



HAL
open science

Dynamique des forêts : de la modélisation des peuplements à la simulation des massifs

Patrick Vallet

► **To cite this version:**

Patrick Vallet. Dynamique des forêts : de la modélisation des peuplements à la simulation des massifs. Sylviculture, foresterie. Université Grenoble Alpes, 2023. tel-04146749

HAL Id: tel-04146749

<https://hal.inrae.fr/tel-04146749v1>

Submitted on 30 Jun 2023

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

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

Public Domain

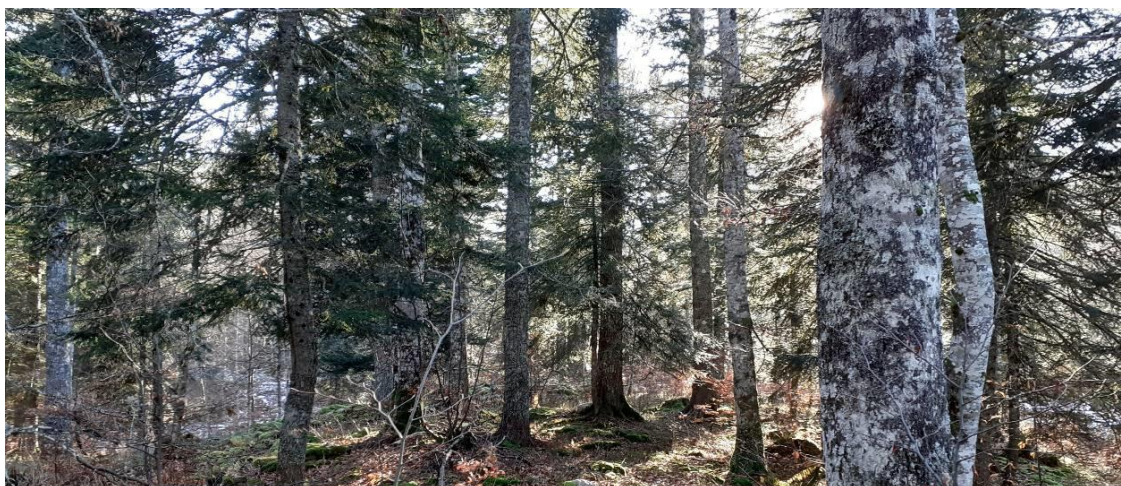
**DYNAMIQUE DES FORETS :
DE LA MODELISATION DES PEUPELEMENTS
A LA SIMULATION DES MASSIFS**

Mémoire pour l'Habilitation à Diriger les Recherches
Ecole Doctorale Chimie et Sciences du Vivant, Université Grenoble Alpes

Patrick VALLET

INRAE – Laboratoire EcoSystèmes et Sociétés En Montagne

26 juin 2023



Jury

Sebastian HEIN	Professeur (Université de Rottenburg)	Rapporteur
Philippe LEJEUNE	Professeur (Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech)	Rapporteur
Olivier BOURIAUD	Chercheur associé (Université "Stefan cel Mare" de Suceava)	Rapporteur
Annabel PORTÉ	Directrice de Recherches (INRAE – UMR BIOGECO)	Examinatrice
Catherine COLLET	Chargée de Recherches (INRAE- UMR SILVA)	Examinatrice

REMERCIEMENTS

Si la rédaction d'une HDR est un exercice plutôt solitaire, les recherches qui y sont présentées sont éminemment collectives. Je profite de cette première page pour remercier les collègues et amis qui ont largement participé à mes avancées scientifiques, et surtout au plaisir quotidien de chercher à les obtenir.

En premier lieu, j'ai eu la chance de travailler en binôme avec Thomas Pérot à Nogent-sur-Vernisson, puis avec Thomas Cordonnier à Grenoble. Comment vais-je faire sans Thomas sous la main, maintenant que j'ai quitté le premier, et que le second est parti à Dôle ! Ils n'étaient pas seuls : à Nogent, je remercie vivement toute l'équipe ForHet pour mes 10 premières années de jeune chercheur, et toute l'équipe Dynamics et plus largement le LESSEM à Grenoble pour mes autres années de chercheur toujours jeune.

L'HDR est aussi une excellente occasion de remercier les étudiants, et en particulier les doctorants. Accompagner des doctorants motivés et sympathiques comme Maude, Jordan ou Matthieu est l'un des grands plaisirs de notre métier. C'est également valable pour les post-doctorants comme Raphaël (trois ans ensemble, tout de même), ou Arnaud.

Un grand merci aussi aux collègues à vélo et à ski Marc et Jean-Matthieu pour tous les bons moments passés, malgré les courbatures après les montées à Freydières, au Col de Porte ou au Col du Coq (aïe).

Je souhaite remercier aussi les membres de mon jury d'avoir aimablement accepté de relire mon manuscrit, avec une mention spéciale pour Sebastian dont le français n'est pas la langue maternelle.

Enfin, un grand merci à Carine, Marion et Anna, pour tous les bisous passés et à venir.

Now it would be very remarkable if any system existing in the real world could be exactly represented by any simple model. However, cunningly chosen parsimonious models often do provide remarkably useful approximations.

[...]

For such a model there is no need to ask the question "Is the model true?". If "truth" is to be the "whole truth" the answer must be "No". The only question of interest is "Is the model illuminating and useful?".

Georges Box, 1979. Robustness in
the Strategy of Scientific Model
Building.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	3
1. Comprendre la dynamique forestière, de la modélisation aux simulations	3
2. Quelles échelles de modélisation ?	4
3. Diversité des peuplements, intérêt des peuplements mélangés.....	6
4. Objectifs du manuscrit et trajectoire personnelle	6
I. MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS MELANGES	8
1. Données.....	9
1.1. Données de l’Inventaire forestier	9
1.2. Données ou variables complémentaires.....	9
1.2.1. Données de sol	9
1.2.2. Données climatiques	10
2. Cadre général de modélisation	11
3. Croissance radiale.....	13
3.1. Données utilisées	13
3.2. Modélisation de la croissance en surface terrière en peuplements purs.....	15
3.3. Effet du mélange sur la croissance radiale	16
3.3.1. Calcul de l’effet du mélange	16
3.3.2. Effet moyen du mélange.....	17
3.3.3. Variation de l’effet du mélange avec la productivité	18
3.3.4. Effet de la tolérance à l’ombrage de l’espèce associée	20
3.3.5. Etude des mécanismes sous-jacents.....	21
4. Croissance en hauteur dominante	22
4.1. Données utilisées et calcul de la hauteur dominante.....	23
4.2. Modélisation de la croissance en hauteur dominante en peuplements purs	24
4.3. Effet du mélange sur la croissance en hauteur.....	25
4.4. Un compromis entre croissance en surface terrière et croissance en hauteur ?	26
5. Régénération	27
6. Mortalité.....	29
7. Projection en climat futur	29
7.1. Croissance radiale	30
7.2. Croissance en hauteur	32
8. Conclusion sur les modèles de dynamique des peuplements mélangés	32
II. SIMULATEURS DE CROISSANCE.....	33
1. Présentation générale du module Salem	34
2. Downscaling	35
2.1. Distribution des diamètres	35
2.2. Relations diamètre-hauteur.....	37
3. Validation de Salem.....	38
3.1. Validation sur les données PROFOUND	38
3.2. Evaluation sur le massif des Bauges	40
4. Implémentation, diffusion, exemple de simulation	41

III. SIMULATION A L'ECHELLE DES MASSIFS FORESTIERS	42
1. Approche générale et territoires d'étude	43
2. Génération de données à l'échelle des massifs	44
3. Définition des différents scénarios.....	46
3.1. Scénarios de perturbation	46
3.2. Scénarios de gestion	47
4. Compromis ou synergie entre la diversité α et diversité β	48
5. Effet de la complexité sur les services écosystémiques à l'échelle du massif	49
5.1. Volume sur pied en fin de période.....	49
5.2. Volume de chablis au cours de la simulation.....	51
5.3. Indices de biodiversité	52
5.4. Bilan de l'effet de la complexité sur les services écosystémiques	53
IV. PROJET DE RECHERCHE	54
1. Dynamique des peuplements forestiers	55
1.1. Effet du mode de gestion sur la dynamique des peuplements	55
1.2. Diversité des espèces et compositions	56
1.2.1. Peuplements purs et bispécifiques.....	56
1.2.2. Peuplements multi-spécifiques	56
1.3. Changement climatique et perturbations.....	56
1.3.1. Effets tendanciels du changement climatique sur la croissance.....	57
1.3.2. Sécheresse et mortalité	57
1.3.3. Réaction aux perturbations	57
2. Simulateur et simulations.....	58
2.1. Elargissement de la couverture du simulateur Salem	58
2.2. Simulations pour les acteurs.....	58
2.3. Simulations pour la recherche	59
2.3.1. Echelle de la parcelle forestière.....	59
2.3.2. Echelle du massif forestier.....	60
2.3.2.1. Stratégies d'aménagement.....	60
2.3.2.2. Approches pluridisciplinaires.....	61
3. Bilan synthétique du projet.....	61
V. REFERENCES	63
VI. CURRICULUM VITAE	71
VII. LISTE DES PUBLICATIONS	74

INTRODUCTION

1. Comprendre la dynamique forestière, de la modélisation aux simulations

L'étude de la dynamique forestière et de la sylviculture nécessite de relever plusieurs défis. En particulier, il faut composer avec le temps et l'espace.

L'évolution séculaire de la forêt rend l'expérimentation difficile à mettre en œuvre. Des dispositifs expérimentaux de suivi à long terme existent : En France, les premières placettes de suivi datent de 1882 en forêt de Haye près de Nancy, pour déterminer la production des chênes et des hêtres, et déterminer l'influence des éclaircies par le haut ou par le bas sur l'accroissement (Perrin, 1928). La très grande majorité des placettes installées entre 1884 et 1914 a été abandonnée à la suite des dommages causés par la guerre (Oudin, 1930). Des installations plus nombreuses par la Station de Recherches Forestières ont été réalisées plus intensément entre 1922 et 1930 (Oudin, 1956), cf. photo 1.



Photo 1 : document extrait de Oudin (1930).

Plus récemment, en 1994, le Groupement d'Intérêt Scientifique « Coopérative de données » sur la croissance des peuplements forestiers (GIS Coop)¹ a été créé avec pour objectif de suivre la croissance de peuplements soumis à différentes intensités de sylviculture. Le temps est une difficulté opérationnelle en forêt, et ces dispositifs apportent des informations précieuses.

L'espace est une autre difficulté pour l'étude de la dynamique forestière. Pour les stades juvéniles, il est possible – comme dans le cas des cultures annuelles – de réaliser des expérimentation *ex situ* où l'ensemble des facteurs sont contrôlés, par exemple avec des semis en pot sous serre, ou bien *in situ* sur des terrains homogénéisés. Mais pour les peuplements adultes les surfaces sont nécessairement étendues, surtout lorsqu'il est nécessaire pour d'avoir des répétitions statistiques. Sur ces grandes surfaces, les variations spatiales des conditions de croissance, comme par exemple la richesse édaphique, doivent être contrôlées, ou bien prises en compte dans les analyses.

Une alternative aux dispositifs expérimentaux est l'utilisation de réseaux de données d'observation. Il s'agit de données provenant de mesures effectuées sur des peuplements forestiers sans contrôle des différents facteurs. Les données de l'Inventaire forestier national de l'IGN en font partie. Le grand

¹ <https://www6.inrae.fr/giscoop/>

nombre d'observations disponibles, dans des conditions environnementales et sylvicoles variées constitue un intérêt majeur de ces données. A l'échelle nationale, l'étendue des observations disponibles pour l'étude de la croissance forestière est sans équivalent.

