



PROGRAMME DE RECHERCHE

"BIODIVERSITE, GESTION FORESTIERE ET POLITIQUES PUBLIQUES"

Rapport final

31 mai 2018 ; version finale 18 octobre 2018

**DIVERSITE, STABILITE ET FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES FORESTIERS :
QUELLE INGENIERIE ET QUELS MELANGES POUR L'ADAPTATION AU CHANGEMENT CLIMATIQUE,
DE LA PROVENCE AUX ALPES DU NORD
(DISTIMACC)**

Responsable

Xavier Morin
CNRS – UMR CEFE
1919, route de Mende
37293 Montpellier cedex 5
xavier.morin@cefe.cnrs.fr

**DIVERSITE, STABILITE ET FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES
FORESTIERS : QUELLE INGENIERIE ET QUELS MELANGES POUR
L'ADAPTATION AU CHANGEMENT CLIMATIQUE, DE LA PROVENCE AUX
ALPES DU NORD**

Acronyme : « DISTIMACC »

*DIVERSITY AND STABILITY OF FOREST ECOSYSTEMS FUNCTIONING: WHAT
ENGINEERING SOLUTIONS AND WHAT MIXTURES TO PROMOTE THE
ADAPTATION TO CLIMATE CHANGE, FROM THE PROVENCE TO THE
NORTHERN ALPS*

Responsable du projet

Xavier Morin
CNRS – UMR CEFE
1919, route de Mende
37293 Montpellier cedex 5
xavier.morin@cefe.cnrs.fr

Rapport final
31 mai 2018

Numéro de convention : ECOFOR 2014-23

Date d'engagement : 1/06/2014 – Durée du projet : 48 mois – Montant alloué par BGF : 125 000 €

Cofinancements : CNRS : UM2 et ANR BioProFor 14,8 k€ ; IRSTEA 82.8 k€ ; ONF 60,5 k€



Remerciements

Le projet DISTIMACC a bénéficié directement ou indirectement de l'aide de nombreuses personnes. Aussi les auteurs de ce rapport tiennent à remercier chaleureusement :

- * les personnels des services opérationnels de l'ONF (Services Forêts des Agences, Unités Territoriales, Techniciens Forestiers Territoriaux) pour leur appui autour des dispositifs d'observation et de suivi ;
- * et plus particulièrement Olivier Delaprisson, Jérôme Guyot, Pascal Combaz-Deville, Philippe Favet, Yves Le Jean, Claude François et Bernard Perrin pour leur participation aux interviews de gestionnaires ;
- * François de Coligny et Nicolas Beudez, développeurs de la plateforme Capsis (INRA, UMR AMAP, Montpellier, <http://www.inra.fr/capsis>) pour leur soutien dans l'évolution du module « *ForCEEPS* », et plus généralement pour leur efficacité incomparable ;
- * Alice Dusquenoy-Mitjavila, Brieuc Cornet, Rémy Beugnon, Gaëtan Ayache et Julien Barrère pour leur investissement sans faille dans l'avancement de ce projet, au cours de leur stage dans ce cadre, ainsi que Lucile Manou, Ophélie Deprez, Laurane Delteil, Anaïs Correard, Stessy Sorrente et Manon Guers pour leur précieuse aide technique (en particulier sous la pluie du Vercors ou devant une loupe binoculaire) ;
- * Joannès Guillemot (CIRAD, UMR Eco&Sols) et Patrick Vallet (Irstea Nogent-sur-Vernisson et Grenoble), pour leur aide précieuse dans les travaux concernant la recalibration de *ForCEEPS* ;
- * Gauthier Ligot (Université de Liège, Gembloux Agro-Bio Tech, Gestion des Ressources forestières), qui nous a permis de reprendre un mécanisme d'intervention sylvicole de son module « *Gymnos* » sur la plateforme Capsis, comme base pour celui implémenté dans le module « *ForCEEPS* » ;
- * Eric Mermin et Pascal Tardif (Irstea Grenoble) pour leur aide à la collecte de données dans le Vercors ;
- * Thierry Joët (IRD, UMR Dryad) pour le prêt du matériel ayant permis de faire les photos hémisphériques sur les placettes ;
- * et aussi les personnes suivantes pour leur participation à des campagnes de terrain, à des analyses, ou pour leurs conseils divers et variés : Jonas Baudry, Eric Bazin, Vincent Boulanger, Thomas Bourdier, Mickaël Chauvet, Benoît Courbaud, Thomas Damestoy, David Degueldre, Emmanuel Defossez, Raúl Garcia-Valdés, Emmanuel Gritti, Hervé Jactel, Quentin Legros, Céline Meredieu, Jean-Marc Ourcival, Karim Piquemal, Louise Riotte-Lambert, Sonia Saïd.

Nous souhaitons également remercier :

- * les Ministères en charge de l'Ecologie et du Développement Durable et de l'Energie en en charge de l'Agriculture, de l'Agro-alimentaire et de la Forêt pour leur soutien financier au programme BGF en général, et au projet DISTIMACC en particulier ;
- * les personnels du GIP-ECOFOR, et les personnels administratifs de nos organismes respectifs (CNRS, ONF, Irstea, et AgroParisTech pour les stages) qui ont assuré les tâches administratives et le suivi budgétaire ;
- * les évaluateurs du présent rapport et du projet en général ;
- * le CS de BGF et les évaluateurs des rapports intermédiaires du projet DISTIMACC, pour leurs remarques qui ont concouru à l'amélioration du travail réalisé ;
- * et particulièrement Jurgis Sapijanskas pour ses critiques toujours constructives pendant la première partie du déroulement du projet.

Partenariat du projet DISTIMACC

- 1- Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR5175 - CNRS, Université de Montpellier, Université Montpellier Paul Valéry, EPHE, IRD. [Xavier Morin, Stephan Hättenschwiler, Johanne Nahmani & Sylvain Coq]



- 2- UR LESSEM - Université Grenoble Alpes, IRSTEA [Thomas Cordonnier & Georges Kunstler]



- 3- Office National des Forêts, Recherche Développement et Innovation [Catherine Riond, Philippe Dreyfus & Jean Ladier]



Résumé court

Les changements globaux affectent les processus écosystémiques des forêts et les services qui en découlent. Ils influent également indirectement les écosystèmes forestiers en modifiant la composition des communautés. Ce contexte a ravivé l'intérêt pour les peuplements mélangés, ces derniers apparaissant intéressants pour tamponner les impacts négatifs du changement climatique. Le projet DISTIMACC vise (i) à mieux comprendre l'effet du mélange d'essences sur la stabilité de la croissance des écosystèmes forestiers et la décomposition des litières, et sur la régénération des essences, et ce sous différentes conditions climatiques ; (ii) à identifier les types de mélanges qu'il serait intéressant de maintenir ou de favoriser pour l'adaptation des forêts au changement climatique dans les zones de montagne (Alpes et Méditerranée) ; et (iii) à développer un savoir-faire en ingénierie forestière sur les conditions techniques de maintien ou de promotion de ces mélanges. DISTIMACC a principalement utilisé des mesures *in situ* d'un réseau de placettes entre Provence et Alpes considérant des gradients climatiques et différents mélanges, ainsi que des simulations réalisées via un modèle de dynamique forestière. Les résultats ont montré que les effets du mélange sur la stabilité temporelle, la résistance et la résilience des peuplements varient selon les conditions abiotiques, mais encore davantage avec l'identité des espèces. Ainsi les mélanges Hêtre-Sapin ont été identifiés comme particulièrement intéressants pour leur capacité à tamponner les impacts du changement climatique, notamment au niveau de leur productivité. Nous avons aussi montré qu'une conduite des peuplements en mélange peut être une stratégie intéressante pour atténuer l'impact de sécheresses estivales plus intenses sur le recyclage de la matière organique. Il faut cependant souligner que le critère de choix primordial pour anticiper le devenir des peuplements forestiers reste certainement une estimation robuste de la réponse individuelle des essences aux conditions futures, notamment des conditions plus sèches. Les résultats et les réflexions menées au cours du projet ont mis en évidence la nécessité de sensibiliser chercheurs et gestionnaires à l'intérêt de mieux connecter théorie et gestion, tout en développant des outils d'aide à la décision prometteurs (en modélisation et en pistes d'expérimentations *in situ* par exemple).

Mots-clés : Mélange d'essences, changement climatique, stabilité temporelle, processus écosystémiques, gradient climatique, modélisation mécaniste, scénarios sylvicoles, ingénierie des mélanges.

Abstract

Global change affects forest ecosystem processes and their associated services. It also indirectly affects forest ecosystems by changing the composition of communities. In this context, the interest in mixed stands has been revived because mixed stands appear interesting to buffer the negative impacts of climate change on forests. The DISTIMACC project aims at (i) better understanding the effect of species mixture on the stability of forest productivity and on the decomposition of leaf litter, and on the regeneration of tree species, under various climatic conditions; (ii) identifying the types of mixtures that it would be interesting to maintain or promote for the adaptation of forests to climate change in mountain areas (Alps and Mediterranean); and (iii) developing know-how in forest engineering on the technical conditions for maintaining or promoting these mixtures. DISTIMACC mainly relied on *in situ* measurements of a network of forest plots between Provence and Alps sampled along climatic gradients and different mixtures, and on simulations carried out with a model of forest dynamics. The results showed that the effects of tree species mixing on temporal stability, stand resistance and resilience all vary with abiotic conditions, but they vary even more with species identity. Beech-Fir mixtures have been identified as particularly interesting for their ability to buffer the impacts of climate change, particularly regarding their productivity over time. We have also shown that the management of mixed stands can be a relevant strategy for mitigating the impact of more intense summer droughts on organic matter recycling. It must be emphasized, however, that the most essential criterion for anticipating the future of forest stands certainly remains a robust estimate of the individual response of species to future conditions, especially drier ones. The results and exchanges carried out during this project have highlighted the need to better promote the interactions among researchers and managers, especially regarding the links between theory and management.

Keywords: Tree species mixing, climate change, temporal stability, ecosystem processes, climatic gradient, process-based modeling, silvicultural scenarios, mixing engineering.

Résumé long

Les changements globaux, en modifiant les conditions environnementales, affectent les processus écosystémiques des forêts – comme la productivité, la décomposition et le recyclage des nutriments – et les services qui en découlent. Cependant, ils influent également indirectement sur les écosystèmes forestiers en modifiant la composition des communautés. Or, de tels changements de biodiversité sont susceptibles d'affecter le fonctionnement des écosystèmes, puisque les processus écosystémiques sont particulièrement sensibles à la diversité en espèces de l'écosystème. En effet, le rôle de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers a été démontré aussi bien expérimentalement que *via* des observations *in situ*. Dans ce contexte, la mise en évidence du rôle de la diversité en essences sur les processus écosystémiques en forêt (comme la productivité des peuplements ou la décomposition des litières) a, depuis quelques années, ravivé l'intérêt pour les peuplements mélangés. En effet, le mélange d'essences apparaît comme une des possibilités pour tamponner les impacts négatifs du changement climatique. Cependant, bien qu'il existe de nombreux travaux sur la relation entre diversité et le niveau moyen atteint par un processus donné (productivité ou décomposition par exemple), peu d'études ont cherché à estimer l'effet de la diversité sur la stabilité de ces processus écosystémiques. Cette stabilité correspond à la capacité d'un écosystème forestier à maintenir sa structure et les propriétés de ses services après une perturbation ou un stress (stabilité par résistance), et à sa vitesse de récupération (stabilité par résilience). Ce manque de connaissances sur la stabilité des écosystèmes est particulièrement criant pour les écosystèmes forestiers, et les inconnues sont encore plus grandes si l'on considère l'interaction entre effet de la diversité et effets du changement climatique. Pourtant, mieux connaître la résistance des peuplements et leur résilience semble primordial, que l'on se place du point de vue de la conservation de diversité à l'échelle locale ou du point de vue des gestionnaires. Partant de ces constats, le projet DISTIMACC a visé à (i) mieux comprendre l'effet du mélange d'essences sur la stabilité de la croissance des écosystèmes forestiers et la décomposition des litières, et sur la régénération des essences, et ce sous différentes conditions climatiques ; (ii) identifier les types de mélanges qu'il serait intéressant de maintenir ou de favoriser pour l'adaptation des forêts au changement climatique dans les zones de montagne et méditerranéenne ; et (iii) développer un savoir-faire en ingénierie forestière sur les conditions techniques de maintien ou de promotion de ces mélanges. Ce projet s'est focalisé sur la région méditerranéo-alpine, où se trouvent de nombreux types forestiers identifiés comme sensibles au changement climatique. Pour ce faire, ce projet a principalement reposé sur trois volets complémentaires : mesures *in situ* en considérant des gradients climatiques (gradients latitudinaux nord-sud, gradients altitudinaux, en Provence et dans les Alpes) et différents mélanges ; simulations réalisées *via* un modèle de dynamique forestière ; et une démarche d'ingénierie forestière associant chercheurs et gestionnaires pour identifier les mélanges d'intérêt et leur conduite, selon des scénarios d'évolution climatique.

Les résultats empiriques ont montré que les effets du mélange sur la stabilité temporelle, la résistance et la résilience des peuplements dépendent des conditions abiotiques, et ont montré l'importance de contrôler l'inégalité des tailles dans les études reliant diversité des espèces-production ; mais ils ont encore davantage montré l'importance de considérer l'identité des espèces. Ainsi, les mélanges Hêtre-Sapin ont été identifiés comme particulièrement intéressants pour leur capacité à tamponner les impacts du changement climatique, notamment du point de vue de leur productivité, le mélange favorisant l'*overyielding* par rapport aux peuplements purs et étant plus résistant et plus résilient à des événements de sécheresse. Les mélanges étudiés sur le gradient de placettes captent davantage de lumière (et laissent donc moins de lumière atteindre le sol forestier) que les peuplements purs, mais cela n'a pas de conséquence sur le succès de régénération des essences étudiées. Nous avons aussi montré qu'une conduite des peuplements en mélange peut être une stratégie intéressante pour atténuer l'effet négatif d'étés plus secs sur le recyclage de la matière organique.

Nos simulations sur un gradient de sites alpins montrent que la productivité forestière (sur le long terme) dans les sites dont les conditions pourraient être plus stressantes dans le futur (plus sèches notamment) pourrait être plus sensible à une perte d'espèces que celle des sites dont les conditions pourraient être moins stressantes dans le futur. En revanche, nos simulations à visée plus opérationnelle et ciblées sur la zone d'étude principale du projet confirment que le devenir de l'Epicéa s'inscrit en pointillés pour les décennies à venir dans les Alpes externes, même si le mélange avec le Hêtre et le Sapin permettrait de le maintenir dans les sites les moins stressants des Alpes du Nord. Au contraire, le Pin sylvestre paraît être une essence à favoriser sur des sites de montagne à influence méditerranéenne. Enfin, même si cela reste à confirmer, nos simulations suggèrent que les peuplements permettant la meilleure récolte de bois tout en maintenant un couvert forestier important sont essentiellement des peuplements mélangés. Il faut cependant souligner que le critère de choix primordial pour anticiper le devenir des peuplements forestiers est certainement une estimation robuste de la réponse individuelle des essences aux conditions futures.

Les perspectives offertes par ce projet (dont certaines sont déjà en cours *via* d'autres projets) sont nombreuses, aussi bien pour des aspects scientifiques qu'opérationnels. Les résultats et les réflexions menées au cours de DISTIMACC ont notamment permis de développer des outils d'aide à la décision prometteurs (en modélisation et en pistes d'expérimentations *in situ* par exemple). Plus généralement ce projet a mis en évidence la nécessité de sensibiliser chercheurs et gestionnaires à l'intérêt de mieux connecter théorie et gestion, et a proposé un premier exemple des bénéfices d'une telle interaction.

Mots-clés : Mélange d'essences, changement climatique, stabilité, processus écosystémiques, gradient climatique, modélisation mécaniste, scénarios sylvicoles, ingénierie des mélanges.

Table des matières

.....	2
A. Synthèse du rapport final	10
1. Rappel de la proposition initiale et des réajustements par rapport à celle-ci	10
Organisation du projet	10
Eléments de méthodologie	11
Réorientations et Ajustements	12
2. Synthèse des résultats obtenus	14
Recommandations générales	14
Recommandations ciblées.....	15
3. Valorisation effectuée ou en cours	16
4. Difficultés rencontrées, perspectives et prolongements	17
Difficultés rencontrées	17
Limites et perspectives de DISTIMACC	17
Prolongement et lien avec d'autres projets.....	18
B. Rapport Scientifique	19
1. Rappel de la proposition initiale	20
2. Repères méthodologiques	22
2.1. Réseau de placettes.....	22
<i>Description des conditions abiotiques des sites</i>	23
2.2. Le modèle ForCEEPS	23
<i>Recalibration et Validation</i>	24
<i>Module de gestion</i>	26
2.3. Références	26
3. Tâche 1 : Ingénierie des mélanges.....	27
3.1. Contexte de la tâche et hypothèses testées	27
3.2. Ajustements par rapport à la proposition initiale	27
3.3. Moyens mis en œuvre	27
3.4. Résultats obtenus et interprétations	28
<i>Etat de l'art sur les liens entre fonctionnement, diversité et gestion dans les écosystèmes forestiers</i>	28
<i>Ingénierie des mélanges</i>	29
3.5. Résultats principaux et perspectives opérationnelles	45
3.6. Dissémination	47
<i>Publications scientifiques</i>	47
<i>Stages</i>	47
<i>Présentations orales</i>	47
<i>Autres formes de dissémination</i>	47
3.7. Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche	47
3.8. Références (en gras les publications citées issues à DISTIMACC).....	48

4. Tâche 2 : Réponse de la croissance des arbres à la diversité des espèces et aux conditions environnementales	49
4.1. Contexte de la tâche et hypothèses testées	49
4.2. Ajustements par rapport à la proposition initiale	49
4.3. Moyens mis en œuvre	49
4.4. Résultats obtenus et interprétations	50
<i>Effet de l'inégalité des tailles des peuplements sur leur productivité</i>	<i>50</i>
<i>Test de l'effet du mélange sur la productivité totale des placettes, en fonction des conditions environnementales in situ</i>	<i>51</i>
<i>Test de l'effet diversité sur la stabilité temporelle des peuplements (échelle placette)</i>	<i>52</i>
<i>Effet du mélange sur la résistance et la résilience des peuplements.....</i>	<i>54</i>
<i>Test de l'effet des interactions locale intra- ou inter-spécifiques sur la stabilité (stabilité temporelle, résistance et résilience) des arbres... ..</i>	<i>55</i>
<i>Test des effets diversité et climat sur la productivité et sa stabilité avec le modèle ForCEEPS</i>	<i>56</i>
4.5. Résultats pouvant faire l'objet de transfert à la gestion et l'appui aux politiques publiques	57
<i>Effet de l'inégalité des tailles sur la productivité</i>	<i>57</i>
<i>Lien diversité-stabilité et lien avec le climat</i>	<i>57</i>
<i>Impact du changement climatique sur l'effet diversité sur la productivité moyenne sur une grande gamme de conditions et de mélanges</i>	<i>58</i>
4.6. Dissémination	58
<i>Publications scientifiques</i>	<i>58</i>
<i>Rapports de stages</i>	<i>58</i>
<i>Présentations orales</i>	<i>58</i>
<i>Autres formes de dissémination</i>	<i>59</i>
4.7. Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche	59
4.8. Références (en gras les publications citées issues à DISTIMACC).....	59
5. Tâche 3 : Réponse du succès de régénération des arbres à la diversité des espèces de couvert et aux conditions environnementales	61
5.1. Contexte de la tâche et hypothèses testées	61
5.2. Ajustements par rapport à la proposition initiale	61
5.3. Moyens mis en œuvre	62
5.4. Résultats obtenus et interprétations	64
<i>Quel est l'effet du mélange sur l'éclairement au sol ?</i>	<i>64</i>
<i>Quel est l'effet du mélange sur :</i>	<i>64</i>
<i>Quel est l'effet du climat (indice d'aridité) sur les semis :</i>	<i>66</i>
5.5. Résultats pouvant faire l'objet de transfert à la gestion et l'appui aux politiques publiques	66
5.6. Dissémination	67
<i>Publications scientifiques</i>	<i>67</i>
<i>Rapports de stages</i>	<i>67</i>
<i>Présentations orales</i>	<i>67</i>
<i>Autres formes de dissémination</i>	<i>67</i>
5.7. Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche	67
5.8. Références	67

6. Tâche 4 : Résilience de la décomposition des litières en fonction de la diversité des espèces de couvert et des conditions environnementales	68
6.1. Contexte de la tâche et Hypothèses testées	68
6.2. Ajustements par rapport à la proposition initiale	68
6.3. Moyens mis en œuvre	69
6.4. Résultats obtenus et interprétations	70
6.5. Implications pour la gestion	71
6.6. Dissémination	72
<i>Publications scientifiques</i>	72
<i>Rapports de stages</i>	72
<i>Présentations orales</i>	72
<i>Autres formes de dissémination</i>	72
6.7. Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche	72
6.8. Références (en gras les publications citées issues à DISTIMACC)	72
7. Retour sur les résultats principaux, et ceux transférables à la gestion et aux politiques publiques	74
7.1. Recommandations générales	74
<i>Effet de l'inégalité des tailles sur la productivité</i>	74
<i>Impact du changement climatique sur l'effet diversité sur la productivité moyenne</i>	74
<i>Lien diversité-stabilité et lien avec le climat</i>	74
<i>Retour sur les outils</i>	74
7.2. Recommandations ciblées	75
<i>Effet du mélange sur la productivité, et influence du climat</i>	75
<i>Lien diversité-stabilité (incluant résistance et résilience) et lien avec le climat</i>	75
<i>Impact du changement climatique sur la viabilité des peuplements purs</i>	75
8. Limites et perspectives de DISTIMACC	77
9. Prolongement et lien avec d'autres projets	77
10. Coordination	78
11. Difficultés rencontrées et retour sur les ajustements réalisés	79
Retour sur les ajustements	79
Bilan des livrables proposés	80
12. Valorisation	81
Publications scientifiques	81
Communications	82
Thèses	83
Stages d'étudiants (Licence, Master 1 et 2)	83
Autres valorisations	84
Enseignements	84
C. Annexes	85

A. Synthèse du rapport final

1. Rappel de la proposition initiale et des réajustements par rapport à celle-ci

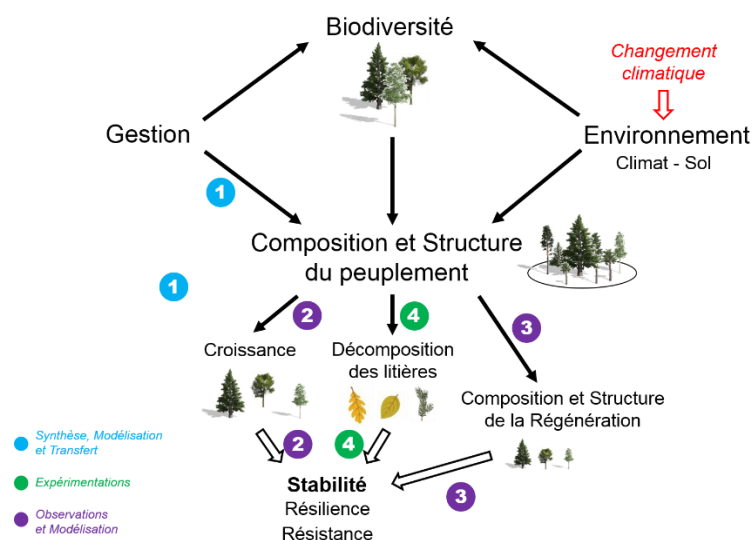
Le futur des peuplements forestiers, et notamment leur réponse au changement climatique sur le court et le long termes, posent de plus en plus question. Dans ce contexte, la mise en évidence du rôle de la diversité en essences sur les processus écosystémiques en forêt (comme la productivité des peuplements ou la décomposition des litières) a, depuis quelques années, ravivé l'intérêt pour les peuplements mélangés. En effet, le mélange d'essences apparaît comme une des possibilités pour tamponner les impacts négatifs du changement climatique.

Le projet DISTIMACC (*D*iversité, *S*tabilité et *f*onctionnement des écosystèmes forestiers : quelle *I*ngénierie et quels *M*élanges pour l'*A*daptation au *C*hangement *C*limatique, de la *P*rovence aux *A*lpes du *N*ord ?) avait ainsi pour buts (i) d'apporter de nouvelles connaissances sur l'effet de la diversité en espèces d'arbres sur la stabilité des écosystèmes forestiers, et ce sous différentes conditions climatiques ; (ii) d'identifier les types de mélanges qu'il serait intéressant de maintenir ou de favoriser pour l'adaptation des forêts au changement climatique dans les zones de montagne et méditerranéenne ; et (iii) d'initier une réflexion sur le développement d'un savoir-faire en ingénierie forestière sur les conditions techniques de maintien ou de promotion de ces mélanges. Le projet a ciblé la région méditerranéo-alpine, région où se trouvent de nombreux types forestiers identifiés comme sensibles au changement climatique.

Organisation du projet

Le projet est décliné en 4 tâches (Fig. 1). La tâche 1 a consisté à réaliser le lien entre les questions scientifiques (impact du changement climatique, effet diversité, processus de coexistence assurant la viabilité des mélanges) et des éléments utiles pour la gestion des formations forestières concernées. La tâche 1 devait permettre de cibler les mélanges d'intérêt dans la zone d'étude (voir partie *Repères méthodologiques*) au cours du projet, de tester le comportement de différents mélanges (simulations pour tester différents effets de mélange d'espèces) en particulier en réponse à différentes conditions climatiques, et favoriser le transfert vers la gestion. La tâche 2 avait pour but d'explorer les relations entre climat, diversité des espèces et productivité forestière, en utilisant les approches d'observation et de modélisation. La tâche 3 devait tester la réponse du succès de régénération des arbres à la diversité des espèces de couvert et aux conditions environnementales, en testant notamment si le succès de régénération *in situ* était accru dans les mélanges par rapport aux peuplements monospécifiques. Enfin, la tâche 4 s'est attachée à tester la résilience de la décomposition des litières en fonction de la diversité des espèces de couvert et des conditions environnementales, via une approche expérimentale *in situ*.

Figure 1 : Schéma conceptuel du projet. La tâche 1 [responsable : ONF] traite de l'ingénierie des mélanges et notamment du lien entre les questions scientifiques et des éléments utiles pour la gestion des formations forestières concernées. Elle doit permettre de cibler les mélanges d'intérêt étudiés au cours du projet, de tester le comportement de différents mélanges en particulier en réponse à différentes conditions climatiques, et favoriser le transfert vers la gestion. La tâche 2 [responsable : CEFE] porte sur la réponse de la croissance des arbres à la diversité des espèces et aux conditions environnementales. La tâche 3 [responsable : IRSTEA et CEFE] étudie la réponse du succès de régénération des arbres à la diversité des espèces, au couvert et aux conditions environnementales. Ces deux tâches reposent à la fois sur des approches empiriques de terrain et de modélisation. Enfin la tâche 4 [responsable : CEFE] cherche à estimer la résilience de la décomposition des litières en fonction de la diversité des espèces de couvert et des conditions environnementales avec une approche expérimentale. Les tâches sont représentées par leurs numéros.



Le projet a associé trois partenaires (Fig. 2) apportant chacun des compétences propres et complémentaires. Le partenaire ONF-RDI était responsable d'une tâche (Tâche 1). La responsabilité des trois autres tâches était répartie entre les deux autres partenaires (et en collaboration avec l'ONF pour les tâches 2 et 3), avec une prépondérance pour le CEFE. Le développement de ForCEEPS a fortement bénéficié de l'aide de François de Coligny (UMR AMAP). Chaque tâche ou sous-tâche était animée par un responsable assurant la coordination des différentes activités. Chaque responsable de tâche a contribué à la rédaction des livrables et des rapports d'activité (Fig. 2).

Il faut souligner qu'une des forces de

DISTIMACC a été qu'une de ses tâches centrales (tâche 1) soit directement articulée entre chercheurs (CNRS, IRSTEA) et le département RDI de l'ONF. Au-delà de la réalisation des travaux eux-mêmes, cette interaction a permis des échanges de points de vue et ouvert des perspectives qui devraient perdurer sur le long terme, c'est-à-dire au-delà de la diffusion des résultats de ce projet.

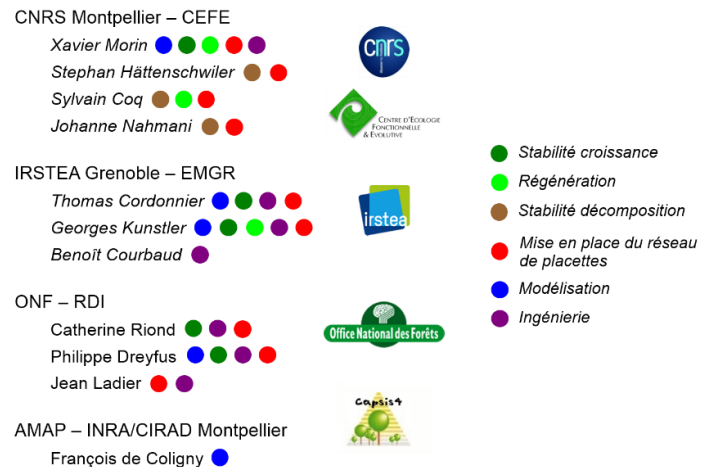


Figure 2 : Consortium de DISTIMACC

Éléments de méthodologie

Les travaux menés dans DISTIMACC ont reposé sur divers outils. Les deux principaux sont un réseau de placettes forestières *in situ* et le modèle ForCEEPS. Des analyses ont également été effectuées à partir des données de l'IGN, d'enquêtes auprès de gestionnaires et de synthèses de guides sylvicoles.

Réseau de placettes

Le projet DISTIMACC a permis de consolider et d'exploiter un réseau de placettes de peuplements purs ou mélangés, situées le long de gradients environnementaux (régionaux et altitudinaux), pour explorer comment la productivité en bois, la régénération, et la décomposition des litières sont affectées par la diversité et la structure fonctionnelle des peuplements et les conditions environnementales. Les placettes sont distribuées le long d'un gradient latitudinal de 6 sites entre Provence et Alpes du Nord, avec du Sud vers le Nord : la Sainte-Baume, le Lubéron, le Ventoux, le Vercors, et les Bauges. Les sites de Méaudre (Nord Vercors) et de la Chartreuse ont aussi été utilisés pour certains travaux (voir Partie 2 du RS¹). Chaque site (hormis Méaudre et la Chartreuse, qui sont composés de peuplements d'Epicéa et de Sapin) comprend un gradient altitudinal de triplets de placettes (un peuplement mélangé avec le hêtre et une autre essence et les deux peuplements monospécifiques associés, celui de hêtre et de l'autre essence). Les massifs sélectionnés présentent une homogénéité de roche-mère (calcaire), et les placettes choisies sont situées en ubacs. Au sein des placettes (zone centrale de 10 m de rayon), tous les arbres passant la maille de 7,5 cm de diamètre ont été mesurés (localisation, circonférence à 1,30 m du sol, hauteur et carottage à cœur à 1,30 m du sol). Ces mesures ont été complétées par des relevés botaniques, de régénération, de litière, et pédologiques (estimation de la réserve utile notamment). Le réseau de placettes DISTIMACC inclut désormais 72 placettes, échantillonnées entre 2013 et 2017.

Le modèle ForCEEPS

Dans un contexte forestier où l'expérimentation reste délicate, le recours à la modélisation s'avère pertinent et prometteur pour explorer la relation diversité-productivité. Ce constat est d'autant plus vrai lorsqu'il s'agit d'intégrer les impacts du changement climatique sur cette relation. C'est dans ce contexte qu'a été initié le développement du modèle ForCEEPS (Forest Community Ecology and ecosystem ProcessesS) sur la plateforme de simulation CAPSIS en collaboration avec François de Coligny (UMR AMAP Montpellier) et Harald Bugmann (ETH Zürich). Ce modèle est dérivé de ForClim (ETH Zürich), lui-même « héritier » des premiers modèles de trouées développés dans les années 1970. ForCEEPS permet de simuler la dynamique forestière (établissement, croissance, compétition et mortalité d'arbres de différentes espèces) sur une petite parcelle (environ 1000 m²), c'est-à-dire à l'échelle où se font les interactions entre individus. ForCEEPS permet ainsi de prédire composition, biomasse et productivité des forêts alpines en fonction des conditions environnementales (climat, sol) et de la compétition pour la lumière. L'objectif du développement de ForCEEPS est d'obtenir un outil davantage modulable que ForClim, et applicable sur une plus grande gamme de conditions stationnelles. Les caractéristiques principales du modèle sont : (i) les communautés d'arbres sont simulées sur des parcelles (« *patches* ») de 1000 m²

¹ RS : Rapport Scientifique.

indépendantes ; (ii) les arbres ne sont pas spatialisés, ce qui implique que chaque arbre de la parcelle est en compétition directe avec tous les autres arbres ; (iii) le principe de base est de simuler la croissance optimale d'un arbre, puis de considérer l'effet de réducteurs environnementaux sur cette croissance optimale (compétition pour la lumière, température, stress hydrique, azote du sol - et abrutissement pour les semis) ; (iv) la compétition pour la lumière est le seul processus compétitif pris en compte à ce jour (compétition pour l'eau en cours de développement), mais les autres facteurs (stress hydrique, azote du sol, température) impactent néanmoins les espèces différemment selon les caractéristiques de chacune d'elles.

Au cours de DISTIMACC, nous avons calibré ForCEEPS pour les principales essences dominantes en France et validé son fonctionnement sur une large gamme de conditions (climatiques et édaphiques). Ces travaux ont été réalisés avec les données de l'IGN (calibration) et celles récoltées sur les placettes RENECOFOR (validation). La validation s'est avérée satisfaisante (notamment en comparaison des autres modèles existants), le modèle pouvant expliquer 59 % de la variance des accroissements cumulés en surface terrière et 33 % de la variance des accroissements annuels sur 87 placettes (voir Partie 2 du RS).

Nous avons aussi incorporé un module de gestion compatible avec le niveau de complexité du modèle (et avec les scénarios sylvicoles définis par la tâche 1), entre l'été 2017 et janvier 2018. Ce module permet de programmer des coupes selon divers critères, aussi bien en fonction de l'état existant que de l'état final visé. Le type de coupe peut aussi être paramétré (éclaircie par le bas, par le haut, intermédiaire, ou encore selon une distribution des diamètres), ainsi que la durée de rotation.

Réorientations et Ajustements

Ce qui a débuté en retard ou a été réorienté, et sera terminé d'ici l'automne 2018

- *Tâches 1, 2 et 3.* La recalibration de ForCEEPS a pris du retard par rapport à la proposition initiale. En effet, un important travail d'estimation des capacités prédictives actuelles et une analyse de sensibilité (deux étapes nécessaires à la recalibration) ont été réalisés, avant la recalibration elle-même et sa validation, étapes également plus longues que prévu. Cependant, les résultats issus de cette validation sont particulièrement intéressants (bonne capacité du modèle à reproduire la productivité des placettes RENECOFOR), de même que les premières applications développées dans DISTIMACC (couplage avec un module de gestion). Ceci a également permis de réaliser des tests de l'hypothèse d'assurance sur une plus grande gamme de peuplements et de conditions que proposé initialement.
- *Tâche 1.* Au sujet du livrable 1.1 (synthèse bibliographique, voir la liste de livrables et le bilan sur leur réalisation en annexe C.1), nous avons pris la décision de transformer la synthèse bibliographique proposée initialement en un article de review/opinion sur le lien diversité-stabilité en forêt, en prenant comme angle la nécessité d'une meilleure prise en compte des préoccupations des gestionnaires (choix d'espèces...) dans les études diversité-fonctionnement. Ce choix a été validé après le premier rapport intermédiaire (2015). De plus, il a été décidé de fusionner les livrables 1.2 (Synthèse bibliographique sur les mélanges et leur gestion) et 1.3 (article technique sur l'ingénierie des mélanges) au sein d'un article technique (en préparation), suite à une proposition faite dans le premier rapport intermédiaire (2015).
- *Tâche 1.* Les développements du modèle ForCEEPS, notamment la validation du modèle sur la France et l'implémentation d'un module de gestion (voir la partie « 2. Repères méthodologiques » du RS), se sont imposés comme un préalable nécessaire à l'obtention des résultats de simulation de la tâche 1, au-delà de ce qui avait été initialement proposé. Autrement dit, le retard pris par la validation du modèle, dont la nécessité de recalibration avait été sous-estimée, est compensé par l'obtention de résultats concernant une plus large gamme de conditions qu'initialement planifié (en termes de mélanges et de conditions stationnelles).
- *Tâche 2.* Certaines analyses de la tâche 2 ont été retardées à cause du report d'un an du début de la thèse de Marion Jourdan. Malgré ce report, les analyses ont été terminées au printemps 2018, avec davantage d'articles scientifiques que prévu initialement (3 articles sur cette tâche, et deux autres articles associés à venir – analyse de l'*overyielding* sur le réseau de placettes et test de l'hypothèse d'assurance avec ForCEEPS).
- *Tâche 3.* Dès l'évaluation initiale du projet, cette tâche avait été identifiée comme celle dont les objectifs devaient être davantage définis (ex. nombreux co-facteurs affectant potentiellement la dynamique de régénération). Par la suite, il a été évoqué une possible suppression de cette tâche étant donné le caractère ambitieux du projet. En effet, l'analyse de l'effet du mélange sur la régénération peut être particulièrement ardue en raison de la difficulté de prendre en compte les semenciers et le couvert. De plus, nous avons bien conscience que la durée du projet était certainement trop courte pour compenser le risque d'une production de graines trop rare pour pouvoir détecter un signal. Il a ainsi été décidé que cette tâche serait davantage exploratoire, et que les livrables de cette tâche pourraient éventuellement être supprimés. Après discussions au sein du consortium et après les remarques du CS de BGF, nous avons donc modifié les analyses prévues, en réalisant (i) une analyse plus descriptive des ratios entre classes de taille comme indicateur du taux de régénération, permettant de tester les effets du mélange et du climat sur les patrons de régénération ainsi que le test du « *canopy packing*² », puis (ii) en comparant la signature fonctionnelle (par une analyse de traits

² *Canopy packing* : Terme traduisant le fait que les forêts plus diversifiées utilisent l'espace de la canopée plus efficacement que les forêts avec moins d'espèces, notamment les forêts monospécifiques, grâce à une meilleure complémentarité des traits architecturaux et physiologiques des espèces dans les mélanges.

fonctionnels sur les semis de Sapin, Hêtre, mais aussi Epicéa) entre peuplements purs et mélangés. Même si ces analyses n'ont pu concerner que la partie Nord du gradient de DISTIMACC, nous avons pu obtenir des résultats intéressants sur la régénération, et fournir deux nouveaux livrables (deux articles scientifiques, l'un soumis, l'autre devant l'être d'ici juillet 2018).

- *Tâche 3.* Il est important de mentionner que cette tâche a bénéficié de l'aide de Marianne Bernard (IPEF, financement FCPR MAAF 2015-2018), dont la thèse porte sur l'effet de l'herbivorie par les grands ongulés et du climat sur la régénération forestière (direction : Sonia Saïd, co-direction : V. Boulanger, X. Morin). En effet, un chapitre de sa thèse concerne l'étude de la régénération sur les sites Mont Ventoux, Vercors-Lente, et Bauges, en se focalisant sur le Hêtre et le Sapin (missions de terrain financées par DISTIMACC).
- *Tâche 4.* Le volet « décomposition des litières » repose entièrement sur une expérimentation *in situ*. Du fait de la faible quantité de litière récoltée sur le réseau de placettes, l'expérimentation n'a pu être installée à l'automne 2014 comme prévu, mais seulement en 2015 dans l'attente des litières standard utilisées.
- *Tâche 4.* Pour la bonne marche de l'expérimentation de décomposition *in situ*, il était impératif de préparer et de mettre en place les 1280 sachets de litière sur l'ensemble des sites au plus tard à l'automne 2015 (pendant la chute des litières des espèces décidues). Cela ne laissait pas assez de temps pour collecter des litières *in situ* (surtout avec la difficile collecte des litières de Sapin, car très étalées dans le temps), confectionner l'ensemble des sachets de litière et les mettre en place. Nous avons donc pris la décision d'utiliser de la litière standard pour l'ensemble des sites, provenant d'une même population pour chacune des trois espèces (*F. sylvatica*, *A. alba*, *Q. pubescens*). La litière de Hêtre (*F. sylvatica*) et de Sapin pectiné (*A. alba*) proviennent de peuplements forestiers en Roumanie (collectés au cours du projet européen FunDivEurope), et celle de Chêne pubescent (*Q. pubescens*) d'une récolte locale proche de Montpellier. L'utilisation d'une litière commune sur l'ensemble des sites d'expérimentation présente le grand avantage de permettre de découpler l'effet « placette » de l'effet « qualité de litière » qui peut varier fortement au sein d'une espèce, tout en gardant une litière foliaire propre à l'espèce présente sur une placette donnée.
- La valorisation du projet est un peu en retard par rapport à ce qui avait été planifié. Cependant, la valorisation scientifique va bénéficier de l'obtention de nombreux résultats ces derniers mois, que ce soit en termes de publications scientifiques (2 articles actuellement en révision, 3 articles soumis, 3 articles à soumettre en juin 2018) ou de publications de vulgarisation (1 article d'opinion soumis, 1 article technique en préparation). La diffusion des résultats sera une priorité pour les mois à venir, avec notamment l'organisation d'un séminaire réunissant les partenaires du projet et gestionnaires (ONF, mais aussi forêt privée).

Ce qui n'a pas été fait et ne sera pas fait dans DISTIMACC (d'ici fin 2018)

- Dans la proposition initiale, nous avons envisagé de compléter nos analyses par l'étude de la variation des traits entre peuplements purs et mélangés le long d'un gradient climatique. Hélas, il s'est avéré que la puissance statistique nécessaire impose un nombre d'échantillons trop important pour les financements disponibles. Aussi, étant donné que ces analyses n'étaient pas centrales dans le projet et leur coût plus élevé que prévu, nous avons restreint cette analyse aux seuls semis (Tâche 3). Cependant, l'opportunité de réaliser ces mesures de traits sur les arbres adultes est fournie par le projet ANR DIPTICC (2017-2020), dont un des volets se focalise sur le réseau de placettes DISTIMACC. Plus précisément, les traits foliaires seront mesurés sur un sous-échantillon d'arbres dominants et dominés sur 30 placettes du gradient (soit deux triplets pour chaque site, sauf Luberon-Lagarde).
- Dans la proposition initiale, nous avons évoqué la possibilité d'explorer le rôle de la variabilité intraspécifique sur les patrons observés, mais nous n'avons pas eu le temps d'aborder cette composante pendant la durée de DISTIMACC. Cependant, un autre projet (APPATS, coordonné par le LECA de Grenoble, 2015-2019) a permis le génotypage de tous les arbres du gradient. Les analyses génétiques sont actuellement en cours. Elles pourront servir à éclaircir certains patrons observés par DISTIMACC, ou à tester l'importance relative de la diversité intra- et interspécifique sur le fonctionnement des écosystèmes étudiés. À noter que nous avons mentionné cette perspective dans le précédent rapport, mais le projet APPATS a pris du retard suite au décès du coordinateur du projet en 2017.
- La proposition initiale prévoyait également de considérer le rôle de la composition des communautés de décomposeurs sur les patrons de décomposition de la litière. L'idée initiale était de caractériser en détail la macrofaune du sol qui joue un rôle majeur dans la décomposition et qui est souvent ignorée. Cependant, nous avons été amenés à abandonner cette caractérisation des communautés de la macrofaune, notamment parce que l'enveloppe budgétaire du projet était trop limitante pour fournir l'aide technique nécessaire pour le traitement et l'expertise taxonomique complète de l'échantillonnage, et qui aurait ainsi constitué une masse de travail trop importante. L'abandon de ce volet ne permet pas de rédiger l'article scientifique sur l'importance relative des différents facteurs de contrôle comme prévu dans la proposition initiale (livrable 4.2). Les données disponibles étant très riches, d'autres livrables qui n'étaient pas listés dans la proposition initiale sont prévus dans les mois à venir.

2. Synthèse des résultats obtenus

Les résultats de DISTIMACC portent sur divers niveaux, que ce soit pour les espèces et mélanges étudiés, l'échelle spatiale considérée (réseau de placettes, données IGN sur la zone d'étude principale (Alpes externes) ou sur la France) ou les méthodes utilisées (observations, expérimentations, simulations). Les recommandations émergeant des résultats ont donc été réparties en deux groupes : les recommandations générales et celles ciblées sur des espèces et des mélanges bien précis. Les résultats les plus marquants selon nous ont été mis en évidence (caractères gras).

Recommandations générales

Effet de l'inégalité des tailles sur la productivité

La production courante en bois n'augmente pas nécessairement avec l'inégalité des tailles dans les peuplements. Nos résultats tendraient même à montrer un effet négatif à la fois dans les peuplements purs et mélangés avec toutefois des compensations possibles liées à la manière dont les espèces se distribuent au sein de la canopée dans les mélanges (espèces tolérantes à l'ombre dominées en taille par les espèces intolérantes). Ces résultats semblent également indiquer que l'effet « packing » (c'est-à-dire la possibilité d'augmenter la densité des arbres pour une même structure en taille) pourrait jouer un rôle important dans certains effets positifs constatés dans des mélanges inéquiennes. **Quoiqu'il en soit, il apparait fondamental de contrôler l'inégalité des tailles dans les études reliant diversité des espèces-production.** D'un point de vue plus appliqué, il est encore trop tôt pour pouvoir apporter des éléments précis sur les conditions (types de mélange, climat) d'un gain de productivité sur le long terme dans des peuplements inéquiennes mélangés, qui plus est dans le cadre d'une sylviculture. Le développement et l'utilisation intensive de modèles mécanistes intégrant le climat et la gestion semblent une voie intéressante de progrès dans ce domaine.

Impact du changement climatique sur l'effet de la diversité sur la productivité moyenne

D'après nos simulations sur un gradient de sites alpins, **la productivité forestière** (sur le long terme) **semble être plus sensible à une perte d'espèces dans les sites dont les conditions pourraient être plus stressantes dans le futur (plus sèches notamment)** que dans les sites dont les conditions pourraient être moins stressantes dans le futur. Plus généralement, les réflexions menées au cours du projet ont mis en évidence la nécessité de sensibiliser chercheurs et gestionnaires à l'intérêt de mieux connecter théorie et gestion pour réfléchir les éventuels avantages et difficultés du maintien d'un mélange donné (cf. article d'opinion).

Lien diversité-stabilité et lien avec le climat

Même si l'analyse du réseau de placettes porte sur peu de types de mélanges, un des résultats, cohérent sur tout le gradient, corrobore des attendus théoriques, ce qui mérite d'être souligné ici : **l'influence du climat sur l'effet qu'a le mélange sur la stabilité temporelle de la productivité annuelle** des peuplements serait indirecte, puisqu'elle **dépendrait principalement de l'asynchronie de la réponse des espèces** (en termes de croissance) **aux conditions climatiques**. Plus les espèces composant un mélange ont des réponses au climat similaires, plus la productivité de ce mélange fluctue selon les années de la même façon que les peuplements purs des espèces composant le mélange. Cet effet semble indépendant de l'effet d'*overyielding*, là aussi en accord avec les attendus théoriques et la plupart des exemples décrits dans la littérature. Il faut toutefois rappeler que si un mélange donné montre une faible stabilité temporelle par rapport aux peuplements purs, mais également un fort taux d'*overyielding* (par exemple la plupart des mélanges Hêtre-Sapin dans les Bauges), il est probable que le gestionnaire essaie tout de même de favoriser ce mélange. Le critère de choix primordial restant certainement le devenir du mélange avec le changement climatique, critère qui, là encore, dépend de l'identité des essences.

Retour sur les outils

- L'approche par gradients : des limites, mais irremplaçable.

De nombreux résultats du projet DISTIMACC proviennent de données collectées sur le réseau de placettes forestières. Ce réseau, entre autre, a été pensé pour utiliser la variation environnementale (en particulier climatique) dans l'espace pour faire des inférences sur la réponse possible des espèces et des écosystèmes au changement climatique. En ce sens, ce réseau utilise l'approche « *space for time substitution* ». La pertinence de cette approche est actuellement débattue, car de nombreux auteurs pointent de multiples facteurs confondants (sol, variabilité génétique) qui nuisent à l'extrapolation de tels résultats dans le contexte temporel du changement climatique. Cependant, cette approche reste une des plus pertinentes pour explorer l'effet du climat et de la composition sur le fonctionnement forestier, car l'expérimentation en conditions contrôlées est particulièrement difficile pour les arbres. De plus, le réseau mis en place pendant le projet a été pensé pour minimiser l'effet de ces facteurs confondants (même roche mère, même exposition).

- Le modèle ForCEEPS comme aide à la décision

Le retour d'expérience sur l'utilisation du modèle est discuté de façon détaillée dans la partie consacrée à la tâche 1 (cf. RS). Une des forces de ForCEEPS est de permettre le couplage d'une « *estimation de la viabilité climatique future* » avec une « *estimation des effets sylvicoles sur la croissance, la survie, la production, le renouvellement* ». Aussi, le modèle, dont le

développement est encore récent, peut être appliqué dans une gamme de conditions climatiques et édaphiques assez large, même si cela se fait au prix d'une précision nécessairement limitée. **Ce positionnement « intermédiaire » paraît nouveau.** En effet, que ce soit en forêt publique ou en forêt privée, aucun modèle pour forêts mélangées n'a été, à notre connaissance, utilisé pour construire un guide de sylviculture ou de recommandations sylvicoles, *a fortiori* intégrant des aires de compatibilité climatique futures estimées selon une approche « fonctionnelle ». Mais avant de parvenir à cette étape, **il semble important que ForCEEPS et ses simulations puissent être portés à la connaissance des gestionnaires**, à la fois pour présenter ce qui constitue une avancée significative probablement utile à la gestion, et pour bénéficier de retours qui aident à détecter des faiblesses ou à orienter des améliorations.

Recommandations ciblées

Effet du mélange sur la productivité, et influence du climat

Nos résultats ont montré des niveaux d'*overyielding* (« surproduction liée à la diversité ») sur le gradient, et ce surtout pour le mélange Hêtre-Sapin lorsqu'il n'est pas en limite de répartition (donc hormis le Ventoux dans notre gradient). Autrement dit, ce mélange montrerait un taux d'*overyielding* d'autant plus fort qu'il se trouverait en conditions peu stressantes vis-à-vis de la ressource en eau. Dans le mélange Hêtre-Sapin, il apparaît que **le Hêtre bénéficie du mélange beaucoup plus que le Sapin**. Ce constat est **plus contrasté pour le mélange Hêtre-Chêne pubescent**. Cependant **les niveaux d'*overyielding* mesurés dans les mélanges** par rapport aux peuplements purs sont **assez faibles en valeur absolue** (au mieux + 0.7 m² / ha / an d'accroissement en surface terrière, et en moyenne + 0.15 m² / ha / an sur tout le gradient).

Lien diversité-stabilité (incluant résistance et résilience) et lien avec le climat

- Stabilité temporelle

Sur le réseau de placettes, la productivité du mélange Hêtre-Chêne pubescent paraît moins stable dans le temps que les peuplements purs associés, alors que la productivité du mélange Hêtre-Sapin serait, elle, plus stable. Ces résultats semblent expliqués par les différences ou les similarités de réponse des espèces au climat. De plus, le mélange Hêtre-Sapin est celui qui montre les plus forts taux d'*overyielding* sur le gradient.

- Résistance et résilience après un événement stressant (sécheresse)

Nos résultats indiquent que la résistance et le recouvrement peuvent dépendre de la composition du peuplement. En effet, si la résistance et la résilience mesurées à l'échelle de tout le peuplement semblent peu impactées par la composition, des différences nettes apparaissent à l'échelle individuelle. Ainsi le Sapin est légèrement moins résistant en mélange intime avec le Hêtre, alors que le Chêne pubescent est lui plus résistant en mélange. Ce dernier est aussi plus résistant à un événement de sécheresse lorsque des Sapins sont présents dans son voisinage, mais sa résistance est nettement diminuée par la présence du Chêne pubescent. Quant à la résilience, Hêtre et Sapin montrent des récupérations de croissance plus fortes quand ils sont en mélange ensemble, mais le Hêtre semble moins résilient en mélange avec le Chêne pubescent, alors qu'aucun effet n'a été trouvé pour ce dernier. Ainsi **les peuplements Hêtre-Sapin dans les Alpes du Nord montreraient une meilleure résilience de la productivité après une année sèche (pour chacune des deux essences) en mélange**. Les différences physiologiques des essences semblent être évidemment une piste intéressante pour expliquer pourquoi la composition peut influencer positivement la réponse des peuplements à des événements de sécheresse extrême (mélange Hêtre-Sapin) ou non (mélange Hêtre-Chêne).

Impact du changement climatique sur la viabilité des peuplements purs

D'après les simulations réalisées sur la zone des Alpes du Nord, en ciblant les quatre essences les plus représentées (Sapin, Epicéa, Hêtre, Pin sylvestre), **les peuplements purs d'Epicéa sont très vulnérables au changement climatique**, sauf dans les Bauges, c'est-à-dire le site étudié avec les conditions les moins stressantes au niveau hydrique. Les peuplements purs de Hêtre et de Sapin sont quant à eux très vulnérables uniquement dans le Ventoux, alors que le pin sylvestre aurait tendance à être favorisé par les conditions futures de la zone d'étude (entre Ventoux et Bauges).

La gestion modifie-t-elle l'impact du changement climatique sur l'effet du mélange en termes de production de bois ?

La gestion des peuplements, qu'ils soient purs ou mélangés, semble permettre leur maintien dans les trois sites des Bauges et du Vercors (Lente et Méaudre), même ceux présentant une part d'Epicéa. Cependant, il semble que **les peuplements permettant la meilleure récolte de bois sont essentiellement des peuplements mélangés**, même si la proportion d'Epicéa paraît difficile à maintenir, à part dans les Bauges. Sur le site du Ventoux, les peuplements purs de Pin sylvestre sont les plus productifs, profitant de la favorisation de cette essence par le changement climatique par rapport aux autres.

Effets du mélange sur la régénération

Les mélanges étudiés sur le gradient de placettes montrent des LAI plus forts que les peuplements purs. Pourtant, cela n'a **pas de conséquence sur le succès de régénération** des essences étudiées.

Lien entre diversité et décomposition, et résilience de la décomposition à des événements de sécheresse

Les résultats sur ce volet sont encore préliminaires. Cependant, ils suggèrent qu'au sein des mélanges d'espèces étudiées, la décomposition des litières soit plus rapide qu'attendue d'après les observations en monocultures. **Ainsi, un maintien des**

peuplements en mélange semble être une stratégie intéressante pour atténuer l'effet négatif d'étés plus secs sur le recyclage de la matière organique. En extrapolant, le stockage du carbone dans les sols pourrait donc être dynamisé avec une gestion en mélange des peuplements forestiers.

Conclusion sur les peuplements ciblés dans DISTIMACC

Plus généralement, les résultats du projet révèlent que les **effets liés au mélange d'essences en lien avec le changement climatique sont très marqués dans les peuplements Sapin-Hêtre dans les Alpes du Nord**. En effet, ce mélange montre, en moyenne par rapport aux peuplements purs : (i) un effet d'*overyielding* sur la productivité moyenne; (ii) une stabilité temporelle accrue (si forte asynchronie de réponse au climat des deux essences) ; (iii) une meilleure résilience de la productivité après une année particulièrement sèche (pour chacune des deux essences). Ces résultats ne sont plus valides dans les sites où le changement climatique induit des conditions trop stressantes, comme sur le Mont-Ventoux. De plus, les simulations suggèrent que la productivité de la hêtraie-sapinière des Alpes du Nord en contexte de changement climatique ne serait pas impacté par la gestion, cette dernière assurant des niveaux de récolte de bois satisfaisants. La gestion permettrait même de stimuler la production en comparaison des peuplements purs, même si cette conclusion reste à confirmer. Enfin les simulations avec ForCEEPS confirment que le devenir de l'Epicéa s'inscrit en pointillés pour les décennies à venir, même si le mélange avec le Hêtre et le Sapin permettrait de le maintenir dans les sites les moins stressants (donc les plus frais) des Alpes du Nord. Nos simulations ont enfin montré que le Pin sylvestre est plus productif en peuplements purs, ce qui est cohérent avec son écologie et sa faible tolérance à la compétition interspécifique. Ainsi **le Pin sylvestre paraît être une essence à favoriser sur des sites alpins à influence méditerranéenne** comme le Ventoux (face nord).

3. Valorisation effectuée ou en cours

La valorisation en cours du projet est détaillée ci-après. Nous ne mentionnons que les valorisations directement liées à DISTIMACC.

Au 28 mai 2018, 2 articles scientifiques ont été publiés, 2 articles sont actuellement en révision majeure ou mineure, 3 sont soumis, et 3 autres articles seront soumis dans les semaines à venir, 3 articles scientifiques sont en phase de rédaction et seront soumis courant 2018. De plus, 2 articles techniques seront soumis courant 2018, l'un sur les résultats issus de la tâche 1 (soumission été 2018), et l'autre sur les résultats de l'ensemble du projet (soumission fin 2018, comme prévu initialement). Au moins 3 autres articles scientifiques seront rédigés sur la base des travaux menés au cours de ce projet.

De plus, 17 communications scientifiques, 3 communications à destination des gestionnaires et 3 posters ont été exposés lors de colloques, workshops ou séminaires à ce jour (incluant deux communications planifiées en 2018). Un rapport de stage recherche de M2 et 3 stages de M1, ainsi qu'un stage de césure AgroParisTech (M1) et 6 stages de licence ou DUT ont été réalisés au sein du projet DISTIMACC. Enfin 2 thèses ont été effectuées grâce à DISTIMACC (deux co-financées – à 30 % et 50 %), et une troisième a bénéficié d'un appui du projet pour le terrain (mise à disposition du dispositif, frais de mission et gratifications d'étudiants en licence).

La liste complète des publications est fournie dans l'annexe C.2, ainsi que dans le RS. Le bilan des livrables est présenté en annexe C.1.

Nous souhaiterions ajouter que les résultats les plus susceptibles d'être transférés aux gestionnaires (en particulier ceux de la tâche 1) ne sont disponibles que depuis peu de temps. Cependant, le transfert et la diffusion des résultats restent bien évidemment un but primordial du projet et du programme BGF en général, comme les différents partenaires s'y étaient engagés. Aussi la rédaction des deux articles techniques (celui en cours – tâche 1 – et celui à venir – sur l'ensemble du projet, livrable 1.4 – voir annexe C.1) sera une priorité dans les mois à venir, ainsi que l'organisation d'un séminaire DISTIMACC réunissant partenaires du projet et gestionnaires (ONF, mais aussi forêt privée). De plus, il est notable qu'une web-conférence de la RDI de l'ONF portant sur les résultats marquants de DISTIMACC est d'ores-et-déjà planifiée (décembre 2018). Un séminaire sera également organisé en 2019 pour réunir partenaires du projet et gestionnaires (ONF, mais aussi forêt privée) et communiquer sur le projet soit en Avignon ou à Chambéry. Enfin, à plus long terme, une version facilement utilisable du modèle ForCEEPS sera mise à disposition des gestionnaires, afin de tester des scénarios de gestion sylvicole en contexte de changement climatique.

Tableau récapitulatif des valorisations du projet au 30 mai 2018.

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES	
Publications scientifiques parues	2
Publications scientifiques à paraître	2
Publications scientifiques prévues	6
COLLOQUES	
Participations passées à des colloques	8
Participations futures à des colloques	2
THESES	
Thèses passées	1
Thèses en cours	2
ARTICLES DE VALORISATION-VULGARISATION	
Articles de valorisation parus	1
Articles de valorisation à paraître	0
Articles de valorisation prévus	2
AUTRES ACTIONS VERS LES MEDIAS	
Actions vers les médias (interviews...) effectuées	0
Actions vers les médias prévues	0
ENSEIGNEMENT – FORMATION	
Enseignements/formations dispensés	1
Enseignements/formations prévus	0
EXPERTISES	
Expertises menées	1
Expertises en cours	0
Expertises prévues	0
METHODOLOGIES (GUIDES...)	
méthodologies produites	0
méthodologies en cours d'élaboration	0
méthodologies prévues	0
AUTRES	

4. Difficultés rencontrées, perspectives et prolongements

Difficultés rencontrées

Comme mentionné dans les rapports intermédiaires, la principale difficulté a été le retard pris à cause de la difficulté à trouver un co-financement pour la thèse de M. Jourdan (délai d'un an par rapport au début prévu, c'est-à-dire automne 2015 au lieu de l'automne 2014 – à noter qu'une solution alternative avait été envisagée dans le cas où la demi-bourse complémentaire à celle de DISTIMACC n'aurait pas été trouvée). Mis à part ce fait, divers ajustements ont été réalisés (voir ci-avant), mais sans conséquence autre que le délai de certains travaux et livrables associés. Nous pouvons cependant relever que l'expérimentation de décomposition s'est achevée en 2018, en raison de l'ajout d'une année supplémentaire pour renforcer les résultats, ce qui explique que les analyses finales ne soient pas encore disponibles.

Limites et perspectives de DISTIMACC

Les limites relatives aux résultats ainsi que des perspectives précises ont été décrites spécifiquement pour chaque tâche dans le RS. Cependant, il nous semble important de rappeler certains points.

Tout d'abord certains des résultats présentés ici n'ont été acquis que depuis quelques semaines (simulations avec ForCEEPS, analyses des patrons de résistance et de résilience, analyse des patrons d'*overyielding*). Ils sont donc encore à un stade préliminaire (analyses de l'expérimentation décomposition), ou encore à obtenir (simulations pour la partie Méditerranéenne – même si les références sylvicoles pour les mélanges sont difficiles à définir). Une fois finalisés, c'est-à-dire d'ici l'automne 2018, ces travaux feront l'objet d'une diffusion aux gestionnaires (notamment via un article technique portant sur l'ensemble du projet). Des publications scientifiques suivront également, en particulier sur le volet décomposition, mais aussi sur des simulations ForCEEPS réalisées pour d'autres types peuplements.

Il est aussi important de rappeler que DISTIMACC a permis la pérennisation du réseau de placettes, un dispositif central pour le projet. Ce réseau s'est étoffé grâce au projet (mesures complémentaires, nouvelles placettes échantillonnées), et a assuré sa viabilité sur le moyen terme. Pour preuve, il est et va être utilisé dans des projets en cours ou à venir (voir Partie « Prolongement et lien avec d'autres projets »).

Enfin, le modèle ForCEEPS, également central pour plusieurs travaux menés dans le projet, a lui aussi pu être développé (calibration et validation sur la France) et étoffé (module de gestion) grâce à DISTIMACC. Les perspectives, aussi bien scientifiques qu'opérationnelles, qu'offre le modèle nous semblent particulièrement pertinentes et opportunes.

Prolongement et lien avec d'autres projets

Les outils développés et les données collectées au cours du projet DISTIMACC ont déjà de nombreux liens avec d'autres projets.

Le projet DISTIMACC a tout d'abord entretenu des liens avec le projet BioPICC (BGF 2014-2018, coordonné par Bastien Castagnérol (UMR BIOGECO)) au travers le développement de l'outil commun ForCEEPS et sa recalibration.

Le réseau de placettes est aussi déjà utilisé dans d'autres projets. Ainsi le projet ANR DIPTICC (2017 -2020, coordonné par Hervé Jactel (UMR BIOGECO)) s'appuie sur ce dispositif, en réutilisant les mesures dendrométriques réalisées pendant DISTIMACC, et en réalisant de nouvelles mesures (herbivorie par les insectes, mesures écophysologiques sur la résistance à la sécheresse, développement racinaire...). C'est notamment dans le cadre de ce projet que seront mesurés les traits foliaires d'un sous-échantillon d'arbres dominants et dominés sur 30 placettes du gradient (soit deux triplets pour chaque site, sauf Luberon-Lagarde) durant l'été 2018. De même, le projet européen REFORM (SumForests 2017-2020, coordonné par Miren del Río (INIA, Madrid)) utilisera les données dendrométriques des triplets de placettes. Le projet ANR APPATS (2016-2019, coordonné par Eric Bazin puis par Stéphane Lobréaux (UMR LECA)) dont le but était de découvrir des traces de sélections parmi les populations d'arbres et de comparer la variabilité génétique des arbres entre peuplements mélangés et purs, s'est essentiellement basé sur le gradient de placettes de DISTIMACC.

Le projet DISTIMACC, et notamment le réseau de placettes a suscité l'intérêt du projet FORECCAST mené par le Parc Naturel Régional du Haut Languedoc, portant sur l'adaptation des forêts au changement climatique (<http://www.foreccast.eu/fr/homepage/accueil.html>), et a permis d'initier le lien entre le CEFE et ce projet.

Au niveau de la modélisation, les projets DIPTICC et REFORM incluent aussi des études de simulations réalisées par ForCEEPS.

Quant aux projets à venir, un projet a été élaboré (DECCA, porté par T. Cordonnier (IRSTEA), soumis à l'ANR à l'automne 2017) dans le prolongement des réflexions sur l'ingénierie des mélanges initiées au sein de DISTIMACC. Un projet ANR Jeunes Chercheurs (INDICC, porté par X. Morin (CEFE)), avait aussi été soumis à l'automne 2016. Le projet n'a pas été retenu par l'ANR mais reste d'actualité et fera l'objet de nouvelles propositions en réponse à d'autres appels.

Plus généralement, le réseau de placettes est destiné à constituer un outil important pour l'étude des relations entre diversité, climat et fonctionnement des écosystèmes forestiers, et à vocation à être mis à disposition. Quant au modèle ForCEEPS, le projet DISTIMACC a permis de valider une première étape pour son développement et son utilisation dans à des fins scientifiques et opérationnelles. La poursuite de travaux utilisant ce modèle sera au cœur des activités de recherche futures sur des questions reliant climat et diversité en forêt.

B. Rapport Scientifique

DIVERSITE, STABILITE ET FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES FORESTIERS : QUELLE INGENIERIE ET QUELS MELANGES POUR L'ADAPTATION AU CHANGEMENT CLIMATIQUE DE LA PROVENCE AUX ALPES DU NORD ?

Rapport scientifique final du projet DISTIMACC

Xavier Morin¹, Marianne Bernard¹, Sylvain Coq¹, Thomas Cordonnier², Philippe Dreyfus³, Stephan Hättenschwiler¹, Georges Kunstler², Jean Ladier³, Marion Jourdan¹, Johanne Nahmani¹, Catherine Riond³

- 4- Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR5175 - CNRS, Université de Montpellier, Université Montpellier Paul Valéry, EPHE, IRD.
- 5- UR LESSEM - Université Grenoble Alpes, IRSTEA
- 6- Office National des Forêts, Recherche Développement et Innovation

1. Rappel de la proposition initiale

Dans un contexte de changement climatique où le futur des peuplements forestiers pose de plus en plus question, le mélange d'essences apparaît comme une des possibilités pour en tamponner les effets. En effet, de nombreux travaux ont montré comment la diversité pouvait influencer les processus écosystémiques en forêts, notamment la productivité ou la décomposition des litières (qui constituent respectivement l'entrée, et le recyclage de l'énergie et des nutriments dans l'écosystème forestier). De plus, la diversité en ligneux (arbustes compris) est aussi supposée impacter les différentes facettes de la stabilité des processus écosystémiques, comme la variabilité temporelle de ces processus, ou leur résistance et leur résilience au changement climatique. Cependant, très peu d'études ont testé et quantifié cet effet de la diversité en espèces sur la stabilité, particulièrement en ce qui concerne les forêts naturelles.

Le projet DISTIMACC (*D*iversité, *S*tabilité et *f*onctionnement des écosystèmes forestiers : *quelle Ingénierie et quels Mélanges pour l'Adaptation au Changement Climatique, de la Provence aux Alpes du Nord ?*) avait ainsi pour buts (i) d'apporter de nouvelles connaissances sur l'effet de la diversité ligneuse (arbustes inclus) sur la stabilité des écosystèmes forestiers, et ce sous différentes conditions climatiques ; (ii) d'identifier les types de mélanges qu'il serait intéressant de maintenir ou de favoriser pour l'adaptation des forêts au changement climatique dans des zones de montagne, y compris avec influence méditerranéenne ; et (iii) d'initier une réflexion sur le développement d'un savoir-faire en ingénierie forestière sur les conditions techniques de maintien ou de promotion de ces mélanges. Le projet a ciblé la région méditerranéo-alpine française, région où se trouvent de nombreux types forestiers identifiés comme sensibles au changement climatique.

Ce projet s'est ainsi attaché à tester deux hypothèses principales, toutes deux liées à l'effet des interactions biotiques sur la dynamique des écosystèmes forestiers et leur fonctionnement dans un contexte de changement climatique, et en cohérence avec l'appel à projet :

- *L'hypothèse d'assurance*, conférée par la diversité, sur la stabilité des peuplements forestiers, en testant si (i) la stabilité temporelle, la résistance et le recouvrement (i.e. un proxy de la résilience) de la productivité des arbres sont favorisés par la diversité ligneuse, si (ii) la résilience du recyclage du carbone et des nutriments est plus forte dans les peuplements plus diversifiés, et si (iii) la régénération des espèces cibles est davantage favorisée dans les peuplements plus diversifiés ;
- *L'hypothèse de gradient de stress environnemental*, selon laquelle la force et la direction des interactions non-trophiques changent en fonction des conditions environnementales, en examinant (i) le niveau moyen de la productivité des arbres et de la décomposition, et (ii) la stabilité temporelle, la résilience et la résistance de la productivité et du recyclage du carbone et des nutriments pendant la décomposition ;

ainsi qu'à développer une approche d'ingénierie des mélanges en contexte de changement climatique. Pour ce faire, la mise en œuvre du projet a reposé sur des observations *in situ* (liées à des mesures de terrain), des simulations réalisées *via* un modèle de dynamique forestière (la finalisation de son développement, de sa calibration et sa validation ont été permis par ce projet), et un volet « ingénierie forestière » destiné à établir des préconisations de gestion pour des écosystèmes ciblés.

Soulignons ici la cohérence du DISTIMACC avec à l'appel à projets : les thématiques de l'Axe 1 de l'appel à projets (1.1 et 1.2) ciblaient la prise en compte des impacts du changement climatique et de l'effet de la diversité sur le fonctionnement de l'écosystème forestier. Or, les différentes tâches composant notre projet ont, de fait, étudié l'interaction entre les effets diversité et climat sur la productivité, la régénération ou la décomposition des litières.

Organisation du projet

Le projet DISTIMACC a été décliné en 4 tâches (Fig. 1.1). La tâche 1 a consisté à réaliser le lien entre les questions scientifiques (impact du changement climatique, effet diversité, processus de coexistence assurant la viabilité des mélanges) et des éléments utiles pour la gestion des formations forestières concernées. Cette tâche 1 devait également permettre de cibler les mélanges d'intérêt dans la zone d'étude (voir partie *Repères méthodologiques*) au cours du projet, de tester le comportement de différents mélanges (simulations pour tester des mélanges d'espèces) en particulier en réponse à diverses conditions climatiques, et favoriser le transfert vers la gestion. La tâche 2 avait pour but d'explorer les relations entre climat, diversité des espèces et productivité forestière, en utilisant les approches d'observation et de modélisation. La tâche 3 devait tester la réponse du succès de régénération des arbres à la diversité des espèces du couvert et aux conditions environnementales, en testant notamment si le succès de régénération *in situ* était accru dans les mélanges par rapport aux peuplements monospécifiques. Enfin, la tâche 4 s'est attachée à tester la résilience de la décomposition des litières en fonction de la diversité des espèces du couvert et des conditions environnementales, *via* une approche expérimentale *in situ*.

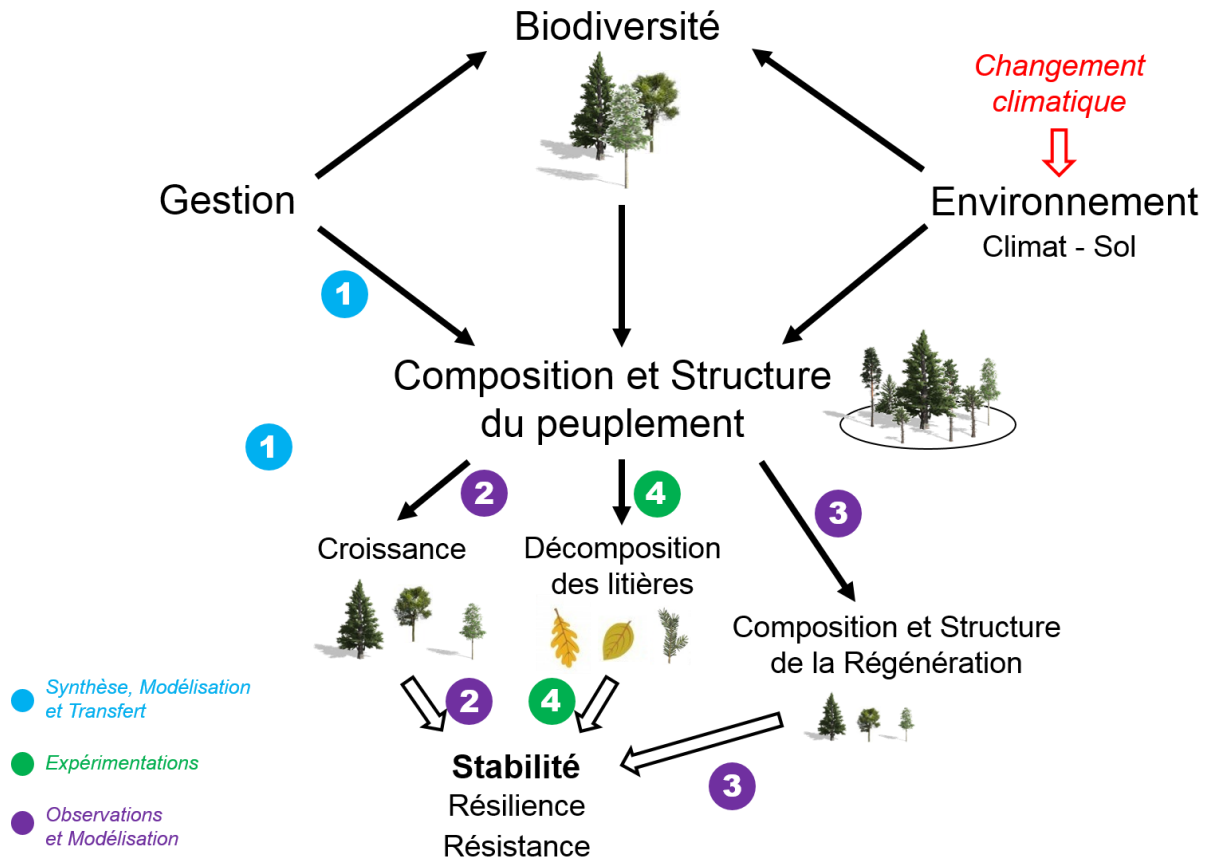


Figure 1.1 : Schéma conceptuel du projet.

La tâche 1 [responsable : ONF] traite de l'ingénierie des mélanges et notamment du lien entre les questions scientifiques et des éléments utiles pour la gestion des formations forestières concernées. Elle doit permettre de cibler les mélanges d'intérêt étudiés au cours du projet, de tester le comportement de différents mélanges en particulier en réponse à différentes conditions climatiques, et favoriser le transfert vers la gestion.

La tâche 2 [responsable : CEFE] porte sur la réponse de la croissance des arbres à la diversité des espèces et aux conditions environnementales.

La tâche 3 [responsable : IRSTEA et CEFE] étudie la réponse du succès de régénération des arbres à la diversité des espèces, au couvert et aux conditions environnementales. Ces deux tâches reposent à la fois sur des approches empiriques de terrain et de modélisation.

Enfin la tâche 4 [responsable : CEFE] cherche à estimer la résilience de la décomposition des litières en fonction la diversité des espèces de couvert et des conditions environnementales avec une approche expérimentale. Les tâches sont représentées par leurs numéros.

2. Repères méthodologiques

Les travaux menés dans DISTIMACC ont reposé sur deux types d'outils. Afin d'éviter toute redite, nous avons pris le parti de les présenter ici avant de détailler les travaux spécifiques à chacune des tâches.

2.1. Réseau de placettes

Une grande partie des travaux réalisés lors du projet DISTIMACC ont reposé sur la comparaison *in situ* de placettes de peuplements purs et mélangés. En effet, le projet a permis de consolider et d'exploiter un réseau de placettes pures ou mélangées situées le long de gradients environnementaux (régionaux et altitudinaux), pour explorer comment la productivité en bois, la régénération, et la décomposition des litières sont affectées par la diversité et la structure fonctionnelle des peuplements et les conditions environnementales.

Ce dispositif (ensemble de placettes) avait été initié lors du projet BioProFor (ANR 11 PDOC 030 01, 2012-2014, coordonné par X. Morin). Les placettes sont distribuées le long d'un gradient latitudinal de sites entre Provence et Alpes du Nord (Fig. 2.1). Les massifs sélectionnés sont : la Sainte-Baume, le Lubéron, le Ventoux, le Vercors, et les Bauges. Les sites de Méaudre (Nord Vercors) et de la Chartreuse ont aussi été utilisés pour certains travaux (Fig. 2.2). Le choix a été dirigé selon 2 critères : homogénéité de la roche-mère (calcaire), et partage d'une espèce témoin, commune sur tous les sites (le hêtre). De plus, les placettes choisies sont situées en ubacs, avec une orientation globalement similaire (nord / nord-ouest). Chaque site (hormis Méaudre et la Chartreuse, qui sont composés de peuplements d'Épicéa et de Sapin) comprend un gradient altitudinal de triplets de placettes (un peuplement mélangé avec le hêtre et une autre essence et les deux peuplements monospécifiques associés, celui de hêtre et de l'autre essence – un peuplement étant considéré comme monospécifique quand 90 % de la surface terrière est représentée par une seule essence) (Fig. 2.1).

Les placettes sont circulaires, d'une surface de 1000 m² (Fig. 2.1). Ces cercles comprennent une zone centrale de 10 m de rayon dans laquelle tous les arbres de diamètre à 1,30 m supérieur à 7,5 cm ont été mesurés (localisation, circonférence à 1,30 m du sol, hauteur et carottage à cœur à 1,30 m du sol). Ces mesures ont été complétées par des relevés botaniques, de régénération, de litière, et pédologiques (estimation de la réserve utile notamment). Le carottage de l'arbre permet d'obtenir son âge, sa vitesse de croissance radiale récente, et la densité de son bois. Cette zone centrale est complétée par une zone tampon (couronne de 7,50 m de large) où seuls les arbres dominants ont été localisés et mesurés.

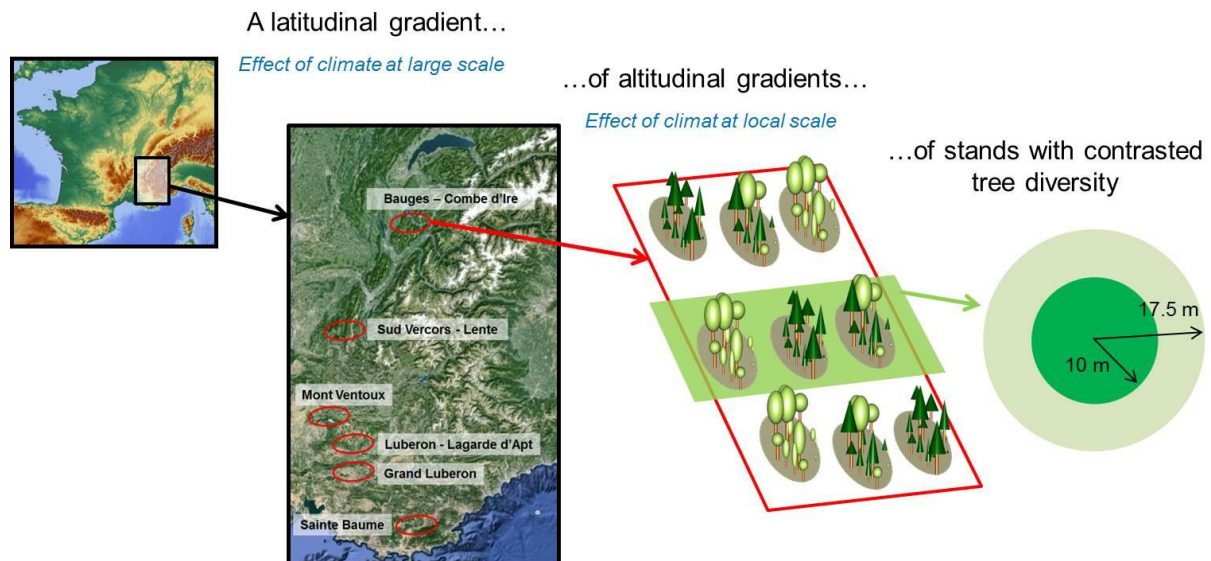


Fig. 2.1 : Description du dispositif DISTIMACC (en anglais).

Au cours du projet DISTIMACC, nous avons complété le gradient de placettes en échantillonnant une dizaine de nouvelles placettes. Ainsi le réseau de placettes DISTIMACC inclut désormais 72 placettes (distribuées selon les 6 sites – Fig. 2.2), échantillonnées entre 2013 et 2017. Les mesures dans les zones tampons ont été quasiment entièrement réalisées pendant le déroulement du projet.

- Sites DISTIMACC (depuis 2014)
= 72 placettes (depuis 2017)
- + 1 site Nord Vercors (Méaudre) *sapin-épicéa*
IRSTEA Grenoble

Espèces BioProFor

- Fagus sylvatica* = sur tous les sites ○
- Abies alba* △
- Quercus pubescens* ▲

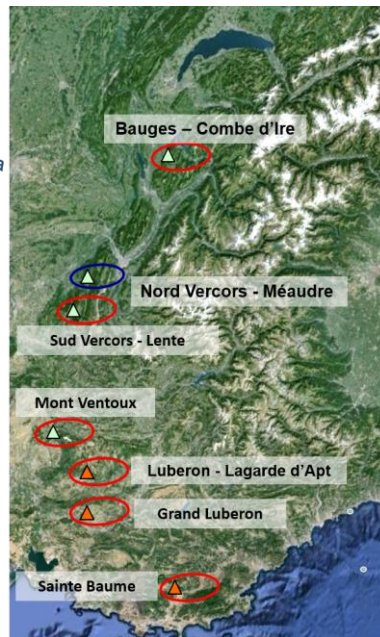


Fig. 2.2 : Etat du dispositif DISTIMACC en mai 2018.

Description des conditions abiotiques des sites

La zone d'étude s'étend de la Provence aux Alpes du Nord et concerne plus particulièrement les massifs montagneux externes, en large majorité sur terrains calcaires. Les reliefs sont accidentés, soit en cuestas de faibles altitudes dans la partie Sud, soit en synclinaux plus élevés au Nord. Un large gradient climatique existe depuis la Sainte Baume et le Luberon, à climat méso-méditerranéen (caractérisé par un été chaud et sec, un très bon ensoleillement, et des précipitations très irrégulièrement réparties dans l'année), en passant par le Ventoux qui prend un caractère montagnard en altitude, jusqu'aux Alpes externes, sous influences océaniques, avec des variations locales importantes liées à l'orientation des massifs Sud-Ouest/Nord-Est et à l'altitude (jusqu'au climat subalpin)

Partie Sud (Ste Baume, Luberon) : Le climat est globalement méso-méditerranéen, caractérisé par un été chaud et sec (1 à 3 mois secs au sens de Gaussen), un très bon ensoleillement, et des précipitations très irrégulièrement réparties dans l'année (été très sec, et automne parfois très arrosé). Les altitudes sont globalement faibles mais avec un relief accidenté en cuestas, des axes est-ouest, des barres de calcaire dur et des niveaux de marnes intercalés.

Partie Sud (Ventoux) : Le climat est méditerranéen atténué, prenant un caractère montagnard en altitude (Ventoux : limite supérieure de la forêt vers 1700 m en versant Nord, 1600-1650m au Sud).

Partie Nord (Vercors, Chartreuse, Bauges) : Climat à influence océanique pour les Alpes externes, avec des variabilités locales importantes liées à l'orientation des massifs Sud-Ouest / Nord-Est et à l'altitude. Influences méditerranéennes dans les Baronnies et le Diois. Le relief est accidenté, en synclinaux, avec des altitudes assez élevées en Chartreuse et dans les Bauges.

Les conditions des sites du réseau de placettes sont présentées dans l'annexe C.6 (4.).

2.2. Le modèle ForCEEPS

Dans un contexte forestier où l'expérimentation s'avère délicate, le recours à la modélisation est un outil pertinent et prometteur pour explorer la relation diversité-productivité, comme souligné par Morin *et al.* (2011), dans la limite de nos connaissances actuelles des mécanismes régissant la dynamique forestière. Ce constat est d'autant plus vrai lorsqu'il faut de plus considérer les impacts du changement climatique sur cette relation (Morin *et al.* 2018). C'est dans ce contexte qu'a été initié le développement du modèle ForCEEPS (Forest Community Ecology and ecosystem ProcessesS) sur la plateforme de simulation CAPSIS (http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/forceeps) en collaboration avec François de Coligny (UMR AMAP Montpellier) et Harald Bugmann (ETH Zürich). Ce modèle est dérivé de ForClim (Bugmann 1996), lui-même « héritier » des premiers modèles de trouées développés dans les années 1970. ForCEEPS permet de simuler la dynamique forestière (établissement, croissance, compétition et mortalité d'arbres de différentes espèces) sur une petite parcelle (environ 1000 m²), c'est-à-dire à l'échelle où se font les interactions entre individus. ForCEEPS permet ainsi de prédire composition, biomasse et productivité des forêts alpines en fonction des conditions environnementales (climat, sol) et de la compétition pour la lumière. L'objectif du développement de ForCEEPS est d'obtenir un outil davantage modulable que ForClim, et applicable sur une plus grande gamme de conditions stationnelles. Les caractéristiques principales du modèle sont (Fig. 2.3) :

- les communautés d'arbres sont simulées sur des parcelles (*patches*) indépendantes d'une taille allant de 500 à 1500 m² (pour respecter les hypothèses fondamentales du modèle) ;
- les arbres ne sont pas spatialisés, ce qui implique que chaque arbre de la parcelle est en compétition directe avec tous les autres arbres ;
- le principe de base est de simuler la croissance optimale d'un arbre (qui dépend uniquement de son diamètre et de l'espèce), puis de considérer l'effet de réducteurs environnementaux sur cette croissance optimale (compétition pour la lumière, température, stress hydrique, azote du sol - et abroussement pour les semis)
- la compétition pour la lumière est le seul processus compétitif pris en compte à ce jour (compétition pour l'eau en cours de développement), mais les autres facteurs (stress hydrique, azote du sol, température) impactent néanmoins les espèces différemment selon les caractéristiques de chacune d'elles.

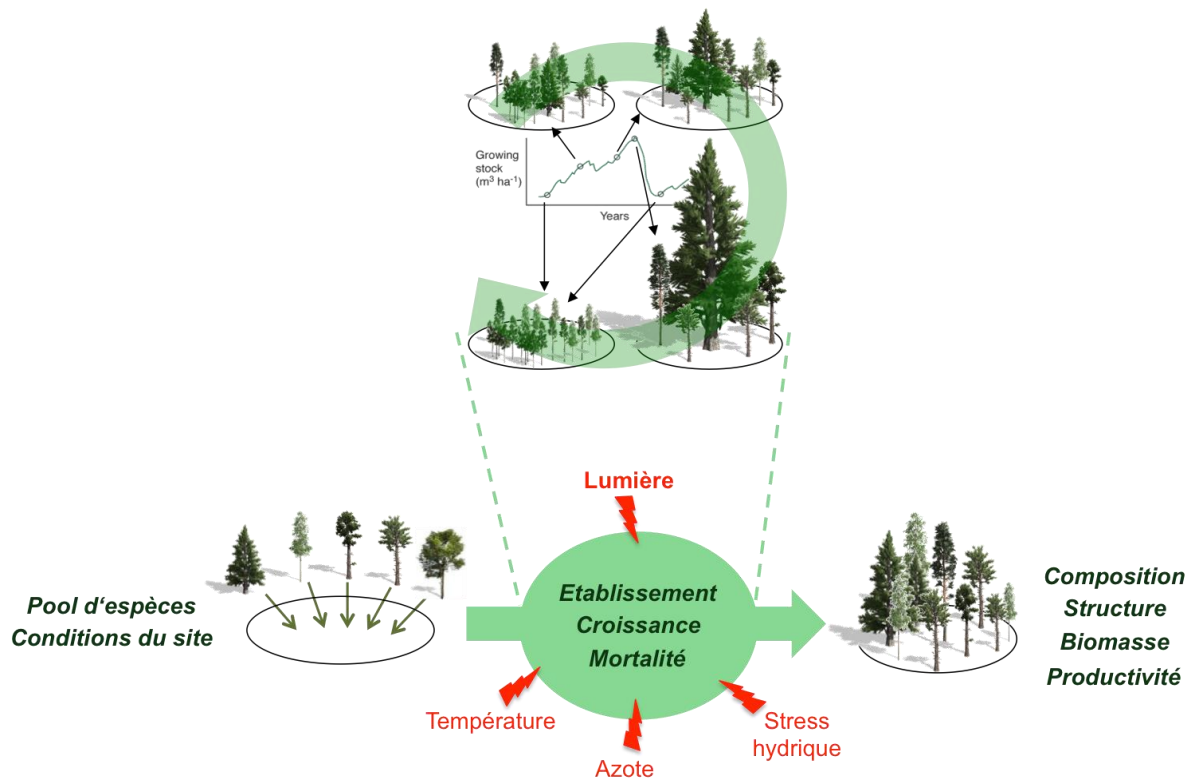


Fig. 2.3 : Schéma simplifié du fonctionnement du modèle ForCEEPS. Le modèle simule la dynamique de populations d'arbres sur une petite parcelle (« patch »), généralement 1000 m², en considérant l'effet de réducteurs environnementaux (en rouge) sur les processus clés que sont l'établissement des semis, la croissance des arbres et la mortalité. En entrée, le modèle nécessite une liste (ou « pool ») d'espèces, et les conditions du site (sol, climat). En fin de simulation, il est possible de récupérer, entre autres, des données au niveau arbre (taille, productivité), mais aussi des caractéristiques au niveau du patch, voire de l'écosystème en agrégeant plusieurs patches (composition des communautés d'arbres, structure du peuplement, biomasse sur pied, productivité annuelle ou sommée sur plusieurs années). NB : ce schéma ne présente pas le module de gestion aussi développé pendant le projet.

Si le développement du modèle avait été initié légèrement auparavant (en 2013), c'est néanmoins le projet DISTIMACC qui a fourni le cadre permettant les véritables avancées. Une version beta du modèle était déjà disponible, mais restait très proche du modèle ForClim (avec cependant déjà une prise en compte plus explicite des variables climatiques), avec notamment une paramétrisation et une validation concernant l'Europe Centrale. Des tests préliminaires avaient montré les limites d'une application directe du modèle sur la France, comme indiqué dans le rapport intermédiaire de Juin 2017. Pour DISTIMACC, il nous fallait (i) arriver à une version du modèle permettant de simuler des compositions de communautés d'arbres et un fonctionnement associé vraisemblables, et ce sur une large gamme de conditions (climatiques et édaphiques) ; et (ii) incorporer un module de gestion compatible avec le niveau de complexité du modèle (c'est-à-dire ni trop détaillé - ce qui aurait été trop artificiel - ni trop simple) et avec les éléments (scénarios sylvicoles) définis par la tâche 1.

Recalibration et Validation

Nous avons tout d'abord cherché à calibrer ForCEEPS pour les principales essences dominantes en France. Pour ce faire, il fallait en premier lieu calibrer une fonction essentielle dans le modèle, à savoir la croissance individuelle des arbres en conditions « optimales », c'est-à-dire les moins stressantes possibles, pour une large gamme de diamètres. Ainsi avons-nous utilisé les données IGN-IFN (conjointement avec d'autres données trouvées dans la littérature, notamment pour les hauteurs maximales atteintes par les différentes essences), car celles-ci couvrent l'ensemble des conditions abiotiques en

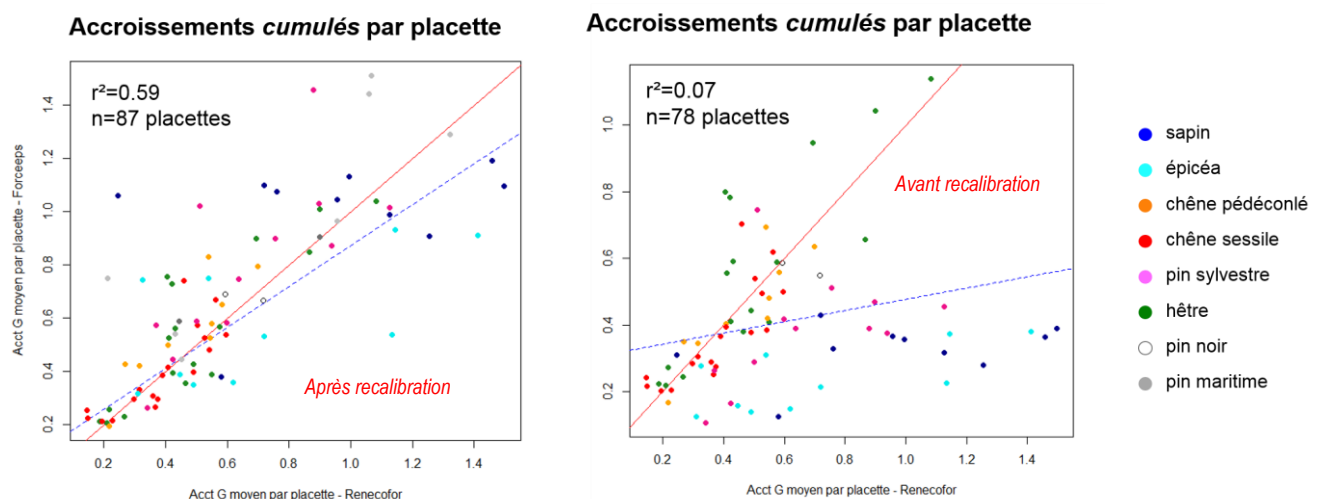
France. Nous avons pu calibrer cette fonction de croissance optimale pour les essences principales (les plus représentées dans les données IGN), notamment hêtre, chênes pédonculé, pubescent et sessile, épicéa, sapin et pin sylvestre. Nous avons aussi eu recours à d'autres types de données pour calibrer ForCEEPS pour le Pin maritime (données UMR BioGeCo, grâce à la collaboration menée durant le projet BioPICC – BGF 2014).

