

Impact du changement climatique sur les forêts

Partie 2 : comment adapter nos forêts aux effets du changement climatique ?

Christian Piedallu¹

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

Auteur correspondant : christian.piedallu@agroparistech.fr

ORCID : 0000-0001-7316-1874

Impact du changement climatique sur les forêts Partie 2 : comment adapter nos forêts aux effets du changement climatique ?

Face à l'augmentation des impacts liés aux changements climatiques, les forêts sont aujourd'hui confrontées à des enjeux majeurs. Les forestiers se retrouvent pris en tenaille entre la nécessité de gérer les peuplements, dont certains sont en crise, et celle de s'adapter à des conditions jamais expérimentées auparavant, dans un contexte où les connaissances opérationnelles font parfois défaut. L'objectif de cet article est de faire un bilan des connaissances et des outils existants en France, de leurs usages et de leurs limites, afin de tracer quelques éléments de perspective concernant l'adaptation nos forêts aux changements en cours.

Impacts of climate change on forests Part 2: How can we adapt our forests to the effects of climate change?

Due to the increasing impacts of climate change, today's forests are facing major challenges. Foresters are finding themselves caught between having to manage their stands, some of which are at crisis point, and having to adapt to conditions that have never been experienced before, and in a context for which operational knowledge is sometimes lacking. The aim of this article is to assess knowledge and tools in France, along with their uses and limits, in order to provide some perspective on how our forests can adapt to current changes.

Messages :

- La connaissance des apports et des limites des différents outils d'aide à la décision est essentielle pour les comparer et les utiliser à bon escient.
- Des connaissances complémentaires sont indispensables pour adapter au mieux les forêts au changement climatique.
- Une réflexion collective est essentielle pour répondre aux enjeux multiples (sécheresse, incendie, attaques biotiques, stockage de carbone, etc ...).

Mots clés : Changement climatique, forêt, adaptation, sylviculture, outils d'aide à la décision

Highlights:

- Knowing the benefits and limits of different decision support tools is essential if they are to be compared and used correctly.
- Complementary knowledge is necessary to better adapt forests to climate change.
- Collective thinking is essential to meet multiple challenges (drought, forest fires, biotic attacks, carbon storage, etc).

Keywords: Climate change, forest, adaptation, forestry, decision support tools

Citation de l'article : Piedallu C. (2024). Impact du changement climatique sur les forêts. Partie 2 : comment adapter nos forêts aux effets du changement climatique ? *Revue forestière française*, 75(4), 307-321. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2024.8423>



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

La forêt est un écosystème particulièrement complexe du fait de la grande diversité des espèces d'arbres aux caractéristiques écologiques différentes, qui interagissent au sein de peuplements variés. Nous avons vu dans l'article précédent que le changement climatique était source de nombreuses perturbations, notamment suite à l'augmentation des sécheresses, des canicules, ainsi que des événements climatiques extrêmes. La plupart des indicateurs convergent pour démontrer une nette dégradation du couvert forestier sur de larges échelles spatiales et pour de nombreuses essences, avec à la fois des baisses de croissance des arbres et une augmentation des dépérissements, des attaques biotiques et des risques d'incendie. Ce déclin observé dans différents biomes survient dans un contexte où nos forêts sont un élément crucial pour respecter les accords de Paris en termes de stockage du carbone. La dégradation du couvert forestier a des conséquences économiques et écologiques majeures, pouvant conduire à l'altération ou à la perte de différentes fonctions et services, impactant fortement les stratégies d'atténuation face au réchauffement en cours. Le consensus scientifique nous indique que les conditions climatiques vont continuer à se dégrader dans les décennies à venir, avec un fort risque d'accroissement des impacts sur l'écosystème forestier. Ce déclin des forêts est ainsi une illustration très concrète des effets délétères liés à l'augmentation du taux de gaz à effet de serre (GES) dans l'atmosphère, soulignant l'urgence dans la mise en place globale de politiques d'atténuation des émissions dues à l'activité humaine. Il est cependant désormais acquis que ces mesures d'atténuation ne seront pas suffisantes, et il est urgent d'adapter les peuplements aux nouvelles conditions climatiques afin d'essayer d'en limiter les conséquences néfastes. Ce second article a donc pour objectif de faire le point sur les connaissances et les outils disponibles en France.

PEUT-ON MISER SUR LA CAPACITÉ ADAPTATIVE DES ESPÈCES ?

La conservation d'une forêt permettant d'assurer ses différents services écosystémiques passe par le maintien d'une couverture arborée fonctionnelle. La vulnérabilité d'une espèce est définie par son exposition au changement de climat (qui varie selon l'intensité des changements), sa sensibilité, c'est-à-dire l'impact que le changement de climat aura sur cette espèce, et sa capacité adaptative, c'est-à-dire sa capacité à s'adapter aux nouvelles conditions (Royer-Tardif *et al.*, 2021). Face au changement de climat, une espèce peut se déplacer, s'éteindre, ou s'adapter. Nous avons vu dans l'article précédent que les zones favorables à de nombreuses essences se décalaient vers le nord où en altitude, engendrant une thermophilisa-

tion des communautés. Mais qu'en est-il de l'adaptation ? Dans un contexte où de nombreux auteurs s'accordent pour dire que les espèces arborées ne pourront pas migrer assez rapidement pour conserver leur niche écologique en se déplaçant vers les hautes latitudes ou altitudes (Duputie *et al.*, 2015), l'identification des sujets qui peuvent résister localement aux nouvelles conditions climatiques est un enjeu majeur pour assister la sélection d'espèces lors de la gestion forestière à travers la régénération naturelle. Ainsi, les vieux arbres ayant survécu aux crises passées peuvent jouer le rôle de réservoir génétique. Il est également recommandé de favoriser la compétition et la sélection naturelle qui permettra aux arbres les plus résistants de survivre, particulièrement pour les jeunes stades lors de régénérations naturelles.

Malgré son utilité pour comprendre la réaction des espèces face aux changements environnementaux, la capacité adaptative des différentes espèces reste peu connue. Elle se définit par différentes composantes : l'adaptation individuelle par plasticité phénotypique (c'est-à-dire en ajustant sa morphologie ou sa physiologie aux nouvelles conditions), la diversité phénotypique de la population de par sa diversité génétique, et les échanges génétiques au sein de la population (qui dépend de la fécondité et de la capacité de dispersion), entre différentes populations, et entre espèces. La comparaison de ces composantes entre espèces est complexe, du fait des difficultés de leur caractérisation et de leur importante variabilité. Pourtant, la sélection adaptative permettrait une conservation des individus ayant des traits de vie présentant de bonnes performances vis-à-vis de leur environnement (Valladares *et al.*, 2014).

Des outils cherchant à mieux comprendre les changements d'aires de distribution des espèces prenant en compte de la capacité adaptative des arbres ont été élaborés par couplage entre les modèles de distribution (SDM) et les traits adaptatifs des espèces caractérisant la plasticité phénotypique et leur capacité d'adaptation locale (Garzon *et al.*, 2019). Cette approche, bien que simulant également des rétractions des aires de distribution des espèces donne des résultats globalement moins pessimistes que les modèles classiques. Ces résultats soulignent la nécessité d'intégrer la notion d'adaptation dans nos approches, mais aussi d'identifier où et quand la vitesse et l'intensité des changements en cours peuvent dépasser la capacité adaptative des arbres, ce qui est constaté à travers la multiplication récente des épisodes de dépérissements intenses.

Bien qu'à large échelle les marges chaudes et sèches des aires de distribution des espèces soient les plus affectées par le changement climatique (Taccoen *et al.*, 2022), on observe parfois à une échelle plus locale des peuplements qui résistent mieux que prévu. Cela est le cas par exemple

pour le Sapin pectiné et l'Épicéa commun au sein du massif vosgien. Si de nombreux dépérissements y sont bien observés (figure 1, placettes en vert clair ou en rouge), certains peuplements de basse altitude résistent alors qu'ils sont situés dans des zones potentiellement très vulnérables (figure 1, placettes en jaune). Ces peuplements sont situés dans des zones au climat historiquement chaud et sec, ou dont l'augmentation récente du stress hydrique est moins forte qu'aux alentours (Benoit, 2022). Des observations semblables ont été réalisées dans les Alpes ou les Pyrénées, par exemple.

