-natural forests in Estonia: site-type variation, degradation, and the influences of tree retention and slash harvest. *European Journal of Forest Research*, 132(2): 335-349.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M. and Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10(3):689-710.
- Mäkelä, A., Ríó, M. d., Hynynen, J., Hawkins, M. J., Reyer, C., Soares, P., van Oijen, M. et Tomé, M., 2012. Using stand-scale forest models for estimating indicators of sustainable forest management. *Forest Ecology and Management*, 285(0): 164-178.
- Makinen, H., Hynynen, J., Siitonen, J. et Sievaneni, R., 2006. Predicting the decomposition of Scots pine, Norway spruce, and birch stems in Finland. *Ecological Applications*, 16(5): 1865-1879.
- Manusch, C., Bugmann, H. and Wolf, A., 2014. The impact of climate change and its uncertainty on carbon storage in Switzerland. *Regional Environmental Change*, 14(4):1437-1450.
- Marcot, B. G., Thompson, M. P., Runge, M. C., Thompson, F. R., McNulty, S., Cleaves, D., Tomosy, M., Fisher, L. A. et Bliss, A., 2012. Recent advances in applying decision science to managing national forests. *Forest Ecology and Management*, 285: 123-132.
- Maroschek, M., Rammer, W. and Lexer, M.J., 2015. Using a novel assessment framework to evaluate protective functions and timber production in Austrian mountain forests under climate change. *Regional Environmental Change*, 15(8):1543-1555.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L. et Rauh, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland.

Biological Conservation, 94(2): 199-209.

- Martín-Benito, D., Del Río, M., Heinrich, I., Helle, G. and Cañellas, I., 2010. Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a *Pinus nigra* afforestation. *Forest Ecology and Management*, 259(5):967-975.
- Martin-Benito, D. and Pederson, N., 2015. Convergence in drought stress, but a divergence of climatic drivers across a latitudinal gradient in a temperate broadleaf forest. *Journal of Biogeography*, 42(5):925-937.
- Mathys, A.S., Coops, N.C. and Waring, R.H., 2017. An ecoregion assessment of projected tree species vulnerabilities in western North America through the 21st century. *Global change biology*, 23(2):920-932.
- Matott, L.S., Babendreier, J.E. and Purucker, S.T., 2009. Evaluating uncertainty in integrated environmental models: A review of concepts and tools. *Water Resources Research*, 45(6).
- MCPFE 2003. Improved pan-European indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting. In *Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe* (Ed L. U. MCPFE. Vienna, Austria.
- McCabe, G.J. and Wolock, D.M., 2009. Recent declines in western US snowpack in the context of twentieth-century climate variability. *Earth Interactions*, 13(12):1-15.
- McShane, T. O., Hirsch, P. D., Trung, T. C., Songorwa, A. N., Kinzig, A., Monteferri, B., Mutekanga, D., Thang, H. V., Dammert, J. L., Pulgar-Vidal, M., Welch-Devine, M., Brosius, J. P., Coppolillo, P. et O'Connor, S., 2011. Hard choices: Making trade-offs between biodiversity conservation and human well-being. *Biological Conservation*, 144(3): 966-972.
- MEA, Millennium Ecosystem Assessment, 2001. *Millennium ecosystem assessment*. Millennium Ecosystem Assessment.
- MEA, Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Meier, E.S., Lischke, H., Schmatz, D.R. and Zimmermann, N.E., 2012. Climate, competition and connectivity affect future migration and ranges of European trees. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2):164-178.
- Mendoza, G. A. et Martins, H., 2006. Multi-criteria decision analysis in natural resource management: A critical review of methods and new modelling paradigms. *Forest Ecology and Management*, 230(1-3): 1-22.
- Messier, C., Puettmann, K., Chazdon, R., Andersson, K.P., Angers, V.A., Brotons, L., Filotas, E., Tittler, R., Parrott, L. and Levin, S.A., 2015. From management to stewardship: viewing forests as complex adaptive systems in an uncertain world. *Conservation Letters*, 8(5):368-377.
- Messier, C., Bahuus, J., Doyon, F., Maire, F., Sousa-Silva, R., Nolet, P., Mina, M., Aquilué, N., Fortin, M.J. and Puettmann, K., 2019. The functional complex network approach to foster forest resilience to global changes. *Forest Ecosystems*, 6(1):1-16.
- Mette, T., Dolos, K., Meinardus, C., Bräuning, A., Reineking, B., Blaschke, M., Pretzsch, H., Beierkuhnlein, C., Gohlke, A. and Wellstein, C., 2013. Climatic turning point for beech and oak under climate change in Central Europe. *Ecosphere*, 4(12):1-19.
- Michel, A. K. et Winter, S., 2009. Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, USA. *Forest Ecology and Management*, 257(6): 1453-1464.

- Michel, A. K., Winter, S. et Linde, A., 2011. The effect of tree dimension on the diversity of bark microhabitat structures and bark use in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 41(2): 300-308.
- Milad, M., Schaich, H., Bürgi, M. et Konold, W., 2011. Climate change and nature conservation in Central European forests: A review of consequences, concepts and challenges. *Forest Ecology and Management*, 261(4): 829-843.
- Millar, C. I., Stephenson, N. L. et Stephens, S. L., 2007. Climate change and forests of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications*, 17(8): 2145-2151.
- Mina, M., Martin-Benito, D., Bugmann, H. and Cailleret, M., 2016. Forward modeling of tree-ring width improves simulation of forest growth responses to drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 221:13-33
- Mina, M., Bugmann, H., Cordonnier, T., Irauschek, F., Klopčič, M., Pardos, M. and Cailleret, M., 2017a. Future ecosystem services from European mountain forests under climate change. *Journal of Applied Ecology*, 54(2):389-401.
- Mina, M., Bugmann, H., Klopčič, M. and Cailleret, M., 2017b. Accurate modeling of harvesting is key for projecting future forest dynamics: a case study in the Slovenian mountains. *Regional Environmental Change*, 17(1):49-64.
- Mitchell, R.G., Waring, R.H. and Pitman, G.B., 1983. Thinning lodgepole pine increases tree vigor and resistance to mountain pine beetle. *Forest Science*, 29(1):204-211.
- Moning, C. et Müller, J., 2008. Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *Forest Ecology and Management*, 256(5): 1198-1208.
- Montoya, J.M. and Raffaelli, D., 2010. Climate change, biotic interactions and ecosystem services. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1549):2013-2018.
- Moeser, D., Mazzotti, G., Helbig, N. and Jonas, T., 2016. Representing spatial variability of forest snow: Implementation of a new interception model. *Water Resources Research*, 52(2):1208-1226.
- Morin, X., Augspurger, C. and Chuine, I., 2007. Process-based modeling of species' distributions: what limits temperate tree species' range boundaries?. *Ecology*, 88(9):2280-2291.
- Morin, X., Viner, D. and Chuine, I., 2008. Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology*, 96(4):784-794.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. and Bugmann, H., 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology letters*, 14(12):1211-1219.
- Morin, X., Fahse, L., Jactel, H., Scherer-Lorenzen, M., García-Valdés, R. and Bugmann, H., 2018. Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Scientific Reports*, 8(1):1-12.
- Morris, M. D., 1991. Factorial Sampling Plans for Preliminary Computational Experiments. *Technometrics*, 33(2): 161-174.
- Moshofsky, M., Gilani, H.R. and Kozak, R.A., 2019. Adapting forest ecosystems to climate change by identifying the range of acceptable human interventions in western Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(5):553-564.

- Motta, R., Berretti, R., Castagneri, D., Dukic, V., Garbarino, M., Govedar, Z., Lingua, E., Maunaga, Z. et Meloni, F., 2011. Toward a definition of the range of variability of central European mixed Fagus-Abies-Picea forests: the nearly steady-state forest of Lom (Bosnia and Herzegovina). *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 41(9): 1871-1884.
- Motta, R. et Haudemand, J.-C., 2000. Protective forests and silvicultural stability. *Mountain Research and Development*, 20(2): 180-187.
- Motta, R. and Nola, P., 2001. Growth trends and dynamics in sub-alpine forest stands in the Varaita Valley (Piedmont, Italy) and their relationships with human activities and global change. *Journal of Vegetation Science*, 12(2):219-230.
- Moreau, G., Chagnon, C., Achim, A., Caspersen, J., D'Orangeville, L., Sánchez-Pinillos, M. and Thiffault, N., 2022. Opportunities and limitations of thinning to increase resistance and resilience of trees and forests to global change. *Forestry*, 95(5):595-615.
- Mouquet, N., Lagadeuc, Y., Devictor, V., Doyen, L., Duputié, A., Eveillard, D., Faure, D., Garnier, E., Gimenez, O., Huneman, P. and Jabot, F., 2015. Predictive ecology in a changing world. *Journal of applied ecology*, 52(5):1293-1310.
- Müller, J., Bussler, H. et Kneib, T., 2008. Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *Journal of Insect Conservation*, 12(2): 107-124.
- Müller, J. et Butler, R., 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research* 129(6): 981-992.
- Müller, J., Hothorn, T. et Pretzsch, H., 2007. Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management*, 242(2-3): 297-305.
- Muys, B., Hynynen, J., Palahí, M., Lexer, M. J., Fabrika, M., Pretzsch, H., Gillet, F., Briceño, E., Nabuurs, G. J. et Kint, V., 2010. Simulation tools for decision support to adaptive forest management in Europe. *Herramientas de simulación para el apoyo de toma de decisiones en la gestión forestal adaptativa en Europa*, 19(SPL.ISS.): 86-99.
- Nabuurs, G.J., Schelhaas, M.J. and Pussinen, A., 2000. Validation of the European Forest Information Scenario Model (EFISCEN) and a projection of Finnish forests. *Silva Fennica*, 34(2):167-179.
- Nabuurs, G. J., Pussinen, A., Karjalainen, T., Erhard, M. et Kramer, K., 2002. Stemwood volume increment changes in European forests due to climate change - a simulation study with the EFISCEN model. *Global Change Biology*, 8(4): 304-316.
- Naesset, E., 1999. Decomposition rate constants of *Picea abies* logs in southeastern Norway. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 29(3): 372-381.
- Nieto-Lugilde, D., Lenoir, J., Abdulhak, S., Aeschmann, D., Dullinger, S., Gégout, J.C., Guisan, A., Pauli, H., Renaud, J., Theurillat, J.P. and Thuiller, W., 2015. Tree cover at fine and coarse spatial grains interacts with shade tolerance to shape plant species distributions across the Alps. *Ecography*, 38(6):578-589.
- Nilsson, S. G., Niklasson, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J. M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusinski, G. et Ranius, T., 2002. Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 161(1-3): 189-204.
- Nishina, K., Ito, A., Falloon, P., Friend, A.D., Beerling, D.J., Ciais, P., Clark, D.B., Kahana, R., Kato, E., Lucht, W. and Lomas, M., 2015. Decomposing uncertainties in the