Une fois la fonction de croissance optimale calibrée, il fallait calibrer les fonctions liées aux facteurs environnementaux réduisant la croissance effective par rapport à la croissance optimale. Dans ForCEEPS, ces facteurs environnementaux sont les besoins thermiques (somme de degrés-jours), la niche de régénération (gamme de température) et la tolérance au stress hydrique. Nous avons déterminé ces paramètres pour chaque espèce grâce à des données de la littérature (en particulier : données EUFORGEN <http://www.euforgen.org/species/>, Niinemets & Valladares, 2006).

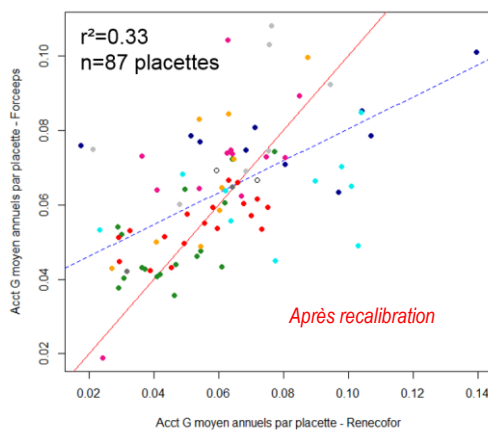
Il nous restait ensuite à valider le modèle avec ces fonctions re-paramétrées. Plusieurs options étaient possibles. Ce genre de modèle de dynamique forestière *en patches* est habituellement validé par sa capacité à prédire une composition de communautés (abondance relative des espèces, par exemple en surface terrière ou en biomasse estimée) (Bugmann 2001). La validation porte plus rarement sur la productivité. Autrement dit, la validation concerne plus généralement le stock (biomasse ou volume sur pied) que le flux (accroissements en diamètre, en circonférence, en volume, en biomasse). Pourtant, dans le contexte de DISTIMACC, il était essentiel de valider les prédictions du modèle sur les flux, puisque les champs d'application concernent souvent la productivité. Pour ce faire, il fallait disposer de données de productivité, et donc d'inventaires pris au moins à deux dates différentes sur les mêmes arbres. Les données IGN-IFN disponibles ne pouvaient donc convenir. Aussi avons-nous utilisé les données du réseau RENECOFOR pour tester la capacité de ForCEEPS à reproduire des accroissements observés au niveau placette ou au niveau individuel. De plus, les placettes RENECOFOR étant majoritairement monospécifiques, ce qui permet de tester le modèle dans ces conditions, alors que le modèle ForClim, par exemple, a été validé essentiellement en forêts mixtes. Or il est crucial de valider les prédictions du modèle en forêts monospécifiques (c'est-à-dire de valider la référence sans interactions interspécifiques) pour ensuite tester les effets de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers (Loreau & Hector 2001, Morin *et al.* 2011).

Nous avons généré des inventaires (peuplements initiaux, pour les simulations) compatibles avec les placettes ForCEEPS (1000 m²) en échantillonnant dans les placettes RENECOFOR, et simulé sur les durées entre les inventaires disponibles pour chaque placette, en utilisant les données climatiques du portail SILVAE (<http://silvae.agroparistech.fr/home/>). La validation, résumée dans le Figure 2.4, s'est avérée satisfaisante, le modèle pouvant expliquer 59 % de la variance des accroissements cumulés en surface terrière, et 33 % de la variance des accroissements annuels sur 87 placettes. Ainsi ces valeurs se situent dans la même gamme que pour des modèles beaucoup plus détaillés au niveau des processus écophysologiques (J. Guillemot, CIRAS UMR Eco&Sols, comm. pers.), et dépasse ce qui est actuellement obtenu sur des validations sur les flux (Bugmann 2001).

Ces travaux dépassant les objectifs initiaux de DISTIMACC font l'objet d'une publication en préparation, incluant l'application du modèle pour tester les effets diversité sur la productivité forestière sur les sites DISTIMACC tout d'abord, puis sur d'autres sites français et avec d'autres mélanges d'espèces (Morin *et al.* en prép.).



Accroissements annuels moyens par placette



Accroissements annuels moyens par placette

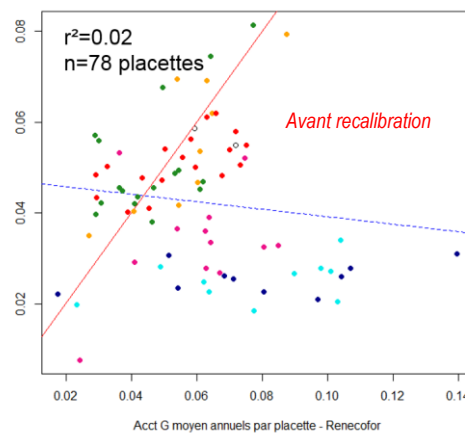


Fig. 2.4 : Tests de validation du modèle ForCEEPS à l'aide des données RENECOFOR. Les graphes du haut correspondent à la comparaison entre les accroissements en surface terrière entre deux inventaires observés sur chaque placette RENECOFOR et les accroissements simulés par le modèle ; les graphes du bas correspondent à la comparaison entre les accroissements en surface terrière annuels (donc moyennés entre toutes les années séparant deux inventaires) observés sur chaque placette RENECOFOR et les accroissements simulés par le modèle (ForCEEPS ayant un pas de temps annuel). Les graphes de gauche correspondent aux simulations réalisées avec la recalibration effectuée durant le projet, alors que ceux de droite correspondent à la version de ForCEEPS avant recalibration. Sur chaque graphe, la droite pleine rouge correspond à la droite 1:1, et la droite bleue en pointillés correspond à la régression entre les observations (axe des abscisses) et les simulations (axe des ordonnées). La quasi-totalité des placettes RENECOFOR a pu être utilisée (hormis les placettes avec des essences pour lesquelles le modèle n'est pas encore calibré, ou en cours de calibration – comme le Douglas – ou pour lesquelles les données d'inventaires étaient incomplètes). Pour les simulations avec la version de ForCEEPS avant recalibration (graphes de droite), l'échantillon de placettes était plus faible car certaines espèces n'étaient pas calibrées dans cette version (Pin maritime, Pin noir). Ces résultats montrent que la recalibration a considérablement amélioré les prédictions du modèle. Le test sur les accroissements annuels est plus robuste que celui sur les accroissements cumulés (qui sont sensibles à la durée entre les deux inventaires), et montre que le modèle arrive à expliquer 33 % de la variance de la productivité annuelle. Cette valeur est certes perfectible, mais témoigne déjà de la capacité de ForCEEPS à s'appliquer sur une large gamme d'espèces et de conditions, notamment climatiques.

Module de gestion

Afin de réaliser une partie des travaux de la tâche 1, un module de gestion a été implémenté dans ForCEEPS entre l'été 2017 et janvier 2018. Ce module permet de programmer des coupes selon divers critères, aussi bien en fonction de l'état existant (coupe d'un certain pourcentage de surface terrière, déclinés ou non différemment selon les essences présentes – par exemple la coupe préférentielle du Hêtre dans un mélange Hêtre-Sapin-Epicéa), que de l'état final visé (pourcentage relatif des différentes essences, surface terrière cible). Le type de coupe peut aussi être paramétré (éclaircie par le bas, par le haut, intermédiaire, ou encore selon une distribution de diamètre), ainsi que la durée de rotation.

Le développement du modèle et les résultats montrés ci-avant ont été notamment permis, au sein de DISTIMACC, par diverses contributions :

- L'analyse de sensibilité du modèle préliminaire à la recalibration réalisée dans le cadre du stage de M1 d'Alice Duquesnoy (rapport disponible en annexe C.4), encadrée par M. Jourdan et X. Morin au CEFE). Cette analyse a mis en évidence les paramètres sur lesquels l'effort de recalibration du modèle devait principalement se porter pour qu'il soit utilisable en France.
- La recalibration et validation du modèle, via les données de l'IGN et du réseau RENECOFOR, a bénéficié de la collaboration avec Joannès Guillemot (UMR Eco&Sols) et Patrick Vallet (IRSTEA).
- L'incorporation du module de gestion par le stage de césure AgroParisTech de Briec Cornet (encadré par P. Dreyfus, C. Rioud, M. Jourdan et X. Morin), et en étroite collaboration avec François de Coligny (UMR AMAP, Montpellier).

2.3. Références

- Bugmann H (1996) A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology*, 77, 2055–2074.
- Bugmann H (2001) A review of forest gap models. *Climatic Change*, 51, 259–305.
- Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72–76.
- Morin X, Fahse L, Jactel H, Scherer-Lorenzen M, García-Valdés R, Bugmann H (2018) Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Nature Scientific Reports*, 8, 5627.
- Morin X, Fahse L, Scherer-Lorenzen M, Bugmann H (2011) Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, 14, 1211–1219.
- Morin X, Guillemot J, Vallet P, Dreyfus P, de Coligny F...et al. (En préparation) Test of the effect of diversity on forest productivity across France using a gap model.
- Niinemets U, Valladares F (2006) Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate, Northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76, 521–547.

3. Tâche 1 : Ingénierie des mélanges

3.1. Contexte de la tâche et hypothèses testées

Cette tâche 1 a poursuivi un triple objectif :

(i) Déterminer comment, et dans quelles conditions, la gestion et les processus de coexistence des espèces peuvent permettre de promouvoir les effets recherchés de la diversité sur le fonctionnement de l'écosystème forestier (augmentation de la résilience face à des événements stressants, stimulation et maintien de productivité en bois) ;

(ii) Permettre de cibler les mélanges d'intérêt sur la zone d'étude du projet (Alpes externes), et l'éventail des modes de gestion d'après les retours d'expériences de gestionnaire et la littérature ;

(iii) Tester le comportement de différents mélanges par simulation, en particulier en réponse à différentes conditions climatiques, et selon diverses modalités de gestion, en prenant aussi en compte les formations monospécifiques (non seulement à titre de référence, mais aussi parce qu'il n'est pas exclu qu'elles constituent des options intéressantes, au plan du comportement écologique, ou des possibilités de gestion). Ce troisième point a en particulier consisté à répondre à trois questions :

- Est-ce que les peuplements purs sont vulnérables face au changement climatique ?
- Est-ce que la gestion peut diminuer la vulnérabilité des peuplements – purs et mélangés – en contexte de changement climatique ?
- Quel est le mode de gestion le plus efficace pour une production en bois soutenue et durable, sur chaque site testé ?

3.2. Ajustements par rapport à la proposition initiale

Au sujet du livrable 1.1 (synthèse bibliographique, dirigée par Thomas Cordonnier), nous avons pris la décision de transformer la synthèse bibliographique proposée initialement en un article de review/opinion sur le lien diversité-stabilité en forêt, en prenant comme angle la nécessité d'une meilleure prise en compte des préoccupations des gestionnaires (choix d'espèces...) dans les études diversité-fonctionnement (**Cordonnier et al., en révision**). Ce choix a été validé après le premier rapport intermédiaire (2015).

De plus, il a été décidé de fusionner les livrables 1.2 (Synthèse bibliographique sur les mélanges et leur gestion) et 1.3 (article technique sur l'ingénierie des mélanges) au sein d'un article technique (**Dreyfus et al., en préparation**), suite à une proposition faite dans le premier rapport intermédiaire (2015) (voir annexe C.1).

Enfin les développements du modèle ForCEEPS présentés dans la partie « 2. Repères méthodologiques », notamment la validation du modèle sur la France, se sont imposés comme un préalable nécessaire à l'obtention de résultats robustes pour les travaux de simulations (tâche 1.2 de la proposition initiale), ce qui a retardé le déroulement prévu, mais au bénéfice de résultats au-delà de ce qui avait été initialement proposé. Autrement dit, le retard pris par la validation du modèle, dont la nécessité de recalibration avait été sous-estimée, est compensé par l'obtention de résultats concernant une plus large gamme de conditions qu'initialement planifié (en termes de mélanges et de conditions stationnelles) (**Morin et al., en préparation**).

3.3. Moyens mis en œuvre

Cette tâche a principalement reposé sur :

- la revue de la littérature existante et un échange d'idées pour la rédaction de l'article d'opinion,
- l'analyse de données IGN (inventaire forestier national, « nouvelle méthode ») sur la zone d'intérêt pour déterminer la répartition des grands types de peuplements selon leur composition,
- un examen des principaux guides sylvicoles et la réalisation d'enquêtes auprès des gestionnaires, afin d'identifier les modes de gestion des peuplements d'intérêt et la possible prise en compte, en gestion, des effets du changement climatique,
- le développement du module informatique (plateforme Capsis) intégrant le modèle ForCEEPS, et notamment l'incorporation de fonctionnalités de simulation de sylviculture, et la réalisation de simulations.

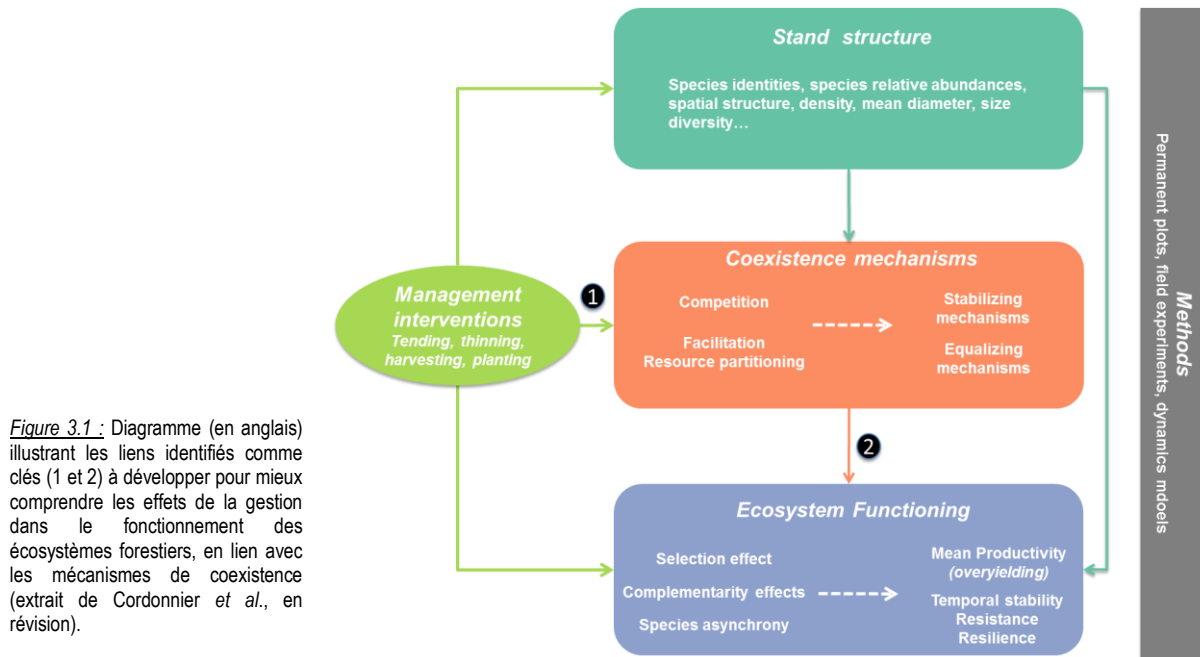
Cette tâche a bénéficié de l'apport des travaux de thèse de Marion Jourdan (co-financée DISTIMACC – ADEME 2015-2018), et des stages des étudiants AgroParisTech Alice Dusquenoy-Mitjavila (printemps 2017) et Briec Cornet (octobre 2017 – février 2018) (Annexe C.4).

3.4. Résultats obtenus et interprétations

Etat de l'art sur les liens entre fonctionnement, diversité et gestion dans les écosystèmes forestiers

La littérature sur les relations entre diversité et fonctionnement des écosystèmes (production et stabilité) dans les peuplements constitués (hors plantations) est dominée par deux types d'approches. La première consiste, en général, à partir d'un grand nombre d'observations, à étudier l'effet d'une variable synthétique de diversité (richesse en espèces, diversité de Shannon, diversité fonctionnelle) sur la production (en biomasse, surface terrière, volume) et sa stabilité. Une autre consiste à étudier l'effet sur ces mêmes fonctionnalités d'une espèce lorsqu'elle est ajoutée à une autre espèce ou à un mélange ayant un faible nombre d'espèces. À de rares exceptions près, seules les études concernant des mélanges à deux espèces garantissent que les espèces des peuplements purs soient également représentées dans les mélanges. En outre, ces études permettent de tester les effets liés à l'identité des espèces ciblées. En début de projet, nous avons identifié 17 études d'intérêt (identification des espèces, faible nombre d'espèces étudiées dans les mélanges, peuplements matures) dont 15 situées en Europe. Sur ces 15 études, seulement 5 abordaient la stabilité de la production. Les essences les plus étudiées étaient les suivantes : Hêtre, Chêne sessile, Chêne pédonculé, Epicéa commun, Sapin pectiné et Pin sylvestre. Concernant les essences de montagne d'importance (en terme de répartition), nous avons noté l'absence d'études sur les grands érables, les pins d'altitude (Pin cembro et Pin à crochets), le Mélèze, le Chêne pubescent et les *Sorbus* (Alisier blanc, Sorbier des oiseleurs). Hormis une étude qui ne montrait aucun effet du mélange, l'ensemble des résultats convergeraient vers le fait que le mélange est d'autant plus favorable à la production et à sa stabilité que le milieu est contraignant (ou que les périodes sont contraignantes) pour la croissance (milieux xériques, milieux d'altitude). Parmi les espèces tirant profit du mélange, on peut citer le Sapin, le Hêtre et l'Epicéa, les trois espèces les plus représentatives des milieux montagnards. Ces éléments indiquaient que les écosystèmes forestiers de montagne sont particulièrement intéressants à étudier dans le cadre de l'effet du mélange. Il est toutefois important de noter que le nombre d'études ayant trait à la stabilité était très faible et qu'il n'était donc pas raisonnable de vouloir en tirer des enseignements généraux.

Pour cette raison, nous avons décidé de réorienter notre travail vers l'écriture d'un article de type « opinion » ou « mini-revue » (**Cordonnier et al. en révision**). Cet article synthétise brièvement les résultats obtenus sur les mélanges et leurs effets sur la production et sa stabilité temporelle. Il soulève également la question des liens existant (consciemment ou non) entre pratiques de gestion, coexistence des espèces et fonctionnement des écosystèmes (productivité, stabilité). De nombreux mélanges montrant des effets de complémentarité s'avèrent en effet compliqués à gérer, une espèce ayant souvent tendance à dominer la dynamique. On peut citer par exemple le mélange hêtre-chêne, le mélange hêtre-pin sylvestre ou encore le mélange sapin-épicéa à l'étage montagnard. Le maintien du mélange peut alors nécessiter des interventions fréquentes et spécifiquement orientées vers le contrôle de l'espèce compétitive (diminution des interactions interspécifiques grâce aux éclaircies, gestion du mélange lors des travaux, voire enrichissement par plantation de l'espèce peu compétitive). Ceci peut être d'autant plus marqué que l'espèce peu compétitive présente un intérêt commercial élevé (cas des trois mélanges cités, avec respectivement le hêtre, le hêtre et l'épicéa). Les interventions forestières, en modifiant les interactions entre les espèces et entre individus d'une même espèce, en modifiant les événements de régénération (« *pulses* ») dans le temps et dans l'espace, modulent les mécanismes de coexistence et le fonctionnement des écosystèmes (Fig. 3.1). Comme la plupart des études concernent des peuplements denses, la résultante des interactions entre le type de mélange et la sylviculture pratiquée sur le fonctionnement des écosystèmes reste incertaine. Cette incertitude augmente si l'on intègre les effets du changement climatique qui peuvent induire des changements de hiérarchie compétitive entre espèces et des modifications de la dynamique de régénération. L'article met l'accent sur le besoin de mener des expérimentations de terrain et des expérimentations par modélisation qui permettent de tester de manière plus explicite les effets de la gestion sur la coexistence des espèces et sur le fonctionnement de l'écosystème. À ce stade, il ne s'agit pas de donner des relations de cause à effet entre un type de gestion et la coexistence des espèces mais plutôt de sensibiliser chercheurs et gestionnaires à l'intérêt de mieux connecter théorie et gestion pour réfléchir aux éventuels avantages et difficultés du maintien d'un mélange donné.



Ingénierie des mélanges

- *Question ancienne, questions nouvelles*

D'une manière générale, l'état et la dynamique des forêts dépendent des espèces, des conditions stationnelles - notamment du climat en cours de changement - et bien entendu des modes de gestion appliqués. Les forêts rendent divers types de services écosystémiques, ceci dans des perspectives temporelles longues ; les décisions prises quant à leur gestion engagent sur de nombreuses décennies. De ce fait, l'utilisation d'outils de prévision, ou tout du moins de simulation, est précieuse, notamment pour évaluer l'impact à moyen et long terme d'une succession de décisions, ou d'interventions. Par exemple, en forêt publique, près des trois quarts des forêts sont gérés à l'aide de guides de sylviculture eux-mêmes appuyés sur des simulations et des modèles de croissance ou de dynamique forestière.

La question d'une gestion sur le long terme, durable et répondant aux attentes en matière de services est ancienne, et particulièrement délicate dans le cas de peuplements composés d'espèces qui diffèrent en termes de dynamique (compétition entre espèces, à réguler par la sylviculture) et d'enjeux (notamment, priorités de production, valorisation des produits bois...). Et de nouveaux questionnements s'ajoutent du fait que les conditions stationnelles, en particulier climatiques, ne sont plus stables dans le temps ! Ceci induit une difficulté majeure pour la gestion, et représente un enjeu pour la recherche scientifique et le développement d'outils adaptés à ce contexte inédit.

- *Zone d'étude, gestion forestière, questions « régionales »*

- Contexte

La zone d'étude s'étend de la Provence aux Alpes du Nord et concerne plus particulièrement les massifs montagneux externes, à large majorité sur terrains calcaires, incluant bien entendu les sites du réseau de placettes (voir la partie 2. *Repères Méthodologiques* du présent rapport). Dans cette partie, l'analyse de l'existant (essences ciblées, répartition des différents peuplements selon leur composition, modalités de gestion pratiquées...) porte sur une zone plus large que les sites du réseau de placettes, mais les simulations ont par contre concerné uniquement ces sites.

- Les mélanges

Les grandes formations forestières présentes sont :

- Partie Sud (Sainte-Baume, Luberon) : Pineraie sylvestre, Chênaie pubescente et Hêtraie très anecdotique (mais emblématique !).
- Partie Sud (Ventoux) : Pineraie sylvestre et Pineraie noire, Chênaie pubescent et Hêtraie, et Sapin en versant nord.

- Partie Nord (Vercors, Chartreuse, Bauges) : largement dominées par les forêts du montagnard externe, caractérisées par la Hêtraie-sapinière et la Sapinière-pessière, accompagnées d'essences variées telles que l'Érable sycomore, les Tilleuls, les Alisiers et les Frênes. Dans les Baronnies et le Diois, le Pin sylvestre est largement présent au stade pionnier, avec le Hêtre et le Sapin.

À partir des données des placettes IGN sur l'ensemble de la zone (Fig. 3.2), en analysant les placettes contenant les 5 essences les plus représentées (Chêne pubescent, Pin sylvestre, Hêtre, Épicéa commun, Sapin pectiné), au seuil minimal de 15 % de la surface terrière pour chaque essence et de 75 % de la surface totale de la placettes pour l'ensemble des 5 espèces, il apparaît qu'**à peine plus d'un quart des placettes sont des mélanges** (avec une fréquence bien plus élevée dans certaines sous-régions). Le détail de cette analyse est présentée en annexe C.7.

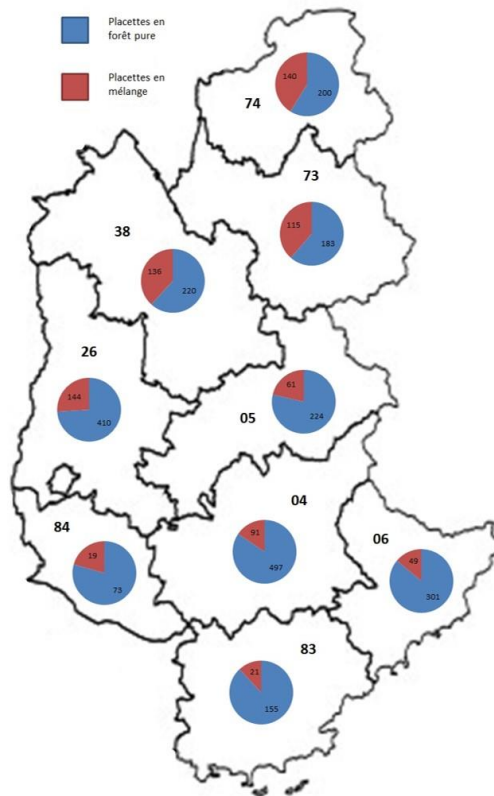


Figure 3.2 : Part des placettes IGN-IFN mélangées / pures en surface terrière sur la zone considérée

Il s'agit essentiellement de mélanges à 2 espèces : **Hêtre avec Sapin ou Épicéa**, dans la partie Nord de la zone, **avec Chêne pubescent ou Pin sylvestre** dans la partie Sud ; **Sapin avec Hêtre, Épicéa ou Pin sylvestre** ; **Pin sylvestre avec chacune des 4 autres** ; **Chêne pubescent avec Hêtre ou Pin sylvestre**. Le seul mélange à 3 espèces qui soit représenté de manière significative est le trio **Hêtre-Sapin-Épicéa**. Dans les Alpes du Sud, on constate une prépondérance de peuplements purs, et les mélanges sont surtout constitués d'essences pionnières ou post-pionnières, ou d'essences dryades revenues au sein de peuplements pionniers.

○ Dynamique des espèces

Dans l'ensemble de la zone, le Hêtre a une dynamique de recolonisation et sa régénération tend à être envahissante, y compris dans les zones Sud de basse altitude où des dépérissements à l'âge adulte ont été constatés.

Le Sapin suit la même dynamique à l'étage montagnard (en versant Nord, dans le Sud), mais il souffre de stress hydrique et d'attaques de gui au montagnard inférieur ou en situation d'adret (ubac pas toujours exempt non plus).

Le Pin sylvestre, après une phase d'extension suite à la déprise du territoire dans la partie Sud, subit des stress hydriques et connaît également des dépérissements. Dans ces mêmes zones, le Chêne pubescent est assez dynamique et recolonise les pineraies les plus basses.

L'Épicéa, dans la partie Nord, a connu d'importants épisodes de dépérissement suite à la sécheresse de 2003, et son avenir est incertain au montagnard inférieur, et totalement compromis au collinéen.

○ Leur gestion

Nous avons analysé les guides, orientations et documents de gestion que sont les Directives Régionales d'Aménagement pour les forêts domaniales (ou les Schémas régionaux d'Aménagement pour les autres forêts publiques), les guides de sylviculture, et quelques aménagements forestiers des forêts dans lesquelles sont installées des placettes suivies dans le cadre de ce projet (Tab. 3.1). L'objectif était de mettre en évidence les mélanges les plus courants, ceux favorisés par la gestion ou au contraire les mélanges que l'on souhaite réduire, ainsi que les difficultés rencontrées. Cette revue documentaire a été complétée par quelques interviews réalisées auprès de gestionnaires de l'ONF (présentées dans l'annexe C.5).

Dans la **partie Sud (supra-méditerranéen et Préalpes du Sud)**, les directives communes à l'ensemble des documents sont :

- de limiter autant que possible la dynamique du Hêtre en dehors des stations où il est l'essence principale (ou de manière marginale quand les peuplements sont à haute valeur patrimoniale, comme dans la Ste Baume), c'est-à-dire à basse altitude lorsqu'il concurrence le Chêne pubescent ou à plus haute altitude lorsqu'il envahit les pineraies. À basse altitude, c'est le traitement en taillis de Chêne pubescent qui est proposé afin de contrer le Hêtre. À l'étage montagnard, il est préconisé de régénérer par trouées et de gérer des peuplements clairs lorsqu'il s'agit de conserver le Pin sylvestre ou le Pin noir. Le choix entre Pin et Hêtre n'est cependant pas évident, et on note parfois la volonté de tirer parti de la dynamique du Hêtre pour répondre à moindre coût aux objectifs de protection du sol et de plus faible sensibilité aux risques d'incendie.

- à basse altitude, en dehors des stations fraîches, de remplacer naturellement le Pin sylvestre par le Chêne Pubescent ;
- de bloquer la dynamique d'extension du Sapin vers le montagnard inférieur, et de ne le conserver qu'en versant Nord au-delà de 1300 m d'altitude, en peuplements mélangés avec le Hêtre ;
- **dans tous les contextes, de favoriser des peuplements mélangés, dès lors que l'essence principale pourrait régresser sous l'effet du changement climatique, et de conserver tous les autres feuillus** (Érables, Alisiers, Cormier, Merisier, Sorbier) notamment dans les peuplements purs.

Dans la partie Nord (Préalpes du Nord), on retrouve également certaines consignes communes :

- Remplacer petit à petit les peuplements d'Epicéa au collinéen, voire au montagnard inférieur, par des peuplements feuillus (Hêtre et autres feuillus), ou tenter des introductions de Douglas (en dehors des stations sur sols carbonatés ou argileux), ou de Cèdre. Dans les peuplements existants d'Epicéa, favoriser les mélanges et récolter assez tôt les peuplements. Le mélange Epicéa/Hêtre n'est donc pas en équilibre et évoluera rapidement vers des peuplements à dominance de Hêtre.
- Au montagnard supérieur, et même au subalpin, dans la mesure du possible, éviter les Pessières pures.
- Limiter l'avalaison du Sapin trop bas en altitude, en favorisant la dynamique du Hêtre et des autres feuillus.
- *A contrario*, au montagnard, le Hêtre doit être jugulé, notamment dans la Hêtraie-Sapinière. Le mélange Sapin/Hêtre est néanmoins assez abondant sur l'ensemble de la zone et semble être le mélange le plus facile à obtenir et maintenir, avec cependant une difficulté grandissante de régénération du Sapin liée à l'augmentation de la pression du gibier.
- **Dans tous les contextes, favoriser le mélange d'essences.** Le Guide des Sylvicultures de Montagne des Alpes du Nord préconise au montagnard mésophile, frais ou à mégaphorbiaie, un mélange composé des 3 essences que sont le Sapin, l'Epicéa et le Hêtre, dans des proportions indiquées dans le tableau ci-dessous, considérant qu'il « présente de nombreux avantages en termes de protection, production et diversité biologique. Leur présence simultanée permet de diversifier les caractéristiques du milieu, créant des conditions plus favorables à la régénération et de minimiser l'acidification du sol ». En pratique, le gestionnaire considère qu'il est assez difficile à maintenir, en dehors de la partie Nord du massif du Vercors, et qu'il nécessite des travaux assez coûteux afin de contenir la dynamique du Hêtre.

Ainsi, aussi bien dans la partie Sud que dans la partie Nord, les recommandations visent notamment à favoriser les mélanges, que ce soit pour des raisons de conservation (biodiversité, habitats) que pour le rôle supposé du mélange sur le fonctionnement de l'écosystème forestier et sa résilience (**Morin et al. 2018, Jourdan et al. en révision**).

Tableau 3.1 : Recommandations du GSM –Alpes du Nord, par grands types de peuplements. EPC (épicéa), SP (sapin), HET (hêtre), AF (autres feuillus), PC (pin cembro), ERS (érable sycomore), PS (pin sylvestre). Les compositions sont données en pourcentage de surface terrière.

Grands types de peuplements	Objectifs en essences	EPC	SP	HET	AF	Autres	Objectifs en capital après coupe (G/ha)
À prépondérance d'EPC au subalpin	Eviter la Pessière pure	70-90	5-20	-		Mel 0-30 Pins 5-15	20-25 m ²
À prépondérance d'EPC au subalpin à mégaphorbiaie	Eviter la Pessière pure	85-95	5-10	-		Mel 5-20 PC 5-10	15-25 m ²
Mélangés de SP, HET, EPC au montagnard mésophile	Mélange à 3 essences	20-40	20-40	15-30	5-20		20-30 m ²
Mélangés de SP, HET, EPC au montagnard frais	Mélange à 3 essences	20-40	20-40	15-30	5-20		20-30 m ²
Mélangés de SP, HET, EPC au montagnard à mégaphorbiaie	Mélange d'essences ³	10-20	40-50	10-20	5-20	ERS 10-30	20-25 m ²
À prépondérance de HET au montagnard mésophile	Eviter la hêtraie pure	15-30	15-30	50-80	5-10		20-30 m ² 15-20 m ² en protection
À prépondérance de HET au montagnard sec	Eviter la hêtraie pure	-	0-15	50-80	15-30	PS 0-15	15-20 m ²

○ Déclinaison des questions générales dans ce contexte régional

- Quelle pérennité des formations (pures ou mélangées), et des services rendus, face aux modifications des dynamiques naturelles dans le contexte de changement climatique, et face aux impacts directs des changements climatiques ? Par exemple : peut-on maintenir l'épicéa à l'étage montagnard, dans le cadre d'une gestion en peuplements mélangés ?

³ « Peuplements naturellement mélangés : dominance du Sapin, du Hêtre et de l'Érable en mélanges avec quelques individus d'épicéas, ormes, tilleuls, frênes, sorbiers des oiseaux. Cette diversité est à favoriser, car elle permet aux différentes essences d'exploiter de manière complémentaire les différentes opportunités de régénération et les potentialités de la station. »

- Situation de « haute altitude » et/ou Nord de la zone : la menace sur la persistance des espèces (à l'état de peuplements) ne sera pas majeure à moyen terme ; la question est donc de savoir comment maintenir des peuplements (et lesquels : mélangés, purs ?) qui continuent de rendre, notamment, un service important en terme de production de bois (considérant une menace faible en matière de protection des sols, puisque des formations forestières devraient se maintenir, même à production fortement réduite).
- Situation de « basse altitude » et/ou Sud de la zone : la gestion doit là aussi anticiper le fait que certaines espèces vont sortir du jeu (et d'autres, arriver ?), et accompagner cette évolution avec le souci prioritaire de maintien de formations de type forestier (pour la protection des sols, de la biodiversité hébergée, pour des services en terme d'accueil...) en acceptant une production de bois probablement réduite.

- *Quels outils d'aide à la décision ?*

Les gestionnaires forestiers prennent en permanence des décisions qui engagent un avenir long. Pour la planification de la gestion (« aménagement » en forêt publique, « plan simple de gestion » en forêt privée), le but est donc d'avoir une vision aussi claire que possible d'essences-objectifs et de compositions de peuplements susceptibles d'être compatibles avec ce que l'on suppose des climats futurs. Un mélange d'espèces offre *a priori* l'avantage d'une assurance supplémentaire en cas de défaillance d'une de ses composantes ; en revanche, il complique la gestion sylvicole, qui doit assurer un équilibre entre les espèces, lui-même dépendant du « tempérament » de chacune d'elles (aptitude/résistance à la concurrence, vigueur, capacité de régénération). En plus des guides évoqués précédemment, des équipes de recherche travaillent à la mise au point d'outils dont certains sont accessibles aux gestionnaires, utilisables en appui à la gestion ; certains de ces outils ont d'ailleurs servi d'appui aux guides en question.

En matière d'adaptation stationnelle des espèces, l'outil le plus classique est le modèle de niche « statistique », « corrélatif », calibré en reliant la présence des espèces au climat « actuel », ou « de référence », décrit généralement par des normales calculées sur des périodes de 30 ans. Il est utilisé pour estimer des aires de compatibilité climatique actuelle, mais aussi future, selon tel ou tel scénario climatique, en faisant des hypothèses de validité incertaine, considérant que les exigences autécologiques et la résistance des espèces restent les mêmes dans un futur dont le climat est significativement différent, dépassant parfois la limite des climats aux « extrémités » de l'aire actuelle, sans qu'on ait alors de référence.

ForCEEPS, par son contenu et son fonctionnement (voir « 2. Repères Méthodologiques »), peut être considéré comme un modèle de niche de type « fonctionnel » : l'adaptation des espèces au climat n'est plus un « simple » lien statistique, mais résulte du jeu des facteurs climatiques (et autres facteurs stationnels) sur chacun des processus sylvigénétiques (succès de la régénération, croissance en hauteur, en diamètre, face à la concurrence intra et interspécifique, survie...). Un tel modèle paraît davantage susceptible de reproduire correctement la réaction d'une espèce au changement climatique, notamment la mortalité lorsqu'il n'y a plus compatibilité, même s'il reste relativement simple dans l'implémentation des différents processus.

ForCEEPS intègre « d'entrée » l'autre composante essentielle pour le gestionnaire sylviculteur : la prise en compte des potentialités de croissance, liées à l'espèce et au milieu, et de l'effet des relations de compétition (densité-dépendante) entre arbres (y compris d'espèces concurrentes), ce qui permet d'intégrer l'adaptation au milieu, au climat, jusqu'à la simulation de la croissance et de la survie.

D'autres types de modèles, « de dynamique forestière », sont spécialisés dans la prise en compte des relations de compétition (pour les ressources, notamment la lumière) et leur traduction en croissance et survie, en peuplements purs ou mélangés. Ils sont généralement moins détaillés sur la prise en compte des facteurs stationnels, passent par des indices synthétiques, dendrométriques (hauteur dominante à un âge de référence), difficiles à relier au climat, et surtout à son évolution : cette lacune est parfois comblée, autant que possible, par le développement de nouvelles composantes, dans un second temps.

- *Le Modèle ForCEEPS*

La description du modèle, ainsi que sa calibration et validation sur une large gamme des conditions françaises (**Morin et al., en prép.**) sont présentées dans la partie « 2. Repères Méthodologiques ». De plus, cette tâche a nécessité d'intégrer un simulateur d'évolution et de gestion sylvicole à ForCEEPS, intégration finalisée en janvier 2018, toujours avec l'aide de François de Coligny (UMR AMAP, Montpellier), également décrit dans la partie « 2. Repères Méthodologiques ».

L'utilisation d'un modèle comme outil d'aide à la gestion est d'autant plus efficace que les utilisateurs connaissent les bases du modèle, les hypothèses qui sous-tendent son fonctionnement, les facteurs pris en compte et les processus qui sont modélisés, et qu'ils comprennent ce qui a conduit au résultat d'une simulation, c'est-à-dire quels sont les facteurs qui ont joué de manière prépondérante ou décisive, avec quelles conséquences et par le jeu de quel(s) processus. Ni le modèle lui-même, ni les simulations réalisées ne doivent être des « boîtes noires ». Il faut savoir interpréter une simulation pour en tirer ce qui est utile pour la prise de décision, en imaginant aussi ce qui pourrait être dû aux faiblesses du modèle (intrinsèques, ou liées à un défaut d'ajustement faute de données suffisantes dans une partie du domaine d'utilisation). Un outil d'aide à la gestion n'est jamais parfait, et il est toujours nécessaire de « s'entraîner » à interpréter les informations qu'il

produit, en tenant compte de la connaissance que l'on a du modèle, de ses forces et faiblesses, pour en tirer les meilleurs enseignements pour la gestion opérationnelle.

- *Simulations*

Trois types d'expérience de simulation ont été réalisés, afin de répondre aux différentes questions posées :

- i) simulations sans gestion et sans changement climatique,
- ii) simulations sans gestion et avec changement climatique,
- iii) simulations avec gestion et avec changement climatique.

En plus du Hêtre (codé *H*), commun à toute la zone d'étude, trois autres espèces, - les plus fréquentes -, ont été prises en compte dans ces simulations : Sapin pectiné (*S*), Épicéa commun (*E*) et Pin sylvestre (*P*). Ces expériences de simulation ont été menées principalement de septembre 2017 à février 2018 (stage de césure de Briec CORNET⁴).

Les séries climatiques proviennent du site internet gouvernemental « *Drias – les futurs du climat* » (www.drias-climat.fr), pour le climat de référence (codé ci-après « *REF* ») et pour le scénario RCP 8.5 (codé ci-après « *RCP 8.5* ») d'émission-concentration des gaz à effet de serre (RCP du GIECC). Elles sont produites par Météo France, à partir du modèle Aladin du Centre National de Recherches Météorologiques (CNRM, Toulouse, simulations de 2014).

En vue des simulations avec ForCEEPS, elles ont été prolongées par ré-échantillonnage dans la fin de la période, afin de pouvoir réaliser des simulations sur 200 ans :

- *REF* (site Drias : période 1950-2005) : prolongation jusqu'en 2150 par ré-échantillonnage dans la période 1995-2005
- *RCP 8.5* (site Drias : période 2006-2100) : prolongation jusqu'en 2200 par ré-échantillonnage dans la période 2090-2100.

Les données téléchargées depuis le site Drias sont des valeurs journalières ; elles ont été agrégées au niveau mensuel, format utilisé par le modèle ForCEEPS. De plus, comme la résolution des pixels Drias (8 km) ne permet pas de distinguer les deux altitudes sur chaque site, les données de température du pixel ont été corrigées en utilisant le taux de - 0.6 °C pour +100 m en altitude par rapport à l'altitude moyenne du pixel, afin d'obtenir des séries de température pour chacune des deux altitudes testées.

Il est important de relever ici que les simulations n'ont pas concerné les sites de la Sainte Baume et du Luberon. En effet, si la calibration de ForCEEPS permet de simuler des peuplements cohérents avec ce qui y est observé (mélange hêtre et chêne pubescent), nous n'avons pas pu établir de véritables scénarios sylvicoles d'après les guides sylvicoles et les enquêtes réalisées. Cependant, un travail exploratoire sur ces sites est mené actuellement afin de combler ce manque (**Jourdan et al. en préparation**). Les simulations présentées ci-après concernent donc les sites Bauges, Méaudre, Lente, et Ventoux (versant Nord).

- S1 : Simulations sans gestion : quelles essences-objectifs et mélanges potentiellement viables au plan climatique ?

Un premier ensemble de simulations sans gestion ont été réalisées et analysées dans le but d'estimer l'effet climatique sur les principales espèces étudiées, d'une part avec le climat de référence et, d'autre part, selon les séries climatiques appuyées sur le RCP 8.5.

Afin de comparer des situations où ces 4 espèces-cibles peuvent théoriquement coexister (d'après les connaissances autécologiques générales), les simulations ont porté sur les 4 sites suivants, du Nord au Sud, chacun avec deux niveaux altitudinaux (« haut » et « bas ») : Bauges (bas : 1050 m ; haut : 1350 m), Méaudre (bas : 1100 m ; haut : 1350 m), Lente (bas : 1050 m ; haut : 1400 m), et Ventoux (en versant Nord, bas : 900 m ; haut : 1300 m) ;

Les quatre espèces-cibles ont été considérées en peuplement monospécifique en début de simulation, sur les 4 x 2 sites. Quatre types de situations ont donc été simulés, toutes sans interventions sylvicoles :

- 1a) en climat de référence (entre 1950 et 2100), sans gestion, évolution en absence d'autre espèce potentielle (qui pourrait apparaître au fil du temps) : l'espèce peut-elle se maintenir spontanément dans les conditions climatiques du site ?
- 1b) en climat de référence (entre 1950 et 2100), sans gestion, variante où l'évolution se fait avec la possibilité d'une apparition et d'un développement des 3 autres espèces potentielles : si l'espèce est climatiquement viable, peut-elle souffrir de la concurrence d'une autre alors même que celle-ci est absente au départ, ce qui traduirait une forte sensibilité de l'espèce objectif ?
- 2a) en climat RCP 8.5 (entre 2000 et 2150), sans gestion, évolution en absence d'autre espèce potentielle (qui pourrait apparaître au fil du temps) : l'espèce peut-elle se maintenir spontanément dans les nouvelles conditions climatiques du site, et, grosso modo, jusqu'à quel horizon ?

⁴ Stage en 2ème année/M1, cursus d'Ingénieur AgroParisTech, co-encadré par l'ONF RDI Avignon-Chambéry et le CNRS Montpellier, où l'étudiant était basé, au Centre d'Écologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), pour un stage intitulé « *Diversité, stabilité et fonctionnement des écosystèmes forestiers : quelles pistes pour une ingénierie des mélanges en vue d'une adaptation aux changements climatiques ?* ».

- 2b) en climat RCP 8.5 (entre 2000 et 2150), sans gestion, variante où l'évolution se fait avec la possibilité d'une apparition et d'un développement des 3 autres espèces potentielles : si l'espèce reste climatiquement viable, peut-elle souffrir de la concurrence d'une autre alors même que celle-ci est absente au départ, ce qui traduirait une forte sensibilité de l'espèce objectif, dans le contexte climatique en évolution ?

Les formations monospécifiques de chaque espèce sont prises en compte pour évaluer l'adaptation climatique future de chacune d'elles, mais aussi parce que nous n'avons pas exclu *a priori* qu'elles puissent constituer des options intéressantes, au plan du comportement écologique ou des possibilités de gestion. Les résultats de cette première série de simulations sont présentés de manière schématique dans la Figure 3.3. Ils permettent de dégrossir dans une large mesure la capacité de survie des espèces et de dresser un premier tableau des mélanges possibles.

Épicéa pur :

* en climat de référence, il apparaît viable (même avec l'apparition de compétiteurs), sauf sur le site Ventoux.

* RCP 8.5 : il ne serait viable que sur le site des Bauges (même sur la situation basse), et peut-être à Méaudre, en haut, où il pourrait cependant être menacé par l'apparition de compétiteurs.

Pin sylvestre pur :

* au plan climatique, il serait viable partout, en climat de référence, mais aussi en RCP 8.5.

* mais généralement il ne serait pas viable à cause de la compétition des 3 autres espèces ; sauf sur le site Ventoux (en bas) en climat RCP 8.5, car ces compétiteurs y seraient alors climatiquement non viables. Le Pin sylvestre (comme d'autres Pins) est une espèce dite « pionnière », dont la régénération requiert un éclaircissement fort (milieux ouverts, couverts clairs des coupes progressives de régénération) ; l'effet négatif d'un éclaircissement insuffisant se vérifie systématiquement dans les peuplements actuels du mont Ventoux, où il est confronté au Hêtre et au Sapin, à couverts plutôt denses, ou bien sous son propre couvert s'il est fermé. C'est un cas où le changement climatique aurait un effet positif sur une espèce dans un certain contexte géographique et altitudinal (sous réserve que le Pin ne soit pas concurrencé par des compétiteurs autres que les 3 envisagés ici).

Hêtre ou Sapin pectiné, en pur :

* en climat de référence, ils apparaissent viables partout (même avec l'arrivée de compétiteurs).

* RCP 8.5 : ils seraient viables partout (même avec l'apparition de compétiteurs) sauf sur le site Ventoux.

Mélanges potentiels (voir Tab. 3.2) :

* En climat de référence (REF), les mélanges possibles « climatiquement », sous réserve d'une gestion sylvicole régulant la compétition entre espèces sont :

- Epicéa – Sapin – Hêtre (ESH), partout sauf au Ventoux (Épicéa non viable) ;
- Sapin – Hêtre (SH) partout.

Aucun mélange avec Pin sylvestre ne serait possible sans une forte régulation des compétiteurs ESH. Ces résultats sont cohérents avec l'état des lieux des mélanges existants, présentés précédemment.

* Sous l'hypothèse « RCP 8.5 » :

- le mélange Epicéa – Sapin – Hêtre (ESH) ne serait climatiquement viable que dans les Bauges ;
- le mélange Sapin – Hêtre (SH) serait envisageable partout, sauf au Ventoux Nord, où ces deux espèces seraient fortement impactées par le changement climatique ;
- aucun mélange à Pin sylvestre (avec E, S ou H), sauf peut-être au Ventoux, en haut, avec le Hêtre s'il parvenait vraiment à se maintenir.

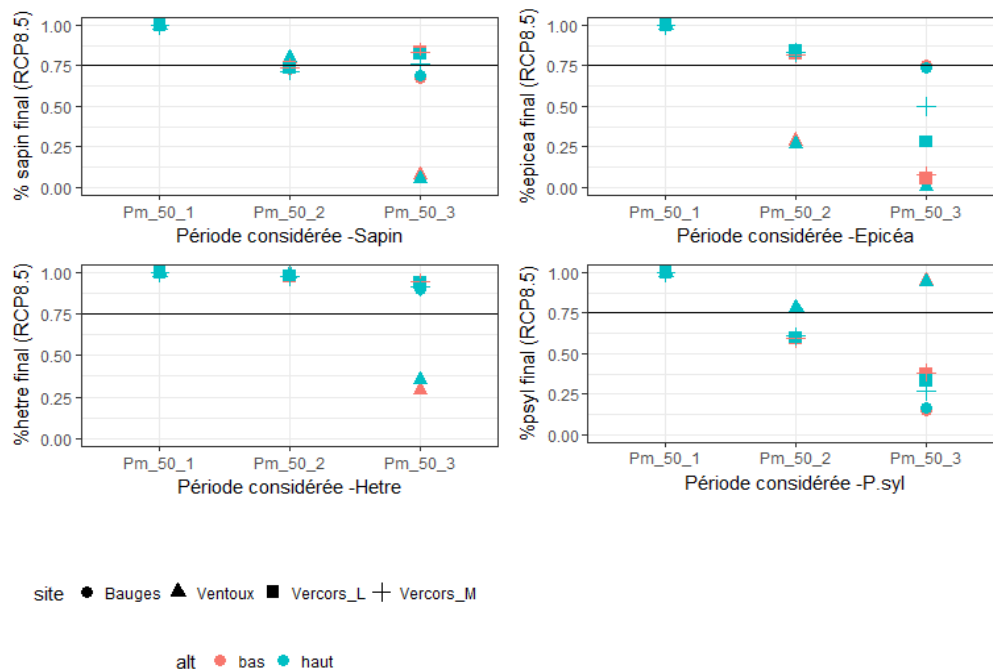


Figure 3.3 : Pourcentage (en surface terrière) de chacune des 4 espèces considérées (de gauche à droite puis de haut en bas : Sapin, Epicéa, Hêtre, Pin sylvestre) en peuplement pur laissé sans gestion sous le scénario climatique RCP 8.5. Les symboles correspondent aux différents sites, les couleurs aux altitudes, selon la légende. Les données sont présentées selon les 3 périodes consécutives de 50 ans (Pm_50_1 : 2000-2050 ; Pm_50_2 : 2050-2100 ; Pm_50_3 : 2100-2150).

Tableau 3.2 : Résumé des mélanges viables par sites et selon des conditions climatiques REF ou RCP 8.5

Climat / Scénario GES	Site	Mélanges climatiquement viables
Climat de référence - REF	Bauges	E=Épicéa, S=Sapin pectiné, H=Hêtre, P= Pin sylvestre
	Méaudre	ESH, SH
	Lente	ESH, SH
	Ventoux	SH
RCP 8.5	Bauges	ESH, SH
	Méaudre	SH
	Lente	SH
	Ventoux	(PH en haut)

Conclusion : Selon le modèle et les simulations réalisées, **les peuplements purs d'Épicéa seraient très vulnérables dans le Vercors face au changement climatique**. Et les peuplements purs de Hêtre et de Sapin seraient très vulnérables dans le Ventoux. La vulnérabilité resterait limitée dans les autres cas.

- S2 : Simulations avec gestion : comment maintenir, gérer ou modifier les mélanges potentiellement viables au plan climatique ?

Des simulations ont été réalisées selon un plan complet, en croisant tous les sites avec des itinéraires de gestion inspirés majoritairement de ceux des guides de sylviculture, sous une forme un peu adaptée au simulateur ; les autres itinéraires testés correspondent à des modes de gestion adaptatifs afin de voir s'ils pourraient servir à anticiper les évolutions climatiques.

Les caractéristiques des interventions simulées, déduites des indications données par les guides sylvicoles en vigueur, sont les suivantes⁵ :

- 3 options de capital après coupe : 80% de la surface terrière avant coupe, 30 m²/ha après coupe, et 25 m²/ha après coupe ;
- composition spécifique cible, en pourcentage de surface terrière, selon 3 scénarios :

* **Scénario U** (ou « unique », au sens d'une combinaison-cible unique quelle que soit la composition du peuplement point de départ) : proportions finales ciblées 40% de sapin, 40% d'épicéa et 20% de Hêtre

⁵ N.B. : De nombreux éléments ont été pris en compte pour le choix de ces caractéristiques, en essayant de correspondre le plus possible aux pratiques réelles, tout en limitant les variantes (par exemple, un temps de rotation unique, ou un seul type de coupe), afin de rester dans un nombre de situations compatible avec un plan de simulations complet.

* **Scénario S** (ou « *stable* ») : maintien des proportions initiales du peuplement simulé

* **Scénario I** (ou « *inverse* ») : dans un mélange à 2 essences, on souhaite inverser la proportion de l'espèce minoritaire avec celle de l'espèce majoritaire.

- rotation (temps entre coupes) : toujours fixée à 12 ans (cas le plus fréquent d'après les guides sylvicoles) ;
- nature de la coupe « par le haut » ou « par le bas » : on a choisi une valeur intermédiaire correspondant à un même taux de prélèvement sur toute la gamme de diamètres ;
- seuil minimal de prélèvement en surface terrière permettant une coupe rentable : 3 m²/ha (valeur courante).

Il s'agit donc de situations plus complexes que pour les simulations S1, puisque s'y jouent à la fois :

- de fortes interactions entre espèces (présentes d'emblée à des niveaux significatifs, tandis que pour S1, il s'agissait d'une apparition progressive alors qu'elles étaient absentes en début de simulation, hormis, naturellement, celle qui constitue le peuplement pur) ;
- et la combinaison d'effets stationnels climatiques et d'actions anthropiques conséquentes (coupes sylvicoles).

Illustration sur quelques simulations

Avant l'analyse et l'interprétation du jeu complet, nous présentons ici quelques-unes de ces simulations, à titre d'illustration, dans l'objectif de mieux comprendre « ce qui se passe » au cours de l'une d'elles, de discerner les éléments clés, les tendances les plus déterminantes, les points de basculement éventuels.

Nous avons ainsi choisi un site (Lente (Vercors), au niveau « bas ») pour cette illustration. Les simulations S1 ont montré que l'Épicéa y est fortement menacé par un changement climatique selon le RCP 8.5.

Les simulations choisies correspondent à 3 situations de départ (Épicéa pur E100, mélanges E70-S30, et E40-S40-H20) pour lesquelles on cherche à voir quelle gestion permet de sortir de l'« impasse » que constitue l'Épicéa en contexte RCP 8.5, dans l'objectif d'évoluer vers une Sapinière-Hêtraie (S50-H50 ou S70-H30), ces deux espèces étant, elles, climatiquement viables selon les simulations S1. Pour chacune des 3 situations initiales, nous avons comparé les 3 options de capital sur pied après coupe.

Les graphiques ci-dessous montrent l'évolution (à partir de 2000) de la surface terrière (m²/ha), avec les 3 options de capital après coupe : 80% de la surface terrière avant coupe, 30 m²/ha après coupe, et 25 m²/ha après coupe. Les rotations sont de 12 ans, comme spécifié dans les guides sylvicoles. Ici, nous avons activé l'option qui conduit à surseoir à une coupe (report à la rotation suivante) si elle ne permet pas de couper au moins l'équivalent de 3 m²/ha de surface terrière (seuil de récolte supposé permettre une exploitation rentable) ; lorsque cette option n'est pas activée, des coupes sont simulées à chaque rotation (dès lors que le capital après coupe est atteignable), mais les graphiques montrent clairement que certaines sont très faibles (et pourraient, en quelque sorte, être « regroupées » en quelques coupes plus espacées), de sorte qu'on en tient compte aisément dans l'interprétation de l'évolution simulée.

*** En partant d'une Pessière pure (E100) :**

Nous avons choisi d'anticiper la disparition de l'Épicéa en réduisant progressivement sa part dans le peuplement dès les premières coupes :

- les 2 premières coupes visent une composition E70-S15-H15,
- les 2 suivantes visent une composition E50-S25-H25,
- les 2 suivantes visent une composition E30-S35-H35,
- les 3 dernières visent la composition cible S50-H50 (Fig. 3.4).

Mais, en fait, cet itinéraire ne peut être tenu car le Sapin et le Hêtre n'atteignent pas assez vite les proportions qui leur sont imparties, et, pour respecter la surface terrière à maintenir après coupe, le peuplement doit donc rester longtemps à majorité d'Épicéa... jusqu'à son dépérissement. On constate qu'à partir de ce dépérissement, il devient impossible, à moyen terme, de retrouver un peuplement d'au moins 20 m²/ha de surface terrière ; seule la sylviculture « 80% » permet des coupes (d'au moins 3 m²/ha), mais elle maintient le peuplement sous G=15 m²/ha presque en permanence, ce qui est faible et correspond à des couverts nettement incomplets.

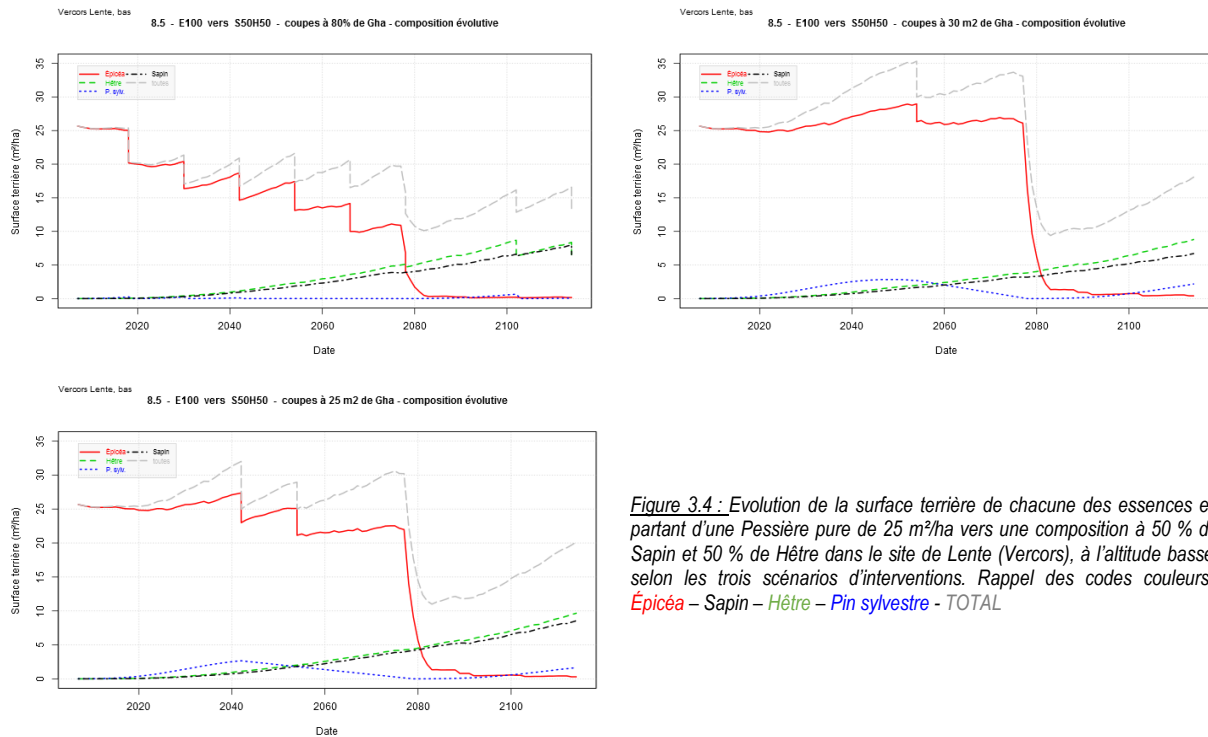


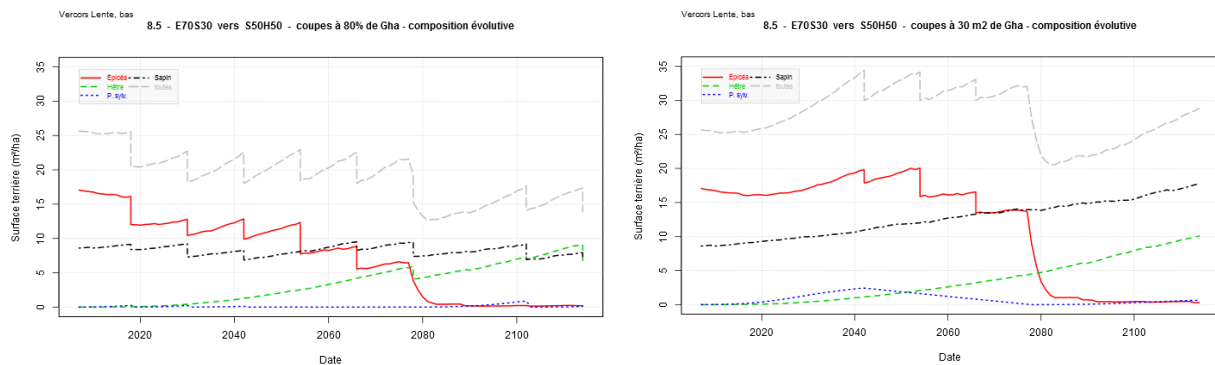
Figure 3.4 : Evolution de la surface terrière de chacune des essences en partant d'une Pessière pure de 25 m²/ha vers une composition à 50 % de Sapin et 50 % de Hêtre dans le site de Lente (Vercors), à l'altitude basse, selon les trois scénarios d'interventions. Rappel des codes couleurs : Épicéa – Sapin – Hêtre – Pin sylvestre – TOTAL

*** En partant d'une Pessière comptant 30 % de Sapin (mélange E70-S30) :**

L'anticipation de la disparition de l'Épicéa par sa réduction progressive est la suivante :

- les 3 premières coupes visent une composition E50-S35-H15
- les 3 suivantes visent une composition E30-S45-H25
- les 3 dernières visent la composition cible S50-H50.

Dans ce cas, après dépérissement de l'Épicéa, la sylviculture « 80% » maintient aussi le peuplement à un niveau trop bas et la sylviculture « 25m²/ha » ne permet une première coupe qu'environ 40 ans après (Fig. 3.5).



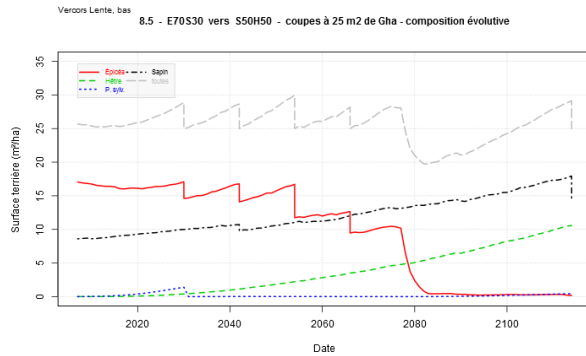


Figure 3.5 : Evolution de la surface terrière de chacune des essences en partant d'une Pessière comptant 30 % de Sapin de 25 m²/ha vers une composition à 50 % de Sapin et 50 % de Hêtre dans le site de Lente (Vercors), à l'altitude basse, selon les trois scénarios d'interventions. Rappel des codes couleurs : Épicéa – Sapin – Hêtre – Pin sylvestre – TOTAL

*** En partant d'un mélange contenant déjà 40% de Sapin et 20% de Hêtre (E40-S40-H20) :**

L'anticipation de la disparition de l'Épicéa par sa réduction progressive est la suivante :

- les 4 premières coupes visent une composition E30-S50-H20 ;
- les 5 dernières visent la composition cible, qui est cette fois S70-H30 (et non pas S50-H50).

Le constat est assez similaire à celui du cas précédent (Fig. 3.6).

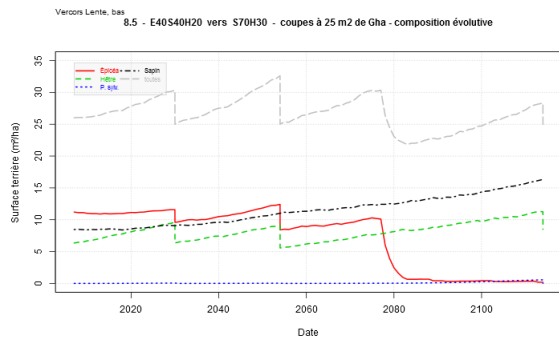
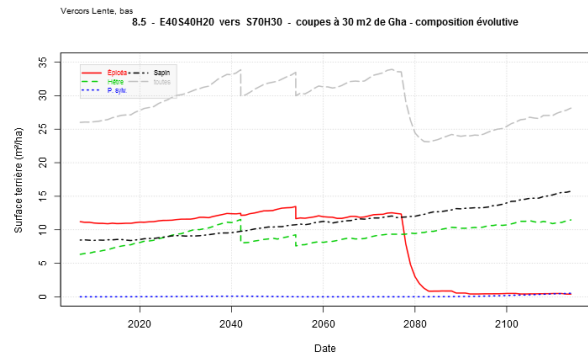
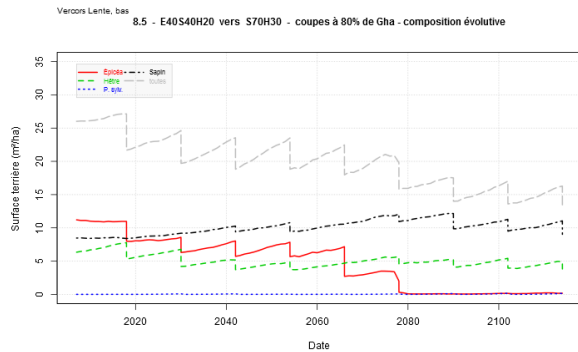


Figure 3.6 : Evolution de la surface terrière de chacune des essences en partant d'un mélange à 40 % d'Épicéa, 40 % de Sapin et 20 % de Hêtre de 25 m²/ha vers une composition à 70 % de Sapin et 30 % de Hêtre dans le site de Lente (Vercors), à l'altitude basse, selon les trois scénarios d'interventions. Rappel des codes couleurs : Épicéa – Sapin – Hêtre – Pin sylvestre – TOTAL

*** Bilan :**

Avec un changement climatique aussi fort que celui simulé sur la base du RCP 8.5, la disparition de l'Épicéa produirait un « trou de production » sur une quarantaine d'années dans des pessières déjà mélangées avec le Sapin et le Hêtre, et sans doute encore plus longtemps en partant d'une pessière pure.

Les mêmes simulations sur le site « haut » de Méaudre, où – d'après les simulations S1 – l'Épicéa ne dépérirait pas totalement et se maintiendrait sans gestion à 10-15 m²/ha, montre que cette période sans coupe serait limitée à une vingtaine d'années ; voir ci-dessous, pour un départ à E70-S30, Lente « bas » à gauche, Méaudre « haut » à droite, et des coupes ramenant à 25 m²/ha (Fig. 3.7).

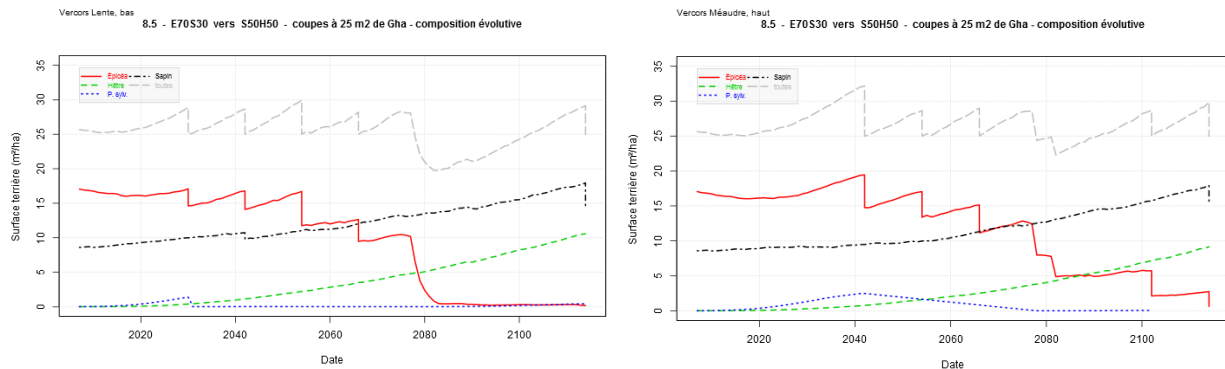


Figure 3.7 : Evolution de la surface terrière de chacune des essences en partant d'une Pessière comptant 30 % de Sapin de 25 m²/ha vers une composition à 50 % de Sapin et 50 % de Hêtre dans le site de Lente (Vercors), à l'altitude basse (à gauche) et dans le site de Méaudre (Vercors), à l'altitude haute (à droite) selon le scénario d'intervention visant à une surface terrière post-intervention de 25 m²/ha. Rappel des codes couleurs : Épicéa – Sapin – Hêtre – Pin sylvestre – TOTAL

Au moins pour le niveau bas du site de Lente, il semblerait que le dynamisme du Sapin et du Hêtre, même libérés progressivement de la compétition de l'Épicéa par des coupes d'anticipation, puis par le dépérissement du reliquat, ne suffirait pas à compenser pleinement sa disparition, en terme de récolte de bois, à moins, peut-être, d'allonger la rotation (non testé) ; même si le modèle ne prévoit pas la disparition du Sapin et du Hêtre, le changement climatique peut être en partie responsable de cette croissance relativement modérée.

Point de déclenchement du dépérissement de l'Épicéa commun : dans ces simulations, il intervient un peu avant 2080. Sur les évolutions climatiques agrégées au niveau annuel, on note que cela correspond à un stade où la tendance de réchauffement a atteint un niveau élevé, et où on a une succession d'années particulièrement chaudes et sèches. Il faut garder en tête que les données de ce type sont simulées à l'aide des modèles climatiques et que les variations inter-annuelles conservent une part aléatoire (variabilité dite « naturelle ») (Fig. 3.8) : une nouvelle réalisation de la simulation aurait pu produire une telle succession d'années défavorables à d'autres dates, dès lors que la tendance a porté le réchauffement à ce niveau.

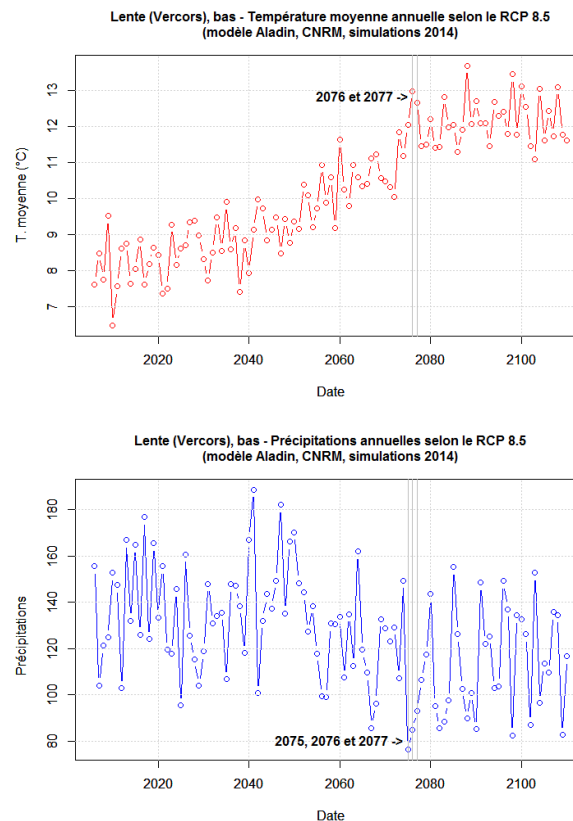
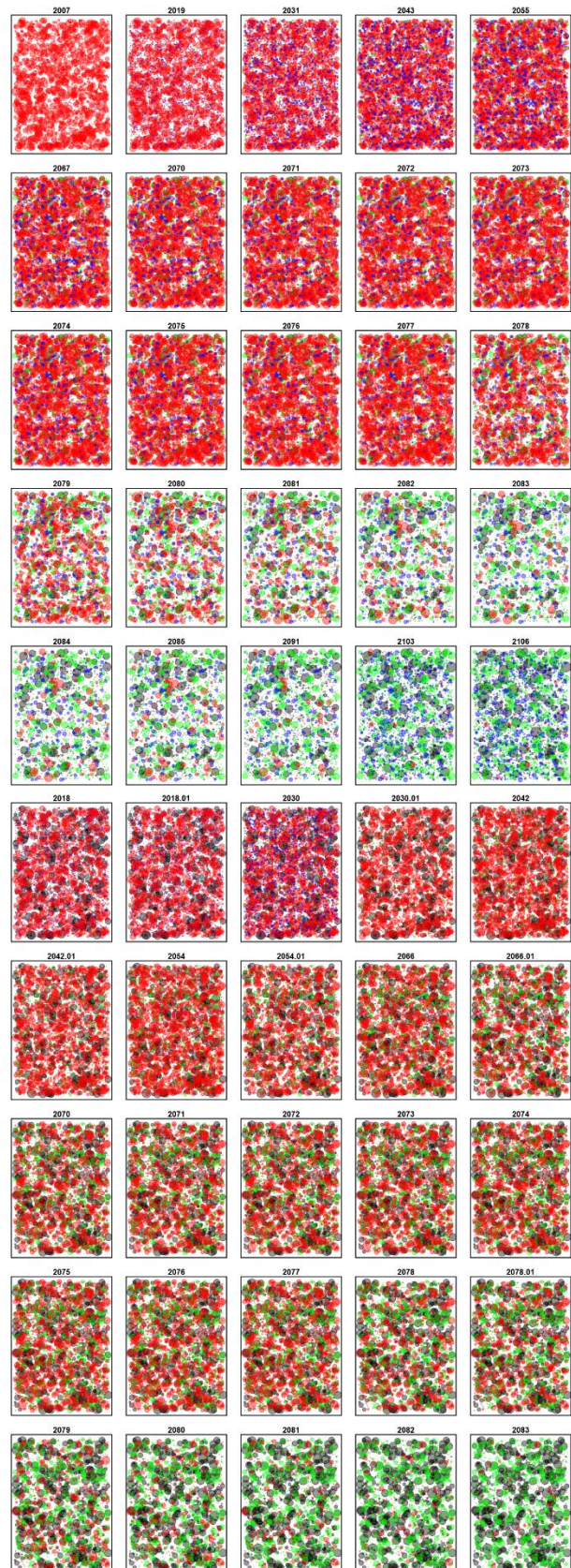


Figure 3.8 : Evolution des variables climatiques simulées avec le RCP 8.5 au cours du 21^{ème} siècle dans le site de Lente (Vercors), à l'altitude basse (température moyenne annuelle à gauche, somme de précipitation annuelles à droite – en cm)

Les cartes schématiques ci-contre représentent pour le site de Lente (Vercors) « bas », et le RCP 8.5, les peuplements, à intervalle de 12 ans, avec un « zoom » sur la période 2070-2085 (où toutes les années sont représentées). Les états après coupe sont signalés par les décimales « .01 » dans l'indication de l'année.

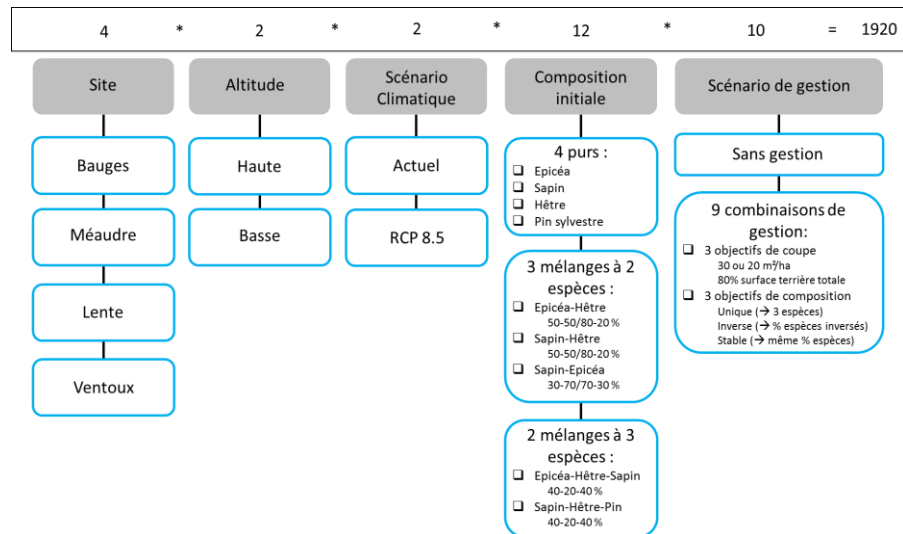
Figure 3.9 : En haut (5 premières lignes), dans une Pessière pure sans gestion, l'Épicéa (en rouge) dépérit brutalement. En bas (5 dernières lignes), la transformation sylvicole progressive (coupes en 2018, 2030, 2042, 2054, 2066, 2078) d'une Pessière-sapinière E70-S30, en sapinière-hêtraie (S50-H50) aboutit, pour 2083, à un peuplement plus dense, plus complet que dans le cas précédent : grâce à la gestion, et surtout à la présence significative du Sapin dès le départ. (Rappel des codes couleurs : Épicéa – Sapin – Hêtre – Pin sylvestre – TOTAL).



Résumé des résultats du plan de simulation complet

Outre cette illustration sur quelques trajectoires, nous avons analysé l'ensemble des simulations réalisées dans le plan complet (Tableau 3.3), afin de répondre aux questions ci-dessous.

Tableau 3.3: plan complet des 1920 simulations (toutes sur 150 ans)



* La gestion aide-t-elle au maintien des peuplements purs en contexte de changement climatique ?

Sur le long terme (i.e. d'ici à 2150⁶), la gestion ne semble pas diminuer les capacités de maintien des peuplements purs qui pouvaient persister dans les simulations « sans gestion » et avec changement climatique. Les cas où les peuplements purs ne sont pas viables sont donc :

- sur le Ventoux pour le Hêtre et le Sapin,
- sur le Ventoux et le Vercors (Lente, Méaudre) à basse altitude pour l'Epicéa,
- sur les Bauges et le Vercors (Lente, Méaudre) à haute altitude pour le Pin sylvestre.

* La gestion aide-t-elle au maintien des mélanges en contexte de changement climatique ?

Nous avons défini qu'une gestion maintient le mélange objectif si chaque espèce composant ce mélange subsiste à au moins 15 %, en surface terrière. Sur les peuplements mélangés comportant initialement de l'Epicéa, peu gardent une composition en Epicéa supérieure à 15 % au bout de 150 ans de simulation surtout sur les sites du Ventoux et du Vercors. Pour les peuplements en mélange Hêtre-Sapin, seuls les peuplements du Ventoux n'apparaissent pas viables en termes de mélange.

Notons que pour les deux derniers points évoqués ci-avant, nous souhaitons approfondir et surtout affiner nos résultats (travaux en cours), en particulier en réalisant des comparaisons plus poussées entre purs et mélanges, avec ou sans gestion. En effet, il semblerait que la gestion pourrait permet un maintien accru de l'Epicéa par rapport aux peuplements purs dans les autres sites que le Ventoux, et permet donc de maintenir des mélanges viables sur ces trois sites. Pour le Ventoux, les capacités de la gestion à maintenir un mélange viable sont manifestement limitées d'après les simulations, mais nous n'avons considéré que peu mélanges avec le Pin sylvestre. Des simulations additionnelles sont en cours pour combler ce manque (Jourdan *et al.*, en prép.).

* Quels sont les peuplements permettant de maintenir un niveau optimal de récoltes de bois, selon les sites ?

Nota Bene : Nous considérons ici le plus fort niveau de récolte parce que c'est le critère d'analyse le plus simple à prendre en compte en première approche (ces résultats étant acquis depuis seulement le printemps 2018). Dans la réalité, l'objectif est une gestion durable (face aux contraintes des changements climatiques) avec un maintien de peuplements forestiers constitués, permettant d'assurer l'ensemble des services attendus (y compris protection des sols, de la biodiversité, etc.) : une production en-dessous du maximum, permettant une récolte exploitable (suffisamment rentable), sera l'option prioritaire si elle permet une composition qui offre de meilleures chances de maintien à long terme.

Pour chaque situation (site X altitude), nous avons comparé toutes les simulations réalisées, pour identifier les peuplements et la gestion permettant de récolter le plus de bois, tout en maintenant une certaine surface terrière (Tableau 3.4).

⁶ Nous souhaitons rappeler qu'au-delà de 2100 les simulations ont été réalisées avec un objectif plus théorique qu'avant 2100. D'autant plus que, de 2100 à 2150, nous avons utilisé des données générées avec les données de la période 2090-2100.

- Sur tous les sites hormis le Ventoux, le peuplement permettant de récolter le plus de bois est le mélange cible à 40 % S – 40 % E – 20 % H, selon le mode de gestion « Unique » avec conservation de 80% de la surface terrière à chaque rotation.
- Il faut cependant noter que les proportions souhaitées (40 % S – 40 % E – 20 % H) ne sont atteintes après les 150 ans que dans les Bauges. Pour les deux sites du Vercors, la proportion d'épicéa finale est systématiquement plus faible que celle souhaitée, ce qui se répercute sur la proportion de sapin et de hêtre qui est souvent plus importante que l'objectif. De plus, les surfaces terrières finales des peuplements les plus productifs dans le Vercors sont assez faibles (essentiellement à cause de la faiblesse de l'Epicéa). Une analyse plus approfondie devra considérer si la proportion d'Epicéa visée pourrait être réduite pour favoriser davantage Hêtre et Sapin et obtenir des peuplements un plus fermés sur ces sites.
- Sur le site Ventoux, le peuplement permettant de récolter le plus de bois est le peuplement pur de Pin sylvestre, selon le mode de gestion « Stable », avec conservation de 80% de la surface terrière à chaque rotation.

Tableau 3.4 : Peuplement le plus productif (d'après la coupe moyenne) pour chaque situation (site X altitude), selon le scénario de gestion, la composition cible.

Site	Altitude	Scénario	Composition cible	Coupe moyenne (m³/ha)	G final (m³/ha)
Bauges	Haut	U-80	40S-40E-20H	5.08	22.7
	Bas	U-80	40S-40E-20H	5.41	23
Vercors Méaudre	Haut	U-80	40S-40E-20H	5.2	20.5
	Bas	U-80	40S-40E-20H	4.5	16.9
Vercors Lente	Haut	U-80	40S-40E-20H	4.5	19.4
	Bas	U-80	40S-40E-20H	4.2	16.3
Ventoux	Haut	S-80	100P	3	12.7
	Bas	I-80	100P	3	13.6

Conclusion : La mise en œuvre de mesures de gestion sylvicole dans les peuplements, qu'ils soient purs ou mélangés, semble permettre leur maintien dans les trois sites des Bauges, Vercors (Lente et Méaudre). Cependant, il apparaît que les peuplements permettant la meilleure récolte de bois sont essentiellement des peuplements mélangés, même si la proportion d'épicéa apparaît difficile à maintenir, à part dans les Bauges. Dans le site du Ventoux, les peuplements purs de Pin sylvestre sont les plus productifs, cette espèce profitant d'un fort effet négatif du changement climatique sur les autres.

- *Forces et faiblesses de la démarche et de l'outil*

Nous nous sommes livrés à un examen critique afin d'apprécier les performances du modèle et la pertinence des simulations, ou leurs lacunes. Les principaux points sont ici présentés brièvement.

- Simulations réalisées

Données climatiques utilisées :

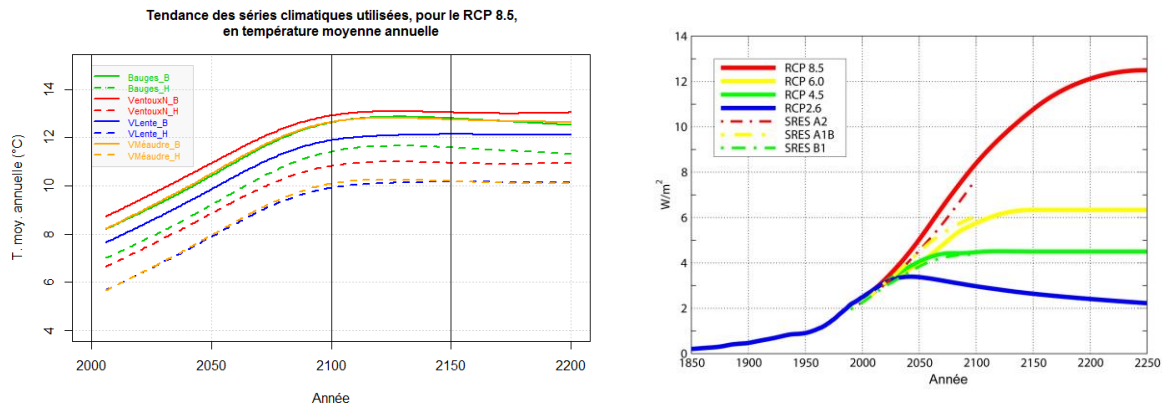
* Les simulations présentées ici s'appuient sur le scénario futur RCP 8.5. Au cours du stage de B. Cornet, d'autres simulations ont concerné le scénario RCP 4.5, beaucoup plus modéré : globalement, les résultats sont qualitativement similaires, mais moins tranchés, et moins nets (non présentés ici).

* Pour les deux scénarios, la traduction en scénarios climatiques provient du seul modèle Aladin du CNRM. Or, il est courant que d'autres modèles climatiques produisent des séries climatiques sensiblement différentes, ce qui par conséquent aurait pu conduire à des simulations d'évolution des peuplements également différentes.

* L'incertitude sur les climats futurs est de toute façon irréductible. Néanmoins, ce qui est viable avec un réchauffement fort a quelques chances de l'être en cas de réchauffement modéré, raison pour laquelle des simulations sur le RCP 8.5 ont été réalisées. De plus, le RCP 4.5 semble d'ores et déjà trop « optimiste » au vu des évolutions enregistrées ces dernières années. Quant au RCP 6.0, « moyen » (proche du SRES A1B), nous ne disposons pas de données issues de simulations climatiques correspondantes.

* Il est important de noter que la prolongation des séries climatiques jusqu'à 2150 ou 2200 reproduisent le climat de la période-source du ré-échantillonnage, donc sans tendance d'évolution au-delà de 2100 (date de fin des séries disponibles sur le site Drias). Pour le scénario RCP 8.5, cette stabilisation au-delà de 2100 est très optimiste par rapport aux projections du GIECC en termes de forçage climatique, comme le montre le graphique de droite ci-dessous :

Figure 3.8 : À gauche, séries climatiques (en température moyenne annuelle) utilisées pour nos simulations ; la stabilisation au-delà de 2100 est fictive, simple prolongation du niveau « 2100 », faute de séries allant au-delà. À droite, scénarios (en forçage climatique, deux générations : SRES puis RCP) simulés par le GIECC ; au-delà de 2100, le forçage serait stable pour le RCP 4.5, mais toujours en forte augmentation pour le RCP 8.5 (avec, probablement, une dégradation climatique encore accentuée).



Valeurs caractérisant les 4 sites, et 2 niveaux altitudinaux par site, en terme stationnel :

Pour les simulations :

- hormis pour les températures, les 2 niveaux, haut et bas, sont considérés comme identiques (y compris pour les précipitations) ;
- hormis le climat et la latitude, les 4 sites diffèrent, en terme de réserve utile maximale du sol : de 25 pour le Ventoux à 47 pour les Bauges, et 32 pour les deux sites du Vercors (en cm) ;
- les valeurs sont identiques sur les autres paramètres importants : azote du sol, pente (= 0, donc pas de transferts latéraux simulés).

Au plan stationnel, ceci permet d'assurer que les différences simulées entre sites sont dues uniquement à l'impact du climat, et du bilan hydrique tenant compte de la réserve en eau du sol. Cependant il pourrait être pertinent de tester des valeurs de réserve utile maximale des sols un peu plus faibles au Ventoux.

Sylviculture

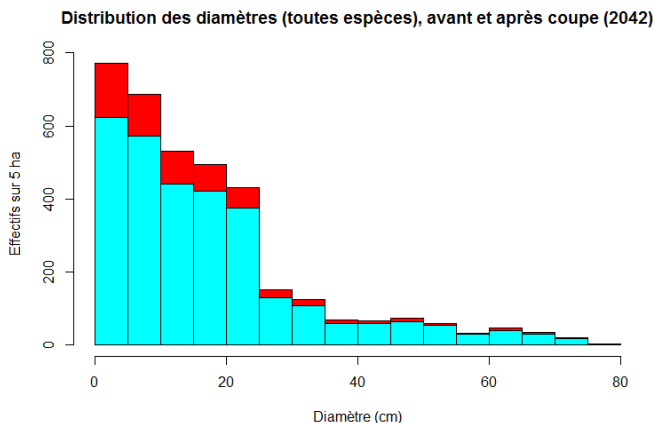


Figure 3.9 : Exemple illustrant l'uniformité du taux de prélèvement sur toute la gamme des diamètres du peuplement. En gestion, ce taux est adapté, selon les grandes classes de dimension, au moment du marquage d'une coupe, selon les consignes sylvicoles, et la composition cible.

Pour ne pas démultiplier encore le plan de simulation, nous avons considéré uniquement des coupes « neutres », au sens où le taux de prélèvement est identique dans toutes les classes de diamètre (cf. figure ci-contre). En gestion réelle, il est probable que ce taux serait modulé selon les classes, et sans doute différemment selon les espèces, notamment dans le cas où l'objectif est de modifier la part respective des espèces, de changer la composition des mélanges. La sensibilité des évolutions à ce réglage reste à évaluer, mais il est possible qu'elle soit non négligeable.

Nous n'avons pas non plus simulé de coupes progressives de régénération comme c'est souvent le cas dans les peuplements homogènes (à peu près purs, et équiennes) traités en futaie régulière.

Enfin, le choix d'une seule rotation à 12 ans ne permet pas, comme on le fait en gestion réelle, de s'adapter aux conditions stationnelles. En pratique, les rotations peuvent varier de 8 ans à 15 ans.

○ Retour sur le modèle ForCEEPS

L'évaluation d'un modèle comporte plusieurs volets (cf. Vanclay & Skovsgaard, 1997) et les simulations réalisées n'y contribuent que partiellement. Nous présentons aussi, ici, des éléments de réflexion sur la structure même du modèle et certaines des hypothèses qui le sous-tendent.

Prise en compte du climat

Un avantage majeur du modèle ForCEEPS est sa capacité à tenir compte de séquences chronologiques climatiques (au pas de temps mensuel) et donc de la variabilité inter-annuelle, alors que la plupart des modèles de croissance ou de dynamique forestière utilisés par les gestionnaires en France ne prennent en compte aucun climat explicite (appui sur des indices stationnels de type « hauteur dominante à un âge de référence », indice de fertilité stationnelle (« *site index* » des anglo-saxons), ou uniquement des normales climatiques sur 30 ans.

Cependant la compétition pour l'eau n'est pas représentée explicitement dans la version actuelle du modèle, ce qui peut affecter la robustesse de nos simulations. À noter qu'un module de compétition pour l'eau (inspiré de celui présenté par Cacerès *et al.* 2015) est actuellement en cours d'implémentation.

Capacité à reproduire l'évolution des espèces ou des mélanges

Pour le futur, il est évidemment difficile de juger, mais la comparaison avec quelques situations observées donne une première idée.

* Le modèle semble reproduire correctement des tendances connues : inadaptation de l'Épicéa au Ventoux, sensibilité du Pin sylvestre à la concurrence d'espèces à couvert plus sombre (qui empêche sa régénération massive). Ce dernier est pourtant présent actuellement au Ventoux nord en mélange avec le Hêtre et le Sapin, qui ont recolonisé de nombreux peuplements de Pins (plantations RTM ou extensions naturelles) : sans doute n'est-ce qu'une cohabitation transitoire si le Pin ne parvient pas à se régénérer (sa régénération sous couvert est effectivement très minoritaire, comparée à celle du Hêtre ou du Sapin).

* Les simulations S1 indiquent qu'en RCP 8.5, le Sapin ne serait pas viable au Ventoux, versant Nord, (il est déjà absent actuellement en versant Sud) ; les dépérissements observés depuis le début des années 2000 indiquent en effet une sensibilité de cette espèce aux étés chauds (2003, notamment) et/ou secs.