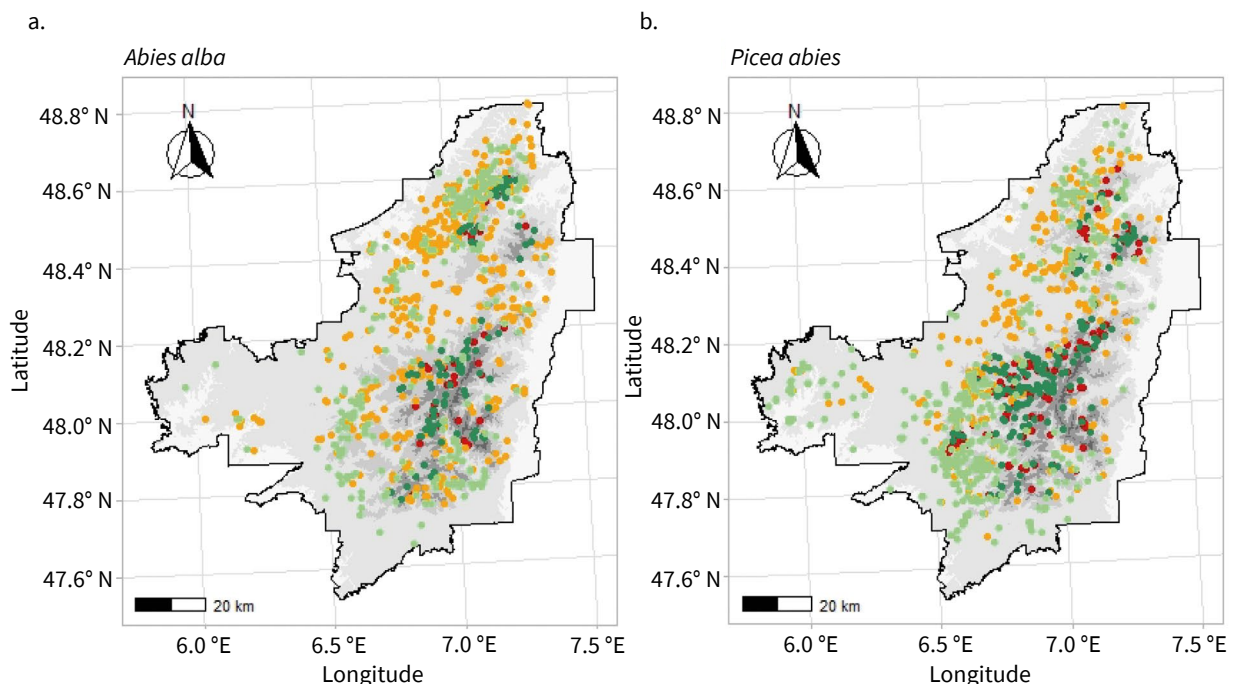
Il est difficile de déterminer les causes de cette acclimatation, et si ces peuplements vont pouvoir résister encore longtemps à l'augmentation des stress climatiques. Des études spécifiques sont nécessaires pour mieux identifier les zones géographiques et les peuplements concernés, comprendre les mécanismes sous-jacents, et évaluer leur évolution à plus long terme. Quoiqu'il en soit, miser sur la capacité adaptative des espèces ne suffira pas face à l'étendue des problèmes et la mise en place de stratégies pour aider à l'adaptation de nos forêts est nécessaire.

QUEL RÔLE L'HOMME PEUT-IL JOUER POUR L'ADAPTATION DES FORÊTS ?

En continuité de l'accord de Paris, les politiques publiques se sont engagées pour atteindre la neutralité carbone d'ici 2050, à travers la Stratégie Nationale Bas carbone (SNBC-2, élaborée en 2020), qui espère une division par cinq des émissions et un doublement du stockage. Cela passe par la mise en œuvre de solutions nécessaires pour l'adaptation des forêts, comme le stipule le Plan National d'Adaptation au Changement Climatique pour la France (PNACC-2, MTESS 2018). Ces solutions concernent principalement le choix d'essences compatibles avec les climats futurs, l'adaptation des pratiques sylvicoles et de la filière forêt-bois, ainsi que la gestion des feux de forêt. Ces besoins sont largement perçus par les acteurs de la gestion forestière qui observent des conséquences concrètes du réchauffement climatique, le déclin visible de l'état de santé des forêts ayant un fort impact dans la communauté. Cela induit cependant des changements de pratique importants. En effet, les mesures de gestion ont pendant longtemps été déterminées localement selon les caractéristiques

Figure 1 | Comparaison du dépérissement observé en 2019 par imagerie satellitale et de l'évolution des zones favorables au Sapin pectiné (à gauche) et à l'Épicéa commun (à droite) estimée à l'aide de modèles de distribution rétrospectifs

Ces derniers permettent d'identifier les zones dont les conditions écologiques sont devenues défavorables pour chacune des essences. En vert clair, le dépérissement observé correspond à une dégradation des conditions de milieu, le vert foncé représente des peuplements sains dans des conditions de milieu préservées, le jaune des peuplements qui résistent mieux que prévu, et le rouge des peuplements qui dépérissent plus vite que prévu (Benoit, 2022).



téristiques du milieu (principalement le sol et la topographie) et du peuplement. Les outils traditionnels n'étaient pas conçus pour intégrer une vision explicite du climat et les acteurs planifiaient l'effet de leurs actions sur le long terme. Ils sont maintenant confrontés à un avenir principalement conditionné par le réchauffement en cours, et entaché de nombreuses incertitudes. Cette situation les place face à un véritable défi et interroge quant aux choix à mettre en place. Les effets de l'évolution du climat et les incertitudes qui y sont associées doivent maintenant être intégrés dans la prise de décision, engendrant une forte remise en cause des acquis. Ces besoins font également peser sur la recherche et le développement une forte attente en termes d'innovation et de réponses opérationnelles.

Adapter nos peuplements nécessite d'identifier et de localiser les zones de déclin possible, et de suivre leur évolution dans le temps. Ce suivi permet de mieux comprendre les processus mis en place, de caractériser les risques à différentes échelles de temps, afin d'anticiper tant que possible les impacts négatifs des évolutions du climat à venir. Ces travaux sont rendus très complexes du fait de l'importance des surfaces concernées, de la multiplicité des processus impliqués, et de la difficulté à anticiper les évolutions futures. Malgré ces incertitudes, il est nécessaire de définir les mesures à mettre en place pour adapter les peuplements face aux nouvelles conditions environnementales, incluant le choix des essences ou provenances à maintenir, favoriser ou à implanter, ainsi que les traitements sylvicoles à mettre en place. Afin d'illustrer cette partie, nous allons principalement décrire des outils existant en France, certains d'entre eux ayant été financés ou discutés dans le cadre du réseau mixte technologique AFORCE lancé en 2009, et dont l'objectif est d'œuvrer à l'adaptation des forêts au changement climatique.

Un outil traditionnel en cours d'adaptation : les catalogues et guides de stations

L'expertise basée sur une synthèse des connaissances existantes au regard des conditions de milieu est traditionnellement utilisée pour le choix des essences. Les guides ou les catalogues de stations forestières, qui sont apparus dans les années 1970, permettent de caractériser les conditions de milieu à l'échelle de petites régions naturelles, à partir de relevés de terrain et de typologies, et de déterminer les choix d'essences qui en découlent (Brêthes, 1989). Aujourd'hui, plus de 300 guides et catalogues existent, couvrant une majorité du territoire national. Cependant, l'hypothèse d'un climat constant au sein de la région naturelle étudiée a souvent été faite en zone de plaine, un effet indirect de l'altitude ou de l'exposition pouvant être intégré en montagne. Le fait que le climat ne soit pas pris en compte de façon explicite rend l'usage de ces outils limité pour anticiper les effets du réchauffement. Une deuxième génération de guides est donc apparue ces dernières an-

nées, préconisant des choix d'essences différenciés en fonction du climat, intégrant des zonages climatiques au sein du territoire d'étude, ou des potentialités échelonnées pour différentes périodes de temps (Gaudin, 2008). C'est le cas par exemple du guide des plateaux calcaires du nord est, dont l'évaluation du risque a été réalisée en synthétisant des cartes de potentialité des essences pour les périodes futures, des données autécologiques, et des informations concernant l'évolution prévue du climat (Baret, 2021). Ces nouvelles approches conduisent à ne plus recommander de nombreuses essences actuellement présentes, à différentes échéances de temps. Ces outils ont l'avantage d'être relativement facilement utilisables, maîtrisés par une partie des praticiens. Ils se basent sur des données de terrain, quoique parfois très simplifiées pour ce qui concerne l'évaluation de la ressource en eau par exemple, mais permettent une évaluation à partir d'une synthèse des connaissances existantes. Leurs principales limites résident dans la difficulté à évaluer la vulnérabilité des essences, particulièrement dans le futur, et le coût important des cartographies de terrain qui n'existent que partiellement. Certains guides se basent sur une cartographie des conditions écologiques et des potentialités associées à partir de cartes numériques, permettant une spatialisation sur de vastes territoires à faible coût, et limitant le travail de terrain à des vérifications et des compléments si nécessaire. C'est le cas par exemple en Normandie, dans le centre et le nord de la France (Madrolles *et al.*, 2019). Un nombre important de documents doivent ainsi être adaptés pour mieux intégrer les effets potentiels du changement climatique.