- future terrestrial carbon budget associated with emission scenarios, climate projections, and ecosystem simulations using the ISI-MIP results. *Earth System Dynamics*, 6(2):435-445.
- Nitschke, C. R. et Innes, J. L., 2008. Integrating climate change into forest management in South- Central British Columbia: An assessment of landscape vulnerability and development of a climate-smart framework. *Forest Ecology and Management*, 256(3): 313-327.
- Nitschke, C.R. and Innes, J.L., 2005. The Application of Forest 6 Zoning as an Alternative to. Forestry and Environmental Change: Socioeconomic and Political Dimensions: Report No. 5 of the IUFRO Task Force on Environmental Change, 11, p.97.
- Norgaard, R. B., 2010. Ecosystem services: From eye-opening metaphor to complexity blinder. *Ecological Economics*, 69(6): 1219-1227.
- North, M. P., Franklin, J. F., Carey, A. B., Forsman, E. D. et Hamer, T., 1999. Forest Stand Structure of the Northern Spotted Owl's Foraging Habitat. *Forest Science*, 45(4): 520-527.
- Ogaya, R. and Peñuelas, J., 2007. Tree growth, mortality, and above-ground biomass accumulation in a holm oak forest under a five-year experimental field drought. *Plant Ecology*, 189(2):291-299.
- O'Hara, K. L., 2006. Multiaged forest stands for protection forests: concepts and applications. *Forest Snow and Landscape Research*, 80(1): 45-55.
- O'Hara, K. L. et Gersonde, R. F., 2004. Stocking control concepts in uneven-aged silviculture. *Forestry*, 77(2): 131-143.
- O'Hara, K. L., Hasenauer, H. et Kindermann, G., 2007. Sustainability in multi-aged stands: an analysis of long-term plenter systems. *Forestry*, 80(2): 163-181.
- O'Hara, K. L. et Ramage, B. S., 2013. Silviculture in an uncertain world: utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance. *Forestry*, 86(4): 401-410.
- Oliver, C.D. and Larson, B.C., 1996. Forest stand dynamics: Updated edition. John Wiley and sons.
- ONF 2009. Conservation de la biodiversité dans les forêts publiques. In INS-09-T-71(Ed D. G. Office National des Forêts. Paris: Office National des Forêts, Direction Générale.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Saponara, J., Silander Jr, J.A., Kobe, R.K. and Ribbens, E., 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological monographs*, 66(1):1-43.
- Paillet, Y., Berges, L., Hjaltén, J., Odor, P., Avon, C., Bernhardt-Romermann, M., Bijlsma, R. J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Meszaros, I., Sebastia, M. T., Schmidt, W., Standovar, T., Tothmeresz, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K. et Virtanen, R., 2010. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology*, 24(1): 101-112.
- Paillet, Y. et Gosselin, M., 2011. Relations between the practices of preservation of forest biodiversity and productivity, resistance and resilience: State of knowledge in European temperate forest, *VertigO - La Revue Electronique en Sciences de l'Environnement* 11(2): unpaginated.
- Paletto, A. et Tosi, V., 2010. Deadwood density variation with decay class in seven tree species of the Italian Alps. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 25(2): 164-173.
- Palviainen, M., Finér, L., Kurka, A. M., Mannerkoski, H., Piirainen, S. et Starr, M., 2004. Decomposition and nutrient release from logging residues after clear-cutting of

- mixed boreal forest. *Plant and Soil*, 263(1-2): 53-67.
- Pappas, C., Fatichi, S., Leuzinger, S., Wolf, A. and Burlando, P., 2013. Sensitivity analysis of a process-based ecosystem model: Pinpointing parameterization and structural issues. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 118(2):505-528.
- Paradis, G., Micheletti, T., Lafond, V., McIntire, E. (in prep). Adding non-timber values to harvesting planning: can the forestry sector do better for conservation?
- Paradis, Gregory (Nov. 2021). ws3: a Wood Supply Simulation System. Version 1.0.0-alpha. doi: <https://doi.org/10.5281/zenodo.5579778>. url: <https://github.com/gparadis/ws3>.
- Pastor, J., Aber, J.D. and Melillo, J.M., 1984. Biomass prediction using generalized allometric regressions for some northeast tree species. *Forest Ecology and Management*, 7(4):265-274.
- Paulsen, J., Weber, U.M. and Körner, C., 2000. Tree growth near treeline: abrupt or gradual reduction with altitude?. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 32(1):14-20.
- Park, A., Puettmann, K., Wilson, E., Messier, C., Kames, S. and Dhar, A., 2014. Can boreal and temperate forest management be adapted to the uncertainties of 21st century climate change?. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 33(4):251-285.
- Pecchi, M., Marchi, M., Burton, V., Giannetti, F., Moriondo, M., Bernetti, I., Bindi, M. and Chirici, G., 2019. Species distribution modelling to support forest management. A literature review. *Ecological Modelling*, 411, p.108817.
- PEFC 2012.Schéma de certification forestière PEFC 2012-2017. Annexe 6- Cahier des charges national pour le propriétaire forestier. Association Française de Certification Forestière (AFCF- PEFC France).
- Peng, C., 2000. Understanding the role of forest simulation models in sustainable forest management. *Environmental Impact Assessment Review*, 20(4): 481-501.
- Penner, M., 2020. Growth and Yield Modelling Systems for BC. a review. Technical report, Government of British Columbia. Ministry of Forests, Lands, Natural Resource Operations and Rural Development. Forest Analysis and Inventory Branch. URL https://www2.gov.bc.ca/assets/gov/farming-natural-resources-and-industry/forestry/stewardship/forest-analysis-inventory/growth-yield/modelreview_finalreport.pdf (assessed 09.12.2022).
- Penuelas, J. and Boada, M., 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global change biology*, 9(2):131-140.
- Pepin N, Bradley RS, Diaz HF et al. (2015) Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, 5: 424-430.
- Pernot, C., 2012.Comparaison de structure et de biodiversité entre des forêts exploitées et non exploitées en France : bilan des données acquises et premières perspectives. Vol. Master, 55 Metz (France): IRSTEA - Université Paul Verlaine.
- Perot, T. et Picard, N., 2012. Mixture enhances productivity in a two-species forest: evidence from a modeling approach. *Ecological Research* 27(1): 83-94.
- Perot, T., Vallet, P. et Archaux, F., 2013. Growth compensation in an oak-pine mixed forest following an outbreak of pine sawfly (*Diprion pini*). *Forest Ecology and Management* 295: 155-161.
- Perry, R.W. and Thill, R.E., 2013. Long-term responses of disturbance-associated birds after different timber harvests. *Forest Ecology and Management*, 307:274-283.
- Peterson St-Laurent, G., Hagerman, S. and Kozak, R., 2018a. What risks matter? Public views about assisted migration and other climate-adaptive reforestation strategies. *Climatic change*, 151(3):573-587.

- Peterson St-Laurent, G., Hagerman, S., Kozak, R. and Hoberg, G., 2018b. Public perceptions about climate change mitigation in British Columbia's forest sector. *Plos one*, 13(4), p.e0195999.
- Peterson St-Laurent, G., Hagerman, S., Findlater, K.M. and Kozak, R., 2019. Public trust and knowledge in the context of emerging climate-adaptive forestry policies. *Journal of environmental management*, 242:474-486.
- Peyron, J. L. et Bonhême, I., 2012. Indicateurs de gestion durable et enjeux forestiers des politiques publiques. *Revue Forestiere Francaise* LXIV(5): 567-580.
- Peyron, J. L. et Hervé, J. C., 2012. Comment apprécier le niveau d'exploitation des ressources forestières françaises ? *Revue Forestiere Francaise* LXIV(5): 599-611.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. and Morrison, D., 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50(1):53-65.
- Piqué, M. and Domènech, R., 2018. Effectiveness of mechanical thinning and prescribed burning on fire behavior in *Pinus nigra* forests in NE Spain. *Science of the total environment*, 618:1539-1546.
- Piton B. (Coordinateur), Benest F., Caroulle F., Cuny H., Gosselin M., Montagné-Huck C., Nicolas M., Rocquencourt A. 2021. État et évolution des forêts françaises métropolitaines : synthèse des indicateurs de gestion durable 2020 - Institut national de l'information géographique et forestière. 33 pp
- Pitt, D.G., Lanteigne, L., Hoepting, M.K. and Plamondon, J., 2013. Effects of precommercial thinning on the forest value chain in northwestern New Brunswick: Part 1– Roundwood production and stumpage value. *The Forestry Chronicle*, 89(4):446-457.
- Pomeroy, J.W., Parviainen, J., Hedstrom, N. and Gray, D.M., 1998. Coupled modelling of forest snow interception and sublimation. *Hydrological processes*, 12(15):2317-2337.
- Porte, A. et Bartelink, H. H., 2002. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling* 150(1-2): 141-188.
- Pretzsch, H., 1999. Modelling growth in pure and mixed stands: a historical overview. *Management of Mixed-species Forest: Silviculture and Economics. DLO Institute for Forestry and Nature Research, Wageningen, the Netherlands. IBN Sci. Contrib*, 15:102-107.
- Pretzsch, H., Biber, P., Dursky, J., von Gadow, K., Hasenauer, H., Kandler, G., Kenk, G., Kublin, E., Nagel, J., Pukkala, T., Skovsgaard, J. P., Sotke, R. et Sterba, H., 2002. Recommendations for standardized documentation and further development of forest growth simulators. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 121(3): 138-151.
- Pretzsch, H., Grote, R., Reineking, B., Rotzer, T. et Seifert, S., 2008. Models for forest ecosystem management: A European perspective. *Annals of Botany*, 101(8): 1065-1087.
- Pretzsch, H., Schütze, G. and Uhl, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, 15(3):483-495.
- Pretzsch, H., Biber, P., Schütze, G., Uhl, E. and Rötzer, T., 2014. Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. *Nature communications*, 5(1):1-10.
- Prisley, S.P. and Mortimer, M.J., 2004. A synthesis of literature on evaluation of models for policy applications, with implications for forest carbon accounting. *Forest ecology and management*, 198(1-3):89-103.