Mortalité

Induite, dans le modèle ForCEEPS, par une succession d'années de croissance nulle, par exemple du fait d'une succession d'années climatiques très défavorables – qui impactent alors tous les arbres, même si c'est à des degrés divers selon leurs caractéristiques et leur statut – ou bien du fait d'une concurrence très forte subie par certains individus seulement.

Mais on sait que les événements climatiques déclenchent aussi des mortalités soudaines et nombreuses d'individus en croissance active, voire dominants : c'est observé pour le Sapin depuis le début des années 2000 sur le Ventoux en versant Nord, cas où ForCEEPS ne prévoit une disparition massive et brutale du Sapin, que nettement plus tard (au cours de la seconde moitié du 21^e siècle), même avec le scénario « intense » RCP 8.5. Sur la partie Ouest (FD du Mont-Ventoux) du versant Nord du Ventoux, ces mortalités non négligeables, qui compliquent la gestion sylvicole, sont en fait accentuées par l'action de scolytes, parasites de faiblesse. Sur la partie Est (partie haute de la FD du Toulourenc), où les pentes sont plus fortes, le dépérissement du Sapin est d'ores et déjà massif.

Régénération

La calibration de cette composante du modèle ForCEEPS n'est pas encore validée pour le contexte étudié (le paramétrage est proche de celui du modèle suisse ForClim, même si ForCEEPS offre une gamme des possible plus étendu pour tester des contraintes à la régénération – nombre de semis plafonné ou non, boucle de rétro-action de la composition en adulte sur la régénération...). Dans quelle mesure la régénération contribue-t-elle au maintien – simulé - d'une espèce ? Cette composante est-elle plus impactée que la croissance ou la survie par le changement climatique, toujours d'après le modèle ? Et qu'en est-il dans la réalité ? On note, dans la communauté scientifique, des interrogations récentes sur l'impact des conditions climatiques nouvelles qui réduiraient la floraison, la fructification, et, par conséquent, la régénération.

Prise en compte et représentation du houppier des arbres dans le modèle ForCEEPS

Le plus souvent, les dimensions du houppier sont une sortie des modèles de croissance, obtenues *via* des allométries, à des fins d'illustration. ForCEEPS fait partie des modèles dans lesquels le houppier joue un rôle : la lumière incidente est interceptée, ce qui réduit l'énergie disponible pour les individus situés dessous, donc leur croissance, leur survie, ou, pour les semis, leur probabilité d'apparition ; pour certains modèles, la lumière incidente reçue par les houppiers sert aussi à estimer une croissance.

Dans ForCEEPS, cette interception lumineuse est calculée à partir d'un houppier représenté par un simple disque, de rayon fonction de la biomasse du houppier, et situé au sommet de l'arbre. Il est probable qu'une représentation moins simplifiée (un volume par exemple) du houppier permettrait de gagner en robustesse et vraisemblance. Cependant, dès lors que les relations de croissance sont calibrées de manière satisfaisante avec ce houppier actuel très simplifié, ce gain n'est

pas certain, notamment parce que le modèle n'a pas de spatialisation des arbres au sein d'un *patch* (à l'instar de la plupart des modèles de trouées, dont c'est d'ailleurs un principe de base) : gagnerait-on à « perfectionner » la forme des houppiers, alors que le modèle ne tient pas compte des obstacles que constituent les houppiers voisins ? À noter que ces deux simplifications (houppier simple réduisant les calculs d'interception, et pas de prise en compte de la spatialisation fine des arbres) présentent actuellement l'avantage de pouvoir réaliser des simulations très rapides (quelques secondes pour 150 ans au pas annuel, sur 50 patches de 1000 m², soit 5 hectares).

Type de spatialisation

Non seulement les arbres ne sont pas spatialisés au sein d'un patch de 1000 m², mais les patches ne sont pas non plus spatialisés les uns par rapport aux autres : ce dernier point pose problème pour simuler certains types d'intervention sylvicole, coupes de régénération notamment, de manière correcte (apparition et développement des semis dans une grande ouverture, condition indispensable pour une bonne régénération des Pins, ou ouverture par trouée pour l'Epicéa au montagnard supérieur) ; d'où, peut-être, la grande sensibilité systématique du Pin sylvestre à la concurrence, dans les simulations réalisées. Il apparaît donc que complexifier le modèle (spatialisation des arbres et houppier en volume) puisse être une perspective de travail intéressante, tout en ne brisant pas le principe de base du modèle, à savoir la parcimonie des processus modélisés (« Comprendre le plus avec le moins »), permettant une généralité des résultats obtenus, au prix d'une précision diminuée (du moins dans certaines situations).

Variabilité inter-individuelle

Il n'y en a pas dans le modèle (hormis, évidemment, en dimensions et en âge). Le modèle est largement déterministe. L'impact de cette simplification (très courante) sur les simulations ne peut pas être estimé avec ForCEEPS lui-même, en tous cas dans la version utilisée. L'implémentation de la variabilité inter-individuelle sur les paramètres est en fait déjà réalisée, mais nous ne l'avons pas utilisé ici par manque de recul, mais aussi de données pour quantifier le niveau de variabilité intra-espèce à appliquer.

3.5. Résultats principaux et perspectives opérationnelles

- **ForCEEPS**, en tant que modèle du type « modèles de trouées », intègre à la fois **(i) la prise en compte de facteurs stationnels explicites (climat, sol, topographie)** qui influencent l'apparition, la survie, la croissance d'individus de différentes espèces d'arbres, et **(ii) la représentation du jeu de la compétition entre arbres, compétition sur laquelle intervient la gestion sylvicole**. Cette dernière vise à maintenir des équilibres : entre concurrence et croissance (réduire la densité permet de stimuler la croissance des individus maintenus, croissance qui, en retour, ré-intensifie la concurrence jusqu'à l'intervention suivante), et entre espèces lorsqu'il s'agit de peuplements mélangés.

- **Un intérêt majeur pour la projection d'aires climatiques futures selon le scénario climatique**

* Le modèle peut constituer une alternative à certains modèles corrélatifs de « niche écologique », pour la prédiction des aires de compatibilité climatique pour un climat donné, puisqu'il est en principe capable de prédire la survie, ou non, d'une espèce dans telles ou telles conditions stationnelles, climatiques notamment (**Dreyfus et al. en préparation**). À noter qu'en situation de mélange, les interactions entre espèces peuvent accentuer le risque de mortalité de l'une d'entre elles sous l'effet de la concurrence des autres (exclusion compétitive), voire, au contraire (mais c'est généralement moins net et moins significatif) favoriser son maintien dans une certaine mesure, et à condition que les conditions climatiques n'évoluent pas avec une ampleur telle que l'espèce soit de toute façon physiologiquement non viable.

* Ce lien explicite climat-croissance-mortalité permet une prise en compte des événements extrêmes, et reproduit une certaine causalité entre climat et aire de compatibilité climatique : on peut espérer que celle-ci soit moins floue que celle issue de modèles de niche corrélatifs. De plus, ForCEEPS intègre des facteurs stationnels autres que le climat (réserve utile, azote du sol), susceptibles d'aggraver ou tamponner partiellement les effets climatiques.

* Cependant, la production de cartes des aires de compatibilité climatique à l'échelle de la France à partir de ForCEEPS nécessiterait :

- des séries climatiques en tout point de la carte, ce qui n'est possible actuellement qu'à la résolution de 8 km (maille « Safran ») au lieu de 1 km pour bon nombre de cartes des normales, sauf à en passer par une interpolation intégrant correctement les effets du relief.

- des cartes des autres facteurs stationnels ; certaines variables ne sont pas cartographiées, ni même cartographiables, mais seulement évaluées localement, ponctuellement ; faute de cartes, il est toujours possible d'indiquer une valeur « moyenne », pratique courante pour les modèles à base écophysiologicals, nettement plus complexes et « riches » en paramètres ;

- que la calibration des paramètres du modèle soit validée pour l'ensemble du territoire concerné : on peut considérer que c'est le cas pour certains, pas encore pour tous. Quels paramètres peuvent-ils être considérés comme stables, caractéristiques de l'espèce ? Quels paramètres nécessitent-ils, au contraire, une recalibration « régionale » ou « locale », et comment peut-on obtenir les informations nécessaires, dans un cadre proche de la gestion opérationnelle ? Le revers de la médaille, par rapport aux modèles de niche « classiques », est que la calibration est plus complexe, davantage dépendante de sources de données plus ou moins conséquentes, et plus difficile à évaluer.

• **Un intérêt à discuter pour la simulation d'itinéraires sylvicoles et de la réaction des arbres**

Au stade actuel d'avancement de l'outil, cet intérêt reste à évaluer plus complètement. Évidemment, **le couplage entre une fonction F1 « estimation de la viabilité climatique future » et une fonction F2 « estimation des effets sylvicoles sur la croissance, la survie, la production, le renouvellement », au sein du même outil apparaît comme un atout important.** D'un autre côté, il est possible que d'autres modèles soient plus performants pour la fonction F2 ; par exemple parce qu'ils prennent en compte une spatialisation mieux adaptée pour la représentation – et la simulation – de sylvicultures par trouées ; ou parce qu'ils prennent en compte la position du peuplement dans un paysage forestier (versant, petit massif) pour moduler l'apparition d'espèces compétitrices. D'autant plus qu'il est habituel, dans la gestion, de séparer les décisions en matière de choix des essences-objectifs (<- F1) et celles correspondant à la mise en application des interventions préconisées (<- F2). On pourrait donc utiliser ForCEEPS pour F1, et un autre modèle pour F2.

Ceci dit, en France, les modèles assurant la fonction F2, utilisables tant en peuplements purs qu'en mélanges, sont peu nombreux. Et seulement dans certains contextes régionaux, ou types et composition de peuplements (comme par exemple le modèle Samsara).

Cependant, il est aussi possible que le gestionnaire se passe de modèle, dès lors qu'il sait qu'il gère un équilibre entre espèces climatiquement viables, sur lesquelles il peut « compter » (déterminées par la fonction F1) (**Dreyfus et al. en préparation**).

• **ForCEEPS comme outil d'aide à la gestion**

En France, à l'heure actuelle et à notre connaissance, ni en forêt publique, ni en forêt privée, **aucun modèle pour forêts mélangées n'a été utilisé pour construire un Guide de sylviculture**, *a fortiori* intégrant des aires de compatibilité climatique futures estimées selon une approche « fonctionnelle ».

Le modèle Samsara (Irstea Grenoble, F2) est présenté dans le Guide des Sylvicultures de Montagne – Alpes du Nord françaises, mais n'a pas été utilisé pour ce guide. Pour le Guide des Sylvicultures de Montagne – Alpes du Sud françaises, un modèle simulant la dynamique de retour du Hêtre et du Sapin sous peuplements de Pins dans l'arrière-pays méditerranéen a été utilisé sans que des préconisations précises aient pu être formulées par le comité de pilotage du guide (notamment parce que cette dynamique dépend de la position dans le paysage forestier, le versant), hormis quelques simulations illustrant l'effet de la gestion du couvert de Pin sur le développement de la régénération de Pin et de Hêtre. Ses fonctionnalités de simulation des effets d'un changement climatique, encore embryonnaires, n'ont pas non plus été exploitées.

Un travail reste à faire sur la conception et la forme que prendrait un Guide s'appuyant sur ce genre de modèles « F1 x F2 ». L'ONF RDI développe actuellement un guide sous forme d'un « web service » pour un modèle F1 proposant des aires de compatibilité climatique (y compris futures, sur 2 scénarios et 3 modèles climatiques), modèle de type « corrélatif », mais la question – et la solution technique à mettre au point – est différente pour un modèle « F1 x F2 ». Se pose bien sûr en même temps la question de savoir comment les gestionnaires utiliseraient un tel outil dans leurs procédures de planification de la gestion d'une forêt (aménagement, plan simple de gestion) et de mise en œuvre sylvicole de cette planification.

En amont de l'outil d'aide à la gestion proprement dit, et de sa forme, se pose surtout la question de l'évaluation du modèle - ForCEEPS en l'occurrence, fut-il unique en son genre et constituant une innovation significative. Les validations déjà réalisées ont été présentées (cf. § 4) ; elles concernent une partie de la fonction F2 : croissance des arbres adultes.

Sur la fonction F2, la validité de la composante « régénération » (apparition, croissance, mortalité) reste non vérifiée.

Sur la fonction F1, la validation est également incomplète, même si la capacité du modèle à reproduire des différences de potentialités stationnelles (surtout climatiques) en comparaison avec les données RENECOFOR (Partie « 2. Repères Méthodologiques » du présent rapport, **Morin et al., en prép.**) est encourageante.

Des compléments de validation pourraient être faits en comparant les simulations avec des évolutions réelles, - comme ce qui a été fait avec les placettes RENECOFOR -, sur divers types de situations et d'échelle spatiale :
 - des forêts, ou petits massifs, où les contraintes climatiques ont produit des dépérissements ;
 - à une échelle plus locale, sur les placettes des sites DISTIMACC, à la fois pour l'évolution des arbres adultes et pour la régénération ;
 - etc...

Entre-temps, il semble important que **ForCEEPS et ses simulations puissent être portés largement à la connaissance des gestionnaires** (revues techniques, séminaires ...), à la fois pour présenter ce qui constitue une avancée significative probablement utile à la gestion, et pour bénéficier de retours qui aident à détecter des faiblesses, à orienter les améliorations.

3.6. Dissémination

Publications scientifiques

Seules les publications dépendant principalement de DISTIMACC ont été citées.

- 1- Cordonnier T, Kunstler G, Courbaud B, Morin X (en révision à *Annals of Forest Science*) Managing tree species diversity and ecosystem functioning through coexistence mechanisms.
- 2- Dreyfus P, Riord C, Jourdan M, Cornet B, Cordonnier T, Ladier J, Morin X... *et al.* (En préparation) Faciliter l'adaptation de la gestion forestière en simulant conjointement les évolutions de la vulnérabilité climatique et la sylviculture : apports du projet DISTIMACC et du modèle ForCEEPS pour les peuplements purs et mélangés, du Nord au Sud des Alpes. [Article technique relatant les résultats de la tâche 1]
- 3- Jourdan M, Dreyfus P, Riord C, Cordonnier T, Ladier J, Morin X... *et al.* (En préparation) Can management enhance the effect of diversity on forest functioning under climate change? [Titre et liste d'auteurs provisoires]

Stages

Stage de Briec Cornet (2017). Stage de Césure AgroParisTech. Ingénierie du mélange en forêt alpines en contexte de changement climatique. [Pas de rapport, mais soutenance orale devant les partenaires impliqués dans la tâche 1 le 23 février 2018 (CEFE), présentée en annexe C.4].

Présentations orales

Morin X. Une approche inter-échelles pour estimer l'effet du changement climatique sur la diversité et le fonctionnement des forêts mélangées. Workshop « Forêts Mélangées ». Irstea Nogent-sur-Vernisson. 8-9 juin 2015.

Morin X. Le projet DISTIMACC. Séminaire conjoint REACTIF (ADEME) et BGF. Paris, 29 mars 2016.

Morin X. What mixture for adaptation to climate change? Workshop du programme « ForAdapt ». La Grande Motte (France), 27 Mars 2017.

Morin X. Étudier les impacts directs et indirects du changement climatique sur la productivité forestière à l'aide d'un modèle de dynamique forestière. Journées CAQSI à Montpellier 7-8 avril 2016.

Morin X. Mieux comprendre les processus d'influence du climat sur les arbres pour anticiper les effets de son évolution sur la composition et le fonctionnement des forêts « 25 ans du réseau RENECOFOR ». Beaune (France), 11-13 octobre 2017.

Morin X. Un modèle de trouées pour étudier les forêts monospécifiques et mélangées en France. Journées CAQSI à Clermont-Ferrand 27-28 mars 2018.

Autres formes de dissémination

Web-conférence de la RDI de l'ONF avec discussion autour du projet DISTIMACC. 7 décembre 2018.

Nous souhaiterions ajouter que les résultats les plus susceptibles d'être transférés aux gestionnaires ne sont disponibles que depuis peu de temps (printemps 2018), ce qui a impacté la stratégie de transfert. Cependant, cette préoccupation est centrale pour le projet, et le transfert des résultats de DISTIMACC sera mené d'ici fin 2018 (web conférence, deux articles techniques – celui mentionné plus haut, et celui résumant le projet dans son ensemble, séminaire avec les gestionnaires impliqués dans la zone d'étude), comme les différents partenaires s'y étaient engagés. La réussite de ces actions est consolidée par le rôle central du partenaire RDI-ONF dans la programmation et la réalisation de cette tâche.

3.7. Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche

Tout d'abord certains des résultats présentés ici n'ont été acquis que depuis quelques semaines (simulations avec ForCEEPS). Ils sont donc encore à affiner, ou à obtenir (simulations pour la partie Méditerranéenne – même si les références sylvicoles pour les mélanges sont difficiles à définir).

De plus, les travaux menés dans cette tâche se sont surtout focalisés sur le maintien d'un niveau de production de bois. La suite des travaux se focalisera sur les effets de la diversité sur la résilience, afin d'obtenir une image plus large de l'impact de la gestion, du changement climatique et du mélange sur les services écosystémiques autres que la récolte moyenne de bois.

Quant au prolongement de DISTIMACC dans cet axe de recherche, les réflexions et travaux menés au cours de cette tâche, notamment l'ingénierie des mélanges, ont déjà nourri le projet européen REFORM (« *Risk resilient forest management* », financement SumForests 2017-2020, coordonné par Miren del Río (INIA, Madrid)), ainsi que le projet DECCA « *Developing a coexistence-based management framework for forest climate change adaptation* », porté par T. Cordonnier (IRSTEA), et soumis à l'ANR à l'automne 2017.

3.8. Références (en gras les publications citées issues à DISTIMACC)

- Cáceres M De, Martínez-Vilalta J, Coll L *et al.* (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.
- Cordonnier T, Kunstler G, Courbaud B, Morin X. En révision. Managing tree species diversity and ecosystem functioning through coexistence mechanisms. *Annals of Forest Science*.**
- Dormann CF, Schymanski SJ, Cabral J *et al.* (2012) Correlation and process in species distribution models: Bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography*, 39, 2119–2131.
- Dreyfus P, Riond C, Jourdan M, Cornet B, Cordonnier T, Ladier J, Morin X... *et al.* (En préparation) Faciliter l'adaptation de la gestion forestière en simulant conjointement les évolutions de la vulnérabilité climatique et la sylviculture : apports du projet DISTIMACC et du modèle ForCEEPS pour les peuplements purs et mélangés, du Nord au Sud des Alpes.**
- Jourdan M, Dreyfus P, Riond C, Cordonnier T, Ladier J, Morin X... *et al.* (En préparation) Management may increase the positive effects of diversity on forest productivity under climate change.**
- Morin X, Fahse L, Jactel H, Scherer-Lorenzen M, García-Valdés R, Bugmann H (2018) Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Nature Scientific Reports*, 8, 5627.**
- Morin X, Guillemot J, Vallet P, Dreyfus P, de Coligny F...*et al* En préparation. Test of the effect of diversity on forest productivity across France using a gap model.**
- Vanclay JK & Skovsgaard JP (1997) Evaluating forest growth models. *Ecological Modelling*, 98, 1-12.

4. Tâche 2 : Réponse de la croissance des arbres à la diversité des espèces et aux conditions environnementales

4.1. Contexte de la tâche et hypothèses testées

Cette tâche avait pour but d'explorer les relations entre climat, diversité des espèces et productivité forestière (souvent estimée par l'accroissement annuel en surface terrière). De nombreux travaux empiriques ont exploré ces relations (ex. Toïgo *et al.* 2015). Cependant, ces travaux peuvent parfois être biaisés par des facteurs confondants, qu'ils soient environnementaux (exemple : des mélanges différents dans des conditions climatiques différentes) ou structuraux (exemple : des mélanges différents avec des structures en taille différentes). De tels effets confondants peuvent également entraver la quantification de l'effet du climat sur le lien entre diversité et productivité.

De plus, même si depuis quelques années les exemples se multiplient (Jucker *et al.* 2014, del Rio *et al.* 2017), peu d'études ont cherché à estimer l'effet de la diversité des espèces sur la stabilité de la productivité. Ceci est d'autant plus vrai si l'on considère les différentes facettes de la stabilité : la stabilité temporelle (généralement quantifiée par l'inverse du coefficient de variation d'une série temporelle d'accroissements) : la résistance (ou capacité d'un écosystème forestier à maintenir sa structure et leurs propriétés après une perturbation ou un stress) et la résilience (vitesse de récupération après une perturbation ou un stress). Ces différentes facettes de la stabilité peuvent de plus être quantifiées soit à l'échelle de la communauté d'arbres (autrement dit à l'échelle de la placette), ou à l'échelle des individus. Comprendre comment diversité et climat impactent la stabilité de la productivité à ces deux échelles apparaît être une piste prometteuse pour mieux identifier les processus écologiques en jeu.

Les travaux de cette tâche ont donc cherché à tester si :

- la productivité des peuplements monospécifiques et mélangés est influencée par leur hétérogénéité en taille (surfaces terrières, hauteurs) ;
- la productivité des peuplements en mélange est plus forte et plus stable qu'attendu d'après la productivité des peuplements monospécifiques correspondants ;
- la résilience et la résistance à la sécheresse des peuplements mélangés est en moyenne plus forte que celles des peuplements monospécifiques ;
- les interactions interspécifiques au niveau individuel expliquent les effets du mélange sur la stabilité et la résistance et résilience à la sécheresse ;
- les conditions climatiques modulent l'effet du mélange sur la productivité ;
- le changement climatique peut changer la direction et/ou la force de l'effet mélange sur la productivité.

4.2. Ajustements par rapport à la proposition initiale

Le seul ajustement notable concerne les travaux de modélisation (Tâche 2.3 dans la proposition initiale). En effet, les résultats des simulations ciblées sur les mêmes peuplements que ceux échantillonnés sur le terrain sont maintenant présentés dans la tâche 1 puisqu'il recoupait fortement les objectifs de cette tâche (notamment la comparaison de la productivité de peuplements purs et mélangés simulés avec des données climatiques de scénarios futurs). Nous présentons ici les résultats d'une étude de modélisation couvrant une plus grande gamme d'essences, initiée dans deux autres projets (Projet EU BACCARA et projet ANR BioProFor) mais terminée grâce à DISTIMACC. De plus, la validation du modèle ForCEEPS sur la France, présentée dans la partie « 2. Repère Méthodologiques », a permis de réaliser des tests de l'hypothèse d'assurance (c'est-à-dire la comparaison de la stabilité temporelle de la productivité de peuplements purs et mélangés) sur une plus grande gamme de peuplements et de conditions que proposée initialement (travaux en cours – Morin *et al.* en préparation).

4.3. Moyens mis en œuvre

Cette tâche a principalement reposé sur l'analyse des données dendrométriques et dendrochronologiques récoltées sur le réseau de placettes et sur l'analyse de données de l'IGN (pour le test de l'effet structure). Elle a également bénéficié du développement de ForCEEPS pour une des questions traitées.

Il nous semble cependant important de détailler la création de la base de données sur les séries temporelles de croissance sur le réseau de placettes. La plupart des carottes ont été prélevées lors du projet BioProFor (ANR 2012-2014), mais cet échantillonnage a été complété grâce à DISTIMACC entre 2015 et 2016. Au final un peu plus de 2000 arbres ont été échantillonnés sur l'ensemble du gradient, comptant 72 placettes (Fig. 2.2). Ces carottes ont ensuite permis de développer une base de données sur les séries temporelles de croissance, via la lecture dendrochronologique des 2000 carottes échantillonnées, en les inter-datant selon la méthode de Lebourgeois and Merian (2012), et en estimant l'âge des arbres carottés. Certaines carottes n'ont pas pu être analysées car les cernes étaient trop difficiles à lire. Nous avons donc finalement obtenu des séries de croissance fiables pour 1235 arbres (596 hêtres, 387 sapins, 240 chênes et 12 pour

d'autres espèces - principalement des Pins sylvestres, des Erables et des Epicéas), sur la période 1997-2012. Les accroissements en diamètre ont été transformés en accroissements en surface terrière. Nous avons ensuite agrégé les accroissements en surface terrière de tous les arbres de chaque placette, afin d'obtenir des séries temporelles d'accroissements en surface terrière par placette. L'annexe C.6 présentent des compléments méthodologiques pour cette tâche.

4.4. Résultats obtenus et interprétations

Effet de l'inégalité des tailles des peuplements sur leur productivité

Les études concernant les relations entre hétérogénéité des peuplements et fonctions écologiques (par ex. production, stabilité) se sont principalement intéressées à l'effet de la diversité des espèces. Or, d'autres attributs d'hétérogénéité des peuplements sont susceptibles d'impacter la production. C'est notamment le cas de l'inégalité des tailles des arbres qui modifie les interactions entre arbres et ainsi la répartition de la croissance entre les arbres au sein du peuplement. Les effets positifs de la diversité des arbres sont d'ailleurs parfois attribués à une plus grande variabilité verticale de la surface foliaire dans le peuplement (Morin *et al.* 2011). Ishii *et al.* (2013) ont proposés deux mécanismes principaux pour expliquer une éventuelle complémentarité des espèces dans un peuplement stratifié et ainsi une plus grande productivité: 1- la plasticité phénotypique des espèces et 2- leur capacité d'acclimatation physiologique à un faible environnement lumineux. De telles hypothèses sont difficiles confronter à des données in situ. Une autre hypothèse, qui se veut liée aux deux hypothèses précédentes, suggère que les peuplements constitués d'espèces d'ombre en sous-étage et d'espèces de lumière dans l'étage dominant serait plus productifs que des peuplements monospécifiques de même structure (Kelty *et al.* 1992). Cette hypothèse n'a toutefois pas fait l'objet de tests explicites à partir de données in situ. Dans DISTIMACC, nous avons réalisé trois études différentes permettant d'éclairer les effets d'une inégalité des tailles des arbres sur la production.

Grâce aux données placettes de l'IGN, nous avons d'abord étudié les effets de cette inégalité (surfaces terrières individuelles) sur la production en surface terrière dans des peuplements monospécifiques ayant différents niveaux de tolérance à l'ombre (Bourdier *et al.* 2016). Cette étude a montré que l'inégalité des tailles avait un effet négatif (7 espèces sur les 10 étudiées) ou neutre sur la production et qu'il n'y avait pas de lien avec la tolérance à l'ombre. A partir d'un modèle de dynamique forestière basé sur un algorithme détaillé d'interception de la lumière (Samsara2), nous avons pu également montrer que cette diminution de production est liée à la fois à une diminution de l'efficacité d'interception de la lumière et à une diminution de la conversion de la lumière interceptée en croissance en diamètre.

Toujours avec les données IGN, nous avons ensuite étudié l'effet de l'inégalité des tailles sur la production en surface terrière en forêt mélangée en analysant plus spécifiquement l'effet de la covariance entre la hauteur des arbres et la tolérance à l'ombre (Cordonnier *et al.* soumis). Nous avons retrouvé un effet positif de la richesse en espèce, un effet négatif de l'inégalité des tailles et mis en évidence un effet négatif de la covariance hauteur-tolérance à l'ombre, c'est-à-dire une augmentation de la production lorsque les espèces tolérantes sont dans les strates inférieures du peuplement (Fig. 4.1). Dans cette étude, l'effet de l'inégalité des tailles est toutefois supérieur à l'effet de la covariance ce qui signifie que dans les peuplements mélangés, l'inégalité des tailles n'est pas forcément favorable à la production. Il est important de noter qu'il s'agit d'une étude statique (production en surface terrière sur 5 ans) et que les résultats ne permettent pas d'anticiper les effets de l'inégalité des tailles sur la production en surface terrière à l'échelle d'une rotation. Ces résultats indiquent en revanche qu'il est fondamental de contrôler ce facteur dans les études reliant diversité des espèces et production.

Un examen de la littérature nous a fait constater un manque de bases théoriques pour pouvoir prédire les effets de l'inégalité des tailles sur la production. A partir d'un modèle théorique de croissance en surface terrière de peuplements monostrates et bistrates nous avons pu démontrer que l'effet positif ou négatif de l'inégalité des tailles sur la production courante en surface terrière en peuplement monospécifique dépend à la fois du degré d'asymétrie de la compétition entre arbres, de l'intensité de la compétition asymétrique et de la fonction de croissance des arbres (convexité ou concavité de la fonction de croissance [Cordonnier *et al.* soumis]). Cette première approche doit être étendue au cas de peuplements mélangés à deux espèces, en développant si possible une perspective dynamique.

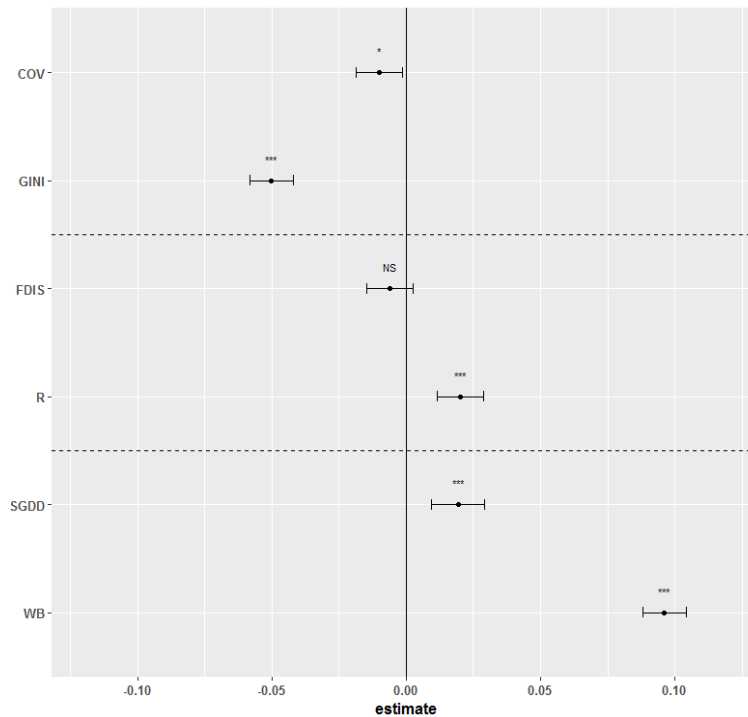


Figure 4.1: « Effect size » de différentes variables sur l'accroissement en surface terrière des placettes de l'Inventaire Forestier National. Tiré de Cordonnier et al. (soumis). WB : budget en eau, SGDD, somme des degrés jours, R : richesse en espèce, FDIS: diversité de la tolérance à l'ombre, GINI: indice de Gini (inégalité des hauteurs), COV: covariance entre tolérance à l'ombre et hauteur.

Test de l'effet du mélange sur la productivité totale des placettes, en fonction des conditions environnementales in situ

Nous avons tout d'abord calculé l'effet *net de diversité* (« Net Biodiversity Effect » ou NBE). Cet indice est simplement basé sur la comparaison entre la productivité *observée* sur la période (1997-2012) et la productivité *théorique* (ou *attendue*) d'après les peuplements monospécifiques (voir annexe C.6), en respectant les abondances relatives des espèces présentes dans le mélanges (Jourdan et al., en révision – voir).

Nos résultats montrent que les niveaux d'*overyielding* mesurés varient grandement selon les triplets. Cependant, il semble que **les mélanges Hêtre-Sapin ont tendance à permettre des taux d'*overyielding* plus forts que le mélange Hêtre-Chêne pubescent**. De plus, **l'*overyielding* est surtout dû à la réponse du Hêtre par rapport au Sapin, et ce d'autant plus que le triplet est situé dans un site peu stressant au niveau hydrique** (Fig. 4.2). Ces résultats sur la Hêtraie-sapinière confirment ceux trouvés par Toigo et al. (2015) à travers les données IGN sur la France. Il nous faut cependant noter les niveaux d'*overyielding* mesurés dans les mélanges par rapport aux peuplements purs sont assez faibles en valeur absolue (au mieux + 0.7 m² / ha / an d'accroissement en surface terrière, mais en moyenne + 0.15 m² / ha / an, sur tout le gradient). Ces résultats sont préliminaires, nous cherchons actuellement à expliquer les différences observées, notamment à l'échelle intra-site (Morin et al. en prép.).

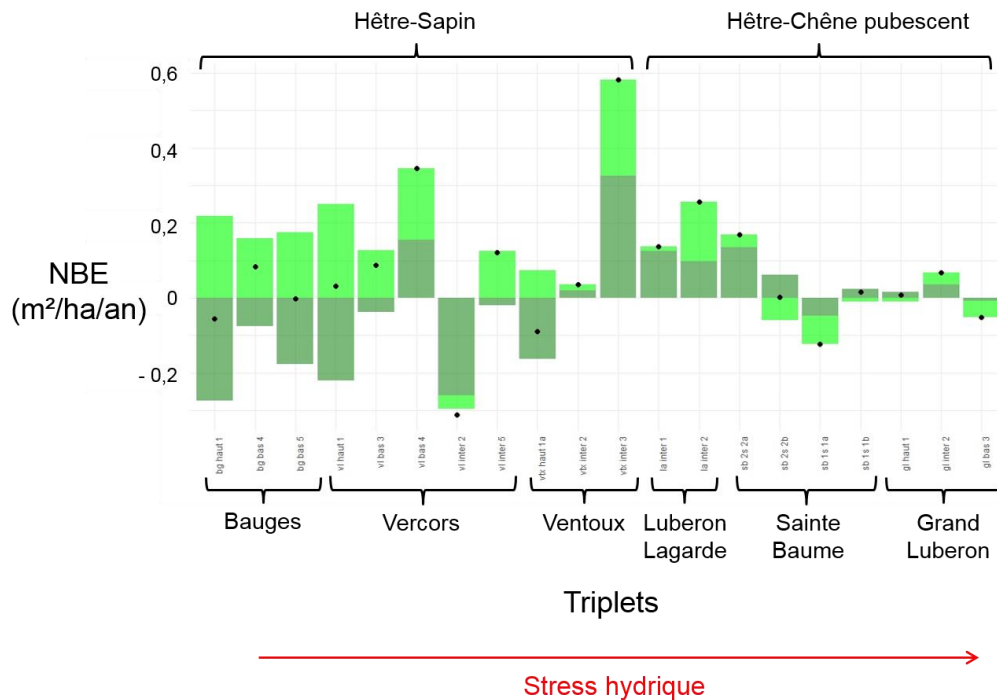


Figure 4.2 : « Overyielding » (estimé via le NBE « (Net Biodiversity Effect) » – voir Morin et al. 2011 et l'annexe C.6) calculé pour chacun des triplets complets sur le réseau DISTIMACC. Vert clair : NBE du Hêtre ; vert foncé : NBE de l'autre espèce. Dans le mélange Hêtre-Sapin, il apparaît que le Hêtre bénéficie du mélange beaucoup plus que le Sapin. Ce constat est plus contrasté pour le mélange Hêtre-Chêne pubescent. Cependant les niveaux d'overyielding mesurés dans les mélanges par rapport aux peuplements purs sont assez faibles en valeur absolue (au mieux + 0.7 m² / ha / an d'accroissement en surface terrière, mais en moyenne + 0.15 m² / ha / an, sur tout le gradient). Les points noirs représentent l'overyielding total (somme des deux barres vertes claire et foncée) pour chaque triplet. Les triplets ont été classés en fonction du stress hydrique estimé. **Résultats préliminaires.**

- *Lien entre overyielding et inégalité des tailles*

Nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de l'inégalité des tailles au sein des placettes sur le niveau d'overyielding dans les triplets, mais la tendance est légèrement négative (donc plus la taille des arbres est variable dans les placettes, moins l'overyielding est fort), de façon cohérente avec les résultats trouvés dans l'analyse des données IGN. Cependant, ces résultats sont encore à approfondir.

Test de l'effet diversité sur la stabilité temporelle des peuplements (échelle placette)

Confirmant les résultats de travaux théoriques (Yachi & Loreau 1999, Morin et al. 2014), les quelques études qui ont testé la relation entre stabilité temporelle et diversité des écosystèmes forestiers (DeClerck et al., 2006; del Rio et al., 2017; Jucker et al., 2014) ont généralement rapporté un effet stabilisateur de la diversité. Cependant, les cas d'études sur des mélanges particuliers restent peu nombreux. De plus, le rôle du climat sur cette relation reste largement méconnu. En effet, encore plus rares sont les études qui ont comparé la stabilité d'un même mélange le long de gradients environnementaux, notamment climatiques (del Rio et al. 2017). Se focalisant sur les deux mélanges du réseau de placettes (Hêtre-Chêne pubescent et Hêtre-Sapin), nous avons cherché à tester si les peuplements mélangés montraient une plus grande stabilité temporelle de leur productivité, et si le climat pouvait moduler cet effet du mélange.

- *Indices utilisés pour quantifier l'effet diversité sur la stabilité et l'effet du climat*

Afin de quantifier l'effet de la diversité sur la stabilité temporelle de la productivité des peuplements, nous avons spécifiquement développé un indice dérivé de l'effet net de diversité (« Net Biodiversity Effect »). Cet indice (« SNBE ») est simplement basé sur la comparaison entre la stabilité *observée* dans un mélange et la stabilité *théorique*, cette dernière étant construite à partir des valeurs de stabilité des peuplements monospécifiques des essences présentes dans le mélange, en considérant leurs abondances relatives (Jourdan et al., en révision – voir aussi annexe C.6).

Pour quantifier l'effet du climat, nous avons utilisé l'indice de stress hydrique SPEI (dérivé du SPI « Standardized Precipitation Index »). Cet indice, fréquemment utilisé dans des études écologiques utilisant des données de croissance radiale permet de déterminer l'apparition, la durée et l'ampleur des événements de sécheresse par rapport aux conditions normales sur la période de temps étudiée. (voir annexe C.6 pour davantage de détails).

- Comparaison du SNBE entre peuplements purs et mélangés le long du gradient

Les résultats portant sur la stabilité temporelle montrent peu de différences entre peuplements purs et mélangés. Par contre, en utilisant l'indice SNBE, nous avons trouvé que dans la partie sud du gradient, la productivité des mélanges hêtre-chêne est moins stable qu'attendu d'après les peuplements monospécifiques, alors que le patron est plus contrasté pour les mélanges hêtre-sapin dans la partie nord du gradient (Fig. 4.3). A l'échelle des espèces, nous avons trouvé que la productivité des hêtres du mélange chêne-hêtre étaient moins stables qu'attendu d'après les hêtres en monocultures (Fig. 4.3-b), alors qu'aucune tendance n'est significative pour les autres espèces (Fig. 4.3-b,c,d). Notre étude n'a pas mis en évidence d'effet climat (Jourdan *et al.* en révision).

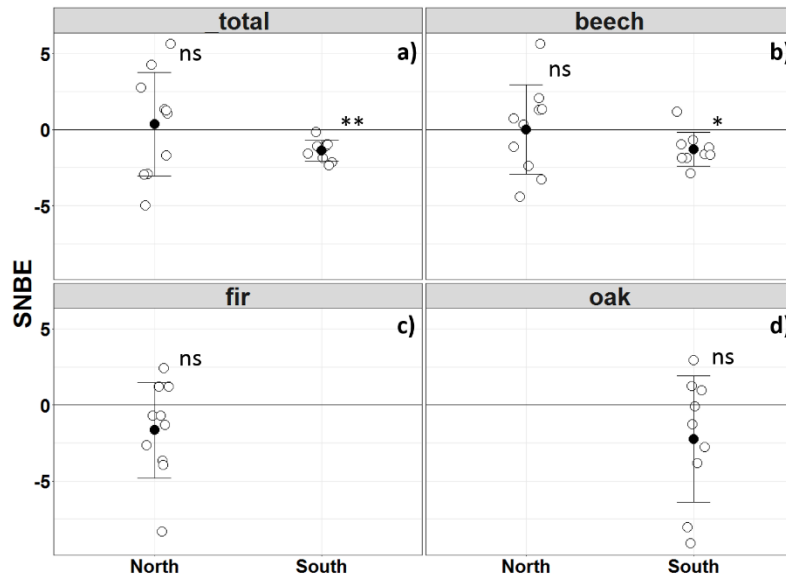
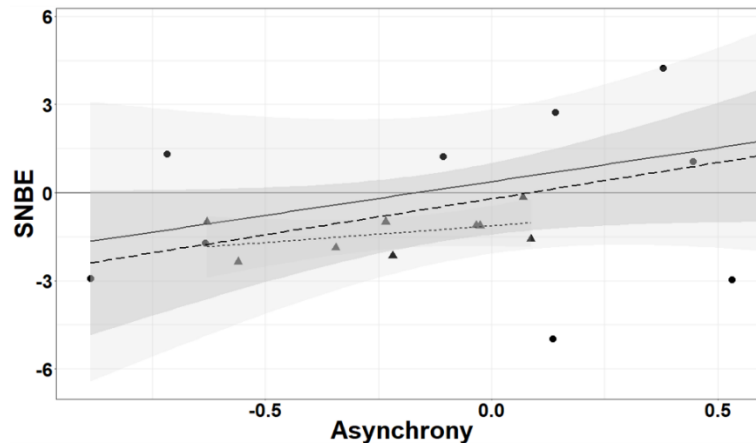


Figure 4.3 : Représentation du SNBE sur l'ensemble du gradient. Le calcul de la stabilité temporelle de la productivité a été fait en considérant tous les arbres dans les parcelles (« total », a), seulement les Sapins (« fir », b), seulement les Chênes (« oak », c), et seulement les Hêtres (« beech », d). Pour chaque cas, l'ensemble des données a été divisé en deux parties : Nord et Sud. Le Nord comprend les parcelles du Mont Ventoux, du Vercors et des Bauges et le Sud comprend les parcelles du Luberon Lagarde, du Grand Luberon et de la Sainte-Baume. **: Valeur p du test $T < 0,005$; *: valeur $p < 0,05$; ns: non significatif. Une valeur positive de SNBE signifie que la productivité du mélange est plus stable que celle attendue d'après les peuplements purs.

Pour comprendre les relations entre diversité et stabilité temporelle du fonctionnement des écosystèmes comme la productivité, Loreau & de Mazancourt (2013) ont proposé deux types de processus : l'*overyielding* ou *underyielding* du niveau moyen de productivité lié à la diversité et l'asynchronie de la réponse des espèces aux conditions environnementales. Nous avons cherché à établir la part relative de ces deux mécanismes dans nos résultats. Il semble ainsi que les patrons de stabilité temporelle observés sont principalement expliqués par l'asynchronie de réponse des essences aux conditions climatiques. En effet, plus les espèces présentes dans le mélange répondent de façon asynchrone aux variations climatiques, plus la stabilité du mélange est forte par rapport à l'attendu théorique (Fig. 4.4). Il est ainsi notable que tous les mélanges hêtre-chêne (sauf un) au sud sont plus synchrones qu'attendu par chance mais sont tous moins stables qu'attendu théoriquement d'après les peuplements monospécifiques correspondants. L'effet du climat sur la stabilité temporelle des peuplements serait donc indirect. Elle passerait par la réponse individuelle des espèces aux variations climatiques, en lien avec des travaux théoriques (Yachi & Loreau 1999, Morin *et al.* 2014). Par ailleurs, aucun effet significatif de l'effet d'*overyielding* n'a été trouvé, ni sur l'ensemble du gradient, ni sur les sous-gradients (Jourdan *et al.* en révision).

Figure 4.4 : SNBE des triplets en fonction de l'asynchronie de réponse aux conditions environnementales des espèces sur l'ensemble du gradient. Les triplets des sites du Nord sont représentés avec des cercles, ceux du Sud avec des triangles. Les lignes sont les droites de régression de chaque modèle (ligne pleine : Nord ; ligne en pointillés courts : Sud ; ligne en pointillés longs : Nord et Sud).



La comparaison de nos résultats avec les autres études du même type reste cependant limitée, car les autres études citées se sont concentrées sur d'autres peuplements mélangés que ceux étudiés ici, et aucune n'a comparé la réaction de mêmes mélanges le long de gradients climatiques (DeClerck *et al.*, 2006; del Rio *et al.*, 2017). Par exemple, Jucker *et al.* (2014) ont travaillé sur un gradient de six sites en Europe, mais avec des peuplements de hêtres et de sapins uniquement sur un site, et aucun résultat spécifique n'est fourni sur ces peuplements. Jucker *et al.* (2014) ont rapporté un effet négatif de la diversité dans le seul site méditerranéen testé, en cohérence avec nos résultats sur les sites du sud (hêtre-chêne). Quant aux résultats de del Rio *et al.* (2017), ils portent sur un mélange transitoire (hêtre-pin sylvestre), finalement peu utilisé en gestion, alors que nos deux peuplements testés constituent des mélanges en espèces plus durables.

- *Lien entre SNBE et inégalité des tailles*

Nous avons trouvé un faible effet positif de l'inégalité des tailles au sein des placettes sur le SNBE (seulement pour le mélange Hêtre-Chêne pubescent, et non-significatif). Cependant, ces résultats préliminaires sont encore à approfondir.

Effet du mélange sur la résistance et la résilience des peuplements

La diversité n'est pas censée impacter uniquement le niveau moyen ou la stabilité temporelle d'un processus écosystémique comme la productivité, mais aussi sa résistance et sa résilience à des événements extrêmes, notamment climatiques (Lloret *et al.* 2011). Ainsi, à partir de notre base de données de séries temporelles d'accroissements en surface terrière par placette, nous avons testé :

- si les peuplements mélangés étaient plus résistants (c'est-à-dire que leur productivité annuelle est moins diminuée en réponse à un stress climatique ponctuel) que les peuplements monospécifiques ;
- si les peuplements mélangés étaient plus résilients (c'est-à-dire que leur productivité annuelle retrouve un niveau plus élevé trois ans après un stress climatique ponctuel⁷) que les peuplements monospécifiques ;
- et si les conditions climatiques moyennes des sites impactent les éventuels effets trouvés.

Ces analyses reposent donc fortement sur l'inter-datation des cernes de croissance (cf annexe C.6). Quant à la détermination des années stressantes, elle a été réalisée en utilisant là encore le SPEI. Nos analyses se focalisent donc sur l'étude de l'effet d'événements de sécheresse sur les peuplements.

Nos résultats se basent sur l'analyse d'un modèle statistique cherchant à expliquer l'effet du climat et de la composition sur l'accroissement en surface terrière de la placette. Dans ce modèle, nous analysons plus spécifiquement deux paramètres représentant la résistance (réduction immédiate l'accroissement du à la sécheresse) et la résilience trois ans après l'année stressante. Ce modèle a été utilisé séparément pour chaque type de peuplement et par région - Hêtre, Sapin, Sapin-Hêtre, Chêne pubescent et Hêtre-Chêne pubescent ; et Nord (Bauges, Vercors, Ventoux) et Sud (Luberon Lagarde, Grand Luberon et Sainte-Baume).

Dans la partie nord du gradient, la résistance et la résilience varie selon les peuplements considérés. Ainsi les peuplements monospécifiques de Hêtres sont significativement plus résistants que les peuplements de sapins ou les peuplements mélangés. En revanche, les peuplements monospécifiques de Sapins ne diffèrent pas significativement des peuplements mélangés Hêtre-Sapin. De plus, les peuplements mélangés montrent un niveau de résilience intermédiaire entre les peuplements de Hêtres (récupération la plus faible) et ceux de Sapins (récupération la plus élevée), même si ces différences ne sont pas significatives. Dans le Sud, aucune différence significative de résistance et de résilience entre les

⁷ Il existe de nombreuses définitions ou moyens d'estimer la résilience d'un processus dans la littérature. Le choix pour cet indice a été simplement dicté par la structure de nos données, car il permettait de tester jusqu'à la réponse de trois années stressantes au cours des 15 années disponibles, sans chevauchement. Plus généralement, l'indice choisi s'apparente davantage à un indice de recouvrement que de résilience (Lloret *et al.* 2011). Cependant, nous avons gardé le terme *résilience* tout au long du rapport.

peuplements n'a été montrée. L'effet de la composition des peuplements sur leur résistance et leur résilience varie donc selon la composition et les conditions des sites (**Jourdan et al. en préparation**).

Nos résultats confirment donc le fait que la résistance et la résilience peuvent dépendre de la composition du peuplement (Arthur and Dech, 2016), mais que ce n'est pas systématique (DeClerck et al., 2006). Il est possible que cela dépende fortement de l'identité des espèces, en raison des exigences physiologiques spécifiques. Par exemple, pour une même intensité de stress, les espèces anisohydriques (hêtre et chêne, dans notre cas), réagissent plus lentement au stress, et résisteraient plus fortement que les espèces isohydriques (comme le sapin), qui réagissent plus rapidement au stress mais qui peuvent subir des dommages importants si la sécheresse perdure. Ainsi les peuplements mélangés composés de deux espèces ayant le même caractère hydrique montrent des réponses similaires à celles des peuplements monospécifiques lors d'un épisode de sécheresse extrême. C'est par exemple le cas des peuplements Hêtre-Chêne comparés aux peuplements monospécifiques de Hêtre et de Chêne.

Au contraire les peuplements mélangés composés de deux espèces ayant des caractères hydriques différents répondent différemment de leurs peuplements monospécifiques associés, comme par exemple le mélange Sapin-Hêtre. De plus, si les peuplements mélangés hêtre-sapin et ceux monospécifiques de sapin présentent une résistance similaire, c'est certainement parce que le sapin représente la plus grande part de la productivité dans les peuplements en mélange. En ce qui concerne la résilience, les peuplements de sapins semblent se rétablir plus rapidement que les peuplements de Hêtres. En effet les dommages causés par une sécheresse extrême sont plus faibles pour les espèces isohydriques (sapin).

Ainsi ces résultats montrent que les différences physiologiques des espèces peuvent expliquer pourquoi la composition peut influencer la réponse des peuplements à des événements de sécheresse extrême (peuplement mélangé Sapin-Hêtre) ou non (peuplement de Hêtres et de Chênes) (**Jourdan et al. en préparation**).

Test de l'effet des interactions locale intra- ou interspécifiques sur la stabilité (stabilité temporelle, résistance et résilience) des arbres

En complément des analyses au niveau placette, les données DISTIMACC permettent également de tester l'effet des interactions locales intra ou inter spécifique sur la stabilité temporelle, la résistance et la résilience à la sécheresse de la croissance. Ces analyses au niveau individuel permettent de séparer le rôle des interactions locales dans l'effet mélange et peuvent apporter des éléments-clés pour interpréter les patrons observés à l'échelle placette (Aussenac et al. 2017).

Ceci nécessite d'utiliser des modèles statistiques prenant en compte davantage de facteurs que l'approche placette, notamment pour caractériser l'effet du voisinage de chaque arbre (*via* des indices de compétition). Aussi le jeu de données a été complété par des mesures réalisées dans les zones tampons (couronne de 7.5 m de large autour de chaque placette dans laquelle ont été mesurés diamètre et hauteur des arbres dominants) pour estimer la compétition locale.

Pour analyser la résistance et la résilience (ou recouvrement⁸) individuel à la sécheresse, nous avons modélisé l'accroissement annuel de la surface terrière, en fonction de la taille de l'arbre, de son environnement compétitif et l'intensité de la sécheresse et de la proportion locale d'hétérospécifiques pour évaluer le rôle des interactions intra- vs. interspécifique. Là encore, nous avons séparé les analyses dans le nord et le sud pour éviter les facteurs confondants entre composition et climat sur tout le gradient.

Pour les trois espèces dans toutes les régions, l'accroissement individuel varie significativement avec le niveau de sécheresse, la saison de croissance de l'année en cours et des années précédentes. Cet « arrière effet » (*lag effect*) du climat s'estompe au bout de 3-4 ans. La résistance et le recouvrement pendant/après la sécheresse (mesurés respectivement par l'ordonnée à l'origine et la pente – voir Fig. 4.5) varient selon les espèces et le sous gradient considérés. La différence la plus frappante est la très faible résistance à la sécheresse des sapins dans le Nord, ce qui est cohérent avec la physiologie de l'espèce, le sapin ayant des valeurs intrinsèques de résistance à la sécheresse légèrement plus faibles que le hêtre (Niinemets & Valladares 2006) (Fig. 4.5).

Dans le Sud, les arbres sont plus résistants et montrent un recouvrement plus rapide que ceux du Nord. La résistance et la résilience du Hêtre et du Chêne dans le Sud sont similaires.

Identifier la stratégie des espèces lors d'une sécheresse extrême peut également être crucial pour comprendre nos résultats à l'échelle individuelle. Le Sapin, espèce isohydrique, réagit plus rapidement au stress hydrique (par la fermeture des stomates, par exemple) pour préserver ses organes de la sécheresse. En revanche, le Hêtre, espèce anisohydrique, n'adapte pas immédiatement son fonctionnement au manque d'eau au risque de perdre de façon irréversible le fonctionnement de certains organes (feuilles, branches, racines) en cas de sécheresse prolongée. Donc, pour la même intensité de sécheresse, il paraît logique d'observer une résistance plus faible du Sapin comparée au Hêtre (Fig. 4.5, à gauche).

⁸ Pour éviter toute confusion, ici il est bien question du recouvrement d'un certain niveau de croissance ou productivité.

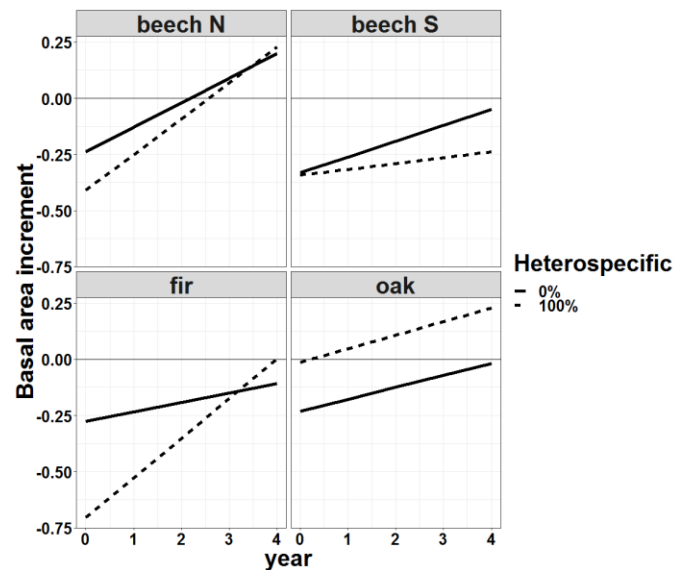


Figure 4.5 : Réponse des arbres en termes d'accroissement en surface terrière (« Basal Area Increment »), en log (cm²), après un épisode de sécheresse extrême (défini à partir des valeurs de SPEI). Les lignes pointillées et pleines représentent respectivement les réponses des individus entourés seulement d'arbres conspécifiques et celles des individus également au voisinage d'arbres hétérospécifiques.

La proportion d'arbres hétérospécifiques au voisinage d'un individu a un effet significatif sur la résistance à la sécheresse des Hêtres et Chênes dans le Sud, et des Sapins dans le Nord (Fig. 4.5). La proportion de voisins hétérospécifiques augmente significativement la résistance des Chênes, peut-être par une diminution de la compétition intraspécifique pour l'eau causée dans des peuplements mélangés (Grossiord *et al.* 2014). En revanche, la proportion d'arbres hétérospécifiques diminue la résistance des Hêtres et des Sapins dans le Nord. Pour les Hêtres des sites du Sud, nous n'avons trouvé aucune différence les individus en mélange ou en peuplements purs (Fig. 4.5).

L'effet de la proportion de voisins hétérospécifiques sur la vitesse de recouvrement après la sécheresse est importante pour le Sapin et le Hêtre dans le Nord (Fig. 4.5) : plus cette proportion augmente et plus la résilience est forte (recouvrement rapide). Cela pourrait s'expliquer grâce au caractère sempervirent du Sapin, qui peut ainsi accéder aux ressources plus tôt dans l'année que le hêtre. Donc un Sapin entouré de Hêtres subirait moins de compétition pour la ressource que l'individu entouré de Sapins. Par contre la patron serait opposé pour le Hêtre dans le Sud, alors qu'aucune différence n'a été trouvée pour le Chêne.

Test des effets diversité et climat sur la productivité et sa stabilité avec le modèle ForCEEPS

Il est difficile de quantifier l'importance relative des effets directs et indirects du changement climatique sur la productivité forestière, parce qu'ils sont intimement liés. Les travaux empiriques présentés ci-dessus illustrent cette difficulté à démêler le rôle du climat sur les différents effets possibles que peut avoir la diversité sur la productivité et sa stabilité, et ce malgré l'utilisation d'un dispositif mis en place pour essayer, autant que faire se peut, de pallier à ce problème.

Aussi, en complément de ces travaux empiriques, nous avons proposé d'utiliser le modèle ForCEEPS pour tester si un modèle, basé sur des principes simples, permettait de retrouver des patrons similaires sur les sites du dispositif, et surtout s'il pouvait permettre de faire des inférences avec des scénarios de changement climatique (cf résultats dans la tâche 1)

Les avancées dans le développement de ForCEEPS réalisées grâce à DISTIMACC ont permis de finaliser une étude complémentaire testant l'effet du changement climatique sur la relation entre diversité et productivité des forêts alpines (mais non méditerranéennes), en réalisant un grand nombre de simulations (plus de 300 000 communautés simulées). En analysant ces simulations considérant des scénarios futurs de changement climatique, nous avons d'abord montré que la productivité forestière est positivement impactée par la richesse en espèces d'arbres en conditions de climat futur, de façon cohérente avec les travaux sous climat actuel. Cependant, nos résultats suggèrent que les effets indirects, liés au changement de composition des communautés, semblent essentiels pour comprendre l'ampleur de l'impact du changement climatique sur la productivité forestière. Nous avons ainsi montré comment des conditions plus chaudes et plus sèches peuvent affecter les relations entre diversité et productivité des forêts sur le long terme, principalement via l'effet du recrutement d'espèces, améliorant ou diminuant la complémentarité entre espèces dans l'utilisation des ressources. Ainsi, la perte d'espèces-clés sous l'effet du changement climatique semble impacter plus sévèrement la productivité des écosystèmes forestiers lorsque les conditions environnementales deviennent plus difficiles dans le futur, notamment via de fortes sécheresses (Fig. 4.6), confirmant l'hypothèse de gradient de stress. Au contraire, dans les sites dont les conditions futures seraient plus favorables à la croissance des espèces d'arbres (par exemple un site froid qui « profiterait » du réchauffement), l'effet de la diversité sur la productivité serait, en moyenne, beaucoup moins important (Morin *et al.* 2018).

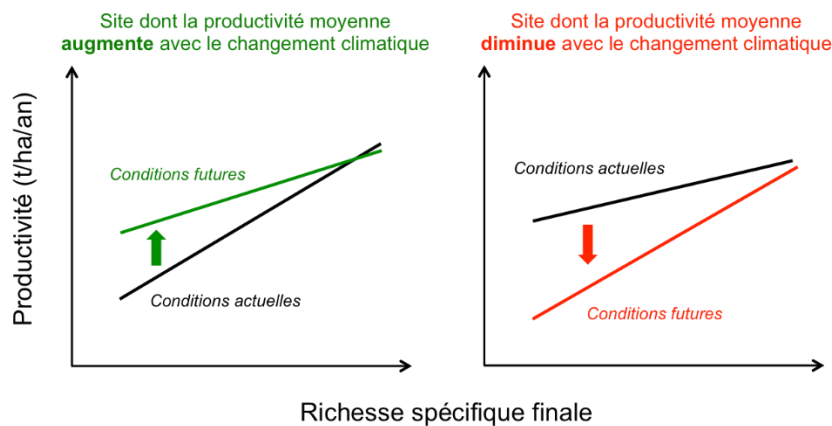


Figure 4.6 : Relation entre richesse spécifique finale (en fin de simulation) et productivité simulée en conditions actuelles (ligne noire) et en conditions futures (ligne en couleur), pour un site dont la productivité moyenne (sur toutes les simulations réalisées dans ce site) augmente avec le changement climatique [à gauche], et pour un site dont la productivité moyenne diminue avec le changement climatique [à droite]. Les flèches représentent la tendance moyenne sur la productivité. À droite, pour les sites expérimentant des conditions futures plus sévères vis-à-vis de la croissance des arbres, la pente de la droite rouge est plus forte que la droite noire, montrant que l'effet diversité sur la productivité est accru en conditions futures, à l'inverse du graphique de gauche.

4.5. Résultats pouvant faire l'objet de transfert à la gestion et l'appui aux politiques publiques

Effet de l'inégalité des tailles sur la productivité

La production courante en bois n'augmente pas nécessairement avec l'inégalité des tailles dans les peuplements. Nos résultats tendraient même à montrer un effet négatif à la fois dans les peuplements purs et mélangés avec toutefois des compensations possibles liées à la manière dont les espèces se distribuent au sein de la canopée dans les mélanges. Ces résultats semblent également indiquer que l'effet « *packing* » (c'est-à-dire la possibilité d'augmenter la densité des arbres pour une même structure en taille) pourrait jouer un rôle important dans certains effets positifs constatés dans des mélanges inéquiennes. Quoiqu'il en soit, il apparaît fondamental de contrôler l'inégalité des tailles dans les études reliant diversité des espèces-production. D'un point de vue plus appliqué, il est encore trop tôt pour pouvoir apporter des éléments précis sur les conditions (types de mélange, climat) d'un gain de productivité sur le long terme dans des peuplements inéquiennes mélangés, qui plus est dans le cadre d'une sylviculture. Le développement et l'utilisation intensive de modèles mécanistes intégrant le climat et la gestion semble une voie intéressante de progrès dans ce domaine.

Lien diversité-stabilité et lien avec le climat

Même si l'analyse du réseau de placettes porte sur peu de types de mélanges, un des résultats, cohérent sur tout le gradient, corrobore des attendus théoriques, ce qui mérite d'être souligné ici : **l'influence du climat sur l'effet du mélange sur la stabilité temporelle de la productivité annuelle des peuplements ne serait qu'indirecte, puisqu'elle dépendrait principalement de l'asynchronie de la réponse des espèces (en termes de croissance) aux conditions climatiques.** Plus les espèces composant un mélange ont des réponses au climat similaires, plus la productivité de ce mélange fluctue selon les années de la même façon que les peuplements purs des espèces composant le mélange. Cet effet apparaît indépendant de l'effet d'*overyielding*, là aussi en accord avec les attendus théoriques et la plupart des exemples décrits dans la littérature. Cependant, il faut ici rappeler que si un mélange donné montre une faible stabilité temporelle par rapport aux peuplements purs, mais également des taux significatifs d'*overyielding* (comme ici le mélange Hêtre-Sapin dans les Bauges par exemple), il est probable que le gestionnaire essaie tout de même de favoriser ce mélange. Le critère de choix primordial restant certainement le devenir du mélange avec le changement climatique, critère qui, là encore, dépend de l'identité des essences.

Sur le réseau de placettes, la productivité du mélange Hêtre-Chêne pubescent apparaît moins stable dans le temps que les peuplements purs associés, alors que la productivité du mélange Hêtre-Sapin serait, elle, plus stable. Ces résultats semblent notamment expliqués par les différences ou les similarités de réponse des espèces au climat. De plus, le mélange Hêtre-Sapin est celui qui montre, en moyenne, les plus forts taux d'*overyielding* sur le gradient. Cependant les niveaux d'*overyielding* mesurés dans les mélanges par rapport aux peuplements purs sont assez faibles en valeur absolue (au mieux + 0.7 m² / ha / an d'accroissement en surface terrière, et en moyenne + 0.15 m² / ha / an sur tout le gradient). Enfin, nos résultats indiquent que la résistance et la résilience mesurées à l'échelle de tout le peuplement semblent peu impactées par

la composition, au contraire de l'échelle individuelle. Ainsi le Sapin et le Chêne pubescent sont légèrement plus résistants quand ils sont en mélange intime avec le Hêtre. Ce dernier est aussi plus résistant à un événement de sécheresse lorsque des Sapins sont présents dans son voisinage, mais sa résistance est nettement diminuée par la présence du Chêne pubescent. Quant au recouvrement, Hêtre et Sapin montrent des récupérations de croissance plus fortes quand ils sont en mélange ensemble, alors qu'aucun effet n'a été trouvé pour le Hêtre et Chêne pubescent. Les différences physiologiques des essences semblent une piste intéressante pour expliquer pourquoi la composition peut influencer positivement la réponse des peuplements à des événements de sécheresse extrême (mélange Hêtre-Sapin) ou non (mélange Hêtre-Chêne). **Cet ensemble de résultats illustrent les propriétés intéressantes de la Hêtraie-sapinière en réponse au changement climatique, à part en situation extrême** (comme sur le Mont Ventoux).

Impact du changement climatique sur l'effet diversité sur la productivité moyenne sur une grande gamme de conditions et de mélanges

D'après nos simulations sur un gradient de sites alpins, ainsi que dans **les sites dont les conditions pourraient être plus stressantes dans le futur** (plus sèches notamment), la productivité forestière (sur le long terme) semblent être **plus sensibles à une perte d'espèces** que dans les sites dont les conditions pourraient être moins stressantes dans le futur.

4.6. Dissémination

Publications scientifiques

Seules les publications dépendant principalement de DISTIMACC ont été citées.

1. Bourdier T, Cordonnier T, Kunstler G, Piedallu C, Lagarrigues G, Courbaud B (2016). Tree size inequality reduces forest productivity: An analysis combining inventory data for ten European species and a light competition model. *PLoS ONE*, 11.
2. Cordonnier T, Bourdier T, Kunstler G, Courbaud B (soumis) Biodiversity-productivity relationships in tree communities: the interaction between size hierarchy and shade tolerance matters. *Annals of Forest Science*.
3. Cordonnier T, Smadi C, Kunstler G, Courbaud B (soumis) Size inequality and productivity in monospecific forest stands: asymmetric competition and ontogenetic growth matter. *Theoretical Population Biology*.
4. Jourdan M, Kunstler G, Morin X (à soumettre) How neighborhood interactions control individual trees temporal stability and drought resilience in mountain forests?
5. Jourdan M, Lebourgeois F, Morin X (en préparation) Tree diversity affects the resistance and resilience at the stand level, but with a strong dependence on species identity.
6. Jourdan M, Piedallu C, Baudry J, Morin X (en révision) Tree diversity and the temporal stability of mountain forests productivity: testing the effect of asynchrony, species composition and climate. *Journal of Applied Ecology*.
7. Morin X, Defossez E, Jourdan M, Baudry J (en préparation) Overyielding in two species-mixtures in natural forests depends on climate.
8. Morin X, Fahse L, Jactel H, Scherer-Lorenzen M, García-Valdés R, Bugmann H (2018) Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Nature Scientific Reports*, 8, 5627.
9. Morin X, Guillemot J, Vallet P, Dreyfus P, de Coligny F...*et al.* (En préparation) Test of the effect of diversity on forest productivity across France using a gap model.

Rapports de stages

Barrère Julien (2017) Stage de Master 2. Université de Bourgogne – Master STS – ETE – Spécialité Biologie des Organismes et des Populations – Parcours Biodiversité et Conservation. *Influence of ungulates browsing and climate on the physicochemical properties of leaves and twigs in beech-fir-spruce mixed forests*.

Duquesnoy-Mitjavila Alice (2017) Stage de Master 1, AgroParisTech. *Modélisation du lien diversité-productivité des écosystèmes forestiers en contexte de changement climatique*

Présentations orales

Defossez E., Garcia-Valdés R. and Morin X. Positive effect of species richness on wood and leaf productivity along a climatic gradient in European forests. Lille - BES-SFE joint Annual meeting December 9-12 2014.

Jourdan M. & Morin X. Relationship contrasted between diversity and forest's stability in context of global change. 102nd Annual Meeting of the Ecological Society of America. Portland (OR, USA), August 6-11 2017.

Jourdan M. & Morin X. Role of diversity on the stability of forest ecosystems in context of global change. Marseille - SFE Annual meeting October 25-28 12 2016.

Morin X. Le projet DISTIMACC. Séminaire conjoint REACTIF (ADEME) et BGF. (*présentation invitée*). Paris, 29 mars 2016.

- Morin X. Étudier les impacts directs et indirects du changement climatique sur la productivité forestière à l'aide d'un modèle de dynamique forestière. Journées CAQSI à Montpellier 7-8 avril 2016.
- Morin X. Une approche inter-échelles pour estimer l'effet du changement climatique sur la diversité et le fonctionnement des forêts mélangées. Workshop « Forêts Mélangées ». Irstea Nogent-sur-Vernisson. 8-9 juin 2015.
- Morin X. Mieux comprendre les processus d'influence du climat sur les arbres pour anticiper les effets de son évolution sur la composition et le fonctionnement des forêts (*présentation invitée*). « 25 ans du réseau RENECOFOR ». Beaune (France), 11-13 octobre 2017.
- Morin X. & Garcia-Valdés R. The impact of climate change on European forests productivity is strongly related to changes in tree biodiversity. 102nd Annual Meeting of the Ecological Society of America. Portland (OR, USA), August 6-11 2017.

Autres formes de dissémination

- M Jourdan, R Beugnon, S Hättenschwiler and X Morin (2017) Diversity effect on the stability of forest processes under climate change: productivity and decomposition. Journées d'Ecologie Fonctionnelle. *Poster*.
- M Jourdan, S Hättenschwiler and X Morin (2016) Rôle de la diversité sur la stabilité du fonctionnement des écosystèmes forestiers dans un contexte de changement climatique. Poster Séminaire REACTIF/BGF. *Poster*.
- Morin X (2018) Le changement climatique renforce la sensibilité du fonctionnement des écosystèmes forestiers à la diversité en espèces d'arbres. *E-communication* sur le site de l'INEE (CNRS) dans la rubrique « En direct des laboratoires ». <http://www.cnrs.fr/inee/communication/breves/b359.html> 25 avril 2018.

4.7. Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche

Ce dispositif et les mesures dendrométriques réalisées et à venir seront mis à disposition de tous programmes de recherche. Ainsi, le projet ANR DIPTICC (2017 -2020) bénéficie déjà de ce dispositif. C'est dans le cadre de ce projet que seront mesurés les traits foliaires d'un sous échantillon d'arbres dominants et dominés sur 30 placettes du gradient (soit deux triplets pour chaque site, sauf Luberon-Lagarde).

De plus, la validation de ForCEEPS sur la France réalisée dans le cadre de DISTIMACC (voir partie « Repère Méthodologiques ») permet de tester la robustesse des résultats trouvés dans **Morin et al. (2018)** (Fig. 4.5), mais sur une plus grande gamme de conditions. Elle permet aussi de réaliser le test de l'hypothèse d'assurance (Yachi & Loreau 1999) sur une large échelle de peuplements et de conditions environnementales. Il s'agit notamment de quantifier la stabilité des peuplements selon un ensemble de composition en espèces différentes, et d'explorer l'effet de conditions climatiques futures sur le patron trouvé, selon un ensemble de sites couvrant une large gamme de conditions climatiques et de sol, et pour lesquels le modèle est validé (par exemple les sites RENECOFOR). Ces travaux, actuellement en cours, mais font partie intégrante de DISTIMACC (**Morin et al. en prép.**).

4.8. Références (en gras les publications citées issues à DISTIMACC)

- Arthur, C.M., Dech, J.P., 2016. Species composition determines resistance to drought in dry forests of the Great Lakes – St. Lawrence forest region of central Ontario. *J. Veg. Sci.* 27, 914–925.
- Aussenac R, Bergeron Y, Ghotso Mekontchou C, Gravel D, Pilch K, Drobyshev I (2017) Intraspecific variability in growth response to environmental fluctuations modulates the stabilizing effect of species diversity on forest growth. *Journal of Ecology*, 105, 1010–1020.
- Bourdier T, Cordonnier T, Kunstler G, Piedallu C, Lagarrigues G, Courbaud B (2016). Tree size inequality reduces forest productivity: An analysis combining inventory data for ten European species and a light competition model. *PLoS ONE*, 11.**
- Cordonnier T, Bourdier T, Kunstler G, Courbaud B (soumis) Biodiversity-productivity relationships in tree communities: the interaction between size hierarchy and shade tolerance matters. *Annals of Forest Science*.**
- Cordonnier T, Smadi C, Kunstler G, Courbaud B (soumis) Size inequality and productivity in monospecific forest stands: asymmetric competition and ontogenetic growth matter. *Theoretical Population Biology*.**
- DeClerk FAJ, Barbour MG, Sawyer JO (2006) Species richness and stand stability in conifer forests of the Sierra Nevada. *Ecology*, 97, 2787–2799.
- Grossiord C, Granier A, Ratcliffe S *et al.* (2014) Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 14812–5.
- Ishii H, Azuma W, Nabeshima E (2013) The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecological Research*, 28, 191-198.
- Jourdan M, Kunstler G, Morin X (à soumettre) How neighborhood interactions control individual trees temporal stability and drought resilience in mountain forests?**
- Jourdan M, Lebourgeois F, Morin X (en préparation) Tree diversity affects the resistance and resilience at the stand level, but with a strong dependence on species identity**
- Jourdan M, Piedallu C, Baudry J, Morin X (en révision) Tree diversity and the temporal stability of mountain forests productivity: testing the effect of asynchrony, species composition and climate. *Journal of Applied Ecology*.**
- Jucker T, Bouriaud O, Avacaritei D, Coomes DA (2014) Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters*, 17, 1560–1569.
- Kelty MJ, Larson BC, Oliver CD (1992) The ecology and silviculture of mixed-species forests. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Mérian P, Lebourgeois F (2012) Size-mediated climate–growth relationships in temperate forests: a multi-species analysis, *Forest Ecology and Management*, 261, 1382-1391.
- Lloret F, Keeling EG, Sala A (2011) Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120, 1909–1920.
- Loreau M, de Mazancourt C (2013) Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 106–115.
- Morin X, Defosse E, Jourdan M, Baudry J (en préparation) Overyielding in two species-mixtures in natural forests depends on climate**
- Morin X, Fahse L, Jactel H, Scherer-Lorenzen M, García-Valdés R, Bugmann H (2018) Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Nature Scientific Reports*, 8, 5627.**
- Morin X, Fahse L, de Mazancourt C, Scherer-Lorenzen M, Bugmann H (2014) Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecology Letters*, 17, 1526–1535.
- Morin X, Fahse L, Scherer-Lorenzen M, Bugmann H (2011) Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, 14, 1211–1219.
- Morin X, Guillemot J, Vallet P, Dreyfus P, de Coligny F...et al. (En préparation) Test of the effect of diversity on forest productivity across France using a gap model.**
- Niinemets U, Valladares F (2006) Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate, Northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76, 521–547.
- del Río M, Pretzsch H, Ruiz-Peinado R et al. (2017) Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*-*Fagus sylvatica* mixtures across Europe (ed Hector A). *Journal of Ecology*, 105, 1032–1043.
- Toigo M, Vallet P, Perot T, Bontemps JD, Piedallu C, Courbaud B (2015) Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, 103, 502–512.
- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 1463–1468.

5. Tâche 3 : Réponse du succès de régénération des arbres à la diversité des espèces de couvert et aux conditions environnementales

5.1. Contexte de la tâche et hypothèses testées

Cette tâche avait pour but de tester comment la diversité en essences pouvait impacter le succès de régénération des espèces-cibles, et comment cet effet dépendait des conditions climatiques. En effet, alors que le mélange d'essence apparaît comme une des possibilités pour en tamponner les effets du changement climatique, les impacts du mélange sur la phase de régénération, cruciale pour le renouvellement des peuplements, et levier d'action primordial pour le gestionnaire, demeurent cependant largement méconnus.

Cette tâche se voulait avant tout exploratoire (voir la partie « *Ajustements* »), pourtant une hypothèse a naturellement émergé : selon la littérature, la complémentarité d'architecture entre essences et leur plasticité est censé mener à un « *canopy packing* », c'est-à-dire que les forêts plus diversifiées utilisent l'espace de la canopée plus efficacement que les forêts avec moins d'espèces, notamment les forêts monospécifiques. Ainsi selon cette hypothèse, les peuplements mélangés devraient avoir en moyenne des LAI (« *Leaf Area Index* ») plus forts que les peuplements purs (Jucker *et al.* 2014, Morin 2015). L'effet collatéral d'une telle observation, si elle est vérifiée, devrait donc se traduire par moins de lumière au sol dans les mélanges (Morin *et al.* 2011). Nous supposons donc qu'en cas de *canopy packing*, le succès de régénération pourrait être plus faible dans les mélanges.

Au-delà de l'effet mélange, il est aussi fondamental de comprendre la réponse de la phase de régénération aux contraintes climatiques. Nous avons donc utilisé nos données pour explorer les différences dans les stratégies d'allocation des ressources des semis le long de gradients climatiques. Ainsi, dans un but plus descriptif, nous avons testé si les traits fonctionnels foliaires et chimiques des semis de Sapin et de Hêtre variaient entre peuplements purs et mélangés, et selon les diverses conditions climatiques du gradient. Nous avons aussi échantillonné des semis d'Epicéa si présents dans les placettes. Nous avons supposé que la température a un effet négatif sur le SLA – « *Specific Leaf Area* » (surface spécifique foliaire : un trait fonctionnel reflétant le taux de croissance foliaire et l'activité photosynthétique). En effet, une augmentation de température peut induire un stress hydrique généralement associé à une diminution du SLA. Parce que les températures plus froides ont tendance à diminuer les absorptions de nutriments, nous nous attendions également à ce que les teneurs foliaires en azote et phosphore des semis augmentent avec l'augmentation des températures.

- Quel est l'effet du mélange sur l'éclairement au sol ? (Autrement dit observe-t-on du « *canopy packing* » sur le gradient ?)

Puis, pour chaque essence, nous avons donc cherché à répondre aux questions suivantes :

- Quel est l'effet du mélange sur :
 - o La densité de semis de l'année ?
 - o La structure en taille de la strate de régénération ?
 - o L'allométrie hauteur / diamètre des semis ?
 - o La transition des semis entre classes de hauteur d'une année à l'autre ?
 - o Les traits fonctionnels et chimiques des semis ? (ici Hêtre et Sapin, mais aussi Epicéa)
- Quel est l'effet de la sécheresse sur :
 - o La densité de semis de l'année ?
 - o La structure en taille de la strate de régénération ?
 - o La transition entre classes de taille ?

Cette tâche s'est donc focalisée sur les peuplements composés de Hêtre et de Sapin sur la partie Nord du réseau de placettes, parce que ces travaux ont été principalement réalisés par M. Bernard, dont la thèse était centrée uniquement sur ces essences. Notons que les mesures (hors mesures de traits) ont aussi été réalisées sur les peuplements du Sud (Hêtre et Chêne pubescent), mais elles n'ont pas encore été analysées.

5.2. Ajustements par rapport à la proposition initiale

Cette tâche avait été identifiée dès l'évaluation initiale du projet comme celle dont les objectifs devaient être davantage définis, du fait des nombreux co-facteurs affectant potentiellement la dynamique de régénération. Plus généralement, il a aussi été évoqué une possible suppression de cette tâche étant donné le caractère ambitieux du projet, comme souligné là aussi dès le départ. En effet, l'analyse de l'effet du mélange sur la régénération peut être complexifiée par la difficulté de la prise en compte des semenciers et du couvert. De plus, nous avons bien conscience que la durée du projet était certainement trop courte pour compenser le risque d'une production de graines trop rare pour pouvoir détecter un signal.

Aussi il avait décidé que cette tâche devenait davantage exploratoire, et que les livrables de cette tâche pouvaient être supprimés.

Après discussions au sein du consortium et après les remarques du CS de BGF, nous avons donc modifié les analyses prévues, en réalisant (i) une analyse plus descriptive des ratios entre classe de taille comme indicateur du taux de régénération, permettant de tester les effets du mélange et du climat sur les patrons de régénération à travers le recentrage sur le test du « *canopy packing* » et de ses conséquences, puis (ii) en comparant la signature fonctionnelle (*via* une analyse de traits fonctionnels sur les semis de Sapin, Hêtre, mais aussi Epicéa) entre peuplements purs et mélangés. Même si ces analyses n'ont pu concerner que la partie Nord du gradient de DISTIMACC, nous avons finalement pu obtenir des résultats intéressants sur la régénération, et fournir deux nouveaux livrables (deux articles scientifiques, **Bernard et al. en préparation**, et **Barrère et al. soumis**).

Enfin la partie de modélisation devant utiliser ForCEEPS pour tester si le succès de régénération variait entre peuplements purs et mélangés a été reportée, du fait de la priorité donnée à la tâche 1 concernant les simulations ForCEEPS. Cependant il est notable que M. Bernard a réalisé pendant sa thèse des simulations avec SAMSARA (travaux en cours – **Bernard et al. en préparation b**).

Il est important de mentionner que cette tâche a pu bénéficier de l'aide de Marianne Bernard (IPEF, financement FCPR MAAF 2015-2018), dont la thèse a porté sur l'effet de l'herbivorie par les grands ongulés et du climat sur la régénération forestière (direction : Sonia Saïd, co-direction : V. Boulanger, X. Morin). En effet, un chapitre de sa thèse a concerné l'étude de la régénération sur les sites Mont Ventoux, Vercors-Lente, et Bauges, en se focalisant sur le Hêtre et le Sapin (missions de terrain financées par DISTIMACC).

5.3. Moyens mis en œuvre

Cette tâche s'est donc focalisée sur la partie Nord du gradient DISTIMACC, à savoir les sites des Bauges, du Vercors (Lente) et du mont Ventoux (versant Nord). Pour échantillonner la régénération (semis de l'année et jeunes arbres), un protocole a été établi en adéquation avec un protocole d'IRSTEA. En effet, un échantillonnage de la régénération avait été mis en place lors du projet BioProFor (sur 39 placettes, en 2014), mais il était beaucoup trop chronophage. Les deux protocoles sont présentés ci-dessous.

- Protocole 2014 :

Chaque placette est un cercle de 10 m de rayon divisé en 16 parties : 8 centrales et 8 périphériques (Fig. 3.1), d'aire égale. Le premier 8ème se trouve au Nord, les suivants sont numérotés en tournant dans le sens anti-trigonométrique.

Dans un 8ème sur deux (parties noircies sur la Fig. 5.1), les essences et le nombre d'individu de chaque classe ont été relevés. Le diamètre au collet et la hauteur des individus < 2,5 m (5 individus s'il y en avait plus de 5 de l'essence) et de tous les individus > 2,5 m ont été mesurés. L'essence, le diamètre à 1,3 m (« *DBH* ») (si *DBH* < 7,5 cm), la hauteur des arbres présents sur la placette ont été relevés ainsi que l'exposition, la pente et la position géographique de la placette.

- Protocole 2016 et 2017 :

Dans ce protocole, 4 quadrats d'1 m² sont placés à proximité du centre de chaque placette, tels que leur angle extérieur soit à 5 m du piquet central, et pointe vers un point cardinal. Au sein de ces quadrats, les semis de l'année de chaque essence sont comptés. La hauteur (< 1,30 m) et le diamètre au collet des autres semis sont relevés.

Dans les 40 m² centraux de la placette (cercle de ~ 3,6 m de rayon), l'essence des perches (hauteur > 1,30 m) est relevée, leur hauteur et leur diamètre au collet mesurés.

De plus, un indice d'abrouissement est relevé dans cette même zone, selon la méthode Aldous (Aldous, 1944), qui consiste à attribuer à chaque essence < 2 m de haut une note de recouvrement (5 classes, de 1 à 5), et une note d'abrouissement (6 classes, de 0 à E).

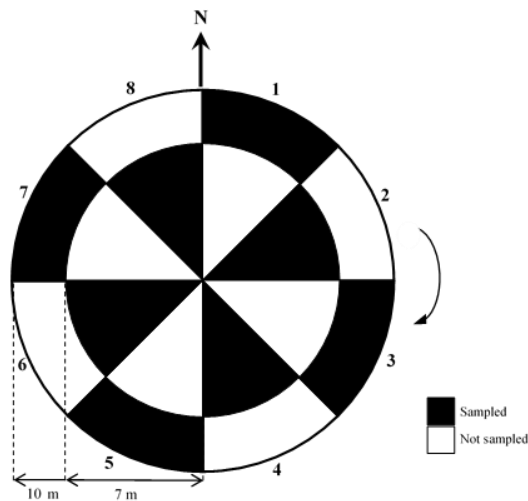


Figure 5.1 : Schéma décrivant les zones échantillonnées avec le protocole 2014. Les parties noircies correspondent aux zones échantillonnées.

- Mesures de la lumière au sol

L'éclairement sous couvert a été mesuré sur chaque placette grâce à 5 photos hémisphériques (Nikon *fish-eye converter* FC E8) prises vers le ciel, à 1 m du sol : une au centre de la placette, et 4 à 4 m dans chaque direction cardinale.

- Mesures climatiques

Dans chaque triplet, une placette est équipée d'une station météo mesurant toutes les 3 h la température et l'humidité relative. Les stations sont placées sur la face nord du tronc d'un gros arbre central, à ~ 5 m du sol. Les triplets des Bauges ont été équipés en 2017, ceux du Vercors en 2014, 2015 et 2016, ceux du Ventoux en 2015. Cependant, pour des raisons d'homogénéité des données climatiques, nous avons utilisé les données simulées par le modèle DIGITALIS (web portal SILVAE, AgroParisTech-INRA et LERFoB) mises à disposition par Christian Piedallu (AgroParisTech Nancy). Pour tester l'effet des conditions climatiques, nous avons choisi de nous concentrer sur l'effet de la sécheresse (comme dans la tâche 2), car les conditions hydriques seront les plus limitantes dans cette zone avec le changement climatique. Pour cette analyse nous avons utilisé l'indice d'aridité de Martonne, que nous avons calculé sur les données printanières (avril – mai – juin) de la sorte :

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

où « P » correspond aux précipitations (cumul avril – mai – juin), « T » aux températures (moyenne avril – mai – juin). Ainsi, plus I_{printps} est important, plus le site est humide et froid (moins il est « aride »). Il n'était pas possible d'utiliser des indices d'aridité plus complexes (comme le SPEI) car nous ne disposions que de 3 années de données climatiques.

- Mesures de traits

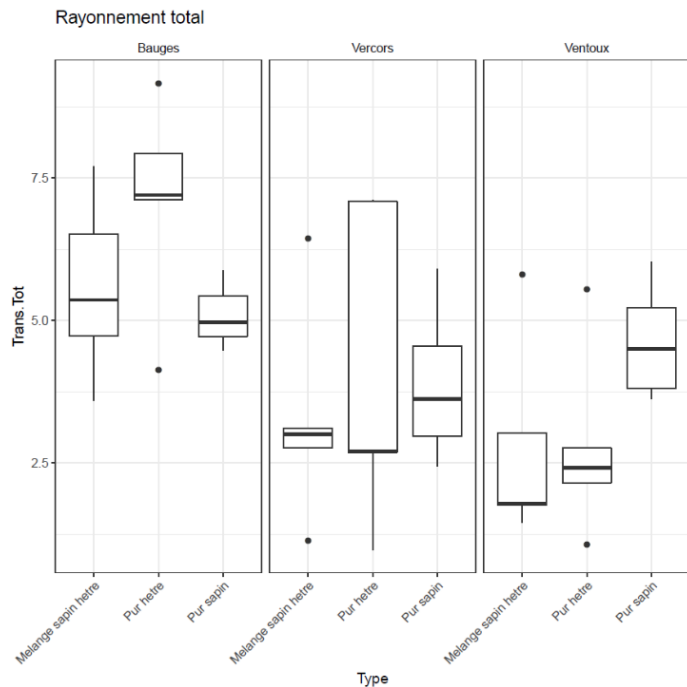
Les effets de la température sur les caractères foliaires ont été étudiés le long du gradient climatique couvert par les placettes (gradient latitudinal et altitudinal) dans les Alpes françaises. Dans chaque placette du gradient nous avons échantillonné trois individus de chaque espèce (sapin, hêtre, épicéa) : sur les conifères nous avons prélevé trois rameaux de l'année, sur les hêtres trois feuilles de l'année. La taille des individus échantillonnés variait entre 10 cm et 2 m. Nous avons ensuite mesuré les caractères liés à l'investissement dans la croissance (SLA), la valeur nutritionnelle (teneur en azote, phosphore et carbone), et leur résistance structurelle (résistance des rameaux / feuilles à l'étirement) (voir **Barrère et al., soumis**).

5.4. Résultats obtenus et interprétations

Quel est l'effet du mélange sur l'éclairement au sol ? (Autrement dit observe-t-on du « canopy packing » sur le gradient ?)

La lumière au sol était en moyenne plus forte dans les peuplements purs que dans les peuplements mélangés. Ainsi les peuplements mélangés sont en moyenne significativement plus sombres que les peuplements purs. **Ce résultat confirme, pour la Hêtraie-sapinière, un patron attendu d'après la théorie, en cas de complémentarité de niche entre essences.**

Figure 5.2 : Variation du pourcentage de lumière transmise au sol en peuplements purs ou mélangés dans le Bauges, le Vercors, et le Ventoux. Le rayonnement est exprimé en pourcentage de lumière par rapport à une zone sans couvert (l'unité de base était du lumen). De plus, les comparaisons au sein de chaque triplet montrent que le pourcentage de lumière transmise au sol est plus faible en peuplements mélangés qu'en peuplements purs dans plus de 2 cas sur 3.



Quel est l'effet du mélange sur :

- *La densité de semis de l'année ?*

Il y avait très peu de différences de densité de semis de l'année entre peuplements purs et mélangés, (légèrement plus de semis de sapin dans les peuplements purs de sapin), et ce malgré un éclairage au sol moindre dans les mélanges. **Le canopy packing ne semble donc pas avoir d'impact sur le succès de régénération.**

La variabilité interannuelle de la densité de semis des deux essences était très forte, comme attendu (année de *masting* en 2016 avec beaucoup de semis en 2017, surtout pour le Hêtre). Cette forte variabilité peut masquer les différences entre peuplements purs et mélangés.

- *La structure en taille de la strate de régénération ?*

La différence de structure en taille de la strate de régénération entre les peuplements purs de Sapin et les mélanges (les peuplements mélangés ayant des structures en taille plus variées que les peuplements purs) augmente dans un contexte ombragé et plus « aride » (c'est-à-dire dans les conditions plus chaudes et sèches). Pour le Hêtre, cette différence augmente seulement en milieu plus ombragé.

- *L'allométrie hauteur / diamètre des semis ?*

Les semis de Hêtre tendent à être plus grands et plus fins en peuplement mélangé qu'en peuplement pur (Fig. 5.3). La tendance est plutôt inversée pour les semis de sapin, mais la différence est minime (même si significative).

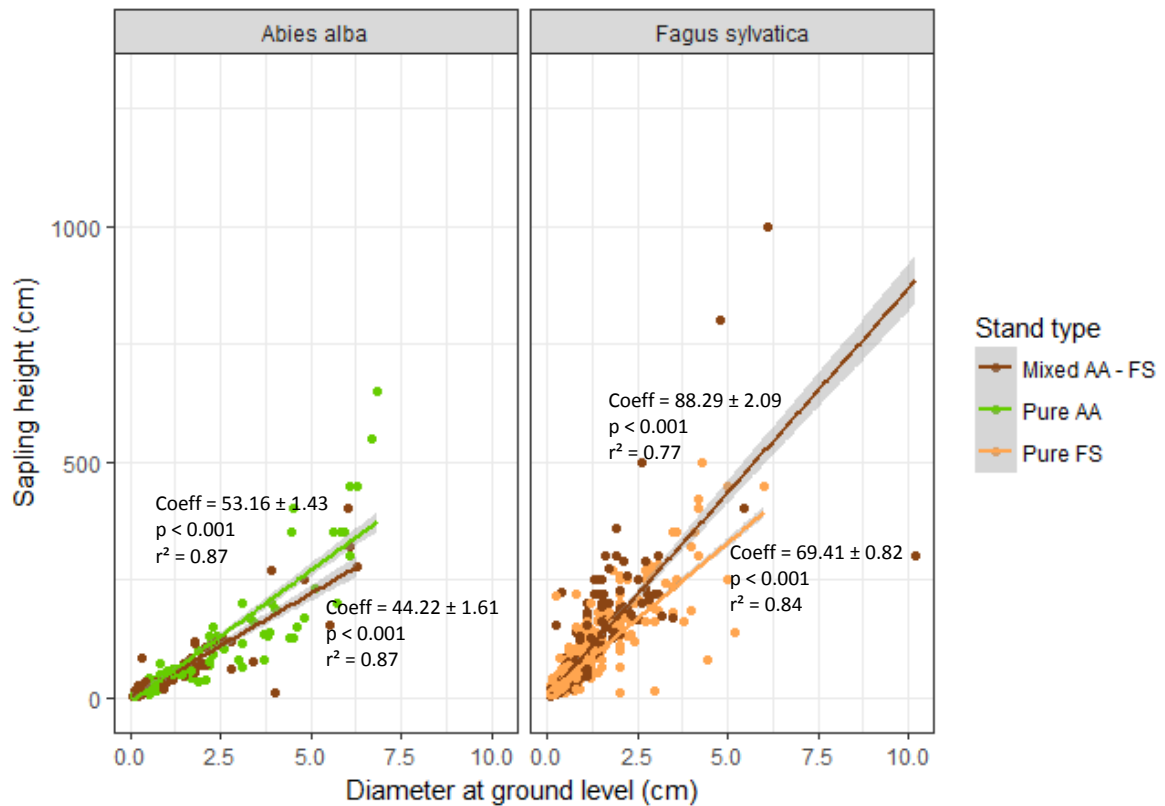


Figure 5.3 : Allométrie entre diamètre au collet et hauteur des semis de Hêtre - *Fagus sylvatica*. (FS) et de Sapin - *Abies alba* (AA) en peuplements purs (« Pure ») et mélangés (« Mixed »).

- *La transition des semis entre classes de hauteur d'une année à l'autre ?*

Nous avons manqué de puissance statistique pour répondre à cette question.