Les tests et expérimentations

Lorsque les peuplements en place sont trop vulnérables, l'introduction de nouvelles essences peut être nécessaire, qu'elles soient déjà présentes à proximité dans des secteurs plus chauds et secs, ou provenant de régions plus lointaines. Ce choix peut être aidé par des expérimentations, des tests de ressources génétiques de diverses provenances, ou d'essences nouvelles n'existant pas dans la région d'étude. L'objectif est de pouvoir diversifier les forêts ou les peuplements avec des arbres permettant de supporter le climat actuel mais également les conditions futures. Le projet ESPERANCE a permis la mise en place au niveau national de la structure d'un réseau d'expérimentation multipartenaire d'essences et de provenances nouvelles (Kebli *et al.*, 2022). Son objectif était d'identifier les zones à enjeu de production et vulnérables du point de vue climatique, de proposer des listes d'essences potentielles pour y implanter des placettes expérimentales, et de mettre en place des protocoles communs d'expérimentation. Dans un contexte de migration assistée, il est nécessaire d'obtenir des semences de qualité et en quantité suffisante. Le projet TREC (Transfert Raisonné en Espèce introduites) a eu pour but d'identifier des réseaux d'apro-

visionnement en semences d'espèces susceptibles de résister au changement de climat, en respect des réglementations existantes. Ces études ont l'avantage de baliser la voie pour pouvoir réaliser des translocations d'espèces, qui permettraient d'accélérer les migrations d'espèces au sein de leur niche écologique. Elles permettent un cadre global, évitant une multiplication d'initiatives différentes dont les différences de protocoles pourraient nuire à la comparaison des résultats. Les tests d'espèces sont cependant soumis à des contraintes législatives, et aux difficultés de reprise des plantations qui se multiplient en période de sécheresse. En outre, ces dispositifs peuvent nécessiter d'attendre de longues années avant d'obtenir des résultats exploitables, la vulnérabilité des essences augmentant avec leur âge. Actuellement, le principal réseau opérationnel en France est issu des projets RE-Nessence lancé en 2016 et « îlots d'avenir » de l'ONF.

Les simulations issues des modèles

L'adaptation des forêts au changement climatique peut également être assistée par des simulations réalisées à partir de modèles. Il en existe un grand nombre, qui peuvent se baser sur des corrélations observées (modèles empiriques ou phénoménologiques), sur des processus connus (modèles mécanistes), ou issus de la combinaison des deux. Ils s'intéressent entre autres à la détermination des flux de matière, des risques, des zones favorables pour les essences à différentes échéances de temps, à l'évaluation des processus démographiques (recrutement, phénologie, croissance, mortalité, ...), ou aux conséquences du choix d'itinéraires sylvicoles.

Ces outils, dont bon nombre d'entre eux sont basés sur modèles mécanistes, permettent par exemple de simuler la dynamique du carbone (Davi *et al.*, 2005), le risque d'embolie (Cochard *et al.*, 2021), le bilan en eau des sols forestiers (Granier *et al.*, 1995), la dynamique forestière (Krinner *et al.*, 2005) ou les impacts d'évènements extrêmes sur la productivité des essences (de Coligny *et al.*, 2010). Par exemple, dans le cadre du projet Multirisks, des simulations ont été faites sur la plateforme CAPSIS pour évaluer les impacts potentiels de deux pathogènes sur la productivité des peuplements de Pins maritimes (Jactel et Meredieu 2019). Des travaux semblables sont réalisés dans les pays voisins visant, par exemple, à estimer les variations de productivité dans le futur (Ecological Site Classification au Royaume-Uni) (Ray *et al.*, 2004), ou encore les habitats favorables aux espèces pour différentes périodes de temps (Tree Atlas aux USA) (Iverson et Prasad, 1998). Ces outils permettent de tester des scénarios et d'évaluer les conséquences potentielles du changement de climat, accumulant ainsi des connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes. Leur usage d'un point de vue opérationnel peut être limité par la disponibilité des données — parfois complexes — nécessaires à les faire fonctionner,

la multiplicité des contextes sylvicoles et stationnels, des simplifications réalisées, de l'échelle d'application, ou des difficultés à manipuler ces outils pour des non spécialistes. Les résultats doivent toujours être évalués avec un regard critique au regard des approches utilisées, l'appui de validations réalisées avec des jeux de données indépendants permettant d'estimer les incertitudes des prédictions lorsque c'est possible. Malgré des couplages entre certains modèles permettant d'essayer de prendre en compte la dynamique de l'écosystème forestier de façon plus globale, il reste difficile aujourd'hui de prédire à large échelle la vulnérabilité des arbres et des peuplements à l'aide de ces approches.

D'autres outils plus appliqués ont été mis au point pour fournir des données disponibles sur de larges échelles spatiales afin d'assister au choix des essences tout en intégrant explicitement les effets du climat, le plus souvent à partir d'approches corrélatives. L'évolution de la croissance des arbres ou de la productivité des peuplements en fonction du climat a été étudiée et témoignent de signes précurseurs du déclin des arbres ; des baisses de croissance étant observées jusqu'à plusieurs années avant la mort de l'arbre (Vanoni *et al.*, 2016). Des modèles d'indice de fertilité, de croissance radiale ou en hauteur, ou d'accroissement de surface terrière ont également été réalisés (Seynave *et al.*, 2005). Leur usage est souvent limité aux peuplements purs et équiennes et l'anticipation des évolutions climatiques futures est complexe. D'autres travaux menés à large échelle se sont focalisés sur la place des essences à plus ou moins long terme, en se basant sur deux grandes familles d'approches, la modélisation les aires de distribution ou de l'état sanitaire des espèces.

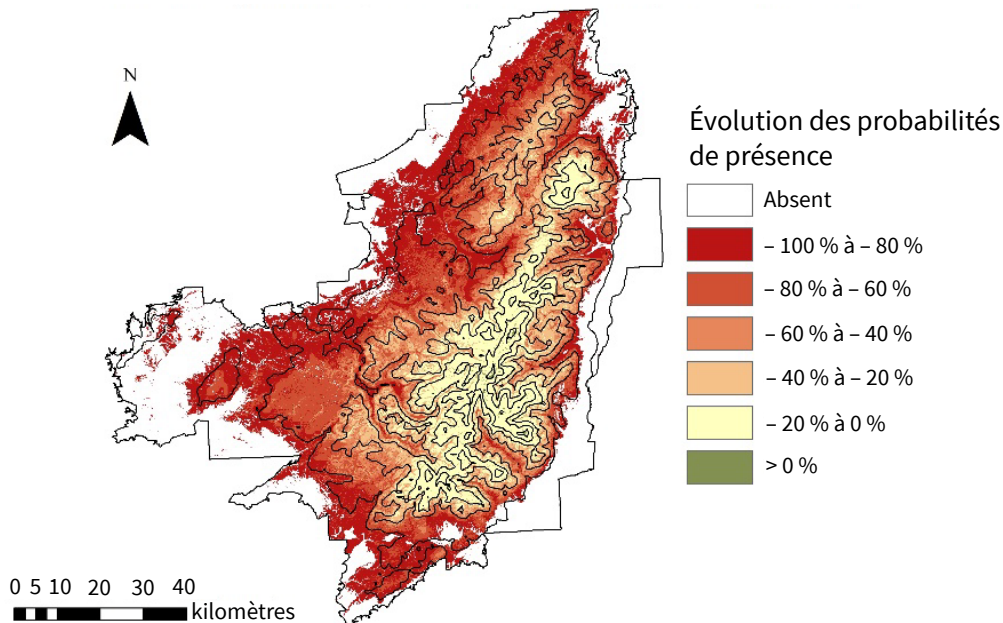
• Les modèles délimitant les aires de distribution des espèces

L'étude de la distribution des espèces est communément mise en œuvre pour évaluer la vulnérabilité des essences au changement de climat en cours, du fait de la bonne disponibilité de présences et d'absences observées des arbres, des nombreux outils de modélisation disponibles, et des cartes de facteurs du milieu permettant une spatiation des données à large échelle. Ces approches permettent d'identifier les limites écologiques des espèces, qui sont en partie déterminées par des facteurs liés au climat qui structure l'enveloppe biogéographique, et au sol qui sert de filtre au sein de cette enveloppe. Il est ainsi possible de produire des cartes synthétiques représentant l'évolution de la probabilité de présence entre différentes périodes, une baisse signifiant une dégradation des conditions favorables, et donc potentiellement un déclin.

Une première façon de faire est d'utiliser les valeurs limites observées sur les marges de distribution des espèces pour différents gradients climatiques. C'est le cas

Figure 2 | Évolution des probabilités de présence du Sapin pectiné dans le massif vosgien entre les périodes 1961-1985 et 2009-2019, simulées à l'aide d'un modèle empirique (Briswalter, 2020)

Une baisse de probabilités montre une dégradation des conditions favorables à cette essence, déterminées d'après son aire de présence historique.



de Climessence¹, élaboré par l'ONF, qui fournit des valeurs seuil pour de nombreuses essences en fonction du stress hydrique, de la chaleur et du froid. Par combinaison des limites liées à ces gradients, cet outil permet de déterminer la compatibilité climatique des essences pour différentes périodes futures, le franchissement des limites écologiques observées pour un des gradients environnementaux signifiant que les conditions de milieu deviennent inadaptées. Climessence se couple à des fiches espèce collectées lors du projet Caravane, qui mettent à disposition une connaissance détaillée des caractéristiques d'espèces autochtones ou exotiques dont l'introduction serait potentiellement possible, et permet ainsi de recommander l'usage de nouvelles essences. L'outil zoom50 permet d'affiner les prédictions à une échelle plus locale.