- Puettmann, K. J., 2011. Silvicultural challenges and options in the context of global change: "simple" fixes and opportunities for new management approaches. *Journal of Forestry*, 109(6): 321-331.
- Purves, D. and Pacala, S., 2008. Predictive models of forest dynamics. *Science*, 320(5882):1452-1453.
- Quine, C. P., Bailey, S. A. et Watts, K., 2013. Sustainable forest management in a time of ecosystem services frameworks: common ground and consequences. *Journal of Applied Ecology*, 50(4), pp.863-867..
- Rammer, W., Brauner, M., Ruprecht, H. and Lexer, M.J., 2015. Evaluating the effects of forest management on rockfall protection and timber production at slope scale. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 30(8):719-731.
- Ranius, T., Jonsson, B. G. et Kruys, N., 2004. Modeling dead wood in Fennoscandian old-growth forests dominated by Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research- Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 34(5): 1025-1034.
- Ranius, T. et Jonsson, M., 2007. Theoretical expectations for thresholds in the relationship between number of wood-living species and amount of coarse woody debris: A study case in spruce forests. *Journal for Nature Conservation*, 15(2): 120-130.
- Ranius, T., Kindvall, O., Kruys, N. et Jonsson, B. G., 2003. Modelling dead wood in Norway spruce stands subject to different management regimes. *Forest Ecology and Management*, 182(1-3): 13-29.
- Ranius, T. et Roberge, J. M., 2011. Effects of intensified forestry on the landscape-scale extinction risk of dead wood dependent species. *Biodiversity and Conservation*, 20(13): 2867-2882.
- Rasche, L., 2014. The importance of climate variability changes for future levels of tree-based forest ecosystem services. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 10(3):187-197.
- Rasche, L., Fahse, L. et Bugmann, H., 2013. Key factors affecting the future provision of tree-based forest ecosystem goods and services. *Climatic Change*, 118: 579–593.
- Rasche, L., Fahse, L., Zingg, A. et Bugmann, H., 2011. Getting a virtual forester fit for the challenge of climatic change. *Journal of Applied Ecology*, 48(5): 1174-1186.
- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J. F. et Kerbiriou, C., 2013a. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators*, 34: 221-230.
- Regnery, B., Paillet, Y., Couvet, D. et Kerbiriou, C., 2013b. Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? *Forest Ecology and Management*, 295: 118-125.
- Reyer, C., Lasch-Born, P., Suckow, F., Gutsch, M., Murawski, A. and Pilz, T., 2014. Projections of regional changes in forest net primary productivity for different tree species in Europe driven by climate change and carbon dioxide. *Annals of forest science*, 71(2):211-225.
- Reyer, C.P.O., Bugmann, H., Nabuurs, G.J. and Hanewinkel, M., 2015. Models for adaptive forest management. *Regional Environmental Change*, 15(8):1483-1487.
- Reyer, C.P., Flechsig, M., Lasch-Born, P. and Van Oijen, M., 2016. Integrating parameter uncertainty of a process-based model in assessments of climate change effects on forest productivity. *Climatic Change*, 137(3):395-409.
- Reyer, C. P. O., et al. 2019. The PROFOUND database for evaluating vegetation models and simulating climate impacts on forests. *Earth System Science Data*. <https://doi.org/10.5194/essd-2019-220>

- Reynolds, M. R., Burk, T. E. et Huang, W. C., 1988. Goodness-of-Fit tests and Model Selection Procedures for Diameter Distribution Models. *Forest Science*, 34(2): 373-399.
- Rickebusch, S., Lischke, H., Bugmann, H., Guisan, A. and Zimmermann, N.E., 2007. Understanding the low-temperature limitations to forest growth through calibration of a forest dynamics model with tree-ring data. *Forest Ecology and Management*, 246(2-3):251-263.
- Risch, A.C., Schütz, M. and Bugmann, H., 2009. Predicting long-term development of abandoned subalpine conifer forests in the Swiss National Park. *Ecological modelling*, 220(13-14):1578-1585.
- Robert, N. et Stenger, A., 2013. Can payments solve the problem of undersupply of ecosystem services? *Forest Policy and Economics*, 35(0): 83-91.
- Rock, J., Badeck, F. W. et Harmon, M. E., 2008. Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources. *European Journal of Forest Research*, 127(4): 301-313.
- Roe, Amanda D., Alex S. Torson, Guillaume Bilodeau, Pierre Bilodeau, Gwylim S. Blackburn, Mingming Cui, Michel Cusson et al. 2019. "Biosurveillance of forest insects: part I— integration and application of genomic tools to the surveillance of non-native forest insects." *Journal of Pest Science*, 92(1): 51-70.
- Rüger, N., Gutiérrez, A. G., Kissling, W. D., Armesto, J. J. et Huth, A., 2007. Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern Chile - A simulation experiment. *Forest Ecology and Management*, 252(1-3): 52-66.
- Ruiz-Benito, P., Lines, E.R., Gomez-Aparicio, L., Zavala, M.A. and Coomes, D.A., 2013. Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *PloS one*, 8(2), p.e56843.
- Rykiel Jr, E.J., 1996. Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological modelling*, 90(3):229-244.
- Saltelli, A., Ratto, M., Andres, F., Campolongo, F., Cariboni, J., Gatelli, D., Saisana, M. et Tarantola, S., 2008. *Global sensitivity analysis. The primer*. John Wiley and Sons.
- Saltelli, A., Tarantola, S. et Campolongo, F., 2000. Sensitivity analysis as an ingredient of modeling. *Statistical Science*, 15(4): 377-395.
- Savin, C., Cojocaru, C., Moldoveanu, F. and Moldoveanu, A., 2017. MODELLING CLIMATE CHANGE IMPACTS USING ONLINE PLATFORMS. In *The International Scientific Conference eLearning and Software for Education* (Vol. 2, p. 515). " Carol I" National Defence University.
- Schelhaas, M.J., Nabuurs, G.J., Hengeveld, G., Reyer, C., Hanewinkel, M., Zimmermann, N.E. and Cullmann, D., 2015. Alternative forest management strategies to account for climate change-induced productivity and species suitability changes in Europe. *Regional Environmental Change*, 15(8):1581-1594.
- Scheller, R.M. and Mladenoff, D.J., 2004. A forest growth and biomass module for a landscape simulation model, LANDIS: design, validation, and application. *Ecological modelling*, 180(1):211-229.
- Scheller, R.M., Domingo, J.B., Sturtevant, B.R., Williams, J.S., Rudy, A., Gustafson, E.J. and Mladenoff, D.J., 2007. Design, development, and application of LANDIS-II, a spatial landscape simulation model with flexible temporal and spatial resolution. *ecological modelling*, 201(3-4):409-419.
- Schmolke, A., Thorbek, P., DeAngelis, D. L. et Grimm, V., 2010. Ecological models

- supporting environmental decision making: a strategy for the future. *Trends in Ecology et Evolution* 25(8): 479-486.
- Schreiber, B. et deCalesta, D. S., 1992. The relationship between cavity-nesting birds and snags on clearcuts in western Oregon. *Forest Ecology and Management* 50(3-4): 299-316.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araújo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.A. and De la Vega-Leinert, A.C., 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *science*, 310(5752):1333-1337.
- Schuler, L.J., Bugmann, H., Petter, G. and Snell, R.S., 2019. How multiple and interacting disturbances shape tree diversity in European mountain landscapes. *Landscape Ecology*, 34(6):1279-1294.
- Schumacher, S., Bugmann, H. and Mladenoff, D.J., 2004. Improving the formulation of tree growth and succession in a spatially explicit landscape model. *Ecological Modelling*, 180(1):175-194.
- Schumacher, S., Reineking, B., Sibold, J. and Bugmann, H., 2006. Modeling the impact of climate and vegetation on fire regimes in mountain landscapes. *Landscape Ecology*, 21(4):539-554.
- Schütz, J., 1999. Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry*, 72(4): 359-366.
- Schütz, J. P., 1997. *Silviculture 2. Management of irregular and mixed stands - Silviculture 2. La gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Lausanne, Switzerland: Presses polytechniques et universitaires romandes.
- Schütz, J. P., 2002. Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry*, 75(4): 329-337.
- Schwenk, W. S., Donovan, T. M., Keeton, W. S. et Nunery, J. S., 2012. Carbon storage, timber production, and biodiversity: comparing ecosystem services with multi-criteria decision analysis. *Ecological Applications*, 22(5): 1612-1627.
- Schwörer, C., Henne, P.D. and Tinner, W., 2014. A model-data comparison of Holocene timberline changes in the Swiss Alps reveals past and future drivers of mountain forest dynamics. *Global change biology*, 20(5):1512-1526.
- Schwörer, C., Fisher, D.M., Gavin, D.G., Temperli, C. and Bartlein, P.J., 2016. Modeling postglacial vegetation dynamics of temperate forests on the Olympic Peninsula (WA, USA) with special regard to snowpack. *Climatic change*, 137(3):379-394.
- Seely, B., Nelson, J., Wells, R., Peter, B., Meitner, M., Anderson, A., Harshaw, H., Sheppard, S., Bunnell, F.L., Kimmins, H. and Harrison, D., 2004. The application of a hierarchical, decision-support system to evaluate multi-objective forest management strategies: a case study in northeastern British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 199(2-3):283-305.
- Seidl, R., Lexer, M.J., Jäger, D. and Hönninger, K., 2005. Evaluating the accuracy and generality of a hybrid patch model. *Tree physiology*, 25(7):939-951.
- Seidl, R., Baier, P., Rammer, W., Schopf, A. et Lexer, M. J., 2007a. Modelling tree mortality by bark beetle infestation in Norway spruce forests. *Ecological Modelling*, 206(3-4): 383-399.
- Seidl, R. et Lexer, M. J., 2013. Forest management under climatic and social uncertainty: Trade-offs between reducing climate change impacts and fostering adaptive capacity. *Journal of Environmental Management*, 114: 461-469.

- Seidl, R., Rammer, W., Jager, D., Currie, W. S. et Lexer, M. J., 2007b. Assessing trade-offs between carbon sequestration and timber production within a framework of multi-purpose forestry in Austria. *Forest Ecology and Management*, 248(1-2): 64-79.
- Seidl, R., Rammer, W., Jager, D. et Lexer, M. J., 2008. Impact of bark beetle (*Ips typographus* L.) disturbance on timber production and carbon sequestration in different management strategies under climate change. *Forest Ecology and Management*, 256(3): 209-220.
- Seidl, R., Fernandes, P. M., Fonseca, T. F., Gillet, F., Jonsson, A. M., Merganicova, K., Netherer, S., Arpacı, A., Bontemps, J. D., Bugmann, H., Gonzalez-Olabarria, J. R., Lasch, P., Meredieu, C., Moreira, F., Schelhaas, M. J. et Mohren, F., 2011a. Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecological Modelling*, 222(4): 903-924.
- Seidl, R., Rammer, W. et Lexer, M. J., 2011b. Adaptation options to reduce climate change vulnerability of sustainable forest management in the Austrian Alps. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(4): 694-706.
- Seidl, R., Rammer, W. et Lexer, M. J., 2011c. Climate change vulnerability of sustainable forest management in the Eastern Alps. *Climatic Change*, 106(2): 225-254.
- Seidl, R., Schelhaas, M. J. et Lexer, M. J., 2011d. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology*, 17(9): 2842-2852.
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J. and Lexer, M.J., 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature climate change*, 7(6):395-402.
- Seymour, R. S., White, A. S. et deMaynadier, P. G., 2002. Natural disturbance regimes in northeastern North America - evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3): 357-367.
- Seynave, I., Gégout, J.C., Hervé, J.C., Dhôte, J.F., Drapier, J., Bruno, É. and Dumé, G., 2005. *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(7):1669-1678.
- Seynave, I., Gégout, J.C., Hervé, J.C. and Dhôte, J.F., 2008. Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth?. *Journal of Biogeography*, 35(10):1851-1862.
- Shao, G., Bugmann, H. and Yan, X., 2001. A comparative analysis of the structure and behavior of three gap models at sites in northeastern China. *Climatic Change*, 51(3):389-413.
- Shaeffer, D.L., 1980. A model evaluation methodology applicable to environmental assessment models. *Ecological Modelling*, 8:275-295.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P. et Rauh, J., 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 128(3): 211-225.
- Simberloff, D., Martin, J.L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M. and Pyšek, P., 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution*, 28(1):58-66.
- Similä, M., Kouki, J. et Martikainen, P., 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management*, 174(1-3): 365- 381.
- Slodicak, M. and Novak, J., 2006. Silvicultural measures to increase the mechanical stability