Etudier un aspect de la dynamique forestière, comme par exemple l'effet du mélange d'espèce sur la productivité, l'influence de la densité, d'un facteur environnemental, nécessite d'être en mesure de contrôler tous les autres facteurs, qui pourraient être confondants. Par exemple, la densité des peuplements est déterminante pour la croissance forestière car elle modifie les relations de compétition entre les individus, en particulier en fonction de la position hiérarchique des arbres (Cordonnier et al., 2019).

Que ce soit avec les dispositifs expérimentaux ou avec les données d'observation, la modélisation permet de contrôler les conditions qui varient d'une placette à l'autre, afin d'étudier les facteurs d'intérêt toutes choses étant égales par ailleurs. Par exemple, l'objectif de Pérot et al. (2013) était d'étudier l'effet du mélange sur la réaction des arbres lors d'une attaque de l'insecte défoliateur du pin *Diprion pini*. Aucun dispositif n'était conçu initialement pour étudier ce ravageur. La modélisation a permis de gommer les tendances liées au stade de développement et à l'effet du climat annuel pour ne se concentrer que sur l'effet lié à l'attaque de l'insecte.

Les questions forestières sont nombreuses, qu'elles soient de la part des gestionnaires, sociétales, ou pour la recherche. Pour y répondre, le recours aux modèles également est indispensable comme outil d'écologie prédictive. L'utilisation des modèles permet par exemple d'évaluer l'influence de choix de gestion sur des services écosystémiques comme la production de bois, le stockage de carbone, etc. (Valade et al., 2018), ou pour prédire l'évolution des forêts dans le climat futur, ce qui constitue un sujet central pour les forestiers. Les modèles permettent également d'évaluer des propriétés émergentes, lorsqu'ils sont utilisés à des échelles supérieures au grain de simulation auquel il est construit, comme par exemple l'estimation de l'effet de la diversité sur la productivité (par exemple Morin et al., 2011).

Les modèles de croissance et les simulateurs qui leur sont associés ont remplacé les tables de production, construites pour la plupart entre les années 1960 et 1980 (Vannière, 1984). La construction de simulateurs permet de faciliter et de stimuler l'utilisation des modèles pour faire de l'écologie prédictive, tant pour les questions opérationnelles ou sociétales que pour la recherche. C'est notamment un des objectifs de la plate-forme de simulation CAPSIS (Dufour-Kowalski et al., 2012).

2. Quelles échelles de modélisation ?

La modélisation de la dynamique des forêts consiste à établir une représentation mathématique simplifiée de la réalité. Pour l'élaboration des modèles, le choix de l'échelle de la modélisation est structurant. L'échelle doit être raisonnée en fonction des objectifs des modèles (Perot, 2009), et des données disponibles ou à acquérir. On peut simplifier ces échelles en trois catégories (figure 1) : les modèles dont le grain de simulation est l'arbre, avec des modèles spatialement explicites (par ex. Sybila (Fabrika and Ďurský, 2005), Samsara (Courbaud et al., 2015)) ou non spatialement explicites (ex. Fagacées (Le Moguédec and Dhôte, 2012)) ; des modèles dont le grain de simulation est le peuplement, et où les arbres ne sont pas identifiés (ex. Salem (Aussenac et al., 2021)) ; des modèles plus globaux, à l'échelle du territoire (ex. Landis (Mladenoff, 2004)).

Ces modèles ont des intérêts différents et complémentaires. Les modèles à l'échelle du territoire permettent d'aborder des questions de stratégie d'aménagement (par exemple : Quelle fourniture de services écosystémiques comme la production de bois pour une filière locale ? Comment aménager le territoire pour s'adapter au risque d'incendie ? Comment gérer le territoire pour concilier production

de bois et préservation de la biodiversité ? etc.). Par ailleurs, l'échelle des territoires est une échelle pertinente pour les approches interdisciplinaires : dans un territoire, l'aménagement forestier se résonne en combinant d'une part l'écologie, mais également l'économie associée, et la perception sociale des forêts.

A l'opposé, les modèles à l'échelle de l'arbre sont pertinents pour raisonner finement les questions de sylviculture (par exemple : Quelles sylviculture pratiquer pour produire des bois de qualité ? Quelle types de coupes favorisent l'apparition de DendroMicroHabitats (Courbaud et al., 2022) ?, etc.). C'est une échelle que l'on peut qualifier de « tactique ».

Les modèles à l'échelle de la parcelle ont une place intermédiaire, ce qui leur confère leur intérêt. Ils permettent de contrôler la sylviculture grâce à des variables synthétiques à l'échelle du peuplement comme des indices de densité (typiquement la surface terrière ou le RDI (Reineke, 1933)), le stade de développement (diamètre moyen, âge, hauteur dominante), ou même des indices de diversité structurale comme l'indice de Gini (Cordonnier and Kunstler, 2015). Il est également possible d'appliquer des méthodes de downscaling pour reconstituer des listes d'arbres si nécessaire. Par ailleurs, les modèles de niveau peuplement sont beaucoup plus légers en simulation que les modèles de niveau arbre, ce qui leur donne la possibilité d'agrèger les résultats des parcelles pour simuler des territoires entiers (upscaling).

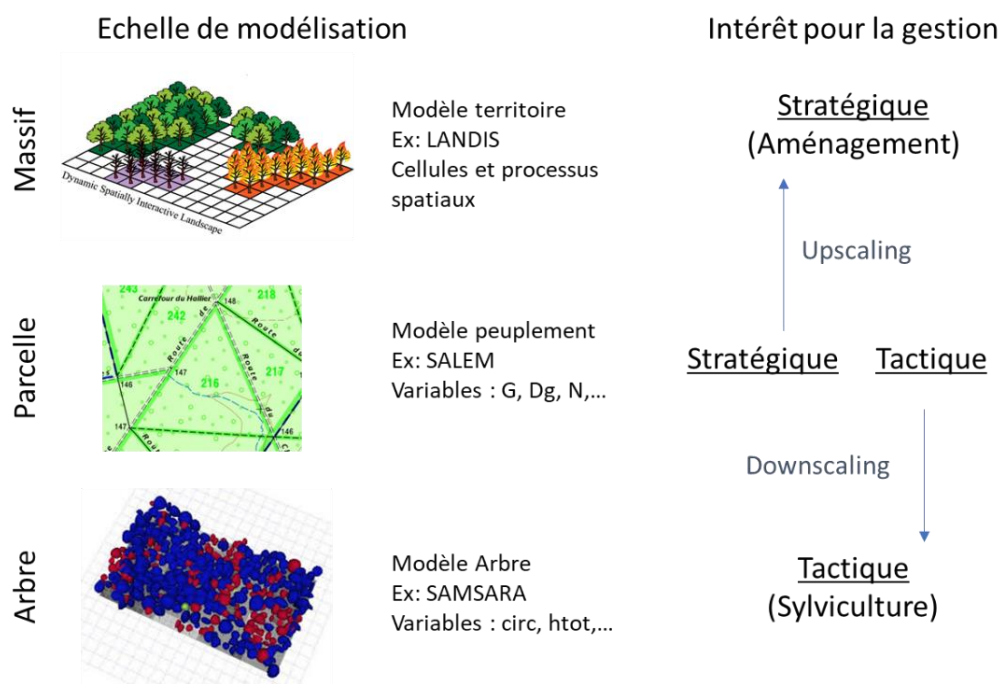


Figure 1: Echelles de modélisation, et implication pour la gestion

Une autre distinction importante des modèles est la différence entre les modèles dits phénoménologiques (ou empiriques), qui s'attachent à représenter statistiquement la dynamique des peuplements, et les modèles mécanistes, qui détaillent les processus sous-jacents pour expliquer la dynamique. De nouveau, ces deux approches ont leurs intérêts respectifs. Des modèles couplant ces deux approches (par exemple Castanea-SSM (Guillemot et al., 2014)) pourraient s'avérer particulièrement intéressants notamment pour simuler les effets du changement climatique.

3. Diversité des peuplements, intérêt des peuplements mélangés

La forêt française est riche d'une grande diversité des compositions et des modes de sylviculture. Près de la moitié de la forêt métropolitaine est gérée en futaie régulière, mais la futaie irrégulière, les taillis simples, ou les anciens taillis-sous-futaie sont également des modes de gestion très répandus.

La diversité des compositions en espèces est également importante. L'outil OCRE² d'interrogation des statistiques de l'Inventaire Forestier National indique avec dernières données (campagnes 2017 à 2021) que 23 espèces sont en essence principale sur plus de 100 000 ha de peuplements forestiers sur le territoire métropolitain. L'inventaire forestier national de l'IGN indique également que seuls 43% des forêts de production sont pures (6.9 Mha sur les 16.0 Mha de forêt de production), les peuplements à deux essences représentent 31%, les autres ayant 3 essences ou plus.

De nombreuses études ont mis en évidence l'importance de la diversité des espèces pour la plupart des fonctions et services écosystémiques (Knoke et al., 2008). Le mélange d'essences est intéressant à différents égards : aspects sanitaires, support de biodiversité ou encore production de bois. Par exemple, la résistance accrue des peuplements mélangés aux attaques d'insectes ravageurs par rapport aux peuplements purs est avérée (Jactel and Brockerhoff, 2007) en particulier face à des attaques d'insectes oligophages. De plus, on observe fréquemment une augmentation de la productivité dans les peuplements mélangés par rapport aux peuplements pur (Liang et al., 2016; Morin et al., 2011; Pretzsch et al., 2017). Si les peuplements monospécifiques ont été les premiers à être modélisés, une attention accrue a été portée sur les peuplements mélangés depuis les années 1990 (Porté and Bartelink, 2002).

4. Objectifs du manuscrit et trajectoire personnelle

Dans ce manuscrit, je présente les travaux de recherche que j'ai réalisés depuis mon intégration en 2006 dans l'UR EFNO du Cemagref de Nogent-sur-Vernisson, puis dans l'UR LESSEM du Centre INRAE de Grenoble après une mobilité en 2017.

Au cours des dix ans passés à Nogent-sur-Vernisson, j'ai majoritairement testé les hypothèses d'augmentation de la productivité en peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs, essentiellement en futaie régulière. J'ai largement utilisé les données de l'Inventaire Forestier National pour développer des modèles phénoménologiques à l'échelle du peuplement pour répondre à ces questions. J'ai exploité la grande diversité des conditions environnementales et spécifiques de ces données pour tester des hypothèses telles que l'hypothèse de gradient de stress (Bertness and Callaway, 1994; Grime, 1977) sur l'effet du mélange, qui stipule que l'effet du mélange est d'autant plus fort que la stations est contraignante.

Par ailleurs, dans un souci d'élaborer des modèles les plus génériques possibles, j'ai utilisé les traits et stratégies des espèces, et en particulier la tolérance à l'ombrage, afin d'évaluer l'influence des caractéristiques des espèces plutôt que leur identité. Mes travaux ont porté majoritairement sur la croissance en surface terrière, mais j'ai également abordé d'autres aspects de la dynamique forestière comme la croissance en hauteur, la régénération, ou la mortalité.

J'ai également participé avec mes collègues de l'équipe ForHet de Nogent-sur-Vernisson à l'installation du dispositif expérimental OPTMix, pour étudier plus finement les mécanismes conduisant aux effets observés du mélange. La présentation de ces travaux de modélisation est l'objet de la première partie de ce mémoire.