Il est également possible d'utiliser les modèles de distribution pour déterminer en un lieu donné la position de l'espèce au sein de sa niche (Morin et Chuine, 2005). Ils permettent une sélection des facteurs les plus explicatifs selon leur pertinence pour expliquer la distribution observée, leur affectant une importance proportionnelle à leur effet. Il est ainsi possible de démêler les réponses des différents facteurs qui seront combinés sous forme d'un modèle. Des résultats différents sont observés selon la nature et la qualité des variables utilisées pour identifier les limites écologiques, et les méthodes statistiques utilisées. L'interprétation des résultats en termes pratique reste délicate car ces outils se basent sur la distribution

observée de l'espèce qui peut n'occuper qu'une partie de la niche fondamentale du fait de contraintes de dispersion ou de compétition, n'intègrent pas les effets abiotiques ni les événements climatiques extrêmes. Les projections qui sont souvent faites pour des périodes futures ne peuvent être vérifiées.

La comparaison dans les Vosges entre les évolutions de probabilités de présence simulées à l'aide de modèles de distribution pour le Sapin pectiné et l'Épicéa commun entre la période 1961-1985 et la période 2009-2019 (exemple du sapin en figure 2) et les dépérissements observés en 2019 de ces deux essences a permis d'évaluer la pertinence de modèles de distribution rétrospectifs pour prédire l'état de santé observé des espèces. Les résultats mettent en évidence une correspondance partielle entre ces deux approches (figure 3). Globalement, l'évolution modélisée des aires de distribution identifie plus de zones vulnérables qu'il n'apparaît dans la réalité, probablement du fait de phénomènes d'acclimatation précédemment évoqués (figure 1), qui limitent les dépérissements de certains secteurs dans le nord et l'est du massif (zones 3, 4 et 5 principalement, figure 3).

Ces résultats veulent-ils dire pour autant que ces approches basées sur les projections dans le temps de modèles de distribution d'espèces ne sont pas pertinentes ? Ce n'est pas certain. Prenons l'exemple de l'Épicéa commun et du Sapin pectiné dans le Grand Est. Les modèles de distribution indexent les zones favorables sur l'évolution

¹ <https://climessences.fr/>

Figure 3 | Relation entre les évolutions de probabilité de présence évaluées à l'aide de modèles de distribution calés sur la période 1961-1985 et projetés dans le climat de 2009-2019, et les dépérissements observés par télédétection en juillet 2019 (Benoit, 2021). Le massif vosgien a été subdivisé en 7 grands bassins versants identifiés par des numéros (carte de gauche). Dans les zones 2, 6 et 7 (encadré rouge), le dépérissement augmente pour les deux espèces au fur et à mesure que les probabilités de présence baissent, ce qui n'est pas le cas dans les zones 3, 4 et 5.

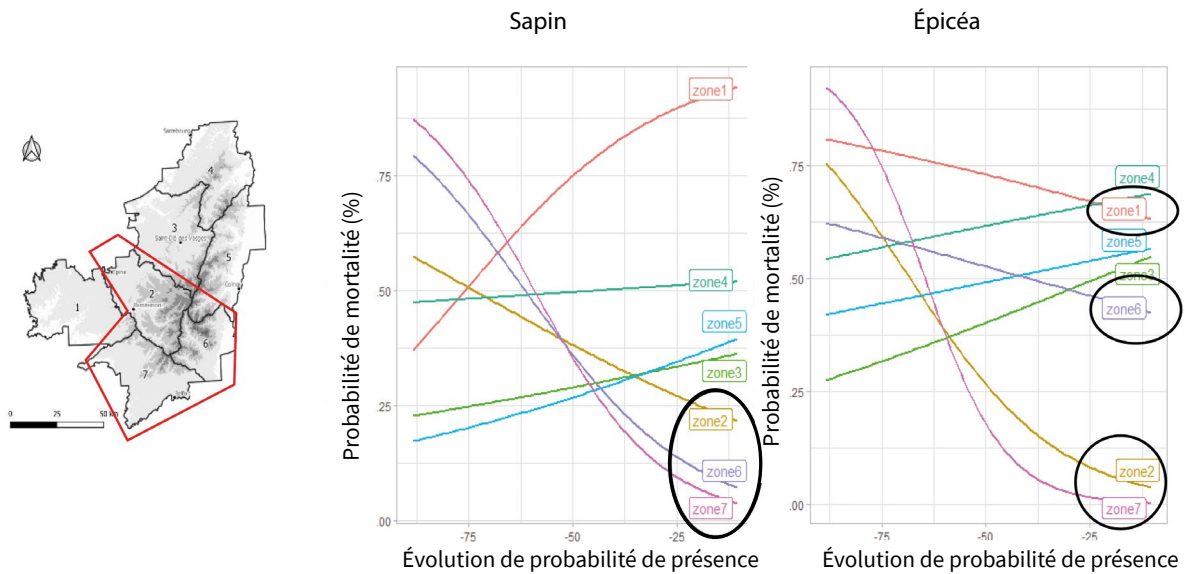
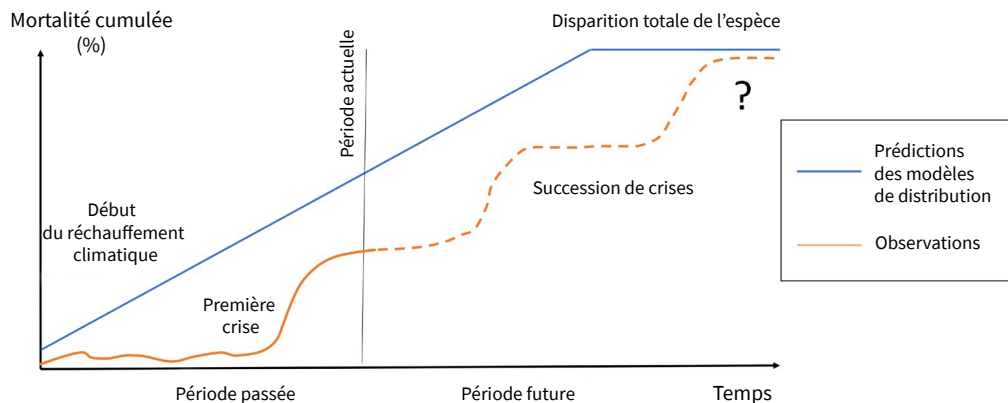


Figure 4 | Schéma conceptuel illustrant l'évolution potentielle de la mortalité d'une espèce au fil du temps sur son aire de distribution historique, simulée par des modèles de distribution et observée sur le terrain. Une forte baisse de probabilité de présence simulée par les modèles de distribution est ici assimilée à un fort risque de mortalité (trait bleu).



climatique qui simule un déplacement de leur aire de distribution vers le nord ou en altitude dès la fin des années 1980, date à laquelle le climat a commencé à se réchauffer fortement en France. Or, jusque vers 2017-2018, un décalage important existait avec les observations de terrain qui montraient peu de dépérissement dans les zones censées ne plus être favorables. Depuis, des dépérissements massifs s'y sont produits en quelques années, éliminant par exemple l'Épicéa commun de nombreux secteurs de plaine, réduisant le décalage entre les prévisions des modèles et la réalité de terrain. Les évolutions des aires de

distribution semblent donc se produire par à coup, à la faveur d'épisodes climatiques extrêmes, ou de leur succession dans le temps, qui entraînent la prolifération de bioagresseurs, avec un temps de retard par rapport à la dégradation des conditions écologiques indiquées par les modèles (figure 3). Ce retard de la réaction de la végétation est également observé, à partir de relevés de terrain, principalement en plaine (Bertrand *et al.*, 2011). Il est possible qu'à terme les écarts entre les simulations des modèles et les observations de terrain se réduisent, selon le principe présenté figure 4.

Les modèles décrivant l'état sanitaire des peuplements

Une deuxième famille d'approche existe pour évaluer la vulnérabilité des espèces au changement de climat. Elle consiste à étudier directement l'état de santé des arbres afin de déterminer les causes de déclin, toujours à l'aide d'outils de modélisation. C'est en utilisant ce type d'approche que le CNPF a développé l'outil Bioclimsol qui permet d'évaluer un niveau de risque à partir d'un inventaire de terrain et de cartes de climatiques, (Lemaire, 2017).

Si les bases de données sont suffisamment importantes, la réponse du dépérissement face à différents facteurs étudiés peut fournir des informations essentielles permettant de tracer un portrait type des caractéristiques des arbres ou des peuplements les plus impactés. L'étude d'un grand nombre d'essences à l'échelle de la France entière a permis d'identifier les variables les plus structurantes (Taccoen *et al.*, 2019). Ainsi, globalement, un arbre dominé, ou fortement dominant (ce qui correspond probablement aux arbres les plus âgés), de petite circonférence, situé dans un peuplement à faible proportion de surface terrière de l'essence, à structure ni trop homogène ni trop hétérogène, avec une forte surface terrière et un fort taux

de recouvrement de la canopée, aura globalement plus de chances de mourir (tableau 1).