- Les traits fonctionnels et chimiques des semis ?

Le rapport C: N augmente significativement avec la température pour le Sapin et le Hêtre (Fig. 5.4), mais aucun effet n'a été détecté pour l'Epicéa (avec cependant un seul site testé pour cette espèce). La température n'a eu aucun effet sur le SLA ou sur la teneur en éléments ou en composés phénoliques des espèces, mais elle était positivement corrélée avec la résistance structurale et négativement avec la teneur en carbone pour le Sapin. Ces résultats indiquent que les trois espèces montrent différents degrés de plasticité dans l'allocation des ressources en réponse aux changements environnementaux. Aucune différence significative n'a été trouvée entre peuplements purs et mélangés pour le Hêtre et le Sapin.

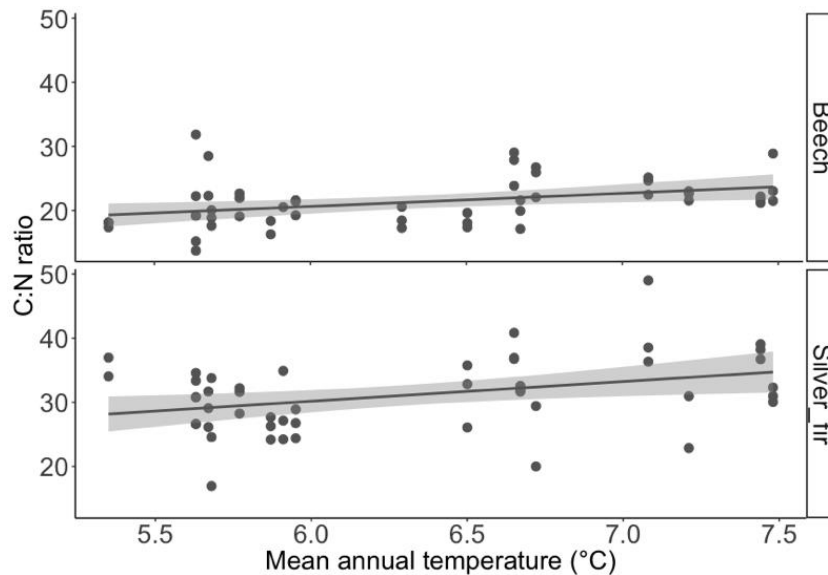


Figure 5.4 : Ratio C:N des feuilles de Hêtre (« Beech ») et Sapin (« Silver fir ») en fonction de la température moyenne annuelle des placettes. La pente est significativement différente de zéro pour les deux droites de régression ($p = 0.011$ pour le Sapin et $p = 0.004$ pour le Hêtre).

Quel est l'effet du climat (indice d'aridité) sur les semis :

Que ce soit pour la densité de semis de l'année, la structure en taille de la strate de régénération, ou la transition entre classes de taille, soit nous avons manqué de puissance statistique, soit aucun effet n'a été montré par nos analyses.

Nous voulions noter que ces travaux ont aussi été complétés par des tests de l'effet de l'abroutissement sur les semis. Ainsi la hauteur des semis a été montrée comme un facteur déterminant de l'abroutissement pour le Hêtre et Sapin (les semis abroutis étant en moyenne plus grands). Des différences de résistance à l'arrachement et de composition chimique ont aussi été trouvées entre arbres abroutis et non abroutis (Bernard *et al.* en préparation, Barrère *et al.* soumis).

5.5. Résultats pouvant faire l'objet de transfert à la gestion et l'appui aux politiques publiques

Cette tâche était la plus exploratoire du projet. Néanmoins, le résultat lié au *canopy packing* - les mélanges étudiés sur le gradient de placettes ont des LAI plus forts que les peuplements purs – et à son absence de « coût » vis-à-vis de la régénération du Hêtre et du Sapin peut mériter d'être communiqué aux gestionnaires, ou du moins d'être approfondi.

Plus généralement, nos résultats et les difficultés de puissance statistiques confirment l'importance des suivis à long terme pour les questions de régénération (Bernard *et al.* 2017). De plus, il faut noter que les questions liées à la régénération étaient parmi celles qui ont suscité le plus d'intérêt par les gestionnaires des sites sélectionnés lors de la mise en place et du suivi du réseau de placettes. Ainsi le suivi de la régénération réalisé pendant DISTIMACC se poursuivra dans les années à venir.

5.6. Dissémination

Publications scientifiques

- 1- Barrère J, Saïd S, Morin X, Boulanger V, Rowe N, Amiaud B, Bernard M (soumis) Both temperature and ungulate browsing increase silver fir shoots structural resistance in mixed forests.
- 2- Bernard M, Saïd S, Boulanger V, Jourdan M, Kunstler G, Defossez E, Morin X (en préparation) Mixed stands' multiple benefits: what about the regeneration phase?

Rapports de stages

Barrère Julien (2017) Stage de Master 2. Université de Bourgogne – Master STS – ETE – Spécialité Biologie des Organismes et des Populations – Parcours Biodiversité et Conservation. Influence of ungulates browsing and climate on the physicochemical properties of leaves and twigs in beech-fir-spruce mixed forests (7 mois).

Présentations orales

Bernard M, Boulanger V, Morin X, Saïd S (2017) Are plant – ungulates interactions related to climate? Comparison of consumption indexes along elevation gradients in across a latitudinal gradient of European sites. International Union of Game Biologists, Montpellier, Août 22-25 2017.

Autres formes de dissémination

Bernard M, Saïd S, Boulanger V, Morin X (2015). Herbivory, climate change and regeneration... a tricky cohabitation in fir – beech – spruce – mixed forests. Workshop on the effects of ungulate browsing on forest regeneration and silviculture, WSL, Zurich. Octobre 2015. (poster)

5.7. Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche

Comme évoqué, le suivi de la régénération réalisé pendant DISTIMACC se poursuivra, au moins pour les 3 prochaines années dans le cadre du projet DIPTICC et avec le soutien de base du CEFE.

De plus, les analyses de traits fonctionnels et chimiques réalisées au cours de cette tâche vont profiter à celles prévues dans le projet DIPTICC sur les traits des adultes.

Les simulations avec SAMSARA évoquées plus haut pour tester sur un site (Prénoval, Jura), l'effet d'une régénération diminuée en réponse au changement climatique sur la structure future des peuplements devraient être disponible durant l'été 2018 (travaux en cours, menés par M. Bernard avec Benoît Courbaud – IRSTEA Grenoble). Ces travaux feront l'objet d'une publication scientifique dans la thèse de M. Bernard.

Enfin il est toujours prévu d'utiliser ForCEEPS pour tester si le succès de régénération variait entre peuplements purs et mélangés, sur une gamme plus large de mélanges et de conditions abiotiques.

5.8. Références

- Barrère J, Saïd S, Morin X, Boulanger V, Rowe N, Amiaud B, Bernard M (soumis) Both temperature and ungulate browsing increase silver fir shoots structural resistance in mixed forests.
- Bernard M, Saïd S, Boulanger V, Jourdan M, Kunstler G, Defossez E, Morin X (en préparation) Mixed stands' multiple benefits: what about the regeneration phase?
- Jucker T, Bouriaud O, Avacaritei D, Coomes DA (2014) Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters*, 17, 1560–1569.
- Morin X (2015) Species richness promotes canopy packing: a promising step towards a better understanding of the mechanisms driving the diversity effects on forest functioning. *Functional Ecology*, 29, 993–994.
- Morin X, Fahse L, Scherer-Lorenzen M, Bugmann H (2011) Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, 14, 1211–1219.

6. Tâche 4 : Résilience de la décomposition des litières en fonction de la diversité des espèces de couvert et des conditions environnementales

6.1. Contexte de la tâche et Hypothèses testées

L'importance des facteurs environnementaux, surtout climatiques, de la qualité de la matière organique morte, surtout végétale, et des organismes du sol dans le contrôle de la décomposition et du recyclage des éléments est bien étudié et connu depuis longtemps (Swift *et al.* 1979, Coûteaux *et al.* 1995, Cornwell *et al.* 2008). Plus récemment on a commencé à mieux comprendre le rôle de la biodiversité (Hättenschwiler *et al.* 2005) et à remettre en cause le contrôle (macro)climatique en mettant l'accent plutôt sur les conditions microclimatiques (Bradford *et al.* 2014, Joly *et al.* 2017). Ces développements récents dans la compréhension de la décomposition de la matière organique morte et du recyclage des éléments pendant ce processus ont mis en évidence le rôle majeur qu'y joue la composition des communautés végétales. Les études ont mis en avant autant des effets indirects *via* le microclimat et des effets directs *via* une plus grande diversité de ressources pour les organismes hétérotrophes du sol. Le changement climatique et les modifications de composition et de diversité des communautés naturelles devraient donc fortement influencer la décomposition ainsi que les cycles biogéochimiques qui en découlent. Malgré ce constat, très peu de choses sont connues sur l'interaction entre changement climatique et biodiversité, et les conséquences sur les cycles biogéochimiques dans des écosystèmes naturels.

Dans cette tâche 4, nous avons cherché à quantifier comment des événements climatiques extrêmes et la composition des peuplements pourraient influencer la décomposition et le recyclage du carbone et de l'azote dans des écosystèmes forestiers. Pour ce faire, nous avons mis en place une importante expérimentation de décomposition de litière foliaire *in situ* sur les quatre sites du Vercors, Mont Ventoux, Grand Lubéron et de la Sainte Baume. Pour ce travail, deux triplets ont été sélectionnés pour chaque site : un à basse altitude et un à haute altitude.

Les dispositifs expérimentaux ont été placés sur chaque placette des triplets choisis. Quatre blocs de répétitions statistiques ont été installés contenant chacune huit sachets de litière correspondant au peuplement arboré de la placette et quatre sachets de matériel standard. L'expérimentation a duré 30 mois (octobre 2015 à avril 2018), comprenant trois hivers et deux étés. En mesurant la perte en masse et la concentration de carbone et d'azote de la litière avec 5 récoltes consécutives, nous avons suivi la dynamique du carbone et de l'azote en fonction de la composition du couvert d'arbre (monoculture vs. mélange) sur un gradient climatique. Nous avons testé **l'hypothèse 1) : les peuplements en mélange accélèrent la décomposition directement via la diversité chimique des litières et indirectement via de meilleures conditions microclimatiques.**

Pour s'intéresser aux conséquences du changement climatique, des systèmes d'exclusion totale de pluie ont été installés à la moitié des blocs expérimentaux, c'est-à-dire deux par placette, pendant trois mois en été afin d'accentuer la sécheresse estivale. Avec cette manipulation expérimentale nous avons testé **l'hypothèse 2) : une sécheresse accrue ralentit la décomposition et ceci d'une manière plus importante dans le Nord du gradient où les forêts sont moins adaptées à une sécheresse estivale.** Pour comprendre l'interaction entre diversité des peuplements et sécheresse estivale nous avons testé enfin **l'hypothèse 3) : la résistance et le recouvrement du processus de décomposition face à une sécheresse estivale accrue sont plus importants dans les mélanges que dans les peuplements purs** (autrement dit le test de l'hypothèse d'assurance, Yacchi & Loreau 1999).

6.2. Ajustements par rapport à la proposition initiale

La proposition initiale prévoyait une évaluation complète des trois facteurs majeurs du contrôle de la décomposition, soit les facteurs environnementaux (essentiellement climatiques), la qualité chimique de la litière, et la composition des communautés de décomposeurs. Ce dernier facteur est difficile à évaluer en raison de la forte complexité des réseaux trophiques du sol. Notre idée initiale était de caractériser en détail la macrofaune du sol qui joue un rôle majeur dans la décomposition et qui est souvent ignorée. Cependant, nous avons été amenés à abandonner cette caractérisation des communautés de la macrofaune pour deux raisons principales : 1) la taille des placettes (10 mètres de rayon) n'est pas assez grande pour évaluer la composition de la macrofaune propre au peuplement de la placette. En effet, un grand nombre des espèces de la macrofaune sont très mobiles. De ce fait elles ne sont pas exposées uniquement à la composition du peuplement de la placette, mais aussi à d'autres espèces d'arbres dans le voisinage immédiat ; 2) l'enveloppe budgétaire du projet était trop limitante pour fournir l'aide technique nécessaire pour le traitement et l'expertise taxonomique complet de l'échantillonnage, ce qui aurait constitué une masse de travail très conséquente⁹. Nous n'avons pas non plus pu déterminer la biomasse microbienne dans la litière en décomposition pour les mêmes raisons : manque de personnel (analyses très chronophages) et de moyens. L'abandon de ce volet ne permet pas de rédiger l'article scientifique sur l'importance relative des différents facteurs de contrôle comme prévu dans la proposition initiale (livrable 4.2). Néanmoins les données

⁹ En effet, il nous semble important de rappeler que le projet DISTIMACC n'a pas pu s'appuyer sur d'autres financements autres que la demi-bourse ADEME de M. Jourdan et aussi de l'aide fournie par M. Bernard dans le cadre de sa thèse (mais restreinte à la tâche 3).

disponibles étant très riches, d'autres livrables qui n'étaient pas listés dans la proposition initiale, sont prévus dans les mois à venir.

Un autre ajustement concerne le choix des litières utilisées pour l'expérimentation de décomposition, un point qui était soulevé par le conseil scientifique suite au rapport intermédiaire. En étudiant la décomposition on se heurte régulièrement à la durée courte des projets ce qui rend très difficile l'étude d'un processus qui produit des données intéressantes et exploitables seulement à partir de deux ans, au mieux. Il était donc impératif de préparer et de mettre en place les 1280 sachets de litière sur l'ensemble des sites au plus tard à l'automne 2015 (pendant la chute des litières des espèces décidues). Cela ne laissait pas assez de temps pour collecter des litières *in situ* (surtout avec la difficile collecte des litières de Sapin, car très étalées dans le temps), confectionner l'ensemble des sachets de litière et les mettre en place. Nous avons donc pris la décision d'utiliser de la litière standard pour l'ensemble des sites, provenant d'une même population pour chacune des trois espèces (*F. sylvatica*, *A. alba*, *Q. pubescens*). La litière de Hêtre (*F. sylvatica*) et de Sapin pectiné (*A. alba*) proviennent de peuplements forestiers en Roumanie (collectés au cours du projet européen FunDivEurope), et celle de Chêne pubescent (*Q. pubescens*) d'une récolte locale proche de Montpellier. L'utilisation d'une litière commune sur l'ensemble des sites d'expérimentation présente de plus le grand avantage de permettre de découpler l'effet « placette » de l'effet « qualité de litière » qui peut varier fortement au sein d'une espèce, tout en gardant une litière foliaire propre à l'espèce présente sur une placette donnée.

6.3. Moyens mis en œuvre

L'étude de la décomposition a été réalisée sur les quatre sites du Vercors, Mont Ventoux, Grand Lubéron et de la Sainte Baume en choisissant sur chaque site les deux triplets situés en haut et en bas du gradient altitudinal. Sur chaque placette, quatre blocs de répétitions ont été installés, contenant chacun huit sachets (15 x 15 cm, maille inférieure (vers le sol) de 0,5 x 0,5 mm et maille supérieure de 5 x 8 mm pour permettre le passage à la macrofaune) remplis de la litière représentant la composition de la canopée, deux sachets de la cellulose (feuille de 18 cm de côté) et deux sachets de bâtonnets de bois (peuplier). Ces deux derniers types de sachets étaient utilisés comme matériel standard récalcitrant (bois) ou avec une chimie simple (cellulose) permettant de dissocier l'effet de la canopée de l'effet global de la litière propre à la placette (Joly *et al.* 2017). Ce sont donc 192 sachets remplis de cellulose (4 sites x 2 altitudes x 3 placettes x 4 blocs x 2 sachets) et 192 sachets remplis de bâtonnets de bois, et 768 sachets de litière (4 sites x 2 altitudes x 3 placettes x 4 blocs x 8 sachets) qui ont été installés. De plus, pour tester l'effet du mélange de litière sous canopée identique, deux sachets de chacune des litières pures dans chaque bloc des placettes à deux espèces ont été disposés, donc 4 sites x 2 altitudes x 1 placette x 4 blocs x 2 espèces x 2 sachets = 128 sachets. Au total, 1280 sachets ont donc été installés sur le dispositif.

L'ensemble de ces sachets ont été installés sur le terrain en octobre 2015 et protégés des sangliers ou d'autres animaux avec du grillage attaché fermement au sol. Cinq récoltes ont été faites (une pour chaque printemps et chaque automne) pour suivre la dynamique de la décomposition au cours du temps.

L'effet de la sécheresse a été testé avec une approche expérimentale en construisant des mini-exclusions de pluie couvrant individuellement deux des quatre blocs par placette pendant une période de trois mois (fin juin à fin septembre) chaque année en 2016 et 2017 (Figure 6.1). L'efficacité de cette exclusion était suivie par un dispositif de monitoring microclimatique (Decagon Devices Inc. Pullman, WA, USA) en installant un capteur d'humidité du sol (EC-5 ou GS-1) et un capteur de température de sol (RT-1) à 5 cm de profondeur de sol dans un bloc « exclusion » et un bloc « contrôle » (dans chacune des placettes en peuplement mélangé, soit deux par site). Une mesure était prise toutes les trois heures pendant toute la période de l'expérimentation.

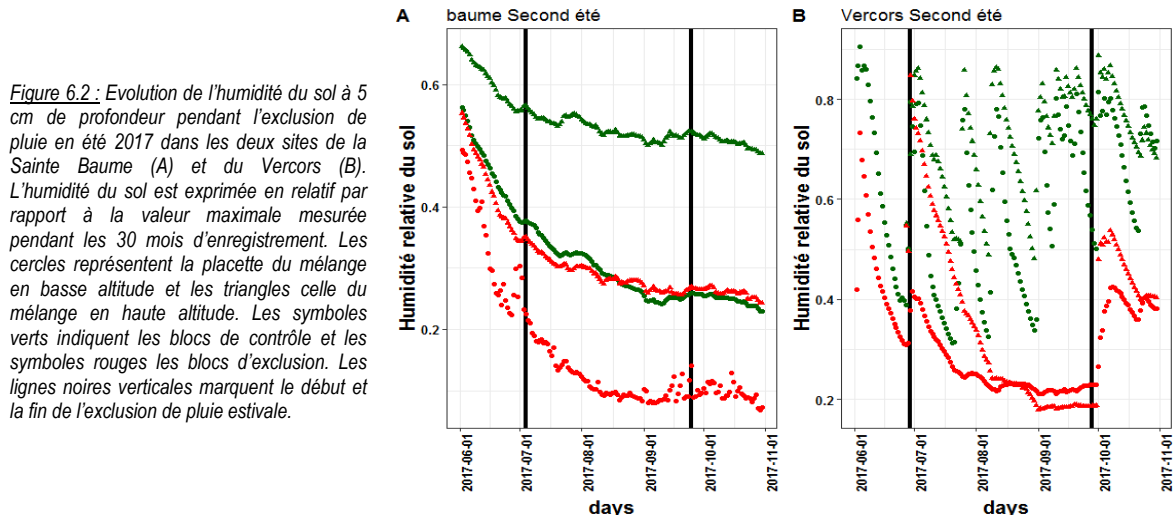
Figure 6.1 : Photo d'une mini-exclusion de pluie couvrant un des quatre blocs dans lesquels étaient disposés les sachets de litière. Une bâche transparente et une tranchée en amont de la pente protégeaient les sachets de litière contre la pluie et le ruissellement. La circulation de l'air est assurée par des ouvertures sur les trois côtés sur quatre du dispositif. (Photo G. Ayache).



6.4. Résultats obtenus et interprétations

Le dispositif d'exclusion de pluie a très bien fonctionné le long du gradient latitudinal. Quel que soit la pluviométrie estivale, les sols des placettes « contrôles » sont restés clairement plus humides que les placettes subissant l'exclusion (Figure 2). Cet effet était généralement plus marqué dans les deux sites du Nord du gradient (Vercors et Mont Ventoux) comparé aux deux sites du Sud (Grand Lubéron et Sainte Baume). Cela est dû à une fréquence plus élevée des événements pluvieux au Nord pendant l'été (Fig. 6.2).

La perte en masse de la litière entre octobre 2015 et octobre 2017 (les échantillons de la récolte finale en avril 2018 sont en cours d'analyse) montre une décomposition relativement lente sur l'ensemble des sites et pour les trois espèces. En moyenne, il restait 55 % de la masse initiale après cette période (mais jusqu'à 80 % dans quelques placettes au Nord du gradient (Fig. 6.3)). Le plus fort taux de décomposition a été mesuré dans les placettes du site de la Sainte Baume, qui possède des conditions microclimatiques les plus favorables. Le taux le plus faible a été mesuré dans les placettes du site du Mont Ventoux, site ayant des températures équivalentes à celles du Vercors mais un sol plus sec, surtout en été.



Une analyse sur l'ensemble des quatre récoltes de la partie sud du gradient (forêts majoritairement composées de Hêtre et de Chêne pubescent) a montré une différence significative entre les deux sites ($P < 0,001$) avec une perte en masse plus importante en Sainte Baume comparé au Grand Lubéron. L'effet de l'identité de (ou des) espèce(s) composant la litière est également significatif ($P < 0,001$). En effet, la décomposition dans les monocultures de Hêtre semble plus lente comparée à celle se produisant dans les monocultures de Chêne. Le mélange des deux espèces montre une décomposition similaire aux monocultures de Chêne. Cela signifie que la présence du chêne accélère la décomposition de la litière du hêtre et que le mélange des deux décompose plus rapidement qu'attendu sur la base des monocultures. L'exclusion de la pluie n'a pas d'effet sur la décomposition, ce qui peut suggérer que l'exclusion de pluie de trois mois ne renforce pas le stress hydrique dans les sites du Sud, ces sites subissant des étés déjà très secs. Effectivement, il y a eu très peu d'événements pluvieux pendant la période d'exclusion (Fig. 6.2). Cependant, une analyse basée uniquement sur les données de la quatrième récolte montre un léger effet négatif de l'exclusion ($P = 0,0495$). Peut-être cet effet se renforcera-t-il dans le temps et sera encore plus marqué sur la dernière récolte en avril 2018 en cours d'analyse.

Quant à la partie Nord du gradient (forêts majoritairement composées de Sapin pectiné et de Hêtre), les deux sites ont un effet également différent : la perte en masse est plus forte dans le Vercors que sur le Mont Ventoux ($P < 0,001$). La différence entre les types de forêt est également significative ($P < 0,001$). La monoculture de Sapin a le plus faible taux de décomposition et la monoculture de Hêtre le plus fort. La perte en masse du mélange des deux espèces est plus proche de celle du Hêtre que de celle du Sapin. Cela suggère, comme dans le Sud, que l'espèce avec la plus forte perte en masse a un effet positif sur la décomposition de l'espèce avec le taux de décomposition plus faible quand les deux espèces sont mélangées. Contrairement au Sud, l'effet négatif de l'exclusion de pluie est fortement significatif ($P < 0,01$). Cela démontre que dans un contexte où les étés sont généralement plus humides, une période de sécheresse accrue ralentit la décomposition. Pour l'instant nous n'avons pas détecté d'atténuation de l'effet d'exclusion dans les mélanges comparés aux monocultures, comme nous l'avions prédit. Il reste à vérifier cette tendance en analysant les flux de carbone et d'azote séparément et en incluant la dernière récolte.

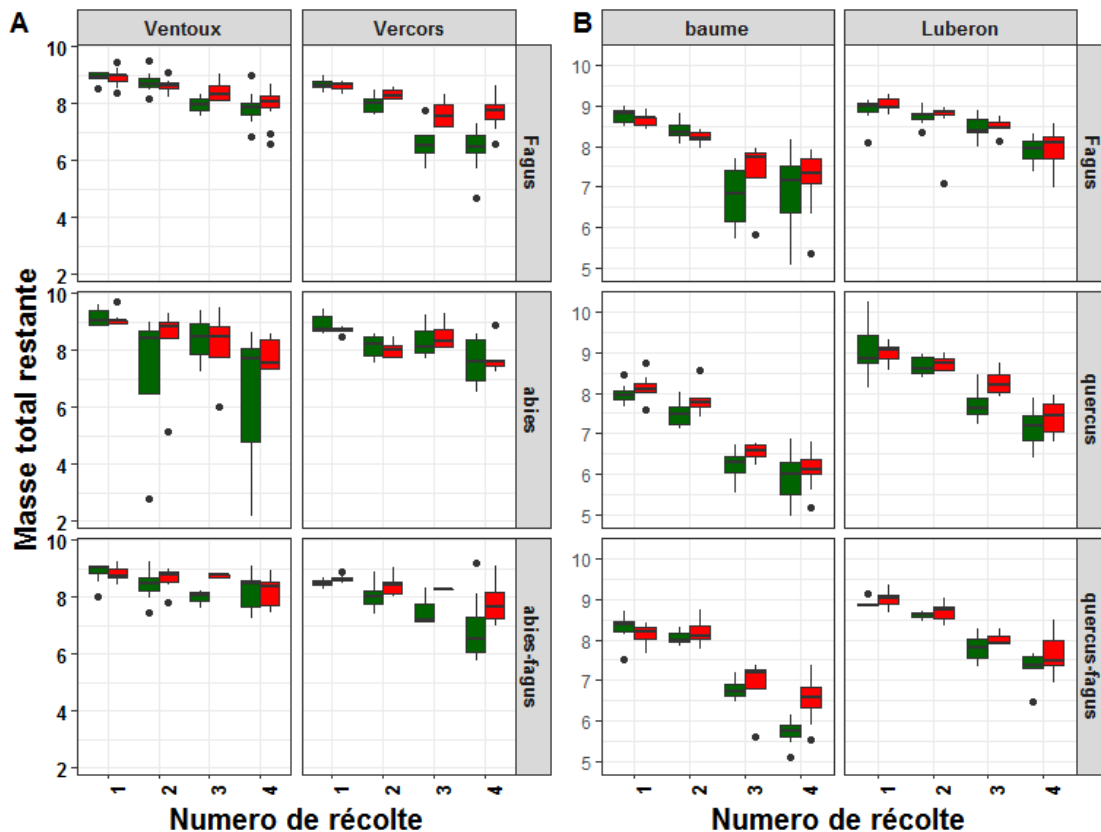


Figure 6.3 : Masse restante de la litière foliaire (en grammes de masse sèche avec 10 g. au départ) pendant les deux ans dans la partie Nord du gradient (A) et dans la partie Sud (B). La litière a été installée sur le terrain en octobre 2015 et les récoltes 1, 2, 3 et 4 ont été réalisées en avril 2016, octobre 2016, avril 2017 et octobre 2017. Il manque la dernière récolte en avril 2018 (traitement des échantillons en cours). Des graphes individuels sont fournis pour chaque type de litière avec les moyennes des deux altitudes de chaque site (l'effet altitude n'était pas significatif). Les valeurs issues des blocs de contrôle sont indiquées en vert et celles issues des blocs avec une exclusion de pluie estivale pendant trois mois sont indiquées en rouge.

Nous sommes actuellement en train d'analyser les données plus finement, notamment en distinguant les pertes en carbone et en azote et en incluant la récolte du mois d'avril 2018. Les données de cette dernière récolte vont aussi nous permettre de calculer le recouvrement du processus de la décomposition sur les deux années d'exclusion de pluie. En effet, nous pouvions déjà mesurer la résistance du processus à la sécheresse estivale sur les deux années d'expérimentation, mais pas son recouvrement. La réaction du processus à la sécheresse estivale et les conséquences de l'exclusion de pluie sur le recyclage du carbone et de l'azote sont l'objet de la première publication. Dans un deuxième temps nous nous intéresserons plus particulièrement au Hêtre, en prenant en compte les facteurs microclimatiques tout au long de l'expérimentation ainsi que l'effet du peuplement. Enfin, l'évaluation de la dégradation des matériaux standards vont faire l'objet d'un troisième article.

6.5. Implications pour la gestion

Pour l'instant il est encore trop tôt pour s'avancer sur les implications de nos résultats préliminaires. Il faudrait attendre que le jeu de données complet et son analyse soient finalisés pour se prononcer plus concrètement. Cependant, nos données montrent que des périodes de sécheresse estivale accrue pourraient avoir un impact très négatif sur le recyclage de la matière organique dans les forêts avec des étés encore humides (comme dans la partie Nord du gradient), mais pas dans des forêts déjà exposée à des étés secs (zone Méditerranéenne). Cela n'exclut pas, bien entendu, qu'une prolongation de la sécheresse estivale au-delà des trois mois simulés dans notre expérimentation n'aurait pas les mêmes conséquences dans la partie Sud du gradient. Nos données indiquent aussi que les mélanges d'espèces étudiés tendent vers une décomposition plus rapide comparée à la prédiction sur la base des monocultures. Donc, **pour atténuer l'effet négatif des étés plus secs sur le recyclage de la matière organique, un maintien des peuplements en mélange semble être une bonne stratégie.**

Dans l'optique de relier la décomposition avec le stockage du carbone dans les sols (Cotrufo *et al.* 2015), maintenir une décomposition rapide pourrait se traduire par un taux de stockage de carbone dans le sol plus important. Cela répondrait donc aux objectifs affichés d'augmenter le stockage du carbone dans les sols (« initiative 4% ») pour palier partiellement à l'augmentation du CO₂ dans l'atmosphère. Cet objectif serait donc atteint plus facilement avec une gestion en mélange des peuplements forestiers, confirmant ainsi une étude récente réalisée à l'échelle européenne (Dawud *et al.* 2017).

6.6. Dissémination

Publications scientifiques

L'expérimentation ayant duré deux ans et demi, les données sont en cours de traitement, ce qui rend impossible la publication de nos résultats avant la fin du projet. Dans le cadre de sa thèse, Marion Jourdan travaille actuellement sur le premier papier (le titre et la liste d'auteurs ne sont pas encore précisément définis) :

1. Jourdan M, Hättenschwiler S (en préparation) Effects of summer drought on carbon and nitrogen cycling during decomposition in mixed beech forests across a north-south gradient in the French Alps.

De plus, grâce à l'ensemble des données dont nous disposons, au moins deux autres publications sont envisagées : une se focalisant sur la décomposition de la litière foliaire du Hêtre le long du gradient et une autre sur les facteurs de contrôle de la décomposition des matériaux standards (cellulose et bois). Les auteurs – surtout le premier auteur - de ces publications restent à être déterminer et dépendront aussi du parcours de Marion Jourdan après sa soutenance de thèse.

Rapports de stages

Rémy Beugnon (2016) Etude de l'influence du climat et de la diversité forestière sur la décomposition de la litière. Stage SupAgro Montpellier 2ème année de 2 mois.

Gaëtan Ayache (2017) Etude de l'influence de la diversité du peuplement et d'un stress hydrique sur la résistance et la résilience de la décomposition de la litière forestière. Stage AgroParisTech 2ème année de 2 mois.

Laurane Delteil (2017) Etude de l'influence de la diversité du peuplement et d'un stress hydrique sur la dégradation de la litière forestière. Stage licence 2 de 1 mois et demi.

Manon Guers (2018) Etude sur la décomposition de la cellulose en fonction de la diversité des arbres le long d'un gradient climatique. Stage de DUT Génie Biologique de 3 mois.

Présentations orales

Jourdan J, Hättenschwiler S and X Morin (2017) Rôle de la diversité sur la stabilité de la productivité et de la décomposition en forêt. Journée des Doctorants du CEFE.

Jourdan M. & Morin X (2016) Role of diversity on the stability of forest ecosystems in context of global change. Marseille - SFE Annual meeting October 25-28 12 2016.

Autres formes de dissémination

M Jourdan, R Beugnon, S Hättenschwiler and X Morin (2017) Diversity effect on the stability of forest processes under climate change: productivity and decomposition. Journées d'Ecologie Fonctionnelle. *Poster*.

M Jourdan, S Hättenschwiler and X Morin (2016) Rôle de la diversité sur la stabilité du fonctionnement des écosystèmes forestiers dans un contexte de changement climatique. Poster Séminaire REACTIF/BGF. *Poster*.

6.7. Perspectives et connexions avec d'autres programmes de recherche

Une partie des sites établis et utilisés dans ce projet a été intégré dans un autre programme de recherche sur la décomposition et financé par le programme Marie Curie à travers une bourse obtenue par Pablo García-Palacios (People Programme (Marie Curie Actions) of the European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) (REA grant agreement DECOMFORECO-2011-299214). Cette interaction a produit deux publications (García-Palacios *et al.* 2016, 2017).

Dans la perspective de pouvoir mieux généraliser l'effet de la biodiversité forestière en interaction avec le changement climatique sur le processus de la décomposition, le dispositif DISTIMACC et le dispositif expérimental ORPHEE sont étudiés ensemble dans le projet ANR « Diversité et Productivité des forêts impactées par le changement climatique » (DiPTiCC, 2017-2020) porté par Hervé Jactel de l'INRA Bordeaux. L'expérience tirée du projet DISTIMACC et les données acquises étaient substantielles pour rédiger ce projet et pour élargir les questions posées, par exemple en incluant une étude sur la décomposition des systèmes racinaires.

6.8. Références (en gras les publications citées issues à DISTIMACC)

Bradford MA, Warren RJ II, Baldrian P, Crowther TW, Maynard DS, Oldfield EE, Wieder WR, Wood SA, King JR (2014) Climate fails to predict wood decomposition at regional scales. *Nature Climate Change*, 4, 625-630.

Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Godoy O, *et al.* (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11, 1065-1071.

Cotrufo MF, Soong JL, Horton AJ, Campbell EE, Haddix ML, Wall DH, Parton WJ (2015) Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience*, 8, 776-779.

- Coûteaux MM, Bottner P, Berg B (1995) Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 63-66.
- Dawud SM, Raulund-Rasmussen K, Ratcliffe S, Domisch T, Finér L, Joly FX, Hättenschwiler S, Vesterdal L (2017) Tree species functional group is a more important driver of soil properties than tree species diversity across major European forest types. *Functional Ecology*, **31**, 1153-1162.
- Garcia-Palacios P, Shaw EA, Wall DH, Hättenschwiler S (2016) Temporal dynamics of biotic and abiotic drivers of litter decomposition. *Ecology Letters*, **19**, 554-563.
- Garcia-Palacios P, Shaw EA, Wall DH, Hättenschwiler S (2017) Contrasting mass-ratio vs. niche complementarity effects on litter C and N loss during decomposition along a regional climatic gradient. *Journal of Ecology*, **105**, 968-978.
- Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S (2005) Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Reviews in Ecology, Evolution and Systematics*, **36**, 191-218.
- Joly FX, Milcu A, Scherer-Lorenzen M, Jean LK, Bussotti F, Dawud SM, Müller S, Pollastrini M, Raulund-Rasmussen K, Vesterdal L, Hättenschwiler S (2017) Tree species diversity affects decomposition through modified micro-environmental conditions across European forests. *New Phytologist*, **214**, 1281-1293.
- Jourdan M, Hättenschwiler S (en préparation) Effects of summer drought on carbon and nitrogen cycling during decomposition in mixed beech forests across a north-south gradient in the French Alps.**
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM (1979) *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Berkeley: Univ. Calif. Press. 509 pp.
- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 1463-1468.

7. Retour sur les résultats principaux, et ceux transférables à la gestion et aux politiques publiques

Comme exposé dans le détail de chacune des tâches, les résultats de DISTIMACC portent sur divers niveaux, que ce soit pour les espèces et mélanges étudiés, l'échelle spatiale considérée (réseau de placettes, données IGN) ou les méthodes utilisées (observations, expérimentations, simulations). Les recommandations émergeant des résultats ont donc été réparties en deux groupes : les recommandations générales et celles ciblées sur des espèces et des mélanges bien précis.

7.1. Recommandations générales

Effet de l'inégalité des tailles sur la productivité

La production courante en bois n'augmente pas nécessairement avec l'inégalité des tailles dans les peuplements. Nos résultats tendraient même à montrer un effet négatif à la fois dans les peuplements purs et mélangés avec toutefois des compensations possibles liées à la manière dont les espèces se distribuent au sein de la canopée dans les mélanges. Ces résultats semblent également indiquer que l'effet « packing » (c'est-à-dire la possibilité d'augmenter la densité des arbres pour une même structure en taille) pourrait jouer un rôle important dans certains effets positifs constatés dans des mélanges inéquiennes. Quoiqu'il en soit, il apparaît fondamental de contrôler l'inégalité des tailles dans les études reliant diversité des espèces-production. D'un point de vue plus appliqué, il est encore trop tôt pour pouvoir apporter des éléments précis sur les conditions (types de mélange, climat) d'un gain de productivité sur le long terme dans des peuplements inéquiennes mélangés, qui plus est dans le cadre d'une sylviculture. Le développement et l'utilisation intensive de modèles mécanistes intégrant le climat et la gestion semble une voie intéressante de progrès dans ce domaine.

Impact du changement climatique sur l'effet diversité sur la productivité moyenne

D'après nos simulations sur un gradient de sites alpins, la productivité forestière (sur le long terme) semble être plus sensible à une perte d'espèces dans les sites dont les conditions pourraient être plus stressantes dans le futur (plus sèches notamment) que dans les sites dont les conditions pourraient être moins stressantes dans le futur. Plus généralement, les réflexions menées au cours du projet ont mis en évidence la nécessité de sensibiliser chercheurs et gestionnaires à l'intérêt de mieux connecter théorie et gestion pour réfléchir les éventuels avantages et difficultés du maintien d'un mélange donné (cf. article d'opinion).

Lien diversité-stabilité et lien avec le climat

Même si l'analyse du réseau de placettes porte sur peu de types de mélanges, un des résultats, cohérent sur tout le gradient, corrobore des attendus théoriques, ce qui mérite d'être souligné ici : l'influence du climat sur l'effet du mélange sur la stabilité temporelle de la productivité annuelle des peuplements serait indirecte, puisqu'il dépendrait principalement de l'asynchronie de la réponse des espèces (en termes de croissance) aux conditions climatiques. Plus les espèces composant un mélange ont des réponses au climat similaires, plus la productivité de ce mélange fluctue selon les années de la même façon que les peuplements purs des espèces composant le mélange. Cet effet apparaît indépendant de l'effet d'*overyielding*, là aussi en accord avec les attendus théoriques et la plupart des exemples décrits dans la littérature.

Cependant, il faut ici rappeler que si un mélange donné montre une faible stabilité temporelle par rapport aux peuplements purs, mais également un taux d'*overyielding* intéressant (par exemple la plupart des mélanges Hêtre-Sapin dans les Bauges), il est probable que le gestionnaire essaie tout de même de favoriser ce mélange. Le critère de choix primordial restant certainement le devenir du mélange avec le changement climatique, critère qui, là encore, dépend de l'identité des essences.

Retour sur les outils

- *L'approche par gradients : des limites, mais irremplaçable.*

De nombreux résultats du projet DISTIMACC proviennent de données collectées sur le réseau de placettes forestières. Ce réseau, entre autre, a été pensé pour utiliser la variation environnementale (en particulier climatique) dans l'espace pour faire des inférences sur la réponse possible des espèces et des écosystèmes au changement climatique. En ce sens, ce réseau utilise l'approche « *space for time substitution* ». La pertinence de cette approche est actuellement débattue, car de nombreux auteurs pointent que de nombreux facteurs confondants (sol, variabilité génétique) nuisent à l'extrapolation de tels résultats dans le contexte temporel du changement climatique. Cependant, Cette approche reste une des plus pertinentes pour explorer l'effet du climat et de la composition sur le fonctionnement forestier, car l'expérimentation en conditions contrôlées est particulièrement difficile pour les arbres. De plus, le réseau mis en place pendant le projet a été pensé pour minimiser l'effet de ces facteurs confondants (même roche mère, même exposition).

- *Le modèle ForCEEPS comme aide à la décision*

Le retour d'expérience sur l'utilisation du modèle est discuté de façon détaillée dans la partie consacrée à la tâche 1. Comme souligné dans cette partie, une des forces de ForCEEPS est de permettre le couplage d'une « *estimation de la viabilité climatique future* » avec une « *estimation des effets sylvicoles sur la croissance, la survie, la production, le renouvellement* ». Aussi, le modèle, dont le développement est encore récent et dont plusieurs améliorations possibles ont été mentionnées, peut être appliqué dans une gamme de conditions climatiques et édaphiques assez large, même si cela se fait au prix d'une précision nécessairement limitée. Ce positionnement « intermédiaire » paraît nouveau. En effet, que ce soit en forêt publique ou en forêt privée, aucun modèle pour forêts mélangées n'a été, à notre connaissance, utilisé pour construire un guide de sylviculture ou de recommandations sylvicoles, *a fortiori* intégrant des aires de compatibilité climatique futures estimées selon une approche « fonctionnelle ». Mais avant de parvenir à cette étape, il semble important que ForCEEPS et ses simulations puissent être portés à la connaissance des gestionnaires, à la fois pour présenter ce qui constitue une avancée significative probablement utile à la gestion, et pour bénéficier de retours qui aident à détecter des faiblesses ou à orienter des améliorations.

7.2. Recommandations ciblées

Effet du mélange sur la productivité, et influence du climat

Nos résultats ont montré des niveaux d'*overyielding* dans certains triplets, et ce surtout pour le mélange Hêtre-Sapin lorsqu'il n'est pas en limite de répartition (donc hormis le Ventoux dans notre gradient). Autrement dit, ce mélange montrerait un *overyielding* d'autant plus fort qu'il se trouverait en conditions peu stressantes vis-à-vis de la ressource en eau. Dans le mélange Hêtre-Sapin, il apparaît que le Hêtre bénéficie du mélange beaucoup plus que le Sapin. Ce constat est plus contrasté pour le mélange Hêtre-Chêne pubescent. Cependant les niveaux d'*overyielding* mesurés dans les mélanges par rapport aux peuplements purs sont assez faibles en valeur absolue (au mieux + 0.7 m² / ha /an d'accroissement en surface terrière, et en moyenne + 0.15 m² / ha /an sur tout le gradient).

Lien diversité-stabilité (incluant résistance et résilience) et lien avec le climat

- *Stabilité temporelle*

Sur le réseau de placettes, la productivité du mélange Hêtre-Chêne pubescent apparaît moins stable dans le temps que les peuplements purs associés, alors que la productivité du mélange Hêtre-Sapin serait, elle, plus stable. Ces résultats semblent notamment expliqués par les différences ou les similarités de réponse des espèces au climat. De plus, le mélange Hêtre-Sapin est celui qui montre les plus forts taux d'*overyielding* sur le gradient.

- *Résistance et résilience après un événement stressant (sécheresse)*

Nos résultats indiquent que la résistance et le recouvrement peuvent dépendre de la composition du peuplement. En effet, si la résistance et le recouvrement mesurés à l'échelle de tout le peuplement semblent peu impactés par la composition, des différences nettes apparaissent à l'échelle individuelle. Ainsi Hêtre et Sapin sont plus résilients quand ils sont en mélange, alors que le Chêne pubescent est plus résistant quand il est en mélange intime avec le Hêtre. Ce dernier est aussi légèrement moins résistant à un événement de sécheresse lorsque des Sapins sont présents dans son voisinage, mais sa résistance n'est pas diminuée par la présence du Chêne pubescent. Les différences physiologiques des essences semblent une piste intéressante pour expliquer pourquoi la composition peut influencer positivement la réponse des peuplements à des événements de sécheresse extrême (mélange Hêtre-Sapin) ou non (mélange Hêtre-Chêne).

Impact du changement climatique sur la viabilité des peuplements purs

D'après les simulations réalisées sur la zone des Alpes du Nord, en ciblant les quatre essences les plus représentées (Sapin, Epicéa, Hêtre, Pin sylvestre), les peuplements purs d'Epicéa sont très vulnérables face au changement climatique, sauf dans les Bauges, c'est-à-dire le site étudié avec les conditions les moins stressantes au niveau hydrique. Les peuplements purs de Hêtre et de Sapin sont quant à eux très vulnérables uniquement dans le Ventoux.

La gestion modifie-t-elle l'impact du changement climatique sur l'effet du mélange en termes de production de bois ?

La gestion des peuplements, qu'ils soient purs ou mélangés, semble permettre leur maintien dans les trois sites des Bauges et du Vercors (Lente et Méaudre), même ceux présentant une part d'Epicéa. Cependant, il apparaît que **les peuplements permettant la meilleure récolte de bois sont essentiellement des peuplements mélangés**, même si la proportion d'Epicéa apparaît difficile à maintenir, à part dans les Bauges. Sur le site du Ventoux, les peuplements purs de Pin sylvestre sont les plus productifs, profitant de la favorisation de cette essence par le changement climatique par rapport aux autres.

Effets du mélange sur la régénération

Les mélanges étudiés sur le gradient de placettes montrent, en moyenne, des LAI plus forts que les peuplements purs. Pourtant, cela n'a pas de conséquence sur le succès de régénération des essences étudiées.

Lien entre diversité et décomposition, et résilience de la décomposition à des événements de sécheresse

Les résultats sur ce volet sont encore préliminaires. Cependant, ils suggèrent qu'au sein des mélanges d'espèces étudiés, la décomposition des litières soit plus rapide qu'attendue d'après les observations en monocultures. **Ainsi, un maintien des peuplements en mélange semble être une stratégie intéressante pour atténuer l'effet négatif d'étés plus secs sur le recyclage de la matière organique.** En extrapolant, le stockage du carbone dans les sols pourrait donc être dynamisé avec une gestion en mélange des peuplements forestiers.

Conclusion sur les peuplements ciblés dans DISTIMACC

Plus généralement, les résultats du projet révèlent que les effets liés au mélange d'essences en lien avec le changement climatique sont très marqués dans les peuplements Sapin-Hêtre dans les Alpes du Nord. En effet, ce mélange montre, en moyenne par rapport aux peuplements purs : (i) un fort effet d'*overyielding* sur la productivité moyenne; (ii) une stabilité temporelle accrue (si forte asynchronie de réponse au climat des deux essences) ; (iii) une plus forte résistance et un recouvrement de productivité plus rapide après une année particulièrement sèche (pour chacune des deux essences). Ces résultats ne sont plus valides dans les sites où le changement climatique induira des conditions trop stressantes, comme sur le Mont-Ventoux. De plus, les simulations suggèrent que la productivité de la hêtraie-sapinière des Alpes du Nord en contexte de changement climatique ne serait pas impacté par la gestion, cette dernière assurant des niveaux de récolte de bois satisfaisant. La gestion permettrait même de stimuler la production en comparaison des peuplements purs, même si cette conclusion reste à confirmer. Enfin les simulations avec ForCEEPS confirment que le devenir de l'Epicéa s'inscrit en pointillés pour les décennies à venir, même si le mélange avec le Hêtre et le Sapin permettrait de le maintenir dans les sites les moins stressants (donc les plus frais) des Alpes du Nord. Au contraire, le Pin sylvestre apparaît comme une essence à favoriser sur des sites alpins à influence méditerranéenne comme le Ventoux. Nos simulations ont enfin montré que le Pin sylvestre apparaît plus productif en peuplements purs, ce qui est cohérent avec son écologie et sa faible tolérance à la compétition interspécifique.

8. Limites et perspectives de DISTIMACC

Les limites relatives aux résultats ainsi que des perspectives précises ont été décrites spécifiquement pour chaque tâche. Cependant, il nous semble important de rappeler certains points.

Tout d'abord certains des résultats présentés ici n'ont été acquis que depuis quelques semaines (simulations avec ForCEEPS, analyses des patrons de résistance et de résilience, analyse des patrons d'*overyielding*). Ils sont donc encore à un stade préliminaire (analyses de l'expérimentation décomposition), ou encore à obtenir (simulations pour la partie Méditerranéenne – même si les références sylvicoles pour les mélanges sont difficiles à définir). Une fois finalisés, c'est-à-dire d'ici l'automne 2018, il ne fait pas de doute que ces travaux feront l'objet d'une diffusion aux gestionnaires (notamment via un article technique portant sur l'ensemble du projet). Des publications scientifiques suivront également, en particulier sur le volet décomposition, mais aussi sur des simulations ForCEEPS réalisées pour d'autres types peuplements.

Il est aussi important de rappeler que DISTIMACC a permis la pérennisation du réseau de placettes, un dispositif central pour le projet. Ce réseau s'est étoffé grâce au projet (mesures complémentaires, nouvelles placettes échantillonnées), et a assuré sa viabilité sur le moyen terme. Pour preuve, il est et va être utilisé dans des projets en cours ou à venir (voir Partie « *Prolongement et lien avec d'autres projets* »).

Enfin, le modèle ForCEEPS, également central pour plusieurs travaux menés dans le projet, a lui aussi pu être développé (calibration et validation sur la France) et étoffé (module de gestion) grâce à DISTIMACC. Les perspectives, aussi bien scientifiques qu'opérationnelles, qu'offre le modèle nous semblent particulièrement pertinentes et opportunes.

9. Prolongement et lien avec d'autres projets

Les outils développés et les données collectées au cours du projet DISTIMACC ont déjà de nombreux liens avec d'autres projets.

Le projet DISTIMACC a tout d'abord entretenu des liens avec le projet BioPICC (BGF 2014-2018, coordonné par Bastien Castagneyrol (UMR BIOGECO)) au travers le développement de l'outil commun ForCEEPS et sa recalibration.

Le réseau de placettes est aussi déjà utilisé dans d'autres projets. Ainsi le projet ANR DIPTICC (2017 -2020, coordonné par Hervé Jactel (UMR BIOGECO)) s'appuie sur ce dispositif, en réutilisant les mesures dendrométriques réalisées pendant DISTIMACC, et en réalisant des mesures nouvelles (herbivorie par les insectes, mesures écophysologiques sur la résistance à la sécheresse, développement racinaire...). C'est notamment dans le cadre de ce projet que seront mesurés les traits foliaires d'un sous-échantillon d'arbres dominants et dominés sur 30 placettes du gradient (soit deux triplets pour chaque site, sauf Luberon-Lagarde) durant l'été 2018. De même, le projet européen REFORM (SumForests 2017-2020, coordonné par Miren del Río (INIA, Madrid)) utilisera les données dendrométriques des triplets de placettes. Le projet ANR APPATS (2016-2019, coordonné par Eric Bazin puis par Stéphane Lobréaux (UMR LECA)) dont le but était de découvrir des traces de sélections parmi les populations d'arbres et de comparer la variabilité génétique des arbres entre peuplements mélangés et purs, s'est essentiellement basé sur le gradient de placettes de DISTIMACC.

Le projet DISTIMACC, et notamment le réseau de placettes a suscité l'intérêt du projet FORECCAST mené par le Parc Naturel Régional du Haut Languedoc, portant sur l'adaptation des forêts au changement climatique (<http://www.foreccast.eu/fr/homepage/accueil.html>), et a permis d'initier le lien entre le CEFE et ce projet.

Au niveau de la modélisation, les projets DIPTICC et REFORM incluent aussi des études de simulations réalisées par ForCEEPS.

Quant aux projets à venir, un projet a été élaboré (DECCA, porté par T. Cordonnier (IRSTEA), soumis à l'ANR à l'automne 2017) dans le prolongement des réflexions sur l'ingénierie des mélanges initiées au sein de DISTIMACC. Un projet ANR Jeunes Chercheurs (INDICC, porté par X. Morin (CEFE)), avait aussi été soumis à l'automne 2016. Le projet n'a pas été retenu par l'ANR mais reste d'actualité et fera l'objet de nouvelles propositions en réponse à d'autres appels.

Plus généralement, le réseau de placettes est destiné à constituer un outil important pour l'étude des relations entre diversité, climat et fonctionnement des écosystèmes forestiers, et à vocation à être mis à disposition. Quant au modèle ForCEEPS, le projet DISTIMACC a permis de valider une première étape pour son développement et son utilisation dans à des fins scientifiques et opérationnelles. La poursuite de travaux utilisant ce modèle sera au cœur des activités de recherche futures sur des questions reliant climat et diversité en forêt.

10. Coordination

Le projet a associé trois partenaires (Fig. 10.1) apportant chacun des compétences propres et complémentaires. Le partenaire ONF-RDI était responsable d'une tâche (Tâche 1). La responsabilité des trois autres tâches est répartie entre les deux autres partenaires (et en collaboration avec l'ONF pour les tâches 2 et 3), avec une prépondérance pour le CEFE. Le développement de ForCEEPS a fortement bénéficié de l'aide de François de Coligny (UMR AMAP). Chaque tâche ou sous-tâche était animée par un responsable assurant la coordination des différentes activités, et qui a contribué à la rédaction des livrables et des rapports d'activité et final (Fig. 1.1).

Il faut souligner qu'une des forces de DISTIMACC a été qu'une de ses tâches centrales soit directement articulée entre chercheurs (CNRS, IRSTEA) et le département RDI de l'ONF. Au-delà de la réalisation des travaux eux-mêmes, cette interaction a permis des échanges de vues et a ouvert des perspectives qui devraient perdurer sur le long terme, c'est-à-dire au-delà de la diffusion des résultats de ce projet.

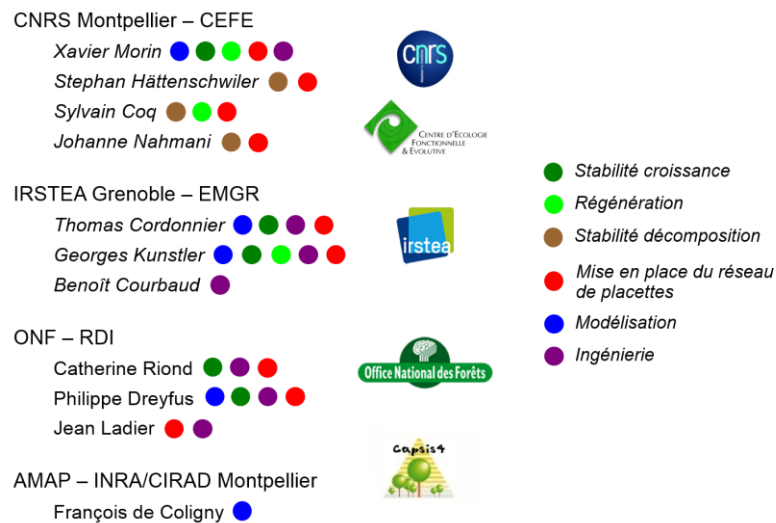


Figure 10.1 : Consortium de DISTIMACC

De plus, le consortium a été renforcé par deux thèses co-financées par DISTIMACC. Tout d'abord la thèse de Thomas Bourdier (soutenue en octobre 2016, co-financement IRSTEA) sur *l'hétérogénéité des peuplements forestiers et production : interactions avec les traits fonctionnels des espèces*, a contribué aux résultats de la tâche 2 portant sur l'effet de l'inégalité des tailles de diamètre sur la productivité des peuplements.

Les travaux de thèse de Marion Jourdan (2015-2018, co-financement ADEME), qui ont pour thème *l'étude de l'effet du climat et du mélange sur la stabilité de la productivité et de la décomposition des litières*, ont été un rouage essentiel du projet, notamment pour les tâches 1, 2, et 4.

Le projet a aussi bénéficié des travaux de thèse de Marianne Bernard (2015-2018, thèse FCPR IPEF) portant sur *l'effet du changement climatique et de l'herbivorie sur la régénération des forêts mélangées*. En effet, elle a grandement participé aux travaux réalisés au sein de la tâche 3, et une partie des missions de terrain a été financée par DISTIMACC.

Le consortium s'est réuni à diverses reprises pendant le déroulement du projet, que ce soit au complet ou en groupes plus restreints, soit en réunion soit par visio-conférence. De plus le comité de suivi du projet (intégrant des correspondants du programme BGF) s'est réuni à deux reprises. Parmi les réunions importantes (où les infléchissements du projet ont été discutés), nous pouvons noter :

- *Réunion de lancement de projet* : L'ensemble des partenaires s'est réuni le 30 octobre 2014 dans les locaux de l'ONF Avignon. Les buts du projet et les outils pour y parvenir ont été présentés, puis les différentes tâches ont été discutées.
- *Réunion du comité de suivi* le 17 novembre 2015 à Montpellier (CEFE), avec notamment la présence de Jurgis Sapijanskas et de Jimmy Annet (par visio-conférence).
- *Réunion du comité de suivi* le 3 octobre 2016 à Grenoble (locaux IRSTEA) avec Jimmy Annet (par visio-conférence).
- Conférence téléphonique de l'ensemble du consortium le 14 avril 2017, pour discuter du retard de l'avancement de la tâche 1, de la calibration du modèle ForCEEPS et la coordination du stage de l'étudiant co-encadré ONF-CEFE, et le devenir des placettes de terrain.

- Réunions des partenaires impliqués dans la tâche 1 (20/11/2017 et 23/02/2018) pour décider du plan de simulations à réaliser, et pour discuter de leur interprétation à la fin du stage de B. Cornet.

Il faut aussi noter les échanges nombreux entre les différents partenaires, et notamment les collaborations et le co-encadrement d'étudiants. Par exemple une partie des travaux réalisés par Marion Jourdan et Marianne Bernard ont été réalisés en étroite collaboration entre IRSTEA et le CEFE. Les travaux autour de l'ingénierie des mélanges ont regroupé les trois partenaires, avec en particulier le co-encadrement du stage de Brieuc Cornet (central pour la tâche 1) par le CEFE et l'ONF-RDI.

11. Difficultés rencontrées et retour sur les ajustements réalisés

Comme mentionné dans les rapports intermédiaires, la principale difficulté a été le retard pris à cause de la difficulté à trouver un co-financement pour la thèse de M. Jourdan (délai d'un an par rapport au début prévu, c'est-à-dire automne 2015 au lieu de l'automne 2014 – à noter qu'une solution alternative avait été envisagée dans le cas où la demi-bourse complémentaire à celle de DISTIMACC n'aurait pas été trouvée). Mis à part ce fait, divers ajustements ont été réalisés (voir ci-après), mais sans conséquence autre que le délai de certains travaux et livrables associés. Nous pouvons cependant relever que l'expérimentation de décomposition s'est achevée en 2018, en raison de l'ajout d'une année supplémentaire pour renforcer les résultats, ce qui explique que les analyses finales ne soient pas encore disponibles.

Retour sur les ajustements

Les ajustements réalisés par rapport à la proposition initiale sont présentés et justifiés dans chacune des parties consacrées à chaque tâche. Cependant, nous souhaitons revenir sur certains points.

Ce qui a débuté en retard ou a été réorienté, et sera terminé d'ici l'automne 2018

- Des analyses de la tâche 2 ont été retardées à cause du report d'un an du début de la thèse de Marion Jourdan. Malgré ce report, les analyses ont été terminées au printemps 2018, avec davantage d'articles scientifiques que prévus initialement (3 articles sur cette tâche, et deux autres articles associés à venir – analyse de l'*overyielding* sur le réseau de placettes et test de l'hypothèse d'assurance avec ForCEEPS).
- La recalibration de ForCEEPS a pris du retard par rapport à la proposition initiale. En effet, un important travail d'estimation des capacités prédictives actuelles et une analyse de sensibilité (deux étapes nécessaires à la recalibration) ont été réalisés, avant la recalibration elle-même et sa validation, étapes également plus longues que prévu. Cependant, les résultats issus de cette validation sont particulièrement intéressants (en particulier la bonne capacité du modèle à reproduire la productivité des placettes RENECOFOR), de même que les premières applications développées dans DISTIMACC (couplage avec un module de gestion). Ceci a également permis de réaliser des tests de l'hypothèse d'assurance sur une plus grande gamme de peuplements et de conditions que proposé initialement (travaux en cours – Morin *et al.* en préparation).
- La tâche 3 (régénération) avait été identifiée comme celle où les attendus étaient les moins clairs. Aussi, après discussions au sein du consortium et après les remarques du CS de BGF, a-t-elle été réorientée pour être davantage exploratoire, notamment sur l'effet du mélange sur la structure et la composition de la régénération. Il faut souligner que les travaux réalisés au cours de cette tâche ont grandement bénéficié de l'apport de la thèse de Marianne Bernard.
- Le retard des résultats de la tâche 2 (c'est-à-dire l'identification de patrons liés au mélange sur les types forestiers étudiés *in situ*) ont impliqué un retard de la partie opérationnelle de la tâche 1, de même qu'un retard pris dans la réalisation des enquêtes. Ainsi le stage co-encadré ONF-CEFE, cheville ouvrière de cette partie, a été décalé à l'automne 2017 : les résultats (analyse de simulations) ne sont disponibles que depuis le printemps 2018. Ces résultats sont en cours de valorisation.
- Le volet « décomposition des litières » repose entièrement sur une expérimentation *in situ*. Du fait de la faible quantité de litière récoltée sur le réseau de placettes, l'expérimentation n'a pu être installée à l'automne 2014 comme prévu, mais seulement en 2015 dans l'attente des litières standard utilisées. D'où le retard pris.
- Pour la bonne marche de l'expérimentation de décomposition *in situ*, il était impératif de préparer et de mettre en place les 1280 sachets de litière sur l'ensemble des sites au plus tard à l'automne 2015 (pendant la chute des litières des espèces décidues). Cela ne laissait pas assez de temps pour collecter des litières *in situ* (surtout avec la difficile collecte des litières de Sapin, car très étalées dans le temps), confectionner l'ensemble des sachets de

litière et les mettre en place. Nous avons donc pris la décision d'utiliser de la litière standard pour l'ensemble des sites, provenant d'une même population pour chacune des trois espèces (*F. sylvatica*, *A. alba*, *Q. pubescens*). La litière de Hêtre (*F. sylvatica*) et de Sapin pectiné (*A. alba*) proviennent de peuplements forestiers en Roumanie (collectés au cours du projet européen FunDivEurope), et celle de Chêne pubescent (*Q. pubescens*) d'une récolte locale proche de Montpellier. L'utilisation d'une litière commune sur l'ensemble des sites d'expérimentation présente de plus le grand avantage de permettre de découpler l'effet « placette » de l'effet « qualité de litière » qui peut varier fortement au sein d'une espèce, tout en gardant une litière foliaire propre à l'espèce présente sur une placette donnée.

- La valorisation du projet est un peu en retard par rapport à ce qui avait été planifié. Cependant, la valorisation scientifique va bénéficier de l'obtention de nombreux résultats ces derniers mois, que ce soit en termes de publications scientifiques (2 articles actuellement en révision, 3 articles soumis, 3 articles à soumettre en juin 2018) ou de publications de vulgarisation (1 article d'opinion soumis, 1 article technique en préparation). La diffusion des résultats sera une priorité pour les mois à venir, avec notamment l'organisation d'un séminaire réunissant les partenaires du projet et gestionnaires (ONF, mais aussi forêt privée).

Ce qui n'a pas été fait et ne sera pas fait

- Dans la proposition initiale, nous avons envisagé de compléter nos analyses par l'étude de la variation des traits entre peuplements purs et mélangés et selon le gradient climatique. Hélas, il s'est avéré que la puissance statistique nécessaire impose un nombre d'échantillons trop important pour les financements disponibles. Aussi, étant donné que ces analyses n'étaient pas centrales dans le projet et leur coût plus élevé que prévu, nous avons restreint cette analyse aux seuls semis (Tâche 3). Cependant, l'opportunité de réaliser ces mesures de traits sur les arbres adultes est fournie par le projet ANR DIPTICC (2017-2020), dont un des volets se focalise sur le réseau de placettes DISTIMACC. Plus précisément, les traits foliaires seront mesurés sur un sous-échantillon d'arbres dominants et dominés sur 30 placettes du gradient (soit deux triplets pour chaque site, sauf Luberon-Lagarde).
- Dans la proposition initiale, nous avons évoqué la possibilité d'explorer le rôle de la variabilité intraspécifique sur les patrons observés, mais nous n'avons pas eu le temps d'aborder cette composante pendant la durée de DISTIMACC. Cependant, il faut noter qu'un autre projet (APPATS, coordonné par le LECA de Grenoble, 2015-2019) a permis le génotypage de tous les arbres du gradient. Les analyses génétiques sont actuellement en cours, et elles pourront servir à éclaircir certains patrons observés par DISTIMACC, ou à tester l'importance relative de la diversité intra- et interspécifique sur le fonctionnement des écosystèmes étudiés. À noter que nous avons mentionné cette perspective dans le précédent rapport, mais le projet a pris du retard suite au décès du coordinateur du projet en 2017.
- La proposition initiale prévoyait également de considérer le rôle de la composition des communautés de décomposeurs sur les patrons de décomposition de la litière. L'idée initiale était de caractériser en détail la macrofaune du sol qui joue un rôle majeur dans la décomposition et qui est souvent ignorée. Cependant, nous avons été amenés à abandonner cette caractérisation des communautés de la macrofaune, notamment parce que l'enveloppe budgétaire du projet était trop limitante pour fournir l'aide technique nécessaire pour le traitement et l'expertise taxonomique complet de l'échantillonnage, ce qui aurait constitué une masse de travail trop importante. L'abandon de ce volet ne permet pas de rédiger l'article scientifique sur l'importance relative des différents facteurs de contrôle comme prévu dans la proposition initiale (livrable 4.2). Néanmoins les données disponibles étant très riches, d'autres livrables qui n'étaient pas listés dans la proposition initiale, sont prévus dans les mois à venir.

Bilan des livrables proposés

Un bilan des livrables du projet DISTIMACC est présenté dans l'Annexe C.1.

12. Valorisation

La valorisation en cours du projet est détaillée ci-après. Nous notons que seules les valorisations directement liés à DISTIMACC sont mentionnées.

Au 28 mai 2018, 2 articles scientifiques ont été publiés, 2 articles sont actuellement en révisions majeures ou mineures, 3 sont soumis, et 3 autres articles seront soumis dans les semaines à venir, et 3 autres articles scientifiques sont en phase de rédaction et seront soumis courant 2018. De plus, 2 articles techniques seront soumis courant 2018, l'un sur les résultats issus de la tâche 1 (soumission été 2018), et l'autre sur les résultats de l'ensemble du projet (soumission fin 2018, comme prévu initialement). Au moins 3 autres articles scientifiques seront rédigés sur la base des travaux menés au cours de ce projet.

De plus, 17 communications scientifiques, 3 communications à destination des gestionnaires et 3 posters ont été exposés lors de colloques, workshops ou séminaires à ce jour (incluant deux communications planifiées en 2018), ainsi qu'un rapport de stage recherche de M2 et 3 stages de M1, un stage de césure AgroParisTech (M1) et 6 stages de licence ou DUT ont été réalisés au sein du projet DISTIMACC. Enfin 2 thèses ont été possibles grâce à DISTIMACC (deux co-financées – à 30 % et 50 %), et une troisième a bénéficié d'un appui du projet (mise à disposition du dispositif, frais de mission et gratifications d'étudiants en licence).

Nous souhaiterions ajouter que les résultats les plus susceptibles d'être transférés aux gestionnaires (en particulier ceux de la tâche 1) ne sont disponibles que depuis peu de temps. Cependant, le transfert et la diffusion des résultats reste bien évidemment un but primordial du projet et du programme BGF en général. Aussi la rédaction des deux articles techniques (celui en cours – tâche 1 – et celui à venir – sur l'ensemble du projet, livrable 1.4) seront une priorité dans les mois à venir, avec notamment l'organisation d'un séminaire réunissant les partenaires du projet et gestionnaires (ONF, mais aussi forêt privée).

Publications scientifiques

Articles publiés

- 1- Bourdier T, Cordonnier T, Kunstler G, Piedallu C, Lagarrigues G, Courbaud B (2016). Tree size inequality reduces forest productivity: An analysis combining inventory data for ten European species and a light competition model. *PLoS ONE*, 11.
- 2- Morin X, Fahse L, Jactel H, Scherer-Lorenzen M, García-Valdés R, Bugmann H (2018) Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Scientific Reports*, 8, 5627.

Articles en révision

- 3- Cordonnier T, Kunstler G, Courbaud B, Morin X (en révision à *Annals of Forest Science*) Managing tree species diversity and ecosystem functioning through coexistence mechanisms. (*)
- 4- Jourdan M, Piedallu C, Baudry J, Morin X (en révision à *Journal of Applied Ecology*) Tree diversity and the temporal stability of mountain forests productivity: testing the effect of asynchrony, species composition and climate.

Articles soumis

- 5- Barrère J, Saïd S, Morin X, Boulanger V, Rowe N, Amiaud B, Bernard M (soumis) Both temperature and ungulate browsing increase silver fir shoots structural resistance in mixed forests.
- 6- Cordonnier T, Bourdier T, Kunstler G, Piedallu C, Courbaud B (soumis) Biodiversity-productivity relationships in tree communities: the interaction between size hierarchy and shade tolerance matters.
- 7- Cordonnier T, Smadi C, Kunstler G, Courbaud B (soumis) Size inequality and productivity in monospecific forest stands: asymmetric competition and ontogenetic growth matter.

Articles en préparation (soumission juin 2018)

- 8- Bernard M, Saïd S, Boulanger V, Jourdan M, Kunstler G, Defosse E, Morin X. Mixed stands' multiple benefits: what about the regeneration phase?
- 9- Jourdan M, Kunstler G, Morin X. How neighborhood interactions control individual trees temporal stability and drought resilience in mountain forests?
- 10- Morin X, Guillemot J, Vallet P, Dreyfus P, de Coligny F...*et al.* Test of the effect of diversity on forest productivity across France using a gap model.

Articles en préparation (soumission d'ici l'automne 2018) [non numérotés]

- Jourdan M, Dreyfus P, Riond C, Cordonnier T, Ladier J, Morin X... *et al.* Can management enhance the effect of diversity on forest functioning under climate change?
- Jourdan M, Lebourgeois F, Morin X. Tree diversity affects the resistance and resilience at the stand level, but with a strong dependence on species identity
- Morin X, Defossez E, Jourdan M, Baudry J. Overyielding in two species-mixtures in natural forests depends on climate

Publications de vulgarisation scientifiques ou technique

- 3- Cordonnier T, Kunstler G, Courbaud B, Morin X (en révision à *Annals of Forest Science*) Managing tree species diversity and ecosystem functioning through coexistence mechanisms¹⁰
- 11- Dreyfus P, Riond C, Jourdan M, Cornet B, Cordonnier T, Ladier J, Morin X... *et al.* (En préparation) Faciliter l'adaptation de la gestion forestière en simulant conjointement les évolutions de la vulnérabilité climatique et la sylviculture : apports du projet DISTIMACC et du modèle ForCEEPS pour les peuplements purs et mélangés, du Nord au Sud des Alpes.
- 12- Morin X (2018) Le changement climatique renforce la sensibilité du fonctionnement des écosystèmes forestiers à la diversité en espèces d'arbres. E-communication sur le site de l'INEE (CNRS) dans la rubrique « *En direct des laboratoires* ». <http://www.cnrs.fr/inee/communication/breves/b359.html> 25 avril 2018.
- Consortium DISTIMACC (En préparation) Article technique sur la vulgarisation des résultats pour le transfert. [non numéroté]

Communications

Présentations dans des conférences internationales

- Morin X & Garcia-Valdés R (2017) The impact of climate change on European forests productivity is strongly related to changes in tree biodiversity. 102nd Annual Meeting of the Ecological Society of America. Portland (OR, USA), Août 6-11 2017.
- Jourdan M & Morin X (2017) Relationship contrasted between diversity and forest's stability in context of global change. 102nd Annual Meeting of the Ecological Society of America. Portland (OR, USA), Août 6-11 2017.
- Bernard M, Boulanger V, Morin X, Saïd S (2017) Are plant – ungulates interactions related to climate? Comparison of consumption indexes along elevation gradients in across a latitudinal gradient of European sites. International Union of Game Biologists, Montpellier, Août 22-25 2017.
- Jourdan M & Morin X (2016) Role of diversity on the stability of forest ecosystems in context of global change. Marseille - SFE Annual meeting. Octobre 25-28 2016.
- Defossez E, Garcia-Valdés R and Morin X (2014) Positive effect of species richness on wood and leaf productivity along a climatic gradient in European forests. Lille - BES-SFE Joint Annual meeting. Décembre 9-12 2014.

Présentations dans des conférences nationales

- Morin X (2018 à venir) Effets du mélange d'essences sur le fonctionnement de l'écosystème forestier sur un gradient climatique dans les Alpes externes : résultats d'un dispositif semi-expérimental et de modélisation. Séminaire « Les forêts mélangées : quel état des connaissances scientifiques » à Nancy. 5-6 juin 2018.
- Morin X (2018) Un modèle de trouées pour étudier les forêts monospécifiques et mélangées en France. Journées CAQSI à Clermont-Ferrand 27-28 mars 2018.
- Jourdan M, Hättenschwiler S & Morin X (2016) Rôle de la diversité sur la stabilité du fonctionnement des écosystèmes forestiers dans un contexte de changement climatique. Journées CAQSI à Montpellier. 7-8 avril 2016.
- Morin X (2016) Étudier les impacts directs et indirects du changement climatique sur la productivité forestière à l'aide d'un modèle de dynamique forestière. Journées CAQSI à Montpellier. 7-8 avril 2016.
- Morin X (2015) Une approche inter-échelles pour estimer l'effet du changement climatique sur la diversité et le fonctionnement des forêts mélangées. Workshop « Forêts Mélangées ». Irstea Nogent-sur-Vernisson. 8-9 juin 2015.

Communications invitées

- Morin X (2017) Making progress in community ecology through the lens of forest gap models: from species coexistence to ecosystem functioning. Séminaire invité à l'Université de Landau (DE), 25 octobre 2017.
- Morin X (2017) The role of biodiversity in forest models. Workshop « State of the art & perspectives of individual-based forest modeling », COST Action« Profound ». Leipzig (DE), 27-28 avril 2017.

¹ Cet article a été placé dans les deux catégories (scientifique et vulgarisation) car son but, malgré le fait qu'il soit rédigé en langue anglaise, est de susciter de meilleurs échanges entre chercheurs et gestionnaires sur l'intérêt de mieux connecter théorie et gestion pour réfléchir les éventuels avantages et difficultés du maintien d'un mélange donné.

- Jourdan M, Hättenschwiler S & Morin X (2017) Role of diversity on the stability of forest productivity under global change. Workshop du programme « ForAdapt ». La Grande Motte (France), 27 Mars 2017.
- Morin X (2017) What mixture for adaptation to climate change? Workshop du programme « ForAdapt ». La Grande Motte (France), 27 Mars 2017.
- Morin X (2015) Analyser la relation entre diversité et productivité en forêt à l'aide d'un modèle de dynamique forestière. Journées SEDYVIN. Irstea Grenoble, 11 décembre 2015.

Autres présentations orales

- Jourdan M, Hättenschwiler S and X Morin (2017) Rôle de la diversité sur la stabilité de la productivité et de la décomposition en forêt. Journée des Doctorants du CEFE.
- Morin X. Le projet DISTIMACC. Séminaire conjoint REACTIF (ADEME) et BGF. Paris. 29 mars 2016.

Posters

- Jourdan M, Beugnon R, Hättenschwiler S & Morin X (2017) Diversity effect on the stability of forest processes under climate change: productivity and decomposition. Poster aux Journées d'Ecologie Fonctionnelles et Evolutives. La Grande Motte. 29-31 mars 2017.
- Jourdan M, Hättenschwiler S & Morin X (2016) Rôle de la diversité sur la stabilité du fonctionnement des écosystèmes forestiers dans un contexte de changement climatique. Séminaire conjoint REACTIF (ADEME) et BGF. Paris. 29 mars 2016.
- Bernard M, Saïd S, Boulanger V, Morin X (2015). Herbivory, climate change and regeneration... a tricky cohabitation in fir – beech – spruce – mixed forests. Workshop on the effects of ungulate browsing on forest regeneration and silviculture, WSL, Zurich. Octobre 2015.

Communications de vulgarisation

- Morin X, Riond C, Cordonnier T, Jourdan M, Dreyfus P... *et al.* (2018 à venir) Web-conférence de la RDI de l'ONF avec discussion autour du projet DISTIMACC. 7 décembre 2018.
- Morin X (2017) Mieux comprendre les processus d'influence du climat sur les arbres pour anticiper les effets de son évolution sur la composition et le fonctionnement des forêts (présentation invitée). « 25 ans du réseau RENECOFOR ». Beaune (France). 11-13 octobre 2017.
- Morin X (2017) Impacts du changement climatique : enjeux pour la conservation de la diversité et du fonctionnement des écosystèmes. Journée sur « Les effets du changement climatique sur la biodiversité et sa gestion », échanges entre gestionnaires de milieux naturels (présentation invitée). Tour du Valat. 9 mars 2017.

Thèses

Co-financées par DISTIMAC

- Thèse de Thomas Bourdier (soutenue en octobre 2016, co-financement IRSTEA) sur *l'hétérogénéité des peuplements forestiers et production : interactions avec les traits fonctionnels des espèces*.
- Thèse de Marion Jourdan (2015-2018, co-financement ADEME) sur *l'étude de l'effet du climat et du mélange sur la stabilité de la productivité et de la décomposition des litières*.

Participation à DISTIMACC (financement terrain)

- Thèse de Marianne Bernard (2015-2018, thèse FCPR IPEF) sur *l'effet du changement climatique et de l'herbivorie sur la régénération des forêts mélangées*.

Stages d'étudiants (Licence, Master 1 et 2)

- Barrère Julien (2017) Stage de Master 2. Université de Bourgogne – Master STS – ETE – Spécialité Biologie des Organismes et des Populations – Parcours Biodiversité et Conservation. Influence of ungulates browsing and climate on the physicochemical properties of leaves and twigs in beech-fir-spruce mixed forests (7 mois).
- Duquesnoy-Mitjavila Alice (2017) Stage de Master 1, AgroParisTech. Modélisation du lien diversité-productivité des écosystèmes forestiers en contexte de changement climatique (4 mois).
- Cornet Briec (2017) Stage de Césure, AgroParisTech. Ingénierie du mélange en forêt alpines en contexte de changement climatique (6 mois).
- Ayache Gaëtan (2017) Stage de Master 1, AgroParisTech. Etude de la décomposition de la litière durant le stress estival (3 mois).
- Beugnon Rémy (2016) Stage de Master 1, AgroParisTech.. Etude des 6 premiers mois de décomposition de la litière forestière (2 mois, Master 1)

Lucile Manou, Ophélie Deprez, Laurane Delteil (6 semaines, stage de Licence 2), Anaïs Correard, Stessy Sorrente (3 semaines, stage de Licence 3) et Manon Guers (10 semaines, stage de DUT)

Autres valorisations

Organisation d'un séminaire avec le département RDI ONF avec principalement les gestionnaires des sites du gradient DITIMACC, mais réunissant également d'autres gestionnaires (ONF, mais aussi privés).

Enseignements

X. Morin a donné un cours de 4 h aux étudiants à des étudiants de Master 2 dans le cadre du module « Modélisation du Fonctionnement des Ecosystèmes » (MODF-BEE, Paris XI) sur le thème de l'utilisation des modèles de patches en écologie (nombreux exemples tirés de DISTIMACC via ForCEEPS) le 10 janvier 2018.

C. Annexes

C. Annexes du Rapport Final du projet DISTIMACC

Annexe C.1 : Bilan des livrables du projet DISTIMACC au 31/05/2018

Annexe C.2 : Valorisation du projet DISTIMACC au 30/05/2018

Annexe C.3 : Articles liés à DISTIMACC publiés, en révision ou soumis au 30/05/2018

Annexe C.4 : Rapports d'étudiants

Annexe C.5 : Enquêtes réalisées auprès de gestionnaires de la zone Alpes-Méditerranée

Annexe C.6 : Compléments méthodologiques de la tâche 2

Annexe C.7 : Les forêts mélangées dans la zone d'étude du projet DISTIMACC

Annexe C.1 : Bilan des livrables du projet DISTIMACC au 31/05/2018

A noter que si certains livrables ont été modifiés, aucune n'a été abandonnée, et 5 ont été ajoutés pour le moment.

Tâche (et sous-tâche initiales)	Livrables proposés initialement	#	Resp.	Avancement au 31/05/18	Notes (état, réorientation)
1.1 Etat de l'art sur la stabilité dans les écosystèmes forestiers	Article d'opinion	1.1	TC, XM	Réalisé	Article en révision
1.1 Etat de l'art sur la stabilité dans les écosystèmes forestiers	Synthèse bibliographique sur les mélanges et leur gestion	1.2	PD, CR	En cours	Fusion 1.2 et 1.3 Article technique en prép.
1.2 Ingénierie des mélanges et transfert	Article technique sur les résultats de simulation	1.3	PD, CR	En cours	
1.2 Ingénierie des mélanges et transfert	Rapport de vulgarisation sur l'ensemble des résultats du projet pour le transfert	1.4	TC, XM	A réaliser	Prévu 2018
2.1 Effet du mélange sur la productivité (placette)	Article scientifique sur l'effet de l'hétérogénéité des tailles	2.1	TC	Réalisé	Article scientifique publié
2.1 Effet du mélange sur la productivité (placette)	Article scientifique sur l'effet de l'hétérogénéité des tailles sur la relation diversité-productivité	2.1b	TC, GK	Livable ajouté	Article scientifique soumis
2.1 Effet du mélange sur la productivité (placette)	Article scientifique sur l'effet de l'hétérogénéité des tailles	2.1c	TC, GK	Livable ajouté	Article scientifique soumis
2.2 Effet du mélange sur la résilience et la résistance	Article scientifique sur l'effet diversité sur la stabilité (niv. placette)	2.2	XM	Réalisé	Article scientifique à soumettre
2.2 Effet du mélange sur la résilience et la résistance	Article scientifique sur la résistance et la résilience (niv. placette)	2.2b	XM	Livable ajouté	Article scientifique en préparation
2.2 Effet du mélange sur la résilience et la résistance	Article scientifique sur l'effet diversité sur la stabilité, résistance et résilience (niv. ind.)	2.2c	XM	Livable ajouté	Analyses en cours
2.3 Effet du mélange sur la résilience et la résistance via modélisation	Article scientifique sur le test de l'hyp. d'assurance avec ForCEEPS	2.3	XM, PD	Retardé, en cours	Prévu fin 2018
2.3 Effet du mélange sur la résilience et la résistance via modélisation	Article scientifique sur le test de la relation diversité-productivité avec prise en compte du changement climatique	2.3b	XM	Livable ajouté	Article scientifique publié
3.1 Réponse de la régénération à la diversité et cond. clim. (observations)	Article scientifique sur effet mélange sur la régénération	3.1	XM, GK	Réalisé	Article soumis
3.2 Réponse de la régénération à la diversité et cond. clim. (modélisation)	Rapport de vulgarisation sur les résultats du modèle	3.2	XM, PD	Retardé, en cours	Article scientifique avec SAMSARA (collab. B. Courbaud)
4 Résilience de la décomposition des litières	Article scientifique sur l'effet mélange	4.1	SH, SC, JN	Retardé, en cours	Fin exp. printemps 2018, analyses en cours
4 Résilience de la décomposition des litières	Article scientifique sur les processus chimiques en jeu	4.2	SH, SC, JN	Retardé, en cours	Fin exp. printemps 2018

Annexe C.2 : Valorisation du projet DISTIMACC au 30/05/2018

La valorisation en cours du projet est détaillée ci-après. Nous notons que seules les valorisations directement liés à DISTIMACC sont mentionnées. **Cette annexe inclut la liste complète de publications demandée par BGF.**

Au 28 mai 2018, 2 articles scientifiques ont été publiés, 2 articles sont actuellement en révisions majeures ou mineures, 3 sont soumis, et 3 autres articles seront soumis dans les semaines à venir. 3 autres articles scientifiques sont en phase de rédaction et seront soumis courant 2018. De plus, 2 articles techniques seront soumis courant 2018, l'un sur les résultats issus de la tâche 1 (soumission été 2018), et l'autre sur les résultats de l'ensemble du projet (soumission fin 2018, comme prévu initialement). Au moins 3 autres articles scientifiques seront rédigés sur la base des travaux menés au cours de ce projet.

De plus, 17 communications scientifiques, 3 communications à destination des gestionnaires et 3 posters ont été exposés lors de colloques, workshops ou séminaires à ce jour (incluant deux communications planifiées en 2018), ainsi que Un rapport de stage recherche de M2 et 3 stages de M1, ainsi qu'un stage de césure AgroParisTech (M1) et 6 stages de licence ou DUT ont été réalisés au sein du projet DISTIMACC. Enfin 2 thèses ont été réalisées dans le cadre de DISTIMACC (deux co-financées – à 30 % et 50 %), et une troisième a bénéficié d'un appui du projet (mise à disposition du dispositif, frais de mission et gratifications d'étudiants en licence).

Publications scientifiques

Articles publiés

- 1- Bourdier T, Cordonnier T, Kunstler G, Piedallu C, Lagarrigues G, Courbaud B (2016). Tree size inequality reduces forest productivity: An analysis combining inventory data for ten European species and a light competition model. *PLoS ONE*, 11.
- 2- Morin X, Fahse L, Jactel H, Scherer-Lorenzen M, García-Valdés R, Bugmann H (2018) Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Scientific Reports*, 8, 5627.

Articles en revision

- 3- Cordonnier T, Kunstler G, Courbaud B, Morin X (en révision à *Annals of Forest Science*) Managing tree species diversity and ecosystem functioning through coexistence mechanisms. (*)
- 4- Jourdan M, Piedallu C, Baudry J, Morin X (en révision à *Journal of Applied Ecology*) Tree diversity and the temporal stability of mountain forests productivity: testing the effect of asynchrony, species composition and climate.

Articles soumis

- 5- Barrère J, Saïd S, Morin X, Boulanger V, Rowe N, Amiaud B, Bernard M (soumis) Both temperature and ungulate browsing increase silver fir shoots structural resistance in mixed forests.
- 6- Cordonnier T, Bourdier T, Kunstler G, Piedallu C Courbaud B (soumis) Biodiversity-productivity relationships in tree communities: the interaction between size hierarchy and shade tolerance matters.
- 7- Cordonnier T, Smadi C, Kunstler G, Courbaud B (soumis) Size inequality and productivity in monospecific forest stands: asymmetric competition and ontogenetic growth matter.

Articles en préparation (soumission juin 2018)

- 8- Bernard M, Saïd S, Boulanger V, Jourdan M, Kunstler G, Defossez E, Morin X. Mixed stands' multiple benefits: what about the regeneration phase?
- 9- Jourdan M, Kunstler G, Morin X. How neighborhood interactions control individual trees temporal stability and drought resilience in mountain forests?
- 10- Morin X, Guillemot J, Vallet P, Dreyfus P, de Coligny F...et al. Test of the effect of diversity on forest productivity across France using a gap model.

Articles en préparation (soumission d'ici l'automne 2018) [non numérotés]

- Jourdan M, Dreyfus P, Rioud C, Cordonnier T, Ladier J, Morin X... et al. Can management enhance the effect of diversity on forest functioning under climate change?
- Jourdan M, Lebourgeois F, Morin X. Tree diversity affects the resistance and resilience at the stand level, but with a strong dependence on species identity
- Morin X, Defossez E, Jourdan M, Baudry J. Overyielding in two species-mixtures in natural forests depends on climate

Publications de vulgarisation scientifiques ou technique

- 3- Cordonnier T, Kunstler G, Courbaud B, Morin X (en révision à *Annals of Forest Science*) Managing tree species diversity and ecosystem functioning through coexistence mechanisms¹
- 11- Dreyfus P, Riond C, Jourdan M, Cornet B, Cordonnier T, Ladier J, Morin X... et al. (En préparation) Faciliter l'adaptation de la gestion forestière en simulant conjointement les évolutions de la vulnérabilité climatique et la sylviculture : apports du projet DISTIMACC et du modèle ForCEEPS pour les peuplements purs et mélangés, du Nord au Sud des Alpes.
- 12- Morin X (2018) Le changement climatique renforce la sensibilité du fonctionnement des écosystèmes forestiers à la diversité en espèces d'arbres. E-communication sur le site de l'INEE (CNRS) dans la rubrique « *En direct des laboratoires* ». <http://www.cnrs.fr/inee/communication/breves/b359.html> 25 avril 2018.
- Consortium DISTIMACC (En préparation) Article technique sur la vulgarisation des résultats pour le transfert. [non numéroté]

Communications

Présentations dans des conférences internationales

- Morin X & Garcia-Valdés R (2017) The impact of climate change on European forests productivity is strongly related to changes in tree biodiversity. 102nd Annual Meeting of the Ecological Society of America. Portland (OR, USA), Août 6-11 2017.
- Jourdan M & Morin X (2017) Relationship contrasted between diversity and forest's stability in context of global change. 102nd Annual Meeting of the Ecological Society of America. Portland (OR, USA), Août 6-11 2017.
- Bernard M, Boulanger V, Morin X, Saïd S (2017) Are plant – ungulates interactions related to climate? Comparison of consumption indexes along elevation gradients in across a latitudinal gradient of European sites. International Union of Game Biologists, Montpellier, Août 22-25 2017.
- Jourdan M & Morin X (2016) Role of diversity on the stability of forest ecosystems in context of global change. Marseille - SFE Annual meeting. Octobre 25-28 12 2016.
- Defossez E, Garcia-Valdés R and Morin X (2014) Positive effect of species richness on wood and leaf productivity along a climatic gradient in European forests. Lille - BES-SFE Joint Annual meeting. Décembre 9-12 2014.

Présentations dans des conférences nationales

- Morin X (2018 à venir) Effets du mélange d'essences sur le fonctionnement de l'écosystème forestier sur un gradient climatique dans les Alpes externes : résultats d'un dispositif semi-expérimental et de modélisation. Séminaire « Les forêts mélangées : quel état des connaissances scientifiques » à Nancy. 5-6 juin 2018.
- Morin X (2018) Un modèle de trouées pour étudier les forêts monospécifiques et mélangées en France. Journées CAQIS à Clermont-Ferrand 27-28 mars 2018.
- Jourdan M, Hättenschwiler S & Morin X (2016) Rôle de la diversité sur la stabilité du fonctionnement des écosystèmes forestiers dans un contexte de changement climatique. Journées CAQIS à Montpellier. 7-8 avril 2016.
- Morin X (2016) Étudier les impacts directs et indirects du changement climatique sur la productivité forestière à l'aide d'un modèle de dynamique forestière. Journées CAQIS à Montpellier. 7-8 avril 2016.
- Morin X (2015) Une approche inter-échelles pour estimer l'effet du changement climatique sur la diversité et le fonctionnement des forêts mélangées. Workshop « Forêts Mélangées ». Irstea Nogent-sur-Vernisson. 8-9 juin 2015.

Communications invitées

- Morin X (2017) Making progress in community ecology through the lens of forest gap models: from species coexistence to ecosystem functioning. Séminaire invité à l'Université de Landau (DE), 25 octobre 2017.
- Morin X (2017) The role of biodiversity in forest models. Workshop « State of the art & perspectives of individual-based forest modeling », COST Action« Profound ». Leipzig (DE), 27-28 avril 2017.
- Jourdan M, Hättenschwiler S & Morin X (2017) Role of diversity on the stability of forest productivity under global change. Workshop du programme « ForAdapt ». La Grande Motte (France), 27 Mars 2017.
- Morin X (2017) What mixture for adaptation to climate change? Workshop du programme « ForAdapt ». La Grande Motte (France), 27 Mars 2017.
- Morin X (2015) Analyser la relation entre diversité et productivité en forêt à l'aide d'un modèle de dynamique forestière. Journées SEDYVIN. Irstea Grenoble, 11 décembre 2015.

¹ Cet article a été placé dans les deux catégories (scientifique et vulgarisation) car son but, malgré le fait qu'il soit rédigé en langue anglaise, est de susciter de meilleurs échanges entre chercheurs et gestionnaires sur l'intérêt de mieux connecter théorie et gestion pour réfléchir les éventuels avantages et difficultés du maintien d'un mélange donné.

Autres présentations orales

Jourdan M, Hättenschwiler S and X Morin (2017) Rôle de la diversité sur la stabilité de la productivité et de la décomposition en forêt. Journée des Doctorants du CEFE.

Morin X. Le projet DISTIMACC. Séminaire conjoint REACCTIF (ADEME) et BGF. Paris. 29 mars 2016.

Posters

Jourdan M, Beugnon R, Hättenschwiler S & Morin X (2017) Diversity effect on the stability of forest processes under climate change: productivity and decomposition. Poster aux Journées d'Ecologie Fonctionnelles et Evolutives. La Grande Motte. 29-31 mars 2017.

Jourdan M, Hättenschwiler S & Morin X (2016) Rôle de la diversité sur la stabilité du fonctionnement des écosystèmes forestiers dans un contexte de changement climatique. Séminaire conjoint REACCTIF (ADEME) et BGF. Paris. 29 mars 2016.

Bernard M, Saïd S, Boulanger V, Morin X (2015). Herbivory, climate change and regeneration... a tricky cohabitation in fir – beech – spruce –mixed forests. Workshop on the effects of ungulate browsing on forest regeneration and silviculture, WSL, Zurich. Octobre 2015.

Communications de vulgarisation

Morin X, Riond C, Cordonnier T, Jourdan M, Dreyfus P... et al. (2018 à venir) Web-conférence de la RDI de l'ONF avec discussion autour du projet DISTIMACC. 7 décembre 2018.

Morin X (2017) Mieux comprendre les processus d'influence du climat sur les arbres pour anticiper les effets de son évolution sur la composition et le fonctionnement des forêts (présentation invitée). « 25 ans du réseau RENECOFOR ». Beaune (France). 11-13 octobre 2017.

Morin X (2017) Impacts du changement climatique : enjeux pour la conservation de la diversité et du fonctionnement des écosystèmes. Journée sur « Les effets du changement climatique sur la biodiversité et sa gestion », échanges entre gestionnaires de milieux naturels (présentation invitée). Tour du Valat. 9 mars 2017.