² <https://ocre-gp.ign.fr/ocre>

J'ai implémenté des simulateurs de croissance des modèles phénoménologiques décrits dans la première partie. Le fonctionnement de Salem, le plus abouti de ces simulateurs, est décrit dans la deuxième partie. J'y montre également mes objectifs de diffusion du simulateur, pour que ces travaux puissent servir aussi bien pour la recherche que comme outils d'aide à la décision.

Enfin, ma mobilité à Grenoble en 2017 a été l'occasion d'accentuer des travaux entrepris à l'échelle des grands massifs forestiers, en utilisant le simulateur Salem. En particulier, j'ai coordonné avec mon collègue Thomas Cordonnier le projet I-Maestro (ERANET du programme ForestValue), qui a été très structurant pour mes recherches lors des 4 dernières années. La question principale de ce projet était d'évaluer la résilience des services écosystémiques suite aux perturbations – notamment les tempêtes – à l'échelle des massifs forestiers. C'est l'objet de la troisième partie de ce manuscrit, avant de présenter mon projet pour les quelques années à venir.



Dessin extrait de Duhamel du Monceau. « De l'exploitation des bois ou moyens de tirer un parti avantageux des taillis, demi-futaies et hautes-futaies » — Paris : Guérin & Delatour, 1764.

I. MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS MELANGES

Au cours de mes travaux de modélisation des peuplements mélangés, j'ai abordé différentes composantes de la dynamique : en premier lieu la croissance radiale, mais également la croissance en hauteur, la régénération, le recrutement, ou la mortalité (figure 2). Parmi les différents projets qui ont contribué à ces travaux, les thèses de Maude Toïgo, Jordan Bello, et Matthieu Combaud (en cours) sont 3 points d'orgue.

Dans la thèse de Maude Toïgo, nous avons notamment exploité une méthodologie de modélisation à partir des données de l'Inventaire Forestier National pour étudier l'effet du mélange sur la croissance en surface terrière pour 5 couples d'essences. Nous avons notamment testé l'hypothèse du gradient de stress en profitant de la grande variété des conditions environnementales des placettes IFN. Nous avons également étudié l'influence de la tolérance à l'ombrage de l'espèce accompagnatrice sur la croissance du chêne sessile pour tester les hypothèses de compétition pour la lumière (Jucker et al., 2014). Dans la thèse de Jordan Bello, nous avons étudié les mécanismes sous-jacents pouvant expliquer l'effet du mélange sur la productivité en centrant sur l'étude de l'acquisition de l'eau, avec des données du site expérimental OPTMix (Korboulewsky et al., 2015). Dans la thèse de Matthieu Combaud, démarrée à l'automne 2021, nous développons des modèles climat-dépendants de croissance en hauteur dominante pour imaginer les couples d'essences comptables dans le climat futur.

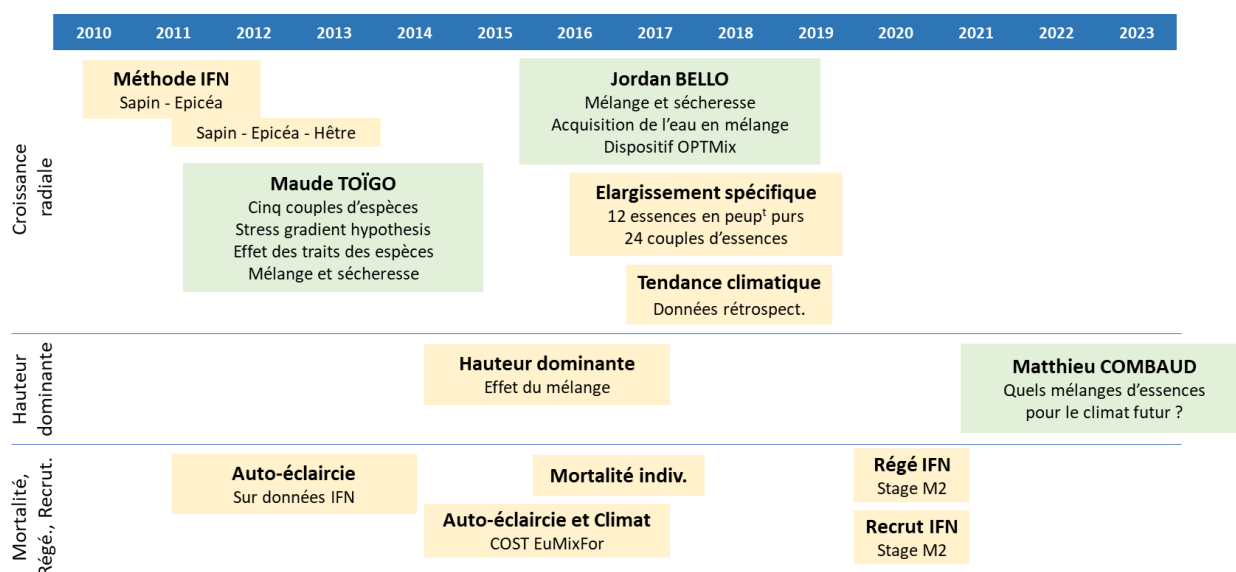


Figure 2 : Chronologie de mes projets de modélisation de la dynamique forestière. Les boîtes en vert correspondent aux trois thèses que j'ai encadrées.

Dans ce chapitre, je décris plus particulièrement les travaux sur la croissance radiale à partir des données de l'IFN, car ce sont les modèles à la base des simulateurs présentés ou exploités dans les chapitres II et III. Les autres aspects sont présentés plus succinctement.

1. Données

1.1. Données de l'Inventaire forestier

Depuis l'automne 2004, l'Inventaire forestier national (IFN) fournit des données sur les forêts françaises à l'échelle nationale, sur la base de campagnes annuelles (Dalmasso et al., 2014). Ce sont les données dites « nouvelle méthode ». L'échantillonnage de ces placettes est systématique, sur une grille d'un kilomètre de côté. Tous les ans, un vingtième des placettes forestières de cette grille sont visitées sur le terrain. Entre les campagnes de 2005 à 2020, plus de 100 000 placettes et près de 1.1 millions d'arbres ont été mesurés par les équipes de l'Inventaire. Il s'agit d'une véritable mine d'or pour l'étude de l'écologie forestière et la modélisation de la dynamique des peuplements.

Les placettes de mesure sont organisées en disques concentriques (figure 3). Elles comprennent notamment des mesures dendrométriques sur des disques de respectivement 6, 9 et 15 mètres de rayon pour les petits, moyens ou gros arbres.

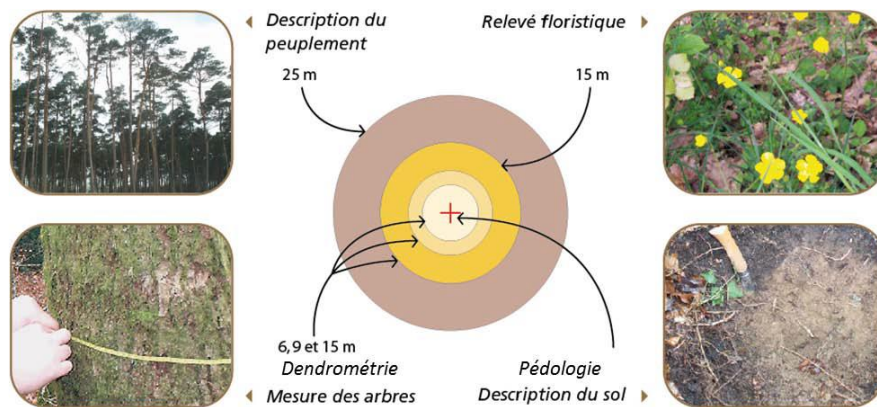


Figure 3: Observations et mesures sur les placettes. Figure extraite de Dalmasso et al. (2014).

Des descriptions du peuplement (couverts par espèce, structure du peuplement) sont notées sur une placette de 25 mètres de rayon. Une description du sol est faite avec une fosse pédologique et un sondage à la tarière au centre de la placette. Un relevé floristique est réalisé sur le disque de 15 mètres de rayon. De nombreuses autres informations sont également fournies comme la description topographique, l'orientation de la placette, la pente, etc. Toutes ces informations permettent d'améliorer les modèles de dynamique en prenant en compte les déterminants de la fertilité.

1.2. Données ou variables complémentaires

Au-delà des données mesurées et fournies par l'IFN sur la placette, nous pouvons calculer et estimer plusieurs variables déterminantes pour la dynamique forestière, notamment concernant le sol et le climat de la placette.

1.2.1. Données de sol

Nous estimons la réserve utile maximale (SWHC, en mm) pour toutes les placettes à partir de la texture du sol, du pourcentage de roche et de la profondeur du sol, selon la méthode décrite par Piedallu et al. (2018). Nous utilisons le relevé floristique pour estimer plusieurs caractéristiques du sol par bioindication (Gégout et al., 2005), notamment pH, le rapport carbone/azote (C:N) de la matière organique du sol et la saturation en bases (S:T) de la première couche du sol en faisant la moyenne des valeurs indicatrices de chaque espèce présente, en excluant les essences d'arbres pour ne pas générer de circularité.

1.2.2. Données climatiques

Les étudiants que j'ai encadrés et moi avons pu utiliser plusieurs types de données climatiques selon les besoins des différents travaux. Dans la majorité de ceux-ci, j'ai utilisé les données issues de la méthode Aurelhy (Canellas et al., 2014). Ce sont des valeurs normales sur 30 ans calculées par Météo-France par interpolation des normales des stations météo, en prenant en compte l'influence du relief sur la distribution des paramètres météorologiques. Ces sont de données mensuelles au pas kilométrique pour l'ensemble du territoire métropolitain.

Pour d'autres études comme l'analyse rétrospective de la croissance annuelle, notamment grâce aux lectures de cerne, nous avons utilisé les données SAFRAN (Durand et al., 1993). Ces données sont au pas horaire et permettent de calculer finement des différences de climat entre les années pour une même placette. En revanche, elles sont au pas de 8 km de côté. Jordan Bello a utilisé ces données dans sa thèse pour calculer la sécheresse édaphique au cours de plusieurs années de croissance (Bello et al., 2019b), et je les ai aussi utilisées pour l'analyse de la croissance radiale dans les peuplements chêne sessile-pin sylvestre (Vallet and Perot, 2018).

Pour les études plus locales, notamment basées sur les données du dispositif OPTMix en forêt d'Orléans, nous avons directement utilisé les données issues de la station météo la plus proche, à Nogent-sur-Vernisson. C'était le cas pour la partie de la thèse de Maude Toïgo portant sur l'effet du mélange sur la croissance radiale et sur la densité du bois (Toïgo et al., 2015b) ou bien le stage de master de Morgane Merlin sur la résistance et la résilience du mélange (Merlin et al., 2015). Nous avons également utilisé les mesures des stations météo directement installées sur le dispositif OPTMix dans la thèse de Jordan Bello lorsqu'il s'agissait d'études très fines sur le fonctionnement du mélange (Bello et al., 2019a).

Enfin, la première partie de la thèse en cours de Matthieu Combaud consiste à reconstruire la croissance en hauteur dominante de 22 espèces forestières en prenant en compte les fluctuations du climat annuel. Les placettes observées pouvant être assez anciennes, Matthieu utilise les données de la réanalyse FYRE (Devers et al., 2021) ce qui lui permet d'avoir des données climatiques annuelle avec une profondeur temporelle depuis 1871 jusqu'à 2020.

2. Cadre général de modélisation

Utiliser des données d'observation telles que celles de l'Inventaire Forestier National nécessite un cadre de modélisation particulier. Les placettes mesurées par l'IFN ont simultanément des différences de conditions stationnelles, de stade de développement, de gestion, qu'il est nécessaire d'intégrer dans les modèles. Dans mes différents travaux, j'ai utilisé une méthode simple et générique pour analyser l'effet du mélange pour différentes composantes de la dynamique forestière, inspirée de Loreau (1998).