Les autres facteurs liés au dépérissement sont essentiellement relatifs au climat et plus particulièrement à la ressource en eau. Ils mettent à la fois en évidence des variables stationnelles (plus de mortalité en haut de versant, zone de dépôts d'eau, en versant sud, dans des zones susceptibles d'être engorgées, à sols superficiels), et des variables décrivant l'évolution du climat. La dynamique d'évolution du stress hydrique joue ainsi un rôle important pour expliquer le déclenchement des dépérissements, comme dans le massif vosgien, où une augmentation forte et continue ces dernières années a favorisé la mortalité du Sapin pectiné ou de l'Épicéa commun (figure 5).

Les modèles basés sur l'état sanitaire sont logiquement plus performants que ceux basés sur les évolutions de distribution des espèces pour évaluer et cartographier les zones de déclin. Ils mettent en évidence des disparités importantes selon le peuplement montrant que, pour un aléas climatique égal, de grandes différences de réac-

Tableau 1 | Caractéristiques des peuplements liées à la mortalité de 43 essences

Le signe indiqué dans les 4 colonnes de droite indique la forme de la réponse : – et + : le dépérissement diminue ou augmente quand la valeur du facteur étudié augmente, + – : réponse en forme de cloche, – + : réponse en forme de U. Les chiffres indiquent le pourcentage d'essences concernées parmi les 43. NS : pourcentage d'essences pour lesquelles le facteur étudié est non significatif. En gras : les formes de réponse les plus communes. n = 372 974 arbres au-dessus du diamètre 7,5 cm, inventoriés entre 2009 et 2015 (Taccoen *et al.*, 2019).

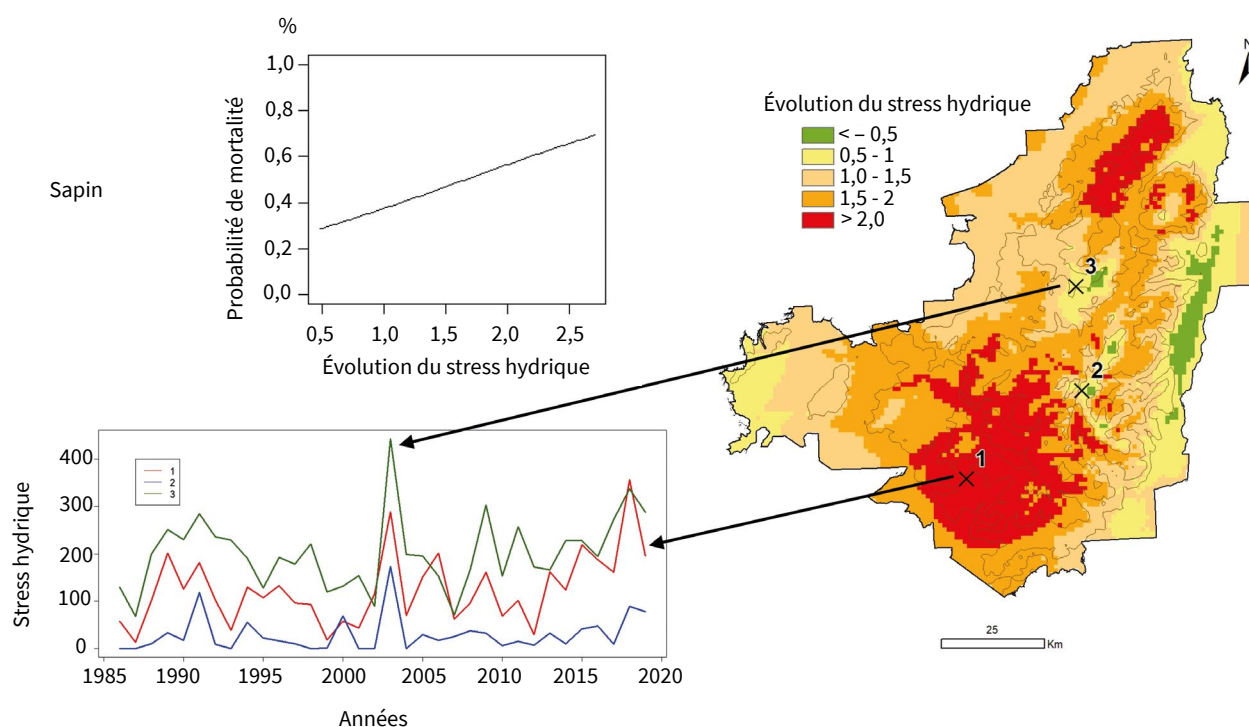
Interprétation	Variables	% des essences				
		NS	–	– +	+	+ –
Compétition verticale	Circonférence relative	26	28	47		
	Âge					
	Circonférence	74	23		2	
	Diamètre quadratique moyen	79		2	7	12
Compétition	Surface terrière	74	7		19	
	Recouvrement de la canopée	79	2		19	
	Nombre de tiges/ha	98				
Mélange	Proportion de surface terrière de l'essence	37	37	7	2	16
	Structure					
	Nombre d'essences	77	2	9	9	2
	Hétérogénéité de la structure (Indice Gini)	63	2		5	30

Figure 5 | Évolution du déficit d'évaporation en eau estival, indicateur du stress hydrique, au cours de la période 1986-2019, dans les Vosges

En haut à gauche, la relation entre l'évolution du stress hydrique et la mortalité du Sapin dans cette zone.

À droite : carte représentant les évolutions du stress hydrique au cours de la période. Plus le coefficient est positif et plus l'assèchement du sol au cours de la période étudiée est important.

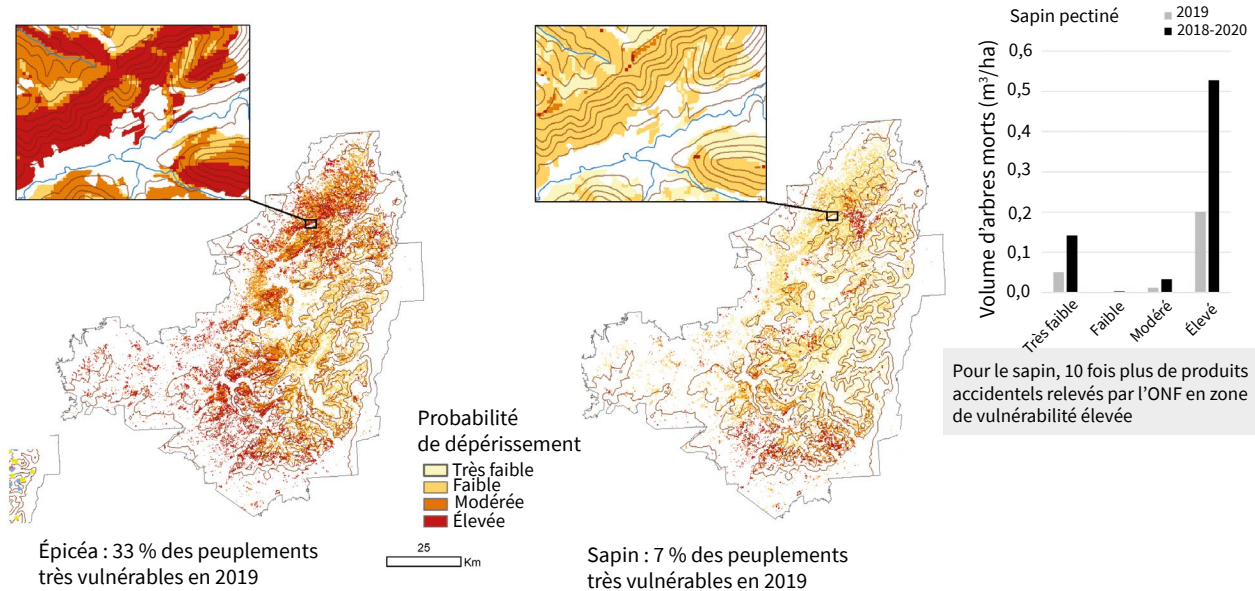
En bas à gauche : 3 séries chronologiques illustrant des cas contrastés. Sur le site n°1 (en rouge), une augmentation substantielle du stress hydrique est observée à partir de 2012, et une forte mortalité de Sapin est contrastée dans ce secteur. Le niveau de stress hydrique du site n°3 (en vert) est proche de celui du site n°1 ces dernières années, mais était historiquement à un niveau supérieur (avant 2012). La mortalité de Sapin y est inférieure par rapport au cas précédent. Enfin, le site n°2 (en bleu), situé en altitude sur les crêtes, montre un stress traditionnellement faible, bien qu'ayant tendance à augmenter ces dernières années. La mortalité du Sapin reste faible dans cette zone (Piedallu *et al.*, 2023).



tion des arbres existents en fonction de la densité, des mélanges et de la structure en place. Cependant, ces résultats ne sont pas vraiment toujours utilisables directement pour le gestionnaire du fait de leur caractère synthétique, les caractéristiques précises d'un peuplement minimisant l'impact des aléas climatiques étant mal connus. Par exemple, si les mélanges modulent fortement les impacts climatiques et certains peuvent réduire significativement les phénomènes de dépérissement (Jactel *et al.*, 2021), les essences à considérer et les proportions optimales ne sont pas clairement identifiées. Le deuxième enseignement concerne les conditions de milieu propices au dépérissement. La dynamique du climat au cours des dernières années, et particulièrement celle du stress hydrique, ressort comme un élément majeur, plus que le climat moyen de la zone concernée. Les résultats obtenus montrent à

la fois une certaine acclimatation dans des zones historiquement stressées, et inversement parfois des dépérissements dans des zones dont les conditions de milieu sont plutôt favorables mais qui ont subi de forts stress répétés. La difficulté de prise en compte des attaques biotiques dans ces approches spatiales couvrant de vastes territoires, faute de données spatiales concernant leur distribution disponibles sur de larges emprises, n'empêche pas l'obtention de résultats pertinents. Ces dernières sont en fait probablement en partie intégrées via l'utilisation des variables climatiques, qui influencent fortement la vie et la reproduction des pathogènes. Les cartes ainsi obtenues peuvent être utilisées afin de segmenter le territoire selon le niveau de vulnérabilité et adapter les mesures de gestion appropriées pour chacune de ces zones (figure 6).