Thèses

Co-financées par DISTIMAC

Thèse de Thomas Bourdier (soutenue en octobre 2016, co-financement IRSTEA) sur *l'hétérogénéité des peuplements forestiers et production : interactions avec les traits fonctionnels des espèces*.

Thèse de Marion Jourdan (2015-2018, co-financement ADEME) sur *l'étude de l'effet du climat et du mélange sur la stabilité de la productivité et de la décomposition des litières*.

Participation à DISTIMACC (financement terrain)

Thèse de Marianne Bernard (2015-2018, thèse FCPR IPEF) sur *l'effet du changement climatique et de l'herbivorie sur la régénération des forêts mélangées*.

Stages d'étudiants (Licence, Master 1 et 2)

Barrère Julien (2017) Stage de Master 2. Université de Bourgogne – Master STS – ETE – Spécialité Biologie des Organismes et des Populations – Parcours Biodiversité et Conservation. Influence of ungulates browsing and climate on the physicochemical properties of leaves and twigs in beech-fir-spruce mixed forests (7 mois).

Duquesnoy-Mitjavila Alice (2017) Stage de Master 1, AgroParisTech. Modélisation du lien diversité-productivité des écosystèmes forestiers en contexte de changement climatique (4 mois).

Cornet Briec (2017) Stage de Césure, AgroParisTech. Ingénierie du mélange en forêt alpines en contexte de changement climatique (6 mois).

Ayache Gaëtan (2017) Stage de Master 1, AgroParisTech. Etude de la décomposition de la litière durant le stress estival (3 mois)

Beugnon Rémy (2016) Stage de Master 1, AgroParisTech.. Etude des 6 premiers mois de décomposition de la litière forestière (2 mois, Master 1)

Lucile Manou, Ophélie Deprez, Laurane Delteil (6 semaines, stage de Licence 2), Anaïs Correard, Stessy Sorrente (3 semaines, stage de Licence 3) et Manon Guers (10 semaines, stage de DUT)

Autres types de valorisation

Organisation d'un séminaire avec le département RDI ONF avec principalement les gestionnaires des sites du gradient DITIMACC, mais réunissant également d'autres gestionnaires (ONF, mais aussi privés).

Enseignements

X. Morin a donné un cours de 4 h aux étudiants à des étudiants de Master 2 dans le cadre du module « Modélisation du Fonctionnement des Ecosystèmes » (MODF-BEE, Paris XI) sur le thème de l'utilisation des modèles de patches en écologie (nombreux exemples tirés de DISTIMACC via ForCEEPS) le 10 janvier 2018.

Annexe C.3 : Articles liés à DISTIMACC publiés et en révision au 30/05/2018

Rappel : seules les publications des différentes équipes dépendant principalement de DISTIMACC ont été sélectionnées.

Articles publiés au 30/05/2018 (PDFs complets)

- 1- Bourdier T, Cordonnier T, Kunstler G, Piedallu C, Lagarrigues G, Courbaud B (2016). Tree size inequality reduces forest productivity: An analysis combining inventory data for ten European species and a light competition model. *PLoS ONE*, 11.
- 2- Morin X, Fahse L, Jactel H, Scherer-Lorenzen M, García-Valdés R, Bugmann H (2018) Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Scientific Reports*, 8, 5627.

Résumés des articles en révision ou soumis au 30/05/2018

- 3- Cordonnier T, Kunstler G, Courbaud B, Morin X (en révision à *Annals of Forest Science*) Managing tree species diversity and ecosystem functioning through coexistence mechanisms. (*)
- 4- Jourdan M, Piedallu C, Baudry J, Morin X (en révision à *Journal of Applied Ecology*) Tree diversity and the temporal stability of mountain forests productivity: testing the effect of asynchrony, species composition and climate.
- 5- Barrère J, Saïd S, Morin X, Boulanger V, Rowe N, Amiaud B, Bernard M (soumis) Both temperature and ungulate browsing increase silver fir shoots structural resistance in mixed forests.
- 6- Cordonnier T, Bourdier T, Kunstler G, Piedallu C Courbaud B (soumis) Biodiversity-productivity relationships in tree communities: the interaction between size hierarchy and shade tolerance matters.
- 7- Cordonnier T, Smadi C, Kunstler G, Courbaud B (soumis) Size inequality and productivity in monospecific forest stands: asymmetric competition and ontogenetic growth matter.

SCIENTIFIC REPORTS

OPEN

Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition

Xavier Morin^{1,2}, Lorenz Fahse^{2,3}, Hervé Jactel⁴, Michael Scherer-Lorenzen⁵, Raúl García-Valdés^{1,6} & Harald Bugmann²

Climate change affects ecosystem functioning directly through impacts on plant physiology, resulting in changes of global productivity. However, climate change has also an indirect impact on ecosystems, through changes in the composition and diversity of plant communities. The relative importance of these direct and indirect effects has not been evaluated within a same generic approach yet. Here we took advantage of a novel approach for disentangling these two effects in European temperate forests across a large climatic gradient, through a large simulation-based study using a forest succession model. We first showed that if productivity positively correlates with realized tree species richness under a changed climate, indirect effects appear pivotal to understand the magnitude of climate change impacts on forest productivity. We further detailed how warmer and drier conditions may affect the diversity-productivity relationships (DPRs) of temperate forests in the long term, mostly through effects on species recruitment, ultimately enhancing or preventing complementarity in resource use. Furthermore, losing key species reduced the strength of DPRs more severely in environments that are becoming climatically harsher. By disentangling direct and indirect effects of climate change on ecosystem functioning, these findings explain why high-diversity forests are expected to be more resilient to climate change.

Forests are of critical importance globally; they cover ca. 30% of the world's land surface, harbor most of terrestrial biodiversity¹, are an important carbon sink², have a pivotal role for climate regulation³ and provide many other ecosystem services⁴. Climate change affects forests and their functioning directly (Fig. 1a), including key aspects such as net productivity², via altered abiotic conditions (e.g. climate and atmospheric CO₂ concentration). As a result, a general productivity increase has been observed in forests over the last decades⁵, providing that water was not limiting. However, projections for 2050 suggest that negative impacts of climate change on forest functioning are likely to increase in frequency and intensity, mostly due to severe droughts⁶. Climate change can also affect ecosystem functioning indirectly, through impacts of pests and pathogens^{7,8} or modifications of local communities composition caused by shifts in species distributions^{9,10} (Fig. 1a). Many range shifts of tree species have recently been reported, either in latitude¹¹ or elevation¹², and several examples of local extinctions caused by more severe drought events have been documented, especially at the rear edge of species distributions¹³. Such shifts, which are anticipated to become even stronger in the future^{14,15}, lead to changes in local community composition¹⁶, and possibly affect species interactions¹⁷. Yet, plant diversity and community composition have been shown to influence ecosystem productivity¹⁸, although the magnitude of these effects appears to be context-dependent and is not fully understood^{19,20}.

¹CEFE UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, F-34293, Montpellier cedex 5, Montpellier, France. ²Forest Ecology, Institute of Terrestrial Ecosystems ETH Zürich, CH-8092, Zürich, Switzerland. ³University of Koblenz-Landau, Institute for Environmental Sciences, D-76829, Landau, Germany. ⁴BIOGECO, INRA – Univ. Bordeaux, F-33610, Cestas, France. ⁵University of Freiburg, Faculty of Biology – Geobotany, D-79104, Freiburg, Germany. ⁶Centre of Ecological Research and Forestry Applications (CREAF), Department of Animal Biology, Plant Biology and Ecology, Autonomous University of Barcelona, Cerdanyola del Vallès, Spain. Correspondence and requests for materials should be addressed to X.M. (email: xavier.morin@cefe.cnrs.fr)

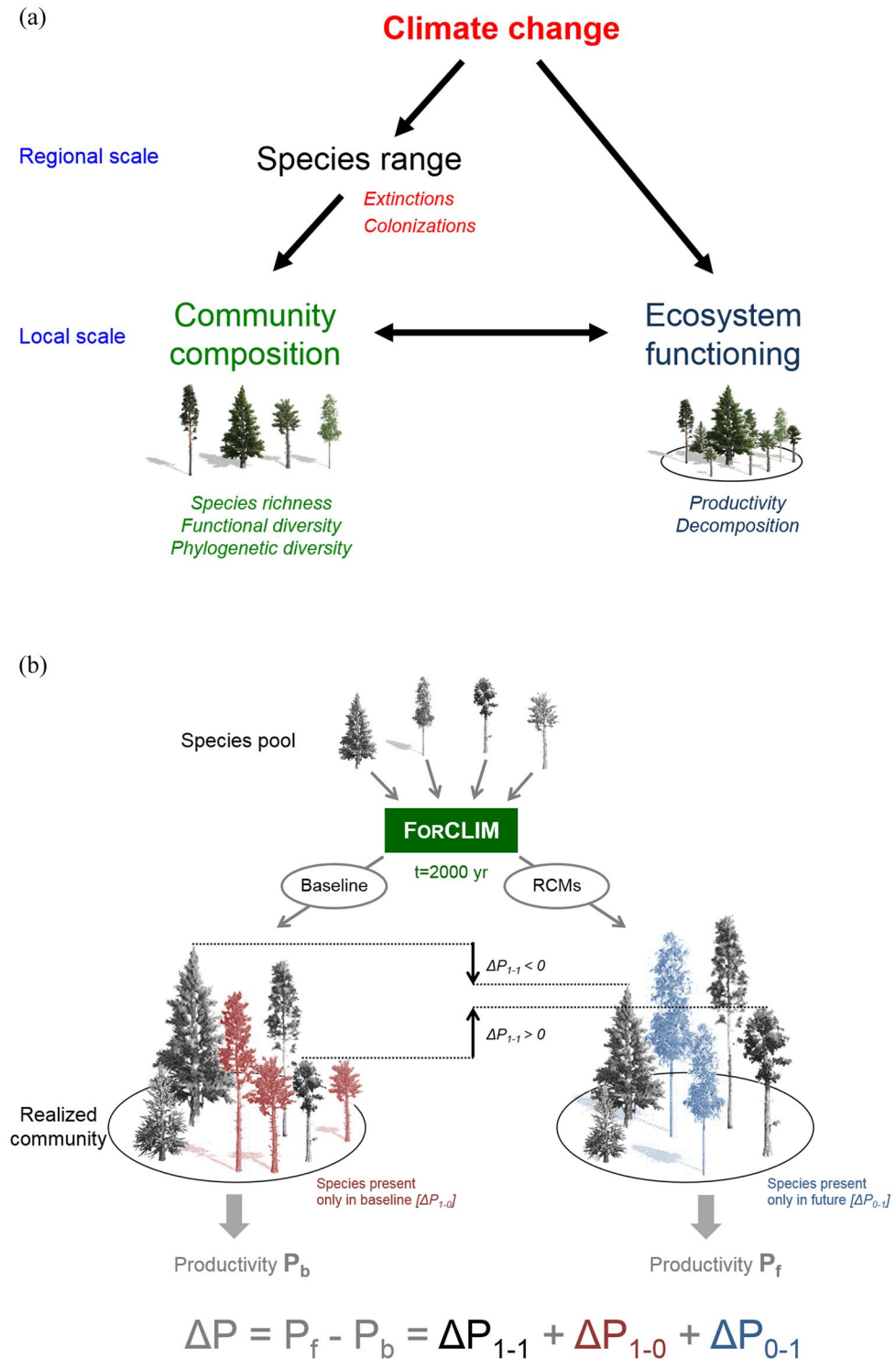


Figure 1. (a) Diagram illustrating direct and indirect effects of climate change (including change in CO₂) on forest ecosystem functioning. (b) Schematic representation of the simulation done for one original community composition. ΔP refers to the difference in productivity between anticipated (*i.e.* corresponding to those simulated by one of the RCMs considered here) and baseline climatic conditions. ΔP can be decomposed into three components. ΔP_{1-1} is the difference in productivity between anticipated and baseline climatic conditions of species present in both conditions (which may be either positive or negative as represented by the black arrows), ΔP_{1-0} decrease in productivity due to species unable to grow in anticipated conditions (red trees in left panel; and ΔP_{1-0} is necessarily negative), and ΔP_{0-1} increase in productivity due to species able to grow only in anticipated conditions (blue trees in right panel; and ΔP_{0-1} is necessarily positive).

For terrestrial ecosystems, diversity-productivity relationships (DPRs) have first been shown experimentally in artificial grasslands^{21,22}. The same type of experiments have been set up for forests, but most of them are still young, which limits the relevance of their outcomes²³. Therefore, DPRs in forests are generally inferred from rather short-term observations using forest inventories^{24–26}, showing an overall positive effect of tree diversity on productivity²⁰. Yet, empirical studies necessarily include multiple sites that are subject to different environmental conditions, possibly leading to biased results²⁷. This is especially true regarding climatic conditions, as climate appears to strongly modulate DPRs in forests²⁸. Recently, novel approaches have been proposed to depict and quantify DPRs in tree communities, involving simulations with process-based forest succession models (FSMs)^{29,30}. These approaches have the advantage that they can shed light on the mechanisms linking diversity and productivity also in mature forest systems. Furthermore, modelling studies make it possible to test a vast number of combinations of climatic conditions and diversity levels, which is very difficult based on observations due to confounding factors (e.g. mixed forests growing on fertile soils), and practically infeasible in experiments.

While understanding the interaction between climate change and the loss of biological diversity represents a crucial challenge to forecast ecosystem functioning in the future^{19,31}, the relative importance of the direct (i.e., through species response to abiotic conditions) and indirect (i.e., through changes in community composition) effects of climate change has not been yet evaluated within the same general approach. As FSMs take both abiotic (climatic, soil) and biotic (competition) factors into account, studies with such models are particularly relevant to disentangle these direct and indirect effects. In other words, owing to such a simulation approach, the changes of productivity can be partitioned into the direct effect of climate change on forest growth vs. the indirect effect through modified community composition.

In this study, we therefore used a FSM to quantify the potential relative importance of these direct and indirect effects on forest productivity, and to test how DPRs are theoretically affected by climate change, considering combinations of 30 European tree species and a wide range of environmental conditions in Central Europe (Table S1). To do so, following the approach by Morin *et al.*^{29,30}, we simulated virtual forest biodiversity experiments with the FSM FORCLIM, with various original species richness (1 to 30 European species, with 7,431 original community composition tested) in 11 sites, using either baseline (i.e., current climate) conditions, or future conditions. More specifically, through a large set of simulations, we aimed at:

- i. Assessing how climate change affects forest productivity depending on initial environmental conditions;
- ii. Quantifying the direct and indirect effects of climate change on forest productivity;
- iii. Testing whether the effect of tree diversity (species richness and functional diversity) on forest productivity holds under climate change; and how site-level DPRs would be affected by climate change.

We expect direct effects of climate change to be stronger in the most productive sites, assuming that there is a greater number of species in these sites, with high levels of functional redundancy in terms of functional traits affecting tree growth³² that could compensate for decreases or losses of species²⁹. In contrast, indirect effects should be prevalent in the less productive sites, where tree species diversity is lower and forest functioning more likely to strongly depend on a few key species^{29,33}.

Results

The simulated impacts of climate change on forest productivity varied strongly across the gradient of current site conditions, irrespective of their composition. Forests on sites with the coldest conditions experienced, on average, an increase in productivity (hereafter named “*P+* sites”), while forests on the warmest sites showed a productivity decrease (hereafter “*P−* sites”) (Fig. 2a). For instance, productivity increased by 0.68 (± 0.47) t.ha^{−1}.yr^{−1} at Davos (site with a mean annual temperature (MAT) of 3.0°C), but decreased by 0.48 (± 0.39) t.ha^{−1}.yr^{−1} at Basel (9.2°C MAT). It appeared that forest productivity was enhanced by the increase in mean temperature in the coldest sites, while it dropped at the other sites because of the decrease in precipitation. However, the interaction between changes in temperature and rainfall could have impacted changes in productivity. For instance, the forests simulated in the site of Bever are on average more productive under future conditions, because this site is the second coldest of the gradient, but this effect is weak because Bever is also one of the driest sites (Fig. 2a). It is also noticeable that the sites with the simulated forests showing the lowest productivity under current conditions were not necessarily *P+* sites under new conditions (eg. forests simulated in the site of Sion experienced a decreased in their productivity, while they have the weakest productivity under current conditions).

Furthermore, the number of tree species communities predicted to experience improved productivity decreased with higher mean annual temperature (Fig. 2b; Slope = -8.70 , $r^2 = 0.77$, $P < 0.001$). This finding is consistent with already reported temperature-dependent changes in physiology and productivity².

Differences in climate between baseline and RCM ‘future’ conditions led to different realized forest communities (with different tree species richness) and productivity for the same initial species combination (Fig. 1b). Changes in species richness followed the same pattern as changes in productivity (Fig. 2a), and were positively correlated with each other across all simulations ($r = 0.54$, $n = 81741$ (i.e. 11×7431), $p < 0.001$, Pearson correlation). We also tested how climate change affects functional diversity by calculating changes in functional dispersion³⁴ between baseline and RCM conditions. A weaker trend than for species richness was found as all sites experienced, on average, a decrease in *FD* ($r = 0.27$, $n = 81741$, $p < 0.001$). However, the strongest decreases in *FD* were predicted to occur at *P−* sites, demonstrating that community composition and productivity remain tightly related also in a changed climate (Fig. 2a). To confirm these findings without considering the intra-site variability, we used the median of all simulations at the site level to calculate Spearman correlations across all sites. Changes in richness and changes of productivity were strongly correlated ($r = 0.94$, $P < 0.0001$), as well as changes in *FD* and changes of productivity ($r = 0.64$, $P > 0.0001$).

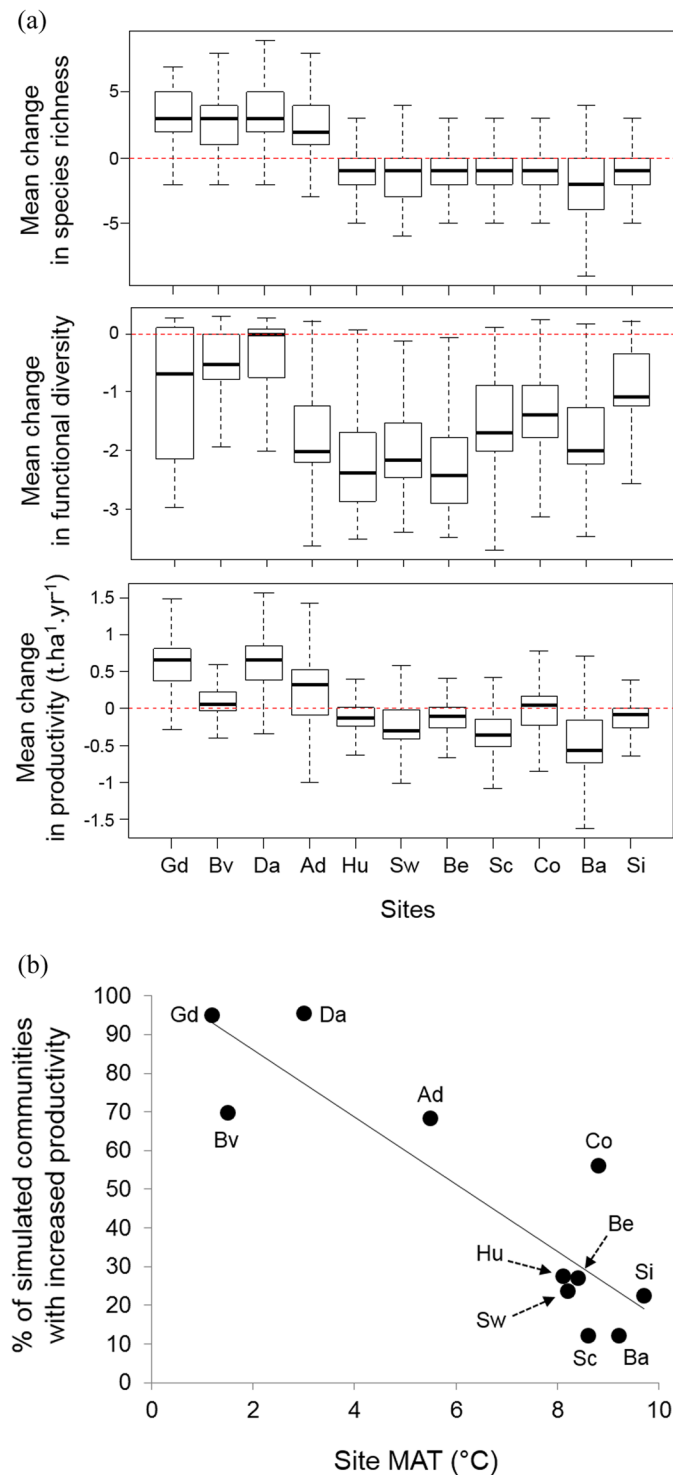


Figure 2. (a) Mean changes in species richness, functional diversity, and productivity between anticipated conditions of the KNMI scenario, and baseline climatic conditions, for each site. $n = 7,431$ for each site. Sites are sorted according to their mean annual temperature. *Ad*: Adelboden; *Ba*: Basel; *Be*: Bern; *Bv*: Bever; *Co*: Cottbus; *Da*: Davos; *Gd*: Grande Dixence; *Hu*: Huttwil; *Sc*: Schaffhausen; *Sw*: Schwerin; *Si*: Sion. (b) Percentage of simulations showing an increase in productivity for each site, between anticipated conditions of the KNMI scenario and baseline climatic conditions against site mean annual temperature (MAT) under baseline. $n = 7,431$ for each site. Site names as in (a).

The partitioning of the change in productivity (ΔP) between current and future climate showed that the relative importance of ΔP_{I-1} , ΔP_{I-0} and ΔP_{0-1} varied strongly across sites. At $P+$ sites, the response of forest productivity to climate change depended primarily on species only able to grow under future conditions (highly

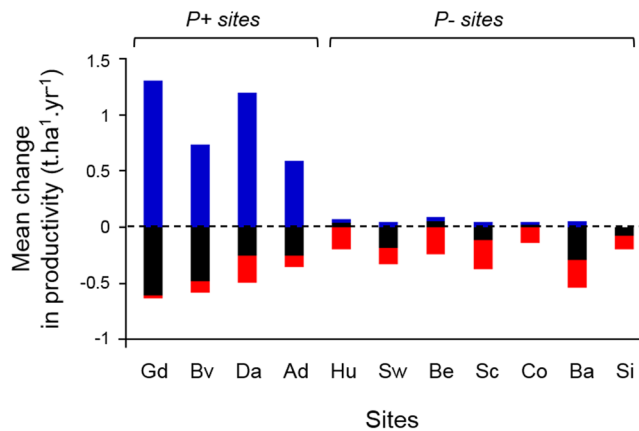


Figure 3. Mean changes in ΔP_{I-1} (black), ΔP_{I-0} (red), and ΔP_{0-1} (blue) (see Fig. 1b legend) across all simulations between anticipated conditions of the KNMI scenario, and baseline climatic conditions, for each site. Sites are sorted according to their mean annual temperature. $n = 7,431$ for each site. Site names as in Fig. 2.

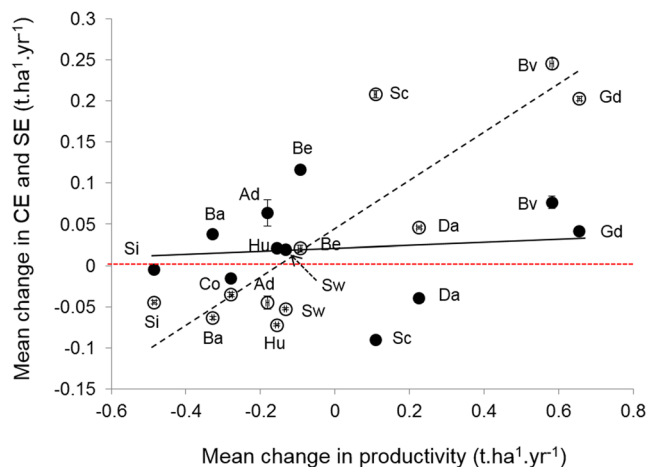


Figure 4. Changes in complementary (open circles) and selection (closed circles) effects vs. mean change in productivity between baseline and anticipated RCMs conditions (KNMI). Site names as in Fig. 2.

positive ΔP_{0-1} , blue bars in Fig. 3), which overcompensated the loss in productivity of species present under both conditions (always negative ΔP_{I-1} , black bars). The response of productivity at $P-$ sites was equally determined by local extinctions (negative ΔP_{I-0} , red bars) and by the loss in productivity of species present under both conditions (mostly negative ΔP_{I-1} , black bars). Therefore, at $P+$ sites the productivity increase under climate change was mainly due to warmer conditions allowing for the recruitment and growth of new species, while at $P-$ sites communities were affected by local extinctions leading to a decrease in productivity, provided that no colonization by “new” species (i.e. allowed by the new climate conditions) was occurring.

The partitioning of the net diversity effect showed that changes in productivity between current and future climate were mostly driven by changes in complementarity effects and depended on site conditions (Fig. 4a). At sites where productivity was reduced under climate change ($P-$), we observed weak changes, with a relative increase of selection effects and a relative decrease of complementarity effects. At sites benefitting from climate change ($P+$), the changes in complementarity were strong, especially for 3 sites (Fig. 4a). In these $P+$ sites, i.e. those notably receiving “new” species (i.e. species able to grow and survive under RCM conditions but not under baseline conditions), the increase of productivity was thus mainly triggered by stronger complementarity effects (Fig. 4).

We found that forest productivity strongly increased with realized species richness under both baseline and RCMs conditions (see Fig. 5 for the detailed DPR diagram for Adelboden [$P+$ site] and Schwerin [$P-$ site]; and Fig. S1 for all sites). The simulations further indicated that DPRs were affected by climate change but only in terms of magnitude, and according to predicted change in site productivity under future conditions. DPRs largely strengthened at $P-$ sites, but showed variable responses at $P+$ sites, regardless of the RCM considered (Tables 1 and S4, and Fig. 5). The $P-$ sites mostly showed stronger DPRs, with steeper slopes (Table 1 and Fig. S1). Among the 21 DPRs evaluated at $P-$ sites (7 sites $\times$ 3 RCMs), 15 showed significantly larger slope estimates than the corresponding DPR under baseline conditions; one was significantly weaker and five were non-significant (Tables 1

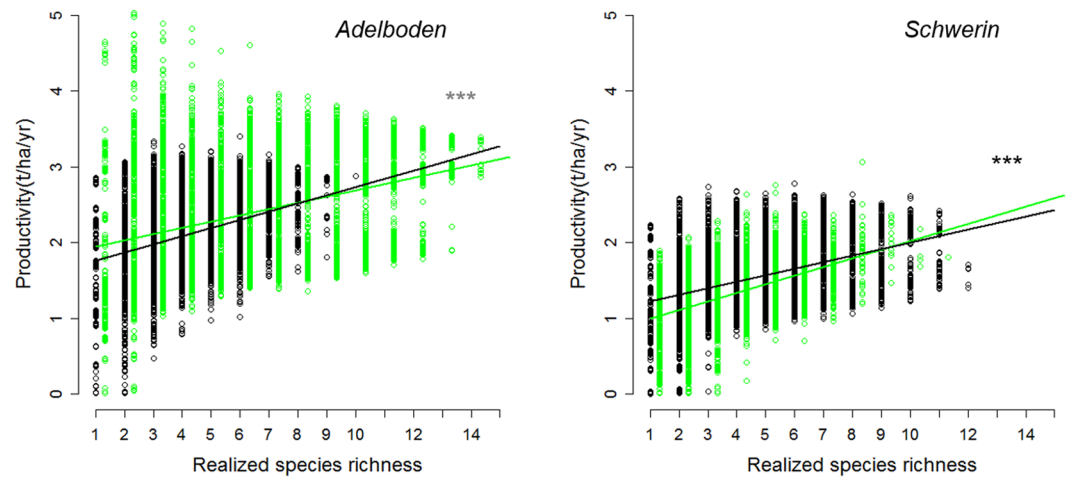


Figure 5. Forest productivity against increasing realized species richness, for baseline (black dots, with regression line in black) and anticipated RCMs conditions (KNMI) (green dots, with regression line in black) for a $P+$ (left panel) and a $P-$ site (right panel). Each dot corresponds to one simulation. For each conditions: $n = 7,431$ simulations. For each site, the slope estimates were significantly different.

and S4). Thus, these results showed that under more stressful conditions (*i.e.* in $P-$ sites), losing one tree species from the forest community would generally be more detrimental than under current conditions.

Discussion

Based on an extensive simulation design, our results first confirm that climate change is likely to strongly affect the productivity of temperate European forests^{2,5}, but they demonstrate that its impact varies greatly in direction and also in magnitude across sites. Second, our results demonstrate that forest productivity positively correlates with realized tree species richness even under a changed climate, *i.e.* as it is getting warmer and drier, for a large panel of baseline conditions. Third, the outcomes of the simulations reveal that although both direct and indirect effects of climate change significantly affect forest productivity, indirect effects related to changes in community composition are pivotal. On average, indirect effects amounted to 71.3% of the changes in productivity across all simulations (site-level averages ranged from 50.3 to 90.2%). This occurred mostly because new climatic conditions promote the recruitment of new species at the coldest sites, whereas they cause local extinctions at other sites. Overall, this study is the first aiming at quantifying both direct and indirect effects within the same integrated approach, and it emphasizes the importance of considering the role of biodiversity when assessing climate change impacts on ecosystem productivity^{9,19}.

The strong effect of climate change on site-level slope of DPRs notably leads to a greater effect of tree species richness on productivity at $P-$ sites (*i.e.*, at sites expected to experience a decrease in productivity under climate change irrespective of forest composition). Three main causes may interact to generate this effect in our simulations, as discussed below. The first one relates to changes in the strength and direction of species interactions along the lines of the stress gradient hypothesis^{35,36}, which predicts that interactions between species will shift from negative (competition) to positive (facilitation) along stress gradients. Extending this hypothesis, we posit that interspecific competitive interactions will decrease in intensity with increasing abiotic stress. Such a change leads to a stronger dependence of ecosystem functioning to species richness in $P-$ sites compared to $P+$ sites, because interspecific competition becomes relatively less detrimental for growth in $P-$ sites, which is consistent with our results. In fact, at $P-$ sites, forest productivity was more reduced by the loss of a tree species under new climate conditions than under baseline conditions, mostly because such a loss led to a relatively larger decrease in complementarity between species. Adding a species to a community should increase interspecific competition for light. Yet, at sites experiencing strong, ecologically detrimental climate change, the increase in competition was, on average, relatively lower than under baseline conditions. This is consistent with National Forest Inventory data showing that overyielding is stronger at low-productivity sites when comparing monospecific with mixed stands^{24,37}, as well as with a recent study highlighting that the slope of DPRs was steeper in sites with harsher climatic conditions across a latitudinal gradient of natural forests²⁸ – which was also the case in our simulations²⁹. However we should acknowledge that no positive interactions (*e.g.* facilitation) are included in the model, although they may be of some importance under dry conditions³⁸. Furthermore, our partitioning of the net diversity effect (Fig. 4) confirmed that the decreased diversity experienced by the simulated forests at $P-$ sites under future conditions led, on average, to a decrease in the strength of the complementarity effect and to a slight increase in the selection effect. This is probably due to the fact that the reduction of the species pool made these simulated forests more sensitive to the presence of a few key productive species.

Second, our simulations showed that forest communities experienced major changes in their species composition across the entire gradient under climate change (Fig. 2a), which appeared to be the strongest driver of changes in productivity in either $P+$ or $P-$ sites. Climate is actually a main determinant of the local species pool through its effect on environmental filtering and biotic interactions³³. Regarding species interactions, we have already discussed above how the change in the strength of species interactions may interact with the change in

		Mean change in productivity	Change in DPR slope		
			KNMI	SHMI	MPI
<i>P+</i> sites	Grande Dixence	↗	—	↗	↗
	Bever	↗	↘	↘	↘
	Davos	↗	↗	↗	↗
	Adelboden	↗	↘	↘	↘
<i>P-</i> sites	Huttwil	↘	↗	↗	↗
	Schwerin	↘	—	↗	—
	Bern	↘	↗	↗	↗
	Schaffhausen	↘	↗	↗	↗
	Cottbus	↘	↗	↗	↗
	Basel	↘	—	↗	↘
	Sion	↘	↗	—	—

Table 1. Direction of the mean change in productivity across all simulations, and direction of the change in the slope of diversity-productivity relationships (DPRs) between baseline and anticipated RCMs conditions for all sites and all RCMs (KNMI, SHMI, MPI). *Mean change in productivity*: upward pointing arrow: forest productivity is larger under RCMs conditions than under baseline conditions (i.e. *P+* site); downward pointing arrow: forest productivity is larger under baseline conditions than under RCMs conditions (i.e. *P-* site). Note that only one arrow was used as the trend was consistent for all RCMs for all sites. *Change in DPR slope*: upward pointing arrow: Slope of DPR under the RCM conditions steeper than under baseline conditions; downward pointing arrow: Slope of DPR under baseline conditions steeper than under the RCM conditions; flat hyphen: no significant difference between the two slopes. Slope values are shown in Table S4, for all RCMs conditions. Mean changes in productivity for each RCMs are shown in Table S3.

species composition driven by new climatic conditions to explain the effect of climate change on DPRs. However, evidence for the role of climate change-induced extinctions and colonizations in forest productivity changes (Fig. 3) is strongly related to the effect of climate on environmental filtering. Therefore, our findings illustrate how changes in tree recruitment could play a key role on forest composition and functioning under climate change^{39,40}.

Third, our findings may partially be explained by the change in forest structure along climatic gradients^{41–43}, notably an increase or decrease in stand-level basal area. However, as already mentioned, this study focused on long-term dynamics and thus did not consider the transient phase, because our approach to depict DPRs relies on forests at pseudo-equilibrium²⁹. Therefore, the simulated pair-wise forests, i.e. with the same original composition for baseline and future conditions, generally show similar structures. However, in the case of strong changes in composition, changes in stand structure can occur and interact with changes in the strength of species interactions.

It is noteworthy that indirect effects mostly arose from the possibility that during a simulation, a species may go extinct or colonize a site because of the effect of climatic conditions on the ability of the species to establish seedlings in this site (regeneration) and on its competitive ability (that depends on tree growth) relative to the co-existing species. Therefore, this study was, to our knowledge, the first to explore the relative weight of direct and indirect effects. Relying on forests at pseudo-equilibrium in terms of biomass, these simulations should obviously not be interpreted as short-term predictions of climate change impact, but rather as an assessment of impacts of changing climate conditions on forest productivity and underlying processes in the long term. The goal of this study was to test how climate change may affect the DPRs without biogeographical implications (e.g. species migration), through a fair and robust comparison between baseline (“current”) and anticipated (“future”) climate conditions. This could only be obtained by using the same simulation design for both situations (i.e. starting with bare ground and with a runtime of 2,000 years).

To complement these findings on long-term dynamics and basic processes, future work should focus on transient dynamics, to include extinction and colonization with greater accuracy, for instance using a spatial-explicit framework at the regional scale⁴⁴, e.g. projections of species distribution models⁴⁵. However, considering changes in community composition also related to species range shifts was not relevant in the present study because doing so would have supposed to precisely focus on transient dynamics at the regional scale, which was impossible to do with sufficient robust confidence with this kind of model⁴⁶ or with certain caution⁴⁷. Furthermore, it would have necessitated a completely different study design, by considering a restricted species pool, different for each site, i.e. including only the species biogeographically present in the region to which each site belongs. Doing so would necessarily affect the between-site comparisons as the simulations would not rely on the same species composition in each site. Finally, this would have required to parameterize the model for other species (like Mediterranean trees and shrubs). However, it is noteworthy that our simulations took into account climate-induced extinctions, although coarsely, as well as colonization by species embedded in the model. Furthermore, regarding the relative strength of direct and indirect effects, coupling our simulations with predictions of species range shifts to also take into account the possible colonization by other species would have necessarily increased the relative importance of indirect effects, and would have thus probably strengthened our main conclusion.

One limitation of our study is that simulations tested the impacts of climate change on community composition mainly through higher temperatures and more severe droughts. However, regarding biotic interactions, the current version of the model focuses on competition for light (although mediated by climatic and soil factors), and did not consider competition for nutrients nor competition for water, which may also be a key process affecting future species assemblages under climate change, particularly under a drier climate^{6,48}. For instance, we may expect that the trend depicted here regarding the importance of indirect effects could be amplified by considering competition for water in the driest sites because of a larger number of species disappearing. This study also did not consider the impact of abiotic disturbances in the climate change scenarios because we chose to focus on the dual impact of climate change through the direct and indirect effects. However, incorporating this other kind of impact through increased mortality events may be possible in a modelling study using the same kind of models than here. In addition, our model is not accounting for changes in trophic interactions, such as insect herbivory or pathogen attack, which may also change under future climate^{8,49} and which affect DPR^{50,51}.

This study shows how tree species interactions and community composition may change under climate change in the long term, which can in turn strongly affect ecosystem functioning, across a wide range of site conditions. These results represent a baseline for predicting change in mean productivity and DPRs in response to climate change in the long term. It could be supplemented by the inclusion of other processes, like species range shifts⁴⁴ or biotic (e.g. pest outbreaks) or abiotic (e.g. windstorms) disturbances. However, model complexification comes at the cost of lower precision and robustness whereas our model works with only few parameters and is applicable to a large range of species and environmental conditions.

Relying on the emergent properties of the simulations, our results illustrate how new climatic conditions may affect forest productivity in the long term. The strong evidence we found regarding the strength of biotic indirect effects of climate change on ecosystem functioning, through both species loss and recruitment of new species, stresses the key role of biodiversity in promoting ecosystem resistance and resilience to climate change³⁰, and thus highlights the need to better understand how species interactions and coexistence processes may shape the link between community composition and ecosystem functioning^{33,52}.

Methods

Forest succession model. We used FORCLIM v2.9.6^{53,54}, which had been developed for simulating the long-term dynamics of temperate forests over a wide range of environmental conditions. The model is based on a minimum number of ecological assumptions, with few parameter requirements. FORCLIM follows the standard approach of gap models^{46,55} simulating the establishment, growth, and mortality of trees on multiple forest patches, and deriving forest stand properties by averaging the properties simulated at the patch scale⁵⁴. More precisely, (i) the forest stand is abstracted as a composite of many small patches of land (800 m²), each patch having its own dynamics; (ii) patches are horizontally homogeneous, i.e. tree position within a patch is not considered; (iii) the leaves of each tree are located in an indefinitely thin layer at the top of the stem; and (iv) successional processes can be described on each of those patches separately, i.e. there are no interactions between patches. It considers abiotic and biotic limitations to tree establishment and growth, specifically growing degree-days, soil moisture and nitrogen status as well as light availability at the height of tree crown, i.e. outco15mes of inter- and intraspecific competition.

The accuracy of FORCLIM in Europe has been shown, among others, by its ability to reproduce vegetation patterns and forest biomass along a broad climatic gradient^{53,54,56} spanning 11 sites in central Europe. We have thus focused on these same 11 sites, i.e. sites with very different forest types (representative of central Europe forests) and with mean annual temperature ranging from 1.2 to 9.7 °C, and annual precipitation sums from 573 to 1,350 mm (see Table S1).

Trees get established with a diameter at breast height of 1.27 cm as a function of species-specific responses to winter temperature, light availability at the forest floor, growing degree-days and browsing pressure⁵³. Patches being set to be horizontally homogeneous, there is no intra-patch variation in light availability at a given height, and thus at the ground level. The rationale for doing so is that the patch size is usually small (800 m² in this case), representing the area impacted by a single dominant tree. Browsing only affects seedlings in the model. Browsing sensitivity varies across species, and each site has a specific browsing pressure that is kept constant over time. Principally, all species (from the species pool chosen) are available for establishment, i.e. there is no dispersal limitation in the model and the trees are supposed to come from surrounding forests.

Growth (i.e., stem diameter increment at breast height) is modeled using an empirical equation derived for optimally growing trees⁵⁷. Actual tree growth is calculated by modifying the optimum rate to the extent that

abiotic or biotic conditions are limiting. Specifically, these limiting conditions are defined by growing degree-days, soil moisture and nitrogen status, crown length, as well as light availability at the height of tree crown, i.e. leading to inter- and intraspecific competition and thus changes in species composition. In the version we used, the model concentrates on competition for light. The amount of light available to each tree depends on self-shading as well as shading by taller trees within the patch, thus rendering tree height an important variable. Light availability across canopy is calculated using the Beer–Lambert law for the absorption of light travelling through the leaf layers of each patch, as follows:

$$LA_h = e^{-k \cdot \sum_{i=1}^{N_h} LA_i} \quad (1)$$

where LA_h is the light availability at height h in the canopy, k is a coefficient of attenuation (with $k = 0.25$), LA_i is the leaf area index of the tree i , and N_h is the number of trees with a height superior to h .

Other resources, such as nitrogen and water, are affecting species performance and vary across sites. While nitrogen availability is a constant at the site level, water availability can vary across years and there is no explicit competition for water between co-existing trees. To calculate weather-dependent factors, mean monthly temperatures and monthly precipitation sums are used. The model is further constrained by soil water holding capacity to calculate a hydric budget for each year in each site. From diameter at breast height, the sizes of other tree compartments (e.g. foliage, roots) and total aboveground biomass are estimated using allometric equations that partly respond to changing competition and thus to diversity changes^{53,54}. Species coexistence in forest gap models occurs from two main mechanisms: first, trade-offs evident from life-history strategies, such as high rates of colonization often being tied to low shade tolerance, or typically short lifespans of early successional, fast-growing trees; and second, the fact that cyclical succession is occurring on each individual patch, such that species with different properties are able to dominate during different parts of the cycle. Tree mortality is stochastic and has a background and a growth-related components. The former depends on species maximum longevity, whereas the latter is an integral proxy for stress conditions, i.e. tree vigor; since competition affects individual tree growth, it also has an indirect effect on simulated mortality rates via growth-related mortality⁵³. Species parameters are provided in Table S2.

To summarize the role of climate in FORCLIM, climatic conditions and annual weather variability directly control tree establishment (in addition to other factors), strongly influence tree growth, and have an indirect effect on survival (i.e., via growth). Regarding growth, cold and dry conditions limit individual productivity (with an intensity that depends on species characteristics – see Table S2), whereas trees are close to their optimal growth under moist and warm conditions (obviously without taking into account the effect other factors such as light availability across the canopy). A more detailed description of the model and its development over time can be found in several publications^{53,54}. FORCLIM has evolved from a simulator of forests in the Swiss Alps to a general model that is applicable to temperate forests of central Europe^{53,58}, eastern North America⁵⁸, the Pacific Northwest of the US⁵⁹, northeastern China⁶⁰ and the Colorado Front Range of the Rocky Mountains⁶¹. To our knowledge FORCLIM is a forest succession model that has been demonstrated to be applicable “out of the box”, i.e. without any re-parameterization, across widely different climates while still keeping a species resolution, which supports its generality. Note that using a succession model to explore the diversity-productivity relationship differs from previous modelling studies⁶² because: (i) we used a multi-trait model that takes into account observed trade-offs in species biology (e.g. growth/shade tolerance), as the FORCLIM parameters are mostly derived from observed/measured traits; and (ii) the model has originally not been developed to study diversity-productivity questions, and can thus be viewed as an independent tool, as illustrated in former studies^{29,30}.

Climate data. To represent the anticipated change in climate in the 11 sites (see Table S1 for a detailed description of the site conditions), climate data for the 21st century were obtained from the Landscape Dynamics Unit at the Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL). Data were spatially interpolated at 1 km resolution. Three Regional Climate Models (RCMs) nested in the General Circulation Model ECHAM5 were used to derive climate data based on the IPCC⁶³ AR4 SRES scenario A1B, providing us with the alternatives KNMI (*Royal Netherlands Meteorological Institute KNMI RACMO2*), SMHI (*Swedish Meteorological and Hydrological Inst. SMHI RCA30*), and MPI (*Max-Planck-Institute for Meteorology MPI CLM*). To derive anomalies, we used the periods 1950–2000 for KNMI, 1961–2000 for SMHI and 1960–2000 for MPI from the WorldClim dataset⁶⁴ as baseline periods and the period 2090–2100 as representative for future conditions. Averaged changes in mean annual temperature and annual precipitation sums between the two periods are shown in Table S3. Note that we chose to use one SRES scenario but several RCMs because variability was greater between RCMs than between scenarios from IPCC⁶³. Similarly to Rasche *et al.*⁶⁵, we averaged the nine cells covering and surrounding each of our 11 locations.

We used simulated time series data with stationary climatic conditions (i.e. no trend across time, but including inter-annual variability) for both baseline and anticipated climate, to run the simulations over 2,000 years because the main objective of this study was to explore how climate change affects the DPR from a theoretical point of view, and not to produce robust predictions of changes in DPR in the next century. From the transient RCM data, we thus only used the years 2090–2100, repeating these years randomly over a 2,000-yr period to consider anticipated climatic conditions that were also assumed to be stationary.

Simulations. *Virtual diversity experiments.* Following the approach presented in Morin *et al.*²⁹, we performed simulations with FORCLIM, with various original species richness (1 to 30 European species) for the 11 sites. For each site, we tested 7,431 original species combinations (containing $n = 1$ to 30 species, with all odd numbers n between 3 and 27; see below), under both current (baseline) and future conditions based on output

from three Regional Climate Models (RCMs). A total of 326,964 simulations were carried out (4 climate conditions x 11 sites x 7,431 species combinations). Each simulation was run over a time period of 2,000 years, starting from bare ground to avoid any effect due to transient dynamics, and over 200 patches (patch size¹/₁₂ ha, *i.e.* stand of 16 ha in total per simulation) (Fig. 1b). As the results were very similar across RCMs, we illustrate the results mostly based on the KNMI RCM.

To warrant that the simulated forests at the end of the simulation run were at pseudo-equilibrium (*i.e.* a state in which total biomass varies weakly across years, but where gaps continue to occur randomly in the forest), we considered the last 1,000 years of each simulation run²⁹. For each simulation, we collected the realized species richness (*i.e.* final richness at the end of the simulation), relative abundance and mean productivity of each species. Mean productivity values were calculated by averaging the yearly productivity (newly accumulated biomass) over the years 1100, 1200, ..., 2000 (*i.e.*, 10 samples at decadal intervals over 100 years) in order to minimize temporal autocorrelation.

Number of simulations with various tree diversity. At each site we ran simulations that differed in their original species composition, ranging from 1 to 30 European tree species for which FORCLIM had been parameterized (see list of species and parameters in Table S2). However it was not feasible to simulate all possible combinations of species, as this would represent

$$N = \sum_{k=1}^{30} \binom{30}{k} \approx 1.07 * 10^9 \text{ simulations for each site.}$$

To reduce the number of simulations, we (i) first chose to limit the simulation runs to 500 for each diversity level *i.e.*, number of species k . For $k = 30$, we ran 1 simulation, *i.e.* with all possible species. For $k = 1$ and $k = 29$ we ran simulations corresponding to the

$$\binom{30}{1} = \binom{30}{29} = 30 \text{ possible combinations for each site;}$$

and for $k = 2$ and $k = 28$ we ran simulations corresponding to the

$$\binom{30}{2} = \binom{30}{28} = 435 \text{ possible combinations.}$$

Then (ii) for $k > 2$ and $k < 28$, we chose to only consider odd numbers to reduce the number of simulations. Therefore, for richness levels $k = \{3, 5, \dots, 25, 27\}$, as the total number of possible combinations was too large, we ran 500 simulations randomly drawn from all possible combinations of species, respectively. Thus, overall we ran $30 + 435 + 13 \times 500 + 435 + 30 + 1 = 7,431$ simulations for each site and for one climate dataset, differing in their initial species composition.

Analyses. First, we tested how climate change affected mean forest productivity through direct and indirect effects by comparing the simulations between baseline and RCM conditions with the same original tree species composition. To do so, we partitioned the change in productivity (ΔP) as follows:

$$\Delta P = \Delta P_{1-1} + \Delta P_{1-0} + \Delta P_{0-1} \quad (2)$$

where ΔP_{c-f} denotes the difference in productivity between current (c) and future (f) climate scenarios according to the absence (c, f = 0) and presence (c, f = 1) of species. Thus, ΔP_{1-1} is the difference in productivity between future and baseline climate conditions of those species present under both conditions, ΔP_{1-0} is the loss in productivity due to species unable to grow under future conditions ($\Delta P_{1-0} < 0$), and ΔP_{0-1} is the gain in productivity due to species able to colonize the patch and grow under future conditions only ($\Delta P_{0-1} > 0$; Fig. 1b).

Second, to test whether DPRs varied with climate change and site conditions, linear regression between productivity and species richness were used to quantify DPRs (as the slope of the regression is a simple way to assess the strength of the relationship, as typically done)^{21,22}, for both baseline and anticipated climates. In these analyses, we considered final species richness, *i.e.* at the end of the simulations. However, because of climate change, the range of species richness may vary between baseline and future conditions, which may create a bias in the comparison of slopes. Therefore we also performed linear regression between productivity and species richness along the same species richness range (*i.e.* between $n = 1$ and the lowest maximum richness reached over all simulations in either baseline or anticipated conditions). The estimates calculated for each slope varied very weakly in comparison to the original calculations, and these additional analyses thus led to the same results. Linear regressions between productivity and functional dispersion were also carried-out at the site level for baseline conditions and all RCM conditions. Normality of the residuals was checked using Q-Q plots. Functional diversity was calculated from all species parameters (considered as traits) using the functional dispersion index³⁴ as in Morin *et al.*²⁹. Linear regressions between productivity and either realized species richness or functional dispersion were calculated at the site level for baseline conditions and all RCM conditions. Normality of the residuals was checked using Q-Q plots.

Furthermore, the net effects of tree diversity on forest productivity can be explained by two basic classes of mechanisms, referring either to the presence of particular species (selection effects) or to a more efficient use of resources in diverse communities due to niche differentiation or facilitation (complementarity effects)⁶⁶. To test for their relative role, we first quantified the net biodiversity effect (in all simulations with more than one species in the community at the beginning of the simulation) as the difference between the simulated productivity of a

multi-species forest and its expected productivity under the null hypothesis of additivity (no diversity effect), based on the simulated productivity of monospecific forests of component species, according to their final relative abundance (in terms of biomass) at the end of the simulation. Then we partitioned the net biodiversity effect into selection (*SE*) and complementarity (*CE*) effects⁶⁶, and further divided *SE* and *CE* by the expected forest productivity based on component monocultures to allow for inter-site comparisons.

Data availability. The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request.

References

1. MEA. *Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis*. (World Resources Institute, 2005).
2. Coomes, D. A., Burslem, D. F. R. P. & Simonson, W. D. *Forests and Global Change*. (Cambridge University Press, 2014).
3. Chapin, F. S., Randerson, J. T., McGuire, A. D., Foley, J. A. & Field, C. B. Changing feedbacks in the climate-biosphere system. *Front. Ecol. Environ.* **6**, 313–320 (2008).
4. TEEB. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity Ecological and Economic Foundations* (2010).
5. Boisvenue, C. & Running, S. W. Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Glob. Chang. Biol.* **12**, 862–882 (2006).
6. Choat, B. *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* **491**, 752–+ (2012).
7. Trumbore, S., Brando, P. & Hartmann, H. Forest health and global change. *Science* (80-). **349**, 814–818 (2015).
8. Jactel, H. *et al.* Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Glob. Chang. Biol.* **18**, 267–276 (2012).
9. Hooper, D. U. *et al.* A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* **486**, 105–U129 (2012).
10. Coomes, D. A. *et al.* Wood production response to climate change will depend critically on forest composition and structure. *Glob. Chang. Biol.* **20**, 3632–3645 (2014).
11. Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W. & Ronce, O. Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **41**, 321–350 (2010).
12. Lenoir, J., Gegout, J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P. & Brisse, H. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* (80-). **320**, 1768–1771 (2008).
13. Allen, C. D. *et al.* A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* **259**, 660–684 (2010).
14. Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T. & Prentice, I. C. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**, 8245–8250 (2005).
15. Morin, X., Viner, D. & Chuine, I. Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *J. Ecol.* **96**, 784–794 (2008).
16. Bertrand, R. *et al.* Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* **479**, 517–520 (2011).
17. Suttle, K. B., Thomsen, M. A. & Power, M. E. Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science* (80-). **315**, 640–642 (2007).
18. Tilman, D., Isbell, F. & Cowles, J. M. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **45**, 471–493 (2014).
19. Cardinale, B. J. *et al.* Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**, 59–67 (2012).
20. Zhang, Y., Chen, H. Y. H. & Reich, P. B. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J. Ecol.* **100**, 742–749 (2012).
21. Hector, A. *et al.* Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* (80-). **286**, 1123–1127 (1999).
22. Hooper, D. U. *et al.* Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* **75**, 3–35 (2005).
23. Scherer-Lorenzen, M. In *Forests and Global Change* (eds Coomes, D. A., Burslem, D. F. R. P. & Simonson, W. D.) 195–237 (Cambridge University Press, 2014).
24. Paquette, A. & Messier, C. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **20**, 170–180 (2011).
25. Vila, M. *et al.* Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production. *PLoS One* **8** (2013).
26. Liang, J. *et al.* Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* (80-). **354** (2016).
27. Haase, J. *et al.* Contrasting effects of tree diversity on young tree growth and resistance to insect herbivores across three biodiversity experiments. *Oikos* **124**, 1674–1685 (2015).
28. Jucker, T. *et al.* Climate modulates the effects of tree diversity on forest productivity. *J. Ecol.* **104**, 388–398 (2016).
29. Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. & Bugmann, H. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecol. Lett.* **14**, 1211–1219 (2011).
30. Morin, X., Fahse, L., de Mazancourt, C., Scherer-Lorenzen, M. & Bugmann, H. Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecol. Lett.* **17**, 1526–1535 (2014).
31. Naeem, S. & Wright, J. P. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecol. Lett.* **6**, 567–579 (2003).
32. Tilman, D. In *Encyclopaedia of Biodiversity* (ed. Levin, S. A.) 109–120 (Academic Press, 2001).
33. Chauvet, M., Kunstler, G., Roy, J. & Morin, X. Using a forest dynamics model to link community assembly processes and traits structure. *Funct. Ecol.* In press (2017).
34. Laliberté, E. & Legendre, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* **91**, 299–305 (2010).
35. Bertness, M. D. & Callaway, R. M. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* **9**, 191–193 (1994).
36. Kunstler, G. *et al.* Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *J. Ecol.* **99**, 300–312 (2011).
37. Toigo, M. *et al.* Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J. Ecol.* **103**, 502–512 (2015).
38. Bruno, J. E., Stachowicz, J. J. & Bertness, M. D. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.* **18**, 119–125 (2003).
39. Matías, L. & Jump, A. S. Impacts of predicted climate change on recruitment at the geographical limits of Scots pine. *J. Exp. Bot.* **65**, 299–310 (2014).
40. Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K. & Poschlod, P. Climate change and plant regeneration from seed. *Glob. Chang. Biol.* **17**, 2145–2161 (2011).
41. Condés, S., Del Río, M. & Sterba, H. Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *For. Ecol. Manage.* **292**, 86–95 (2013).
42. Forrester, D. I. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *For. Ecol. Manage.* **312**, 282–292 (2014).

43. Pretzsch, H. *et al.* Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *Eur. J. For. Res.* **134**, 927–947 (2015).
44. García-Valdés, R., Estrada, A., Lehsten, V., Early, R. & Morin, X. On the road to disequilibrium: indirect effects of climate change on species richness in temperate tree communities may promote productive but unstable forests. *Submitted*
45. Dormann, C. F. *et al.* Correlation and process in species distribution models: Bridging a dichotomy. *J. Biogeogr.* **39**, 2119–2131 (2012).
46. Bugmann, H. A review of forest gap models. *Clim. Change* **51**, 259–305 (2001).
47. Snell, R. S. *et al.* Using dynamic vegetation models to simulate plant range shifts. *Ecography (Cop.)*. **37**, 1184–1197 (2014).
48. Thrippleton, T., Bugmann, H., Folini, M. & Snell, R. S. Overstorey-understorey interactions intensify after drought-induced forest die-off: long-term effects for forest structure and composition. *Global Change Biology*, submitted (2017).
49. Rodríguez-Castañeda, G. The world and its shades of green: a meta-analysis on trophic cascades across temperature and precipitation gradients. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **22**, 118–130 (2013).
50. Guyot, V., Castagneyrol, B., Vialatte, A., Deconchat, M. & Jactel, H. Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe. *Biol. Lett.* **12**, 20151037 (2016).
51. Hantsch, L. *et al.* Tree diversity and the role of non-host neighbour tree species in reducing fungal pathogen infestation. *J. Ecol.* **102**, 1673–1687 (2014).
52. Turnbull, L. A., Levine, J. M., Loreau, M. & Hector, A. Coexistence, niches and biodiversity effects on ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* **16**, 116–127 (2013).
53. Bugmann, H. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology* **77**, 2055–2074 (1996).
54. Didion, M., Kupferschmid, A. D., Zingg, A., Fahse, L. & Bugmann, H. Gaining local accuracy while not losing generality — extending the range of gap model applications. *Can. J. For. Res.* **39**, 1092–1107 (2009).
55. Botkin, D. B., Janak, J. F. & Wallis, J. R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *J. Ecol.* **60**, 849–872 (1972).
56. Rasche, L., Fahse, L., Zingg, A. & Bugmann, H. Enhancing gap model accuracy by modeling dynamic height growth and dynamic maximum tree height. *Ecol. Modell.* **232**, 133–143 (2012).
57. Moore, A. D. On the maximum growth equation used in forest gap simulation models. *Ecol. Modell.* **45**, 63–67 (1989).
58. Bugmann, H. & Cramer, W. Improving the behaviour of forest gap models along drought gradients. *For. Ecol. Manage.* **103**, 247–263 (1998).
59. Bugmann, H. & Solomon, A. M. Explaining forest composition and biomass across multiple biogeographical regions. *Ecol. Appl.* **10**, 95–114 (2000).
60. Shao, G., Bugmann, H. & Yan, X. A comparative analysis of the structure and behavior of three forest gap models at sites in northeastern China. *Clim. Change* **51**, 389–413 (2001).
61. Bugmann, H. A comparative analysis of forest dynamics in the Swiss Alps and the Colorado Front Range. *For. Ecol. Manage.* **145**, 43–55 (2001).
62. Loreau, M. Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95**, 5632–5636 (1998).
63. IPCC. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (Cambridge University Press, 2007).
64. Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. & Jarvis, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* **25**, 1965–1978 (2005).
65. Rasche, L., Fahse, L. & Bugmann, H. Key factors affecting the future provision of tree-based forest ecosystem goods and services. *Clim. Change* **118**, 579–593 (2013).
66. Loreau, M. & Hector, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* **412**, 72–76 (2001).

Acknowledgements

We thank Niklaus Zimmermann and Dirk Schmatz (WSL) for providing the climate change scenario data. We are grateful to G. Kunstler, M. Loreau and F. Valladares for helpful discussions and comments on these results. XM is also grateful to Baptiste Hautdidier for his help on figure design and to Louise Riote-Lambert for her suggestions on a previous version of the manuscript. This study was mainly funded by a grant from the EU-FP7 project BACCARA (contract no. 226299). XM also benefited from the ANR project BioProFor (contract no. 11-PDOC-030-01) and from the BGF project DISTIMACC (contract no. ECOFOR-2014-23, funded by the French Ministry of Ecology and Sustainable Development and the French Ministry of Agriculture and Forest), and RGV from the Biodiversa project EC21C (contract no. 12-ANR-EBID-0005-01).

Author Contributions

X.M., L.F. and H.B. designed the research. X.M. performed the simulations and carried-out the analyses. All authors commented and discussed the results. X.M. wrote the paper, with input from all authors.

Additional Information

Supplementary information accompanies this paper at <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23763-y>.

Competing Interests: The authors declare no competing interests.

Publisher's note: Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons license and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this license, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2018

RESEARCH ARTICLE

Tree Size Inequality Reduces Forest Productivity: An Analysis Combining Inventory Data for Ten European Species and a Light Competition Model

Thomas Bourdier^{1,2*}, Thomas Cordonnier^{1,2}, Georges Kunstler^{1,2}, Christian Piedallu³, Guillaume Lagarrigues^{1,2}, Benoit Courbaud^{1,2}

1 Irstea, UR EMGR, Centre de Grenoble, 2 rue de la Papeterie-BP 76, F-38402 Saint-Martin-d'Hères, France, **2** Univ. Grenoble Alpes, F-38402 Grenoble, France, **3** AgroParisTech, UMR1092, Laboratoire d'Étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), ENGREF, 14 rue Girardet, CS14216, FR- 54042 Nancy Cedex, France

* thomas.bourdier@irstea.fr



OPEN ACCESS

Citation: Bourdier T, Cordonnier T, Kunstler G, Piedallu C, Lagarrigues G, Courbaud B (2016) Tree Size Inequality Reduces Forest Productivity: An Analysis Combining Inventory Data for Ten European Species and a Light Competition Model. PLoS ONE 11(3): e0151852. doi:10.1371/journal.pone.0151852

Editor: Dusan Gomory, Technical University in Zvolen, SLOVAKIA

Received: October 23, 2015

Accepted: March 4, 2016

Published: March 21, 2016

Copyright: © 2016 Bourdier et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: The 2006 to 2010 annual French NFI datasets used in this paper are available online at <http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/>

Funding: This study was funded by the DIVCLIM (DEB) and DISTIMACC (BGF, n° Ecofor 2014–23 <http://bgf.gjp-ecofor.org/>) projects. Thomas Bourdier was funded by a research grant from Irstea and Guillaume Lagarrigues by the French Environment and Energy Management Agency (ADEME) and the French Forest National Office (ONF). The funders had no role in study design, data collection and

Abstract

Plant structural diversity is usually considered as beneficial for ecosystem functioning. For instance, numerous studies have reported positive species diversity-productivity relationships in plant communities. However, other aspects of structural diversity such as individual size inequality have been far less investigated. In forests, tree size inequality impacts directly tree growth and asymmetric competition, but consequences on forest productivity are still indeterminate. In addition, the effect of tree size inequality on productivity is likely to vary with species shade-tolerance, a key ecological characteristic controlling asymmetric competition and light resource acquisition. Using plot data from the French National Geographic Agency, we studied the response of stand productivity to size inequality for ten forest species differing in shade tolerance. We fitted a basal area stand production model that included abiotic factors, stand density, stand development stage and a tree size inequality index. Then, using a forest dynamics model we explored whether mechanisms of light interception and light use efficiency could explain the tree size inequality effect observed for three of the ten species studied. Size inequality negatively affected basal area increment for seven out of the ten species investigated. However, this effect was not related to the shade tolerance of these species. According to the model simulations, the negative tree size inequality effect could result both from reduced total stand light interception and reduced light use efficiency. Our results demonstrate that negative relationships between size inequality and productivity may be the rule in tree populations. The lack of effect of shade tolerance indicates compensatory mechanisms between effect on light availability and response to light availability. Such a pattern deserves further investigations for mixed forests where complementarity effects between species are involved. When studying the effect of structural diversity on ecosystem productivity, tree size inequality is a major facet that should be taken into account.

analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Introduction

Over the last few decades, the influence of structural diversity of plant communities on the functioning of ecosystems has been studied for the most part through the lens of species diversity [1–4]. The results indicate that plant diversity influences ecosystem productivity and stability in grasslands [5] and forests [6–8] through several processes such as complementarity of resource use and sampling effects [1]. However, the effects of other major components of structural diversity such as spatial heterogeneity or tree size inequality [9–11] have not been widely explored.

Size inequality conditions size hierarchy among individual trees [12] and has a great influence on competition processes in a forest stand [13]. Moreover, silvicultural systems produce contrasted stand structures with different size distributions and size inequalities [14,15]. Even-aged stand management strategies reduce size inequalities by regenerating a stand in just a few years and by growing a single cohort of trees, whereas uneven-aged stand strategies increase tree size inequality by regenerating a stand continuously, with young trees growing in small gaps between older trees [16]. Despite these theoretical and applied dimensions, the effects of tree size inequality on productivity at the population or community scales have been little studied explicitly. In mixed forest ecosystems, several authors found positive [17,18] and/or neutral [19] relationships between size diversity or stand structural complexity and productivity. For monospecific stands of ponderosa pine (*Pinus ponderosa*), European beech (*Fagus sylvatica*) and silver fir (*Abies alba*), neutral or negative relationships were highlighted [13,19]. In young eucalyptus plantations, a loss in wood biomass was also observed due to increased size heterogeneity of stand structure [20]. Using a modeling approach, Caspersen *et al.* [21] showed a decrease in wood productivity in stands dominated by few large trees compared to dense stands dominated by small trees. In a coniferous forest, Liang *et al.* [22,23] found for different species a decrease in diameter growth and recruitment or an increase in mortality associated with increased size diversity. These different studies indicate that it is crucial for productivity to disentangle the effects of species diversity and tree size inequality. A first step would be to analyze the effect of tree size inequality in monospecific stands for a larger set of species than the one used in previous studies.

Asymmetric competition [24,25] is an essential mechanism that could influence tree size inequality on stand productivity. Competition for light is considered as the main competition process in forest stands and is characterized by strong asymmetry, i.e., larger trees monopolize light resources more than proportionally to their size [26]. This asymmetry leads to a strong competitive hierarchy between dominant and dominated trees [27]. In addition, tree species vary greatly in terms of shade tolerance, i.e., the capacity for a dominated individual to survive and grow at low light levels, which determines their response to asymmetric competition [28]. Since shade-tolerant species can grow at low light levels, we can therefore hypothesize that their productivity could be less sensitive to tree size inequality than the productivity of shade-intolerant species. Cordonnier & Kunstler [13] showed that in monospecific stands, there was a negative effect of tree size inequality on stand production that increased with the sensitivity of species to asymmetric competition. However, this shade-tolerance effect has not been studied explicitly.

At the stand scale, the response of stand production to light can be broken down into two performance components: light interception efficiency (LIE, quantity of light intercepted per unit of above-ground biomass) and light use efficiency (LUE, biomass production per unit of light interception), which are both species-dependent [29]. Onoda *et al.* [30] showed that LIE and LUE varied with size, taller individuals having a better LIE but a lower LUE. In addition, Laurans *et al.* [31] found that species with a small stature were more tolerant to light

competition. These differences could modulate the effect of tree size inequality on stand production. Indeed, when tree size inequality of the stand increases, the competition intensity decreases for larger individuals, but increases for smaller individuals. The variations of LUE and LIE with size should thus determine if a competition release for larger trees compensates a competition increase for smaller trees and thus translates into a globally positive or negative effect at the stand scale (see Binkley [32] for a discussion of the same processes throughout stand development).

The objective of this study was to clarify the effect of tree size inequality on stand productivity of monospecific forest stands and how this effect may vary between species. Based on a previous study [13], we expected a negative effect of tree size inequality on stand production and a decrease in this effect with species shade tolerance. We studied ten species with contrasted shade tolerance using the forest inventory from the National Geographic Agency (NGA) plot data. We explored the respective role of LIE and LUE in explaining the effect of tree size inequality on productivity with Samsara2, a forest dynamics model using a detailed algorithm of light interception by trees.

Materials and Methods

Plot data

We used plot data from the NGA data base distributed on a 1km by 1km grid over France (NGA, <http://www.inventaire-forestier.ign.fr>) that combines dendrometric and ecological data. Details on the NGA inventory protocols can be found in S1 Appendix. At the tree level, species identity, height, circumference at breast height (c_{130}) and 5-year radial increments were available. We used data from 2006 to 2011 representing more than 44,000 plots. We excluded plots in coppice stands, plots where a cut had been applied in the last 5 years, plots with a single tree and plots in plantations. We then selected monospecific plots, defined as being composed of a minimum of 80% of their basal area represented by a single species. Plot basal area is the sum of individual tree basal areas, i.e., the cross-section of their trunks at breast height (1.30 m). The stand basal area at the time of measurement was computed based on the circumference of each living tree and their respective weight according to size of the subplot they belong to. We then computed the stand basal area five years before using the following available items: (i) the five years radial increment of living trees, (ii) trees that died during the period (alive five years ago), (iii) trees that were recruited during the period (their c_{130} were below the minimum circumference five years ago according to their five years radial increment).

We used only monospecific plots of the ten most represented species in this data set. The number of plots ranged from 1142 to 152 depending on the species (Table 1).

We calculated basal areas and quadratic mean diameters for each plot from individual tree data. In this study, we defined stand production as the basal area annual increment on the plot, calculated using the following equation adapted from Vallet & Pérot [33]:

$$dG = \frac{1}{5} \sum_i \frac{10^{-4}}{4\pi} (c_{130,i}^2 - (c_{130,i} - 2\pi \times ir_{5,i})^2) w_i \quad (1)$$

with:

- dG ($\text{m}^2\text{ha}^{-1}\text{year}^{-1}$) the mean annual plot basal area increment over 5 years;
- $\frac{1}{5}$ is used to calculate the mean annual plot basal increment as we had growth over a 5 year period and 10^{-4} is used to convert cm^2 to m^2 ,
- $c_{130,i}$ (cm) the circumference at breast height of tree i ,

Table 1. Characteristics of the plots for the ten species studied.

Species (Abb ^a)	Nb plots	G (m ²)	Dq (m)	Gini ^b -	Shade tolerance-	WB (mm)	SGDD (°C)
<i>Pinus sylvestris</i> (PinSyl)	1142	22.7 (1.1–69.6)	0.22 (0.06–0.62)	0.34 (0–0.75)	1.67	34.3 (0.1–108.1)	1561.3 (589.7–2605.2)
<i>Quercus petraea</i> (QuePet)	1082	23.8 (0.8–84.6)	0.28 (0.08–0.78)	0.39 (0.01–0.82)	2.73	49 (1.3–118.7)	2007.4 (916.4–2602.7)
<i>Quercus robur</i> (QueRob)	870	20 (1.1–63.9)	0.28 (0.09–0.93)	0.40 (0.01–0.82)	2.45	55.3 (10.1–116.4)	1843.7 (1020.9–2864.6)
<i>Pinus pinaster</i> (PinPin)	860	24.7 (0.8–75.3)	0.29 (0.08–0.75)	0.28 (0.02–0.78)	NA	51 (0.2–109.1)	2418.7 (1223.0–3415.4)
<i>Fagus sylvatica</i> (FagSyl)	813	28.2 (0.8–106.8)	0.29 (0.08–1.18)	0.39 (0–0.89)	4.56	46.4 (0.3–129.1)	1455.9 (648.9–2667.8)
<i>Quercus pubescens</i> (QuePub)	667	17.5 (0.9–65.9)	0.18 (0.08–0.65)	0.32 (0–0.76)	2.31	30 (0.1–94.4)	2135.2 (1215.1–3300)
<i>Abies alba</i> (AbiAlb)	421	36.67 (0.9–90.5)	0.30 (0.08–0.66)	0.45 (0.01–0.78)	4.6	48 (0.1–130)	1260.5 (470.1–2135.2)
<i>Pinus halepensis</i> (PinHal)	252	17 (1.1–58.3)	0.23 (0.09–0.48)	0.36 (0–0.73)	1.35	29.1 (0.84–95.4)	2729.6 (2041.8–3499.7)
<i>Picea abies</i> (PicAbi)	232	35.2 (1.1–86.3)	0.30 (0.08–0.66)	0.40 (0–0.75)	4.45	54.1 (0.5–132.7)	1093.5 (444.6–1938.4)
<i>Larix decidua</i> (LarDec)	152	22.5 (1.5–68.3)	0.29 (0.1–0.73)	0.36 (0–0.73)	1.46	37.1 (0.1–90.9)	827.2 (423.2–2415.2)

Mean values are presented in the table with range between parentheses. G: basal area; Dq: quadratic mean diameter; Gini: Gini coefficient; Shade tolerance: based on Niinemetz and Valladares (2006); WB: Water budget; SGDD: sum of growing degree days above 5.56°C.

^a Abbreviations used later in the figures for the species names are presented here.

^b The value of 0 as minimum for Gini for certain species are due to very few plots (7 in total) composed of only 2 trees with the same basal area.

doi:10.1371/journal.pone.0151852.t001

- $ir_{5,i}$ (cm) the radial increment over 5 years of the tree i obtained with core data,
- w_i (trees.ha⁻¹) the weight of tree i for 1 hectare (taking into account plot border effects).

The NGA protocol changed during the 6 years considered in this study. Since 2009, “simplified trees” have been introduced to reduce field work. Only species and circumferences were recorded on these trees. To predict the radial increment and height of these trees, we used the prediction of the average growth rate of the measured individual of the same species and same size class ([S1 Appendix](#)).

To account for climatic variation across the sampling area we calculated two variables that are known to influence growth [[34](#)]: the sum of growing degree days (the sum of daily temperatures exceeding 5.56°C, *SGDD*) and the year’s water budget (*WB*). Temperature, precipitation and solar radiation were modelled and mapped for the whole France [[35–37](#)]. The water budget was computed using the maximum soil water capacity estimated for each NGA plot using data from a soil pit [[38](#)], potential evapotranspiration [[39](#)] and precipitation with the Bugmann & Cramer model [[40](#)].

The Gini coefficient index for tree size inequality

Several indices have been used to quantify size inequality or size diversity in forest stands [[11,41](#)]. Particularly, and partly due to its popularity for the quantification of species diversity, the Shannon entropy index has received much attention and has been mobilized in many studies [[18,22,23,42–44](#)]. However, several authors recently advocated that other indices presents better properties and should be preferred. This is the case for the Gini index which is

continuous and more directly related to size hierarchy and thus better linked to asymmetric competition between trees [13,45]. In addition, several studies indicated that it performs better in discriminating stands of different diameter distributions [46,47]. It is therefore a good candidate to address the effects of stand inequality on stand productivity. In this study, we applied the Gini index to individual tree basal areas.

The equation to compute the Gini index is [13,15,48]:

$$Gini = 2 \frac{\sum_{i=1}^n i g_i}{nG} - \frac{n+1}{n} \quad (2)$$

where g_i is the basal area of tree i (trees are sorted in ascending order), G the total basal area and n the number of trees.

The Gini coefficient index ranges from 0 (perfect equality, where all values are the same) to 1 (maximum theoretical inequality). In practice the values of Gini indexes observed for the distributions of individual tree basal areas in forest stands of more than 0.25 ha are often between 0.2 and 0.7 [15] (Fig 1).

Species shade tolerance

To characterize species' shade tolerance we used two different indexes: Ellenberg's indicator values and Niinemets & Valladares' index [50]. Ellenberg's indicator ranges from 3 to 9 for woody species and was developed in central Europe to characterize species potential to grow in the understory. Niinemets & Valladares' index ranges from 1 (very intolerant) to 5 (very tolerant) and is available for 806 temperate tree species in North America and Europe.

Plot productivity analysis

To analyze the effect of tree size inequality on stand production all things being equal, we took into account potential confounding effects caused by the variability of plot structures and environmental conditions in our data set. To this end, we developed a model relating stand production to three stand structural attributes and two environmental variables. We selected total basal area (G) to quantify stand density, mean plot quadratic diameter (Dq) to quantify development stage and the Gini coefficient index ($Gini$) to quantify tree size inequality. Based on previous studies [6,51] we expected that stand production increases as a convex power function of the plot basal area (an indicator of stand density) and decreases with the plot quadratic mean diameter (an indicator of stand development stage).

Stand production was thus modeled as follows:

$$dG = \alpha G^\beta e^{\gamma Dq} e^{\delta Gini} \quad (3)$$

where α is a linear combination of site effect components such as:

$$\alpha = e^{\alpha_0 + \alpha_1 WB + \alpha_2 SGDD} \quad (4)$$

where WB and $SGDD$ are, respectively, the water budget of the year and the sum of growing degree days above 5.56°C for each plot location.

We quantified the effect of tree size inequality on productivity by the value of parameter δ from Eq 2. A positive value of δ indicates a positive effect of tree size inequality on productivity, and a negative value of δ a negative effect of tree size inequality.

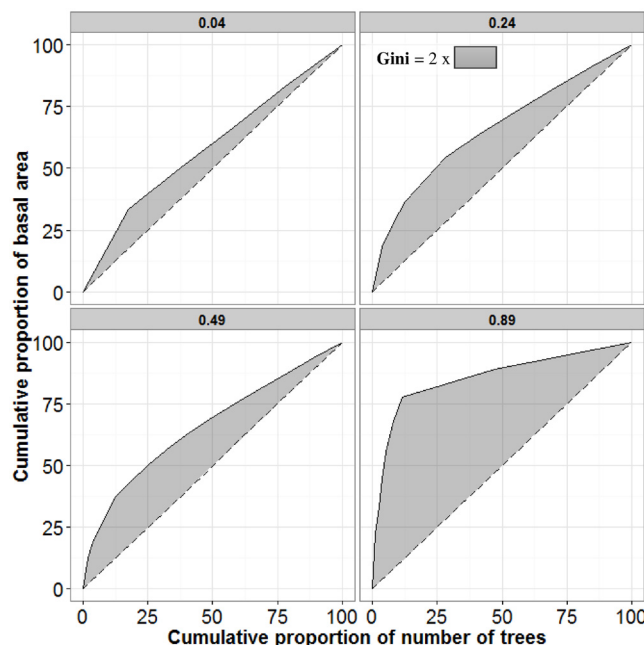


Fig 1. Lorenz curve to calculate the Gini coefficient index for 4 different inventory plots. The Gini coefficient values are presented in the title of each facet. Trees are ranked according to their size (in our case individual tree basal area) in a descending order (according to Valbuena *et al.* 2013 [49]). The dashed lines represent the line of absolute equality.

doi:10.1371/journal.pone.0151852.g001

Samsara2

Samsara2 is an individual-based, spatially explicit forest dynamics simulation model. It has been used to simulate the dynamics of uneven-aged forest stands (combining regeneration, growth and mortality) in mixed and uneven-aged mountain forests [52]. The annual basal area increment of individual trees is modeled as a function of the amount of light they intercept during a growing season. Light interception is calculated in 3D with a ray-tracing algorithm [53]. Each time a ray crosses the crown of a tree, it loses a fixed proportion of the incident energy captured by the tree. The amount of energy intercepted by a tree, during a growing season, in MJ/yr, depends on the size of its crown and on the size and spatial distribution of its neighbors. The relationship between individual tree basal area increment and intercepted energy is modeled as a convex power function. Parameters estimated from field data (unpublished data) are available for two species out of the ten investigated in our study: Norway spruce (*Picea abies*) and silver fir (*Abies alba*). For European beech (*Fagus sylvatica*), some parameters used in Samsara2 were the same as for silver fir because of missing data, but a specific calibration for beech was made for architecture allometries (equations linking height, crown dimensions and above-ground volume to diameter). We used the number of trees per diameter class of each NGA plot to build corresponding initial 1-ha simulation stands (edge effects are managed with a torus). We simulated plot growth over a 10-year period. We calculated plot productivity using two different metrics: first, as the sum of individual tree basal area increments (similar to the NGA) and second, as the sum of individual aboveground volume increments, using the equations developed by Vallet *et al.* [54]. We used the simulated light intercepted by each tree to calculate light interception efficiency (LIE) at the plot scale (ratio between intercepted energy and incident energy above canopy). We then calculated light use efficiency (LUE) as the ratio between plot productivity (basal area increment only) and intercepted energy.

Statistical analysis

We conducted all statistical analyses using the R open-source software (Version 3.1, R Core Team). To calibrate our production models on NGA data, we performed linear regressions (lm function) using the log-transformed version of the model for each species. The log transformation of growth data has been applied in many studies [55–57] due to classic log-normal distribution of basal area increments and is well suited for multiplicative errors structure, but provide poor fit if the underlying error structure is additive [58]. In our study, the use of the log-transformation is justified as log-transformed models with a multiplicative error (lm function in R) performed better than non-linear ones (nls function in R) (S2 Appendix). With the full model, we tested all variables systematically and kept only variables with a significance level below 5% (p -value < 0.05). In addition, we compared a model with the Gini index and a model without the Gini index using the Akaike information criterion (AIC) [59] to evaluate strength of support of this variable. We tested its significance with a log-likelihood ratio test between the two nested models. We assessed normality and heteroscedasticity visually using normal Q-Q plots and plots of residuals vs. predicted. We analyzed the data produced by Samsara2 using model (2), but we considered the parameter α as a constant because no site variability was included in Samsara2 ($\alpha_1 = \alpha_2 = 0$). Based on a preliminary exploration of LIE and LUE, we found that the same relationship (Eqs 4 and 5) adequately explained the variation of LIE and LUE (including G , Dq and the Gini index). LUE is the ratio between productivity and the total light interception of a stand (Eq 5).

$$LIE = \alpha_l G^{\beta_l} e^{\gamma_l Dq} e^{\delta_l Gini} \quad (5)$$

$$LUE = \frac{dG}{LIE} = \alpha_v G^{\beta_v} e^{\gamma_v Dq} e^{\delta_v Gini} \quad (6)$$

We centered and standardized all variables to facilitate the comparison of their effects on productivity, LUE and LIE.

Results

First, in accordance with our hypothesis, for all species we observed a positive effect of stock (basal area) ($0.39 < \beta < 0.70$) and a negative effect of development stage (mean quadratic diameter) ($-0.78 < \gamma < -0.37$) on productivity.

Effect of tree size inequality and functional characteristics on stand production

We found a significant negative effect of the Gini coefficient (parameter δ , see Eq 2; based on a log-likelihood ratio test) indicating a negative effect of tree size inequality on plot productivity, for seven out of the ten species studied (Fig 2a). This was confirmed by an AIC comparison between the models with or without the Gini coefficient (not shown). However, we observed no effect of tree size inequality on the productivity of *Quercus pubescens*, *Larix decidua* and *Picea abies*. At the other extreme, *Pinus pinaster* showed a stronger sensitivity to tree size inequality ($\delta = -0.21 \pm 0.02$) than the other species (delta between -0.12 and -0.07 for the six other species). We found no clear effect of shade tolerance indices on the magnitude of parameter δ (Fig 2b).

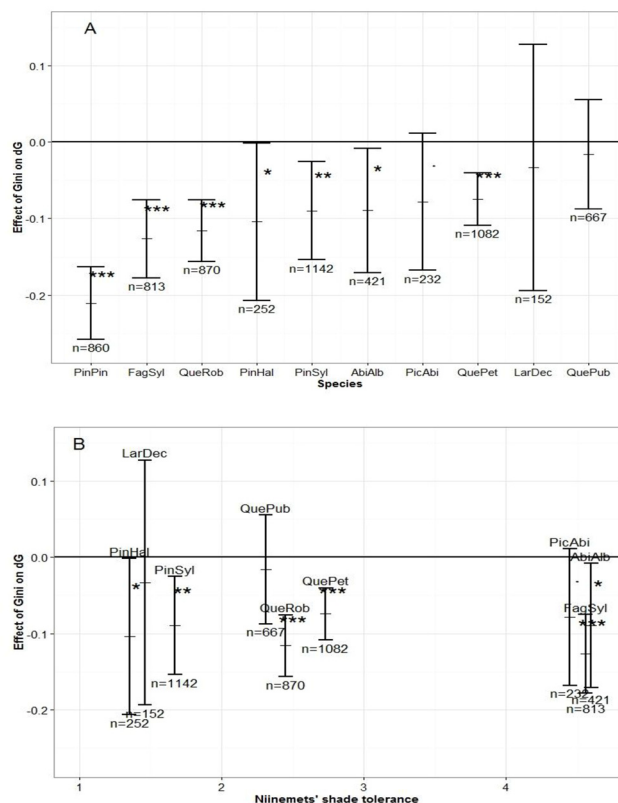


Fig 2. Effect of Gini coefficient (δ from Eq 3) on productivity (dG). The results are presented according to species sensitivity to size heterogeneity (A) or to their shade tolerance (B). *Pinus Pinaster* was removed from (B) because there is no shade tolerance value in Niinemets & Valladeres (2006). Levels of significance are indicated on the graph based on a log-likelihood ratio test: (.) p -value < 0.1 , (*) < 0.05 , (**) < 0.01 , (***) < 0.001 . p -values are available in S3 Appendix for all variables.

doi:10.1371/journal.pone.0151852.g002

Effect of tree size inequality on LUE and LIE

Results based on Samasara2 simulations confirmed the negative effect of tree size inequality on the productivity of pure stands of *Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies* (Fig 3). The values obtained for parameter δ were consistently lower than those obtained with FNGA data for the three species considered: European beech ($\delta_{\text{FNGA}} = -0.13$ and $\delta_{\text{Samasara2}} = -0.26$), Norway

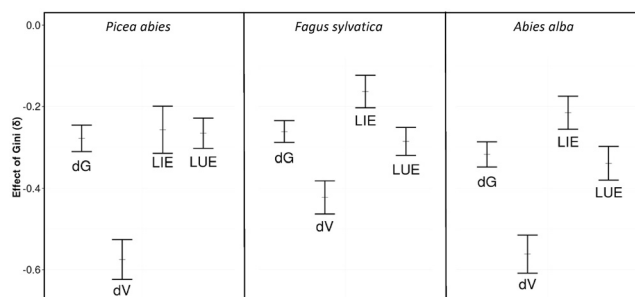


Fig 3. Results from Samasara2 simulations. Production in basal area (dG/dt), production in volume (dV/dt), total light interception (LIE), and light conversion rate (LUE) for *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Abies alba*. Error bars indicate the confidence interval of δ for each variable represented.

doi:10.1371/journal.pone.0151852.g003

spruce ($\delta_{\text{FNGA}} = -0.08$ and $\delta_{\text{Samsara2}} = -0.28$) and silver fir ($\delta_{\text{FNGA}} = -0.09$ and $\delta_{\text{Samsara2}} = -0.32$). The volume increment was more negatively impacted by tree size inequality than the basal area increment. This difference was less pronounced for European beech ($\delta_{\text{dG}} = -0.26$ and $\delta_{\text{dV}} = -0.42$) than for the two conifer species ($\delta_{\text{dG}} = -0.28$ and $\delta_{\text{dV}} = -0.57$ for Norway spruce and $\delta_{\text{dG}} = -0.32$ and $\delta_{\text{dV}} = -0.56$ for silver fir). Tree size inequality had a negative effect on both LUE and LIE for the three species we studied (Fig 3). More specifically, tree size inequality impacted LUE and LIE with the same magnitude as for Norway spruce ($\delta_{\text{LIE}} = -0.26$ and $\delta_{\text{LUE}} = -0.27$), whereas it had a more negative effect on LUE than LIE for European beech and silver fir ($\delta_{\text{LIE}} = -0.16$ and $\delta_{\text{LUE}} = -0.28$ for European beech and $\delta_{\text{LIE}} = -0.21$ and $\delta_{\text{LUE}} = -0.34$ for silver fir). The negative effect of tree size inequality on productivity appeared related to both a decrease in total light interception and a decrease in the conversion of light into basal area increment and volume.

Discussion

A consistent effect of tree size inequality

We found that plots with low levels of tree size inequality were generally more productive than plots with high levels of tree size inequality. This effect was significant for seven out of the ten species studied; it is the first time such result is confirmed on a large set of species. For the three other species (*Quercus pubescens*, *Larix decidua* and *Picea abies*), although not significant, the trend also leaned toward a negative effect of tree size inequality on productivity. These results are consistent with the ones from Cordonnier and Kunstler [13], who showed a negative effect of tree size inequality for two species (*Fagus sylvatica* and *Abies alba*) using a model scaling up individual level growth and competition to the stand scale. Using a density-dependent matrix model for two coniferous species [22] or studying natural conifer stands of western North America [23], Liang *et al.* also found a negative effect of tree-size diversity on respectively diameter growth and recruitment in their model and net basal area growth in natural stands. Our results also extend results from Ryan *et al.* [20] on Eucalyptus plantations in Brazil to more tolerant species. Finally, they are also compatible with the results reported by Long & Shaw [19], who found no effect of tree size inequality on the growth of stands dominated by *Pinus ponderosa* with various combinations of compositional and structural diversity because the productivity of some species appeared to be poorly driven by tree size inequality in our study.

Reconsidering the role of shade tolerance

Based on the study reported by Cordonnier and Kunstler [13], we hypothesized that the relationship between stand productivity and tree size inequality would be related to species shade tolerance, with more tolerant species less sensitive to asymmetric competition and thus less sensitive to tree size inequality at the stand scale. However, we found no correlations between species shade tolerance indexes and the effect of tree size inequality on production. A potential explanation for this is a positive correlation between species shade tolerance and species ability to intercept light that could cancel out the effect of shade tolerance in monospecific stands. Indeed, although shade-tolerant species might grow more efficiently at low light levels than shade-intolerant species, they could also intercept more light in the upper strata, leading to poor light conditions in the understory. Positive relationships between interception efficiency and shade tolerance have been reported by Niinemets [60]. Shade-intolerant (deciduous or coniferous) species were also shown to transmit more light than shade-tolerant tree species [61], but this result cannot be generalized and seems dependent on species identity. Other species' characteristics may explain the variations observed in response to tree size inequality

between species. For instance, species self-tolerance, a concept introduced by Zeide (1985) [62] for even-aged stands, indicates to what degree a species enforces self-thinning for a given increase in diameter and is related to a species' lateral canopy expansion ability. Pretzsch [63] showed that low self-tolerance was synonymous with severe intraspecific competition due to high lateral canopy expansion. Such low self-tolerance could partly explain why European beech, a species characterized by both high shade tolerance and high canopy expansion, develops poor stratification in pure dense stands. Lastly, the four species for which we found no or little effect of tree size inequality (*Quercus pubescens*, *Larix decidua*, *Picea abies* and *Pinus halepensis*) are mainly restricted to harsh conditions (high elevations or xeric conditions), where facilitation processes such as water uplift or nursery effect [64] may be more frequent and thus cancel out the importance of size-asymmetric competition.

Tree size inequality, LUE and LIE

In a simulation that modeled only light competition, we found a negative effect of size asymmetry on productivity on both basal area and volume increment. For the two conifer species, the effect on the volume was almost twice the effect on the basal area, whereas the European beech was less impacted, perhaps due to a difference in crown architecture. Competition for light and asymmetric competition therefore appear crucial to explaining the negative effect of the Gini index in the NGA data. This negative effect of size asymmetry was due to both reduced LUE and reduced LIE in size-structured stands. Both effects were of the same magnitude. To understand the effect of the Gini index, one can consider that among stands of comparable basal area and mean diameter, an increase of the Gini coefficient results in greater diameters between the biggest and smallest trees. Because tree canopy diameter and depth generally reach an asymptote with tree size, numerous studies have shown that LIE also reaches an asymptote with tree size [30,65–68]. A negative effect of the Gini coefficient on LIE can therefore be interpreted as follows: a gain in light interception by bigger trees is unlikely to compensate the loss of interception by smaller trees. A decrease of LUE with tree size inequality appears more surprising. The literature on variation of LUE with tree size is limited; most papers support an increase in LUE as tree size increases [65–69], but a reduction of LUE with size has already been reported at the tree scale [30]. This can be related to the fact that large individuals are mainly in high light conditions where an increase of light only slightly improves their growth, whereas small individuals are in low light conditions where supplementary light has a strong effect on growth. An alternative explanation may also be that large individuals are often older and can suffer from physiological limitations of their LUE due to aging, whereas small trees are usually younger.

A last interesting point emerges from the simulation with Samsara2. The model simulation showed a greater effect of the Gini coefficient index on productivity than the effect observed in NGA data. This could indicate that other competitive mechanisms, less affected by size asymmetry than competition for light, could be important in the natural ecosystem and could explain why the tree size inequality effect appears smaller than the effect predicted using a model based only on light competition.

Perspectives

The effect of tree size inequality on forest productivity was studied here in monospecific stands. In mixed-species stands, it is widely believed that there is a potentially positive effect of the differences of species' shade tolerance within a stand on its productivity [7,70,71]. Most studies demonstrated higher productivity levels in mixtures with stratified canopies (the intolerant species occupying the higher stratum) compared to monocultures [70]. Studying mixtures of

Picea abies and *Abies alba*, Forrester & Albrecht (2014) [72] showed a complementarity effect associated with increases in both LIE and LUE. Morin et al. (2011) [7] demonstrated a positive effect of species diversity on productivity through an increase in shade tolerance diversity. They also found higher size heterogeneity in more productive forests. The latter results indicate that tree size inequality may have different consequences on ecosystem functioning in pure vs. mixed forests, calling for better theoretical and mechanistic understanding of the tree size inequality–productivity relationships in mixed forests. It is important to note that our study does not conclude that high levels of tree size inequality should be avoided in production forests. Other studies based on more dynamical perspectives and integrating management actions proved that high tree size inequality is not incompatible with high wood production and economic returns [44,73]. In other respects, tree size inequality has been shown to be beneficial to several important components of biodiversity of forest ecosystems such as understory vegetation cover and composition, bird diversity and forest regeneration [44,74,75]. The integration of all these components to find an optimal balance between ecosystem services in the long-term is still an avenue of research.

Supporting Information

S1 Appendix. Description of the French National Geographic Agency data and climatic data.

(PDF)

S2 Appendix. Comparison of different analysis methods: lm vs. nls.

(PDF)

S3 Appendix. P-values from the models for the ten species.

(PDF)

Acknowledgments

We thank Patrick Vallet for his collaboration on testing the potential bias associated to the NGA protocol and Linda Northrup for English improvements on the manuscript.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: TB TC BC. Analyzed the data: TB. Wrote the paper: TB TC GK CP GL BC. Processed the climatic data: CP.