- of pure secondary Norway spruce stands before conversion. *Forest Ecology and Management*, 224(3):252-257.
- Snell, R.S., Huth, A., Nabel, J.E., Bocedi, G., Travis, J.M., Gravel, D., Bugmann, H., Gutiérrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I. and Reineking, B., 2014. Using dynamic vegetation models to simulate plant range shifts. *Ecography*, 37(12):1184-1197.
- Snell, R.S., Elkin, C., Kotlarski, S. and Bugmann, H., 2018. Importance of climate uncertainty for projections of forest ecosystem services. *Regional Environmental Change*, 18(7):2145-2159.
- Soares, P., Tomé, M., Skovsgaard, J. P. et Vanclay, J. K., 1995. Evaluating a growth model for forest management using continuous forest inventory data. *Forest Ecology and Management*, 71(3): 251-265.
- Söderbergh, I. et Ledermann, T., 2003. Algorithms for simulating thinning and harvesting in five European individual-tree growth simulators: a review. *Computers and Electronics in Agriculture*, 39(2): 115-140.
- Sohn, J. A., Kohler, M., Gessler, A. et Bauhus, J., 2012. Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology*, 32(10): 1199-1213.
- Sohn, J.A., Gebhardt, T., Ammer, C., Bauhus, J., Häberle, K.H., Matyssek, R. and Grams, T.E., 2013. Mitigation of drought by thinning: short-term and long-term effects on growth and physiological performance of Norway spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management*, 308:188-197.
- Sohn, J.A., Saha, S. and Bauhus, J., 2016. Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 380:261-273.
- Spatial Planning Systems, 2020. Spatial Planning Systems [online]. URL <http://www.spatial.ca> (accessed 5.1.20).
- Speight, M. C. D., 1989. *Saproxyllic invertebrates and their conservation*. Strasbourg, France: Council of Europe.
- Spiecker, H., 2003. Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *Journal of Environmental Management* 67(1): 55-65.
- Spiering, D. J. et Knight, R. L., 2005. Snag density and use by cavity-nesting birds in managed stands of the Black Hills National Forest. *Forest Ecology and Management* 214(1-3): 40-52.
- Spies J, Magalhaes J, Lafond V, Griess VC (in prep) Use of criteria and indicators to represent Indigenous values in forest management planning.
- Spies, J., Devisscher, T., Bulkan, J., Tansey, J. and Griess, V.C., 2019. Value-oriented criteria, indicators and targets for conservation and production: A multi-party approach to forest management planning. *Biological Conservation*, 230:151-168.
- Spittlehouse, D.L. and Stewart, R.B., 2003. Adaptation to climate change in forest management. *BC Journal of Ecosystem Management*, 4: 2-11.
- Srivastava, V., Lafond, V. and Griess, V.C., 2019. Species distribution models (SDM): applications, benefits and challenges in invasive species management. *CABI Reviews*, (2019):1-13.
- Srivastava, V., Roe, A.D., Keena, M.A., Hamelin, R.C. and Griess, V.C., 2021. Oh the places they'll go: improving species distribution modelling for invasive forest pests in an uncertain world. *Biological Invasions*, 23(1):297-349.

- Stage, A., 2003. How forest models are connected to reality: evaluation criteria for their use in decision support. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, 33(3): 410-421.
- Stancioiu, P.T. and O'Hara, K.L., 2006. Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forests of Romania. *European Journal of Forest Research*, 125(2):151-162.
- Stokland, J. N., Tomter, S. M. et Soderberg, U., 2004. Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia. *EFI Proceedings* (51): 207-226.
- Streit, K., Wunder, J. et Brang, P., 2009. Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 257(9): 1902-1909.
- Sturtevant, B.R., Fall, A., Kneeshaw, D.D., Simon, N.P., Papaik, M.J., Berninger, K., Doyon, F., Morgan, D.G. and Messier, C., 2007. A toolkit modeling approach for sustainable forest management planning: achieving balance between science and local needs. *Ecology and Society*, 12(2).
- Takolander, A., Hickler, T., Meller, L. and Cabeza, M., 2019. Comparing future shifts in tree species distributions across Europe projected by statistical and dynamic process-based models. *Regional Environmental Change*, 19(1):251-266.
- Taylor, A.R., Chen, H.Y. and VanDamme, L., 2009. A review of forest succession models and their suitability for forest management planning. *Forest science*, 55(1):23-36.
- Temperli, C., Bugmann, H. and Elkin, C., 2012. Adaptive management for competing forest goods and services under climate change. *Ecological Applications*, 22(8):2065-2077.
- Temperli, C., Zell, J., Bugmann, H. and Elkin, C., 2013. Sensitivity of ecosystem goods and services projections of a forest landscape model to initialization data. *Landscape Ecology*, 28(7):1337-1352.
- Tenerelli, P., Demšar, U. and Luque, S., 2016. Crowdsourcing indicators for cultural ecosystem services: A geographically weighted approach for mountain landscapes. *Ecological Indicators*, 64:237-248.
- Thom, D., Rammer, W., Dirnböck, T., Müller, J., Kobler, J., Katzensteiner, K., Helm, N. and Seidl, R., 2017. The impacts of climate change and disturbance on spatio-temporal trajectories of biodiversity in a temperate forest landscape. *Journal of Applied Ecology*, 54(1):28-38.
- Thorsen, B. J. et Helles, F., 1998. Optimal stand management with endogenous risk of sudden destruction. *Forest Ecology and Management*, 108(3): 287-299.
- Thrippleton, T., Lüscher, F. and Bugmann, H., 2020. Climate change impacts across a large forest enterprise in the Northern Pre-Alps: dynamic forest modelling as a tool for decision support. *European Journal of Forest Research*, 139(3):483-498.
- Trouvé, R., Bontemps, J.D., Collet, C., Seynave, I. and Lebourgeois, F., 2017. Radial growth resilience of sessile oak after drought is affected by site water status, stand density, and social status. *Trees*, 31(2):517-529.
- Ulyshen, M. D., 2011. Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management*, 261(9): 1479-1489.
- Valkonen, S., Koskinen, K., auml, kinen, J. et Vanha-Majamaa, I., 2011. Natural regeneration in patch clear-cutting in *Picea abies* stands in Southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 26(6): 530-542.

- Vallet, P. et Perot, T., 2011. Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science*, 22(5): 932-942.
- Vanclay, J. K. et Skovsgaard, J. P., 1997. Evaluating forest growth models. *Ecological Modelling*, 98(1): 1-12.
- Vanderwel, M. C., Malcolm, J. R. et Smith, S. M., 2006. An integrated model for snag and downed woody debris decay class transitions. *Forest Ecology and Management*, 234(1-3): 48-59.
- Vavrova, P., Penttila, T. et Laiho, R., 2009. Decomposition of Scots pine fine woody debris in boreal conditions: Implications for estimating carbon pools and fluxes. *Forest Ecology and Management*, 257(2): 401-412.
- Vieilledent, G., 2009. Structurer l'incertitude et la variabilité dans les modèles de dynamique forestière - Application à la coexistence du Sapin et de l'Epicéa en forêt de montagne. In *RP2E*, Vol. PhD, 257 Grenoble: AgroParisTech-ENGREF - Cemagref.
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhote, J.-F. et Clark, J. S., 2010a. Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: a hierarchical Bayesian approach. *Oecologia*, 163(3): 759-773.
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G. et Dhote, J. F., 2010b. Mortality of silver fir and Norway Spruce in the Western Alps - a semi-parametric approach combining size-dependent and growth-dependent mortality. *Annals of Forest Science*, 67(3).
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhôte, J. F. et Clark, J. S., 2009. Biases in the estimation of size-dependent mortality models: advantages of a semiparametric approach. *Canadian Journal of Forest Research*, 39: 1430-1443.
- von Gadow, K., Nagel, J. et Saborowski, J., 2002. *Continuous Cover Forestry : Assesment, Analysis, Scenarios*. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers.
- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F. et Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation*, 144(1): 441-450.
- Walter, E.W., 1977. How much are nature's services worth. *Science*, 197:960-964.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. and Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879):389-395.
- Walther, G.R., 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1549):2019-2024.
- Walthert, L. and Meier, E.S., 2017. Tree species distribution in temperate forests is more influenced by soil than by climate. *Ecology and Evolution*, 7(22):9473-9484.
- Walton, A. 2013. Provincial-Level Projection of the Current Mountain Pine Beetle Outbreak: Update of the Infestation Projection Based on the Provincial Aerial Overview Surveys of Forest Health Conducted from 1999 through 2012 and the BCMPB Model (Year 10). BC Ministry of Forests, Lands and Natural Resource Operations: Victoria, BC, Canada, 2013. [online] URL <http://www.for.gov.bc.ca/ftp/hre/external/publish/web/bcmpb/year10/BCMPB.v10.BeetleProjection.Update.pdf> (accessed on 10.05.2022).
- Wang, T., Campbell, E.M., O'Neill, G.A. and Aitken, S.N., 2012. Projecting future distributions of ecosystem climate niches: uncertainties and management applications. *Forest Ecology and Management*, 279:128-140.
- Webster, C. R. et Lorimer, C. G., 2005. Minimum opening sizes for canopy recruitment of midtolerant tree species: a retrospective approach. *Ecological Applications*, 15(4):

1245-1262.

- Wehrli, A., Weisberg, P.J., Schönenberger, W., Brang, P. and Bugmann, H., 2007. Improving the establishment submodel of a forest patch model to assess the long-term protective effect of mountain forests. *European Journal of Forest Research*, 126(1):131-145.
- Westgate, M. J., Likens, G. E. et Lindenmayer, D. B., 2013. Adaptive management of biological systems: A review. *Biological Conservation*, 158: 128-139.
- Wiegand, T., Jeltsch, F., Hanski, I. and Grimm, V., 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos*, 100(2):209-222.
- Wieser, G., 2012. Lessons from the timberline ecotone in the Central Tyrolean Alps: a review. *Plant Ecology & Diversity*, 5(1):127-139.
- Wieser, G. and Bahn, M., 2004. Seasonal and spatial variation of woody tissue respiration in a *Pinus cembra* tree at the alpine timberline in the central Austrian Alps. *Trees*, 18(5):576-580.
- Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A. and Losos, E., 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48(8):607-615.
- Williams, M.I. and Dumroese, R.K., 2013. Preparing for climate change: forestry and assisted migration. *Journal of Forestry*, 111(4):287-297.
- Wilson, J.S. and Oliver, C.D., 2000. Stability and density management in Douglas-fir plantations. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(6):910-920.
- Winter, S. et Möller, G. C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management*, 255(3-4): 1251-1261.
- Wolfslehner, B., Bruchert, F., Fischbach, J., Rammer, W., Becker, G., Lindner, M. et Lexer, M. J., 2012. Exploratory multi-criteria analysis in sustainability impact assessment of forest-wood chains: the example of a regional case study in Baden-Württemberg. *European Journal of Forest Research*, 131(1): 47-56.
- Wolfslehner, B. et Seidl, R., 2010. Harnessing Ecosystem Models and Multi-Criteria Decision Analysis for the Support of Forest Management. *Environmental Management*, 46(6): 850-861.
- Wu, Z., Ahlström, A., Smith, B., Ardö, J., Eklundh, L., Fensholt, R. and Lehsten, V., 2017. Climate data induced uncertainty in model-based estimations of terrestrial primary productivity. *Environmental Research Letters*, 12(6), p.064013.
- Xiao, J., Liang, Y., He, H.S., Thompson, J.R., Wang, W.J., Fraser, J.S. and Wu, Z., 2017. The formulations of site-scale processes affect landscape-scale forest change predictions: a comparison between LANDIS PRO and LANDIS-II forest landscape models. *Landscape Ecology*, 32(7):1347-1363.
- Zhang, D. and Pearse, P.H., 1996. Differences in silvicultural investment under various types of forest tenure in British Columbia. *Forest Science*, 42(4):442-449.
- Zilliox, C. and Gosselin, F., 2014. Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: Variations of the relationship in geographical and ecological space. *Forest Ecology and Management*, 321:105-116.