Figure 6 | Cartographie de la vulnérabilité de l'Épicéa commun et du Sapin pectiné dans le massif vosgien pour un peuplement type, et validation à l'aide de données de produits accidentels de l'ONF pour le Sapin pectiné (Piedallu *et al.*, 2023)



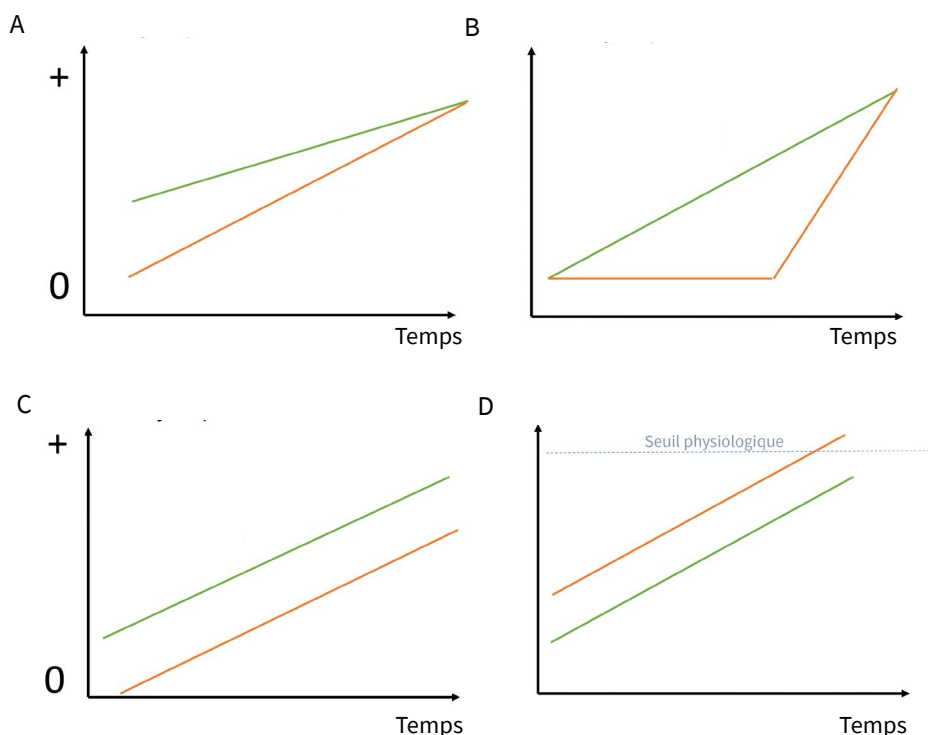
• **Conclusion quant aux avantages et limites des outils de modélisation à large échelle**

Les approches basées sur les limites de distribution et sur l'observation de l'état sanitaire des forêts ne fournissent pas les mêmes résultats et ne répondent pas aux mêmes objectifs. L'étude des aires de distribution ne permet pas souvent de prendre en compte les différences de réponse entre peuplements, la dynamique des événements climatiques extrêmes, ni d'intégrer les phénomènes d'adaptation observés dans certaines conditions. Elles ont probablement vocation à déterminer une potentialité du milieu à plus ou moins long terme, mais ne semblent pas adaptées pour prévoir les crises sanitaires à court terme. En effet, un temps de décalage est observé entre les prédictions de ces modèles et les observations de terrain. Les approches basées sur l'étude de la mortalité permettent au contraire une vision à court terme, correspondant plutôt bien à la réalité observée à un temps t, permettant de tirer des enseignements pratiques pour évaluer la vulnérabilité des peuplements en fonction des conditions de milieu. Par contre, cette approche nécessite de démêler correctement tous les facteurs qui interagissent de façon complexe, et donc des jeux de données importants pour bien les appréhender. De plus, l'extrapolation dans le futur proche présente des risques, la dynamique spatiale du climat étant peu prévisible à ces échéances de temps. En effet, malgré une tendance nette au réchauffement et à l'assèchement, on observe des cycles climatiques avec des périodes de stress suivies de périodes d'accalmies,

présentant une forte variabilité spatiale, difficiles à extrapoler à court terme. Des études complémentaires seront nécessaires afin de mieux déterminer les niveaux de stress climatiques qui engendrent le dépérissement d'un peuplement auparavant sain.

Les principales limites de ces modèles résident dans les incertitudes générées par les méthodes et les jeux de données employés pour leur mise en œuvre, qui sont difficiles à déterminer, particulièrement lorsqu'il s'agit de faire des projections pour des périodes futures. Des simplifications, parfois importantes, sont réalisées, et la pertinence du modèle pour répondre à la question posée doit systématiquement être questionnée. N'oublions pas que chaque modèle possède ses propres incertitudes, que celles-ci devraient être évaluées dès que cela est possible, et clairement documentées afin de déterminer les limites de validité des résultats fournis. En outre, peu de comparaisons existent entre les différentes simulations, alors que des différences apparaissent selon les méthodes employées (Cheaib *et al.*, 2012), qui s'accroissent souvent à l'échelle locale. Ces comparaisons entre approches et modèles peuvent être riches d'enseignements selon qu'on observe une convergence — ou non — des résultats, bien que l'obtention de résultats divergents soit souvent une source de complexité difficile à gérer pour le praticien. En cas de divergence, il existe un risque de remise en cause des outils si leurs limites ne sont pas clairement identifiées et si les différences ne sont pas comprises. Aussi, un besoin de formation à l'usage de ces différents outils est nécessaire.

Figure 7 | Schéma conceptuel résumant différentes caractéristiques liées au niveau de stress et à sa dynamique, pouvant être favorables (en vert) ou défavorables (en rouge) à la santé de l'espèce d'arbre étudiée



D'un point de vue pratique, une synthèse des informations issues de ces différentes sources de données, qui doivent être confrontées au terrain, permet de réduire les incertitudes pour le choix des essences.

Des résultats existants, un certain nombre d'hypothèses peuvent être tirées concernant les facteurs de vulnérabilité des essences au climat, résumées dans la figure 7. Elles s'appliquent potentiellement aussi bien au stress hydrique, qu'aux stress thermiques, qui peuvent affecter le fonctionnement des arbres en l'absence de manque d'eau (Teskey *et al.*, 2015) :

- Pour un niveau de stress actuellement identique, le dépérissement est plus fort lorsque son augmentation a été plus importante au cours des dernières années (figure 7 A) ;
- Pour un niveau de stress actuellement identique, et une augmentation d'amplitude similaire, le dépérissement est plus important lorsque l'augmentation a été brutale (figure 7 B) ;
- Pour une augmentation du stress d'égale amplitude, le dépérissement est plus important lorsque le peuplement subissait historiquement un faible niveau de stress, du fait d'un manque d'acclimatation (figure 7 C) ;
- Pour une augmentation du stress d'égale amplitude, le dépérissement est plus important lorsque le seuil de

tolérance physiologique propre à l'espèce est franchi (figure 7 D).

Quels axes de gestion mettre en place ?

Face au besoin d'adaptation de nos forêts pour les maintenir fonctionnelles face au changement de climat, des choix doivent être réalisés dès maintenant, malgré des connaissances lacunaires. Bien que les peuplements en limite de leurs conditions écologiques soient plus vulnérables, les études montrent que ni les arbres les plus productifs ni les stations les plus fertiles ne sont à l'abri de problèmes sanitaires. Un besoin important de connaissances scientifiques est donc nécessaire pour la mise en place de mesures de gestion appropriées, tout en prenant en compte la multiplicité des enjeux. Par exemple, l'intérêt de diminuer l'âge d'exploitabilité a été démontré par Albrecht *et al.*, (2015), l'adaptation de la sylviculture et l'augmentation des vitesses de rotation réduisant les dégâts liés au vent de 50 %. Cependant, les bénéfices doivent être évalués globalement car le raccourcissement des cycles d'exploitation peut avoir un impact négatif sur la qualité des sols et le stockage de carbone (Académie des sciences 2023).