References

1. Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector a, et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*. 2001; 294: 804–8. doi: [10.1126/science.1064088](https://doi.org/10.1126/science.1064088) PMID: [11679658](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11679658/)
2. Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, et al. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*. 2006; 443: 989–92. doi: [10.1038/nature05202](https://doi.org/10.1038/nature05202) PMID: [17066035](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17066035/)
3. Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, Reich PB, et al. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*. *Nature Publishing Group*; 2011; 477: 199–202. doi: [10.1038/nature10282](https://doi.org/10.1038/nature10282)
4. Gamfeldt L, Snäll T, Bagchi R, Jonsson M, Gustafsson L, Kjellander P, et al. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nat Commun*. 2013; 4: 1340. doi: [10.1038/ncomms2328](https://doi.org/10.1038/ncomms2328) PMID: [23299890](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23299890/)
5. Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, et al. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* (80-). 1999; 286: 1123–1127. doi: [10.1126/science.286.5442.1123](https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1123)

6. Paquette A, Messier C. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Glob Ecol Biogeogr.* 2011; 20: 170–180. doi: [10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x)
7. Morin X, Fahse L, Scherer-Lorenzen M, Bugmann H. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecol Lett.* 2011; 14: 1211–9. doi: [10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x) PMID: 21955682
8. Zhang Y, Chen HYH, Reich PB. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J Ecol.* 2012; 100: 742–749. doi: [10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x)
9. De Boeck HJ, Nijs I, Lemmens CMHM, Ceulemans R. Underlying effects of spatial aggregation (clumping) in relationships between plant diversity and resource uptake. *Oikos.* 2006; 113: 269–278. doi: [10.1111/j.2006.0030-1299.14257.x](https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14257.x)
10. Pommerening a. Approaches to quantifying forest structures. *Forestry.* 2002; 75: 305–324. doi: [10.1093/forestry/75.3.305](https://doi.org/10.1093/forestry/75.3.305)
11. McElhinny C, Gibbons P, Brack C, Bauhus J. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *For Ecol Manage.* 2005; 218: 1–24. doi: [10.1016/j.foreco.2005.08.034](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.08.034)
12. Thomas SC, Weiner J. Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia.* 1989; 80: 349–355. doi: [10.1007/BF00379036](https://doi.org/10.1007/BF00379036)
13. Cordonnier T, Kunstler G. The Gini index brings asymmetric competition to light. *Perspect Plant Ecol Evol Syst.* Elsevier GmbH.; 2015; 17: 1–9. doi: [10.1016/j.ppees.2015.01.001](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.01.001)
14. Schütz JP. Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry.* 2002; 75: 329–337. doi: [10.1093/forestry/75.4.329](https://doi.org/10.1093/forestry/75.4.329)
15. Duduman G. A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry.* 2011; 84: 301–314. doi: [10.1093/forestry/cpr014](https://doi.org/10.1093/forestry/cpr014)
16. Smith DM, Larson BC, Kelty MJ, Ashton PM. The practice of silviculture. *Applied forest ecology.* John Wiley & sons, inc.; 1997.
17. Hardiman BS, Bohrer G, Gough CM, Vogel CS, Curtisi PS. The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology.* 2011; 92: 1818–27. Available: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21939078> PMID: 21939078
18. Lei X, Wang W, Peng C. Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada. *Can J For Res.* 2009; 39: 1835–1847. doi: [10.1139/X09-089](https://doi.org/10.1139/X09-089)
19. Long JN, Shaw JD. The influence of compositional and structural diversity on forest productivity. *Forestry.* 2010; 83: 121–128. doi: [10.1093/forestry/cpp033](https://doi.org/10.1093/forestry/cpp033)
20. Ryan MG, Stape JL, Binkley D, Fonseca S, Loos R a., Takahashi EN, et al. Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *For Ecol Manage.* 2010; 259: 1695–1703. doi: [10.1016/j.foreco.2010.01.013](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.013)
21. Caspersen JP, Vanderwel MC, Cole WG, Purves DW. How stand productivity results from size- and competition-dependent growth and mortality. *PLoS One.* Public Library of Science; 2011; 6: e28660. doi: [10.1371/journal.pone.0028660](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028660)
22. Liang J, Buongiorno J, Monserud R a. Growth and yield of all-aged Douglas-fir—western hemlock forest stands: a matrix model with stand diversity effects. *Can J For Res.* 2005; 35: 2368–2381. doi: [10.1139/x05-137](https://doi.org/10.1139/x05-137)
23. Liang J, Buongiorno J, Monserud R a., Kruger EL, Zhou M. Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality. *For Ecol Manage.* 2007; 243: 116–127. doi: [10.1016/j.foreco.2007.02.028](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.028)
24. Weiner J. Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecol Evol (Personal Ed.)* 1990; 5: 360–364. doi: [10.1016/0169-5347\(90\)90095-U](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90095-U) PMID: 21232393
25. Schwinning S, Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia.* 1998; 113: 447–455. doi: [10.1007/s004420050397](https://doi.org/10.1007/s004420050397)
26. Pretzsch H, Biber P. Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Can J For Res.* 2010; 40: 370–384. doi: [10.1139/X09-195](https://doi.org/10.1139/X09-195)
27. Oliver CD, Larson BC. *Forest Stand Dynamics.* Wiley NY, editor. 1996.
28. Niinemets Ü, Valladares F. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecol Monogr.* 2006; 76: 521–547. Available: [http://www.esajournals.org/doi/full/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0521:TTSDAW\]2.0.CO;2](http://www.esajournals.org/doi/full/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2)
29. Schwinning S. Decomposition Analysis of Competitive Symmetry and Size Structure Dynamics. *Ann Bot.* 1996; 77: 47–57. doi: [10.1006/anbo.1996.0006](https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0006)

30. Onoda Y, Saluřiga JB, Akutsu K, Aiba S, Yahara T, Anten NPR. Trade-off between light interception efficiency and light use efficiency: implications for species coexistence in one-sided light competition. Canham C, editor. *J Ecol*. 2014; 102: 167–175. doi: [10.1111/1365-2745.12184](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12184)
31. Laurans M, Hérault B, Vieilledent G, Vincent G. Vertical stratification reduces competition for light in dense tropical forests. *For Ecol Manage*. Elsevier B.V.; 2014; 329: 79–88. doi: [10.1016/j.foreco.2014.05.059](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.059)
32. Binkley D, Campoe OC, Gspaltl M, Forrester DI, Camargo O, Gspaltl M, et al. Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands. *For Ecol Manage*. Elsevier B.V.; 2013; 288: 5–13. doi: [10.1016/j.foreco.2011.11.002](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.002)
33. Vallet P, Pérot T. Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *J Veg Sci*. 2011; 22: 932–942. doi: [10.1111/j.1654-1103.2011.01288.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01288.x)
34. Kunstler G, Albert CH, Courbaud B, Lavergne S, Thuiller W, Vieilledent G, et al. Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *J Ecol*. 2011; 99: 300–312. doi: [10.1111/j.1365-2745.2010.01751.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01751.x)
35. Piedallu C, Gégout JC. Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. *Agric For Meteorol*. 2008; 148: 1696–1706. doi: [10.1016/j.agrformet.2008.06.001](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2008.06.001)
36. Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, Riofrío-Dillon G, de Ruffray P, Vidal C, et al. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*. 2011; 479: 517–520. doi: [10.1038/nature10548](https://doi.org/10.1038/nature10548) PMID: [22012261](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22012261/)
37. Piedallu C, Gégout J-CC, Perez V, Lebourgeois F. Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling. *Glob Ecol Biogeogr*. 2013; 22: 470–482. doi: [10.1111/geb.12012](https://doi.org/10.1111/geb.12012)
38. Piedallu C, Gu J, Bruand A, Seynave I. Mapping soil water holding capacity over large areas to predict the potential production of forest stands. 2011;
39. Turc L. Estimation of irrigation water requirements, potential evapotranspiration: A simple climatic formula evolved up to date. *J Annu Agron*. 1961; 12: 13–14.
40. Bugmann H, Cramer W. Improving the behaviour of forest gap models along drought gradients. *For Ecol Manage*. 1998; 103: 247–263. doi: [10.1016/S0378-1127\(97\)00217-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00217-X)
41. Staudhammer CL, LeMay VM. Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. *Can J For Res*. 2001; 31: 1105–1115. doi: [10.1139/cjfr-31-7-1105](https://doi.org/10.1139/cjfr-31-7-1105)
42. Gadow K, Zhang CY, Wehenkel C, Pommerening A, Corral-rivas J, Korol M, et al. Continuous Cover Forestry [Internet]. Pukkala T, von Gadow K, editors. Dordrecht: Springer Netherlands; 2012. doi: [10.1007/978-94-007-2202-6](https://doi.org/10.1007/978-94-007-2202-6)
43. O'Hara KL, Hasenauer H, Kindermann G. Sustainability in multi-aged stands: An analysis of long-term planter systems. *Forestry*. 2007; 80: 163–181. doi: [10.1093/forestry/cpl051](https://doi.org/10.1093/forestry/cpl051)
44. Buongiorno J, Dahir S, Lu H-C, Lin C-R. Tree Size Diversity and Economic Returns in Uneven-Aged Forest Stands. *For Sci*. 1994; 40: 83–103.
45. Valbuena R. Forest structure indicators based on tree size inequality and their relationships to airborne laser scanning. *Diss For*. 2015; 1. doi: [10.14214/df.205](https://doi.org/10.14214/df.205)
46. Lexerød NL, Eid T. An evaluation of different diameter diversity indices based on criteria related to forest management planning. *For Ecol Manage*. 2006; 222: 17–28. doi: [10.1016/j.foreco.2005.10.046](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.046)
47. Valbuena R, Packalén P, Martí n-Fernández S, Maltamo M. Diversity and equitability ordering profiles applied to study forest structure. *For Ecol Manage*. 2012; 276: 185–195. doi: [10.1016/j.foreco.2012.03.036](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.036)
48. Damgaard C, Weiner J. Describing inequality in plant size or fecundity. *Ecology*. Ecological Society of America; 2000; 81: 1139–1142. doi: [10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1139:DIIPSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1139:DIIPSO]2.0.CO;2)
49. Valbuena R, Packalén P, Mehtätalo L, García-Abril A, Maltamo M. Characterizing forest structural types and shelterwood dynamics from Lorenz-based indicators predicted by airborne laser scanning. *Can J For Res*. 2013; 43: 1063–1074. doi: [10.1139/cjfr-2013-0147](https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0147)
50. Valladares F, Niinemets Ü. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annu Rev Ecol Syst*. 2008; 39: 237–257. doi: [10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506)
51. Assmann E. The principles of forest yield study. *Studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands*. 1970. p. 506.
52. Lafond V, Lagarrigues G, Cordonnier T, Courbaud B. Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Ann For Sci*. 2013; 71: 173–186. doi: [10.1007/s13595-013-0291-y](https://doi.org/10.1007/s13595-013-0291-y)
53. Courbaud B, de Coligny F, Cordonnier T. Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agric For Meteorol*. 2003; 116: 1–18. doi: [10.1016/S0168-1923\(02\)00254-X](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(02)00254-X)

54. Vallet P, Dhôte J-F, Moguédec G Le, Ravart M, Pignard G. Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France. *For Ecol Manage.* 2006; 229: 98–110. doi: [10.1016/j.foreco.2006.03.013](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.03.013)
55. Wyckoff WR. A Basal Area Increment Model for Individual Conifers in the Northern Rocky Mountains. *For Sci.* 1990; 36: 1077–1104. Available: <http://www.ingentaconnect.com/content/saf/fs/1990/00000036/00000004/art00019>
56. Monserud R a., Sterba H. A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria. *For Ecol Manage.* 1996; 80: 57–80. doi: [10.1016/0378-1127\(95\)03638-5](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03638-5)
57. Pokharel B, Dech JP. Mixed-effects basal area increment models for tree species in the boreal forest of Ontario, Canada using an ecological land classification approach to incorporate site effects. *Forestry.* 2012; 85: 255–270. doi: [10.1093/forestry/cpr070](https://doi.org/10.1093/forestry/cpr070)
58. Xiao X, White EP, Hooten MB, Durham SL. On the use of log-transformation vs. nonlinear regression for analyzing biological power laws. *Ecology.* 2011; 92: 1887–1894. doi: [10.1890/11-0538.1](https://doi.org/10.1890/11-0538.1) PMID: [22073779](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22073779/)
59. Burnham KP. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociol Methods Res.* 2004; 33: 261–304. doi: [10.1177/0049124104268644](https://doi.org/10.1177/0049124104268644)
60. Niinemets Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecol Res.* 2010; 25: 693–714. doi: [10.1007/s11284-010-0712-4](https://doi.org/10.1007/s11284-010-0712-4)
61. Messier C, Parent S, Bergeron Y. Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *J Veg Sci.* 1998; 9: 511–520. doi: [10.2307/3237266](https://doi.org/10.2307/3237266)
62. Zeide B. Tolerance and self-tolerance of trees. *For Ecol Manage.* 1985; 13: 149–166. doi: [10.1016/0378-1127\(85\)90031-3](https://doi.org/10.1016/0378-1127(85)90031-3)
63. Pretzsch H. Forest Dynamics, Growth and Yield [Internet]. Forest Research. Springer Berlin; 2010. doi: [10.1007/978-3-540-88307-4](https://doi.org/10.1007/978-3-540-88307-4)
64. Callaway RM. Positive interactions among plants. *Bot Rev.* 1995; 61: 306–349. doi: [10.1007/bf02912621](https://doi.org/10.1007/bf02912621)
65. le Maire G, Nouvellon Y, Christina M, Ponzone FJ, Gonçalves JLM, Bouillet J-P, et al. Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* plantations. *For Ecol Manage.* 2013; 288: 31–42. doi: [10.1016/j.foreco.2012.03.005](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.005)
66. Campoe OC, Stape JL, Nouvellon Y, Laclau J-P, Bauerle WL, Binkley D, et al. Stem production, light absorption and light use efficiency between dominant and non-dominant trees of *Eucalyptus grandis* across a productivity gradient in Brazil. *For Ecol Manage.* 2013; 288: 14–20. doi: [10.1016/j.foreco.2012.07.035](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.035)
67. Campoe OC, Stape JL, Albaugh TJ, Lee Allen H, Fox TR, Rubilar R, et al. Fertilization and irrigation effects on tree level aboveground net primary production, light interception and light use efficiency in a loblolly pine plantation. *For Ecol Manage.* 2013; 288: 43–48. doi: [10.1016/j.foreco.2012.05.026](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.026)
68. Gspältl M, Bauerle W, Binkley D, Sterba H. Leaf area and light use efficiency patterns of Norway spruce under different thinning regimes and age classes. *For Ecol Manage.* Elsevier B.V.; 2013; 288: 49–59. doi: [10.1016/j.foreco.2011.11.044](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.044)
69. Binkley D, Stape JL, Bauerle WL, Ryan MG. Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. *For Ecol Manage.* 2010; 259: 1704–1713. doi: [10.1016/j.foreco.2009.05.037](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.037)
70. Kelty MJ, Larson BC, Oliver CD. The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forests. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht; 1992.
71. Pretzsch H. Diversity and productivity in forests : evidence from long-term experimental plots. *For Divers Funct Temp Boreal Syst.* 2005; 176: 41–64. doi: [10.1007/3-540-26599-6_3](https://doi.org/10.1007/3-540-26599-6_3)
72. Forrester DI, Albrecht AT. Light absorption and light-use efficiency in mixtures of *Abies alba* and *Picea abies* along a productivity gradient. *For Ecol Manage.* Elsevier B.V.; 2014; 328: 94–102. doi: [10.1016/j.foreco.2014.05.026](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.026)
73. Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B. Reconciling Biodiversity Conservation and Timber Production in Mixed Uneven-Aged Mountain Forests: Identification of Ecological Intensification Pathways. *Environ Manage.* 2015; 1118–1133. doi: [10.1007/s00267-015-0557-2](https://doi.org/10.1007/s00267-015-0557-2) PMID: [26105969](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26105969/)
74. Király I, Ódor P. The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary. *Biol Conserv.* 2010; 143: 2063–2069. doi: [10.1016/j.biocon.2010.05.014](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.014)
75. Bagnaresi U, Giannini R, Grassi G, Minotta G, Paffetti D, Prato EP, et al. Stand structure and biodiversity in mixed, uneven-aged coniferous forests in the eastern Alps. *Forestry.* 2002; 75: 357–364. doi: [10.1093/forestry/75.4.357](https://doi.org/10.1093/forestry/75.4.357)

Résumés des articles en révision ou soumis au 30/05/2018

- 3- Cordonnier T, Kunstler G, Courbaud B, Morin X (en révision à *Annals of Forest Science*) Managing tree species diversity and ecosystem functioning through coexistence mechanisms

Context. Plant species diversity has been shown to promote a wide array of ecosystem functions and ecosystem services. However, scientific results concerning relationships between species diversity or species mixing and ecosystem functions have not been well transferred to management practices so far. Part of the problem lies in the difficulty of assessing whether interesting species mixtures can persist over the long term and how management influences ecosystem functions.

Aims. We argue that a better transfer of knowledge to managers would be achieved by addressing two missing links: i) the effect of management interventions on coexistence mechanisms and ii) the relationships between coexistence mechanisms and ecosystem functions.

Methods. To do so, we first provide a brief overview of the recent scientific results on relations between tree diversity (or two-species mixing) and ecosystem functions, focusing on studies dealing with productivity and stability in forests. We further introduce the key question of whether mixed stands are transient or permanent. We then briefly present key elements of modern coexistence theory and illustrate them with three examples in forest ecosystems. We finish by discussing how management interventions in forests can affect coexistence mechanisms and by addressing some methodological perspectives.

Conclusion. Analysing long-term management impacts on species coexistence and ecosystem functions with a combination of long-term monitoring of large permanent plots and mechanistic dynamic model simulations will be useful to develop relevant practices favouring mixed forests in the long term.

- 4- Jourdan M, Piedallu C, Baudry J, Morin X (en révision à *Journal of Applied Ecology*) Tree diversity and the temporal stability of mountain forests productivity: testing the effect of asynchrony, species composition and climate.

Climate change modifies ecosystem processes directly through its effect on environmental conditions, but it also influences ecosystems indirectly by changing communities' composition. Local diversity is recognized to affect average ecosystem functioning. Theoretical and experimental studies actually suggest that diversity may also stabilize communities' productivity over time, through overyielding and asynchrony in species responses to environmental fluctuations. Mostly confirmed by experiments carried-out in grasslands, a few recent studies on forest ecosystems suggested the same pattern, but with a large variability between the results.

In this paper, we aimed at testing stabilize effect of tree diversity on wood productivity - using basal area growth as a proxy - at stand for common beech-pubescent oak (*Fagus sylvatica* and *Quercus pubescens*) and common beech-silver fir (*Fagus sylvatica* and *Abies alba*) forests. Furthermore, we tested how climate may affect this patterns. We used tree ring data from a monospecific or mixed forest plots network distributed along a latitudinal gradient across external French Alps. To allow comparison between stands, we used an approach derived from the calculation of the net biodiversity effect on mean productivity to quantify diversity effect on productivity stability.

We found that the effect of diversity on stability varies with stand composition, as most beech-fir stands showed a more stable productivity when compared to monocultures over time, while mixture destabilized beech-oak stands. We further found that these patterns could be explain by the role of asynchrony of species responses to environmental conditions on stability. Asynchrony may contribute to the stabilization of beech-fir stands while the relative synchrony of the beech-oak stands may explain why these mixtures are less stable. Furthermore, stand stability did not seem strongly affected by climate conditions and overyielding.

Better depicting diversity and composition effects on forest ecosystem functioning is a key requirement for forest managers to promote stability in context of climate change. Benefiting from an original design combining diversity and climate effects, this study provides insights on this issue, but also highlights the importance of understanding the mechanisms underlying these effects, which calls for carrying-out future works in this direction.

- 5- Barrère J, Saïd S, Morin X, Boulanger V, Rowe N, Amiaud B, Bernard M (soumis à *Oikos*) Both temperature and ungulate browsing increase silver fir shoots structural resistance in mixed forests.

The rise of ungulate populations and climate change may affect the composition of European forests in favor of the least impacted species in the long run. Understanding the resource allocation strategies of trees is therefore critical to a better understanding of their ability to face these changes. In the present study, we used a leaf functional trait-based approach to identify and compare the resource allocation patterns of silver fir, Norway spruce and common beech in response to various climatic and browsing conditions, under two separate designs. We tested whether: (i) browsing increased the allocation of resources to leaves' chemical and structural defenses, (ii) higher temperatures were associated with a lower SLA and a higher N and P content. Browsing pressure was assessed by experimental paired fenced and unfenced plots established at different dates in order to compare the effect of various lengths of

ungulates exclusion. Effects of temperature on leaf traits were studied via a latitudinal and elevation gradients in the French Alps. We measured traits related to the defense against herbivores (phenolic content and structural resistance) and to the investment in growth (SLA) and nutritional value (N, P and C content). We found a consistent resource allocation pattern across species that showed either high SLA and nutrient concentration or high structural resistance. Only silver fir showed a shift in resource allocation in response to browsing, when the long-term exclusion of ungulates decreased shoots structural resistance in favor of higher nutrient concentration and higher SLA. We observed that higher temperatures were linked to an increase in structural resistance for this species. Surprisingly, none of the studied species responded to browsing with changes in their phenolic concentration. Our results indicate that the three studied species had different degrees of plasticity in resource allocation in response to environmental changes.

- 6- Cordonnier T, Bourdier T, Kunstler G, Piedallu C, Courbaud B (soumis à *Annals of Forest Science*) Biodiversity-productivity relationships in tree communities: the interaction between size hierarchy and shade tolerance matters.

Context. Positive diversity-productivity relationships have been reported in different plant communities, including tree communities. These effects may be strongly related to both structural diversity and functional diversity, but also to their interactions if there is a non-random distribution of species functional traits among canopy layers.

Aims. We explore the relative effects on forest productivity of tree species richness, tree size inequality and tree shade tolerance diversity, as well as the effect of the distribution of tree shade tolerance in the canopy.

Methods. We used 11,054 mixed-species forest plots from the French National Geographic Agency distributed throughout France (2006-2011). We analysed the effects of species diversity, shade tolerance and size inequality on forest plot productivity, represented by basal area annual increment over a period of 5 years, while controlling for environmental factors such as soil water budget and sum of growing degree days. Using the covariance between tree height and tree shade tolerance in mixed species canopies, we also explored the effect of the distribution of species' shade tolerance among canopy layers.

Results. The results showed a positive effect of tree species richness (effect size, 0.020) and a negative effect of tree size inequality (-0.05) on mixed-forest productivity. We also showed that a negative covariance between species shade tolerance and height (e.g., higher proportion of shade-tolerant species in lower height classes) increased productivity (0.01). Diversity in shade tolerance did not affect productivity.

Conclusions. In tree communities, as shown previously in monospecific forest stands, tree size inequality reduces productivity. This effect is modulated by the distribution of shade tolerance among canopy layers. Previous studies on species diversity effect have generally overlooked the importance of the size structure and the size hierarchy of functional characteristics. These effects are, however, crucial and need to be explored in greater detail.

- 7- Cordonnier T, Smadi C, Kunstler G, Courbaud B (soumis à *Theoretical Population Biology*) Size inequality and productivity in monospecific forest stands: asymmetric competition and ontogenetic growth matter.

Size inequality has been considered a key feature of plant population structure with impacts on ecosystem functions. In forest ecosystems, studies examining the relationship between tree size inequality and stand productivity have produced mixed outcomes. Most studies have discussed positive or negative relationships with regard to competition for light between trees (e.g. light interception efficiency), but far less attention has been paid to the role played by tree ontogenetic growth. In this article, we present a simple mathematical model that provides the ontogenetic basal area growth of trees in a stand having two strata and that includes size-asymmetric competition between trees. Comparing the growth of this stand to the growth of a reference stand with only one stratum, we show that higher growth of the two-strata stand is achieved for low intensities of absolute size-asymmetric competition and for concave shape, increasing functions of ontogenetic growth. We also demonstrate that the difference in growth between the two stands depends on tree density, stand quadratic mean diameter and tree size inequality in the two-strata stand. We highlight that different relationships between size inequality and productivity can be achieved (positive, negative and non-monotonous). Overall, our results highlight that ontogenetic growth has a major impact on these relationships. We then discuss the consequences for future studies analysing the effect of size inequality on forest productivity. Our approach calls for new theoretical developments to deal with size inequality and ecosystem functions in plant populations.

Annexe C.4 : Rapports d'étudiants

Seuls les rapports d'étudiants dont le stage étaient prévu dans DISTIMACC sont présentés ici. A noter que le stage de Brieuc Cornet n'imposait pas de rapport de stage. Cependant nous présentons ici la soutenance qu'il a donnée au CEFE le 23 février 2018 devant les participants de la tâche 1 du projet.

Rapport de stage de Julien Barrère (2017) - Stage de Master 2. Université de Bourgogne – Master STS – ETE – Spécialité Biologie des Organismes et des Populations – Parcours Biodiversité et Conservation. Influence of ungulates browsing and climate on the physicochemical properties of leaves and twigs in beech-fir-spruce mixed forests (7 mois).

Rapport de stage d'Alice Duquesnoy-Mitjavila (2017) - Stage de Master 1, AgroParisTech. Modélisation du lien diversité-productivité des écosystèmes forestiers en contexte de changement climatique (4 mois).

Présentation de fin de stage de Brieuc Cornet (2017) - Stage de Césure, AgroParisTech. Ingénierie du mélange en forêt alpines en contexte de changement climatique (6 mois).



Université de Bourgogne – Master STS – ETE – Spécialité Biologie des Organismes et des Populations – Parcours Biodiversité et Conservation

Internship thesis

Academic year 2016 - 2017

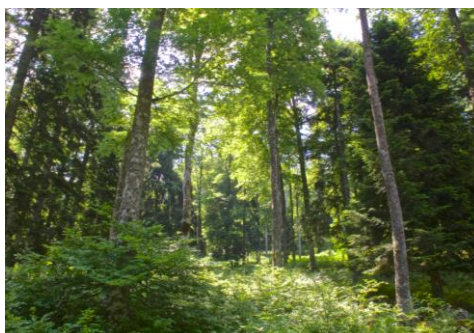
Influence of ungulates browsing and climate on the physicochemical properties of leaves and twigs in beech-fir-spruce mixed forests

By Julien BARRERE

Under the supervision of:

Marianne BERNARD – PhD student

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175 CNRS
1919 Route de Mende, 34293 Montpellier



Acknowledgments:

First of all, I would like to thank Marianne Bernard for her investment and her supervision: she was always involved and available for me and made everything she could so that everything went well during this internship. I would also like to thank her PhD supervisors Xavier Morin, Vincent Boulanger and Sonia Saïd for their numerous as well as Nick Row, research director at the AMAP of Montpellier, whose contribution has been essential for this project.

I have a special thought for Jean-Loup Imbert who has been of a precious help by taking part in most of the laboratory work. I would also like to thank the member of the PACE platform, especially Raphaëlle Leclerc for supervising the chemical analysis as well as Méline Reeb, Jessy Monnot and Mickaël Chauvet for their invaluable contribution in the collection of data on the field.

I would like to thanks the whole FORECAST team for making my integration so easy and for making the atmosphere at work so pleasant and relaxed, especially Alice, Bertrand and Juliane who shared my desk during all those months.

Finally, I thank François Bretagnolle for his supervision during this internship.

Table of contents

Abstract	1
Introduction	2
Material and Methods.....	5
Study area and experimental design:	5
Mechanical analysis:.....	7
Chemical analysis:	7
Data analysis:.....	8
Results:	11
Influence of herbivory on chemical and mechanical defenses:	11
Influence of temperatures on allocation of resources to growth:	14
Trade-off between chemical and mechanical defense in resource allocations:	15
Discussion:	16
Investment in chemical and mechanical defense in response to browsing:	16
Compromise in resource allocation to chemical and mechanical defense	18
Resource allocation in response to temperature:	18
Conclusion.....	20
Bibliography:.....	21
Supplementary material.....	25

Abstract

Large herbivores and climatic events are known to strongly influence forest vegetation. The diversity of European mixed forest is threatened by climate change and by the rise of ungulates populations that may shift forest composition in favor of the least adapted species. Understanding the resource allocation strategies of trees is crucial to better assess their ability to global changes. In this study, we focused on the trade-off between growth and defense using a foliar functional traits-based approach. We tried to identify resource allocation pattern of *Abies alba*, *Picea abies* and *Fagus sylvatica* in response to climatic and browsing conditions changes.

We tested the following assumptions: (i) Browsing induced an allocation of resources to leaves chemical and mechanical defenses, (ii) higher temperatures were associated with an investment in leaves growth and (iii) the existence of a trade-off in resource allocation between mechanical and chemical resistance.

Browsing pressure was assessed by paired fenced – unfenced plots settled at different dates in the Vosges mountain range. Climatic variations were studied through a latitudinal gradient in the Alps mountain range with plots located at different altitudes for each site. We measured traits related to the defense against herbivores (phenolic content, mechanical resistance) and to the investment in leaves growth (SLA) and nutritional value (N, P and C content).

We found a consistent resource allocation pattern across species with leaves with high SLA and nutrient concentration being opposed to leaves with high mechanical defense. We also observed a trade-off in the allocation of resources to chemical and to mechanical defense for both coniferous species. Only silver fir, the most palatable species, responded to browsing with a shift in resource allocations: the long term exclusion of ungulates decreased twigs mechanical resistance in favor of higher nutrient concentration and SLA. We also noticed that higher temperatures induced an increase of the mechanical resistance for this species, when the opposite effect was expected. Surprisingly, none of the studied species responded to browsing by changes in their chemical defense concentration.

Our results indicates that the studied species had different degree of plasticity in resource allocation in response to environmental changes, which is consistent with the idea that tree species are not equally adapted to potential modification of their environment. Our study also supports the assumption that structural defenses might be more efficient than chemical defenses against ungulates browsing.

Introduction

Various strategies of reproduction, dispersion or resource allocation were selected throughout plants evolutionary history, depending on their environment (Grime, 1977). Plants functional traits are increasingly used to describe those strategies (Garnier *et al.*, 2016; Westoby & Wright, 2006). Functional traits are defined as any morphological, phenological or physiological characteristic that can be measured at the individual level, from the cell to the whole organism level, without reference to the environment or any other level of organization (Violle *et al.*, 2007). Seed mass and size for example can be used to distinguish individuals that produce many descendants with a low probability of survival from individuals that produce a low number of descendant with a high probability of establishment (Moles & Westoby, 2006). For each functional trait, there are interspecific and intraspecific variabilities that reflect constitutive differences in the genotype – mainly resulting from natural selection, and also a variability at the individual level induced by changes in the environment and referred to as “phenotypic plasticity” (Harvell, 1990; Nicotra *et al.*, 2010; Albert *et al.*, 2011). In that way, various physicochemical properties of leaves are used to describe a widely studied plant strategy: the trade-off between growth and defense against herbivores (Herms & Mattson, 1992). The notion of trade-off describes any case in which fitness cannot be maximized because of competing demands on the organism (Agrawal *et al.*, 2010).

Many studies focusing on plant-herbivores interactions converge to the idea that two main defense mechanisms can be used by plants against herbivores: the chemical composition and mechanical properties of leaves (Lowman, 1983; Massey *et al.*, 2000; Sanson *et al.*, 2001). The relative importance of these two mechanisms regarding the response of plants to herbivory is still debated (Sanson *et al.*, 2001; Carmona *et al.*, 2011). Plants chemical defense – mainly secondary metabolites such as tannins or alkaloids – reduces the digestibility and the nutritional value of the tissues to herbivores (Moran & Hamilton, 1980; Loytyniemi, 1985; Robbins *et al.*, 2012). Structural defense is generally associated with an increase in leaves thickness, toughness or stiffness (Cornelissen *et al.*, 2003; Sanson *et al.*, 2001; Carmona *et al.*, 2011). The compromise between defense and growth is based on the assumption that investment in tissues growth or in defense rely on the same resources. Indeed, the growth of tissues, the synthesis of phenolic compounds and differentiation processes such as the lignification of cell walls or the thickening of the leaf cuticle all compete for the same pool of carbohydrates (Ayres, 1993; Bryant *et al.*, 1983). Plants investing in defense are generally associated with a long leaf lifespan

and thus a good preservation of the resources (Wright *et al.*, 2004; Garnier & Navas, 2015). On the contrary, plants investing in high growth rates are characterized by a short leaf lifespan but a high foliar surface that allows a higher carbon gain per unit area, which can be invested in the production of new leaves (Wright *et al.*, 2004). Those two strategies can be viewed as opposite ends of a continuum of plant strategies defined by this trade-off in resource allocation, named the worldwide leaf economics spectrum (Wright *et al.*, 2004). This spectrum is based on the interspecific covariations of selected leaf traits across a wide range of plant species, namely the leaf nitrogen content (LNC) and leaf phosphorus content (LPC), the photosynthetic activity, the leaf lifespan, the dark respiration rate and the leaf mass per area. Thus, several leaf physicochemical properties represents quality indicators for the strategy of a plant species in term of resource allocations.

Former theories attempting to explain the variations in resource allocations in plants were only based on the availability of nutrients in the soil (Bryant *et al.*, 1983; Ayres, 1993). However those ideas were questioned by more adaptive theories, as the optimal defense theory, that also consider acclimation to environmental factors such as temperature, drought or herbivory as factors explaining plants resource allocation (Hamilton *et al.*, 2001). Variations in several leaf physicochemical properties in response to climatic variations or to browsing by herbivores were observed in several studies (Loyttyneimi, 1985; Tjoelker *et al.*, 1999; Robbins *et al.*, 2012). Browsing generally induced an increase of the phenolic content and of the physical resistance of the leaves (Loyttyneimi, 1985; Robbins *et al.*, 2012; Hegland *et al.*, 2016) while temperatures or precipitation could influence the nutrient concentration or the photosynthetic activity (Tjoelker *et al.*, 1999; Sallas *et al.*, 2003). Yet, although the impact of herbivory and climate on leaves functional traits are well-studied separately, the combined effect of those two environmental factors remains poorly documented. In this study, we looked for patterns of intraspecific variations of leaf functional traits with changing conditions of climate and browsing by wild ungulates.

We focused on three emblematic tree species of eastern France mixed forests: silver fir (*Abies alba*), Norway spruce (*Picea abies*) and common beech (*Fagus sylvatica*). European mixed forests have to face a major increase of wild ungulates populations that have the potential to alter the diversity of tree species in the forest, decreasing its ecological and economical value (Clasen *et al.*, 2011; Réseau Ongulés Sauvages ONCFS/FNC/FDC, 2015; Bernard *et al.*, 2017). In addition, those forests are to be particularly impacted by climate change since they are located in mountain regions where the temperature increase is expected to be higher than in the

surrounding areas (Auer *et al.*, 2007; Thuillier *et al.*, 2005). Using a functional traits-based approach, we tried to determine how climatic and browsing conditions were involved in the resource allocation strategies of the species studied. The following assumptions were examined:

H1: Browsing significantly impacts the phenolic content, the C:N and the mechanical resistance of the browsed organs. As these traits are known to affect plant palatability (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003), we expected the leaves and twigs phenolic content and mechanical resistance to be higher when their exposure to ungulates is higher. The C:N ratio was also expected to increase with herbivory as the diminution of the nutritional quality of leaves is also viewed as a potential defense mechanism against herbivores (Moran & Hamilton, 1980; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003). Since silver fir is known to be heavily browsed by ungulates in European mountain forests (Häsler & Senn, 2012), we assumed a higher herbivory pressure and thus a higher variation of the traits related to herbivory on silver fir twigs than on spruce twigs and beech leaves.

H2: An effect of temperature on the specific leaf area (SLA) – that reflects the leaf growth rate and photosynthetic activity (Cornelissen *et al.*, 2003) – and on the LNC and LPC. As increasing temperatures in the spring generally stimulate trees photosynthetic activity and growth (Lebourgeois, 2010; Lindner *et al.*, 2010), we predicted an increase in SLA with higher temperatures. Because colder temperatures generally tend to decrease the nutrient uptakes, we also expected LNC and LNP to increase with rising temperatures.

H3: Because chemical and structural defense compete for the same resources (Ayres, 1993; Bryant *et al.*, 1983), we expected a trade-off in resource allocation between those two types of mechanisms. Thus, the leaves/twigs phenolic content was expected to be negatively correlated with their mechanical resistance.

Material and Methods

Study area and experimental design:

The study was conducted in mixed forests from two mountain ranges in France: the Alps (three study sites located along a latitudinal gradient: Bauges, 45°41'N, 06°08'; Vercors, 44°51'N, 05°29'E; and Ventoux 44°07'N, 05°17'E) and the Vosges (La Petite Pierre, 48°49'N, 07°20'E). The Vosges site focused on the impact of ungulates browsing and the Alps sites aimed at studying the combined effect of herbivory and climate, they were thus treated separately. The main ungulate species present in the area are Red deer (*Cervus elaphus*) and Roe deer (*Capreolus capreolus*) but Chamois (*Rupicapra rupicapra*), European mouflon (*Ovis orientalis musimon*) and Alpine ibex (*Capra ibex*) also occur in the Alps at lower densities.

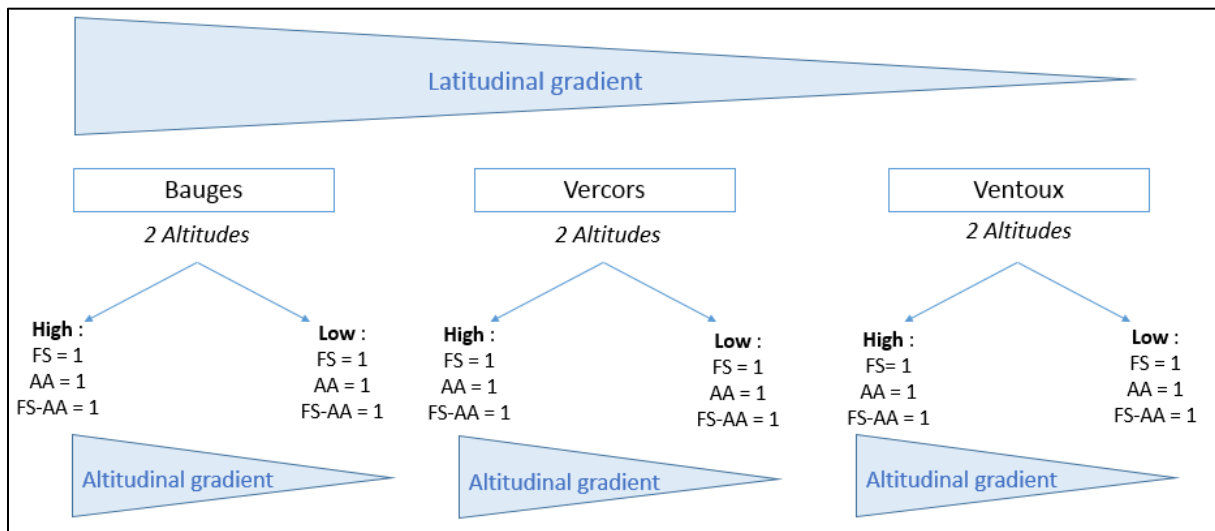


Figure 1: Experimental design used in the Alps. FS, AA and FS-AA respectively stands for beech, silver fir and mixed beech-fir stands.

Each site of the alpine latitudinal gradient was composed of two triplets of 1000m² plots. Each triplet consisted in one mixed fir-beech stand associated to one monospecific silver fir stand and one monospecific beech stand (Fig. 1). Norway spruce only occurred in the Bauges site. The two triplets of each site were located at different altitudes to get contrasted climatic conditions. The annual mean temperature and the annual cumulative precipitations over the last 20 years for each forest plot were simulated data (Piedallu *et al.*, 2014). The precipitations varied very weakly between the two triplets of each site, so we decided to keep only temperature data for the analysis. The herbivory pressure was estimated using the Aldous method (Aldous, 1944). It consists namely in sampling all the woody species in 40 m² circles and attributing to each species a browsing class between 0 and E that reflects the intensity of the browsing

pressure for each species in this area. The browsing class is based on the ratio of the number of browsed shoots to the total number of shoots.

In the Vosges site, the beeches were taken from beech-oak stands and the fir and the spruce were sampled in silver fir stands. The browsing pressure was experimentally assessed thanks to paired fenced – unfenced plots settled at different dates (Fig. 2). The samples were collected in fenced plots to prevent the ungulates from browsing inside the plots and unfenced plots accessible to ungulates.

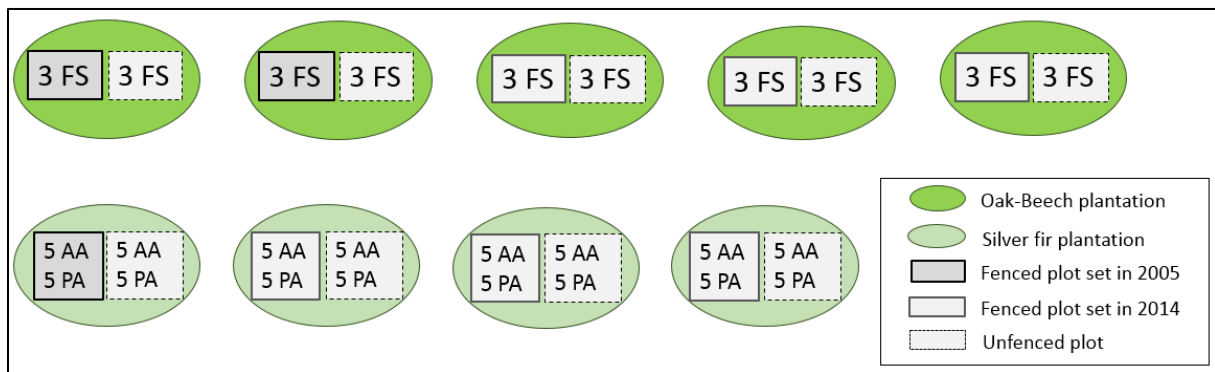


Figure 2: Experimental design used in the Vosges site. FS, AA and PA respectively stand for beech, silver fir and Norway spruce.

Because ungulates browse on the whole twigs of the coniferous species whereas only the leaf of deciduous species is consumed, we sampled fir and spruce twigs and beech leaves. In the Vosges site, twigs of 5 silver fir saplings and 5 Norway spruce saplings were sampled in 4 fenced plots and 4 unfenced plots and leaves of 3 beech saplings were taken in 5 fenced plots and 5 unfenced plots (Fig. 2). The height of the sampled saplings ranged from 10cm to 2m. In each alpine site, three individuals of each species were collected, when they occurred on the plot. In both mountain ranges and for all the species sampled, three twigs or leaves per individual were collected. Only the current year's shoots were sampled. After being collected, each sample was kept in moist absorbent paper until analysis to preserve humidity. The global radiation above each individual was recorded using the light sensor device LI-COR. After a stand was sampled, the light was measured in a clearing close to the plot. The available light (AL) for each individual was computed as the ratio of these two measures. All the light measurements were performed between 10 am and 3 pm and by clear weather. The GPS coordinates and the altitude of the plot and the height of each individual were also recorded.

Mechanical analysis:

All the mechanical tests were performed within 48h after the collection of the samples that were kept in humid condition. The elastic and the failure properties of plants were measured using an electronic mechanical testing device (In-Spec 2200, Instron Corporation, Norwood, MA, USA) equipped with a load cell of 125N. The tests were performed on common beech leaves and on silver fir and Norway spruce current year twigs. The needles of fir and spruce were cut out of the twig prior to the test and kept for SLA and chemical measurements. Before each test, the average section area of the twig/leaf was estimated with a magnifier using three measures of diameter on two faces of the twig. Each extremity of the twig / leaf was then fixed to a clamp on the device so that the sample was taut. An increasing force was applied by the apparatus to stretch the plant fragment until fracture (Appendix 2). Several parameters measured by the apparatus were kept for analysis:

- The maximum stress (MPa) is the ratio of the maximum stress to the section area. It is correlated to the toughness of the plant fragment.
- The Young Modulus (MPa) is the initial slope of the curve representing the variation of the stress (ratio of the force applied to the section area) with the elongation. It represents the stiffness of the plant fragment.

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

Chemical analysis:

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

The leaves and needles of each individual were then ground to a fine and homogenous powder with a Retsch MM2-type ball mill. To measure the LPC, the leaf shred of each individual was mineralized using a mix of nitric acid and oxygenated water. The solution was analyzed by colorimetry with VICTOR3 Multilabel Plate Reader (Software Wallace 1420)

using the ammonium molybdate ascorbic acid method (Kuo, 1996). The optic density was measured at 880nm and compared to a calibration curve to obtain the LPC. The total phenolic concentration was determined using a colorimeter (DR/890 – HACH Company, Colorado, USA) using the HACH Tanniver method n° 8193 (Anonymous, 1999). The concentration in carbon and nitrogen was measured with an elemental analyzer (Thermo Finnigan, Flash EA 1112, Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). The contents in carbon, nitrogen and phosphorus are expressed in % of dry weight and the content in total phenolic was expressed in mg.g⁻¹ of dry weight.

Data analysis:

Data transformation

As the samples were not all collected at the same period, the mechanical properties could be influenced by the age of the leaves / twigs. To overcome this bias, we used the length of the samples as an estimator of its age in relation to budburst. We modeled the evolution of the two mechanical properties (maximum stress and Young modulus) with the length of the samples by a simple linear regression model for each species. The Vosges and Alps data were treated separately. A logarithm transformation was used prior to analysis to normalize the variables for silver fir in the Vosges only. When leaf or twig length (L) had a significant effect on a variable (V), the latter was replaced by the residuals of the model [$V \sim L$].

Fencing experimental design

A principal component analysis (PCA) was performed with the Vosges data for each species with the following variables: phenolic content, C:N ratio, Young modulus, maximum stress, available light and SLA. A one-way ANOVA was performed to compare the coordinates on both axis of the different fencing dates (fenced plots from 2005, 2014 and unfenced plots). When the ANOVA was significant, post-hoc analysis was performed using Newman-Keuls test. A multivariate analysis of variance (MANOVA) was also used with the same variables to examine the multi-traits consequences of the absence of herbivory.

The results of the fencing experiment were also analyzed with a two-way analysis of variance (ANOVA) to assess the impact of the absence of ungulates on leaves phenolic compounds content, mechanical resistance and C:N ratio for each of the three species (Table 1, model 1). A stand effect was included to account for variation in the environmental conditions between the stands. Differences in SLA between samples from fenced and unfenced plots were

examined with an analysis of covariance (ANCOVA) including the available light for each individual (Table 1, model 2).

For each species, we sorted the values of maximum stress and Young modulus of all the samples (three per individual) in three categories (inferior, medium and superior) of equal size. We compared the proportion of each class in the different types of fences (fenced in 2005, fenced in 2014, unfenced) with a histogram.

Table 1: Summary of the different statistical models used in the study. All the covariates were included as fixed effects. AL, AA, FS and PA respectively stand for available light, *Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. Variables of interest and random effects are respectively written in bold characters and in italics.

Site	Hypothesis	Model	Species tested	Tested variables	explanatory variables	
					continuous	qualitative
Vosges	H1	1	AA; FS; PA	C/N Modulus Stress Phenol		Fencing Stand
		2	AA; FS; PA			Fencing Stand
	H1			SLA	AL	Stand
Alps	H1	3	AA	C/N Modulus Stress Phenol		Herbivory class Site
		4	AA	SLA	AL	Herbivory class Site
	H2	5	PA	Modulus Stress C/N SLA Phenol LNC LPC	Temperature AL	
		6	AA; FS	Modulus Stress C/N SLA Phenol LNC LPC	Temperature AL	Site
	H3	7	AA; FS; PA	Phenol	SLA Stress Modulus	

Alpine latitudinal gradient data

In the Alps, the browsing pressure could not be studied for spruce and beech respectively because there were not enough Aldous data to make a proper statistical analysis and because the classes were too unevenly distributed between the three sites. For silver fir, in order to have an equivalent group size within and between sites, classes 0 and A were merged (browsing ratio from 0% to 5%) and classes B to E formed the second group (browsing ratio > 5%). To study the effect of browsing on silver fir phenolic content, mechanical properties and C:N ratio, we used mixed-model ANOVAs where the site ($n=3$) was coded as a random effect and the browsing class as a fixed effect (Table 1, model 3). For the SLA, a linear mixed-model was used to include the effect of available light as a fixed effect in addition of the effect of the site and of ungulates browsing (Table 1, model 4). To test for the significance of the influence of the browsing pressure on silver fir functional traits, mixed model were compared with a null model that did not include the browsing class using chi-square difference test.

To examine the effect of temperature, on the C:N ratio, mechanical defense, phenolic content, SLA, LNC and LPC we performed for each species a linear mixed model with the temperature and the available light as fixed effect and the site as random effect (Table 1 model 6). To test the significance of the effect of temperature, the models were compared with a chi-square difference test to the same model without temperature. Since Norway spruce was only present in the Bauges site, the same model without the site effect was performed for this species (Table 1, model 5).

To determine the compromise between the allocation of resources to chemical and mechanical defense, we performed a series of multiple regressions for each species: the correlation of phenolic content with SLA (fixed effect) and mechanical resistance (fixed effect) was tested for each species with the Alps data (Table 1, model 7). All the analysis were performed with R 3.2.3 ©. Mixed models were computed from the *lme4* package (Bates *et al.*, 2014). PCA analysis were performed using the *ade4* package (Chessel *et al.*, 2004).

Results:

Influence of herbivory on chemical and mechanical defenses:

Silver fir C:N ratio ($p = 0.011$) was significantly lower in the fenced plots than in the unfenced plots. The Young modulus and the maximum stress were also lower in the fenced plots but the difference was not significant. The phenolic content was higher in fenced plots but the difference was only marginally significant ($p = 0.093$). SLA was not significantly impacted by ungulates exclusion (Table 2).

For Norway spruce, the C:N ratio, SLA and phenolic content were not significantly influenced by the herbivory pressure but the maximum stress ($p = 0.025$) was significantly lower in the unfenced plots. Young modulus was also lower in the unfenced plots with a marginally significant difference ($p = 0,058$) (Table 2).

Table 2: Results of the 2-way ANOVA illustrating foliar trait differences between individuals exposed and unexposed to ungulates browsing in the Vosges site. Stress and modulus for fir and spruce were computed from the residuals of the linear regression with the length of the twig. A logarithm transformation was used for silver fir. “.”, “*”, “**” and “***” respectively stand for a significance level of 90%, 95%, 99% and 99.9%.

Species	Trait	Herbivore exclusion effect			Stand effect	
		Fenced plots (Mean $\pm$ sd)	Unfenced plots (Mean $\pm$ sd)	P	P	
<i>A. alba</i>	SLA	9,82 $\pm$ 1,70	9,78 $\pm$ 4,37	0,97	< 0,001	***
	Stress	-0,0800 $\pm$ 0,58	0,0934 $\pm$ 0,65	0,097	< 0,001	***
	Modulus	-0,0778 $\pm$ 0,68	0,0761 $\pm$ 0,96	0,33	< 0,001	***
	Phenol	0,0202 $\pm$ 0,0071	0,0162 $\pm$ 0,0054	0,093	0,33	
	C/N ratio	41,12 $\pm$ 9,35	49,06 $\pm$ 14,1	0,011	< 0,001	***
<i>P. abies</i>	SLA	9,95 $\pm$ 5,8	9,78 $\pm$ 3,6	0,19	0,042	*
	Stress	0,507 $\pm$ 1,1	-0,286 $\pm$ 0,95	0,025	0,002	**
	Modulus	8,010 $\pm$ 40,6	-11,39 $\pm$ 44,7	0,058	< 0,001	***
	Phenol	0,0198 $\pm$ 0,0078	0,0222 $\pm$ 0,0071	0,44	0,31	
	C/N ratio	37,9 $\pm$ 12	38,8 $\pm$ 8,6	0,78	< 0,001	***
<i>F. sylvatica</i>	SLA	25,42 $\pm$ 4,79	23,73 $\pm$ 4,92	0,062	< 0,001	***
	Stress	20,39 $\pm$ 2,99	20,79 $\pm$ 2,32	0,70	0,63	
	Modulus	561,1 $\pm$ 119,2	562,4 $\pm$ 122,4	0,97	0,0014	**
	Phenol	0,0422 $\pm$ 0,017	0,0435 $\pm$ 0,012	0,75	< 0,001	***
	C/N ratio	20,53 $\pm$ 3,95	20,83 $\pm$ 3,17	0,83	0,79	

Common beech leaves had marginally higher SLA in fenced plots ($p = 0,062$). No significant differences between fenced and unfenced plots were found for the other traits (Table 2).

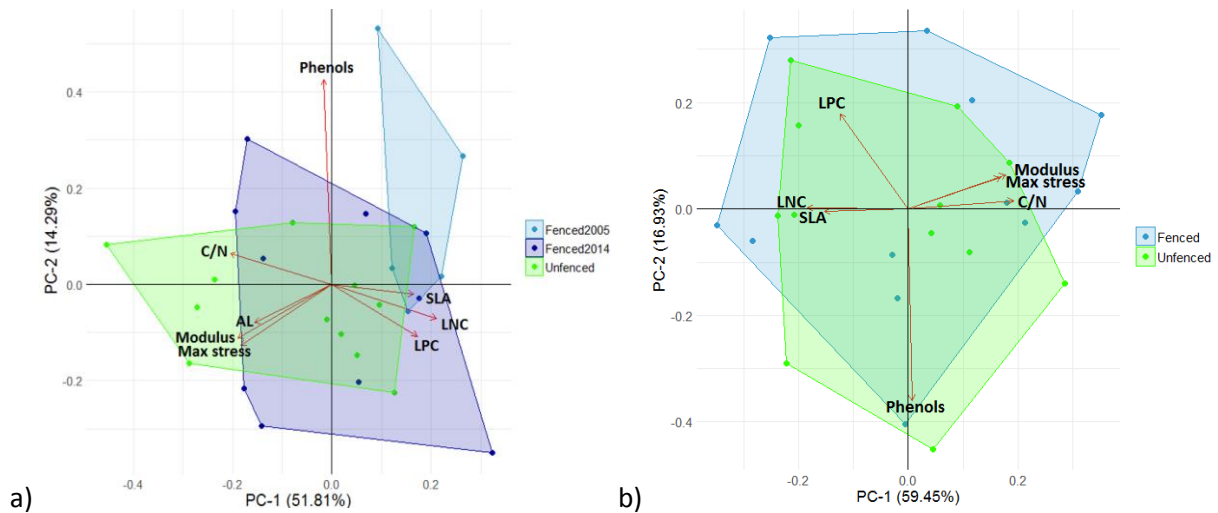


Figure 3 : PCA performed with the a) silver fir and b) Norway spruce data from the fencing experiment in the Vosges Site. The tested variables are : LNC, LPC, SLA, available light (AL), C:N ratio, Young modulus, maximum stress and phenolic content. PC-1 and PC-2 respectively stands for 1st principal component and 2nd principal component. The Norway spruce data of 2005 fenced plots were not separated from 2014 fenced plots because there were not enough individuals (n=2) to form a different category. Available light was not included in Norway spruce PCA because some data were missing.

The PCA performed for both coniferous species showed that the 1st axis of the PCA (PC-1) contrasts twigs with high nutritional value (LNC and LPC) and SLA with more resistant twigs with a higher C:N ratio. The 2nd axis of the PCA (PC-2) opposes twigs with high versus low phenolic content (Fig. 3). The same PCA for common beech is presented in the appendix 1. By performing a MANOVA with the PCA variables, we found a significant difference between fenced and unfenced plots ($p = 0.015$) for silver fir. The result was still significant if the plots fenced in 2005 and 2014 were considered as different categories ($p = 0.041$). One-way ANOVA performed on PC-1 coordinates revealed a marginally significant difference ($p = 0.059$) between the plots fenced in 2005, 2014 and the unfenced plots. Newman-Keuls post hoc test revealed that plots fenced in 2005 were significantly different from unfenced plots with tender and more nutritive twigs. No differences were found with PC-2 coordinates ($p = 0.122$).

The MANOVA performed with the same variables (except for available light) for Norway spruce revealed no significant differences between fenced and unfenced plots ($p = 0.15$). The coordinates of individuals from fenced and unfenced plots on both axis of the PCA were not statistically different either.

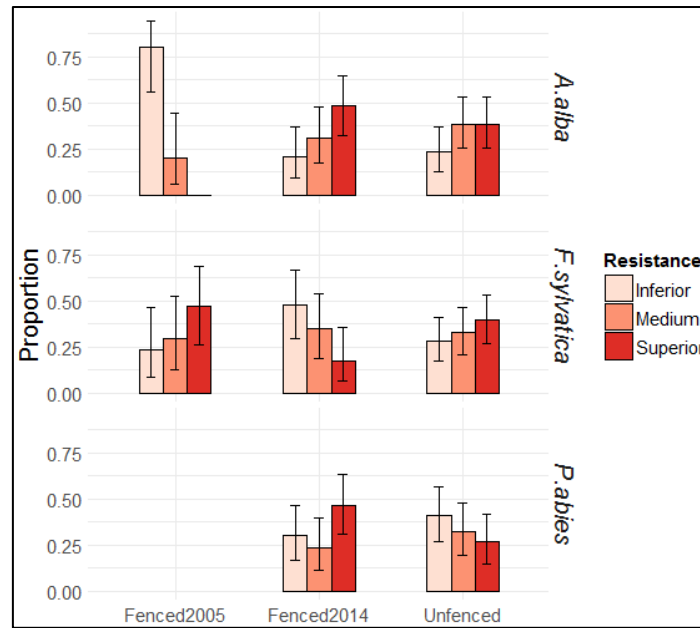


Figure 4: Distribution of the maximum stress values between the plots fenced in 2005, 2014 and the unfenced plots for silver fir, Norway spruce and common beech. Error bars represent the 90% confidence interval of each proportion.

When considering the mechanical resistance of all the plant fragment for silver fir, the 2005 fenced plots did not contain any twigs belonging to the highly resistant class and had an important proportion of the twigs belonging to the weakest class (Fig. 4). No other trend was detected for the other species (Fig. 4).

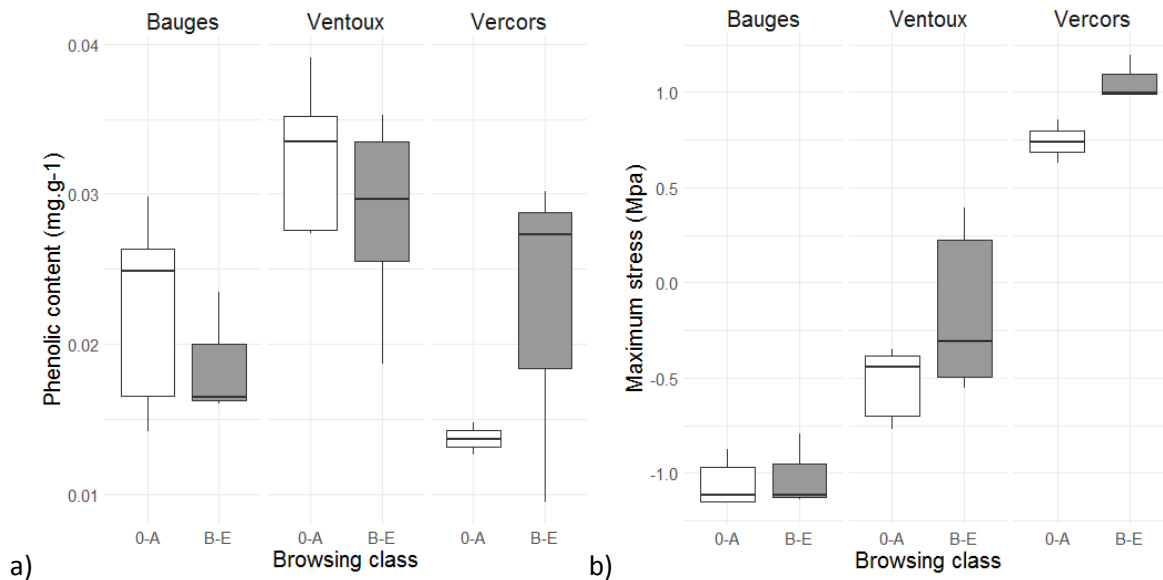


Figure 5: Variation of a) phenolic content and b) maximum stress with browsing pressure in the different alpine sites. Category 0-A correspond to a browsing ratio between 0 and 5% and category B-E to a ratio > 5%.

In the Alps, we found no effect of the browsing pressure on phenolic content (Fig 5.a, $\chi^2 = 0.70$, $p = 0.40$), Young modulus ($\chi^2 = 1.68$, $p = 0.19$) nor SLA ($\chi^2 = 0.65$, $p = 0.42$) of silver

fir twigs but their maximum stress (Fig. 5.b, $\chi^2 = 8.74$, $p = 0.003$) was positively correlated with browsing.

Influence of temperatures on allocation of resources to growth:

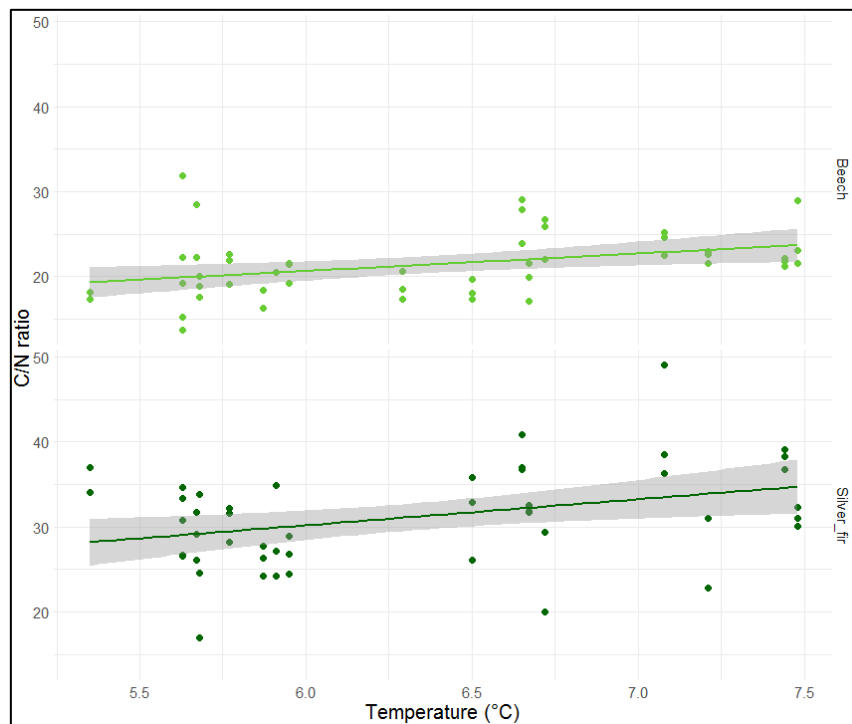


Figure 6: C:N ratio against mean annual temperatures for silver fir ($p = 0,011$) and common beech ($p = 0,004$).

The C:N ratio significantly increased with temperatures for silver fir ($p = 0.011$) and common beech ($p < 0.001$) (Fig. 6) but no effect were detected for Norway spruce ($p = 0.95$). Temperature had no effect on the SLA or on the phenolic content of the studied species but was positively correlated with silver fir mechanical resistance (Table 3).

Table 3: Results of the linear mixed models testing for the effect of mean annual temperatures, available light (both fixed effects) and site (random effect) on functional traits in the Alps. Chi-square statistics and p-values correspond to the comparison of the mixed model to a null model without temperature. Estimate relates the estimation of the effect of temperature in the mixed-model (mean $\pm$ standard error). NS stands for not significant (5% significance level). Stress and modulus for silver fir were computed from the residuals of the linear regression with the length of the twig.

Trait	<i>Abies alba</i>			<i>Fagus sylvatica</i>		
	χ^2	<i>P</i>	Estimate $\pm$ se	χ^2	<i>P</i>	Estimate $\pm$ se
SLA	0,0072	0,93	NS	0,81	0,37	NS
Stress	14,29	< 0,001	0,50 $\pm$ 0,12	1,2	0,27	NS
Modulus	15,69	< 0,001	15,9 $\pm$ 3,6	0,78	0,38	NS
Phenol	0,31	0,58	NS	2,91	0,087	NS
C:N ratio	6,53	0,011	3,25 $\pm$ 1,2	8,31	0,004	3,37 $\pm$ 0,86
LNC	4,53	0,033	-0,0015 $\pm$ 0,0007	5,61	0,018	-0,0027 $\pm$ 0,0008
LNP	0,056	0,81	NS	0,021	0,89	NS

LNC was negatively correlated with temperatures for silver fir ($p = 0,033$) and for beech ($p = 0,018$) while no significant effect was detected for Norway spruce. Temperature had no significant influence on the LPC of the studied species (Table 3).

Trade-off between chemical and mechanical defense in resource allocations:

Based on the R^2 , the best multiple regression model for silver fir showed a negative correlation of the phenolic content with SLA ($p < 0.001$) and maximum stress ($p = 0.08$), although the latter correlation was only marginally significant (Fig. 8.a).

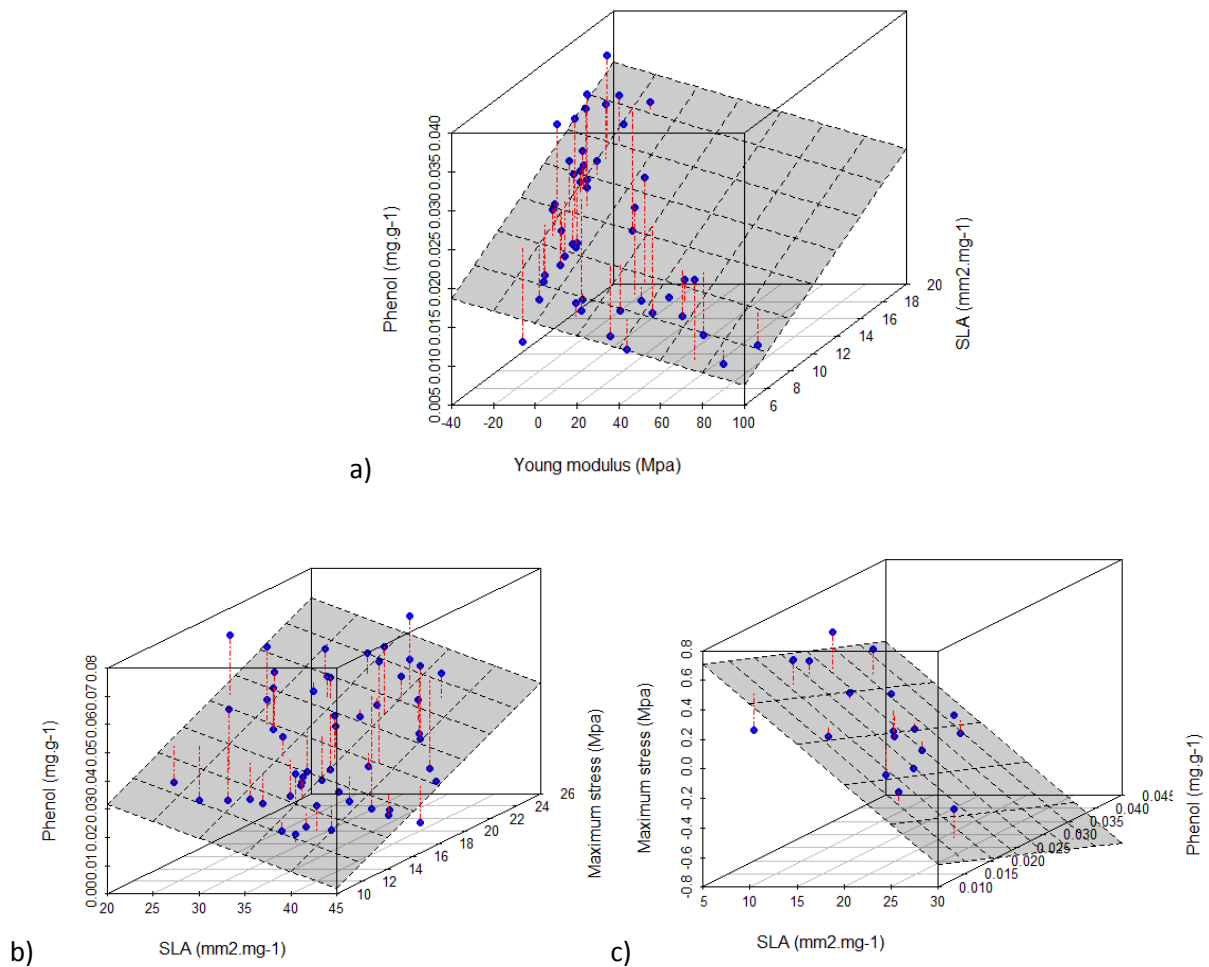


Figure 8: a) Phenolic content of silver fir twigs in relation to SLA and Young modulus pooled from the 3 alpine sites ($R^2 = 0.30$). b) Phenolic content of common beech leaves in relation to SLA and maximum stress pooled from the 3 alpine sites ($R^2 = 0.32$). c) Maximum stress of Norway spruce twigs in relation to SLA and phenolic content pooled from the 3 alpine sites ($R^2 = 0.80$).

For common beech, the phenolic content was positively correlated with the maximum stress ($p > 0.001$) and negatively correlated to SLA ($p = 0.0026$) (Fig. 8.b). The best model for Norway spruce revealed that the maximum stress of Norway spruce twigs was negatively correlated to their phenolic content ($p = 0.008$) and SLA ($p < 0.001$). (Fig. 8.c).

Discussion:

Investment in chemical and mechanical defense in response to browsing:

One of the most striking results of this study was the absence of any variation of the leaf phenolic content with the browsing pressure at both sites and for the 3 species. It was particularly surprising since secondary metabolites are widely known as one of the main defense mechanisms used by plants to protect their tissues from herbivores (Agrawal *et al.*, 2002; Ayres, 1993; Barbehenn & Constabel, 2011; Rosenthal & Berenbaum 1979). The main hypothesis that could explain this pattern is that other traits might, at least for the studied species, better reflect the resistance against ungulates. Indeed, both coniferous species responded to herbivory treatments by changes in their mechanical resistance but with different patterns depending on the species: Norway spruce showed a higher mechanical resistance in fenced than in unfenced plots whereas silver fir responded to the absence of herbivory by a slight decrease of the toughness of the twigs in the Vosges experiment. In addition, heavily browsed silver fir saplings had tougher twigs than lowly browsed individuals in the Alps. Silver fir also had a higher C:N ratio when exposed to herbivores, which can also be viewed as a defense mechanism aiming at decreasing the nutritional quality and thus the palatability of the leaves (Moran & Hamilton, 1980; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003).

This latter result is consistent with several studies reporting that physical traits and structural reinforcement could represent a more important defense mechanism than secondary metabolites to protect plants against herbivores (Herms & Mattson, 1992; Carmona *et al.*, 2011; Sanson *et al.*, 2001). This might be due to an adaptation of several ungulates species to phenolic compounds, inducing an allocation of resources to the plant mechanical defenses rather than in their chemical defenses. Indeed, browsers that feed on trees or shrubs are exposed to higher concentrations of secondary metabolites than grazers and are thus more likely to develop counter adaptations to de-activate the effect of these compounds (Robbins *et al.*, 1991; Iason, 2005). A behavioral study even showed that roe deer – one of the most abundant ungulate in the studied area – preferred plants with higher phenolic concentrations, suggesting the existence of efficient physiological defense mechanisms against plants secondary metabolites (Tixier *et al.* 1997). One of these mechanisms could be the ability of salivary proteins to bind to tannins, which would lead to their detoxification (Robbins *et al.*, 1991).

Two main assumptions could explain the opposite reaction of spruce that had more resistant twigs in absence of ungulates. The first idea is that resources usually dedicated to mechanical resistance are allocated to other traits that could be more efficient against herbivory and that were undetected by our measurements: a meta-analysis for example suggested that traits such as the size of the branches or the flowering time were good predictors of the herbivory pressure (Carmona *et al.*, 2011). The other possibility is that the lower physical strength of the twigs is simply a reflection of the damages caused by herbivores that weakened plant tissues. Indeed, we expected less plasticity for this species as it is less palatable than silver fir for ungulates and thus less likely to be able to respond by defense mechanisms. It is also interesting to notice that the results of the fencing experiment for spruce were different when considering the 3 twigs of each individuals instead of a mean value per individual, regardless of the variation per individual: with this approach, the proportion of tender and resistant twigs or leaves appear to be the same between fenced and unfenced plots (Fig. 4). This result underlines the importance of the variability at the individual level that can for example reflect spatial heterogeneity or previous disturbance for some organs (Richardson *et al.*, 2001; Bolnick *et al.*, 2003; Albert *et al.*, 2011).

Previous work on plant inducible defenses underlines the importance of multifactorial approaches that also detect the cost of resource allocation to defense mechanisms (Harvell, 1990). Except for the phenolic content that wasn't correlated to the other foliar traits, the PCA analysis revealed strong traits correlations consistent with our hypothesis for the 3 species: highly resistant leaves were indeed opposed to leaves with high SLA and/or nutrient concentration (Fig. 3). But with this multi-trait approach, only silver fir showed significant differences between fenced and unfenced plots. This result is consistent with H1 and the idea that because this species faces a more important browsing pressure, it has to invest more in adaptations against herbivores. The absence of response to ungulates exclusion of Norway spruce with this multi trait approach support the assumption that the decrease of the mechanical resistance of spruce with browsing only reflect the damages caused by herbivores and not changes in resource allocation.

Unlike most studies on the response of plants to ungulates herbivory, our experimental design allowed a comparison of individuals that were protected from herbivores during various periods of time. By distinguishing the fenced plots from 2014 and from 2005 for silver fir, we noticed that only the individuals from the older fenced plots had more tender twigs than the one exposed to ungulates. This result was still valid when considering the variability at the

individual level (Fig. 4). This suggest that silver fir maintains a high level of structural defense even after at least 3 years without being browsed, and that only a long period of time without being browsed may induce changes in resource allocation. The results obtained in the Alps sites also illustrate a difference between individuals browsed at different intensities and thus a plasticity at a finer scale.

Compromise in resource allocation to chemical and mechanical defense

The study of the correlations between chemical and mechanical defenses revealed various investment strategies between the different species. For the two coniferous species, the two types of defense were negatively correlated which is consistent with H3 (Fig. 8). The SLA was positively correlated to the chemical defenses of silver fir and negatively correlated to both types of defense for Norway spruce. If we consider the trade-off between growth and defense exposed by Wright *et al.* (2004), those result indicates that Norway spruce fits those predictions, whereas silver fir always maintain one of the two types of defense, even when investing in needles with high SLA. The behavior of both species is however consistent with the assumption of a trade-off between chemical and mechanical defenses.

On the contrary, the two types of defense mechanisms were positively correlated for beech: this species invest either in SLA to optimize light-capture and growth, either in both chemical and mechanical defenses to protect its tissues from herbivores. This pattern can be viewed as a strategy that favors both mechanisms instead of a full investment in chemical or mechanical defense.

Resource allocation in response to temperature:

Against our expectations in H2, temperature was negatively correlated with LNC and had no effect on the SLA for fir and beech when we predicted an increase of the SLA and of the nutrient content in warmer conditions. This result suggests that the nitrogen uptake in the roots is higher in cold climates, which can be interpreted as a physiological adaptation to compensate the lower efficiency of N-rich enzymes (Reich & Oleksyn, 2004). In addition, the C:N ratio increased with higher temperatures for those species, involving a decrease of the palatability of the leaves for herbivores (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003) and an excess of carbon in the shoots that could potentially be invested in the defense against herbivores (Bryant *et al.*, 1983).

However, no consequences of temperatures on chemical or mechanical defense were observed for beech which means that even though the carbon gain is higher with increasing temperatures, this carbon surplus is not necessarily invested in defense for this species. This result could be explained by an allocation of the excess of carbon to the roots in order to maximize the nutrient uptake and balance the C:N ratio. It is however difficult to generalize this pattern since most studies dealing with the allocation of carbon in response to temperatures found that the interspecific and intraspecific variability was so high that any general statement would be irrelevant (Ericsson *et al.*, 1996).

We did not find any effect of temperature on silver fir phenolic content either but we did find a positive effect on their mechanical resistance which suggest that the surplus of carbon in warmer climates is partly invested in structural defenses. This result implies that for this species, the increase in temperatures and in the browsing pressure both shift resource allocation towards a greater investment in mechanical resistance when we predicted conflicting effects of those two environmental factors. Most studies that included the browsing pressure when predicting the consequences of climate change for forest ecosystems through modelling also found conflicting consequences. Indeed, increasing temperatures generally favored trees growth whereas browsing tended to limit growth (Post & Pedersen, 2008; Fisichelli *et al.*, 2012; Herrero *et al.*, 2016). Under the assumption that the browsing pressure is higher for silver fir than for the other species, our findings are consistent with the results of Fisichelli *et al.* (2012) who found that although the effect of temperature was dominant in average, high browsing pressure could eliminate the effect of climate on trees growth. As the ungulate populations keep increasing in European forests, further investigation on the combined effect of climate and herbivory seems essential to predict future forest composition (Bernard *et al.*, 2017).

Inducible vs constitutive defense mechanisms

The intraspecific differences between individuals from fenced and unfenced plots most likely reflect the phenotypic plasticity of the trees since it is a reaction to environmental changes that occur at the scale of the individual's life. The latest generation was indeed not exposed to the absence of herbivores, and the proportion of variability explained by genetic differences was thus probably minor compared to the phenotypic plasticity. The relative importance of phenotypic plasticity and constitutive differences might be different in the Alps sites, especially regarding the response of plants to temperature since the trees from the climatic gradient have

been exposed to different temperature conditions for several generations which probably induced genetic adaptations.

Phenotypic plasticity is now increasingly viewed as a component of evolutionary change. Under the condition that a given trait exhibits heritable variation in plasticity, natural selection might favor plastic genotypes when exposed to highly variable environments where plasticity benefits fitness (Agrawal *et al.*, 2002). Considering the dynamic of climate change and of the ungulates populations compared to the generation time of trees, the persistence of tree species in European mixed forest will most likely depend on their ability to face various environments through phenotypic plasticity rather than on their genetic adaptations to these changes. Our findings support the assumption that this plasticity varies greatly among species (Kramer 1995), which might cause important changes in forest composition on the long run with an advantage for the species that are the more able to adjust their resource allocation in response to a changing environment (Benito-Garzòn, 2011).

Conclusion

Analyzing the allocation pattern for each studied species, our results support the idea of a trade-off between leaves growth and defense against herbivores. We also noticed an additional compromise between chemical and mechanical defenses. In the latter, mechanical defenses appeared to be more representative of the response of plants to ungulates browsing than chemical defenses.

Our study also revealed strong interspecific differences in the resource allocation pattern of the studied species with a much higher plasticity of silver fir that responded to both temperature and browsing by an investment in structural defenses. Those observations suggest that silver fir has a stronger adaptive capacity than spruce in beech which could confer an advantage to this species on the long run in a context of global changes.

Bibliography:

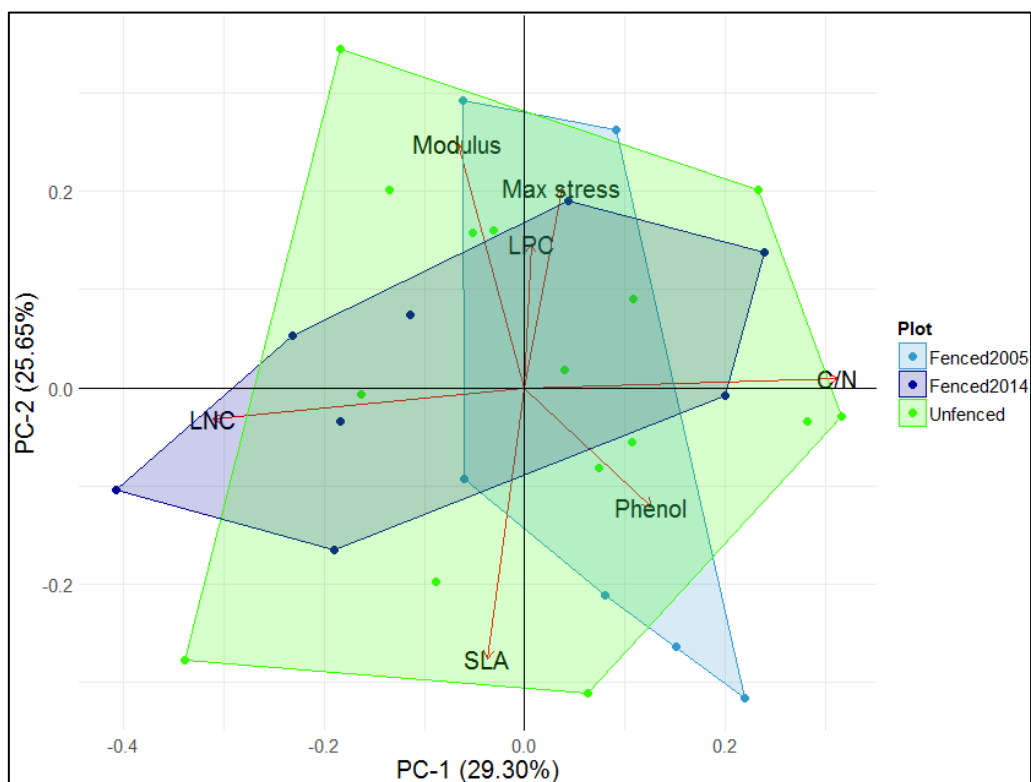
- Agrawal, A. A., Conner, J. K. C., Johnson, M. T., & Wallsgrove, R. (2002). Ecological Genetics of an Induced Plant Defense Against Herbivores : Additive Genetic Variance and Costs of Phenotypic Plasticity. *Evolution*, 56(11), 2206–2213.
- Agrawal, A. A., Conner, J. K., & Rasmann, S. (2010). Tradeoffs and negative correlations in Evolutionary Ecology. *Evolution since Darwin : The First, 150*, 243–268.
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific trait variability be considered in plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 217–225.
- Aldous, S. E. (1944). American Society of Mammalogists American Society of Mammalogists. *Journal of Mammalogy*, 25(2), 130–136.
- Anonymous, 1999. HACH Colorimetre DR/890 Méthodes d'analyses HACH Company, Loveland, Colorado, USA. 398- 399.
- Auer, I., Reinhard, B., Jurkovic, A., Lipa, W., Orlik, A., Potzmann, R., & Gerhard, M. (2007). HISTALP – historical instrumental climatological surface time series of the Greater Alpine Region. *International Journal of Climatology*, 46, 17–46.
- Ayres, M. P. (1993). Plant defense, herbivory, and climate change. *Biotic Interactions and Global Change*, 75, 75-94.
- Barbehenn, R. V., & Constabel, C. P. (2011). Tannins in plant – herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72, 1551–1565.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–51.
- Benito-garzon, M., Alia, R., Robson, T. M., & Zavala, M. A. (2011). Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 766–778.
- Bernard, M., Boulanger, V., Dupouey, J., Laurent, L., Montpied, P., Morin, X., Picard, J., & Saïd, S. (2017). Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology and Management*, 400, 269–277.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., & Davis, J. M. (2003). The Ecology of Individuals : Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*, 161(1), 1–28.
- Bryant, J. P., Chapin, F. S., Klein, D. R., Bryant, J. P., Chapin, F. S., & Klein, D. R. (1983). Carbon/Nutrient Balance of Boreal Plants in Relation to Vertebrate Herbivory. *Oikos*, 40(3), 357–368.

- Carmona, D., Lajeunesse, M. J., & Johnson, M. T. J. (2011). Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology*, 25(2), 358–367.
- Chessel, D., Dufour, A. B., & Thioulouse, J. (2004). The ade4 package - I : One-table methods. *R News*, 4, 5–10.
- Clasen, C., Griess, V. C., & Knoke, T. (2011). Forest Policy and Economics Financial consequences of losing admixed tree species : A new approach to value increased financial risks by ungulate browsing. *Forest Policy and Economics*, 13(6), 503–511.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., & Poorter, H. (2003). Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335–380.
- Ericsson, T., Rytter, L., & Vapaavuori, E. (1996). Physiology of carbon allocation in trees. *Biomass and Bioenergy*, 11(2), 115–127.
- Fisichelli, N., Frelich, L. E., & Reich, P. B. (2012). Sapling growth responses to warmer temperatures “cooled” by browse pressure. *Global Change Biology*, 18(11), 3455–3463.
- Garnier, E., Navas, M. L., & Grigulis, K. (2016). *Plant functional diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford University Press, 320 p.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169–1194.
- Hamilton, J. G., Zangerl, A. R., DeLucia, E. H., & Berenbaum, M. R. (2001). The carbon-nutrient balance hypothesis: Its rise and fall. *Ecology Letters*, 4(1), 86–95.
- Harvell, C. D. (1990). The ecology and evolution of inducible defenses. *The Quarterly Review of Biology*, 65(3), 323–340.
- Häsler, H., & Senn, J. (2012). Ungulate browsing on European silver fir *Abies alba*: the role of occasions, food shortage and diet preferences. *Wildlife Biology*, 18(1), 67–74.
- Hermes, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The Dilemma of Plants : to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67(3), 283–335.
- Herrero, A., Almaraz, P., Zamora, R., Castro, J., & Hódar, J. A. (2016). From the individual to the landscape and back: Time-varying effects of climate and herbivory on tree sapling growth at distribution limits. *Journal of Ecology*, 104(2), 430–442.
- Iason, G. (2005). The role of plant secondary metabolites in mammalian herbivory : Ecological perspectives. *Proceeding of the Nutrition Society*, 64, 123–131.
- Kuo, S. 1996. Phosphorus. Pages 869–919 In D. L. Sparks, *et al.*, editors. Methods of soil analysis. Part 3: Chemical methods. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, USA.

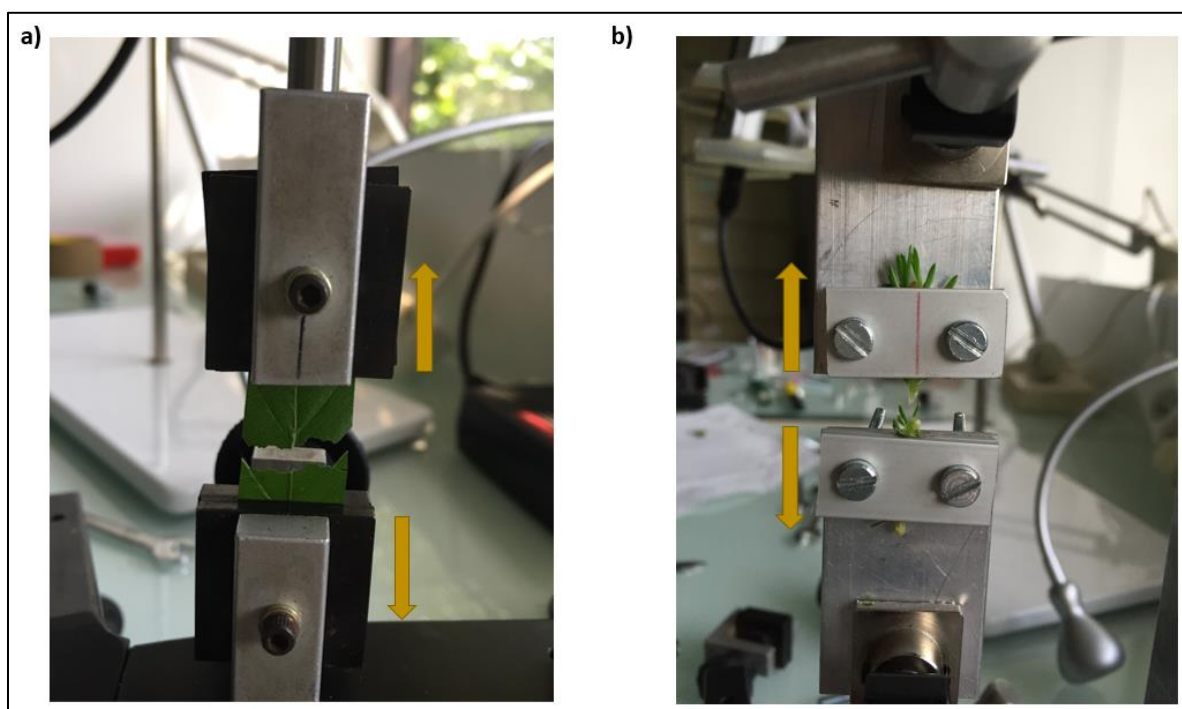
- Lebourgeois, F., Pierrat, J. C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., & Ulrich, E. (2010). Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving global circulation models. *International Journal of Biometeorology*, 54(5), 563–581.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 698–709.
- Lowman, M. D. (1983). Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. *Australian Journal of Ecology*, 8(1), 17–25.
- Loytyniemi, K. (1985). On repeated browsing of Scots pine saplings by moose (*Alces alces*). *Silva Fennica*, 19(4), 387–391.
- Massei, G., Hartley, S. E., & Bacon, P. J. (2000). Chemical and morphological variation of Mediterranean woody evergreen species: Do plants respond to ungulate browsing? *Journal of Vegetation Science*, 11(1), 1–8.
- Moles, A. T., & Westoby, M. (2006). Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos*, 113, 91–105.
- Moran, N., & Hamilton, W. D. (1980). Low nutritive quality as defense against herbivores. *Journal of Theoretical Biology*, 86(1), 247–254.
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Vallarades, F., & van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684–692.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J. H. C., Gurvich, D. E., & Cabido, M. (2003). Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology*, 28(6), 642–650.
- Piedallu, C., Perez, V., Seynave, I., & Gégout, D. G. J. (2014). Présentation du portail web SILVAE : système d'informations localisées sur la végétation, les arbres et leur environnement. *Revue Forestière Française*, 66(1), 41–50.
- Post, E., & Pedersen, C. (2008). Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(34), 12353–12358.
- Reich, P. B., & Oleksyn, J. (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(30), 11001–11006.
- Réseau Ongulés sauvages ONCFS/FNC/FDC. (2015). Tableaux de chasse ongulés sauvages saison 2014-2015. Found at: http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/file/mammiferes/ongules/tableau/FS308_tableau

- Richardson, A. D., Ashton, P. M. S., Berlyn, G. P., McGrody, M. E., & Cameron, I. R. (2001). Within-crown foliar plasticity of western hemlock, *Tsuga heterophylla* in relation to stand age. *Annals of Botany*, 88, 1007–1015.
- Robbins, A. C. T., Hagerman, A. E., Austin, P. J., McArthur, & C., Hanley, T. A. (1991). Variation in Mammalian Physiological Responses to a Condensed Tannin and Its Ecological Implications. *American Society of Mammalogists*, 72(3), 480–486.
- Robbins, A. C. T., Hanley, T. A., Hagerman, A. E., Hjeljord, O., Baker, D. L., & Mautz, W. W. (2012). Role of Tannins in Defending Plants Against Ruminants : Reduction in Protein Availability. *Ecological Society of America*, 68(1), 98–107.
- Rosenthal, G. A., & Berenbaum, M. R. (1979). *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites. Trends in Ecology & Evolution* (Vol. 23).
- Sanson, G., Read, J., Aranwela, N., Clissold, F., & Peeters, P. (2001). Measurement of leaf biomechanical properties in studies of herbivory: Opportunities, problems and procedures. *Austral Ecology*, 26, 535–546.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Colin Prentice, I., & Sykes, M. T. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(23), 8245–8250.
- Tixier, H., Duncan, P., Scehovic, J., Yani, A., Gleizes, M., & Lila, M. (1997). Food selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*): Effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diet. *Journal of Zoology*, 242, 229–245.
- Tjoelker, M. G., Reich, P. B., & Oleksyn, J. (1999). Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO₂ acclimation of dark respiration in five boreal tree species. *Plant, Cell and Environment*, 22(1), 767–778.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892.
- Westoby, M., & Wright, I. J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(5), 261–268.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M., Nilnemetts, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827.

Supplementary material



Appendix 1 : PCA performed with the common beech data from the fencing experiment in the Vosges montain range. The tested variables are : N and P content, SLA, C:N ratio, Young modulus, maximum stress and phenolic content.



Appendix 2: Photography of a) a common beech leaf and b) a Norway spruce twig after the mechanical test for failure properties with the In-Spec 2200. Yellow arrows indicates the pulling direction.

Master Sciences De l'Univers, Environnement, Écologie

M1 Écologie, Biodiversité, Évolution

2016/2017

Modélisation du lien diversité-productivité des écosystèmes forestiers en contexte de changement climatique

DUQUESNOY-MITJAVILA Alice

7 juin 2017

Centre Ecologie Fonctionnelle et Evolutive UMR 5175



MORIN Xavier et JOURDAN Marion

CEFE, équipe FORCAST

13 mars 2017-31 juillet 2017

Sommaire

Introduction :	3
Matériels et Méthodes :	5
Matériel	5
<i>Description du modèle</i> :	5
<i>Données utilisées</i> :	7
Méthodes	7
<i>Choix des paramètres à faire varier pour l'analyse</i> :	8
<i>Analyse de sensibilité</i> :	9
Résultats :	10
Discussion :	18
Bibliographie:	21
Annexes :	23

Introduction :

Depuis quelques décennies, le climat change : augmentation des températures, anomalies des précipitations et augmentation du nombre d'événements extrêmes (épisodes de sécheresse, vagues de chaleur, inondations...) (GIEC, 2013). Dans ce contexte de changement climatique, les écosystèmes, dont les écosystèmes forestiers, se retrouvent menacés par cette modification des conditions environnementales. Par conséquent, les gestionnaires forestiers doivent prendre en compte ces nouveaux enjeux dans leur travail. Une de leur préoccupation majeure est donc de savoir comment favoriser une meilleure adaptation aux changements climatiques afin de préserver les services écosystémiques qu'ils apportent : stockage de carbone, fixation des sols, production de bois, usage récréatif... Il est donc primordial de connaître et de comprendre le fonctionnement des écosystèmes forestiers afin d'établir des prédictions fiables de changements de composition ou de structure qui vont s'effectuer au sein de ces écosystèmes en réponse aux changements globaux.