Annexes

Annexe A – Exemple d'utilisation de modèle pour la formalisation des connaissances : processus écologiques influençant la limite supérieure des arbres

Dans la thèse de Matthias Jöchner, nous avons par exemple cherché à mieux comprendre l'impact du manteau neigeux, de la couverture nuageuse (et donc des radiations), et de relation fonctionnelle entre température et croissance (propre à chaque espèce) sur la dynamique des forêts de haute altitude et la position de la limite des arbres. Nous avons utilisé ForCLIM comme cadre conceptuel pour tester l'effet de ces différents facteurs, en modifiant différents sous-modèles pour tester et comparer différentes hypothèses de modélisation des processus écologiques en lien avec : (i) l'effet du manteau neigeux sur la saison de végétation ; (ii) la réponse spécifique des différentes espèces à la limite de leur aire de répartition (tolérance au froid etc.) ; (iii) l'importance de l'amplitude quotidienne des températures sur la croissance. Nous avons ensuite utilisé ces différentes versions pour simuler l'évolution des caractéristiques des peuplements le long de gradients d'altitude dans trois sites des Alpes Suisses (cf. sites marqués par une croix dans la Figure 5, page 36).

Ces trois sites ont été sélectionnés car ils n'ont pas (en théorie) été impactés par l'activité humaine et représenteraient ainsi la limite naturelle des arbres. De plus, ils sont localisés dans trois régions climatiques différentes (Figure 5) et sont caractérisés par des climats relativement différents : Hohgant, localisé dans les Alpes du Nord, reçoit d'importantes quantités de précipitation annuelles (env. 2000 mm) mais a un ensoleillement faible, et la limite des arbres y est située à environ 2000 m ; Bosco/Gurin, situé dans les Alpes du Sud, bénéficie d'importantes quantités de précipitation (env. 1790 mm) et d'un ensoleillement élevé, et la limite des arbres s'y situe vers 2200 m ; Zermatt, dans les Alpes centrales continentales, reçoit relativement peu de précipitations (env. 930 mm) et a un ensoleillement élevé, et la limite des arbres s'y situe vers 2500 m. Voir Jöchner et al. (2017) pour plus d'informations sur ces sites.

Pour tester l'effet de la présence de manteau neigeux sur la saison de végétation et la dynamique des forêts, nous avons implémenté un modèle d'accumulation et de fonte de neige initialement développé par McCabe et Wolock (2009) et intégré dans LandCLIM (un modèle à

l'échelle du paysage dérivé de ForCLIM) par Schwörer et al. (2016) pour modéliser la disponibilité en eau de fonte au printemps et début d'été. De plus, nous avons modélisé l'interception de la neige par le couvert forestier, qui peut fortement réduire la quantité de neige au sol (Moeser et al., 2016), en réduisant de 30% les précipitations arrivant au sol sous forme de neige – ce qui est une valeur réaliste pour les forêts résineuses subalpines (Pomeroy et al., 1998). Enfin, nous avons rajouté un effet inhibiteur de la présence de manteau neigeux sur la croissance des arbres, en réduisant la durée de la saison de végétation en présence de neige (i.e., la somme de degrés-jours, utilisée dans ForCLIM pour simuler la régénération et la croissance des arbres, ne tient compte que des mois sans neige). Nous avons ensuite comparé les prédictions effectuées avec (*snow on*) ou sans (*snow off*) ce modèle de manteau neigeux (Figure 33).

Pour tester l'effet de l'incertitude sur la réponse de la croissance de différentes espèces aux températures basses, nous avons comparé la formulation (asymptotique) et paramétrisation (théorique, basée sur l'autécologie des espèces) originales de la fonction de réponse de la croissance à la température de ForCLIM (Bugmann et Solomon, 2000) à sa version ajustée et recalibrée par Rickebusch et al. (2007) en utilisant des données dendroclimatiques. Ces deux variantes sont respectivement nommées *Normal* et *Rickebusch*.

Pour tester l'effet des radiations et de l'amplitude des températures journalières, nous avons testé une formulation alternative pour la correction de la somme des degré-jours. Cette fonction de correction a pour objectif de réduire l'erreur liée à l'utilisation de données mensuelles au lieu de données journalières (Botkin et al., 1972), sa performance a été testée en comparant les somme des degrés-jours calculées à partir de données journalières ou mensuelles pour les trois sites de l'étude. Tandis que la fonction de correction originale de ForCLIM semble adaptée pour Bosco/Gurin et Hohgant, elle capte mal les effets de l'importante amplitude journalière des températures à Zermatt, ce qui a donc abouti à sa recalibration pour ce site (variante *ZER*).

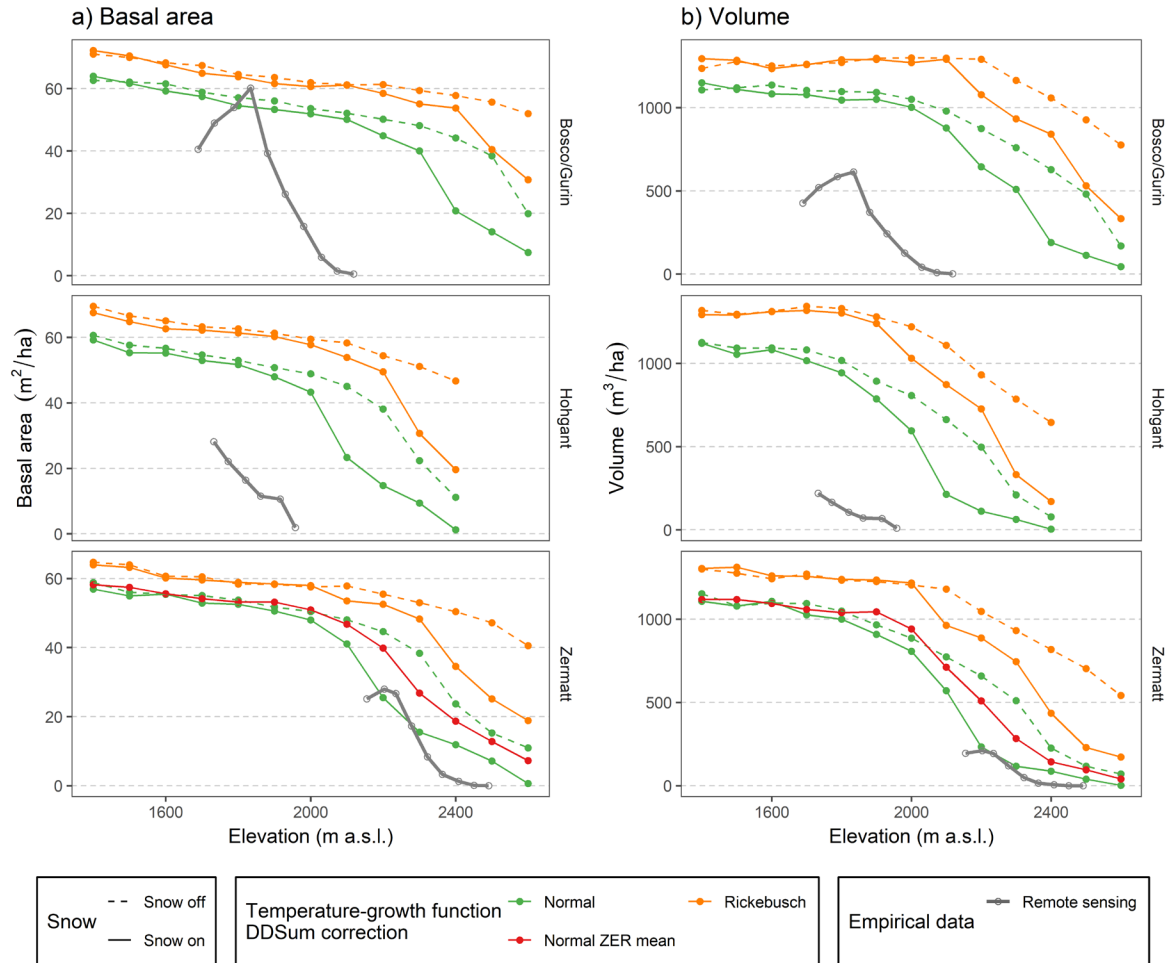


Figure 33 Effets de différentes hypothèses de modélisation les caractéristiques des peuplements simulés par ForCLIM le long de gradients d'altitude des Alpes.

L'évolution de la surface terrière (a) et du volume (b) des peuplements simulés par ForCLIM le long de gradients d'altitudes (abscisses) pour trois sites (lignes) des Alpes Suisses (Figure 5) sont comparés pour différentes hypothèses de modélisation : (i) simulation (snow on) ou non (snow off) de la présence d'un manteau neigeux et de son impact sur la saison de végétation ; (ii) formulation et paramétrisation originale (Normal) ou alternative (Rickebusch) de la relation entre températures et croissance ; (iii) correction du calcul de la somme des degrés-jours tenant compte des spécificités d'amplitude thermique de Zermatt (Normal ZER mean). Ces différentes variantes sont comparées aux données empiriques (LIDAR, en gris).