Les mesures en vue d'optimiser la gestion de la ressource hydrique sont très étudiées. La première action concerne

le maintien de la capacité de stockage en eau des sols, qui est souvent altérée suite au tassement par le passage des engins. Au niveau des économies à réaliser à l'échelle du peuplement, l'intérêt des éclaircies pour limiter les pertes de croissance en période de stress hydrique est clairement documenté, la diminution de la surface foliaire augmentant la disponibilité en eau, en baissant à la fois le niveau d'interception et la transpiration des végétaux (Sohn *et al.*, 2016). Cet effet est plus bénéfique pour les feuillus que pour les conifères, mais on note pour ces derniers une accélération de la récupération après le stress et une augmentation de la résilience dans les peuplements éclaircis. Cependant, le bénéfice attendu varie selon l'intensité de l'éclaircie, l'intervalle avec l'éclaircie précédente, l'aridité du site, et il diminue avec l'âge du peuplement. La réduction de densité est une mesure préconisée pour l'adaptation aux stress hydriques (Trouvé *et al.*, 2017). Il faut cependant veiller à ne pas trop éclaircir, une ouverture trop importante pouvant déstabiliser le peuplement en augmentant la vulnérabilité aux vents, et conduire à des microclimats défavorables pouvant aggraver les dépérissements et nuire à la régénération. Il est ainsi conseillé d'éviter les coupes rases et de maintenir une couverture arborée continue afin de limiter l'augmentation des températures à la surface du sol, tout en évitant un fort déstockage de carbone. Le fait de réduire la densité des peuplements permet également d'optimiser la régénération naturelle, qui présente l'intérêt d'éviter les problèmes de reprise des plantations, particulièrement importants en contexte de stress hydrique, et de favoriser la sélection naturelle en espérant que les générations futures soient mieux adaptées. Lorsque les plantations sont nécessaires, un soin particulier doit y être apporté afin d'optimiser les chances de reprise. Enfin, la conservation d'îlots de vieillissements contribue à la diversité génétique et à la préservation de la biodiversité, tout comme le maintien de bois mort, qui, de plus, limite les risques liés aux exportations d'éléments minéraux, particulièrement importants sur substrats acides.

Un autre levier consiste à favoriser les mélanges, ce qui augmente la diversité génétique, diversifie les risques, mais également permet des complémentarités et des interactions entre espèces, qui peuvent leur être favorables quand ils sont réalisés pied à pied ou par bouquets (Toigo *et al.*, 2015). Par exemple, certains mélanges pourraient permettre aux systèmes racinaires de nature différente de coloniser des surfaces plus importantes et donc de mieux exploiter les ressources en eau du sol. D'autres études montrent également une meilleure résistance des mélanges aux attaques de ravageurs et de pathogènes (Jactel *et al.*, 2021). Les études menées sur la croissance montrent cependant que l'intérêt des mélanges va dépendre des essences en place et de la productivité du site. Par exemple, Jactel *et al.* (2008) ont démontré qu'un mélange de feuillus avec les conifères présentait un intérêt supérieur par

rapport à des mélanges entre conifères ou entre feuillus. Si les études réalisées sur l'état sanitaire confirment que l'effet du mélange joue fortement sur la résistance des arbres, des réponses assez diverses sont attendues, et il n'est pas possible actuellement de déterminer les dosages et les mélanges les plus pertinents pour optimiser les chances de survie du peuplement (Searle *et al.*, 2022). Il en est de même pour l'effet de la structure qui joue sur l'économie de l'eau à l'échelle du peuplement, mais dont les modalités optimales restent à déterminer. Il est donc important de mener des études complémentaires afin de pouvoir optimiser les itinéraires techniques pour adapter au mieux les peuplements dans les zones où il est encore temps.

S'il est souhaitable de conserver en place les arbres qui survivent dans les zones de forts dépérissements et de privilégier la régénération naturelle, le choix de l'introduction de nouvelles essences se pose, dans un contexte où les espèces migrent beaucoup plus lentement que leur niche écologique ne se déplace. Dans un premier temps, il est nécessaire d'identifier les essences qui sont à risque en fonction des conditions de sol et de l'évolution du climat, afin de ne plus les privilégier, et favoriser les essences présentes les plus résistantes à la sécheresse, pouvant contribuer à la reconstitution ou à l'évolution du peuplement. Mais cela ne suffira pas partout et il sera alors nécessaire d'implanter des provenances ou des essences plus méridionales (migration assistée de ressources génétiques), ou d'introduire des essences allochtones (migration assistée d'espèces), qui seront probablement nécessaires localement si on souhaite maintenir un couvert forestier. Le choix d'une nouvelle espèce devra être réfléchi, et intégrer ses capacités de production, mais aussi sa vulnérabilité aux attaques biotiques et aux incendies, ses caractéristiques de dispersion, l'impact paysager, ainsi que la disponibilité de semences. Il faudra aussi veiller à leur résistance au froid, les températures froides se réchauffant le plus lentement que les autres, et la saison de végétation commençant toujours plus tôt.

CONCLUSION

Face aux conséquences croissantes du changement de climat, la forêt a la particularité d'être à la fois concernée par les problématiques d'atténuation et d'adaptation. Le déclin de nos forêts illustre évidemment l'urgence à agir pour atténuer les émissions de gaz à effets de serre afin de limiter le réchauffement. Face à l'importance des changements en cours, cela ne pourra se faire qu'à la condition d'une adaptation de nos forêts aux nouvelles conditions environnementales. La forêt est censée stocker une partie de nos émissions de gaz à effets de serre, mais le couplage des risques liés aux incendies, aux canicules et aux sèche-

resses, à la prolifération des attaques biotiques, des tempêtes, s'ajoute à ceux liés à la déforestation, et pourraient plus rapidement que prévu transformer le puit de carbone en source d'émissions, aggravant encore plus la situation. Il est donc crucial de lutter activement contre ce déclin forestier qui conduirait à une forte détérioration des nombreux services écosystémiques rendus. Localement, les dépérissements massifs conduisent à des microclimats encore plus chauds du fait de l'absence de couvert, ajoutant de nouvelles contraintes pour le rétablissement d'un couvert forestier. Dans ces zones, il faudra des décennies pour reconstituer la ressource, lorsque cela est possible. De plus, le climat est lui-même impacté par ces changements d'occupation du sol, qui sont pourtant causés par son évolution.

Malgré les conséquences déjà visibles de ces transformations, imaginer la forêt de demain est un exercice complexe, du fait des lacunes de nos connaissances, des nombreuses incertitudes, et de notre tendance à se raccrocher à ce qu'on connaît, c'est-à-dire la forêt d'aujourd'hui. S'adapter aux risques malgré les incertitudes, c'est envisager le pire pour parvenir à l'éviter. Imaginer la forêt de demain, c'est se dire que le couvert arboré pourrait disparaître de certains lieux, ou que la forêt puisse être fondamentalement différente de celle que nous connaissons aujourd'hui. Or, l'homme peut jouer un rôle afin de faciliter cette transition et d'en limiter les effets négatifs. Des connaissances ont été acquises et des outils ont été développés afin de l'y aider. Il est cependant nécessaire de croiser les approches afin de limiter les incertitudes, et de synthétiser les connaissances existantes face à la prise de décisions. Face à l'importance du problème et à la complexité de la situation, il demeure encore de nombreuses lacunes, nous plaçant devant un immense défi, qui doit mobiliser les politiques publiques, les chercheurs, et tous les acteurs concernés par la gestion des milieux naturels et la filière forêt bois. Les enjeux, majeurs, concernent le maintien d'une forêt fonctionnelle au fil du temps.

Pour cela, il est d'abord nécessaire d'évaluer la capacité de survie des essences ou des peuplements existants. L'impact des événements est le plus souvent constaté à posteriori, avec une faible capacité d'anticipation. Les travaux existants ont permis d'observer à la fois un décalage global des aires de distribution pour suivre la niche écologique des espèces, et localement une meilleure résistance des peuplements dans des zones où les espèces étaient historiquement dans des conditions sèches et chaudes. Inversement, les peuplements ayant subi peu de contraintes par le passé peuvent se montrer les plus vulnérables. Afin de préciser ces premiers résultats, il sera nécessaire de bien démêler les effets dus à la dynamique du réchauffement climatique et de l'assèchement des sols, en fonction de l'historique du climat et du peuplement, afin d'essayer de déterminer les seuils climatiques cri-

tiques entraînant des dépérissements. Les peuplements qui semblent les mieux acclimatés devront être identifiés et suivis afin de bien comprendre les mécanismes mis en place et étudier leur évolution.