En effet la composition des écosystèmes, notamment en termes de diversité spécifique, influence leur fonctionnement (Loreau et al. 2001). L'hypothèse de l'assurance écologique stipule par exemple qu'un écosystème avec une grande diversité spécifique sera plus stable face aux perturbations de l'environnement qu'un écosystème avec peu d'espèces (Yachi & Loreau 1999). Elle a été validée expérimentalement sur les écosystèmes prairiaux (Tilman 1999; Isabell et al. 2009; Hautier et al. 2014), mais également avec des données d'observation de terrain en domaine forestier (DeClerk et al. 2006 ; Jucker et al. 2014).

Si des expérimentations ont également été lancées en forêt depuis quelques années (Scherer-Lorenzen et al. 2007), ces dernières sont encore trop récentes pour apporter des conclusions. Plus généralement, elles restent difficiles à mettre en œuvre du fait de l'échelle de temps nécessaire et des difficultés techniques nombreuses liés à la manipulation d'arbres. La modélisation est donc un outil intéressant dans ce cadre car elle apporte la possibilité de réaliser des simulations sur de longues périodes de temps tout en intégrant différentes contraintes modulables (composition d'espèces, variables climatiques...). Dans mon travail, j'utiliserai le modèle de dynamique forestière de type *gap-model* (« modèle de trouées ») ForCEEPS (http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/forceeps). Ce modèle cherche à reproduire les dynamiques forestières en simulant la compétition pour la lumière entre arbres à l'échelle individuelle, modulée par les différences de tolérances aux conditions environnementales entre espèces. Il présente notamment l'avantage de pouvoir comparer des peuplements

monospécifiques et des peuplements mélangés selon différents climats et différents sites, permettant d'explorer le lien entre diversité et stabilité de la productivité forestière. De plus, le modèle présente la possibilité d'intégrer des données de scénarios climatiques afin d'établir des projections des dynamiques futures possibles des forêts en réponse au changement climatique. Un tel outil peut donc être utilisé pour conseiller les gestionnaires forestiers dans la mise en place de scénarios sylvicoles, dans un but d'anticipation des impacts du changement climatique.

Le modèle permet donc de tester l'effet de la diversité sur des processus écosystémiques. En effet, chaque espèce est caractérisée dans ForCEEPS par un jeu de paramètre spécifique. Par exemple, toutes les espèces n'ont pas le même taux de croissance, la même tolérance à l'ombre ou à la sécheresse. Ces différences entre espèces peuvent avoir un effet déterminant sur les processus écosystémiques. Ainsi, une étude utilisant ce genre d'approche a pu mettre en évidence que la richesse spécifique pouvait stimuler la productivité forestière, et ce sur une large gamme de conditions abiotiques (Morin et al. 2011), mais aussi augmenter la stabilité de la productivité au cours du temps (Morin et al. 2014).

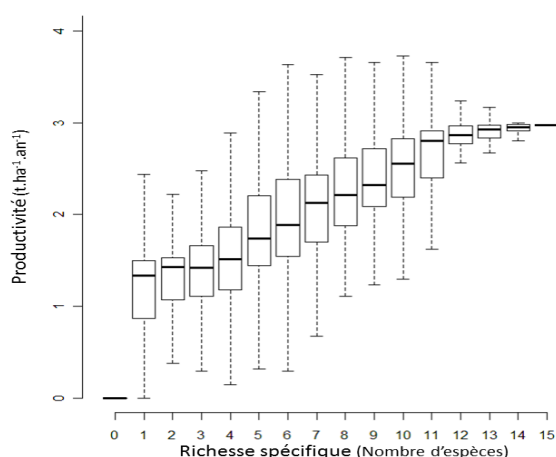


Figure 1 : Productivité simulée en fonction de la richesse spécifique. (d'après Morin et al. 2011)

Cependant, pour mieux comprendre et expliquer les résultats de ces travaux, il convient d'explicitier comment la diversité en espèces peut influencer si fortement sur la productivité de peuplements forestiers. Une étape importante consiste donc à déterminer les paramètres les plus influents du modèle sur la productivité en réalisant une analyse de sensibilité. Cette analyse permet de quantifier la sensibilité d'une grandeur d'intérêt (eg. la productivité forestière) aux variations d'un paramètre du modèle. L'analyse de sensibilité est donc une étape primordiale pour identifier les leviers le comportement du modèle et pour l'améliorer par la suite, et notamment pour faciliter une possible recalibration du modèle sur la France. Au cours de ce stage, j'ai donc appréhendé le modèle ForCEEPS, puis réalisé une analyse de sensibilité de celui-ci pour 6 paramètres, et ce pour 5 espèces et 6 sites.

Matériels et Méthodes :

Matériel

Description du modèle :

Les simulations sont effectuées sur le modèle ForCEEPS (FORest Community Ecology and Ecosystem Processes) intégré à la plateforme CAPSIS (Croissance d'Arbres en Peuplement avec Simulation d'Interventions Sylvicoles, http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/forceeps) qui est une plateforme de simulation forestière (Dufour-Kowalski S. et al. 2012). ForCEEPS a été initié en 2013 d'après le modèle ForCLIM (Bugmann 1996). C'est un modèle de trouées individu-centré qui simule la dynamique des populations d'arbres étudiées (installation, croissance et mortalité des individus) sur un nombre donné de parcelles (« *patches* ») forestières. Les patches sont indépendants les uns des autres, et il n'y a donc aucune dispersion entre eux (Bugmann 2001a). Le modèle cherche à reproduire la dynamique de la forêt (Bugmann 1996) en simulant l'établissement des semis, la croissance et la mortalité des arbres en fonction des conditions biotiques (compétition pour la lumière) et abiotiques (climat et propriétés du sol). A noter que puisque ForCEEPS est un modèle individu-centré (à la différence de ForCLIM qui est cohorte-centré), il peut prendre donc en compte la variabilité intraspécifique.

Chaque année de simulation, une pluie de graines des espèces présentes dans la simulation est reçue par un patch. Pour pouvoir réellement s'établir, les semis sont soumis à plusieurs filtres environnementaux : la gamme de température pendant la période hivernale, les températures printanières (via la somme de degrés-jours), la disponibilité en lumière au niveau du sol et la pression d'herbivorie (Figure 2). Lors de l'installation ces jeunes arbres ont un diamètre à hauteur de poitrine (« *Diameter at breast height* » ou DBH, donc généralement mesuré à 1,30 m de hauteur) de 1,27 cm.

Une fois établis, la croissance optimale des individus est déterminée directement par leur taille et leur espèce. Mais cette croissance est ensuite potentiellement réduite par quatre facteurs environnementaux : la disponibilité en lumière (dépendant des arbres du patch qui ont une hauteur plus grande que l'arbre cible), les températures printanières durant la saison de croissance (via la somme de degrés-jours), la quantité d'azote du sol et le stress hydrique (facteurs combinés dans la fonction $f(e)$ de l'équation 1 en annexe). Cette croissance se traduit par une augmentation annuelle du diamètre et de la hauteur de l'arbre, ainsi qu'à une augmentation concomitante de sa biomasse. Un patch reçoit une quantité de lumière

incidente, chaque individu capte une partie de cette ressource en fonction de sa hauteur et de sa capacité à absorber la lumière (qui dépend de l'épaisseur de son feuillage et de son espèce) et croît en conséquence. Il y a donc une compétition entre les arbres pour la ressource lumineuse qui est à la fois intra- et interspécifique (Bugmann 1996). La croissance d'un arbre est donc affectée par la lumière qu'il reçoit et par sa tolérance à l'ombre qui est spécifique à chaque espèce. La lumière est pour le moment la seule ressource pour laquelle il y ait compétition inter-individuelle dans ForCEEPS, cependant il est prévu de prochainement y intégrer de la compétition pour l'eau.

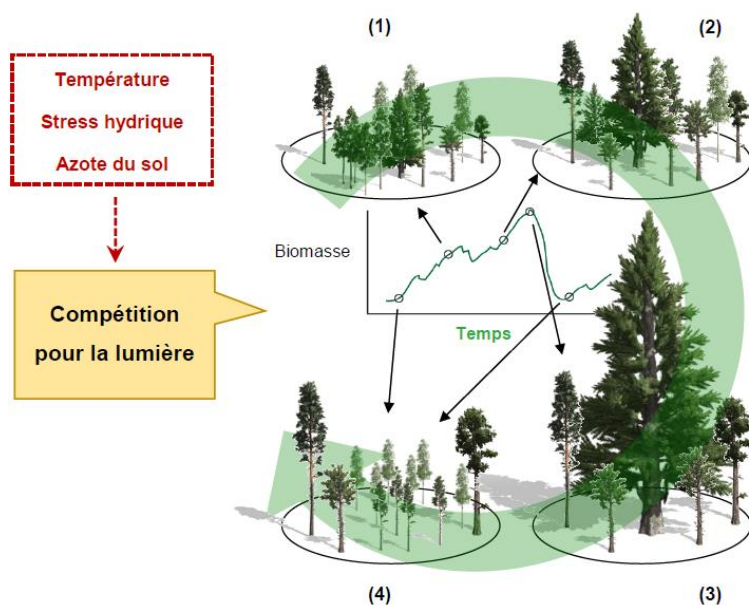


Figure 2 : Schéma de la dynamique des arbres. (Chauvet, 2016). (1) Établissement de jeunes arbres selon les quatre facteurs environnementaux liés aux conditions de l'environnement. (2-3) Croissance des individus provoquant une augmentation de la biomasse dans le patch. (3-4) Mort de certains individus induisant une perte de biomasse et créant de nouvelles conditions de lumière au sein du patch. (4) Recrutement et croissance des individus survivants.

La mortalité des arbres est définie selon deux composantes : une mortalité aléatoire qui augmente avec l'âge de l'arbre (elle est donc fonction de la longévité maximale de l'espèce) et une mortalité liée au stress qui dépend des conditions de croissance de l'arbre. En effet, un arbre ayant traversé plusieurs années stressantes consécutives aura une plus grande probabilité de mourir. De façon plus générale, la mort d'un arbre se traduit par une perte de biomasse au sein du patch, et crée ainsi de nouvelles conditions de lumière au sein de celui-ci (une trouée). Cela aura des conséquences bénéfiques sur la croissance et l'établissement des autres arbres du patch car il y aura une plus grande quantité de lumière disponible (Bugmann 2001a).

Le modèle ForCEEPS présente ainsi l'avantage d'intégrer à la fois l'effet de paramètres climatiques et environnementaux ainsi que l'effet de la compétition pour la lumière sur les dynamiques forestières entre différentes espèces. Pourtant, aucune analyse de sensibilité fine n'a été réalisée à ce jour pour le modèle, notamment pour le processus central du modèle, à savoir la croissance des arbres.

Le modèle a été paramétré pour 30 espèces d'arbres en Europe centrale, surtout sur le massif alpin. Ici, je me suis focalisée sur cinq espèces parmi les essences dominantes dans les forêts françaises des Alpes (Tableau 1).

Données utilisées :

Les simulations ont été réalisées sur six sites différents. Ces sites abritent des forêts tempérées et alpines pour lesquelles le modèle a été validé, en terme de biomasse sur pied prédite et de composition en espèces. Il s'agit de Berne, Davos, Bever, Huttwil et Adelboden (tous les cinq en Suisse), et Cottbus (Allemagne). Ils sont distribués selon un gradient climatique de températures et de précipitations. Chaque site est caractérisé par la latitude (important pour calculer l'évapotranspiration), des propriétés de sol (réserve utile, azote du sol) et des variables climatiques (moyennes mensuelles de température et sommes de précipitations ainsi que leur variabilité). Toutes ces caractéristiques influent sur la croissance des arbres et l'établissement des semis.

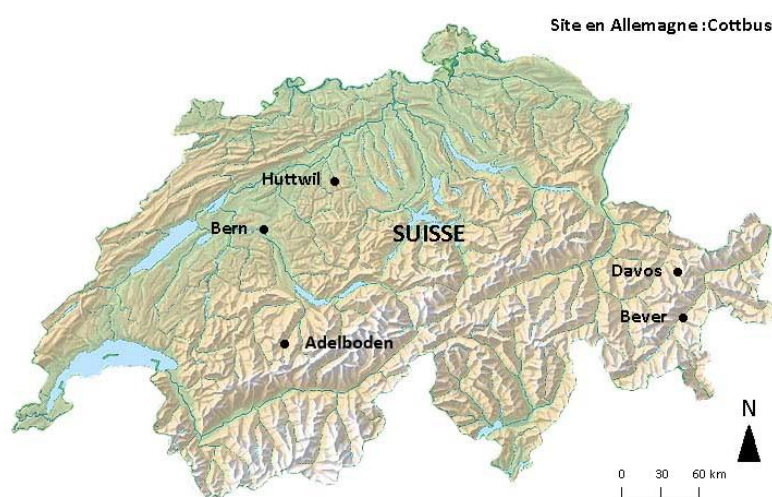


Figure 3 : Localisation des sites étudiés (d'après Chauvet, 2016)

Méthodes

L'analyse de sensibilité a pour but de quantifier l'influence de paramètres d'un modèle sur une ou plusieurs variables de sortie. En ne faisant varier qu'un seul paramètre à la fois, on regarde quel est l'effet de cette modification sur les variables de sortie du modèle. Mais cela nécessite de répéter cette analyse pour différentes espèces et différents sites pour couvrir la plus large gamme de conditions possible.

Choix des paramètres à faire varier pour l'analyse:

L'analyse a été faite sur les six paramètres identifiés comme les plus déterminants pour la productivité forestière, c'est-à-dire les paramètres avec un rôle physiologique important dans la croissance des arbres et l'établissement des semis : le taux de croissance optimal (g), la tolérance à la sécheresse ($drtol$) compris entre 0 (peu tolérant) et 1 (très tolérant), la tolérance à l'ombre des arbres adultes (la) compris entre 1 (très tolérant) et 9 (peu tolérant), la lumière nécessaire aux jeunes arbres (ly), la somme de degrés-jour annuelle minimale requise pour l'établissement des semis et la croissance ($ddmin$) et la température maximale tolérée pour l'établissement des semis hiver ($witx$). Chaque espèce possède des valeurs de référence pour ces traits fonctionnels qui sont issues de la littérature et de données de terrain des sites considérés (Bugmann 1994, Tableau 1). Le but de l'analyse est de déterminer l'influence d'un paramètre sur la réponse du modèle. Pour cela, j'ai fait varier la valeur du paramètre selon un pas régulier sur une gamme préalablement définie (Tableau 3) et réalisé une simulation par valeur de paramètre. Pour chaque paramètre, cette gamme est déterminée par l'ensemble des valeurs prises par toutes les espèces d'arbres pour lesquelles le modèle est calibré (soit 30 valeurs). Par exemple, pour le taux de croissance g , la valeur la plus haute des espèces considérées est 531 (pour l'aulne vert) et la plus basse est pour l'if commun à 47 (Tableau avec les paramètres de chaque espèce en annexe). J'ai donc pris ces valeurs de références (arrondies respectivement à 0 et 600) comme les deux extrêmes de la gamme de variation pour ce paramètre et j'ai répété cette même démarche pour chaque paramètre.

Les simulations sont réalisées en monocultures (donc une seule espèce par simulation), pour cinq espèces : le sapin pectiné *Abies alba*, le hêtre *Fagus sylvatica*, le chêne pédonculé *Quercus robur*, l'épicéa *Picea abies* et le pin sylvestre *Pinus sylvestris*. Le choix de ces espèces a aussi été dicté par le fait que ces espèces ont des écologies et des habitats contrastés.

Espèce	g (cm.an-1)	$drtol$	la	ly	$ddmin$ (°C jour)	$witx$ (°C)
<i>Abies alba</i>	117	0,23	1	0,05	641	-3
<i>Fagus sylvatica</i>	191	0,25	1	0,05	723	9
<i>Quercus robur</i>	195	0,33	9	0,3	1042	9
<i>Picea abies</i>	171	0,15	5	0,1	385	-1
<i>Pinus sylvestris</i>	119	0,37	9	0,3	610	1

Tableau 1 : Valeurs originales des paramètres testés pour les cinq espèces

Paramètre	Plage considérée	Pas
G	0 à 600	10
la	1 à 9	1
$Witx$	-6 à 12	1

Ddmin	100 à 1500	100
drtol	0 à 1	0,1
ly	0 à 1	0,01

Tableau 2 : Gammes de valeurs sur lesquelles sont faites les variations de paramètres

Analyse de sensibilité :

Les simulations sont réalisées sur 500 ans afin d’atteindre un état de pseudo-équilibre en terme de biomasse. Elles sont réalisées sur 100 patchs de 800 m² et uniquement en monocultures afin d’estimer le comportement de chaque espèce sans effet de la compétition inter-spécifique. J’obtiens ainsi les valeurs moyennes (à l’échelle du patch) de productivité, qui est notre variable d’intérêt, en fonction des années, des patchs et des espèces.

A l’aide du logiciel R (<https://www.r-project.org/>), j’ai réalisé des graphiques permettant de visualiser la réponse des variables d’intérêt en fonction des valeurs prises par les paramètres. Ces graphiques ont été réalisés pour chaque espèce et pour tous les paramètres ciblés. Pour chaque valeur d’un paramètre, j’ai calculé la moyenne sur 500 ans de simulation de la productivité sur les 100 patchs.

J’ai ensuite réalisé une régression linéaire pour chaque paramètre, chaque espèce et chaque site afin d’obtenir une valeur de pente. Celle-ci m’a permis d’obtenir une variation moyenne de la productivité en fonction d’une variation de 10 % du paramètre. Cela nous permet ainsi de comparer l’influence des paramètres sur la productivité et déterminer les plus influents, ce qui est le but de l’analyse de sensibilité.

En complément, j’ai réalisé une ANOVA entre toutes les simulations, afin de déterminer la part de chaque paramètre dans la variation de la productivité et donc de hiérarchiser l’influence des paramètres sur la productivité. La formule du modèle est :

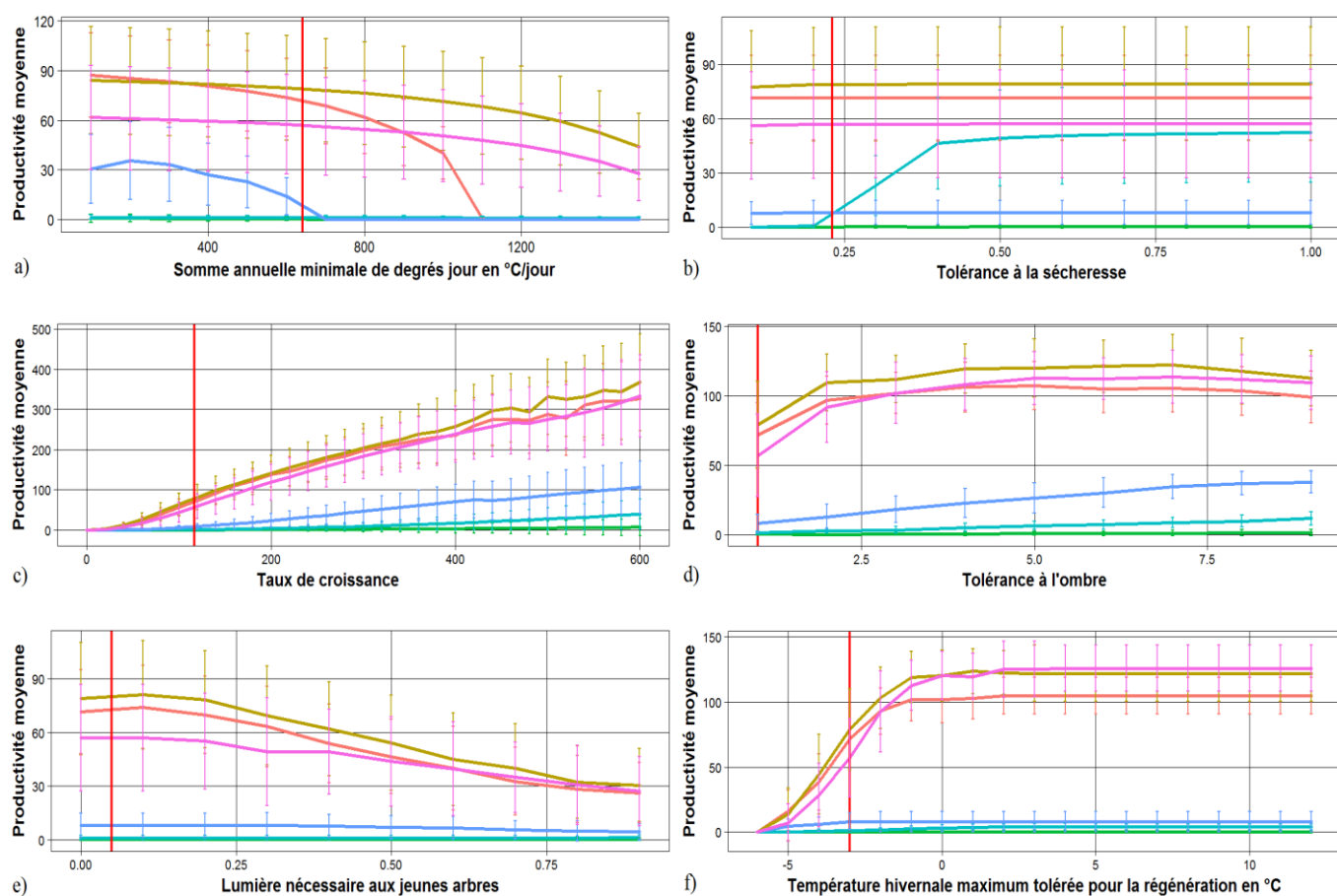
$$\text{glm}(Pm \sim \text{ddmin} + \text{drtol} + g + la + ly + \text{witx} + \text{site})$$

avec *Pm* la productivité moyenne, *ddmin* la somme annuelle minimale de degrés-jours nécessaire à la croissance, *drtol* la tolérance à la sécheresse, *g* le taux de croissance maximal, *la* la tolérance à l’ombre des arbres adultes, *ly* la quantité de lumière nécessaire pour l’installation des jeunes arbres, *witx* la température maximale hivernale tolérée pour l’installation des jeunes arbres, et *site* le site considéré. Les erreurs suivent une distribution inverse.

Résultats :

Les résultats sont présentés par espèce et par paramètre, en décrivant tout d'abord la réponse de la productivité au changement de la valeur du paramètre (d'après les graphiques). Au sein de chaque graphique, chaque couleur correspond à un site, et la ligne verticale rouge marque la valeur originale du paramètre pour l'espèce considérée (voir annexe). Ensuite un tableau présente, pour chaque site et chaque paramètre, la variation de productivité moyenne qu'induit une variation de 10% du paramètre considéré. Enfin un tableau présente le pourcentage de déviance de chaque paramètre pour chaque espèce obtenu grâce à des ANOVAs de la productivité moyenne.

Sapin :



Sites

— adelboden
 — bern
 — bever
 — cottbus
 — davos
 — huttwil

Figure 4 : Réponse de la productivité moyenne (en kg.ha⁻¹.an⁻¹) en fonction des d'une variation des différents paramètres sur les différents sites, pour le sapin. a) *ddmin*, b) *drtol*, c) *g*, d) *la*, e) *ly*, f) *witx*. Les couleurs permettent d'identifier chaque site.

Pour toutes les espèces, l'augmentation des valeurs prises par les paramètres *ddmin* et *ly* fait diminuer la productivité moyenne. L'augmentation des valeurs prises par les paramètres *drtol*, *g*, *la* et *witx* induit une augmentation de la productivité moyenne, sur tous les sites où la productivité n'est pas nulle. Il faut noter que si la productivité de l'espèce reste nulle dans un site pour l'ensemble des simulations, c'est

que la valeur d'un autre paramètre - que ceux testés ici - ne permet pas l'établissement et/ou la croissance des arbres de cette espèce en ce site. L'augmentation du paramètre *drtol* ne provoque pas ou peu de variation de la productivité sauf pour le site Cottbus pour lequel l'augmentation de ce paramètre produit d'abord une augmentation de productivité avant d'atteindre un plateau. Les sites les plus productifs sont toujours Huttwil et Berne, suivis par Adelboden. Les moins productifs sont en général Bever et Davos. Cela peut s'expliquer par le fait que les conditions climatiques de ces sites sont plus difficiles pour les espèces choisies dans ce modèle. Dans certains cas, les espèces ne s'y développent même pas ce qui induit une productivité nulle.

Pour le sapin, pour tous les paramètres, on observe deux groupes de sites : Huttwil, Berne et Adelboden (productivité élevée) et Bever, Cottbus et Davos (productivité plus faible). La productivité du sapin sur les sites Bever et Cottbus est nulle ou très faible pour l'ensemble des simulations. Une nuance est à apporter pour le paramètre *drtol* sur le site de Cottbus, la productivité est d'abord nulle puis elle augmente quand *drtol* atteint 0,15 pour atteindre un plateau à environ 50 kg.ha⁻¹.an⁻¹ de productivité moyenne. Ceci illustre bien le fait que Cottbus étant le site le plus stressant au niveau hydrique, la productivité de l'espèce est très dépendante de sa tolérance à la sécheresse (et donc de sa valeur pour *drtol*).

La productivité moyenne simulée sur le site d'Adelboden montre une réponse similaire à celle de Berne et de Huttwil sauf pour un *ddmin* supérieur à 1000 où la productivité chute à 0.

.La variation du taux de croissance (*g*) permet d'atteindre une productivité de presque 400 kg.ha⁻¹.an⁻¹ pour certains sites alors que la valeur est 4 à 8 fois plus faible dans le cas des autres paramètres

Paramètre Site	<i>Ddmin</i>	<i>Drtol</i>	<i>G</i>	<i>La</i>	<i>Ly</i>	<i>Witx</i>
Davos	-4,2	0,026	11,7	3,48	-0,441	0,36
Adelboden	-11,2	2,03.10 ⁻⁴	34,8	2,025	-6,33	8
Bever	-0,08	0,0143	0,72	0,15	-0,00025	0,008
Berne	-3,5	0,119	37,02	2,71	-6,428	9,6
Cottbus	-0,07	6,02	0,42	1,125	0,0084	0,4
Huttwil	-2,8	0,0654	34,8	4,464	-4,062	11,42

Tableau 4 : Variation de productivité moyenne (en kg.ha⁻¹.an⁻¹) induite par une variation de 10% du paramètre considéré selon les sites.

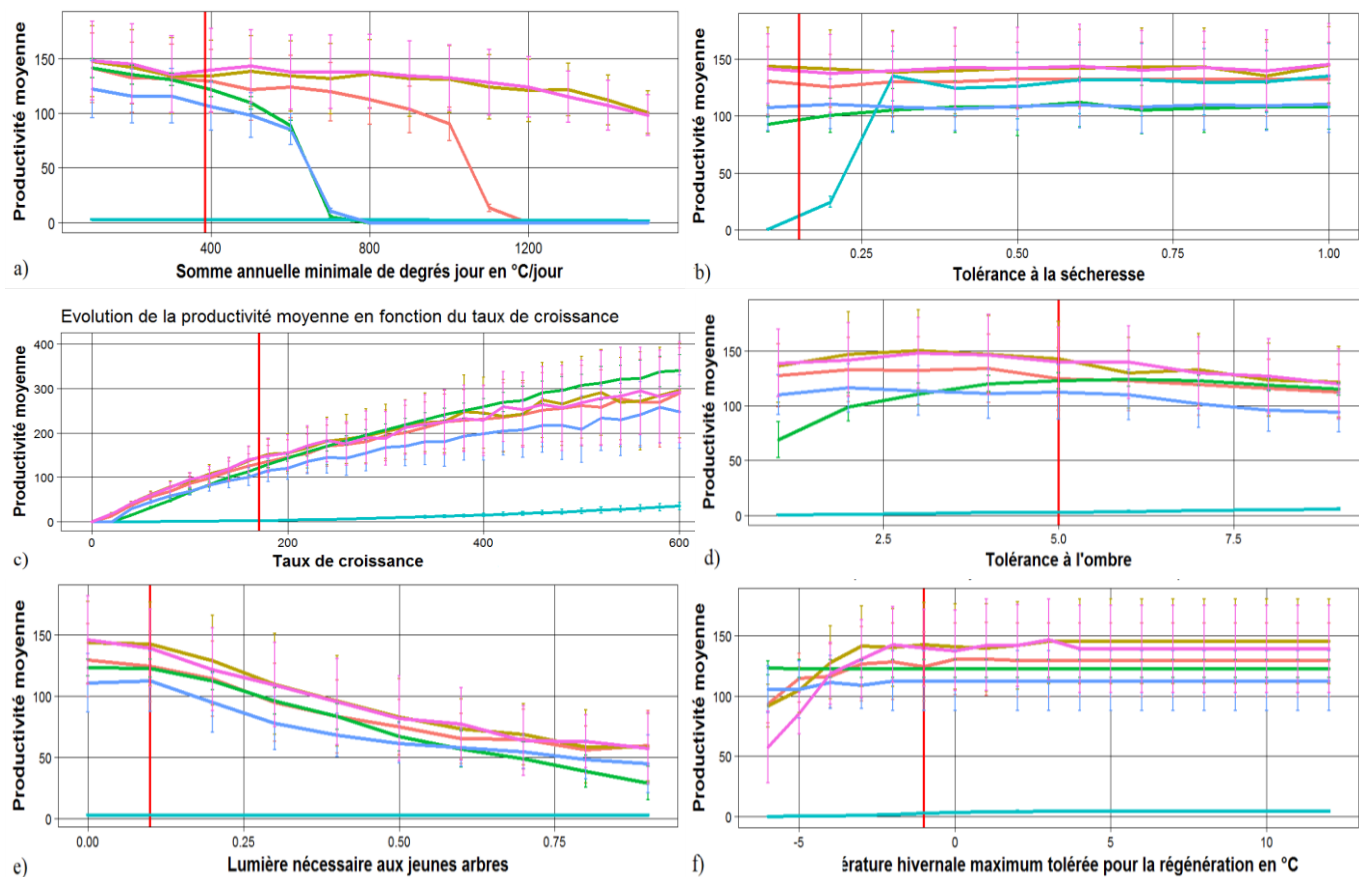
D'après le tableau 4, le taux de croissance (*g*) est le paramètre le plus influent sur tous les sites (sauf Cottbus). En revanche, les deuxième et troisième paramètres en terme d'influence diffèrent selon les sites. En effet, pour Davos et Adelboden, le deuxième paramètre le plus influent est *ddmin*, pour Berne et Huttwil il s'agit de *witx* et pour Bever de *la*. Le troisième paramètre à Davos et Huttwil est le paramètre *la*, à Adelboden et Berne il s'agit de *ly* et à Bever de *witx*. Le site Cottbus a une tendance différente des autres sites : le paramètre le plus influent est *drtol*, puis *la* et *g*. Pour le site Bever, il est notable que les augmentations de productivité sont beaucoup plus faibles que pour les autres sites.

	<i>Ddmin</i>	<i>Drtol</i>	<i>G</i>	<i>La</i>	<i>Ly</i>	<i>witx</i>	Site	résiduelle
% de variance expliquée	1 %	0,3%	27%	0,4%	0,4%	0,9%	36%	34%

Tableau 5 : Pourcentage de variance expliquée de chaque paramètre

Le tableau 5 montre que le pourcentage de variance expliquée par les paramètres le plus important est celui du paramètre g avec une différence d'un facteur 30 entre ces paramètres.

Epicéa :



Sites
 — adelboden
 — bern
 — bever
 — cottbus
 — davos
 — huttwil

Figure 5 : Réponse de la productivité moyenne (en $\text{kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) en fonction des d'une variation des différents paramètres sur les différents sites, pour l'épicéa. a) $dmin$, b) $drtol$, c) g , d) la , e) ly , f) $witx$. Les couleurs permettent d'identifier chaque site.

Tous les sites montrent les mêmes tendances de réponse à l'exception de Cottbus où la productivité de l'épicéa est très faible pour presque tous les paramètres sauf pour le paramètre $drtol$. Comme pour le sapin, elle est d'abord nulle puis augmente pour atteindre un plateau à environ $130 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$.

La variation du taux de croissance est le cas qui produit le plus grand changement de productivité : elle tourne autour des $300 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ pour certains sites quand le taux de croissance est maximal. Les autres paramètres produisent des productivités 2 à 3 fois inférieures.

Paramètre \ Site	$Ddmin$	$Drtol$	G	La	Ly	$Witx$
Davos	-15,4	0,202	23,76	-2,23	-7,625	0,51
Adelboden	-16,8	0,462	26,82	-0,22	-9,133	1,9
Bever	-16,8	1,206	35,4	4,1	-11,58	-0,015
Berne	-3,36	0,0037	27	-2,7	-10,296	3,38
Cottbus	-0,1	11,82	3,48	0,55	-0,034	0,48
Huttwil	-3,92	0,39	27,6	-2,46	-10,173	4,41

Tableau 6 : Variation de productivité moyenne induite par une variation de 10% du paramètre considéré selon les sites.

Le tableau 6 ci-dessus montre que le paramètre *g* est le plus influent sur tous les sites (sauf Cottbus). Pour les sites Davos, Adelboden et Bever, le deuxième paramètre le plus influent est le paramètre *dmin* avec des valeurs de paramètre de 2 à 8 fois plus faibles en moyenne et le troisième paramètre est *ly* avec des valeurs de paramètre environ 3 fois plus faibles que le premier paramètre. Pour le site Cottbus (le plus sec) le paramètre le plus influent est *drtol* suivi par *g* puis par *la*. Pour les sites Berne et Huttwil, *ly* et *witx* sont respectivement les deuxièmes et troisièmes paramètres les plus influents pour ces deux sites.

	<i>Ddmin</i>	<i>Drtol</i>	<i>G</i>	<i>La</i>	<i>Ly</i>	<i>witx</i>	Site	résiduelle
% de variance expliquée	4%	0,1%	32%	0,1%	1,4%	0,5%	29%	32%

Tableau 7 : Pourcentage de variance expliquée de chaque paramètre

Le tableau 7 montre que le pourcentage de variance expliquée par les paramètres le plus important est celui du paramètre *g*. il y a une différence d'un facteur 30 entre ces paramètres

Pin sylvestre :

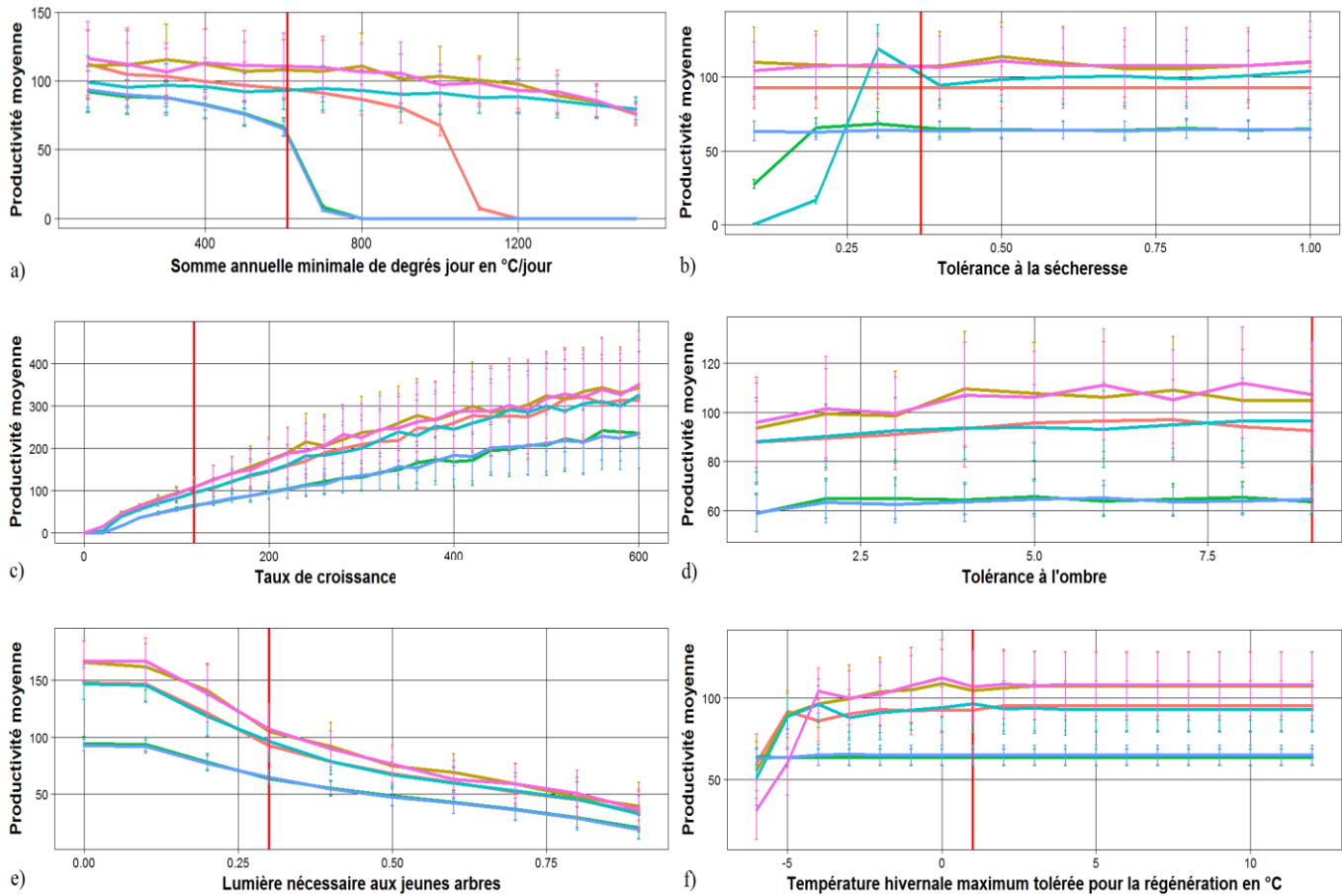


Figure 6 : Réponse de la productivité moyenne (en kg.ha⁻¹.an⁻¹) en fonction des différents paramètres sur les différents sites, pour le pin sylvestre. a) *dmin*, b) *drtol*, c) *g*, d) *la*, e) *ly*, f) *witx*.

L'augmentation du paramètre *la* provoque dans un premier temps une légère augmentation de la productivité avant d'atteindre un plateau.

Davos et Bever ont souvent une productivité plus faible. De plus, quand le paramètre *ddmin* augmente, la productivité de ces sites chute à 0 assez rapidement, ce qui est logique étant donné que ces deux sites sont les plus froids. Pour Adelboden, quand ce paramètre augmente, la productivité chute également à 0 mais pour une valeur de paramètre plus élevée. L'augmentation du paramètre *drtol* ne provoque pas ou peu de variation de la productivité sauf pour les sites de Bever et Cottbus pour lesquels l'augmentation de ce paramètre produit d'abord une augmentation de productivité avant d'atteindre un plateau à respectivement 60 et 100 kg.ha⁻¹.an⁻¹.

La variation du taux de croissance est là encore le cas qui produit le plus grand changement de productivité: elle atteint presque 300 kg.ha⁻¹.an⁻¹ pour certains sites. Les paramètres *ddmin*, *drtol*, *la* et *witx* produisent des changements de productivité trois à six fois plus faibles et la variation du paramètre *ly* produit une variation deux fois plus faible.

Paramètre \ Site	Ddmin	Drtol	Growth	La	Ly	Witx
Davos	-11,62	0,143	23,64	0,4032	-8,41	0,082
Adelboden	-13,3	-3,53.10 ⁻⁶	31,8	0,7236	-13,144	1,56
Bever	-11,62	1,86	24,24	0,2727	-8,52	-0,0103
Berne	-3,22	-0,124	33,6	1,17	-14,89	2,81
Cottbus	-1,54	8,712	32,04	0,8289	-12,962	1,39
Huttwil	-3,36	0,347	33	1,386	-15	3,93

Tableau 8 : Variation de productivité moyenne lors d'une variation de 10% du paramètre considéré selon les sites.

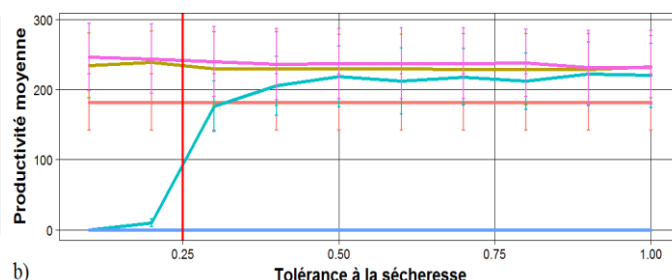
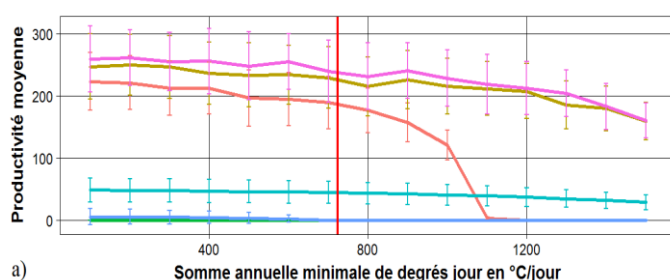
Le tableau 8 montre que le paramètre *g* est le plus influent sur tous les sites. Pour les sites Davos, Adelboden et Bever, le deuxième paramètre le plus influent est *ddmin* avec des valeurs de paramètre de trois à dix fois plus faibles en moyenne et le troisième paramètre est *ly*. Pour Huttwil, Berne et Cottbus *ly* est le deuxième paramètre le plus influent. Cependant ils diffèrent, ce qui est logique étant donné que ces deux sites sont les plus froids.

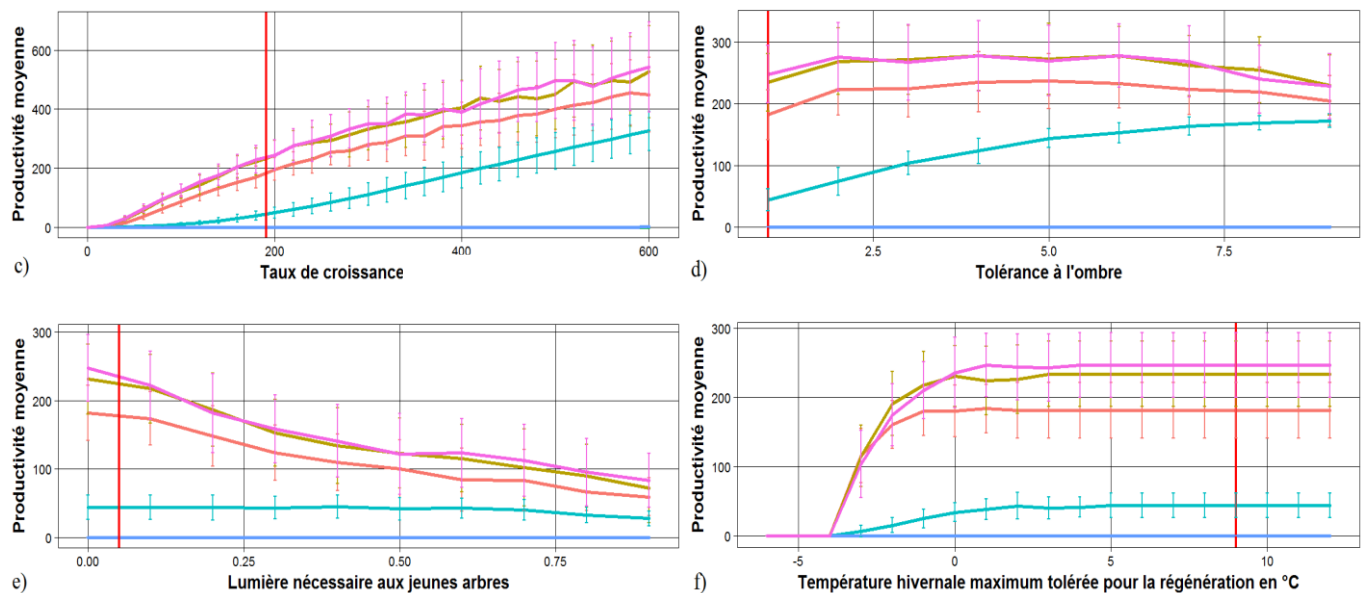
	Ddmin	Drtol	G	La	Ly	witx	Site	résiduelle
% de variance expliquée	3 %	0,6%	60%	0,02%	0,1%	0,01%	8,1%	27%

Tableau 9 : Pourcentage de variance expliquée de chaque paramètre

Le tableau 9 montre que le pourcentage de variance expliquée par les paramètres le plus important est celui du paramètre *g*. Il est plus important que l'effet site d'un facteur 7.

Hêtre :





Sites
 — adelboden
 — bern
 — bever
 — cottbus
 — davos
 — huttwil

Figure 7 : Réponse de la productivité moyenne (en $\text{kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) en fonction des différents paramètres sur les différents sites, pour le hêtre. a) *dmin*, b) *drtol*, c) *g*, d) *la*, e) *ly*, f) *witx*. Les couleurs permettent d'identifier chaque site.

Cottbus qui a une productivité faible pour les paramètres *dmin*, *ly* et *witx*. Sa productivité pour la variation du paramètre *drtol* est d'abord nulle puis elle augmente pour atteindre un plateau à plus de 200 $\text{kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$.

La variation du taux de croissance est le cas qui produit le plus grand changement de productivité. Les autres paramètres produisent des variations de productivité deux fois plus faibles.

Paramètre \ Site	<i>Ddmin</i>	<i>Drtol</i>	<i>G</i>	<i>La</i>	<i>Ly</i>	<i>Witx</i>
Davos	-0,63	0,0001	0,06	0,0405	$-8,14.10^{-6}$	0,004
Adelboden	-28	-0,0007	46,8	1,15	-13,83	16,21
Bever	0	0	0	0	0	0
Berne	-7,84	-0,566	52,2	1,2	-16,671	22,17
Cottbus	-1,82	22,265	35,7	14,17	-2,026	5,17
Huttwil	-8,68	-1,336	53,16	-2,745	-17,405	24,51

Tableau 10 : Variation de productivité moyenne (en $\text{kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) induite par une variation de 10% du paramètre considéré selon les sites.

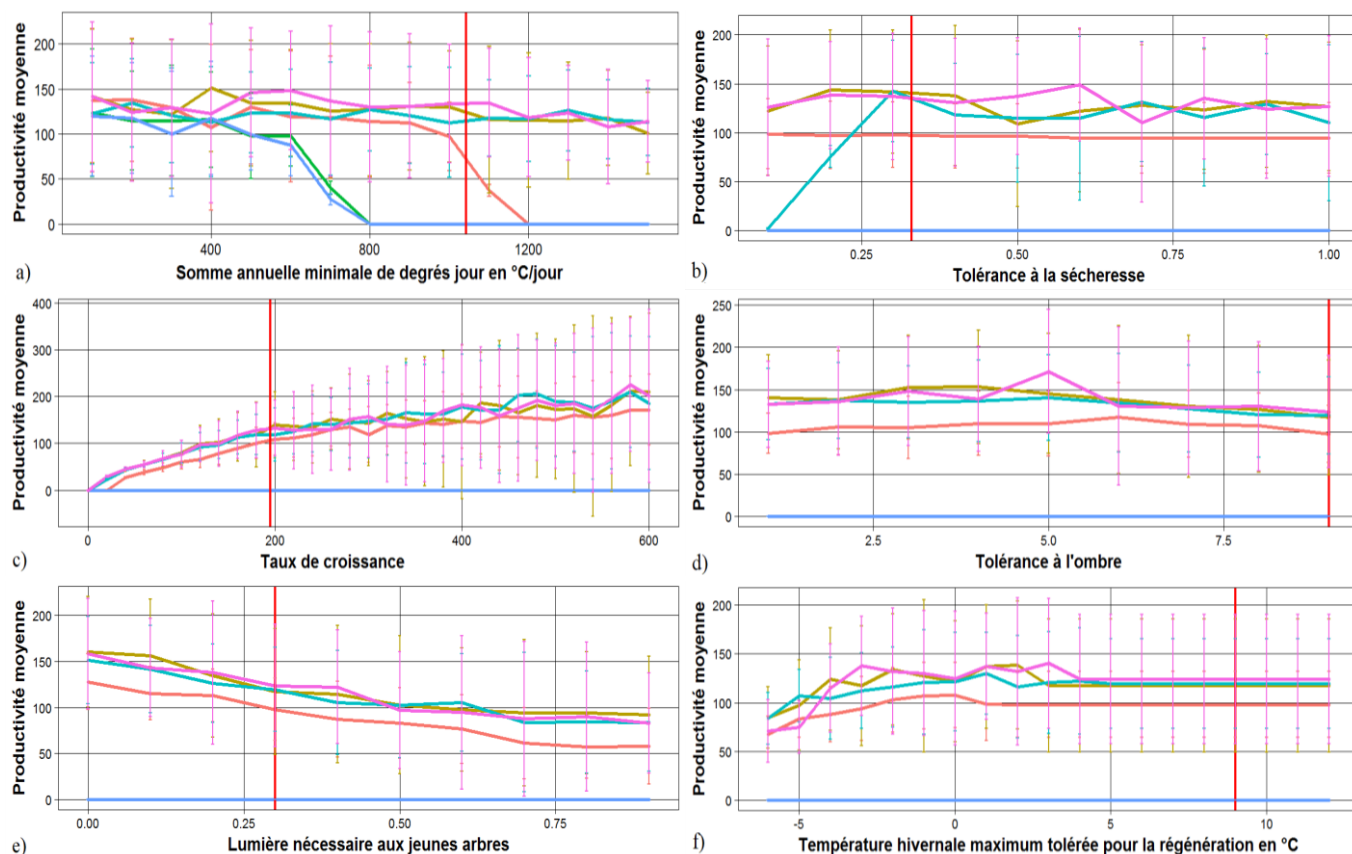
D'après le tableau 10, le taux de croissance (*g*) est le paramètre le plus influent sur tous les sites à l'exception de Davos où le paramètre le plus influent est *dmin*. Les deuxième et troisième paramètres en terme d'influence diffèrent selon les sites. En effet, pour Huttwil et Adelboden, le deuxième paramètre le plus influent est *dmin* avec des valeurs de paramètre de deux à six fois plus faibles en moyenne, Pour Berne il s'agit de *witx* et pour Cottbus de *drtol*. Le troisième paramètre à Huttwil et Adelboden est *witx*, à Berne il s'agit de *ly* et à Cottbus de *la*. La productivité est nulle pour le site Bever. A Davos, les variations de productivité sont très faibles.

	Ddmin	Drtol	G	La	Ly	witx	Site	résiduelle
% de variance expliquée	0,8%	0,1%	17%	1%	0,5%	0,5%	52%	27%

Tableau 11 : Pourcentage de variance expliquée de chaque paramètre

Le tableau ci-dessus montre que le pourcentage de variance expliquée par les paramètres le plus important est celui du paramètre *g* (d'en moyenne un facteur 20).

Chêne pédonculé :



Sites
 — adelboden
 — bern
 — bever
 — cottbus
 — davos
 — huttwil

Figure 8 : Réponse de la productivité moyenne (en $\text{kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) en fonction des différents paramètres sur les différents sites, pour le chêne. a) *ddmin*, b) *drtol*, c) *g*, d) *la*, e) *ly*, f) *witx*. Les couleurs permettent d'identifier chaque site

La productivité du chêne à Davos et Bever est nulle si la valeur prise par le paramètre *ddmin* est plus grande que $800^{\circ}\text{C}/\text{jour}$, et $1000^{\circ}\text{C}/\text{jour}$ à Adelboden. Pour les paramètres *g*, *la*, *witx* et *ly*, tous les autres sites montrent les mêmes tendances de réponse. En ce qui concerne le paramètre *drtol*, tous les sites montrent les mêmes réponses, hormis à Cottbus où la productivité augmente avec *drtol* puis sature au même niveau que dans les autres sites.

Comme pour les autres espèces, la variation du taux de croissance est le cas qui produit le plus grand changement de productivité. Elle atteint $200 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ pour certains sites. Les paramètres *ddmin*, *drtol*, *la* et *ly* produisent des changements de productivité 1,5 fois plus faibles alors que le paramètre *witx* produit une variation de productivité deux fois plus faible.

Paramètre Site	<i>Ddmin</i>	<i>Drtol</i>	<i>g</i>	<i>La</i>	<i>Ly</i>	<i>Witx</i>
Davos	-15,4	0	0	0	0	0
Adelboden	-15,4	-0,474	15,3	0,306	-8,26	1,304
Bever	-15,4	0	0	0	0	0
Berne	-2,8	-0,942	15,96	-2,82	-8,972	0,703
Cottbus	-0,84	7,585	17,52	-1,83	-8,114	1,881
Huttwil	-1,96	-0,882	17,4	-1,51	-8,7	2,47

Tableau 12 : Variation de productivité moyenne (en $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) induite par une variation de 10% du paramètre considéré selon les sites.

Le tableau 12 montre que le paramètre *g* est le plus influent sur les sites de Berne, Huttwil et Cottbus. Ces trois sites ont également le même deuxième paramètre le plus influent (*ly*) avec des valeurs de ce paramètre en moyenne deux fois plus faibles que pour *g*, mais ils diffèrent par leur troisième paramètre. Le site Adelboden est différent car *g* semble aussi influent que *dadmin*.

	Ddmin	Drtol	G	La	Ly	witx	Site	résiduelle
% de variance expliquée	1,3%	0,02%	4,5%	0,07%	0,02%	0,001%	48%	46%

Tableau 13 : Pourcentage de variance expliquée de chaque paramètre

Le tableau 13 montre que pour cette espèce, le pourcentage de variance expliquée par le site est bien plus important que celui des paramètres (en moyenne un facteur 10).

Discussion :

Les résultats de cette étude montrent que les tendances de la réponse de la productivité à la variation des valeurs de paramètres sont similaires entre espèces. En effet toutes les espèces montrent une augmentation importante de leur productivité moyenne quand le taux de croissance maximal en diamètre g augmente, et il s'agit du paramètre du modèle ayant l'influence la plus importante sur la productivité. Le second paramètre le plus influent est la somme annuelle minimale de degrés-jours nécessaire $ddmin$ pour toutes les espèces hormis le hêtre.

Importance relative des paramètres testés sur la productivité forestière simulée

Taux de croissance :

D'après nos trois approches (graphique, taux moyen d'influence, variance expliquée de la productivité), g est le paramètre le plus influent pour toutes les espèces et tous les sites sauf pour Cottbus. Par exemple les pourcentages de variance expliquée montrent que g est toujours le paramètre le plus influent. Son influence sur la productivité forestière s'explique par le fait que ce paramètre a un impact direct sur la croissance individuelle des arbres comme le montre l'équation S1 (en annexe). Cependant, le fait que ce paramètre soit le plus influent n'est pas un résultat trivial, car la croissance de deux espèces ne peut pas se comparer uniquement avec ce paramètre, la croissance optimale dépendant aussi d'autres paramètres (voir équation S1). Aussi l'ampleur de son influence par rapport aux autres paramètres identifiés comme clés *a priori*, n'a pu être révélée que par cette analyse de sensibilité. Une exception est à noter pour les sites de Davos et Bever pour le hêtre et le chêne. En effet, la productivité y est nulle pour toutes les valeurs du paramètre g car ces espèces ne peuvent croître pas sur ces sites trop froids (voir annexe pour la présence ou absence des espèces selon les sites). En effet le hêtre pousse jusqu'à des altitudes de 1700 m environ. Le chêne quant à lui pousse jusqu'à des altitudes de 1300 m et est particulièrement sensible au froid. (Flore forestière française, Montagnes, J.C Rameau, D.Mansion, G.Dumé 1993).

Nos différentes analyses ont montré qu'il y avait une forte variation de la sensibilité des paramètres en fonction du site considéré. Le site agit comme un filtre abiotique (conditions climatiques, du sol...) qui détermine les conditions de croissance des espèces. Cependant, les résultats du pourcentage de variance expliquée des différentes espèces montrent que le site n'est pas la seule variable explicative de la variation de productivité, le taux de croissance joue également un rôle important.

Somme annuelle minimale de température :

Il y a également un consensus entre espèces pour le fort effet de la somme annuelle minimale de degrés-jours nécessaire $ddmin$. En effet, pour la plupart des espèces quand la valeur de ce paramètre augmente, c'est-à-dire que l'espèce a besoin de températures plus chaudes au printemps, la productivité diminue et parfois de façon brutale. Cela s'explique simplement par le fait que plus la somme de degrés-jours requise est élevée, plus les conditions optimales de croissance sont difficiles à obtenir dans les sites les plus froids. Il représente donc un seuil déterminant la présence potentielle des espèces en un site. Ainsi, la variation de valeur prise par ce paramètre peut permettre au chêne de s'installer sur les sites Bever et Davos, alors qu'il ne peut s'y développer avec la valeur originale de ce paramètre ($ddmin = 1042$, annexe S4).

Discussion sur les différences entre sites

J'ai pu montrer que le paramètre $drtol$ a une forte influence sur le site Cottbus. Ce site est le seul à montrer une telle dépendance vis-à-vis de $drtol$. Ceci s'explique par le fait que c'est un site sec, avec peu de précipitations, et donc le plus stressant au niveau hydrique. Aussi, lorsque la tolérance à la sécheresse d'une espèce est basse, celle-ci ne peut croître et donc sa productivité est nulle (ou faible), quelle que soit la valeur des autres paramètres, notamment g .

Dans le cas du sapin, quel que soit le paramètre modifié, la productivité à Bever reste nulle. Cela pourrait s'expliquer par le fait qu'il doit exister au moins un autre facteur limitant qui n'est pas pris en compte dans cette étude ou bien que la gamme de variation des paramètres n'est pas assez large.

Limites de l'étude:

Nos différentes analyses ont montré qu'il y avait une forte variation de la sensibilité des paramètres en fonction du site considéré. Les conditions du site agissent comme un filtre abiotique (conditions climatiques, du sol...) qui affectent les conditions de croissance des espèces. Cependant, pour le calcul des pourcentages de déviance, l'effet site a été exclu afin de comparer uniquement les paramètres entre eux.

Les simulations ont été faites sur 500 ans et il en est de même pour le calcul de la productivité moyenne. Ce calcul intègre donc la phase d'installation des arbres puisque les simulations débutent avec un sol nu. Les résultats présentés ici incluent donc une phase transitoire, ce qui peut magnifier l'effet des paramètres liés aux conditions abiotiques. De

façon complémentaire, il serait donc intéressant de se focaliser sur la productivité calculée sur les dernières années de simulation, une fois l'état de pseudo-équilibre atteint, afin de s'affranchir des faibles productivités des premières années de simulation.

Enfin cette étude a été réalisée sur des simulations en monocultures. Ainsi elles ne sont donc pas représentatives de tous les peuplements alpins, et surtout elles ne permettent pas de tester l'effet de la diversité en paramètres (au niveau interspécifique) sur la productivité forestière. Cependant, cette étude représentait une étape nécessaire avant d'explorer les possibles effets de la diversité interspécifique sur la productivité (Morin et al. 2011 ; Jucker et al. 2015).

Perspectives :

Mes prochains mois de stage porteront sur l'étude du lien entre la diversité spécifique et la productivité, via la comparaison de simulations peuplements en monocultures et en mélanges d'espèces. Cette deuxième partie va permettre d'étudier l'effet de la diversité spécifique, à la lumière des résultats de cette analyse de sensibilité, notamment la hiérarchie entre les effets de chaque paramètre. Dans cette deuxième partie, il sera également possible de considérer l'impact du changement climatique dans les simulations.

Conclusion :

Ces résultats ont permis d'établir une hiérarchie entre les paramètres du modèle relativement à leur effet sur la productivité forestière. En situation monospécifique, les paramètres liés à la croissance individuelle (notamment le paramètre de croissance maximale en diamètre) se sont montrés plus influents que les paramètres liés à l'impact des conditions abiotiques (notamment climatiques) sur la productivité, et bien plus influents que les paramètres liés à la compétition pour la lumière (tels que la tolérance à l'ombre). Cependant, les résultats ont aussi mis en évidence l'importance des différences entre sites, et donc la sensibilité du modèle aux conditions climatiques. Dans le but de valider le modèle ForCEEPS, l'analyse de sensibilité menée ici va s'avérer très utile pour la recalibration des paramètres, en ciblant les paramètres pour lesquels le plus d'effort doivent être apportés.

Bibliographie:

Bugmann, H. (1994) *On the Ecology of Mountainous Forests in a Changing Climate: A Simulation Study*. Swiss Federal Institute of Technology (ETHZ), Zürich, Switzerland.

Bugmann H. (1996). A simplified forest model to study species composition along climate gradient, *Ecology*, **77**, 2055-2074.

Bugmann H. (2001a). A review of forest gap models. *Climatic Change*, **51**, 259–305.

Bugmann, H & Cramer (1998). Improving the behaviour of forest gap models along drought gradients, *Forest Ecology and Management*, **103**, 247-263.

Chauvet Mickaël, « *Coexistence d'espèces ligneuses et assemblage des communautés en forêt tempérée: une approche basée sur un modèle de dynamique forestière* ». Thèse de doctorat: Écologie. Montpellier : l'Université de Montpellier, 2016.

Dufour-Kowalski S. et al (2012). Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling, *Annals of Forest Science*, **69**, 221–233.

Hautier Y. et al. (2014). Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands, *Nature*, **508**, 521-525.

Hector A. et al. (2010). General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding, *Ecology*, **91**, 2213-2220.

IPCC (2013). Changements Climatiques 2013, Résumé à l'Intention des Décideurs. *Giec*, 3.

Isabell F. et al. (2009). Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes, *Ecology Letters*, **12**, 443-451.

Jucker T. et al (2014). Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes, *Ecology Letters*, **17**, 1560-1569.

Loreau M. et al. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science's Compass*, **294**, 804. Loreau M. et Hector A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments, *Nature*, **412**, 72-76.

Morin X. et al. (2011). Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species, *Ecology Letters*, **14**, 1211-1219.

Morin X. et al. (2014). Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics, *Ecology Letters*, **17**, 1526–1535.

Bugmann H. & Solomon A. (2000). Explaining forest composition and biomass across multiple biogeographical regions, *Ecological Applications*, **10**, 95–114.

Scherer-Lorenzen M. et al. (2007) Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE), *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **9**, 53–70. Tilman D. (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles, *Ecology*, **80**, 1455-1474.

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

Flore forestière française, guide écologique illustré, Montagnes, J.C Rameau, D.Mansion, G.Dumé, Institut pour le développement forestier, 1993)

Annexes :

S1 : Equation de croissance

La croissance se modélise avec l'équation suivante :

$$\frac{\Delta D_C}{\Delta t} = \frac{kG_s \cdot D_C \cdot (1 - \frac{gH_c}{kHm_s})}{274 + 3 \cdot kB_{2,s} \cdot D_C + 4 \cdot kB_{3,s} \cdot D_C^2} \cdot f(e) \quad (1)$$

où D_c est le diamètre de l'arbre, Δt le pas de temps, gH_c la hauteur de l'arbre, kHm_s la hauteur maximum de l'arbre, kG_s le taux de croissance, $kB_{2,s}$ et $kB_{3,s}$ des paramètres allométriques et $f(e)$ une fonction des contraintes environnementales.

S2 : Composition en espèces des sites obtenue à partir de simulations de peuplements

monospécifiques 1 : l'espèce parvient à coloniser le milieu ; 0 : l'espèce n'est pas capable de coloniser le milieu.

	Huttwil	Berne	Adelboden	Cottbus	Davos	Bever
Abies alba	1	1	1	1	1	0
Picea abies	1	1	1	1	1	1
Pinus sylvestris	1	1	1	1	1	1
Fagus sylvatica	1	1	1	1	0	0
Quercus robur	1	1	1	1	0	0

S3 : Fichier comportant les paramètres des espèces

kName	kG	kDDMin	kWiTX	kDrTol	kLy	kLa
Abies alba	117	641	-3	0,23	0,05	1
Larix decidua	170	323	-1	0,25	0,4	9
Picea abies	171	385	-1	0,15	0,1	5
Pinus cembra	115	323	-6	0,3	0,2	5
Pinus montana	138	436	-3	0,37	0,4	9
Pinus sylvestris	119	610	1	0,37	0,3	9
Taxus baccata	47	1011	8	0,23	0,075	3
Acer campestre	156	1062	8	0,33	0,1	5
Acer platanoides	142	1042	10	0,25	0,025	4
Acer pseudoplatanus	125	898	8	0,25	0,025	4
Alnus glutinosa	250	898	11	0,08	0,1	5
Alnus incana	266	610	7	0,08	0,2	7
Alnus viridis	531	272	-6	0,16	0,3	7
Betula pendula	278	610	9	0,16	0,3	9
Carpinus betulus	177	898	9	0,25	0,075	3
Castanea sativa	142	1237	10	0,33	0,1	5
Corylus avellana	95	898	9	0,33	0,2	6
Fagus sylvatica	191	723	9	0,25	0,05	1
Fraxinus excelsior	177	980	8	0,16	0,075	6
Populus nigra	285	662	12	0,08	0,1	5
Populus tremula	310	610	9	0,25	0,2	7
Quercus petraea	195	785	9	0,25	0,2	7
Quercus pubescens	148	1011	9	0,33	0,3	7
Quercus robur	195	1042	9	0,33	0,3	9
Salix alba	278	1062	12	0,08	0,1	5
Sorbus aria	82	898	12	0,33	0,2	7
Sorbus aucuparia	167	498	7	0,33	0,2	7
Tilia cordata	114	1339	8	0,33	0,1	5
Tilia platyphyllos	110	1339	8	0,25	0,075	3
Ulmus glabra	153	1062	11	0,25	0,075	3

Annexe S4 :

Description des sites considérés dans cette étude : localisation, altitude (a. s. l. « *above sea level* », température moyenne annuelle (*Temp moy*), température minimale hivernale (*Temp min*), somme annuelle des précipitations, quantité d'azote du sol (*Na*). Site « chaud », site « moyen » et site « froid ».

Site	Latitude (°N)	Longitude (°E)	Altitude (m a.s.l)	Temperature moy (°C)	Temperature min (°C)	Somme annuelle précipitation (mm)	Na (kg.ha-1.yr-1)
Hutwill	47.10	7.90	638	8.10	-2.05	1290	100
Berne	46.90	7.40	570	8.40	-2.66	1006	100
Adelboden	46.50	7.60	1325	5.50	-3.27	1351	80
Davos	46.80	9.80	1590	3.00	-7.48	1007	60
Bever	46.60	9.90	1712	1.50	-10.17	841	60
Cottbus	51.80	14.30	76	8.80	-2.13	573	60



STAGE DISTIMACC

INGÉNIERIE DES MÉLANGES ET TRANSFERT VERS LA GESTION

Projet ONF, IRSTEA et CNRS

Contexte du stage

Projet DISTIMACC

Changement climatique dans les Alpes

Notion de forêt de mélanges

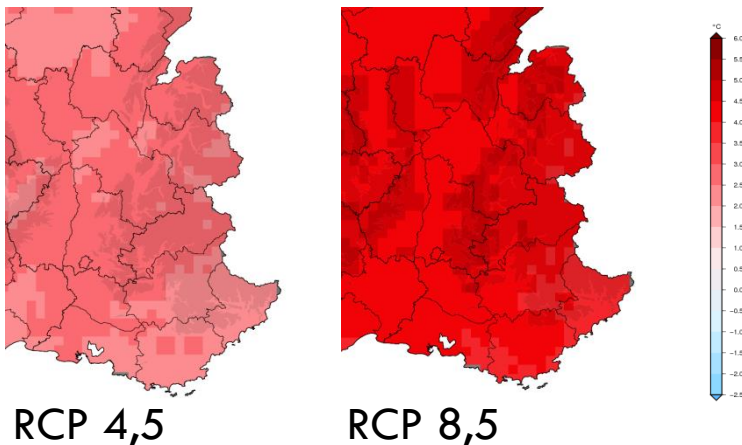
Contexte du stage

- Présentation du projet DISTIMACC
 - ▣ Projet **CNRS** (Marion Jourdan, Xavier Morin), **IRSTEA** (Thomas Cordonnier) et **ONF** (Catherine Riond, Philippe Dreyfus)
 - ▣ **D**iversité, **S**tabilité et fonctionnement des écosystèmes forestiers : quelle **I**ngénierie et quels **M**élanges pour l'**A**daptation au **C**hangement **C**limatique, de la Provence aux Alpes du Nord
 - ▣ Axes du stage : enquêtes auprès des gestionnaires, modélisation des peuplements, retour aux gestionnaires

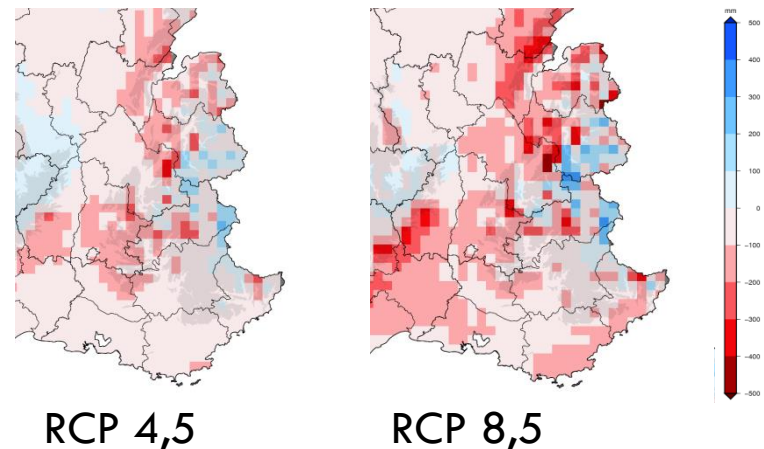
Contexte du stage

- Changement climatique dans les Alpes (Modèle Drias-Aladin)
 - ▣ Augmentation des extrêmes (notamment sécheresse dans les Alpes)
 - ▣ Augmentation globale de la température et déplacement des zones de répartition écologique (vers le nord, vers les hautes altitudes)

Variations de Température (2085)



Variations de Précipitations (2085)



Contexte du stage

- Définition d'un peuplement mélangé
 - ▣ Définition (IFN) : deux essences (ou plus) $> 25\%$ canopée
 - ▣ Définition non consensuelle (dans les articles et entre pays)
 - Axes de comparaison mélange vs forêt pure
 - ▣ Productivité
 - Compétition inter vs intra spécifique
 - Notion de facilitation
 - ▣ Régénération
 - ▣ Résistance
 - ▣ Résilience
- } Adaptation au changement climatique

Enquêtes et Etat des lieux

Dynamiques des essences-cibles dans les Alpes

Etat des lieux actuel des mélanges dans les Alpes

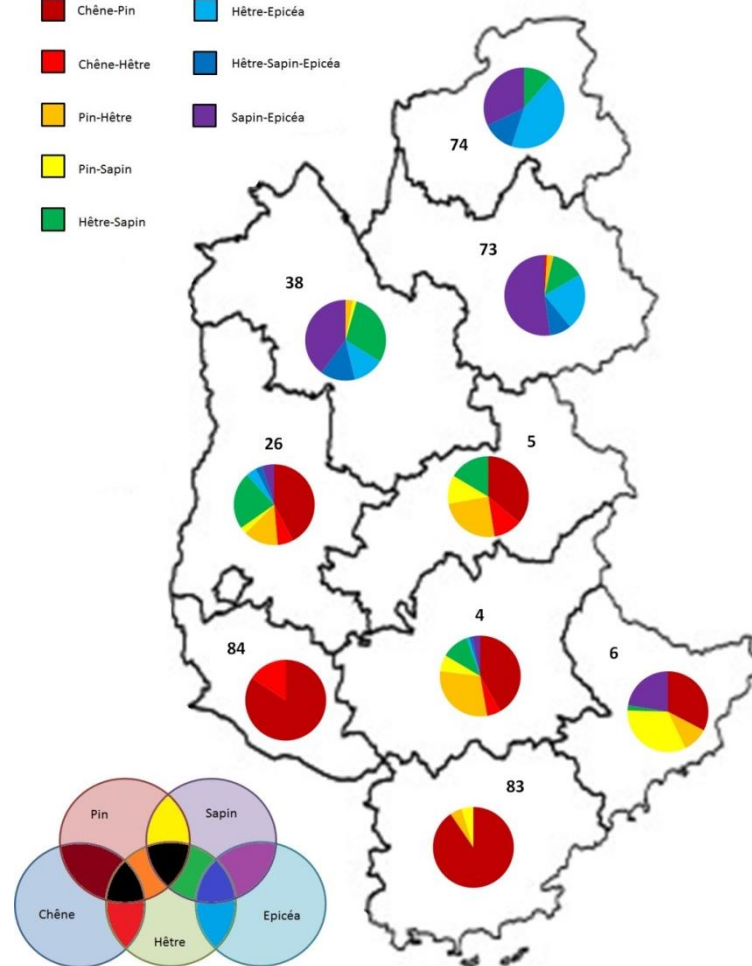
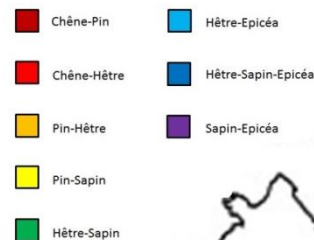
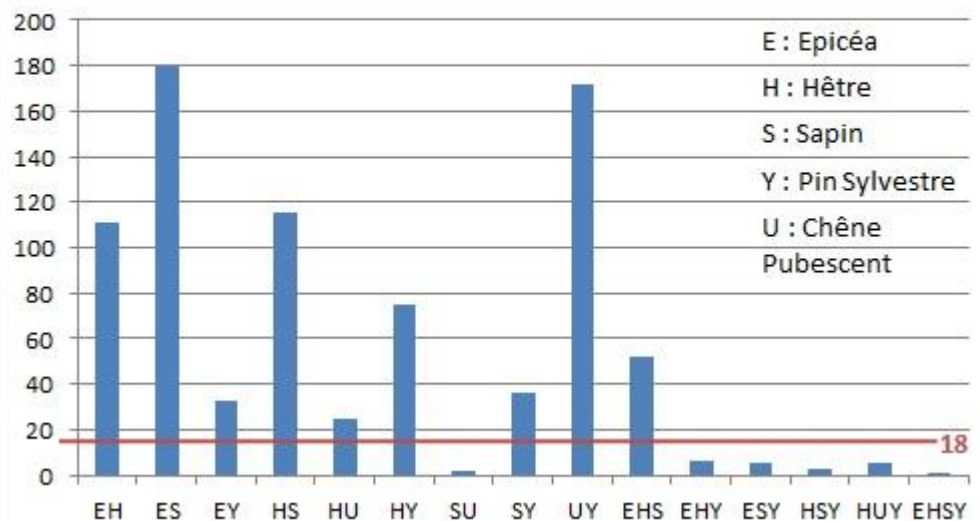
Enquêtes et état des lieux

- données IFN par département P.Dreyfus
- Enquêtes auprès des gestionnaires ONF
- Cinq essences cibles :
 - ▣ Epicéa
 - ▣ Sapin
 - ▣ Hêtre
 - ▣ Pin sylvestre
 - ▣ Chêne pubescent

Enquêtes et état des lieux

Etat des lieux des mélanges dans les Alpes

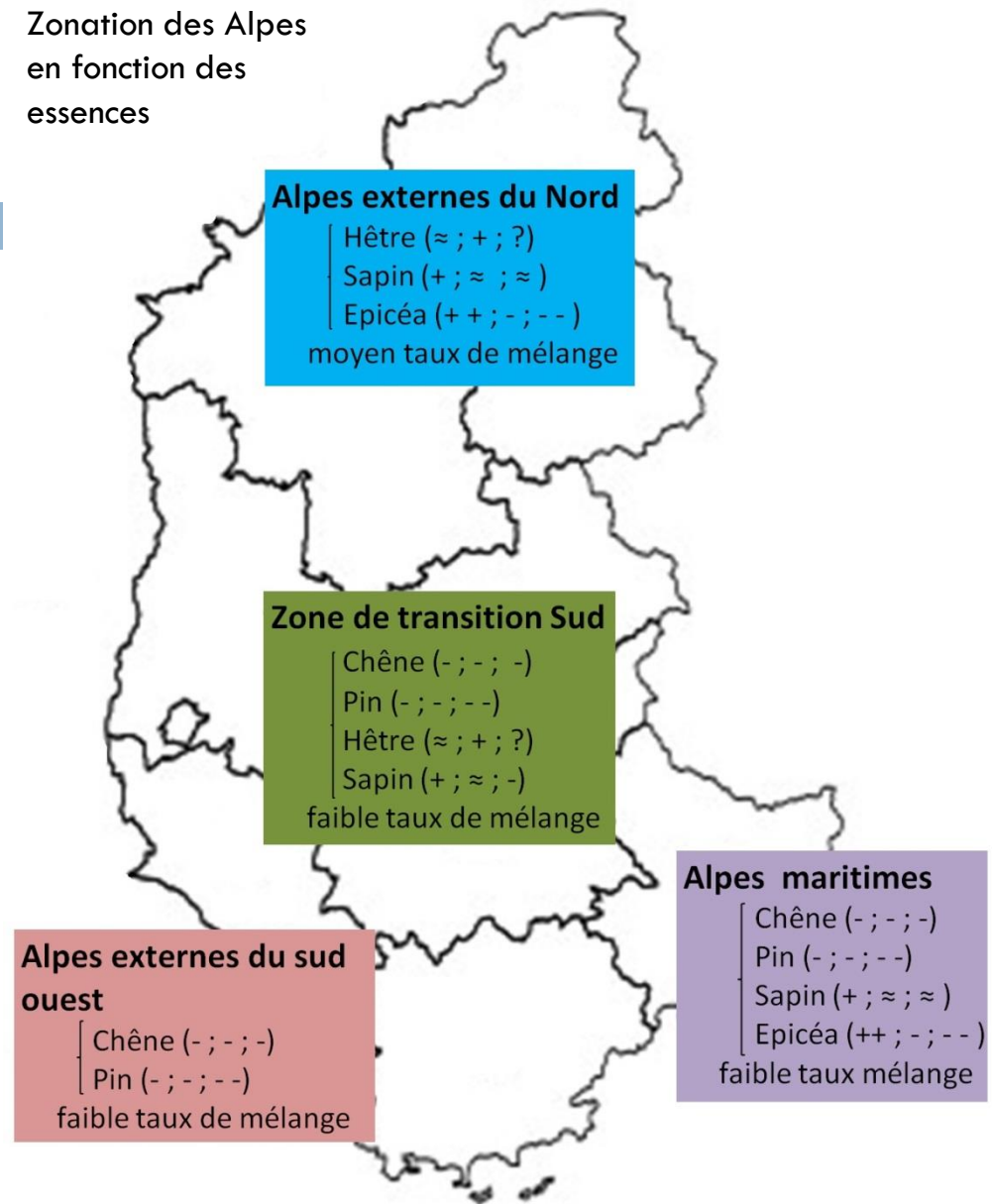
Réccurrence des mélanges parmi les placettes



Enquêtes et état des lieux

Bilan : Zonation des mélanges dans les Alpes

Zonation des Alpes
en fonction des
essences



Essence présente (intérêt économique ; dynamique actuelle ; dynamique face au RC)

Simulations et résultats

Fonctionnement général de FORCEPS

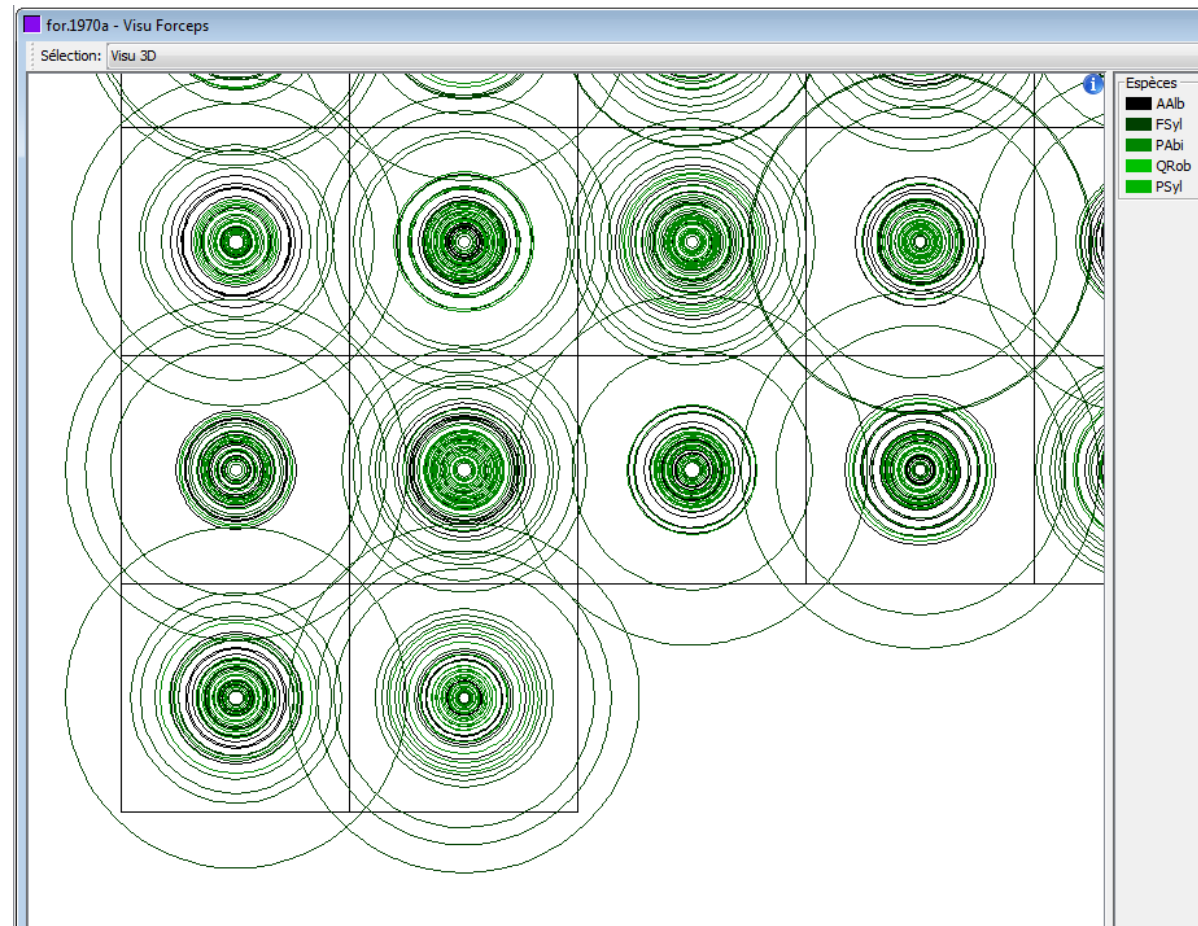
Variables testées

Résultats

Modélisation et résultats

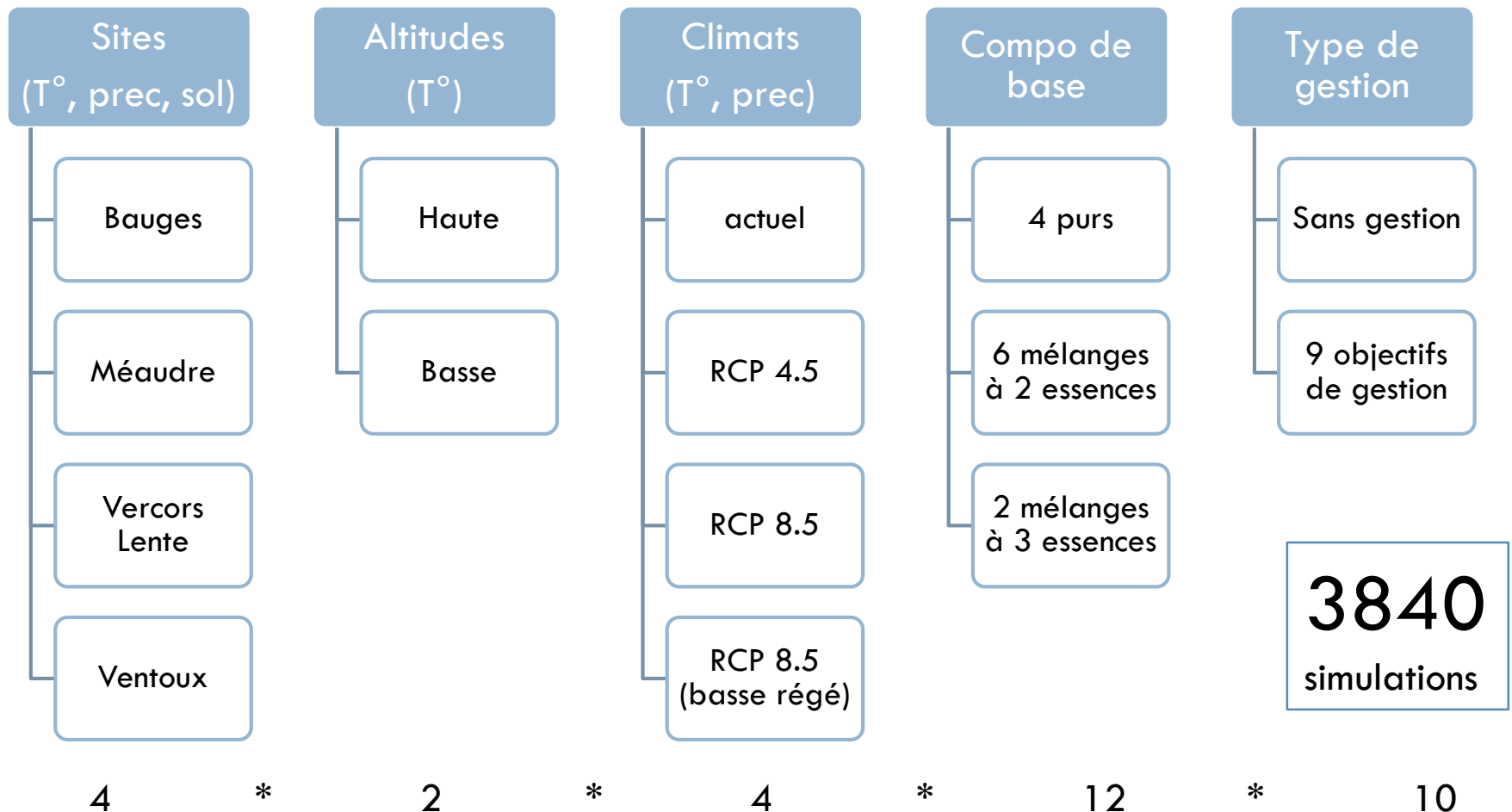
□ Fonctionnement général de Forceps

- Répétition de modèles parcellaires indépendants (une parcelle = 1000 m² = zone d'influence d'un arbre dominant)
- Chaque arbre individualisé, avec caractéristiques essence
- Prise en compte ressources disponibles, **compétition lumineuse**



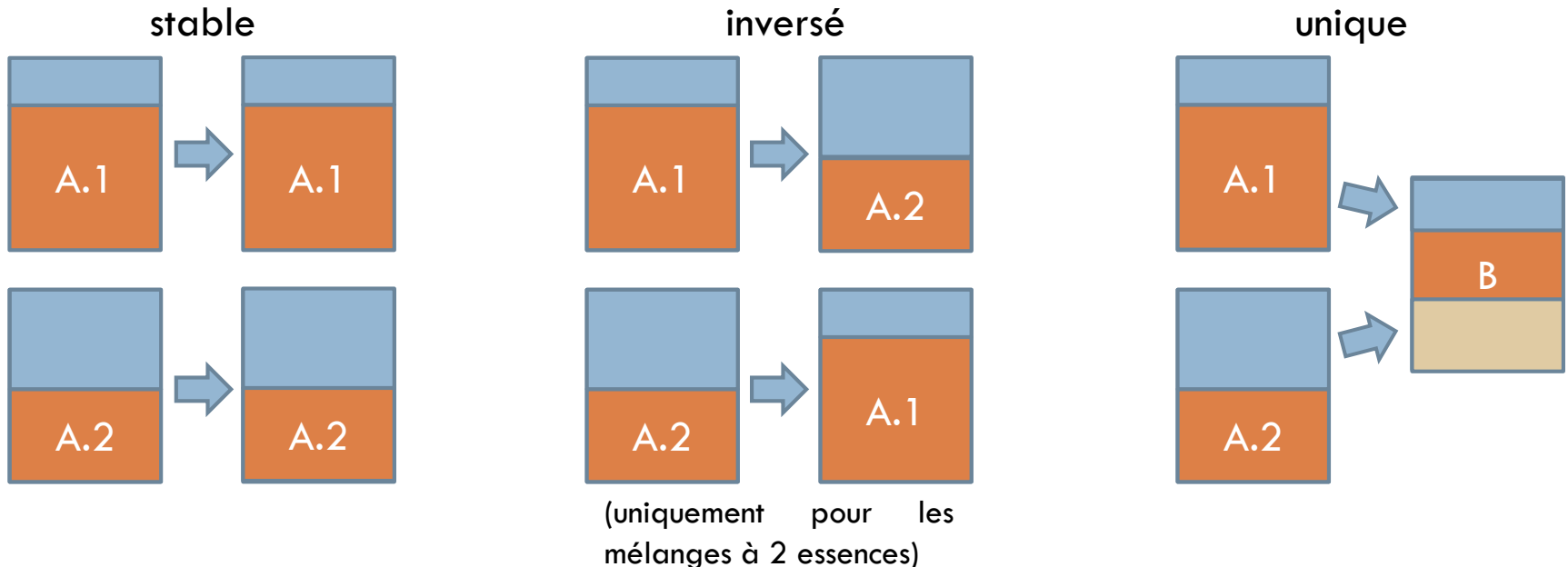
Modélisation et résultats

□ Variables testées



Modélisation et résultats

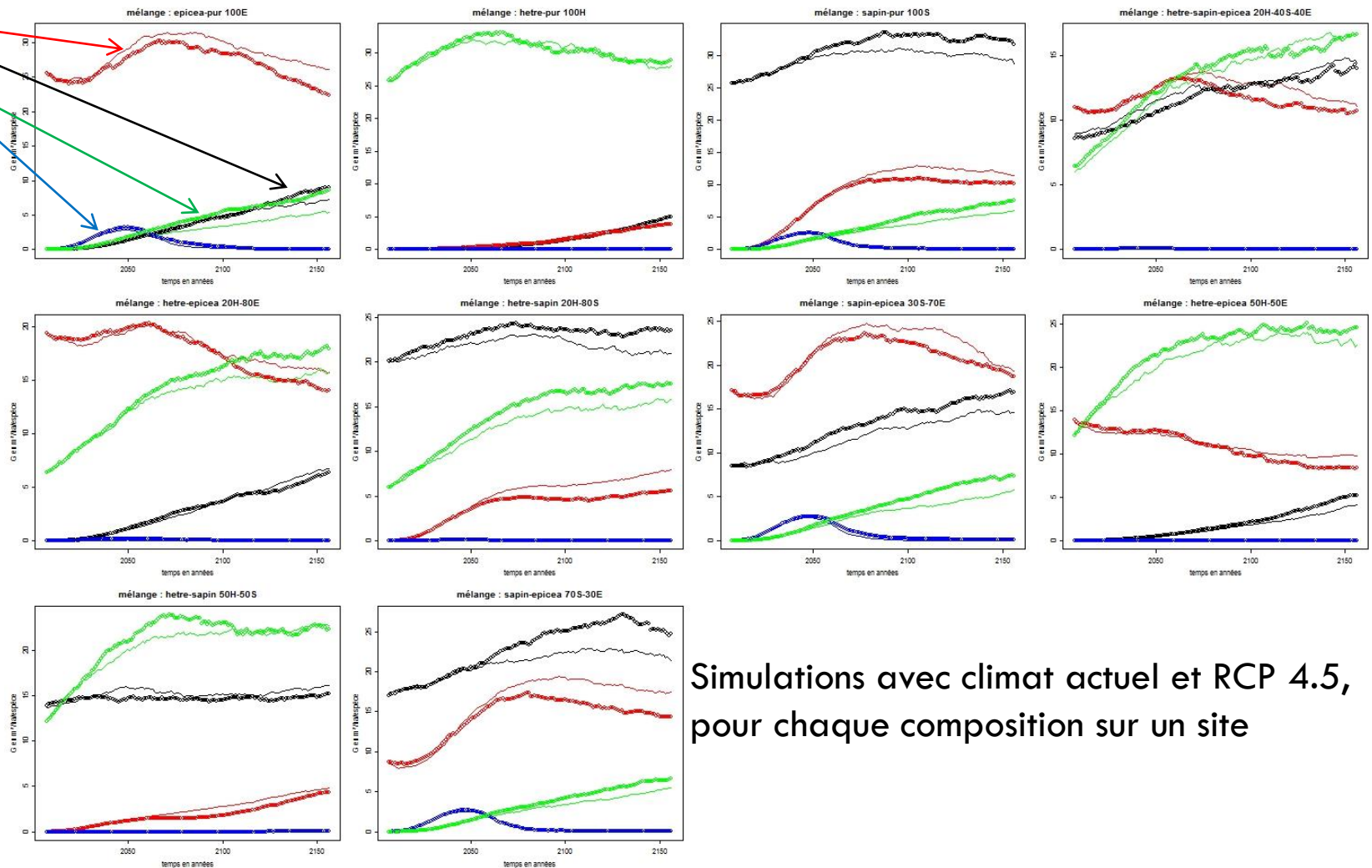
- Module de coupe :
 - Effectue coupes selon plusieurs entrées : temps de rotation, diamètre de coupe,... et objectif de composition et de G total
- Scénarios de gestion testés
 - 9 scénarios de gestion (+1 sans gestion)
 - ([stable, inversé, unique] ; [20 m²/ha, 30 m²/ha, 80%])