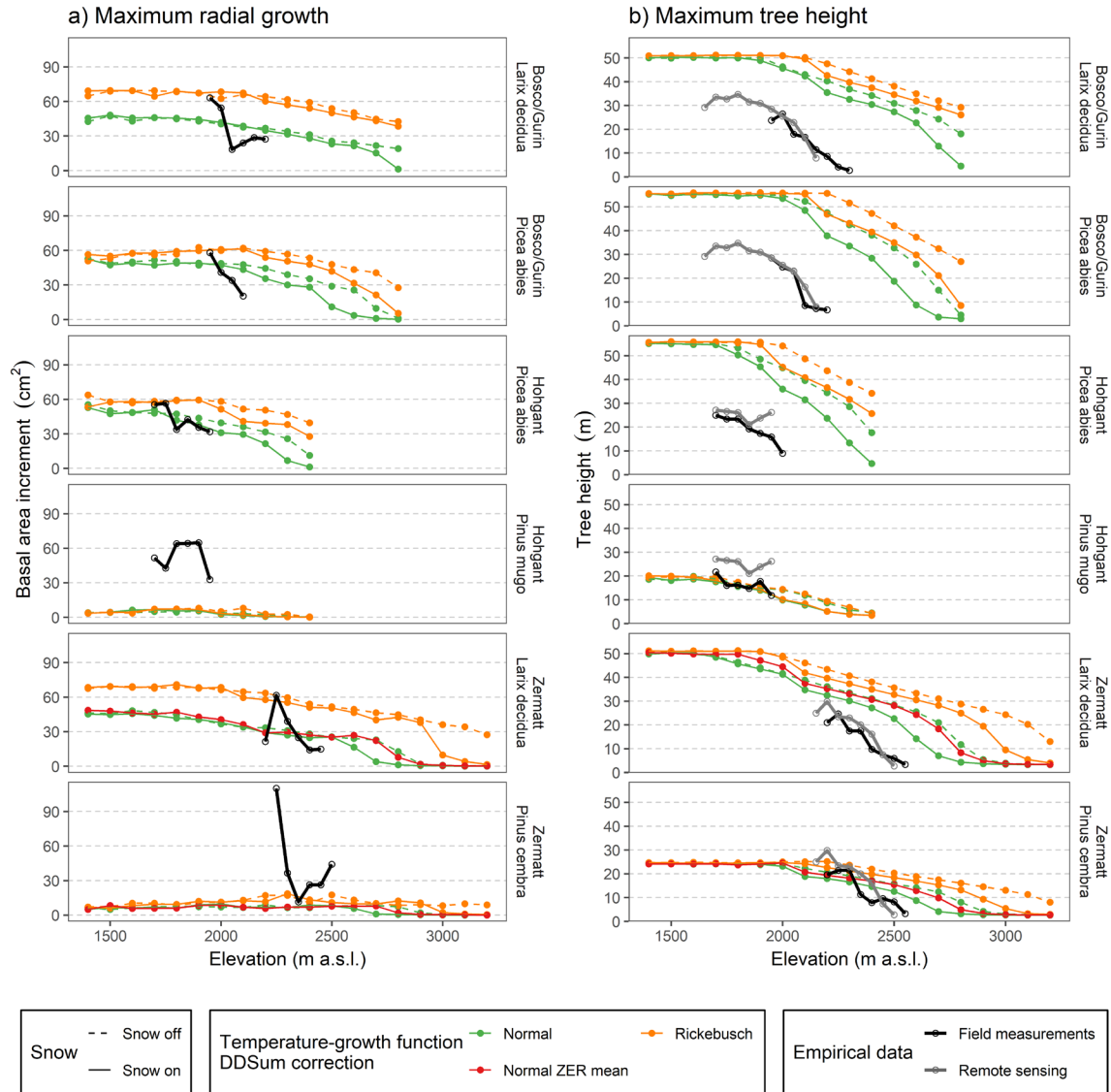


Figure 34 Effets de différentes hypothèses de modélisation sur la croissance des arbres simulée par ForCLIM le long de gradients d'altitude des Alpes.

L'évolution de la croissance radiale maximale (a) et de la hauteur maximale (b) des arbres prédits par ForCLIM le long de gradient d'altitude (abscisses) pour trois sites (lignes) des Alpes Suisses (Figure 5) sont comparés pour différentes hypothèses de modélisation : (i) simulation (snow on) ou non (snow off) de la présence d'un manteau neigeux et de son impact sur la saison de végétation ; (ii) formulation et paramétrisation originale (Normal) ou alternative (Rickebusch) de la relation entre températures et croissance ; (iii) correction du calcul de la somme des degrés-jours tenant compte des spécificités d'amplitude thermique de Zermatt (Normal ZER mean). Les prédictions de ces différentes variantes sont comparées aux données empiriques obtenues par LIDAR (en gris) et mesurées sur le terrain (en noir).

Ces travaux montrent que l'emplacement de la limite supérieure des arbres, qui est marquée par un net déclin de la surface terrière et du volume des peuplements de haute altitude, est simulé par ForCLIM à une altitude nettement supérieure à la limite observée dans ces trois sites (Figure 33). La simulation de l'impact du manteau neigeux sur la saison de végétation (*snow on*) permet toutefois de fortement baisser les stocks simulés par le peuplement au-dessus de 2000m, et donc de rapprocher la limite des arbres simulée de celle observée. Cette réduction n'est toutefois pas suffisante pour reproduire correctement la limite des arbres à Hohgant et Bosco/Gurin. Il est également intéressant de noter que la version de la fonction de réponse à la température calibrée sur des données empiriques (*Rickebusch*) conduit à une augmentation de la productivité des peuplements de haute altitude et aggrave donc la surestimation de la position de la limite des arbres. Enfin, la modification de la fonction de correction du calcul de la somme des degrés-jours, qui visait à mieux représenter l'amplitude des températures journalières à Zermatt, a également un effet positif sur la productivité et donc sur le positionnement de la limite des arbres.

L'implémentation d'un modèle de manteau neigeux (accumulation, fonte et impact sur la saison de végétation) semble ainsi corriger une partie du problème de surestimation de la productivité des peuplements de haute altitude, mais ne semble pas capter l'ensemble de processus limitant la croissance des arbres à la limite supérieure des arbres. Les autres formulations alternatives du modèle, qui visent à modéliser l'effet de la couverture nuageuse et la réponse des arbres aux faibles températures, aggravent quant à elle les biais de prédiction du modèle. De nouvelles analyses semblent donc nécessaire pour identifier et tenter de modéliser les processus contrôlant la dynamique des arbres à la limite des arbres (ex. phénologie).

Annexe B – Curriculum Vitae

Annexe A.1 – État civil

- **Date de naissance** : 20 février 1987.
- **Grade** : Docteur ; date de soutenance de thèse : 10 juillet 2014.
- **Activité actuelle** : Chercheuse postdoctorale et instructrice.
- **Établissement actuel** : University of British Columbia (UBC), Faculty of Forestry. UBC, Forest Sciences Centre, 2424 Main Mall, Vancouver, BC, V6T 1Z4, Canada.
- **Téléphone** : +1 604 839 9487 ; +33 (0)6 08 83 57 38
- **Email** : valentine.lafond@ubc.ca

Annexe A.2 – Interruptions

- **Congés maternité**
 - 6 mois : Juin-Décembre 2020
 - 6 mois : Mars- Août. 2022

Annexe A.3 – Cursus professionnel, fonctions exercées

- **Stage M1 Recherche UQAM-UQAT (Juin. – Août. 2008)**
 - Stage terrain au Canada ; mesures de croissance sur des peuplements d'épinette noire en forêt boréale et évaluation de l'impact du brûlage dirigé comme mesure de préparation de terrain.
 - Supervision : Sébastien Renard, Nicole Fenton.
 - Établissement : Chaire industrielle en Aménagement Forestier Durable (AFD) de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) et de l'Université du Québec à Montréal (UQAM), Canada.
- **Stage Ingénieur INRA-ENGREF (Mar. – Août. 2009)**
 - Réalisation du diagnostic écologique d'un réseau expérimental sur la croissance des peuplements forestiers (GIS « coopérative de données »).
 - Mémoire de fin d'étude intitulé « Structuration écologique des réseaux sylvicoles du GIS Coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers ».
 - Supervision : Ingrid Seynave, Jean-Daniel Bontemps.
 - Établissement : Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), Unité de Recherche Mixte INRA-ENGREF, Nancy, France.
- **Stage M2 Recherche IRSTEA (Fév. – Août. 2010)**
 - Evaluation du modèle Samsara2
 - Mémoire de stage intitulé: « Evaluation d'un modèle de simulation de dynamique forestière en sapinière-pessière irrégulière de montagne ».
 - Supervision : Benoît Courbaud.
 - Établissement : Cemagref Grenoble (IRSTEA, INRAE), France.

- **Doctorante IRSTEA-Grenoble Alpes (Déc. 2010 – Juil. 2014)**
 - Réalisation d'une thèse de Doctorat intitulée "Sylviculture des forêts hétérogènes de montagne & compromis production-biodiversité: Une approche par simulation".
 - Contribution au projet GeForHet du programme "Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques" (BGF) du GIP ECOFOR (<http://bgf.gip-ecofor.org/>).
 - Encadrement d'étudiants : 1 stage de Master 1.
 - Enseignement : 1 TD de modélisation niveau Master 1.
 - Supervision : Benoît Courbaud et Thomas Cordonnier.
 - Établissement : Université Grenoble Alpes et IRSTEA (INRAE) Centre de Grenoble, France.

- **Ingénieur de Recherche IRSTEA (Juil. 2014 – Fév. 2015)**
 - Compromis entre services écosystémiques en forêts de montagne.
 - Contribution à plusieurs projets : ARANGE (www.arange-project.eu), FORGECO (<https://forgeco.cemagref.fr>), ESNET (www.projet-esnet.org).
 - Supervision : Benoît Courbaud et Thomas Cordonnier.
 - Établissement : Irstea (INRAE), Centre de Grenoble, France.

- **Chercheuse postdoctorale à l'ETHZ (Mar. 2015 – Oct. 2017)**
 - Etude de l'impact des changements climatiques sur la répartition et la productivité des forêts Européennes (modélisation, ForClim).
 - Contribution à la modélisation du secteur forestier pour le projet IMPRESSIONS (www.impressions-project.eu); contribution aux activités de PROFOUND (FPS COST Action FP1304, <http://cost-profound.eu/site/>).
 - Encadrement d'étudiants : encadrante principale de 2 Doctorantes.
 - Enseignement : co-institutrice pour 1 cours niveau Master (2017) et 1 cours niveau Licence (2016), coach pour 1 École d'été (2017).
 - Supervision : Prof. Harald Bugmann.
 - Établissement : ETH Zürich, Forest Ecology Group, Zürich, Suisse.

- **Chercheuse postdoctorale à UBC (depuis Nov. 2017)**
 - Développement d'un système d'aide à la décision pour l'évaluation du risque lié aux espèces forestières invasives au Canada pour le projet bioSAFE (<http://www.biosafegenomics.com/>); modélisation de l'éclaircie et de ses impacts sur la croissance des arbres et l'approvisionnement en bois en Colombie-Britannique (Projet Canadian Wood Fibre Centre).
 - Encadrement d'étudiants : 2 étudiants en Doctorat, 1 étudiant en Master (modèle Nord-Américain avec production d'une mini-thèse sur 2 ans).
 - Enseignement : Maître de Conférence / Institutrice pour UBC de 2019 à 2022 en sylviculture (niveau Master, 2021), gestion forestière (niveau Licence et Master 2021-22), et introduction à la foresterie (2019-22) ; conférencière invitée pour des cours niveau Licence et Master (2019).
 - Supervision : Nicholas Coops, Richard Hamelin, Verena C Griess.
 - Établissement : Faculty of Forestry, University of British Columbia, Canada.

Annexe A.4 – Diplômes et formations complémentaires

Diplômes :

- **Baccalauréat Scientifique, Spécialité Biologie (2003 – 2004)**
Lycée Jean Baptiste de la Salle, Rouen, France. Mention Bien.
- **Classes préparatoires BCPST-Véto (2004 – 2006)**
Classe préparatoire en Biologie, Chimie, Physique, Sciences de la Terre et Sciences Vétérinaires pour le concours d'entrée aux Grandes Ecoles. Lycée Jean-Baptiste Say, Paris, France.
- **Diplôme d'Ingénieur ENITAB, Spécialisation foresterie (2006 – 2009)**
Cursus d'Ingénieur en travaux agricoles de l'Ecole Nationale d'Ingénieurs en Travaux Agricoles de Bordeaux (ENITAB), spécialisation foresterie MANAFOR-LOGIFOR (management forestier et logistique d'approvisionnement en bois). Bordeaux Sciences Agro, École Nationale Supérieure des Sciences Agronomiques, Bordeaux, France.
- **Master 2 Recherche (2009 – 2010)**
Deuxième année de Master en Biologie et écologie pour la Forêt, l'AGronomie et l'Environnement (FAGE). AgroParisTech-ENGREF, Nancy, France.
- **Doctorat Spécialité Biodiversité, Ecologie, Environnement (2010 – 2014)**
Thèse de Doctorat, intitulée "Sylviculture des forêts hétérogènes de montagne & compromis production-biodiversité: Une approche par simulation". Thèse supervisée par Benoît Courbaud (directeur de thèse) et Thomas Cordonnier (co-encadrant) à Irstea Grenoble; soutenue le 11-07-2014. Université Grenoble Alpes, France. Irstea (INRAE) – Centre de Grenoble. Composition du jury : Dr Hervé Jactel (Directeur de Recherche), Prof. Harald Bugmann (Professeur), Dr Thomas Cordonnier (Ingénieur Chercheur), Dr Benoît Courbaud (Ingénieur Chercheur), Dr Philippe Dreyfus (Chargé de Recherche), Dr Hervé Monod (Directeur de Recherche).