Ensuite, il est nécessaire de réaliser des choix judicieux en matière de sylviculture, sans trop tarder du fait du temps long nécessaire à la dynamique forestière, mais sans se précipiter afin qu'ils soient étayés et réfléchis. Ces choix sont rendus d'autant plus difficiles du fait de la grande variabilité des réponses liées à la diversité des peuplements, des conditions écologiques présentes, ainsi que des aléas climatiques. La cartographie du niveau de vulnérabilité des peuplements sur de larges emprises spatiales constitue un moyen de prioriser les mesures de gestion selon le niveau de risque et les enjeux au fil des décennies à venir, et pourrait servir de cadrage pour la mise en place de conseils en matière de sylviculture adaptative. Les choix concernent les essences à favoriser (ou non), à introduire pour remplacer les peuplements inadaptés, ainsi que les sylvicultures à mettre en place afin de rendre les peuplements plus résistants et résilients. Ils devront souvent être réalisés sans avoir toutes les connaissances nécessaires, et de fait assumant une part sûrement assez importante de risques. Par contre, ils devront être suffisamment adaptatifs pour pouvoir être révisés au fur et à mesure de l'apport de nouvelles connaissances. La mise en place de guides de transition forestière, déclinés à différentes échelles, permettrait de structurer la méthode à large échelle, et de préconiser des mesures à prendre selon les différentes situations rencontrées.

Une difficulté importante concerne le besoin d'avoir une vision intégrative incluant différentes problématiques : la vulnérabilité aux sécheresses, au vent, aux feux de forêts, tout en intégrant la question des changements de l'occupation du sol et de ses impacts sur l'albédo, le climat ou le microclimat local, le risque d'érosion ou d'altération de la ressource en eau, le stockage de carbone, le maintien de la qualité des sols et de la biodiversité ... Ce travail nécessite une expertise pluridisciplinaire afin d'évaluer les orientations à prendre au regard de l'ensemble des problématiques concernées. Ainsi, la conversion d'un peuplement pour le rendre plus résistant à la sécheresse sans intégrer le risque incendie pourrait se révéler inefficace à terme. Au contraire, d'autres mesures, comme le mélange de feuillus dans des peuplements purs de résineux, pourraient présenter différents bénéfices, concernant la résistance aux stress, la qualité des sols, et l'amélioration de l'albédo par exemple. Dans ce contexte, il est essentiel et urgent de se mobiliser afin d'améliorer nos connaissances pour avoir une évaluation prospective des conséquences du réchauffement à venir sur la ressource forestière, et de mettre en place les moyens pour s'y adapter au mieux, sans attendre des dégâts irréversibles. Ces actions nécessitent un soutien fort des pouvoirs publics et des acteurs

de la filière, la montre jouant contre nous, du fait de la rapidité des changements en cours, et du temps long de la dynamique forestière. ■

RÉFÉRENCES

- Académie des sciences. (2023). *Les forêts Françaises face au changement climatique*. Les forêts françaises face au changement climatique - Rapport | Rapports, ouvrages, avis et recommandations de l'Académie | Assurer un rôle d'expertise et de conseil
- Albrecht, A. T., Fortin, M., Kohnle, U. et Ningre, F. (2015). Coupling a tree growth model with storm damage modeling - Conceptual approach and results of scenario simulations. *Environmental Modelling & Software*, 69, 63-76.
- Barets, S. (2021). *Guide pour l'identification des stations et le choix des essences prenant en compte les changements climatiques, plateaux calcaires du nord-est*, CNPF, 170 p.
- Benoit, H. (2022). *Evaluating the pertinence of Species Distribution Models for predicting tree vulnerability to climate change, using a retrospective approach*.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrio-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C. et Gégout, J. C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, 479(7374), 517-520.
- Brêthes, A. (1989). La typologie des stations forestières. recommandations méthodologiques. *Revue forestière française*, 41(1), 7-27.
- Cheab, A., Badeau, V., Boe, J., Chuine, I., Delire, C., Dufrene, E. et Leadley, P. (2012). Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters*, 15(6), 533-544.
- Cochard, H., Pimont, F., Ruffault, J. et Martin-StPaul, N. (2021). SurEau: a mechanistic model of plant water relations under extreme drought. *Annals of Forest Science*, 78(2).
- Davi, H., Dufrêne, E., Granier, A., Le Dantec, V., Barbaroux, C., François, C. et Bréda, N. (2005). Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. *Ecological Modelling*, 185(2-4), 387-405.
- de Coligny, F., Dufour, S., Dreyfus, P., Courbaud, B. et Auclair, D. (2010). CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies In Silviculture. In *Falcao. AO, Rosset. C Proceedings of the Workshop on Decision Support Systems in Sustainable Forest Management. Lisbon, April 2010. OP2*.
- Duputie, A., Rutschmann, A., Ronce, O. et Chuine, I. (2015). Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change. *Global Change Biology*, 21(8), 3062-3073. doi:10.1111/gcb.12914
- Garzon, M. B., Robson, T. M. et Hampe, A. (2019). Delta TraitSDMs: species distribution models that account for local adaptation and phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 222(4), 1757-1765.
- Gaudin, S. (2008). La prise en compte des changements climatiques dans les guides de stations. *Forêt Entreprise*, 180, 34-39.
- Granier, A., Badeau, V. et Bréda, N. (1995). Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. *Revue forestière française*, 47(spécial), 59-68.
- Iverson, L. R. et Prasad, A. M. (1998). Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. *Ecological Monographs*, 68(4), 465-485.
- Jactel, H., Brockerhoff, E. et Piou, D. (2008). Le risque sanitaire dans les forêts mélangées. *Revue forestière française*, 60(2), 168-180.
- Jactel, H. et Meredieu, C. (2019). Évaluation et atténuation des risques multiples en forêts de plantation. *Forêt Entreprise*, 249, 39.
- Jactel, H., Moreira, X. et Castagnyrol, B. (2021). Tree Diversity and Forest Resistance to Insect Pests: Patterns, Mechanisms, and Prospects. *Annual Review of Entomology*, 66, 277-296.
- Kebli, H., Riou-Nivert, P., Rousselle, Y. et Perrier, C. (2022). Quelles sont en France les zones forestières conjuguant enjeu de production et vulnérabilité au changement climatique ? *Rendez vous Techniques*, 74, 5-12.
- Krinner, G., Viovy, N., de Noblet-Ducoudre, N., Ogee, J., Polcher, J., Friedlingstein, P.,... et Prentice, I. C. (2005). A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. *Global Biogeochemical Cycles*, 19(1).
- Lemaire, J. (2017). BioClimSol, objectifs et fonctionnement. *Forêt Entreprise*, 218, 4-6.
- Madrolles, F., Reboul, J. et Piedallu, C. (2019). Pré-cartographie des stations forestières sur le Nord-Ouest de la France. *Forêt Entreprise*, 249, 27-29.
- Morin, X. et Chuine, I. (2005). Sensitivity analysis of the tree distribution model PHENOFIT to climatic input characteristics: implications for climate impact assessment. *Global Change Biology*, 11(9), 1493-1503.
- MTES (2018). *Le plan national d'adaptation au changement climatique PNACC 2*. Disponible sur : <https://www.ecologique-solidaire.gouv.fr/sites/default/files/2018.12.2>
- Piedallu, C., Dallery, D., Bresson, C., Legay, M., Gégout, J.-C., et Pierrat, R. (2023). Spatial vulnerability assessment of silver fir and Norway spruce dieback driven by climate warming. *Landscape Ecology*, 38(2), 341-361.
- Ray, D., Reynolds, K., Slade, J. et FHodge, S. (2004). A spatial solution to ecological site classification for British Forestry using ecosystem management decision support. http://www.geocomputation.org/1998/37/gc_37.htm
- Royer-Tardif, S., Boisvert-Marsh, L., Godbout, J., Isabel, N. et Aubin, I. (2021). Finding common ground: Toward comparable indicators of adaptive capacity of tree species to a changing climate. *Ecology and evolution*, 11(19), 13081-13100.
- Searle, E. B., Chen, H. Y. H. et Paquette, A. (2022). Higher tree diversity is linked to higher tree mortality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(19).

- Seynave, I., Gégout, J. C., Herve, J. C., Dhôte, J. F., Drapier, J., Bruno, E. et Dume, G. (2005). *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(7).
- Sohn, J. A., Saha, S. et Bauhus, J. (2016). Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 380, 261-273.
- Taccoen, A., Piedallu, C., Seynave, I., Gégout-Petit, A. et Gégout, J. C. (2022). Climate change-induced background tree mortality is exacerbated towards the warm limits of the species ranges. *Annals of Forest Science*, 79(1).
- Taccoen, A., Piedallu, C., Seynave, I., Perez, V., Gégout-Petit, A., Nageleisen, L. M. et Gégout, J. C. (2019). Background mortality drivers of European tree species: climate change matters. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 286(1900).
- Teskey, R., Wertin, T., Bauweraerts, I., Ameye, M., McGuire, M. A. et Steppe, K. (2015). Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. *Plant Cell and Environment*, 38(9), 1699-1712.
- Toigo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J. D., Piedallu, C. et Courbaud, B. (2015). Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, 103(2), 502-512.
- Trouvé, R., Bontemps, J. D., Collet, C., Seynave, I. et Lebourgeois, F. (2017). Radial growth resilience of sessile oak after drought is affected by site water status, stand density, and social status. *Trees-Structure and Function*, 31(2), 517-529.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araujo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garzon, M. et Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17(11), 1351-1364.
- Vanoni, M., Bugmann, H., Notzli, M. et Bigler, C. (2016). Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. *Forest Ecology and Management*, 382, 51-63.