Dans un premier temps, on modélise la composante pour une essence donnée en peuplement pur, en incluant l'ensemble des variables qui la détermine, notamment les variables environnementales qualifiant la station (sol, climat, topographie, etc.), les variables indiquant le stade de développement de la placette (par exemple le diamètre quadratique moyen), ou bien des variables caractérisant la densité (surface terrière ou autre indice de densité).

Dans un deuxième temps, nous appliquons ce modèle à cette même essence mais dans les peuplements mélangés, afin d'évaluer la valeur attendue de cette composante pour un peuplement pur. On calcule alors l'effet du mélange d'une placette comme la différence relative entre la valeur observée et la valeur attendue (eq. 1).

$$\text{Effet Mélange} = \frac{\text{Valeur Observée} - \text{Valeur Attendue}}{\text{Valeur Attendue}} \quad (\text{eq. 1})$$

On peut inverser cette équation comme dans l'équation 2, qui illustre bien la possibilité de définir l'effet du mélange comme une variation relative par rapport aux peuplements purs :

$$\text{Valeur Observée} = \text{Valeur Attendue} \times (1 + \text{Effet Mélange}) \quad (\text{eq. 2})$$

Dans le cas où la variable modélisée est intensive, c'est-à-dire dont la valeur ne change pas en fonction de la taille du système, comme pour la hauteur dominante notamment, la valeur attendue est la valeur prédite par le modèle en peuplement pur.

$$\text{Valeur Attendue} = f_{\text{pur}}(X_{\text{env.}}, X_{\text{dev.}}, X_{\text{dens.}}) \quad (\text{eq. 3})$$

Où f_{pur} est le modèle établi en peuplement pur en fonction des variables environnementales $X_{\text{env.}}$, des variables de stade de développement $X_{\text{dev.}}$, et des variables de densité $X_{\text{dens.}}$.

Dans le cas où la variable modélisée est extensive, c'est-à-dire les variables dont la valeur est proportionnelle à la taille du système, comme pour la surface terrière, le modèle est multiplié par la proportion de l'espèce. Dans ce cas, on a :

$$\text{Valeur Attendue} = f_{\text{pur}}(X_{\text{env.}}, X_{\text{dev.}}, X_{\text{dens.}}) \times \text{prop} \quad (\text{eq. 4})$$

Où prop est la proportion de l'espèce dans le mélange.

Si l'on fait un parallèle avec les approches expérimentales, dans cette approche le modèle en peuplement pur joue le rôle de témoin auquel on compare les peuplements mélangés.

Une fois l'effet du mélange calculé sur chacune des observations disponibles, on peut le modéliser, notamment en fonction de la proportion de mélange des deux espèces. On obtient alors un cadre de modèle similaire aux diagrammes de remplacement (Jolliffe, 2000), dont la figure 4 est un exemple. Dans l'exemple de Jolliffe, la densité totale des deux espèces est constante (24 plants par pot), mais leur proportion varie. La figure 4 indique la productivité observée pour le mélange et pour chacune des espèces (courbes en trait plein), et la productivité attendue pour un peuplement pur équivalent

(ramené à la même proportion). Dans le cas des peuplements forestiers, l'équivalent pour l'axe des abscisses est la proportion des espèces (entre 0 et 1).

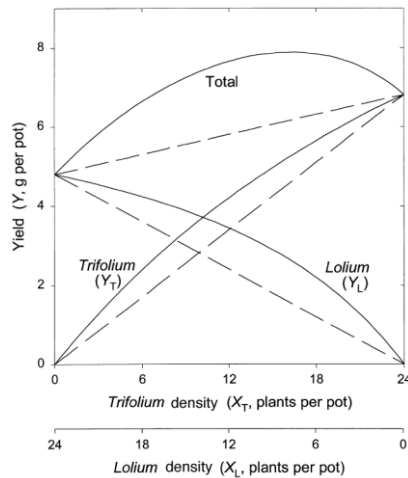


Figure 4: Exemple de diagramme de remplacement, extrait de Jolliffe (2000), montrant la productivité du mélange de *Trifolium* et *Lolium* en fonction de leur densité relative, en nombre de plants par pot.

Si l'on suppose que la croissance d'une espèce dépend linéairement de la compétition interspécifique (i.e. entre individus d'espèces différentes) et de la compétition intraspécifique (i.e. entre individus de la même espèce), comme par exemple dans les travaux de Pérot et al. (2010), alors on peut montrer aisément que l'effet du mélange dépend linéairement de la proportion de l'espèce dans le mélange, ce qu'on formule par l'équation 5 :

$$\text{Effet Mélange} = a \times (1 - \text{prop}) \quad (\text{eq. 5})$$

Cette équation illustre le fait que l'effet du mélange est d'autant plus fort que l'individu est entouré d'individus de l'autre espèce (i.e. quand la proportion tend vers 0), alors qu'il est nul lorsque qu'il est entouré de l'espèce semblable (i.e. quand la proportion tend vers 1, donc vers le peuplement pur).

Au final, si on prend le cas des variables extensives comme l'accroissement en surface terrière, on peut combiner l'équation 2 présentant l'équation générale de la valeur observée, l'équation 4 donnant la valeur attendue en peuplement pur, et l'équation 5 présentant l'effet du mélange, pour obtenir le modèle complet suivant :

$$\text{Valeur Observée} = f_{\text{pur}} \times \text{prop} \times (1 + a \times (1 - \text{prop})) \quad (\text{eq. 6})$$

Ce cadre permet de modéliser simplement les diagrammes de remplacement présentés par Jolliffe (2000) dans le cas des peuplements forestiers bispécifiques.

Pour la mise en œuvre sur les données de l'IFN, il faut faire une sélection de deux sous-jeux de données, le premier correspondant aux peuplements purs, et le second aux peuplements mélangés. Comme nous appliquons le modèle développé en peuplements pur dans les peuplements mélangés, il est nécessaire de ne pas être en forte extrapolation. On sous-sélectionne alors les peuplements mélangés en conséquence. Une solution est de restreindre la sélection des peuplements mélangés aux SylvoEcoRégions (Dumé et al., 2011) pour lesquelles un nombre minimal de peuplements purs ont été utilisés pour le développement du modèle.

Cette approche permet de comparer les peuplements purs et mélangés toute chose étant égale par ailleurs. Je l'ai d'abord utilisée pour étudier la croissance en surface terrière du mélange sapin-épicéa dans les massifs montagneux en France (Vallet and Pérot, 2011). Nous l'avons ensuite utilisée au cours de la thèse de Maude Toïgo pour analyser les variations de l'effet du mélange sur la croissance en

surface terrière en fonction des conditions environnementales (Toïgo et al., 2015a), et pour les variations de l'effet sur le chêne sessile en fonction de la tolérance à l'ombrage de l'essence accompagnatrice (Toïgo et al., 2018). Jérémy Borderieux l'a également mise en œuvre pour analyser l'effet du mélange sur la régénération (Borderieux et al., 2021), et je l'ai enfin appliquée à la croissance en hauteur dominante (Vallet and Pérot, 2016) ou pour compléter les essences disponibles dans le simulateur Salem (Aussenac et al., 2021). Matthieu Combaud devrait également l'utiliser dans la deuxième partie de sa thèse, pour analyser l'effet du mélange sur la croissance en hauteur dominante.

3. Croissance radiale

Dans cette sous-partie, je présente les différents résultats obtenus sur la croissance radiale en appliquant ce cadre général.

3.1. Données utilisées

On sous-sélectionne deux jeux de données dans les placettes de l'IFN : le premier pour calibrer les peuplements purs, le second pour les peuplements mélangés. Les critères de sélection sont les suivants :

- Les peuplements doivent être classés en futaie régulière par l'IFN
- Les peuplements ne doivent pas avoir été exploités au cours des cinq années

De plus, pour les peuplements purs :

- Une seule espèce doit constituer la surface terrière mesurée du peuplement
- Il faut un minimum de 100 observations pour retenir l'espèce en peuplement pur

Et pour les peuplements mélangés :

- Afin d'éviter d'utiliser le modèle pur en forte extrapolation, les placettes en peuplements mélangés ne sont sélectionnées que dans les SER (Sylvo-Eco-Régions) pour lesquelles au moins 5 points ont été utilisés pour l'ajustement du modèle en peuplement pur correspondant.
- La somme de la surface terrière des deux essences doit être supérieure à 80%.
- Chacune des deux essences doit avoir une proportion en surface terrière strictement supérieure à l'ensemble de celle des autres espèces.
- Il faut un minimum de 20 observations du mélange pour le retenir.

Ces critères de sélection appliqués aux placettes de l'IFN collectées entre 2006 et 2013 permettent de retenir 12 espèces en peuplements purs (tableau 1) et 24 couples d'espèces en mélange (tableau 2). Les essences et couples d'essences reportés dans ces deux tableaux sont ceux qui sont disponibles dans le simulateur Salem présenté dans le chapitre II.

Comme indiqué plus haut, les données de l'IFN sont sur une base de campagne annuelle, et près de 6000 nouvelles placettes sont disponible annuellement. Une extraction sur les données plus récentes, sur les campagnes de 2006 à 2022, montre que les 6 espèces suivantes ont désormais plus de 100 observations en peuplements purs en utilisant les mêmes critères : le châtaignier (348 obs.), le frêne commun (186 obs.), le charme (167 obs.), le bouleau verruqueux (116 obs.) et le robinier faux acacia (113 obs.) pour les feuillus, et le mélèze d'Europe (181 obs.) pour les résineux. Si le rythme d'augmentation du nombre de placette est constant dans le temps, le pin a crochets (92 obs.) et l'épicéa de Sitka (91 obs.) pourraient rejoindre la liste à partir de la campagne 2023. Ce sont des essences et couples d'essences sur lesquels je travaillerai dans le projet MELBAC (voir chapitre IV).

Tableau 1 : Nombre et caractéristiques des placettes d'inventaire dans les peuplements purs pour chaque espèce. Dg est le diamètre quadratique moyen en cm ; T est la température annuelle moyenne en °C sur la période 1981-2010 et P est la somme annuelle des précipitations en mm sur la période 1981-2010. Les données climatiques proviennent de MétéoFrance et ont été traitées selon la méthode d'Aurelhy.

Espèce	Abrév.	Placettes nb	Dg		T		P	
			min	max	min	max	min	max
Chêne pédonculé	Qu. ro.	489	2.6	106.5	6.9	14.3	612	1836
Chêne sessile	Qu. pe.	612	1.2	87.7	6.4	13.5	584	1741
Chêne pubescent	Qu. pu.	229	2.4	64.5	8.0	13.8	613	1607
Hêtre	Fa. sy.	553	2.2	117.0	5.8	13.6	641	2532
Pin maritime	Pi. pi.	1150	5.1	66.8	10.7	15.2	598	1526
Pin sylvestre	Pi. sy.	615	0.8	59.0	5.9	13.4	636	2088
Pin laricio de Corse	Pi. la.	225	0.5	78.8	7.8	13.7	603	1687
Pin noir d'Autriche	Pi. ni.	157	2.5	48.3	7.3	14.2	632	1469
Pin d'Alep	Pi. ha.	162	2.8	56.2	11.7	15.3	483	970
Sapin	Ab. al.	262	3.5	87.0	5.4	11.2	771	2029
Epicéa	Pi. ab.	526	1.5	67.0	3.3	12.9	676	2622
Douglas	Ps. me.	542	1.3	61.2	6.5	12.9	630	2331

Tableau 2 : Nombre de placettes par couple d'essences. Les nombres en gras indiquent les couples d'essences ayant plus de 20 observations et qui sont modélisés.