Langues étrangères :

- Anglais : courant (C2).
- Allemand : intermédiaire (B1).
- Espagnol : débutant (A1).

Stages de formation non-diplômante :

- 2012 : Ecole-chercheur sur l'analyse de sensibilité, métamodélisation et optimisation de modèles complexes (réseau MEXICO <https://reseau-mexico.fr/>), Valpré (69), France.
- 2015 : Ecole-chercheur sur la calibration Bayésienne et les prédictions multi-modèles (COST Action PROFOUND), Rencurel (38), France.

Annexe C – Encadrement de la recherche

- **Encadrement officiel d'élèves de Doctorat** (encadrement officiel, encadrante de proximité, membre du comité de pilotage et du jury de thèse) :
 - **Nica Huber, doctorante ETH Zürich, 2015-2019.**

Thèse : « Towards robust projections of future forest dynamics: why there is no silver bullet to cope with complexity », soutenue le 5 juin 2019.
Encadrement: Prof. Harald Bugmann, co-encadrement Valentine Lafond.
Rôle : encadrante de proximité (50% du temps d'encadrement), implication dans le processus de recrutement, membre du comité de pilotage de la thèse et du jury de thèse (examinatrice interne).
Université: École Polytechnique Fédérale de Zürich (EPFZ/ETHZ), Suisse.
Devenir professionnel : Postdoctorat WSL Birmensdorf, Switzerland.
 - **Michaela Voleková, doctorante ETH Zürich, 2016-2017.**

Thèse interrompue après 1 an.
Encadrement: Prof. Harald Bugmann, co-encadrement Valentine Lafond.
Rôle : encadrante de proximité (50% du temps d'encadrement), implication dans le processus de recrutement, membre du comité de pilotage de la thèse.
Université: École Polytechnique Fédérale de Zürich (EPFZ/ETHZ), Suisse.
Devenir professionnel : inconnu.
 - **Federico Lingua, UBC, 2019-présent.**

Thèse : « Forest Cultural Ecosystem Services Assessment Using Social Media Data».
Encadrement: direction initiale Prof. Verena C Griess , remplacée par Prof. Nicholas Coop.
Comité de thèse : Prof. Verena C Griess, Prof Nicholas Coop, Prof. Christopher Gaston, Dr. Valentine Lafond.
Rôle : encadrante de proximité (70% de l'encadrement les deux premières années, 30% la troisième année après transfert de direction de thèse, 5% la dernière année – car en congé maternité), membre du comité de pilotage de la thèse, membre du jury d'examen de thèse (« *comprehensive exam* ») en tant qu'examinatrice interne, membre du jury final de soutenance de thèse (prévue en janvier 2023).
Université : University of British Columbia, Faculty of Forestry, Canada.
Devenir professionnel : Post-Doctorat prévu à SLU, Suède.

- **Mentorat pour des élèves de Doctorat** (encadrement officieux) :
 - **Vivek Srivastava, UBC, 2017-2020.**
Thèse : « Designing biology informed anthropogenically driven invasive forest pests risk models ».
Encadrement: Prof. Verena C Griess.
Rôle : encadrement officieux (10%) sous forme de mentorat, conseils techniques, supervision de la rédaction d'un article de revue de littérature.
Université : University of British Columbia, Faculty of Forestry, Canada.
Devenir professionnel : Postdoctorat UBC Faculty of Forestry.
 - **Matthias Jöchner, ETH Zürich, 2014-2017.**
Thèse : « Treelines in the Swiss Alps: growth dynamics and forest succession in a changing climate ».
Encadrement: Prof. Harald Bugmann.
Rôle : encadrement officieux pour son dernier chapitre de thèse (20% de l'encadrement pour le chapitre, 5% au total), sous forme de conseils techniques, supervision d'un travail de modélisation, et collaboration pour la rédaction d'un article scientifique.
Université : University of British Columbia, Faculty of Forestry, Canada.
Devenir professionnel : Inconnu.

- **Encadrement de stage de Master** (encadrement officieux) :
 - **Guillaume Lagarrigues, stage de M1 à IRSTEA Grenoble, 2012.** Mémoire : « Prise en compte de l'information spatiale dans des simulations de dynamique des forêts irrégulières de montagne : Programmation d'un algorithme de sylviculture ».
Encadrement: Dr Benoît Courbaud.
Rôle : implication officieuse en tant que co-encadrante (60%), supervision du stage, relecture du mémoire, collaboration sur un article scientifique.
Université : Université Grenoble 1 Joseph Fourier, hébergé à IRSTEA.
Devenir professionnel : analyste de données, Probayes, France.

- **Encadrement de thèse de Master** (encadrement officieux) :
 NB : modèle Nord-Américain, sorte de mini-thèse en deux ans produisant une thèse de Master et aboutissant à la publication d'articles scientifiques.
 - **Tolulope Afolabi, *Master of Science (Msc)* à UBC, 2019-2020.**
 Thèse : « The role of international, national and sub-national policies in sustainable forest management and climate change in Nigeria: a case study of Cross River State ».
 Encadrement: Prof. Verena C Griess.
 Rôle : impliquée la première année pour guider le développement du projet de thèse (20% du temps la première année, 10% du temps total).
 Université : University of British Columbia, Faculty of Forestry.
 Devenir professionnel : indéterminé.
 - **Stefanie Lumnitz, *Master of Science (Msc)* à UBC, 2018-2019.**
 Thèse : « Mapping urban trees with deep learning and street-level imagery».
 Encadrement: Prof. Verena C Griess.
 Rôle : encadrement officieux (<5%) sous forme de mentorat et conseils techniques, visant principalement à assurer la cohérence de la thèse avec le reste du projet de recherche bioSAFE.
 Université : University of British Columbia, Faculty of Forestry.
 Devenir professionnel : Ingénieur de recherche en développement de logiciel et analyse de données, European Space Agency, Italy.
 - **Jillian Spies, *Master of Science (Msc)* à UBC, 2015-2017.**
 Thèse : « Creating criteria and indicators for use in forest management Planning: a case study with four first nations communities in British Columbia».
 Encadrement: Prof. Verena C Griess.
 Rôle : impliquée après la soutenance de thèse, dans la rédaction de l'article scientifique visant à publier le deuxième chapitre de thèse (40% du temps d'encadrement pour la rédaction de l'article après la soutenance de thèse, temps d'encadrement pendant la thèse elle-même nul).
 Université : University of British Columbia, Faculty of Forestry.
 Devenir professionnel : coordinatrice de projet à « Stó:lō Research and Resource Management Centre », Canada.

Annexe D – Publications scientifiques et communications

Annexe D.1 – Publications scientifiques

- **Articles dans revues à comité de lecture :**

Lingua F, Coops N, **Lafond V**, Gaston C, Griess VC (2022) Characterizing, mapping and valuing the demand for forest recreation using crowdsourced social media data. *Plos one*, 17(8), p.e0272406.

Huber N, Bugmann H, Cailleret M, Bircher N, **Lafond V** (2021) Stand-scale climate change impacts on forests over large areas: transient responses and projection uncertainties. *Ecological Applications*, e02313.

Lafond V, Lingua F, Lumnitz S, Paradis G, Srivastava V, Griess VC (2020) Challenges and opportunities in developing decision support systems for risk assessment and management of forest invasive alien species. *Environmental Reviews*, 28(3):218-245.

Huber N, Bugmann H, **Lafond V** (2020) Capturing ecological processes in dynamic forest models: why there is no silver bullet to cope with complexity. *Ecosphere*, 11 (5): p.e03109.

Roe AD, Torson AS, Bilodeau G, Bilodeau P, Blackburn GS, Mingming C, Cusson M, Doucet D, Griess VC, **Lafond V**, Paradis G, Porth I, Prunier J, Srivastava V, Tremblay E, Uzunovic A, Yemshanov D, Hamelin R (2019) Biosurveillance of forest insects: part I - integration and application of genomic tools to the surveillance of non-native forest insects. *Journal of Pest Science*, 92:51-70.

Bilodeau P, Roe AD, Bilodeau G, Blackburn GS, Mingming C, Cusson M, Doucet D, Griess VC, **Lafond V**, Nilausen C, Paradis G, Porth I, Prunier J, Srivastava V, Stewart D, Torson A, Tremblay E, Uzunovic A, Yemshanov D, Hamelin R (2019) Biosurveillance of forest insects: part II— adoption of genomic tools by end user communities and barriers to integration. *Journal of Pest Science*, 92:71-82.

Srivastava V, **Lafond V**, Griess VC (2019) Species distribution models (sdm): applications, benefits and challenges in invasive species management. *CAB Reviews*, 14(20):1-13.

Fronzek S, Carter TR, Pirttioja N, Alkemade R, Audsley E, Bugmann H, Flörke M, Holman I, Honda Y, Ito A, Janes-Bassett V, **Lafond V**, Leemans R, Mokrech M, Nunez S, Sandars D, Snell R, Takahashi K, Tanaka A, Wimmer F, Yoshikawa M (2019) Determining sectoral and regional sensitivity to climate and socio-economic change in Europe using impact response surfaces. *Regional Environmental Change*, 19:679–693.

Vannier C, Lasseur R, Crouzat E, Byczek C, **Lafond V**, Cordonnier C, Longaretti PY, Lavorel S (2019) Mapping ecosystem services bundles in a heterogeneous mountain region. *Ecosystems and People*, 1:74-88.

Huber N, Bugmann H, **Lafond V** (2018) Global sensitivity analysis of a dynamic vegetation model: parameter importance depends on successional time, climate and competitive interactions. *Ecological Modelling*, 368: 377-390.

Lafond V, Cordonnier T, Mao Z, Courbaud B (2017). Trade-offs and synergies between ecosystem services in uneven-aged mountain forests: evidences using Pareto Fronts. *European Journal of Forest Research*, 136:997–1012.

Vannier C, Crouzat E, Byczek C, Lasseur R, **Lafond V**, Cordonnier T, Longaretti PY, Lavorel S (2017). Cartographier les services écosystémiques: quelles données, quels modèles, quelles incertitudes? Exemple autour du bassin de vie de Grenoble. *Environnement Urbain/Urban Environment*, 11.

Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B (2015). Reconciling biodiversity conservation and timber production in mixed uneven-aged mountain forests: identification of ecological intensification pathways. *Environmental Management*, 56(5):1118-1133.