Modélisation et résultats

Sans gestion

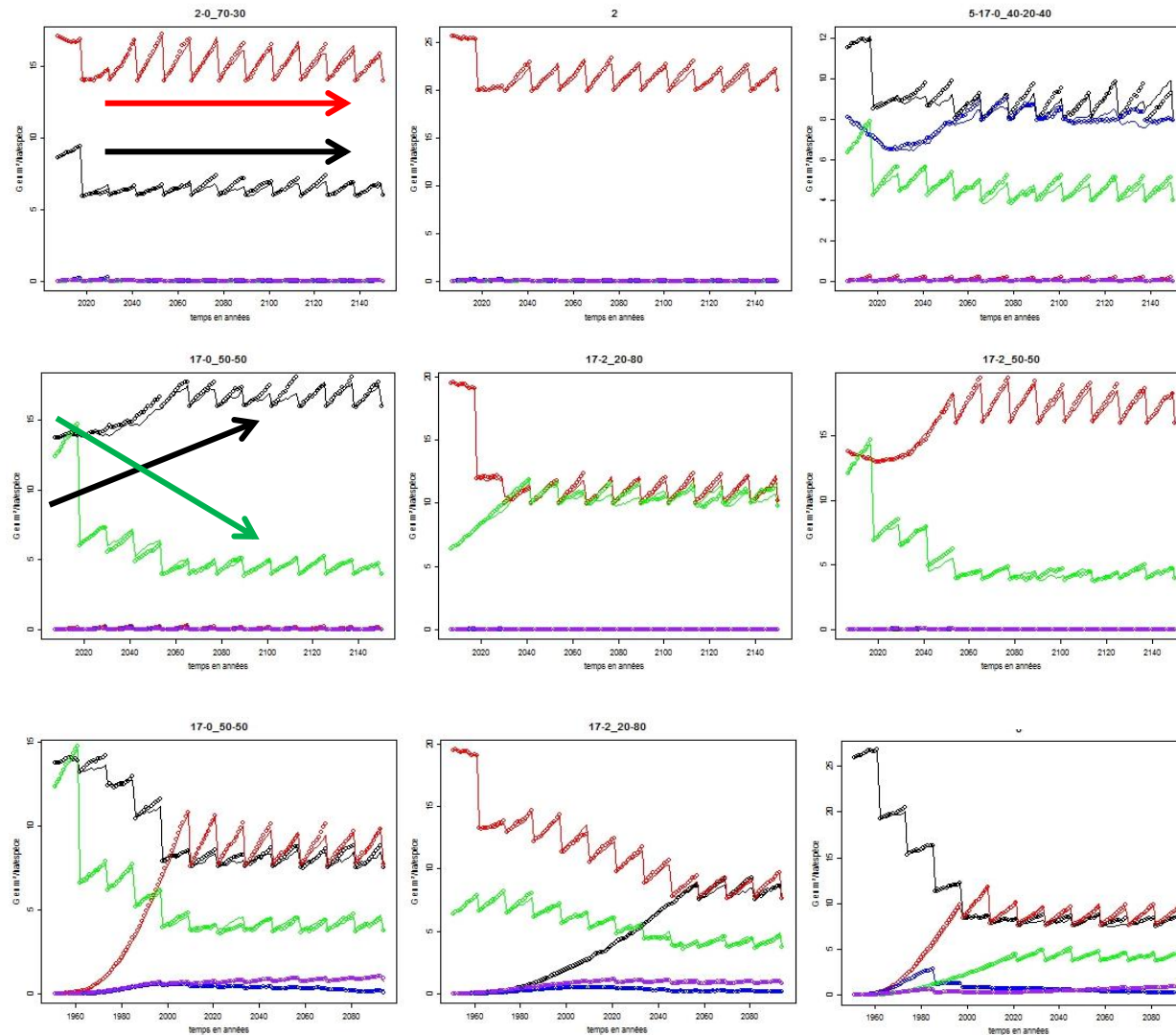
Epicéa
Sapin
Hêtre
Pin Sylv



Simulations avec climat actuel et RCP 4.5,
pour chaque composition sur un site

Modélisation et résultats

Avec gestion

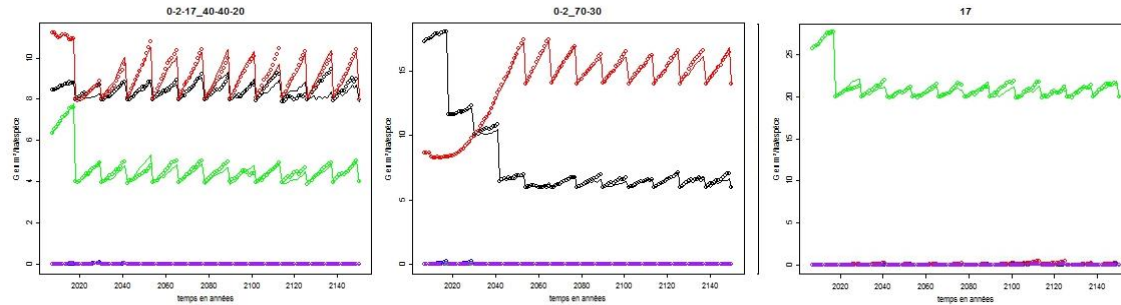


□ Stable

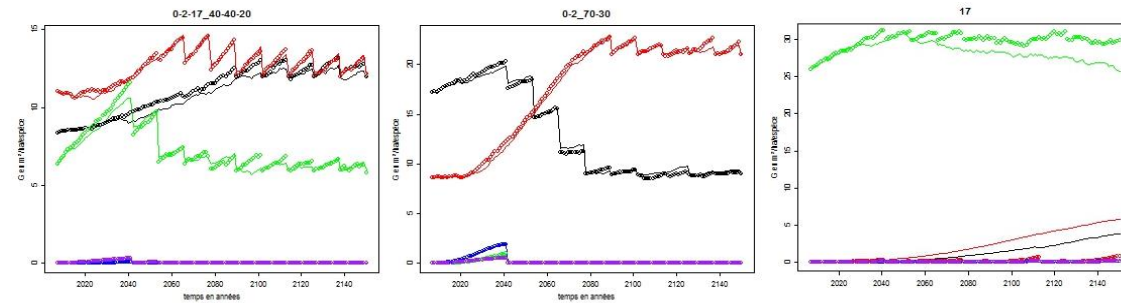
□ Inversé

□ Unique

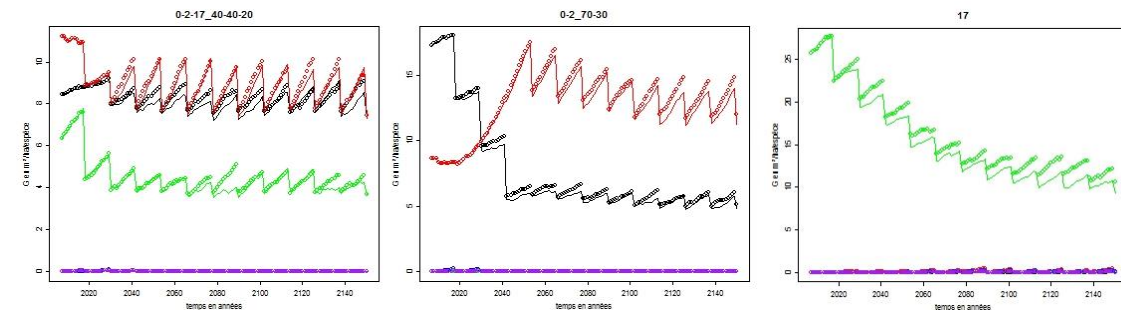
Modélisation et résultats



□ $G_{obj} = 20\text{m}^2/\text{ha}$

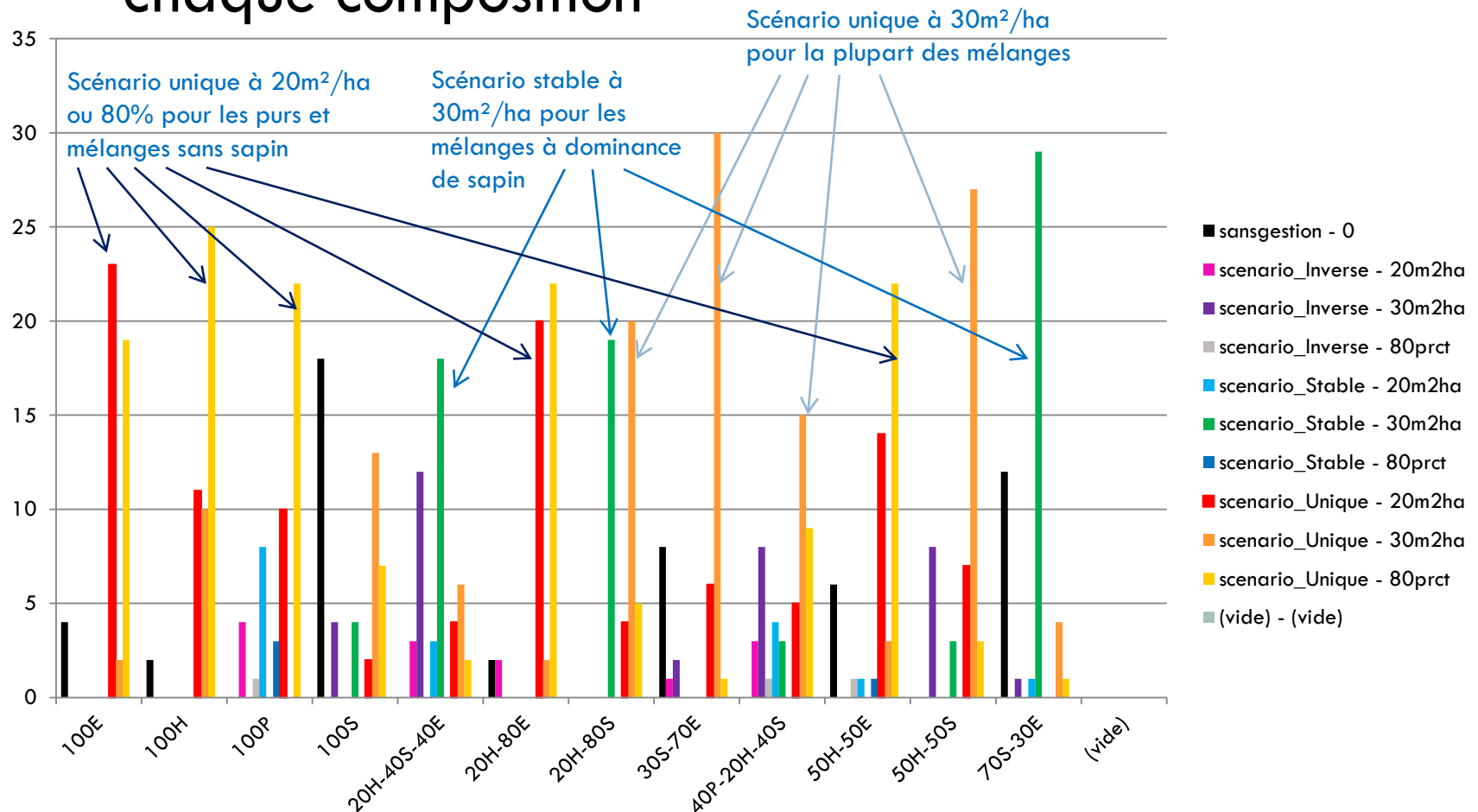


□ $G_{obj} = 30\text{m}^2/\text{ha}$



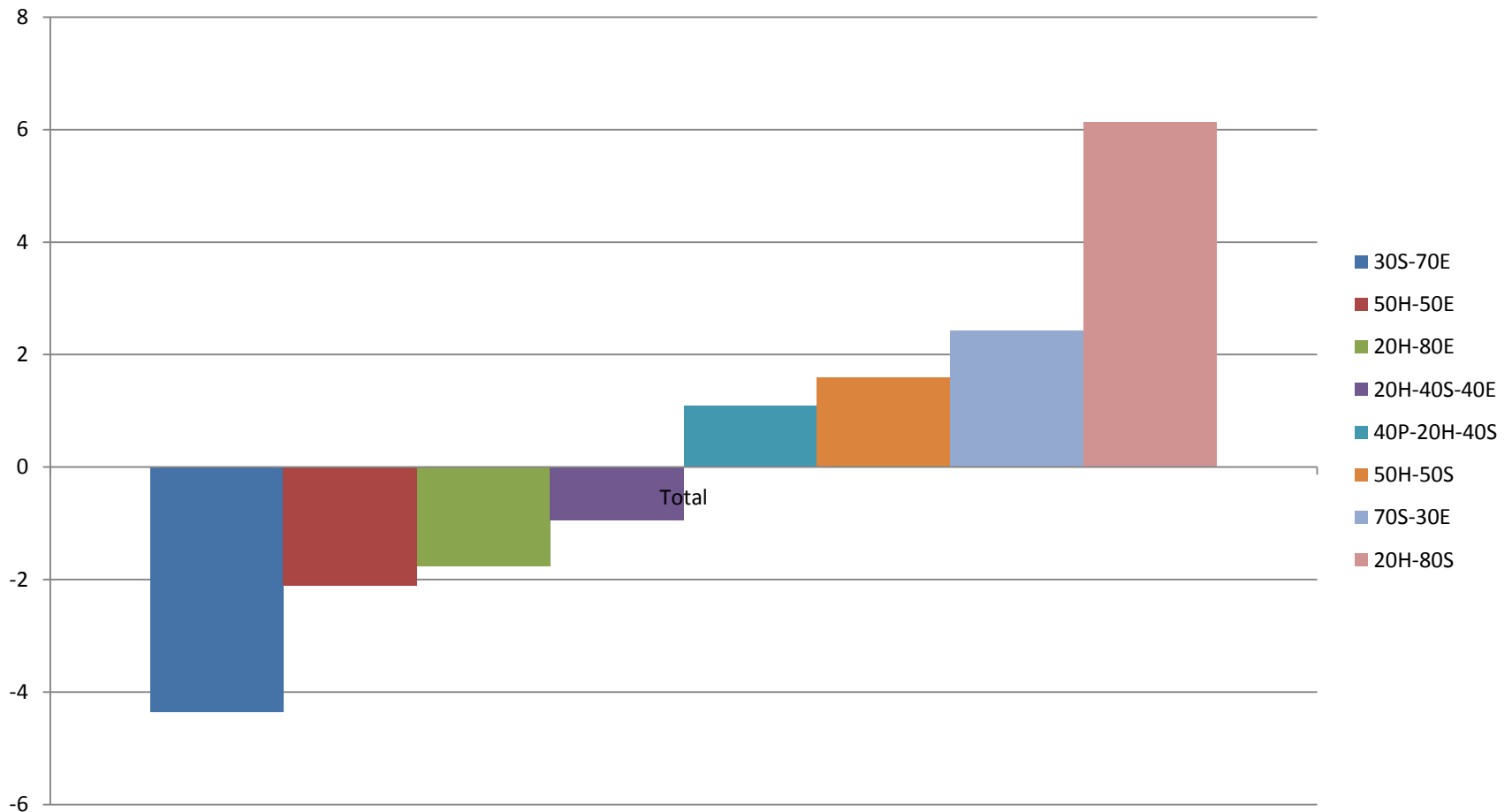
□ $G_{obj} = 80\%$

□ Fréquence des scénarios les plus productifs pour chaque composition



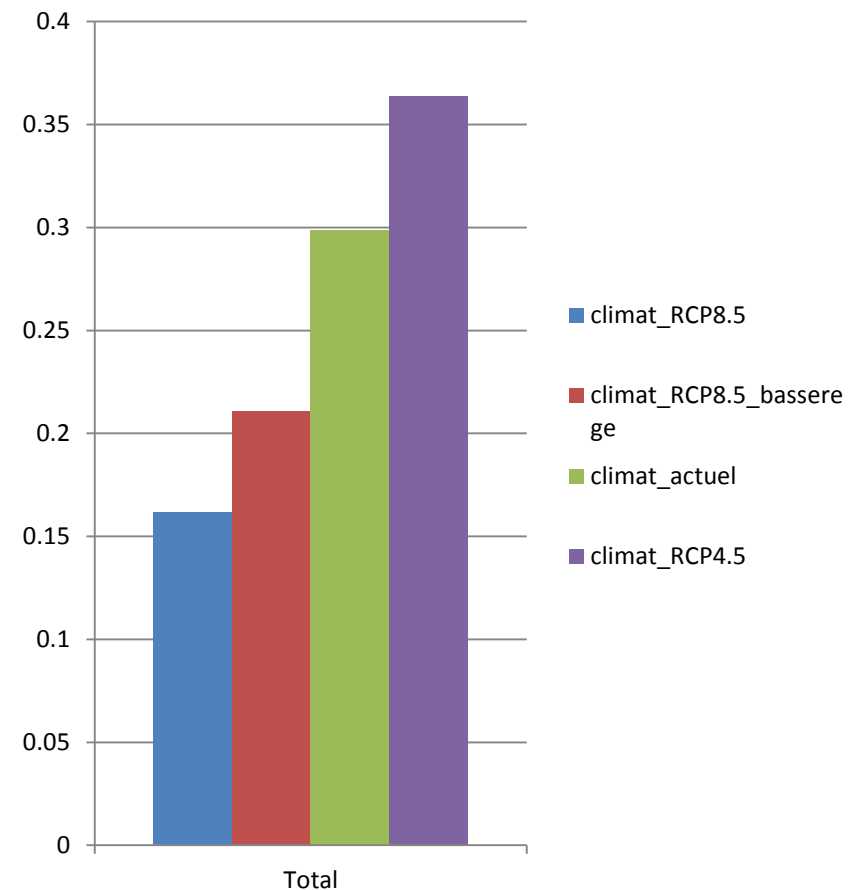
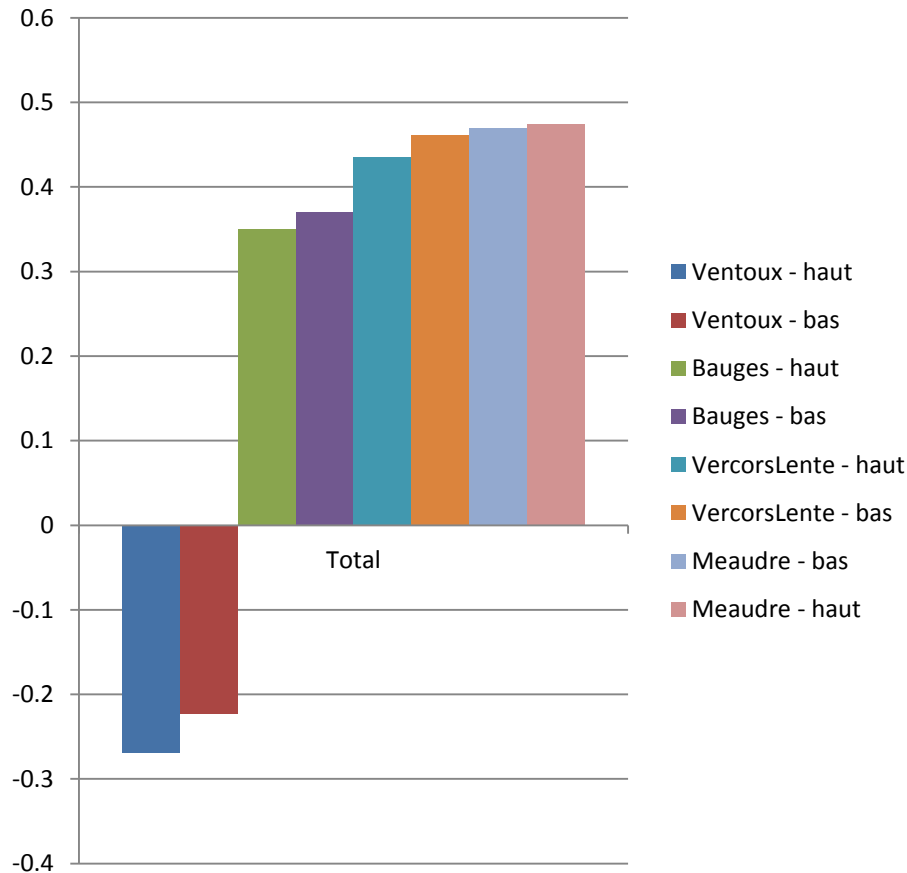
Modélisation et résultats

□ Diff G mélange et G pur en fonction de la composition initiale



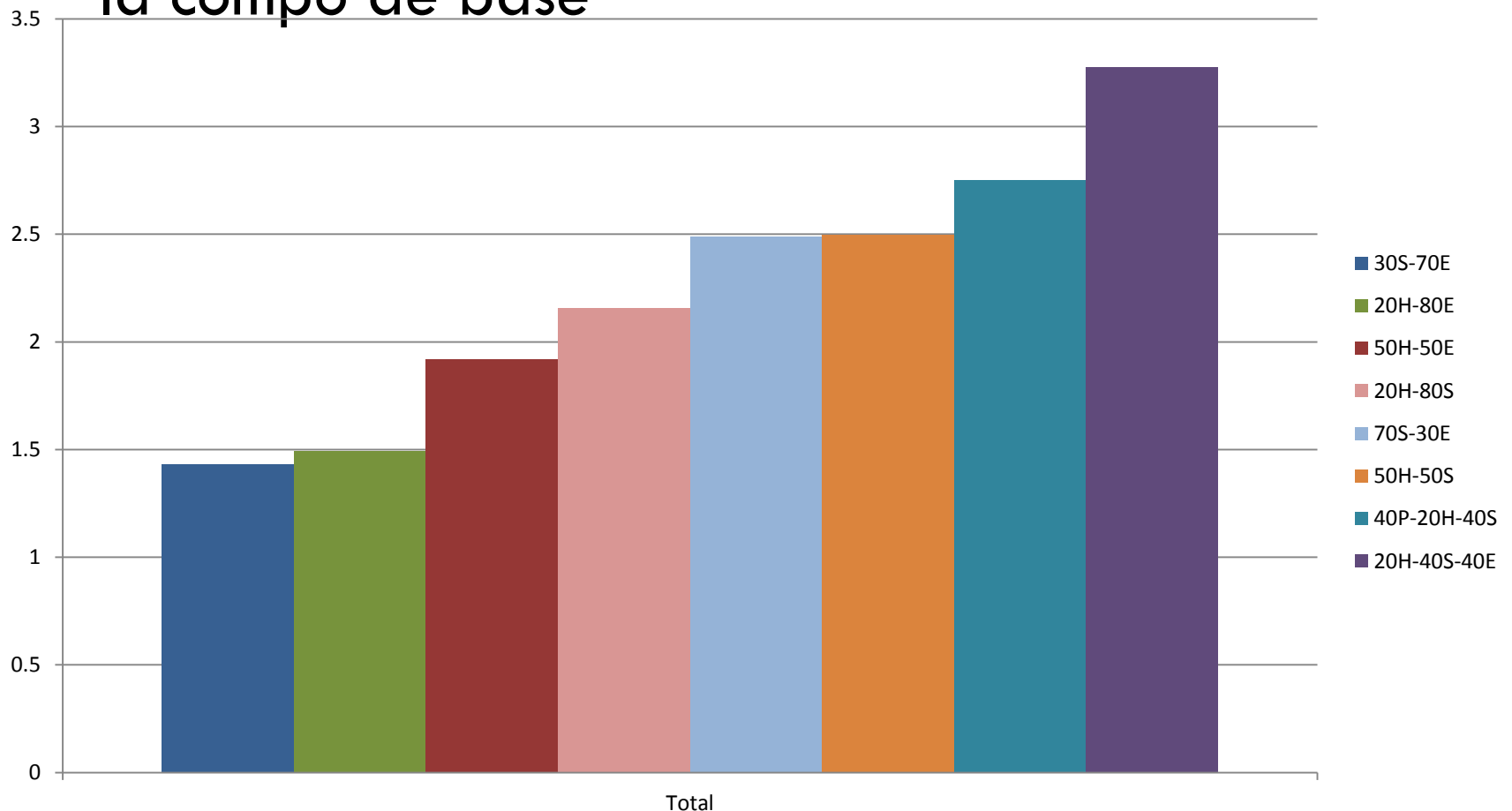
Modélisation et résultats

□ Diff G mélange et G pur en fonction du site et du climat



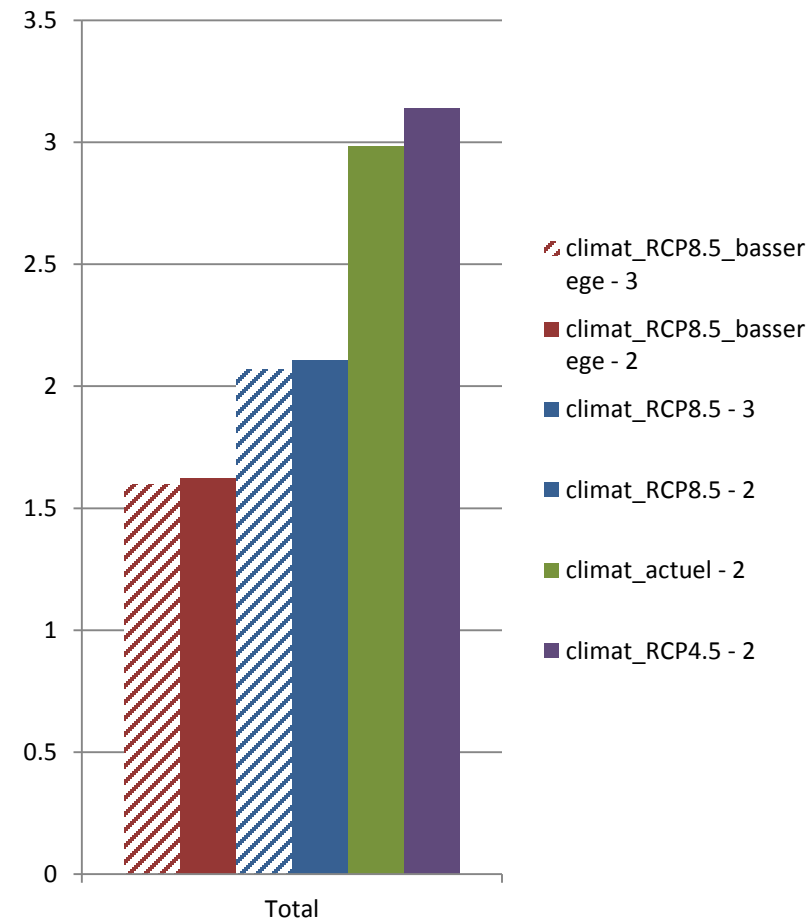
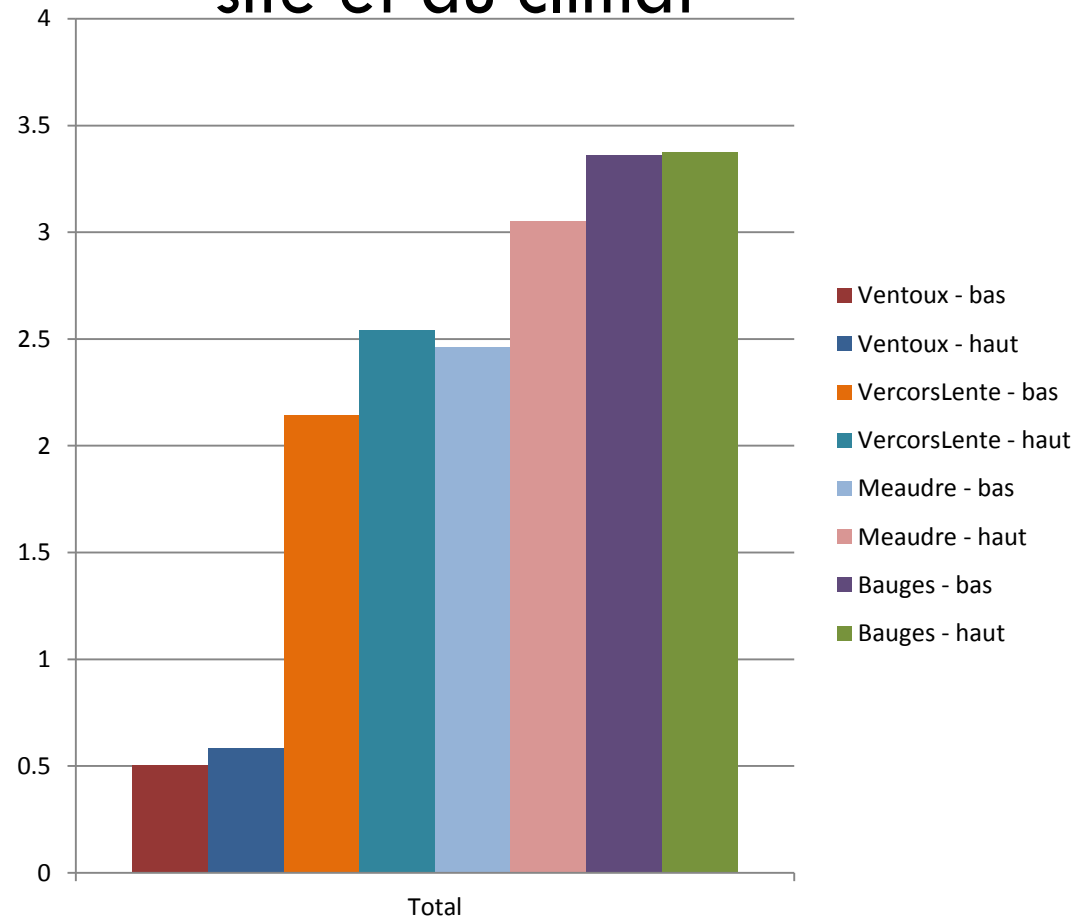
Modélisation et résultats

□ Diff Prod G mélange et Prod G pur en fonction de la compo de base



Modélisation et résultats

□ Diff Prod G mélange et Prod G pur en fonction du site et du climat



Annexe C.5 : Enquêtes réalisées auprès de gestionnaires de la zone Alpes-Méditerranée

- Synthèse des enquêtes pour la zone Alpes (C. Riond)
- Enquêtes réalisées pour la zone Méditerranée (P. Dreyfus)

Projet DISTIMACC

(« Diversité, STabilité et fonctionnement des écosystèmes forestiers : quelle Ingénierie et quels Mélanges pour l'Adaptation au Changement Climatique »)

Piloté par le CNRS (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CEFE, Montpellier), Xavier Morin, en partenariat avec Irstea (Grenoble) et l'ONF (pôles RDI d'Avignon et Chambéry)

Cofinancé (2014-2019) par le GIP ECOFOR

Synthèse des enquêtes auprès des Gestionnaires forestiers sur les mélanges, les conditions de leur gestion, leurs aptitudes et leurs vulnérabilités, dans le domaine des Alpes du Nord

Entretiens téléphoniques menés à l'ONF au 1^{er} trimestre 2017 par Catherine RIOND (ONF), avec :

- le responsable Forêt de l'agence Drôme-Ardèche
- le responsable de l'Unité Territoriale Drôme et Collines
- le responsable de l'Elaboration des Aménagements et animateur sylvicole de l'agence Isère
- le responsable de l'Unité Territoriale Vercors-Isère
- le responsable de l'Elaboration des Aménagements de l'agence Savoie

Cette synthèse a pour vocation d'illustrer la perception des mélanges par les gestionnaires et de mettre en lumière les points de difficultés soulevés.

L'échantillon des personnes interrogées n'étant pas représentatif de l'ensemble des gestionnaires, les résultats n'ont pas de validité statistique.

En particulier cette première synthèse n'intègre pas les massifs les plus septentrionaux de la zone.

Les PRINCIPAUX MELANGES existants, leurs caractéristiques

SP/HET :

Mélange considéré abondant et en équilibre dans le Sud du Vercors (partie Drôme-Royan), aux altitudes supérieures à 1000 m, où la proportion des 2 essences est assez équivalente et se maintient bien.

Plus au Nord (Nord du Vercors, Chartreuse, Bauges), le mélange est moins abondant et se situe plutôt sur les rebords externes des massifs, sur stations plus superficielles et/ou expositions plus chaudes.

SP/EPC/HET :

Le mélange intime pied à pied à 3 essences se rencontre principalement dans la partie Nord du massif du Vercors. Dans les autres massifs, d'après les gestionnaires il est moins abondant, soit parce qu'il est en voie de disparition du fait de la régression de l'épicéa (massifs les plus au Sud) et du fort dynamisme du hêtre, soit parce qu'il résulte plutôt d'une juxtaposition de bouquets d'essences liée à des conditions stationnelles particulières (dolines plantées en épicéa).

SP/EPC :

Mélange restreint à la zone Nord (Isère, Savoie), situé sur les plateaux d'altitude. En dessus de 1500 m, c'est l'épicéa qui est majoritaire surtout dans l'étage dominant, mais moins dans la régénération et les perches (sapin plus dynamique en régénération en l'absence d'itinéraire de renouvellement par trouées). Entre 1000 et 1500 m, le sapin est majoritaire aussi bien dans l'étage dominant que dans la régénération.

EPC/HET :

Mélange restreint à la zone Nord (Isère, Savoie), rare et représentant de faibles surfaces. Il ne s'agit pas d'un mélange en équilibre, il est transitoire et non recherché.

HET/PS et HET/PN :

Mélange restreint à la zone Sud (Drôme), constitué de futaies de pins adultes, avec un sous-étage de hêtre. Ces mélanges se situent plutôt dans le Diois, Haut-Diois et les Baronnies, et apparaissent en raison de la forte dynamique naturelle du hêtre et de l'abandon du résineux par les gestionnaires (coupes d'extractions fortes).

HET/CHENE PUBESCENT :

Mélange restreint à la zone Sud (Drôme), constitué de taillis de chêne, avec un sous-étage de hêtre. Ce mélange se situe plutôt dans le Diois, Haut-Diois, Saillans et Tricastin, et apparaît en raison de la forte dynamique naturelle du hêtre dans des zones souvent hors sylviculture en raison de la gestion non rentable.

Les grandes tendances des OBJECTIFS de GESTION

Type de traitement sylvicole et objectif de Structure des peuplements (horizontale, verticale ...) :

On cherche presque partout une structure irrégulière plutôt pied à pied ou par bouquet, sachant qu'il s'agit surtout d'accompagner la dynamique naturelle.

Lorsque l'épicéa est une essence objectif, les itinéraires préconisent plutôt des renouvellements par trouées et donc des peuplements irréguliers par parquet, mais ils sont encore peu mis en œuvre.

Coupes : guide sylvicole, objectifs en composition :

En martelage, les principales questions tournent autour :

- de la place de l'épicéa : a priori, peu de décisions explicites par rapport aux évolutions climatiques : on accompagne ou on subit les évolutions plus qu'on ne les anticipe. Cette essence restant économiquement intéressante par la qualité de son bois et la demande du marché, elle est souvent conservée, et n'est éliminée qu'en cas de problème sanitaire avéré.

- de la place du hêtre : presque partout, la forte dynamique du hêtre est constatée (le Nord du Vercors semble l'exception), et on a tendance à lutter contre cette essence plutôt que la gérer, également en raison de l'absence de

marché de sciage de hêtre dans la région. Le débouché reste le bois de chauffage (en local / affouage, ou pour des exploitants en bois bûches) mais la demande est forte et permet d'écouler les produits y compris au stade petit bois / bois moyen, ce qui permet souvent de garder cette essence en accompagnement. Cependant, sa place augmente petit à petit et nécessiterait dans certaines zones la mise en œuvre d'une sylviculture dédiée, alors qu'il existe peu d'itinéraires à dominance de hêtre dans les guides.

Régénération, travaux (obtention de la régénération, succès/échecs, raisons) :

Traditionnellement, il s'agit de travaux de dégagement/dépressage au profit des résineux (Epicéa et/ou Sapin selon le contexte) réalisés soit immédiatement après la coupe, soit à mi rotation. Un seul passage entre 2 coupes.

Quasiment pas de plantations et quelques essais de travail du sol (crochetage ou décapage) pour lutter contre la concurrence herbacée et favoriser l'installation des semis, surtout en épicéa.

Le hêtre se régénère partout facilement.

Les semis de sapin s'installent plutôt bien, mais atteignent plus difficilement le stage de régénération acquise, soit en raison de la concurrence, soit à cause de la pression du gibier.

La régénération des épicéas est plus aléatoire et semble plus déficitaire dans les contextes stationnels frais/drainés légèrement acides, tout en sachant que les itinéraires de renouvellement par trouées, plus favorables pour l'épicéa, ne sont pas majoritaires.

Les DIFFICULTES rencontrées

Gestion du mélange :

A l'exception de la zone du Nord du Vercors, le mélange pied à pied à 3 essences semble assez difficile à maintenir en dehors de contextes stationnels particuliers. Il se maintient surtout grâce à une lutte importante contre le hêtre (en coupe et en travaux).

Le mélange HET/EPC est encore moins présent et peu stable (souvent mélange à 2 strates), en raison de la forte concurrence du hêtre vis-à-vis d'une essence de lumière telle que l'épicéa.

Le mélange SP/HET semble de loin le plus favorable à obtenir et maintenir, avec pourtant une difficulté grandissante de régénération du sapin liée à l'augmentation de la pression du gibier.

Problèmes d'adaptation stationnelle, sanitaires :

Pas de réels problèmes stationnels ou sanitaires globalement pour le Sapin ou le Hêtre, en revanche une inquiétude et des dépérissements constatés sur l'épicéa :

- dans la zone la plus au Sud,
- dans la zone Nord, sur stations superficielles, quelle que soit l'altitude (contextes de plateaux), avec attaques parasitaires (scolytes).

Quelles autres Mesures d'Adaptation aux Changements Climatiques ?

... ou à d'autres changements (pressions, demande/débouché, moyens humains, avancées techniques...)

Introduction d'essences :

Quelques essais, sous forme de points d'appui dans l'objectif d'obtenir plutôt des peuplements en mélanges.

Intérêt particulier pour les Cèdres, les Douglas, les Mélèzes et parfois des Sapins de Turquie.

Pas de volonté de constituer des surfaces conséquentes et difficultés liées à la réglementation de la convention alpine, qui conduit à une limitation des financements possibles pour les essences non autochtones.

Diminution des diamètres d'exploitabilité :

La question n'est pas tranchée mais se pose à chaque révision d'aménagement.

Projet DISTIMACC

(« **D**iversité, **S**tabilité et fonctionnement des écosystèmes forestiers :
quelle Ingénierie et quels Mélanges pour l'Adaptation au Changement Climatique »)

piloté par le CNRS (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CEFE, Montpellier), Xavier Morin,
en partenariat avec Irstea (Grenoble)
et l'ONF (pôles RDI d'Avignon et Chambéry)

Cofinancé (2014-2019) par le GIP ECOFOR

**Enquête auprès des Gestionnaires forestiers
sur les Mélanges,
les conditions de leur Gestion,
leurs Aptitudes et leurs Vulnérabilités
sur le domaine Provence-Alpes du Nord**

Service gestionnaire : **ONF**
Unité Territoriale Luberon
Agence Bouches-du-Rhône-Vaucluse

Personne contactée : **Jérôme Guyot (RUT)**

Date : **19 octobre 2017**

*** DÉFINITION :**

Taillis mélangé de ces 2 espèces. Spatialement, la station influence la répartition des 2 espèces au sein d'un même peuplement : Chêne pubescent dans les parties les plus favorables (petits vallons), Chêne vert sur les zones les plus « sèches », avec gradient de mélange entre ces deux situations (phénomène bien connu).

Préciser si possible la définition utilisée localement pour le mélange : seuil mini par essence ? (en couvert, en surface terrière ?)

*** LOCALISATION et IMPORTANCE sur l'entité géographique considérée (UT, forêt, massif) :**

- en surface (réelle, potentielle) : *env. 10 000 ha (l'UT correspond à 30 000 ha de forêts publiques gérées)*

- ou, si surface réduite, importance d'un autre point de vue : adaptation au climat, possibilités de gestion sylvicole, services de production, protection, écologique/biodiv., paysage, récréation)

*** ÉVOLUTION éventuelle, CONSTATÉE ou SOUHAITÉE :**

Structure actuelle (typologie) ? Et objectif (% recherchés des différentes essences) ? Évolution vers ?

Tendance à favoriser le Chêne pubescent, mais les contraintes stationnelles évoquées précédemment limitent fortement cette possibilité.

*** GESTION SYLVICOLE :**

Type de traitement sylvicole et Structure des peuplements (horizontale, verticale ...), :

Taillis.

Coupes : guide sylvicole, marquage, exploitation, vente/débouchés/acheteurs : *(et préciser si possible les consignes données en début de martelage, l'objectif en G après coupe, la rotation des coupes)*

Coupes de taillis simple.

Régénération, travaux (obtention de la régénération, succès/échecs, raisons) : *(et préciser si possible les types de travaux réalisés et au profit de quelle essence ? Travail du sol ? Dégagements ? Dépressage ? Plantations ?)*

*** DIFFICULTÉS :**

Gestion du mélange :

Problèmes d'adaptation stationnelle, sanitaires :

Un peu plus d'attaques de Bupreste sur le Chêne vert (en 2017) ... Attaques peut-être moins visibles sur Ch. pubescent

*** DÉFINITION :**

Futaie de Pin d'Alep avec sous-étage d'un Chêne ou des deux en taillis.

Préciser si possible la définition utilisée localement pour le mélange : seuil mini par essence ? (en couvert, en surface terrière ?)

*** LOCALISATION et IMPORTANCE sur l'entité géographique considérée (UT, forêt, massif) :**

- en surface (réelle, potentielle) : *env. 5 000 ha (l'UT correspond à 30 000 ha de forêts publiques gérées)*

- ou, si surface réduite, importance d'un autre point de vue : adaptation au climat, possibilités de gestion sylvicole, services de production, protection, écologique/biodiv., paysage, récréation)

*** ÉVOLUTION éventuelle, CONSTATÉE ou SOUHAITÉE :**

Structure actuelle (typologie) ? Et objectif (% recherchés des différentes essences) ? Évolution vers ?

Objectif de maintien de ce mélange et de cette structure.

Souhait de maintenir le Pin d'Alep, car bien adapté aux stations, et produits vendables.

*** GESTION SYLVICOLE :**

Type de traitement sylvicole et Structure des peuplements (horizontale, verticale ...), :

Futaie de Pin d'Alep sur Taillis de Chêne.

Coupes : guide sylvicole, marquage, exploitation, vente/débouchés/acheteurs : *(et préciser si possible les consignes données en début de martelage, l'objectif en G après coupe, la rotation des coupes)*

Coupes d'amélioration dans la futaie de Pin ; en principe, juste après coupe de taillis simple pour le sous-étage.

Débouchés :

- Pin d'Alep -> trituration, bois-énergie ; *des perspective de produits mieux valorisés ? (il existe une volonté) ;*

- Chênes : bois de feu uniquement *(trop petits pour rentrer dans les critères dimensionnels pour plaquettes bois-énergie).*

Régénération, travaux (obtention de la régénération, succès/échecs, raisons) : *(et préciser si possible les types de travaux réalisés et au profit de quelle essence ? Travail du sol ? Dégagements ? Dépressage ? Plantations ?)*

Difficile de maintenir le Pin car les rejets de taillis sont très concurrentiels en cas de coupe de taillis simple.

Exploitation généralement mécanisée (sauf pentes fortes) ; or, quand une coupe est marquée dans les pins, sans coupe du taillis, celui-ci est écrasé par les abatteuses (obligation de repasser pour couper proprement).

Solution mise en œuvre : ouverture de cloisonnements d'exploitation, et veiller à ce qu'ils soient utilisés.

*** DIFFICULTÉS :**

Gestion du mélange :

Cf. ci-dessus.

Problèmes d'adaptation stationnelle, sanitaires :

*** DÉFINITION :**

Futaie de Hêtre avec sous-étage d'un Chêne ou des deux en taillis.

Préciser si possible la définition utilisée localement pour le mélange : seuil mini par essence ? (en couvert, en surface terrière ?)

*** LOCALISATION et IMPORTANCE sur l'entité géographique considérée (UT, forêt, massif) :**

- en surface (réelle, potentielle) :

FC de Lagarde d'Apt (84). Env. 30 ha

- ou, si surface réduite, importance d'un autre point de vue : adaptation au climat, possibilités de gestion sylvicole, services de production, protection, écologique/biodiv., paysage, récréation)

Intérêt patrimonial et écologique du Hêtre en limite d'aire climatique.

*** ÉVOLUTION éventuelle, CONSTATÉE ou SOUHAITÉE :**

Structure actuelle (typologie) ? Et objectif (% recherchés des différentes essences) ? Évolution vers ?

Évolution possible par disparition du Hêtre, qui est en limite d'aire de compatibilité climatique ?

*** GESTION SYLVICOLE :**

Type de traitement sylvicole et Structure des peuplements (horizontale, verticale ...), :

Coupes : guide sylvicole, marquage, exploitation, vente/débouchés/acheteurs : *(et préciser si possible les consignes données en début de martelage, l'objectif en G après coupe, la rotation des coupes)*

Une coupe (8 ha) du taillis de Chêne, sans coupe dans le Hêtre.

Régénération, travaux (obtention de la régénération, succès/échecs, raisons) : *(et préciser si possible les types de travaux réalisés et au profit de quelle essence ? Travail du sol ? Dégagements ? Dépressage ? Plantations ?)*

*** DIFFICULTÉS :**

Gestion du mélange :

Problèmes d'adaptation stationnelle, sanitaires :

Quelques signes de la canicule de 2003 sur le Hêtre, mais pas alarmant

*** DÉFINITION :**

Mélange de Hêtre et Chêne pubescent, tous les deux en taillis.

Préciser si possible la définition utilisée localement pour le mélange : seuil mini par essence ? (en couvert, en surface terrière ?)

*** LOCALISATION et IMPORTANCE sur l'entité géographique considérée (UT, forêt, massif) :**

- en surface (réelle, potentielle) :

FC de St-Martin-de-Castillon (84). Env. 10 ha.

(N.B. : env. 70 ha de Hêtre pur à proximité).

- ou, si surface réduite, importance d'un autre point de vue : adaptation au climat, possibilités de gestion sylvicole, services de production, protection, écologique/biodiv., paysage, récréation)

Intérêt patrimonial et écologique du Hêtre en limite d'aire climatique.

*** ÉVOLUTION éventuelle, CONSTATÉE ou SOUHAITÉE :**

Structure actuelle (typologie) ? Et objectif (% recherchés des différentes essences) ? Évolution vers ?

Stable.

*** GESTION SYLVICOLE :**

Type de traitement sylvicole et Structure des peuplements (horizontale, verticale ...), :

Taillis

Coupes : guide sylvicole, marquage, exploitation, vente/débouchés/acheteurs : *(et préciser si possible les consignes données en début de martelage, l'objectif en G après coupe, la rotation des coupes)*

Pas de coupes car pente forte (flanc de vallon).

Régénération, travaux (obtention de la régénération, succès/échecs, raisons) : *(et préciser si possible les types de travaux réalisés et au profit de quelle essence ? Travail du sol ? Dégagements ? Dépressage ? Plantations ?)*

*** DIFFICULTÉS :**

Gestion du mélange :

Problèmes d'adaptation stationnelle, sanitaires :

Forte sécheresse 2017 : dès la mi-août, feuillage sec, tant pour le Chêne que pour le Hêtre, malgré la situation en ubac.

Surveiller la reprise de végétation au printemps 2018.

*** DÉFINITION :**

Futaie éparse de Cèdre dans des taillis de Chêne vert et/ou pubescent. En ubac du Petit Luberon (ou plus bas, FC Oppède-le-Vieux).

*** MOTIVATION, OBJECTIF :**

En remplacement de quels types de peuplements ?

Évolution de certains taillis vers cette structure avec futaie clairsemée de Cèdre.

Risque de voir le Cèdre prendre une place trop importante et constituer un couvert fermé, défavorable à de nombreuses espèces (flore, faune ...)

Quels éléments y incitent ? (expérience locale, ou voisine)

Localisation & Importance potentielle (en surface, ou d'un autre point de vue) :

*** GESTION ENVISAGÉE POUR L'OBTENIR :**

Par traitement sylvicole ? (préciser les actions au niveau des coupes et les actions au niveau des travaux)

Par introduction (plantation) ?

*** GESTION SYLVICOLE IMAGINÉE (une fois le mélange obtenu) :**

Structure des peuplements (horizontale, verticale ...), **type de traitement sylvicole :**

Coupes : guide sylvicole, marquage, exploitation, vente/débouchés/acheteurs : *(et préciser si possible les consignes données en début de martelage, l'objectif en G après coupe, la rotation des coupes)*

On ne favorise pas le Cèdre (cf. risque ci-dessous). Sans pour autant l'éliminer.

Régénération, travaux (obtention de la régénération, succès/échecs, raisons) : *(et préciser si possible les types de travaux réalisés et au profit de quelle essence ? Travail du sol ? Dégagements ? Dépressage ? Plantations ?)*

*** DIFFICULTÉS imaginées, RISQUES, mesures envisageables en cas de difficulté :**

Obtention du mélange :

Gestion du mélange :

Problèmes d'adaptation stationnelle, sanitaires :

En descendant en altitude, le Cèdre se trouve dans des situations plus sèches, qui peuvent lui être défavorables ; la tendance est au contraire de le conseiller vers des altitudes plus élevées qu'actuellement.

*** DÉFINITION :**

Futaie mélangée de Cèdre avec un peu de Pin noir (5 à 10 %, à l'origine)

*** LOCALISATION et IMPORTANCE sur l'entité géographique considérée (UT, forêt, massif) :**

- en surface (actuelle) :

Quelques hectares ou dizaines d'hectares sur le Luberon.

- ou, si surface réduite, importance d'un autre point de vue : adaptation au climat, possibilités de gestion sylvicole, services de production, protection, écologique/biodiv., paysage, récréation)

Le Pin noir est plus favorable à la biodiversité (alors qu'un couvert complet de Cèdre élimine presque tout en-dessous de lui). La concurrence du Cèdre est favorable à la conformation du Pin (élagage naturel, croissance en hauteur).

*** MOTIVATION, OBJECTIF de l'abandon :**

Quels éléments incitent à cet abandon ? (expérience locale, ou voisine)

Les pins sont très âgés (datent vers 1860 environ), et meurent progressivement, sans possibilité de régénération sous le couvert de Cèdre. Leur proportion, déjà faible, est en très forte réduction.

*** GESTION de TRANSITION envisagée :**

Transition vers quel type de peuplement (composition, structure) ?

- monospécifique ?

- autre mélange (auquel cas, signaler la fiche « Mélange existant », « Mélange envisagé » correspondante)

Coupes, interventions, travaux permettant la transition (indiquer si recours à la plantation) ?

*** DIFFICULTÉS imaginées, RISQUES, Mesures envisageables en cas de difficulté :**

Gestion de la transition :

Problèmes sanitaires :

Quelles autres Mesures d'Adaptation aux Changements Climatiques ?
... ou à d'autres changements (pressions, demande/débouché, moyens humains, avancées tech. ...)

*** Changement d'essence-objectif en peuplement monospécifique ?**

- par changement de priorité ?

- par migration assistée (=plantation) d'essences locales (même massif, région) ?

Pin maritime dépérissant en FD de St-Lambert (84) : plantation de Cèdre – Env. 10 ha

- par migration assistée (=plantation) d'essences présentes ailleurs en France ?

- par migration assistée (=plantation) d'essences/provenances à introduire ?

*** Changements de traitement de peuplements existants**

*** CC => autres façons de prendre en compte les Conditions Stationnelles ?**

- climat

- altitude, expo

- sol

- topographie, masque, confinement, pente

Projet DISTIMACC

(« **D**iversité, **S**tabilité et fonctionnement des écosystèmes forestiers :
quelle Ingénierie et quels Mélanges pour l'Adaptation au Changement Climatique »)

piloté par le CNRS (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CEFE, Montpellier), Xavier Morin,
en partenariat avec Irstea (Grenoble)
et l'ONF (pôles RDI d'Avignon et Chambéry)

Cofinancé (2014-2019) par le GIP ECOFOR

**Enquête auprès des Gestionnaires forestiers
sur les Mélanges,
les conditions de leur Gestion,
leurs Aptitudes et leurs Vulnérabilités
sur le domaine Provence-Alpes du Nord**

Service gestionnaire : **ONF**
Unité Territoriale Ventoux
Agence Bouches-du-Rhône-Vaucluse

Personne contactée : **Olivier Delaprisson (RUT)**

Date : **5 septembre 2016 + 21, 23 septembre 2016**

*** DÉFINITION :**

*Hêtre et Sapin pectiné, + Pin sylvestre dans certains peuplements
Mélange en place (« à maturité », qui « fonctionne »)*

*** LOCALISATION et IMPORTANCE sur l'entité géographique considérée (UT, forêt, massif) :**

- en surface (réelle, potentielle) :

Quelques 100aines d'hectares sur le Ventoux, versant nord, au-dessus de 900-1000 m (sans compter la Réserve Biologique Intégrale, côté Est, sur pentes souvent très fortes et substrats très rocheux).

- ou, si surface réduite, importance d'un autre point de vue : adaptation au climat, possibilités de gestion sylvicole, services de production, protection, écologique/biodiv., paysage, récréation)

*** GESTION SYLVICOLE :**

Structure des peuplements (horizontale, verticale ...), **type de traitement sylvicole :**

Futaie irrégulière mélangée, pied à pied ou par petits bouquets.

Coupes : guide sylvicole, marquage, exploitation, vente/débouchés/acheteurs :

Guides sylvicoles pour la région : pas d'itinéraires sylvicoles précis pour gérer les mélanges.

Coupes « classiques » correspondant au traitement en futaie régulière.

Produits : - Hêtre <= 20-25 cm : bois de feu, plaquettes, bûchette

- Hêtre gros diamètre : faible marché local => sciage (palette), ou bois-bûche (refendu)

- Sapin gros diamètre : pas de marché local => nombreux invendus

- Sapin petit diamètre : moins défavorable => sciage (palette), trituration

- Pin sylvestre : => sciage, trituration

Forte pente => pas de cloisonnement, coupes non mécanisables => exploitation difficile => coupes souvent invendues.

Régénération, travaux (obtention de la régénération, succès/échecs, raisons) :

Régénération : favorisée lors des coupes « futaie irrégulière ».

Difficulté de régénération pour le Pin sylvestre (manque de zones en pleine lumière).

Pression +/- forte des ongulés (début vers 1960, pression forte depuis une 15ains d'années), notamment sur le Sapin.

*** DIFFICULTÉS :**

Gestion du mélange :

Pas de difficulté majeure pour garder l'équilibre entre Sapin (sauf s'il dépérit) et Hêtre ; Pin sylvestre plus difficile à maintenir lors de la phase de régénération.

Difficulté à trouver des exploitants capables d'exploiter correctement une coupe de futaie irrégulière (peu de bûcherons assez qualifiés)

Problèmes d'adaptation stationnelle, sanitaires :

** Sapin, pérennité menacée :*

- dépérissement / sécheresses, surtout depuis 2003 : n'est plus essence-objectif en dessous de 1300 m ;

- quelle que soit l'altitude, forte pression des ongulés au stade régénération

- parasitisme par le Gui : tous les gros sapins sont gûtés

** Pin sylvestre : également gûté.*

** Hêtre : le moins menacé (en versant nord, à ces altitudes).*

*** DÉFINITION :**

Mélange résultant de la « remontée biologique » du Hêtre (et autres feuillus de moindre hauteur) sous vieux peuplements de Pin noir/sylvestre (le plus souvent, il s'agit de plantations RTM, réalisées jusqu'au début du 20^e siècle, ou jusqu'aux chantiers de chômage de 1936)

*** LOCALISATION et IMPORTANCE sur l'entité géographique considérée (UT, forêt, massif) :**

- en surface (réelle, potentielle) :

Plusieurs 100aines d'hectares sur le Ventoux, en versant sud surtout ; dynamique encore en cours, difficile à évaluer (régénération de Hêtre sous couvert), surface potentielle sans doute nettement plus importante. (N.B. : dynamique présente dans une grande partie de l'arrière-pays méditerranéen). Secteurs où la dynamique est particulièrement nette : Série des Pins noirs de Perrache en FC de Bédoin, secteur du Col de la Frache, etc.

- ou, si surface réduite, importance d'un autre point de vue : adaptation au climat, possibilités de gestion sylvicole, services de production, protection, écologique/biodiv., paysage, récréation)

*** GESTION SYLVICOLE :**

Structure des peuplements (horizontale, verticale ...), type de traitement sylvicole :

Apparition de la régénération du Hêtre sous le couvert des pins adultes : dynamisme fort en termes d'apparition (selon distance des peuplements sources) et de croissance (demi-ombre idéale, sous le couvert +/- clair des pins) On s'oriente vers une structure par bouquets, notamment parce que la volonté de maintenir les pins conduit à créer des trouées assez vastes (2500, 3000 m²) pour stimuler l'apparition d'une abondante régénération de Pin. Futaie par bouquets (de Pin et de Hêtre, avec sans doute des situations plus floues, +/- pied à pied dans certaines parties des parcelles).

Coupes : guide sylvicole, marquage, exploitation, vente/débouchés/acheteurs :

Guide sylvicole : quelques indications assez générales dans le Guide des Sylvicultures de Montagne – Alpes du Sud françaises.

a) En phase actuelle de transition :

Coupes de régénération du peuplement adulte de Pin, en marquant les éventuels gros hêtres (exploitables lors de la même coupe). Pour réduire les hêtres plus petits : (1) soit une clause précise que l'exploitant doit les couper (quitte à les laisser sur place), le prix de la coupe tenant compte de cette contrainte, (2) soit vente de petits lots « bûchette » à des particuliers, (3) soit (plus coûteux, mais plus probable) passage des ouvriers ONF, après l'exploitation et le débardage des pins, visant à réduire le Hêtre suffisamment pour que la régénération de Pin puisse s'installer.

b) Une fois que le mélange par bouquets (de Pin et de Hêtre) est obtenu :

Coupes a priori en même temps, donnant 2 types de produits : Hêtre <= 20-25 cm (bois de feu, plaquettes, bûchette), Pin (palette, ... peut-on espérer de la charpente ?).

Régénération, travaux (obtention de la régénération, succès/échecs, raisons) :

Coupes de régénération : coupe d'ensemencement forte, apportant de la lumière ; puis, coupe définitive. Peut-être un travail du sol pour favoriser la régénération de Pin (et lutter contre le Hêtre ?) : crocheting, charrue forestière ?

*** DIFFICULTÉS :**

Gestion du mélange :

Difficulté à garder un équilibre, à maintenir le Pin, notamment lors de la phase de régénération, et à cause de la capacité du Hêtre à rejeter de souche.

Problèmes d'adaptation stationnelle, sanitaires :

Question de la pérennité des hêtres : le dynamisme fort aux stades régénération, fourré, gaulis, sous couvert des pins, ne garantit pas que le Hêtre puisse constituer des peuplements +/- pleins, de grande hauteur ; dépend des conditions stationnelles (altitude, etc.).

Notamment en contexte de réchauffement climatique.

*** DÉFINITION :**

** Pin noir d'Autriche + Cèdre de l'Atlas, en mélanges constitués à partir des reboisements RTM anciens de ces deux espèces, plantées séparément. Chêne pubescent en accompagnement (N.B. : les gros vieux chênes n'existent plus : coupés ou morts).*

** Ces mélanges sont apparus en bordure des parquets mono-spécifiques, en extension, ou par inter-pénétration. Les parquets mono-spécifiques restent majoritaires.*

*** LOCALISATION et IMPORTANCE sur l'entité géographique considérée (UT, forêt, massif) :**

- en surface (réelle, potentielle) :

Concerne moins d'une 100aine d'hectares sur le Ventoux, versant sud, au sein de la Série des Cèdres (400 ha).

Altitude 600-1100 m.

- ou, si surface réduite, importance d'un autre point de vue : adaptation au climat, possibilités de gestion sylvicole, services de production, protection, écologique/biodiv., paysage, récréation)

*** GESTION SYLVICOLE :**

Structure des peuplements (horizontale, verticale ...), **type de traitement sylvicole :**

Mélanges par bouquets, ou pied à pied, à divers degrés d'imbrication.

Coupes : guide sylvicole, marquage, exploitation, vente/débouchés/acheteurs :

** Guides sylvicoles pour la région : pas d'itinéraires sylvicoles précis pour gérer les mélanges.*

** Coupes de futaie irrégulière ; les parquets mono-spécifiques restent traités en régulier (le marquage des coupes s'adapte selon la surface de mélange et de mono-spécifique dans l'unité de gestion !)*

Régénération, travaux (obtention de la régénération, succès/échecs, raisons) :

Régénération : favorisée lors des coupes « futaie irrégulière » (là encore, adaptation selon la proportion du mélange dans l'unité de gestion).

N.B. : les deux espèces ont sensiblement le même âge d'exploitabilité, de 100-110 ans. On pourrait pousser le Cèdre plus loin pour avoir des gros diamètres (c'est le bois de cœur qui est recherché) ; il s'agit uniquement d'un petit marché de niche, localement.

*** DIFFICULTÉS :**

Gestion du mélange :

Dynamique apparemment plus forte du Pin noir ... Les semis de Cèdre apparaissent plus facilement, en abondance, mais lorsque les semis de Pin noir parviennent à s'installer, leur croissance est plus forte, et ils sont vite plus résistants à l'abroustissement (aiguilles longues, piquantes, bourgeon résineux).

Problèmes d'adaptation stationnelle, sanitaires :

** Les deux espèces sont plutôt résistantes à la sécheresse, même si on a observé un certain jaunissement temporaire, hivernal, du Cèdre, il y a quelques années, après une série d'années sèches.*

** Le Cèdre est bien adapté aux sols sur calcaires fissurés, mais il souffre lorsque son enracinement rencontre des horizons argileux ou des encroûtements calcaires (baisse de croissance, instabilité au vent).*

** Processionnaire sur Pin noir ...*

*** DÉFINITION :**

Issu de reboisement FFN des années 1970, par plantation de doubles lignes de Pin noir d'Autriche ou, moins fréquemment, de Cèdre de l'Atlas, dans des taillis pauvres de Chêne pubescent (qui subsiste en bandes de 10-15 m de largeur).

Mélange existant, mais instable, et dont la structure spatiale (voire la composition) est en train d'évoluer, notamment du fait des coupes.

*** LOCALISATION et IMPORTANCE sur l'entité géographique considérée (UT, forêt, massif) :**

- en surface (réelle, potentielle) :

Quelques 100aines d'hectares (?) sur le Ventoux, versant sud et en aval.

- ou, si surface réduite, importance d'un autre point de vue : adaptation au climat, possibilités de gestion sylvicole, services de production, protection, écologique/biodiv., paysage, récréation)

*** GESTION SYLVICOLE :**

Structure des peuplements (horizontale, verticale ...), **type de traitement sylvicole :**

- Si la station lui permet d'atteindre une hauteur suffisante, le couvert de Pin (ou de Cèdre) pourrait finir par se fermer et affaiblir fortement le taillis, d'où une évolution vers un peuplement presque mono-spécifique.

- Si la station est très pauvre, on obtiendra une formation hétérogène, mélange de parquets ou bandes de Pin (ou Cèdre) et de bouquets/parquets/bandes de taillis, selon les coupes et leur mode d'exploitation : voir ci-dessous .

Coupes : guide sylvicole, marquage, exploitation, vente/débouchés/acheteurs :

** Quand les lignes ont été plantées en courbe de niveau, cela crée des difficultés pour les engins porteurs (circulation en dévers, les arbres en aval sont tous abîmés) => des cloisonnements sont installés dans le sens de la pente (modérée), perpendiculairement aux lignes de résineux, pour éclaircir ces dernières. Le taillis est alors fractionné en carrés/rectangles qui sont soit exploités (en coupe de taillis), soit maintenus.*

** Quand le terrain est à peu près horizontal, ou si les lignes ont été plantées dans le sens de la pente, l'exploitation (mécanisée) des coupes dans les lignes résineuses est facilitée par l'ouverture d'un cloisonnement parallèle aux deux lignes, cloisonnement obtenu en coupant le taillis (coupe avant celle des résineux, ou affouage), ou en l'écrasant.*

Régénération, travaux (obtention de la régénération, succès/échecs, raisons) :

Pas encore à l'ordre du jour.

*** DIFFICULTÉS :**

Gestion du mélange :

Problèmes d'adaptation stationnelle, sanitaires :

Le taillis de Chêne pubescent est vieux (ensouchement) et les stations pauvres ; il risque de régresser face au développement du résineux, qui constituera alors des peuplements presque purs.

*** DÉFINITION :**

Futaie irrégulière mélangée de Sapin pectiné, Hêtre et Pin à crochets.

*** MOTIVATION, OBJECTIF :**

En remplacement de quels types de peuplements ?

Reboisements RTM anciens (100-120 ans) de Pin à crochets, de faible vigueur, sans régénération significative (hormis extension vers l'amont non boisé ?)

Quels éléments y incitent ? (expérience locale, ou voisine)

Absence de régénération du Pin à crochets sous des peuplements restant assez denses, faute de coupes suffisantes (souvent non vendables).

Belle dynamique du Sapin pectiné, et du Hêtre dans une moindre mesure, en recolonisation sous le couvert des pins : leur abondance est fonction de la distance des peuplements-sources, les hauteurs atteintes (par les plus grands sapins) déjà égales ou un peu supérieures à celle du couvert de Pin.

Localisation & Importance potentielle (en surface, ou d'un autre point de vue) :

En versant nord du Ventoux, entre 1400 et 1600 m.

Entre 100 et 150 ha.

Zone située juste au-dessus de la station de ski du Mont-Serein (les pistes traversent ces peuplements) => objectif paysager, et de maintien d'un couvert boisé.

*** GESTION ENVISAGÉE POUR L'OBTENIR :**

Par traitement sylvicole ?

Coupes par trouées pour tenter de régénérer le Pin à crochets (malgré son âge ?). Et ouverture progressive du couvert hors des trouées pour favoriser le développement du Sapin et du Hêtre. N.B. : régénération de Pin à crochets apparue en une vingtaine d'années dans des pistes de ski abandonnées.

Par introduction (plantation) ?

*** GESTION SYLVICOLE IMAGINÉE (une fois le mélange obtenu) :**

Structure des peuplements (horizontale, verticale ...), **type de traitement sylvicole :**

Futaie irrégulière mélangée pied à pied, avec des bouquets de Pin à crochets si les coupes par trouées produisent le résultat escompté.

Coupes : guide sylvicole, marquage, exploitation, vente/débouchés/acheteurs :

Gestion sylvicole inspirée de celle appliquée à des peuplements de même type (Alpes), à ajuster progressivement selon l'état des peuplements obtenus.

Régénération, travaux (obtention de la régénération, succès/échecs, raisons) :

Idem

*** DIFFICULTÉS imaginées, RISQUES, Mesures envisageables en cas de difficulté :**

Obtention du mélange :

Sapin : forte pression des grands ongulés (chamois, + cerf, chevreuil) => nécessité d'installer des enclos ... ?

Pin à crochets : régénération incertaine

Hêtre : arrivée moins rapide et moins dynamique que le Sapin (dispersion des graines ? limitations climatiques ?)

Gestion du mélange :

Problèmes d'adaptation stationnelle, sanitaires :

Limitations climatiques ? Vent ?

*** DÉFINITION :**

*Vieilles futaies régulières de Pin maritime (planté), avec sous-étage de Chêne vert (naturel).
Piémont sud du Ventoux, entre 500 et 650 m.*

*** LOCALISATION et IMPORTANCE sur l'entité géographique considérée (UT, forêt, massif) :**

- en surface (actuelle) :

Moins de 150 ha.

- ou, si surface réduite, importance d'un autre point de vue : adaptation au climat, possibilités de gestion sylvicole, services de production, protection, écologique/biodiv., paysage, récréation)

*** MOTIVATION, OBJECTIF de l'abandon :**

Quels éléments incitent à cet abandon ? (expérience locale, ou voisine)

Fort dépérissement du Pin maritime vieillissant

*** GESTION de TRANSITION envisagée :**

Transition vers quel type de peuplement (composition, structure) ?

- monospécifique ?

Évolution vers un taillis simple de Chêne vert.

Subsistance possible d'un peu de Pin maritime, dont la régénération reste abondante et dynamique malgré le mauvais état des adultes.

- autre mélange (auquel cas, signaler la fiche « Mélange existant », « Mélange envisagé » correspondante)

Coupes, interventions, travaux permettant la transition (indiquer si recours à la plantation) ?

Coupe progressive des pins => développement du taillis de Chêne vert, de moins en moins concurrencé (eau, lumière).

*** DIFFICULTÉS imaginées, RISQUES, Mesures envisageables en cas de difficulté :**

Gestion de la transition :

Problèmes sanitaires :

Quelles autres Mesures d'Adaptation aux Changements Climatiques ?

... ou à d'autres changements (pressions, demande/débouché, moyens humains, avancées tech. ...)

* Changement d'essence-objectif en peuplement monospécifique ?

- par changement de priorité ?

- par migration assistée (=plantation) d'essences locales (même massif, région) ?

Plantations « en point d'appui » (surfaces de 1-2 ha) de Cèdre de l'Atlas, sur le Ventoux, plus haut que le massif actuel (qui tend naturellement à s'étendre plutôt vers l'aval, partie Est du versant sud). À la fois en versant nord (notamment en remplacement du Pin sylvestre dépérissant ; une plantation déjà réalisée, sur 1,5 ha, à la pelle-araignée) et en versant sud.

Question de la gestion du risque « ongulés » : protections individuelles, mais quid de la phase ultérieure, après leur enlèvement ? Espoir d'un bourrage feuillu « attractif » (Alisier blanc, Érable à feuille d'obier ...)

Question du risque de gelées tardives (dégâts observés dans le Jura, les Ardennes, pour des provenances méridionales).

De tels « points d'appui » peuvent ensuite être à l'origine de mélanges.

- par migration assistée (=plantation) d'essences présentes ailleurs en France ?

- par migration assistée (=plantation) d'essences/provenances à introduire ?

* Changements de traitement de peuplements existants

* CC => autres façons de prendre en compte les Conditions Stationnelles ?

- climat

- altitude, expo

- sol

- topographie, masque, confinement, pente

Annexe C.6 : Compléments méthodologiques de la tâche 2

1. Analyse dendrochronologique

Nous avons étudié la dynamique de croissance des peuplements forestiers en utilisant l'accroissement des arbres sur la période de 1997 à 2012. Chaque accroissement a été photographié pour la première fois avec une caméra à haute résolution couplée à une lentille binoculaire. La largeur de chaque cerne a été évaluée avec le logiciel *ImageJ* (<https://imagej.nih.gov/ij/index.html>), avec une précision de 0,01 mm. Ces séries d'accroissement ont été interdatées en suivant la méthode de Lebourgeois and Merian (2012). Elles n'ont toutefois pas été standardisées, afin de ne pas perdre d'informations lors de l'étude de la résistance et du recouvrement. Sur une période de temps aussi courte, moins de 20 ans, et dans une zone n'ayant pas subi d'opération de gestion, c'est-à-dire pas de coupe, cela ne nous a pas paru nécessaire (Fig. 2). Les accroissements en diamètre ont été transformés en accroissement en surface terrière (BAI) en utilisant le DBH mesuré. Certains noyaux étaient trop difficiles à lire avec une grande précision et n'ont donc pas été pris en compte. Nous avons finalement obtenu des séries de croissance fiables pour 1235 arbres (596 hêtres, 387 sapins, 240 chênes et 12 pour d'autres espèces d'arbres - principalement des pins, des érables et des épicéas).

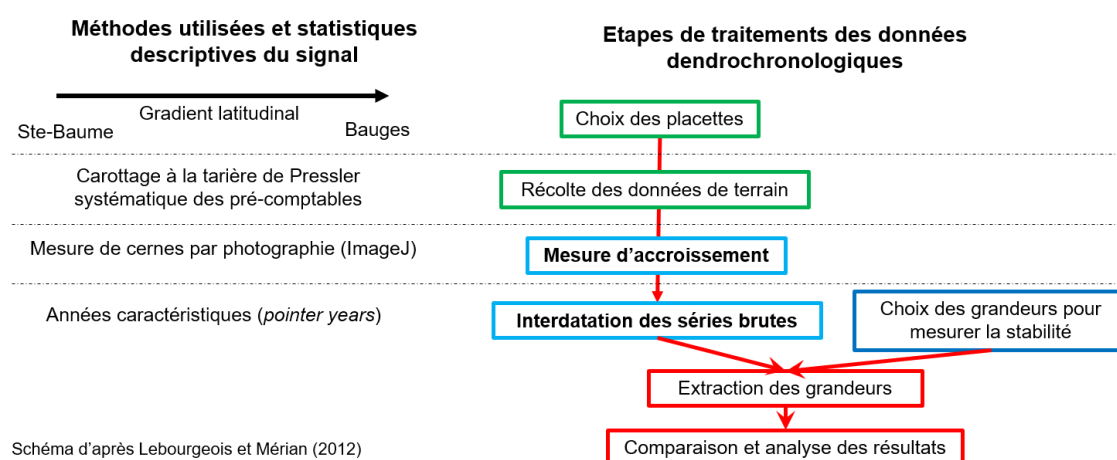


Figure 1 : Schéma de la chaîne de traitement des données dendrochronologiques réalisée pour obtenir les séries de croissance inter-datées.

2. Données climatiques

Nous avons essentiellement le SPEI (*Standardized Precipitation Evapotranspiration Index*) dans nos analyses. Le SPEI est un indice de plus en plus utilisée pour comparer les conditions hydriques de différents sites, notamment parce qu'il peut être utilisé pour déterminer l'apparition, la durée et l'ampleur des événements de sécheresse par rapport aux conditions normales sur la période de temps étudiée. Le SPEI est dérivé du SPI (*Standardized Precipitation Index*, Guttman 1999) et représente un bilan hydrique (Thornthwaite, 1948) calculé à différentes échelles de temps, en utilisant la différence mensuelle entre les précipitations et l'Evapo-Transpiration Potentielle ou ETP (Vicente-Serrano et al., 2013, 2010). Le SPEI est fréquemment utilisé dans des études écologiques utilisant des données de croissance radiale (Merlin et al., 2015; Pretzsch et al., 2016).

Nous avons calculé le SPEI annuel entre 1995 et 2012 avec le package SPEI (Vicente-Serrano et al., 2010) sur la période de croissance de Février à Juillet (Vanoni et al., 2016), identifié dans la suite par *SPEI07*. Le *SPEI* a été calculé à partir de données raster de précipitations et d'ETP d'une résolution de 1 km, dérivées de données de stations météorologiques (Bertrand et al., 2011; Piedallu and Gégout, 2007). Les séries *SPEI* par site sont présentées Fig. 3.

3. Le SNBE, méthode basée sur le Net Biodiversity Effect (NBE) pour estimer la stabilité des mélanges par rapport aux peuplements purs

Pour évaluer la stabilité temporelle des communautés d'arbres échantillonnées, nous avons utilisé l'accroissement annuel en surface terrière (BAI, pour « basal area increment ») au niveau de la parcelle, pour les 15 années disponibles (1997-2012). Cet accroissement à l'année j (BAI_j) est calculé en additionnant le *BAI* de tous les arbres de chaque parcelle :

$$BAI_j = \sum_i^n BAI_{ij} \quad (1)$$

avec n étant le nombre d'arbres dans la parcelle et BAI_{ij} étant l'accroissement de la surface terrière de l'arbre i à l'année j .

Nous nous sommes tout d'abord focalisés sur la stabilité temporelle (TS pour « *temporal stability* »), calculé via l'inverse du coefficient de variation de l'accroissement en surface terrière de chaque placette (Lehman and Tilman, 2000) :

$$TS_{1997-2012} = \frac{\mu_{BAI(1997-2012)}}{\sigma_{BAI(1997-2012)}} \quad (2)$$

avec μ_{BAI} et σ_{BAI} étant respectivement la moyenne et l'écart-type de l'accroissement de la surface terrière entre 1997 et 2012. Ainsi TS augmente avec la stabilité temporelle.

Pour mieux expliquer l'effet de la diversité sur la TS , nous avons d'abord quantifié l'effet net de biodiversité sur la stabilité temporelle de la productivité ($SNBE$), construit par analogie avec les études centrées sur l'effet net de biodiversité sur la productivité moyenne (Loreau and Hector, 2001). Le $SNBE$ repose sur la comparaison du TS observés sur la placette de mélange (TS_{obs}) avec celui TS prédit à partir des placettes de pur (TS_{th}), construit sous l'hypothèse nulle qu'il n'y a pas d'interaction interspécifique entre les espèces qui coexistent dans le mélange. Une valeur de $SNBE$ proche de 0 correspond à un effet faible de la diversité sur la stabilité de la productivité du peuplement, tandis qu'un $SNBE$ fortement positif ou négatif correspond respectivement à un effet positif ou négatif de la diversité sur la stabilité de la productivité au niveau du peuplement. Cette méthode a permis de tester si stabilité augmente avec la diversité, en évitant les biais mathématiques dû aux différences d'abondances d'espèces. Le dispositif de terrain par triplets est parfaitement adapté à ce calcul.

La stabilité théorique attendue d'un peuplement mixte (TS_{th}) a été reconstituée en utilisant la productivité des espèces dans les peuplements purs et leur proportion relative en surface terrière dans le peuplement mélangé. Ainsi la stabilité temporelle a été calculée en utilisant une productivité théorique TS_{th} pour chaque placette en mélange et chaque année j . Dans le cas du réseau DISTIMACC, on peut donc décomposer la productivité des peuplements en mélange à deux espèces en trois parties : la productivité des hêtres, celle des sapins ou des chênes, et celle des individus des autres espèces. L'abondance relative de chaque espèce dans le peuplement mixte (p_{Fagus} , $p_{Quercus/Abies}$ and p_{other}) a été calculée en utilisant la surface terrière initiale additionnée de chaque espèce (c.-à-d. en 1997). La structure des peuplements en surface terrière est similaire au sein d'un triplet, car nous avons éliminé de cette analyse les triplets les plus hétérogènes ($n = 4$). Comme l'effet des « autres espèces » était négligeable, à cause de leur faible contribution à l'accroissement en surface terrière, il a été considéré comme constant. La productivité annuelle prédite ($BAI_{Quercus/Abies_j}$) de chaque peuplement en mélange à l'année j est donc :

$$BAI_{th_j} = BAI_{Fagus_j} * p_{Fagus} + BAI_{Quercus/Abies_j} * p_{Quercus/Abies} + BAI_{Other_j} * p_{Other} \quad (3)$$

On combine ensuite les équations (2) et (3), et le $SNBE$ d'une placette i se calcule donc :

$$SNBE_i = TS_{obs_i} - TS_{th_i} \quad (4)$$

Ensuite, nous avons effectué le même calcul pour chaque espèce, afin de mieux comprendre le rôle relatif de chaque espèce dans les résultats du $SNBE$ de la totalité de la placette. Pour ce faire, nous avons simplement comparé la stabilité observée de la productivité d'une seule des espèces d'un mélange avec la stabilité de la productivité prédite de cette espèce en peuplement pur.

Deux mécanismes principaux sont supposés affecter la stabilité temporelle de la productivité d'un peuplement : l'« *overyielding* » et l'asynchronie temporelle de réponse aux fluctuations environnementales.

- L'effet net de diversité (NBE , Loreau and Hector, 2001), est calculé comme suit :

$$NBE = \mu_{BAI_{obs}} - \mu_{BAI_{th}} \quad (5)$$

avec $\mu_{BAI_{obs}}$ et $\mu_{BAI_{th}}$ respectivement la productivité annuelle moyenne observée et théorique, suivant le même calcul que dans l'équation (3). Un NBE positif signifie qu'il y a un effet positif des interactions interspécifiques sur la productivité moyenne d'un peuplement mélangé.

- Pour chaque peuplement en mélange, nous avons calculé un indice d'asynchronie de la réponse des espèces aux fluctuations environnementales (de Mazancourt et al., 2013). Nous avons utilisé la métrique η développée par Gross et al. (2014) que nous avons simplifié car dans notre étude où la diversité maximale est de 2 :

$$\eta = -\text{corr}(BAI_{Fagus}, BAI_{Quercus \text{ or } Abies}) \quad (6)$$

avec $BAI_{Fagus/Quercus/Abies}$ la productivité de chaque espèce au sein du triplet. η varie de -1 dans le cas où les espèces sont parfaitement synchronisées, à 1 dans le cas où les espèces sont parfaitement asynchrones. η est centré en 0 lorsque la croissance des espèces fluctue indépendamment.

Les effets du NBE et de l'asynchronie sur $SNBE$ ont été testés en utilisant des modèles linéaires, considérant également l'effet de la température, de la précipitation ou du SPEI et l'effet site (en aléatoire).

4. Conditions des sites du réseau de placettes

Caractérisation des sites et nombre de placettes échantillonnées. *TMoy*: Température moyenne annuelle ; *SP*: somme des précipitations annuelles; *N_{plot}* : nombre de placettes échantillonnées en mélange et en monospécifique.

<i>Site</i>	<i>Coordonnées</i>	<i>TMoy</i> (°C)	<i>SP</i> (mm)	<i>N_{plot}</i> <i>Mélange</i>	<i>N_{plot}</i> <i>Hêtre</i>	<i>N_{plot}</i> <i>Sapin</i>	<i>N_{plot}</i> <i>Chêne p.</i>
Bauges (Combe d'Ire)	45.697930°N 6.214553°E	6.3-7.6	1994-2079	4	5	3	-
Vercors (Lente)	44.928504°N 5.321516°E	5.4-7.1	1387-1541	5	5	4	-
Mont Ventoux	44.187901°N 5.253608°E	5.6-7.3	1208-1224	5	5	5	-
Luberon Lardade (Lardade d'Apt)	43.973001°N 5.479875°E	9.2-9.6	1026-1027	2	2	-	2
Grand Luberon (Saint-Martin du Castillon)	43.819412°N 5.535047°E	9.7-10.7	790-796	3	3	-	3
Sainte Baume	43.334609°N 5.766041°E	9.9-10.2	938-941	4	3	-	4

Annexe C.7 : Les forêts mélangées dans la zone d'étude du projet DISTIMACC

Caractérisation à partir des données IGN de l'Inventaire forestier national réalisée par P. Dreyfus

Les forêts mélangées dans la zone d'étude du projet DISTIMACC : caractérisation à partir des données de l'Inventaire forestier national

Départements sélectionnés : (région englobant assez largement la zone d'étude du projet DISTIMACC)

Alpes-de-Haute-Provence, Hautes-Alpes, Alpes maritimes, Drôme, Isère, Savoie, Haute-Savoie, Var, Vaucluse (04, 05, 06, 26, 38, 73, 74, 83, 84), soit 7216 placettes, issues des inventaires réalisés de 2005 à 2013 (« nouvelle méthode ») par l'IGN.

*Tableau 1 : Représentation des essences en nombre de placettes par département, et au total :
(en excluant celles présentes sur moins 100 placettes au total)*

Espèce (nomenclature IGN)	04	05	06	26	38	73	74	83	84	Somme
CHENE PUBESCENT	446	141	184	473	52	17	1	475	232	2021
PIN SYLVESTRE	547	326	327	424	100	62	10	114	67	1977
HETRE	145	133	20	231	321	208	279	5	13	1355
EPICEA COMMUN	56	23	59	38	314	408	431			1329
SAPIN PECTINE	45	76	86	94	265	185	175	2	1	929
CHENE VERT	61		53	73				418	175	780
FRENE COMMUN	12	34	3	41	225	200	167			682
ALISIER BLANC	94	60	33	118	94	84	44	14	20	561
MELEZE D'EUROPE	124	225	99	2	16	58	19			543
PIN D'ALEP	39		43	20				312	123	537
PIN NOIR D'AUTRICHE	179	94	21	164	11	2		4	45	520
CHENE SESSILE	3		4	29	233	126	73			468
ERABLE A FEUILLES D'OBIER	78	47	51	85	82	66	36	7	5	457
ERABLE SYCOMORE	8	22	6	28	131	147	112			454
CHATAIGNIER	8		18	27	193	75	29	9	1	360
ERABLE CHAMPETRE	23	21	16	22	78	47	48	17	2	274
CHARME				12	132	67	37			248
MERISIER	14	12	7	16	70	68	37	3	1	228
CHENE-LIEGE			6					206		212
SORBIER DES OISELEURS	15	13	16	13	29	49	56	1		192
PIN A CROCHETS	27	79	9	8	29	20	11		8	191
BOULEAU VERRUQUEUX	11	5	4	3	70	73	23			189
PIN MARITIME	2		27	12	1			134	8	184
TREMBLE	10	14	6	8	45	53	40		1	177
TILLEUL A GRANDES FEUILLES	7	1	9	19	56	37	31		1	161
SAULE MARSAULT	4	8	5	6	44	45	48			160
NOISETIER COUDRIER	2	2	5	11	52	46	36	3	1	158
ROBINIER FAUX ACACIA	4	2	5	26	54	20	12	5	4	132
CHENE PEDONCULE		1		4	48	16	51		1	121

Sélection des espèces et des placettes

Dans la suite, on considère les **peuplements monospécifiques** et les **mélanges** ayant comme composantes au moins une des **5 espèces suivantes**, qui sont également les plus représentées sur la zone : **Chêne pubescent**, **Épicéa commun**, **Hêtre**, **Pin sylvestre**, **Sapin pectiné**.

Hormis le Pin sylvestre, elles sont prises en compte dans les dispositifs des projets DISTIMACC et BIOPROFOR.

Le jeu de données comporte 7216 placettes au total.

Pour rejoindre les conventions utilisées en gestion forestière, on a considéré uniquement les arbres de diamètre $\geq 17,5$ cm (limite basse de la classe 20 cm, en classes d'amplitude 5 cm) ; en éliminant les placettes qui ne comportent pas d'arbres de diamètre $\geq 17,5$ cm, il reste 6149 placettes.

Sur 3084 d'entre elles, les 5 espèces ensemble représentent au moins 75 % de la surface terrière totale de la placette (= surface terrière de toutes les espèces présentes sur la placette, au-dessus du seuil de précomptage en diamètre).

Types de composition

Seulement 821 placettes comportent au moins 2 des 5 espèces avec chacune au moins 15 % de la surface terrière totale de la placette : **les mélanges sont donc minoritaires (environ 27 % des placettes)**, tels qu'ils sont définis par les critères fixés (seuil de précomptage en diamètre, espèces retenues représentant au moins 75 % de la surface terrière totale, et au moins 15 % pour chacune d'elles).

N.B. : si on prend 7,5 cm comme seuil de précomptage en diamètre (donc tous les individus recensés dans l'inventaire, puisque c'est le seuil retenu par l'IGN), la proportion de mélanges est à peu près la même.

Ces mélanges ont été codifiés en un type qui combine une lettre indicatrice de l'espèce par composante du mélange, soit 2, 3 ou 4 lettres (une seule placette avec 4 espèces, aucune avec les 5, avec les critères retenus pour définir les mélanges).

À chaque espèce, sont affectés un code lettre et une couleur :

Code lettre et code couleur :

Chêne pubescent	U	vert vif
Épicéa commun	E	gris
Hêtre commun	H	rouge
Pin sylvestre	Y	orange
Sapin pectiné	S	bleu

Dans le tableau 2, on utilise une version du type de composition où les espèces sont simplement classées par ordre alphabétique de leur code lettre, quel que soit leur classement relatif en surface terrière (Sapin-Épicéa et Épicéa-Sapin sont confondus, avec le type « ES »).

Tableau 2 : Types de composition en essences (en nombre de placettes par département, et au total) :
(composition des placettes pour lesquelles les 5 espèces représentent au moins 75 % de la surface terrière totale)

Nb esp. parmi les 5, ≥ 15 % de G totale	composition ordreAlpha	04	05	06	26	38	73	74	83	84	Total	<- département	
0	autres	333	332	222	270	517	367	250	585	189	3065		
1	E	5	1	7	8	75	119	141			356	Epicéa commun	
1	H	49	30	6	59	52	24	44		1	265	Hêtre	
1	S	6	8	21	13	38	25	14			125	Sapin pectiné	
1	U	131	26	67	154	7	2		100	47	534	Chêne pubescent	
1	Y	306	159	200	176	48	13	1	55	25	983	Pin sylvestre	
												total quasi-pur	2263
2	EH	1			6	17	26	61			111		
2	ES	3		11	7	54	60	45			180		
2	EY	10		7	1	5	9	1			33		
2	HS		10	1	33	40	15	16			115		
2	HU	5	7		9		1			3	25		
2	HY	27	15	5	20	4	3		1		75		
2	SU			1	1						2		
2	SY	6	7	16	4	2			1		36		
2	UY	38	22	16	61				19	16	172		
												total 2 espèces	749
3	EHS	1			4	19	10	18			52		
3	EHY	1	1				4				6		
3	ESY	1	2				2				5		
3	HSY		1	1	1						3		
3	HUY	3	1		1						5		
4	EHSY					1					1		
												total 3(4) espèces	72
	Total	926	622	581	828	879	680	591	761	281	6149		3084

Répartition géographique

Les cartes en annexe présentent la localisation approximative¹ des placettes correspondant à des mélanges où 2 espèces sont présentes avec chacune plus de 15 % de la surface terrière totale ; les combinaisons de 3 espèces (avec chacune plus de 15 %) étant peu fréquentes, on ne les distingue pas, à l'exception de la combinaison Épicéa-Hêtre-Sapin.

Pour chacune des 5 espèces, on présente :

- une **carte des mélanges avec 1 des 4 autres espèces** (sauf combinaison absente : Épicéa + Chêne pubescent) ;
- ainsi que le mélange Épicéa-Hêtre-Sapin, seul mélange à 3 composantes relativement fréquent ;
- une **carte des placettes où l'espèce est la seule des 5** ; ce cas est noté « quasi-pur » (et non pas « pur » car des espèces autres que les 5 peuvent être présentes ; ou bien une 2^{ème} espèce parmi les 5 peut être présente, mais à moins de 15 % de la surface terrière totale, donc non comptée comme participant à un mélange).
- la taille des bulles est fonction de la surface terrière totale de la placette.

Quelques conclusions

On n'a considéré ici que 5 espèces (Chêne pubescent, Épicéa commun, Hêtre, Pin sylvestre, Sapin pectiné), à un seuil minimal de présence de 15 % de la surface terrière totale de la placette (on aurait donc éliminé une placette où les 5 sont présentes chacune à 12 %, par ex.). Et en ne comptant que les arbres de diamètre ≥ 17,5 cm.

De plus, on a retenu uniquement les placettes où l'ensemble de ces espèces représentent au moins 75 % de la surface terrière totale de la placette (on aurait donc éliminé une placette où 3 des 5 espèces sont présentes chacune à 20 %, par ex.).

Ces critères sont voisins de ceux de l'étude de Morneau et coll. (2008)², à l'échelle nationale (à noter que ces seuils y sont appliqués au « taux de couvert libre relatif », pas à la surface terrière).

Avec cette approche et ce type de données, il apparaît qu'à peine plus d'un quart des placettes où ce groupe de 5 espèces est très majoritaire (≥ 75 % de G totale) sont des mélanges. Hormis le mélange Épicéa-Hêtre-Sapin, il s'agit essentiellement de mélanges à 2 espèces.

Cette proportion de mélange peut paraître faible. Peut-être du fait des critères retenus. Ou à cause du type de données : les placettes de l'Inventaire forestier national sont petites (rayon maximum de 15 m), alors qu'un peuplement, ou une parcelle forestière complète, peut correspondre à un mélange prenant la forme d'une mosaïque d'éléments plus grands. Il est également possible que la structure-type de certains mélanges tende à réduire la chance de les capter sur une placette de l'Inventaire : le mélange Sapin-Épicéa est souvent pied à pied, mais un mélange à base de Hêtre est plus souvent composé de tâches/bouquets plus ou moins vastes, dont la surface est d'un ordre de grandeur +/- proche de celui d'une placette de l'Inventaire.

Si la proportion relativement faible de mélanges peut étonner, leur composition et leur fréquence relative est par contre sans grande surprise : ceci tend à conforter les choix faits pour la conduite du projet DISTIMACC.

À noter qu'on n'a pas d'indications en termes de surface ou de volume de bois (le poids statistique d'une placette de l'IGN n'est pas une donnée disponible).

Ph. Dreyfus, C. Riond, 2015-09-09

¹ avec l'imprécision - maille kilométrique - inhérente à l'information mise à disposition pour les placettes de l'Inventaire forestier national

² Morneau F., Duprez C., Hervé J. C. (2008). Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire forestier national. *Revue Forestière Française*, 60(2), 107-120.