	Chêne pédonculé	Chêne sessile	Chêne pubescent	Hêtre	Pin maritime	Pin sylvestre	Pin laricio de corse	Pin noir d' Autriche	Pin d' Alep	Sapin pectiné	Epicéa commun
Chêne sessile	185										
Chêne pubescent	61	15									
Hêtre	174	561	6								
Pin maritime	106	15	6	0							
Pin sylvestre	79	86	81	150	3						
Pin laricio de corse	14	11	2	7	25	23					
Pin noir d'Autriche	5	7	11	9	0	77	0				
Pin d'Alep	0	0	17	0	0	0	0	1			
Sapin pectine	2	24	0	284	0	56	0	1	0		
Epicéa commun	29	19	0	126	0	79	2	6	0	278	
Douglas	23	24	1	15	0	34	3	1	0	68	63

3.2. Modélisation de la croissance en surface terrière en peuplements purs

Les données de croissance de l'IFN proviennent de carottages. Il s'agit donc de l'accroissement au cours de la période de 5 ans qui précède la mesure de la circonférence. Or l'un des objectifs de ces travaux est de développer des modèles prédictifs pour le simulateur décrit dans le chapitre II, et donc de prédire l'accroissement à venir, et non l'accroissement passé. Pour contourner cette difficulté, on calcule la circonférence de début de période à partir de la circonférence de l'arbre au moment de la mesure, et de la valeur de l'accroissement. De la même manière, les variables peuplement telles que la surface terrière (BA), le diamètre quadratique moyen (Dg), le « Relative Density Index » (RDI) (Reineke, 1933) sont calculées en début de période.

Nous avons modélisé la croissance des espèces dans les peuplements purs avec un modèle multiplicatif où la croissance potentielle des espèces, estimée par un ensemble de variables environnementales (X_m), est limitée par le stade de développement du peuplement, estimé par son diamètre quadratique moyen (Dg) et par un indice de densité du peuplement, le RDI (Relative Density Index, voir section I.6). La forme générique du modèle de croissance est donnée par :

$$BAI_{i,k} = f_{1,i}(X_{m,k}) \times f_{2,i}(RDI_k) \times f_{3,i}(Dg_{i,k}) + \varepsilon_{i,k} \quad (\text{eq. 7})$$

où $BAI_{i,k}$ est l'observation k de l'accroissement en surface terrière par hectare de l'espèce i sur cinq ans (en $m^2 \cdot ha^{-1} \cdot 5an^{-1}$), X_m est une combinaison de variables environnementales spécifique à l'espèce i, RDI est l'indice de densité du peuplement, Dg est le diamètre quadratique moyen (en cm) et ε est le résidu du modèle supposé être normalement distribué et indépendant.

La fonction f_1 représente la croissance potentielle maximale de l'espèce et permet ainsi de définir un indice de fertilité (SI, pour « Site Index ») spécifique à l'espèce. L'indice de fertilité, basé sur une combinaison de variables environnementales déterminant la croissance est donné par l'équation

$$SI_{i,k} = f_{1,i}(X_{m,k}) = a_0 + \sum_{m=1}^n (a_{m,i} \times X_{m,k}) \quad (\text{eq. 8})$$

Où $SI_{i,k}$ est l'indice de fertilité de l'espèce i pour l'observation k ; a_0 et a_m sont les paramètres à estimer. Il est intéressant de travailler avec ces indices de fertilité intégrant des variables environnementales plutôt qu'avec les indices de fertilité couramment utilisés par les forestiers (définis par la hauteur dominante des peuplements à un âge de référence) car ils sont plus adaptés pour décrire ou prédire la croissance des espèces sur de larges gradients de conditions environnementales (Bontemps and Bouriaud, 2014).

Les fonctions f_2 et f_3 ont été sélectionnées par analyse statistique des jeux de données. Deux formes sont sélectionnées suivant les essences pour la fonction f_2 . Leur forme monotone croissante avec l'indice de densité traduit l'augmentation de la productivité du peuplement avec l'augmentation du capital productif. La forme décroissante jusqu'à une asymptote horizontale de la fonction f_3 traduit le ralentissement de croissance lorsque le diamètre augmente.

Les équations de croissance en surface terrière du peuplement auxquelles on aboutit sont détaillées ci-dessous (équation 9 et équation 10) :

$$BAI_{i,k} = (a_{0,i} + \sum_{m=1}^n (a_{m,i} \cdot X_{m,k})) \cdot RDI_k^{b_i} \cdot \left(\frac{e^{(c_{1,i} \cdot Dg_{i,k}) + c_{2,i}}}{1 + c_{2,i}} \right) + \varepsilon_{i,k} \quad (\text{eq. 9})$$

$$BAI_{i,k} = (a_{0,i} + \sum_{m=1}^n (a_{m,i} \cdot X_{m,k})) \cdot \left(\frac{(1+b_i) \cdot RDI_k}{b_i + RDI_k} \right) \cdot \left(\frac{e^{(c_{1,i} \cdot Dg_{i,k}) + c_{2,i}}}{1 + c_{2,i}} \right) + \varepsilon_{i,k} \quad (\text{eq. 10})$$

où a_0 , a_m , b , c_1 et c_2 sont les paramètres à estimer.

Nous avons attribué à chaque espèce le modèle qui correspondait le mieux à ses données, c'est-à-dire celui présentant la valeur la plus faible du Critère d'Information d'Akaike (AIC, Akaike, 1974). Nous avons également sélectionné les variables environnementales à inclure X_m en fonction de l'AIC avec une approche pas à pas. Pour tenir compte de l'hétéroscédasticité, une fonction de variance basée sur la puissance des valeurs ajustées a été incluse dans le modèle (Pinheiro and Bates, 2006). Les modèles ont été ajustés à l'aide de la fonction *gnls* du package R *nlme*.

Le détail des modèles finaux est présenté dans l'article de référence du simulateur Salem (Aussenac et al., 2021). Les variables stationnelles qui interviennent dans les modèles rendent compte de l'autécologie des espèces. On y trouve notamment la richesse trophique sous la forme de la variable C/N qui intervient significativement pour toutes les essences excepté le pin d'Alep, des variables climatiques (températures minimales de début de saison, bilans hydriques printaniers ou estivaux selon les essences) parfois remplacées par l'altitude qui est une variable très intégratrice du climat. D'autres variables comme la pente, la réserve utile maximale du sol ou le type de roche mère interviennent fréquemment. Il reste quelques effets spatiaux résiduels, non expliqués par les variables environnementales. Pour améliorer l'intérêt prédictif des modèles, ceux-ci sont pris en compte via les GRECO (Grandes Régions Ecologiques), définies par l'IFN (Dumé et al., 2011).

3.3. Effet du mélange sur la croissance radiale

3.3.1. Calcul de l'effet du mélange

L'effet du mélange est modélisé en utilisant le cadre général décrit dans la section 1.2, et notamment l'équation 1. Dans le cas de l'effet du mélange sur la croissance en surface terrière, ce cadre se traduit par l'équation 11

$$u_{ij} = \frac{BAI_{ij} - E_i}{E_i} \quad (\text{eq. 11})$$

où u_{ij} est l'effet du mélange sur l'accroissement en surface terrière de l'espèce i lorsqu'elle est mélangée à l'espèce j ; BAI_{ij} est l'accroissement observé de la surface terrière de l'espèce i lorsqu'elle est mélangée à l'espèce j ; et E_i est l'accroissement attendu de la surface terrière de l'espèce i dans un peuplement mélangé, prédit à partir de sa productivité dans le peuplement pur et pondéré par sa proportion dans le peuplement mélangé. E_i est donc donné par :

$$E_i = x_i \cdot \widehat{BAI}_i \quad (\text{eq. 12})$$

où \widehat{BAI}_i est l'accroissement en surface terrière de l'espèce i prédit à partir des modèles de croissance en peuplements purs (équation 9 ou équation 10) ; et x_i est la proportion du mélange

3.3.2. Effet moyen du mélange

On utilise l'équation 5 du cadre général pour modéliser l'effet du mélange en fonction du taux de mélange. Il s'agit de l'effet moyen pour les conditions stationnelles de la ressource forestière en France, telle que mesurée par l'IFN.

Sur les 48 possibilités (24 couples modélisés et 2 essences par couple), l'effet du mélange est significativement positif dans 19 cas, et non significatif dans 27 cas. Seuls les effets moyens du hêtre sur le pin sylvestre, et du sapin sur le pin sylvestre sont négatifs.

Les résultats des ajustements sont détaillés dans l'article d'Aussenac et al. (2021). Cet article étant descriptif du simulateur, nous n'y avons décrit que les modèles par espèce dans les couples, mais sans analyser l'effet par couple. La figure 5 représente l'effet moyen pour tous les couples d'essences modélisés. Cette figure montre que lorsqu'on se limite aux effets significatif (en bleu foncé), sur les 24 couples d'essences, 10 présentent un effet du mélange « gagnant – neutre » (i.e. une essence est favorisée sans que cela pénalise l'autre, comme par exemple pour le couple chêne sessile – pin sylvestre), trois présentent un effet mélange « gagnant-gagnant », et deux un effet « gagnant – perdant » (c'est-à-dire un effet de compensation entre les deux essences).

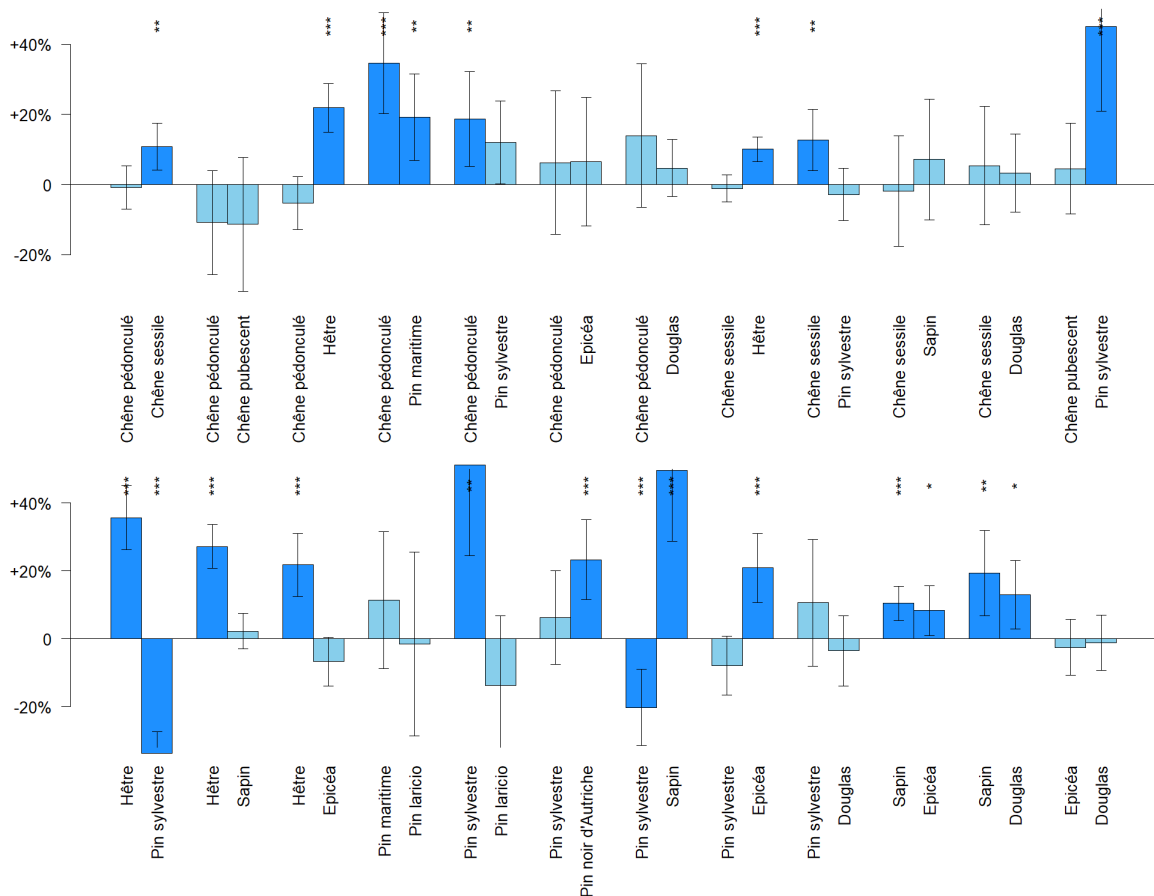


Figure 5: Bilan de l'effet du moyen pour tous les couples d'essence modélisés, pour une proportion du mélange de 50% de chaque espèce. Les barres d'erreurs indiquent 1.96 fois l'écart-type du paramètre. La couleur bleue plus foncée indique un effet significatif, alors que le bleu ciel indique un effet non significatif.