Courbaud B, **Lafond V**, Lagarrigues G, Vieilledent G, Cordonnier T, Jabot F, De Coligny F (2015). Critical steps to build and evaluate a mechanistic ecological model: a worked example with the Samsara2 forest dynamics model. *Ecological Modelling*, 314: 1-14.

Lagarrigues G, Jabot F, **Lafond V**, Courbaud B (2015). Approximate Bayesian Computation to recalibrate ecological models with large scale data: illustration with a forest simulation model. *Ecological Modelling*, 306:278-286.

Lafond V, Lagarrigues G, Cordonnier T, Courbaud B (2014). Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Annals of Forest Science*, 71:173-186.

Csillery K, Seignobosc M, **Lafond V**, Kunstler G, Courbaud B (2013). Estimating long-term tree mortality rate time series by combining data from periodic inventories and harvest reports in a Bayesian state-space model. *Forest Ecology and Management*, 292:64-74.

Lafond V, Cordonnier T, De Coligny F, Courbaud B (2012). Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data. *Annals of Forest Science*, 69(2): 235-243.

- **Articles dans revues sans comité de lecture :**

Cordonnier T, Berger F, Chauvin C, Courbaud B, Fuhr M, Tenerelli P, **Lafond V**, Luque S, Mao Z (2016). Modéliser et quantifier les services écosystémiques forestiers à l'échelle des petits territoires. *Sciences Eaux et Territoires*, 21 :58-33.

Courbaud B, Sardin T, De Coligny F, Cordonnier T, Deleuze C, Francois D, Riond C, **Lafond V**, Lagarrigues G (2016). Utilisation du modèle individu centré Samsara2 pour analyser les sylvicultures en peuplement irrégulier. ONF - Office National des Forêts, *RDV Techniques*, 53:11-23.

Cordonnier T, **Lafond V**, Courbaud B, Cécillon L, Loucougaray G, et al. (2020) Des pratiques de gestion aux services écosystémiques. Le cas des futaies irrégulières de montagne. Les services écosystémiques dans les espaces agricoles. Paroles de chercheur(e)s, pp.81-92. hal-02503330

- **Chapitres d'ouvrage :**

N. Sardat, T. Curt, A. Ganteaume, F. Girard, M. Jappiot, et al. (2011) Quelle forêt pour les hommes ? Cemagref, pp.124, 2011. hal-02595426

- **Articles soumis ou en révision :**

Lafond V, Polinko AD, Man CD, Dymond CC, Griess VC. Mitigating the mid-term timber supply shortage in British Columbia: Silvicultural options under a changing climat (submitted to *Forest Ecology and Management*, in revision for resubmission).

Lingua F, **Lafond V**, Gaston C, Hamelin RC, Coops N, Griess VC. The evolution of the economics of forest biotic disturbances: outlining the future from the learnings of the past. (submitted to *Environmental Reviews*, in revision for resubmission).

- **Articles en préparation :**

Lafond V, Paradis G, Lingua F, Srivastava V, Griess VC, Hamelin R (*in prep*). A decision-support system for FIAS impact assessment: a case study with Asian gypsy moth in British Columbia.

Lafond V, Lingua F, Paradis G, Srivastava V, Griess VC, Hamelin R (*in prep*). Potential socio-economic impacts of FIAS invasions in British Columbia under different climate change scenarios.

Lafond V, Polinko A, Spies J, Howard C, Griess VC (*in prep*). Tree and stand growth response to thinning in British Columbia: a meta-analysis.

Lafond V, Huber N, Bugmann H (*in prep*) Patterns of tree species distribution and productivity under high-end climate change scenarios: impacts of multiple sources of uncertainties.

Jöchner M, **Lafond V**, Bigler C, Bugmann H (*in prep*) Understanding the past is the key to the future: Combining empirical data and dynamic modelling to project forest dynamics at treeline under climate change.

Spies J, Magalhaes J, **Lafond V**, Griess VC (*in prep*) Use of criteria and indicators to represent Indigenous values in forest management planning.

Paradis G, Micheletti T, **Lafond V**, McIntire E. (*in prep*). Adding non-timber values to harvesting planning: can the forestry sector do better for conservation?

Annexe D.2 – Autres publications

- **Thèse ou mémoires diplômants :**

Lafond V (2014) Sylviculture des forêts hétérogènes de montagne & compromis production-biodiversité: Une approche par simulation. Thèse de Doctorat spécialité biodiversité écologie environnement, Université de Grenoble Alpes, France.

Lafond V (2010) Evaluation d'un modèle de simulation de dynamique forestière en sapinière-pessière irrégulière de montagne. Mémoire de stage de Master 2. AgroParisTech-ENGREF, UHP-Université Henri Poincaré, INPL-Institut National Polytechnique de Lorraine, France.

Lafond V (2009) Structuration écologique des réseaux sylvicoles du GIS Coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers. Mémoire de fin d'étude. ENITA de Bordeaux, INRA, AgroParisTech-ENGREF, France.

- **Rapports à diffusion restreinte :**

Lafond V (2010) Rapport final du projet « Simulation d'itinéraires sylvicoles en futaie irrégulière résineuse » : Évaluation du modèle Samsara2 et couplage avec un algorithme de sylviculture. Rapport technique, IRSTEA.

Annexe D.3 – Conférences internationales

Lafond V, Paradis G, Srivastava V, Lingua F, Lumnitz S, Griess VC (2019). A Decision Support Systems (DSS) for risk assessment and mitigation of forest invasive alien species (FIAS) in Canada. *XXV IUFRO World Congress*, Curitiba, Brazil.

Lafond V, Paradis G, Srivastava V, Lingua F, Lumnitz S, Griess VC (2018). A Decision Support Systems (DSS) to inform invasive forest pests and pathogens mitigation. *Entomology 2018, ESA, ESC, and ESBC Joint Annual Meeting*, Vancouver.

Lafond V, Bugmann H (2017) Projecting forest productivity under climate change at the European scale: a metamodeling approach. *IUFRO 125th Anniversary Congress*, Freiburg, Germany.

Lafond V, Mao Z, Cordonnier T, Courbaud B (2016) Studying trade-offs between ecosystem services in uneven-aged mountain forests: Evidences using Pareto fronts. *EcoSummit 2016*, Montpellier, France.

Lafond V, Cordonnier T, Mao Z, Courbaud B (2015) Studying trade-offs between ecosystem services in mountain forests: a simulation study based on the Pareto front approach. *Perth III: Mountains of Our Future Earth*, Scotland.

Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B (2014) Production-biodiversity trade-off: an integrated modeling approach based on uneven-aged mountain forests. *XXIV IUFRO World Congress*, USA.

Lafond V, Lagarrigues G, Cordonnier T, Courbaud B (2014) Modeling uneven-aged management within individual based and spatially explicit simulation models. *XXIV IUFRO World Congress*, USA.

Lafond V, Lagarrigues G, Cordonnier T, Courbaud B (2013) Sensitivity analysis techniques for computationally expensive models: interest and applicability of two techniques illustrated with the case of mixed and uneven-aged mountain forests. *ISEM Conference*, Toulouse, France, Oct. 2013.

Bonté B, **Lafond V**, Cordonnier T, Mathias JD (2013) Using an individual-based model of uneven-aged forests for studying trade-off between timber production and deadwood preservation. In *Proceedings of the Eighth International Multi-Conference on Computing in the Global Information Technology (ICCGI 2013)* (pp. 175-180). Nice, France.

Annexe E – Projets de recherche

- **BioSAFE (depuis Nov. 2017) – Post-Doc UBC**
 - “BioSurveillance of Alien Forest Enemies” (<http://www.biosafegenomics.com/>)
 - 2015 Large-Scale Applied Research Project Competition - Natural Resources and the Environment. Funded by Genome Canada, Genome BC, Genome Quebec.
 - PI: Richard Hamelin (UBC), Cameron Duff (CFIA) and Ilga Porth (Laval Univ.).
 - Contribution: développement d'un outil d'aide à la décision pour l'évaluation et la gestion du risque d'invasion par des espèces forestières invasives.
- **Thinning project (2018-2020) – Post-Doc UBC**
 - “A toolbox facilitating the landscape level modelling of partial cuts and commercial thinning under climate change “.
 - Canadian Wood Fibre Center – Forest Innovation Program 2018-2020.
 - PI: Verena C Griess (UBC).
 - Contribution: méta-analyse sur l'effet de l'éclaircie sur la croissance des peuplements; comparaison de scénarios de gestion l'échelle massif.
- **IMPRESSIONS (2015 – 2018) – Post-Doc ETHZ**
 - “Impacts and risks from high-end scenarios: strategies for innovative solutions”.
 - European FP7 project, website www.impressions-project.eu
 - PI: Dr Paula Harrison (Centre for Ecology & Hydrology, CEH)
 - Contribution: projections de l'impact des changements climatiques sur les forêts Européennes (modèle ForClim), développement d'un méta-modèle de ForCLIM pour modéliser le secteur forestier dans la plateforme rIAM.
- **PROFOUND (2015-2018) – Post-Doc ETHZ**
 - “Towards robust projections of European forests under climate change”.
 - FPS COST Action FP1304, <http://cost-profound.eu/site/>
 - PI: Christopher Reyer (PIK).
 - Contribution: impliquée avec Nica Huber dans le “work package 3: review of parametrisation methods, Bayesian calibration, model comparison”.
- **GeForHet (Déc. 2010 – Déc. 2013) – Thèse Irstea (INRAE)**
 - “Produire plus tout en préservant mieux la biodiversité: quelle gestion multifonctionnelle des peuplements forestiers hétérogènes”.
 - Programme “Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques” (BGF) (website), dirigé par le GIP ECOFOR ; lien vers le rapport final (in French).
 - PI: Benoît Courbaud (Irstea Grenoble).
 - Contribution: contribution active à la rédaction du projet ; chargée de l'évaluation et de l'amélioration du modèle Samsara2 (y compris algorithmes de sylviculture) et de la réalisation d'expériences sylvicoles par simulation.

- **ARANGE (Fév. 2012 – Au. 2014) – PhD & Post-doc Irstea (INRAE)**
 - “Advanced multifunctional forest management in European mountain ranges”.
 - European FP7-KBBE (2011-2014) project, www.arange-project.eu
 - PI: Manfred Lexer (BOKU)
 - Contribution: impliquée dans les activités de modélisation, rédaction des livrables sur les (indicateurs) de services écosystémiques et leurs (compromis).

- **FORGECO (Jan. 2010 – Jan. 2014) – PhD Irstea (INRAE)**
 - “Du diagnostic à l'action : créer les conditions d'une gestion intégrée et viable des écosystèmes forestiers sur les territoires”.
 - Agence Nationale de la Recherche (ANR), Systerra, <https://forgeco.cemagref.fr/>.
 - PI: Thomas Cordonnier (INRAE, Irstea Grenoble, Cemagref Grenoble).
 - Contribution: analyse des compromis et synergies entre services écosystémiques.

- **ESNET (Juil. 2013 – Juil. 2016) – Post-Doc Irstea (INRAE)**
 - “Ecosystem Services NETwork futures for the Grenoble region”.
 - Projet financé par l'ONEMA, site www.projet-esnet.org.
 - PI: Sandra Lavorel (LECA-CNRS, Univ. Grenoble Alpes).
 - Contribution: utilisation de données d'inventaire forestier pour cartographier la production de bois et la séquestration du carbone dans la région de Grenoble.