Ce bilan très majoritairement positif de l'effet du mélange sur la croissance est en ligne avec la nombreuse littérature sur le sujet, que ce soit dans le cas d'étude des mélanges bispécifiques (Pretzsch et al., 2017) ou bien dans les études sur la relation diversité – productivité (Morin et al., 2011; Liang et

al., 2016) montrant l'augmentation de la magnitude de l'effet du mélange lorsque le nombre d'espèces augmente.

Des schémas spécifiques apparaissent dans les résultats moyens, comme par exemple l'effet très compétiteur du hêtre qui bénéficie du mélange dans les 5 couples où il est étudié. Mais le caractère observationnel des données de l'IFN restreint l'approfondissement des mécanismes sous-jacents qui gouverne les effets observés. Toutefois, la grande variété des conditions stationnelle dans lesquelles les mélanges sont observés, et la grande diversité des associations d'espèce permette de décrire empiriquement certains schémas. C'est l'objectif des deux parties suivantes.

3.3.3. Variation de l'effet du mélange avec la productivité

Nous avons analysé la variation de l'effet du mélange en fonction des conditions du milieu avec deux objectifs : d'une part pour améliorer les modèles prédictifs pour les simulateurs, mais aussi pour élaborer des hypothèses sur le fonctionnement des mélanges. En effet, en fonction des variables qui peuvent moduler l'effet du mélange sur la productivité, on peut supposer des interactions entre les espèces de différente nature. Par exemple, on peut tester l'hypothèse d'une complémentarité pour l'acquisition des ressources hydriques en évaluant la variation de l'effet du mélange avec ce type de variable (bilan hydrique, précipitation).

En l'occurrence, la variable la plus structurante de l'effet du mélange était l'indice de fertilité. L'aspect intégratif de cette variable renseigne peu sur les mécanismes, mais améliore sensiblement la valeur prédictive des modèles construits. Plusieurs auteurs ont également identifié une variation de l'effet du mélange avec la productivité du site (Paquette and Messier, 2011).

Nous avons calculé les indices de fertilité (SI) par espèce pour chaque placette d'inventaire de peuplement mixte en utilisant l'équation 8 et les estimations de paramètres issus des ajustements des modèles présentés dans Aussenac et al. (2021).

Nous avons ensuite enrichi le modèle d'effet du mélange tel que présenté dans le cadre général en intégrant l'indice de fertilité dans le paramètre de pente comme suit :

$$\text{Effet Mélange} = (a + b * SI) \times (1 - \text{prop}) \quad (\text{eq. 13})$$

où a et b sont des paramètres à estimer. Si le paramètre b est positif, alors l'effet du mélange sur la productivité des espèces augmente avec l'indice de fertilité. Inversement, b négatif indique que l'effet du mélange diminue avec l'indice de fertilité (i.e. plus la productivité est faible, plus l'effet du mélange est fort). A nouveau, les paramètres ajustés sont décrits dans l'article de synthèse de Salem (Aussenac et al., 2021).

Sur les 48 possibilités (2 essences par couples, pour 24 couples), 12 ont un effet significatif de l'indice de fertilité sur l'effet du mélange. Pour ces 12 couples, sans exception, le paramètre b est négatif. Cela indique un effet du mélange d'autant plus fort que la station est peu fertile. Nous avons déjà obtenu ce résultat dans le cadre de la thèse de Maude Toïgo, sur 5 couples d'essences (Toïgo et al., 2015a).

La figure 6 établit une synthèse de l'effet moyen et de sa variation avec la fertilité en fonction de l'essence à laquelle elle est associée pour l'exemple du sapin et du hêtre, dans les conditions forestières observées par l'IFN. L'exemple du sapin illustre les différents cas de figure observés. Dans le cas du mélange avec le chêne pédonculé ou le hêtre, l'effet du mélange passe de positif pour les stations peu fertiles à négatif dans les stations fertiles. Dans le cas du mélange avec le pin sylvestre, l'effet moyen est significativement positif, mais on n'observe pas de variation avec la fertilité. Enfin,

dans le cas du mélange avec l'épicéa et le douglas, l'effet moyen est positif, et la variation avec la fertilité fait passer l'effet du mélange de positif à nul lorsque la fertilité augmente.

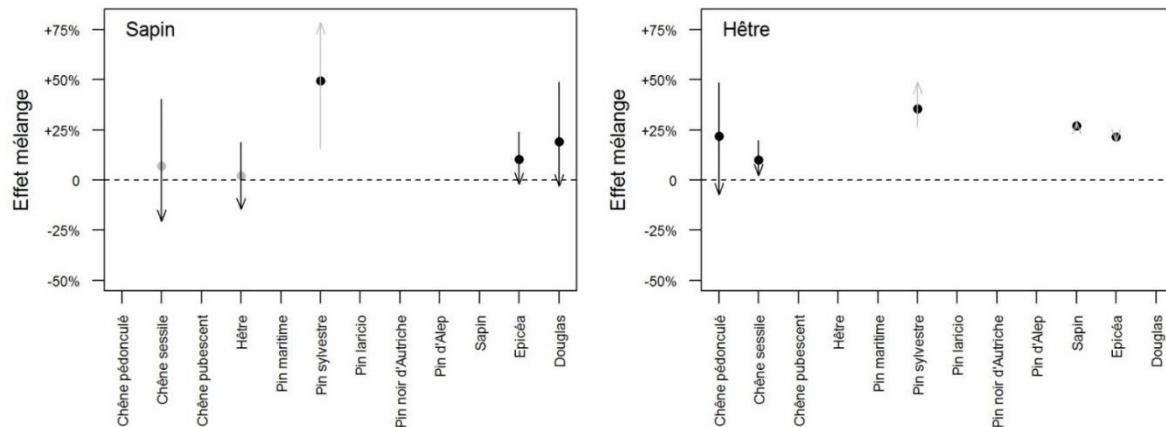


Figure 6: Effet du mélange sur la croissance du sapin (à gauche) et du hêtre (à droite). Les points indiquent l'effet moyen du mélange. Les flèches indiquent la variation de l'effet du mélange en fonction de la productivité du site : le début des flèches représente les sites moins fertiles (quantile de 5 %) tandis que la pointe des flèches représente les sites les fertiles (quantile de 95 %). Une couleur grise indique que l'effet n'est pas significatif, tandis qu'une couleur noire indique un effet significatif.

Une représentation de la productivité brute permet de mieux visualiser l'impact de l'effet du mélange. La figure 7 montre la production en surface terrière du hêtre en fonction de sa proportion dans les cas de l'association chêne pédonculé, pour 3 niveaux de fertilité (faible, moyenne, forte). On retrouve dans cette figure le schéma des diagrammes de remplacement tels que présentés dans Jolliffe (2000) et illustrés par la figure 4. La courbe rouge est pour une faible fertilité (i.e. production faible en peuplement pur). On observe bien l'effet très positif du mélange, par la comparaison avec la droite en pointillés, qui représente la valeur attendue sans effet du mélange. A l'inverse, la courbe en bleu est très proche de la droite en pointillés correspondante, montrant le peu d'effet du mélange en bonne fertilité.

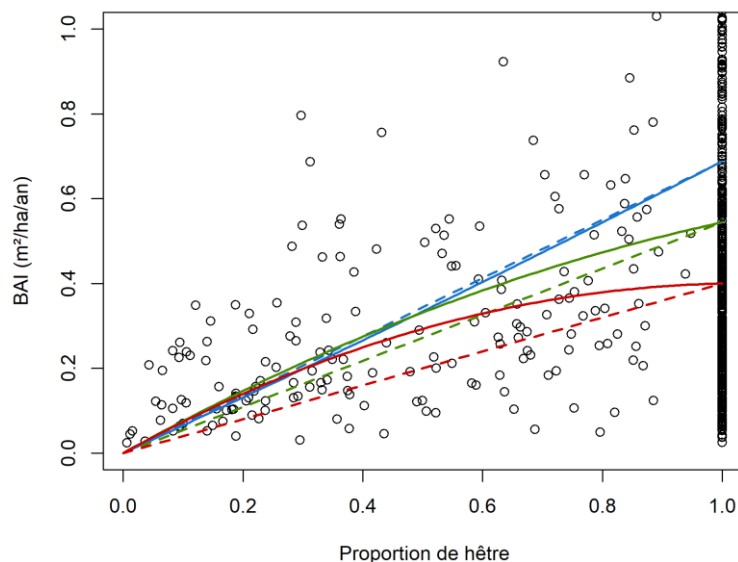


Figure 7: Productivité du hêtre en surface terrière en fonction de sa proportion dans le peuplement, dans le cas du mélange avec le chêne pédonculé. Les courbes en trait plein sont les résultats du modèle pour 3 niveaux de fertilité. Les droites en pointillées indiquent la productivité attendue sans effet du mélange.

Ces variations de l'effet du mélange ne sont pas consensuelles dans la littérature. Les résultats de cette partie, qui confortent sur plus d'espèces ce que nous à quoi nous avons abouti dans la thèse de Maude Toïgo (2015a), sont en accord avec la « stress gradient hypothesis » (Bertness and Callaway, 1994). Celle-ci suppose une augmentation de la compétition dans les environnements favorables et une complémentarité dans les environnements défavorables. D'un autre côté, des études empiriques des mélanges le long de gradient environnementaux peuvent aussi montrer des effets du mélange accrus dans certains milieux plus favorables, comme par exemple avec des sols plus humides (Pretzsch, 2022).

3.3.4. Effet de la tolérance à l'ombrage de l'espèce associée

Pour mieux comprendre le fonctionnement des mélanges, on peut également exploiter la richesse des données de l'IFN en analysant la variation de l'effet du mélange en fonction des caractéristiques ou des traits de l'espèce associée. En particulier, plusieurs études montrent l'influence de la tolérance à l'ombrage des espèces dans les relations de compétition (Jucker et al., 2014; Kunstler et al., 2011). Pour évaluer cet effet, Maude Toïgo a utilisé le même cadre de modélisation pour évaluer l'effet de la tolérance à l'ombrage de l'espèce associée sur l'effet du mélange sur le chêne sessile. La figure 8 montre que plus l'essence associée est intolérante à l'ombrage (essence héliophile), plus l'effet du mélange sur la croissance du chêne est positif. Il passe en revanche à négatif lorsque l'essence associée est tolérante à l'ombrage (essence sciaphile). Ce résultat montre l'importance de l'accès à la lumière dans les relations de compétition intra ou interspécifiques. Le schéma obtenu est probablement lié au fait que les houppiers des essences tolérantes à l'ombrage sont plus denses et plus profonds que les essences intolérantes, qui laissent alors plus passer la lumière. Dans ces approches, nous avons testé l'influence des autres stratégies des essences comme tolérance à la sécheresse ou la tolérance à l'engorgement, mais qui s'étaient avérées moins structurantes sur l'effet du mélange.

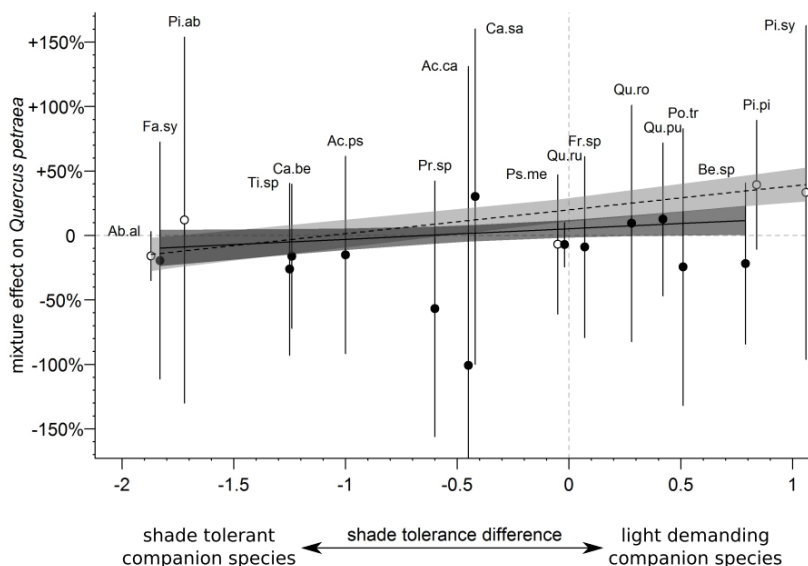


Figure 8: Effet du mélange sur le chêne sessile, en fonction de la différence de tolérance à l'ombrage de l'essence associée par rapport à celle du chêne sessile. La figure est extraite de Toïgo et al. (2018)

Cet exemple illustre parfaitement la manière dont les données de l'IFN, en exploitant la variété des compositions, des conditions stationnelles, des structures, des stades de développement des peuplements, peut aider à mieux caractériser et à comprendre les relations interspécifiques dans les mélanges.

3.3.5. Etude des mécanismes sous-jacents

Comme évoqué dans les sections précédentes, les données de l'IFN sont des données observationnelles, avec un énorme potentiel d'analyse grâce à la variété des situations observées. Cependant, pour comprendre des mécanismes qui sous-tendent les effets du mélange, les dispositifs expérimentaux ont un rôle majeur.

L'unité EFNO (Nogent-sur-Vernisson) a installé le dispositif OPTMix³ (Korboulewsky et al., 2015) pour étudier le mélange chêne sessile – pin sylvestre (photos 2). Il s'agit d'un dispositif expérimental croisant différentes modalités de composition (chêne pur, pin pur, mélange des deux essences), et de densité (dynamique, conservatrice, témoin sans éclaircies). La thèse de Jordan Bello a reposé sur ce dispositif avec l'objectif de mieux comprendre les effets du mélange, en particulier pendant les périodes de sécheresse estivale.



Photos 2 : Dispositif OPTMix. De gauche à droite : Prélèvement de carotte par Maude Toïgo et Valène Tuilleras ; mélange chêne sessile – pin sylvestre ; dendromètre à bande ; mesure de la signature isotopique ; mesures automatiques de flux de sève par Jordan Bello.

En analysant la croissance intra-annuelle avec des dendromètres à bande, nous avons montré que pour ces essences en forêt d'Orléans, le mélange n'a pas d'effet sur la croissance en période estivale. En revanche, lors d'une période de stress estival tardive (fin de l'été 2016), les chênes ont eu une croissance plus importante dans les mélanges, tandis que les pins ont connu une croissance plus importante dans les monocultures (Bello et al., 2019b). Ce résultat est expliqué par les stratégies de croissance différenciées de ces deux essences : le chêne a une stratégie anisohydrique, c'est-à-dire qu'il garde une ouverture des stomates même en période de sécheresse, au risque d'atteindre la rupture hydraulique, alors que le pin a une stratégie isohydrique, c'est-à-dire qu'il a une fermeture précoce des stomates lorsque le sol s'assèche. En conséquence, l'arrêt de croissance du pin précoce en période sèche peut favoriser la croissance du chêne sessile qui a accès à plus de ressource en eau.

Pour mieux comprendre les mécanismes, Jordan Bello a ensuite utilisé la méthode de la discrimination isotopique liée à l'évaporation de l'eau pendant les périodes de sécheresse : l'oxygène 16 étant plus léger que l'oxygène 18, il s'évapore préférentiellement, créant ainsi un profil isotopique dans le sol : la signature isotopique O^{18}/O^{16} augmente quand on s'approche de la surface. En revanche, l'absorption d'eau par les racines ne discrimine pas les deux isotopes. Ainsi, en caractérisant le profil isotopique du sol et en mesurant simultanément la signature isotopique de l'eau prélevée dans un tissu vivant, on peut avoir une estimation de la profondeur de l'eau prélevée par l'individu par un procédé non destructif.

Lorsqu'elles poussent en peuplements purs, ces deux espèces en forêt d'Orléans utilisent principalement l'eau du sol près de la surface. En revanche, une complémentarité de niche partielle pour les ressources en eau entre les deux espèces dans les peuplements mélangés a entraîné une

³ <https://optmix.inrae.fr/>

moindre contrainte hydrique pour les chênes par rapport aux peuplements purs, en particulier pour les petits arbres (Bello et al., 2019a).

La thèse de Jordan Bello est un exemple des possibilités qu'offre les dispositifs de suivi à long terme bien instrumentés. Dans mon parcours personnel, la période de thèse de Jordan Bello a correspondu à ma mobilité sur le Centre de Grenoble, au LESSEM, et à une orientation bien plus marquée vers la simulation à l'échelle du paysage, que je présente dans le chapitre III. Je n'ai pas poursuivi dans les aspects d'approfondissement des mécanismes.

4. Croissance en hauteur dominante

Les données de l'IFN permettent également d'aborder la dynamique de croissance en hauteur, ainsi que l'effet du mélange sur celle-ci. En revanche, contrairement à la croissance radiale ou les carottages permettent obtenir des mesures d'accroissement, il n'y a pas de mesures d'accroissement en hauteur, les placettes étant temporaires. Des mesures d'âge sur deux arbres par placette permettent de modéliser quand même la dynamique, comme présenté ci-dessous.

L'objectif d'étudier la croissance en hauteur est multiple. Dans la littérature, un certain nombre d'études de l'effet du mélange ne concernent que la croissance en surface terrière, et parfois, même si la variable modélisée est le volume, celui-ci est estimé en utilisant des relations allométriques qui ne prennent pas explicitement en compte l'effet du mélange, ce qui revient au même. Or plusieurs cas de figure sont possibles : si l'effet du mélange sur la croissance en hauteur est à l'opposé de celui sur la croissance radiale, alors l'effet du mélange consiste en une compensation de l'allocation de la matière produite par photosynthèse entre les deux dimensions. En revanche, si l'effet du mélange sur la hauteur est dans le même sens que celui sur la croissance radiale, alors il s'agit bien d'une augmentation ou d'une diminution de la production en volume. Les implications sur les mécanismes qui gouvernent les interactions entre espèces diffèrent.

Par ailleurs, l'étude de la dynamique de croissance en hauteur est intéressante en elle-même pour évaluer les interactions possibles entre les espèces. La dynamique de croissance en hauteur définit l'accès à la lumière. On peut alors utiliser les dynamiques de hauteur dominante des espèces pour évaluer leur accès à la lumière en peuplements mélangés, et imaginer ainsi des compositions d'espèces inédites qui pourraient être conduites, au moins au cours d'une révolution forestière. C'est un sujet important en particulier pour l'adaptation des forêts au changement climatique, alors que certaines espèces pourraient voir leur aire de répartition réduite. C'est l'objectif de la thèse de Matthieu Combaud, débutée en octobre 2021.

Dans cette section, je présente les travaux que j'ai menés sur la hauteur dominante en futaie régulière (Vallet and Pérot, 2016) avant le démarrage de la thèse de Matthieu Combaud qui les enrichit avec l'intégration de l'influence du climat annuel (cf. section 1.7.2) Les modèles développés ne sont pas intégrés au simulateur Salem qui fait l'objet des chapitres suivants. Je ne les présente alors que succinctement.

En ce qui concerne l'étude de l'effet du mélange, le cadre de modélisation reprend la méthode générique présentée dans la section 1.2, c'est-à-dire de commencer par modéliser la dynamique en peuplement pur en intégrant les facteurs environnementaux déterminant la croissance, pour l'utiliser ensuite comme témoin (valeur attendue) dans les peuplements mélangés.

4.1. Données utilisées et calcul de la hauteur dominante

Les critères de sélection sont semblables à ceux utilisés pour la croissance en surface terrière. Ils ne sont pas détaillés ici. Les données d'âge individuels ne sont disponibles dans les données IFN qu'à partir de la campagne de mesure 2008. Nous avons alors utilisé les données des campagnes de mesure de 2008 à 2012 pour ce travail. A ce moment, l'objectif initial était de comparer la croissance en hauteur avec les résultats obtenus dans la thèse de Maude Toïgo, raison pour laquelle nous avons sélectionné l'étude du chêne sessile, du hêtre, du pin sylvestre, du sapin et de l'épicéa. Dans les travaux plus récents, la sélection des placettes étudiées est plus systématique.

Tableau 3 : Nombre de placette sélectionnées pour la modélisation de la hauteur dominante en peuplements purs, et en mélange en fonction de l'essence associée.

	PUR							MELANGE									
	Sapin	Erable sycomore	Bouleau	Charme	Châtaignier	Hêtre	Frêne commun	Epicéa	Pin laricio	Pin noir d' A.	Pin sylvestre	Merisier	Douglas	Chêne pédonculé	Chêne sessile	Chêne pubescent	TOTAL MELANGE
Chêne sessile	494	-	-	12	21	12	233	25	-	-	42	-	-	123	-	-	468
Hêtre	439	79	19	-	29	-	55	35	-	-	35	10	-	94	216	-	572
Pin sylvestre	516	-	-	-	-	31	-	16	12	27	-	-	-	26	32	12	156
Sapin	263	-	-	-	-	64	-	89	-	-	10	-	-	-	10	-	173
Epicéa	450	109	-	-	-	43	-	-	-	-	23	-	15	-	-	-	190

La définition standard de la hauteur dominante en foresterie est la hauteur moyenne des 100 plus gros arbres par hectare. Pour les parcelles de moins d'un hectare, les forestiers calculent généralement la hauteur moyenne des n-1 plus gros arbres pour un placette de n ares, afin de corriger un biais de l'échantillon (Rennolls, 1978).

Pour mesurer l'âge sur les placettes, l'IFN définit un sous-échantillon des 6 plus gros arbres atteignant l'étage dominant, sur la placette de 7 ares. Les deux arbres les plus proches du centre de la placette dans ce sous-échantillon sont sélectionnés pour un sondage à cœur afin de mesurer l'âge. La hauteur moyenne de ces deux arbres constitue alors une estimation non biaisée de la hauteur dominante de la placette.

Pour calculer la hauteur dominante dans le cas des peuplements purs, on moyenne les hauteurs des deux arbres carottés ; dans le cas des peuplements mélangées, pour lesquels les deux arbres carottés à cœur sont d'espèces différentes, on utilise la hauteur de l'arbre sélectionné comme estimation de la hauteur dominante pour chaque espèce.

D'autres méthodes peuvent être utilisées pour calculer la hauteur dominante sur les placettes IFN, comme par exemple la sélection des arbres par taille décroissante, et en se basant sur leur pondération à l'hectare pour se ramener à un équivalent de 100 arbres à l'hectare. L'avantage de la première méthode, utilisée ici, réside l'utilisation d'un même échantillon d'arbres pour le calcul de l'âge et de la hauteur dominante, assurant ainsi une bonne qualité de la relation âge-hauteur dominante (figure 9).

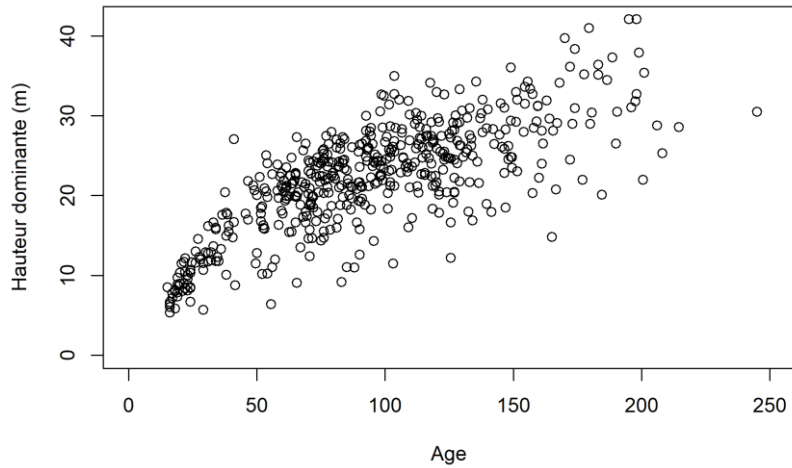


Figure 9: Exemple de relation hauteur dominante – âge, avec le jeu de données du chêne sessile

4.2. Modélisation de la croissance en hauteur dominante en peuplements purs

Plusieurs formes mathématiques ont pu être utilisées pour modéliser la croissance en hauteur des peuplements forestiers (Zeide, 1993). Parmi celle-ci, j'ai sélectionné et légèrement transformé l'équation de Hossfled II (décrite dans Elfving and Kiviste, 1997). Il s'agit d'une équation à la fois simple, parcimonieuse (3 paramètres), et qui peut prendre des formes très variées. Je l'ai utilisée dans plusieurs autres travaux, comme par exemple la modélisation de relations circonférence – hauteur (non présentées dans ce manuscrit). Par ailleurs, écrite sous la forme de l'équation 14, elle présente un aspect particulièrement intéressant : les paramètres ont une signification explicite. Le paramètre « a » est la valeur asymptotique horizontale de l'équation pour les grands âges, « b » est l'âge pour lequel la valeur de la hauteur dominante vaut la moitié de l'asymptote, et « c » est un facteur de forme, définissant notamment l'inflexion de la courbe. Lors de la construction de modèles, avoir des paramètres explicites permet de gagner à la fois en généralité des modèles, mais aussi en qualité d'ajustement (meilleure convergence), en particulier comme dans ce cas où cela rend les paramètres relativement indépendants les uns des autres.

$$H_{\text{dom}} = a \times \frac{1}{\left(1 + \left(\frac{b}{\text{age}}\right)^c\right)} \quad (\text{eq. 14})$$

Le paramètre « a » étant l'asymptote horizontale, il permet de définir un indice de fertilité. De manière équivalente à la modélisation de la croissance en surface terrière, on intègre des variables environnementales (climat, sol, topographie...) dans ce paramètre. La caractérisation de la fertilité de la station est encore plus importante pour la croissance en hauteur dominante que pour la croissance radiale. En effet, comme nous ne disposons pas d'accroissement en hauteur, intégrer les déterminants de la fertilité dans le modèle permet de compenser les différences qui pourraient survenir dans le jeu de données de calibration : par exemple, si les jeunes peuplements sont sur des stations plus fertiles que les peuplements plus anciens (cas fréquent), ce déséquilibre modifierait la forme de la courbe observée dans les données IFN.

Les paramètres des calibrations des modèles en peuplements purs sont détaillés dans l'article correspondant (Vallet and Pérot, 2016). Les variables sélectionnées statistiquement pour caractériser la fertilité sont à nouveau cohérentes avec l'autécologie des espèces.

4.3. Effet du mélange sur la croissance en hauteur

En utilisant à nouveau le cadre générique d'estimation de l'effet du mélange (cf. section 1.2), nous avons pu mettre en évidence des effets du mélange significatifs sur la croissance en hauteur dominante, positifs ou négatifs suivant les associations d'essences. De manière générale, ces effets sont assez faibles comparés à ceux sur la croissance en surface terrière. Ils sont d'une magnitude entre -10% et +10%, excepté pour le pin sylvestre en association avec le hêtre, dont la hauteur dominante est stimulée de +15.7%. Pour bien cerner l'importance de l'effet, pour un peuplement de pin sylvestre d'une hauteur dominante de 20 mètres, cela représente un effet positif d'environ 3 mètres.

Peu de travaux antérieurs ont examiné l'effet du mélange sur la hauteur dominante. A Nancy, Pinto et al. (2008) ont étudié les effets de plusieurs espèces de feuillus et de conifères sur le sapin dans les Vosges. Ils ont développé un modèle incluant des variables abiotiques en se basant sur des données d'observation. Leurs résultats sont très similaires aux nôtres : pas d'effet du hêtre ou du chêne sur le sapin, mais un effet positif de l'épicéa. Pretzsch (2015) ont également mis en évidence un effet du hêtre sur le pin sylvestre (+6%) sur un large transect européen.

De manière générale, les résultats concernant la surface terrière ou l'augmentation du volume (Condés et al., 2013; Forrester et al., 2013; Perot and Picard, 2012; Río and Sterba, 2009; Zhang et al., 2012) sont plus élevés que les résultats concernant la hauteur dominante. Cette tendance a également été constatée par Piotta (2008) dans une méta-analyse sur les plantations. L'augmentation de la hauteur dominante est plus spécifique à l'espèce et au site que la croissance radiale, et présente moins d'élasticité (Assmann, 1970).

Pour analyser les possibles compromis ou antagonismes de l'effet du mélange, nous avons sélectionné les couples d'essences composés de deux espèces parmi les cinq dont nous avons modélisé la croissance en hauteur, et pour lesquelles le calcul de l'effet du mélange était possible. Cela représente 7 couples d'essences. Pour ces essences, nous avons corrélé l'effet moyen du mélange avec la différence de hauteur moyenne attendue entre les deux espèces en peuplement pur (figure 10).

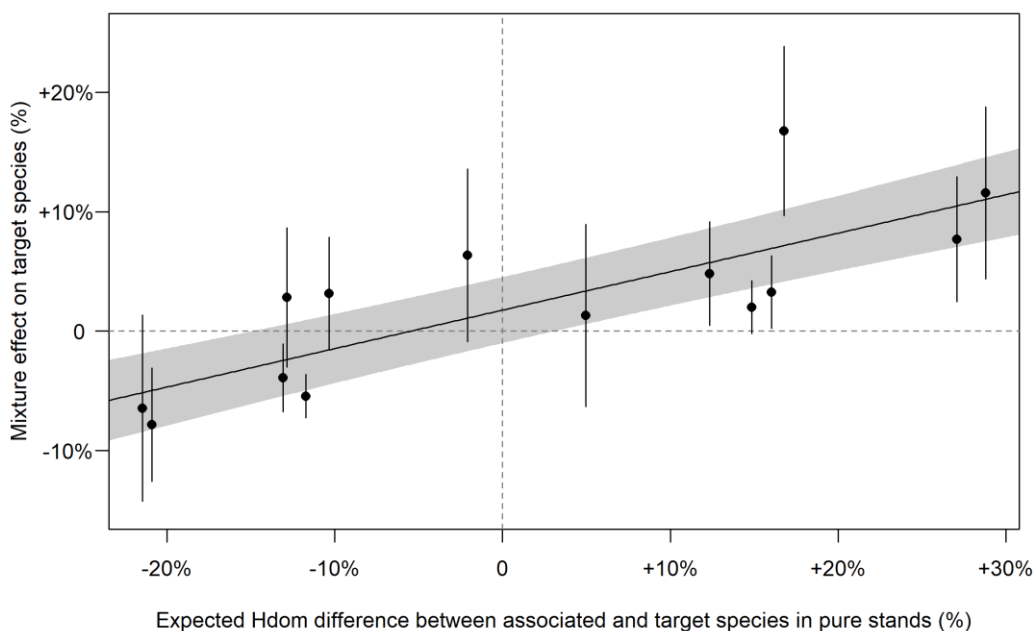


Figure 10: Effet du mélange par espèce par rapport aux différences relatives de hauteurs attendues en peuplement pur. La zone grisée représente l'intervalle de confiance à 95 % de l'effet de mélange estimé.

Dans cette figure, l'axe des abscisses indique la différence de hauteur des deux essences en peuplement pur. L'axe des ordonnées indique l'effet du mélange sur une essence. On montre avec cette figure que l'effet du mélange sur la croissance en hauteur est un nivellement des hauteurs par le mélange : lorsque l'essence associée est plus haute, alors l'effet est stimulant pour la croissance, à l'inverse, lorsque l'essence associée est plus basse, la croissance est réduite.

Dans les peuplements mélangés, s'il y a une importante différence d'ontogénie entre les espèces, il n'est pas nécessaire pour l'essence la plus haute de stimuler la croissance pour accéder à la lumière. Ce phénomène est similaire à l'effet de la densité sur la croissance en hauteur dominante dans les peuplements purs équiennes : lorsque la densité diminue - ce qui implique une moindre concurrence pour la lumière - la hauteur dominante des peuplements purs diminue également (Trouvé et al., 2015). A l'inverse, l'espèce plus petite doit stimuler sa croissance en hauteur pour accéder à la lumière. Dans l'expérience de Gisburn (Brown, 1992), quatre espèces, dont trois de nos espèces cibles (épicéa commun, chêne sessile et pin sylvestre), ont été plantées en peuplements purs et en combinaisons de deux espèces. Les résultats concernant la hauteur ont suivi le même schéma général que le nôtre, à l'exception de quelques situations où les courbes de hauteur étaient proches l'une de l'autre. Cela confirme que la différence de hauteur dominante attendue dans le peuplement pur détermine l'effet du mélange sur la hauteur dominante et implique probablement une concurrence pour la lumière.

4.4. Un compromis entre croissance en surface terrière et croissance en hauteur ?

Dans cette section, on compare les l'effet du mélange dans les deux dimensions : l'effet moyen du mélange en accroissement en surface terrière et l'effet du mélange sur la croissance en hauteur dominante, grâce aux résultats présentés dans les sections s section I.3.3.2 et I.4.3.

Attention, la comparaison à partir de ces résultats ne peut être que qualitative. En effet, la sélection des placettes pour le développement des modèles de surface terrière et de hauteur dominante est différente, notamment en raison des critères nécessaires à l'étude mais aussi des campagnes annuelles de l'IFN utilisées. Un décalage pourrait alors venir de ces différences de placettes. Par ailleurs, pour la surface terrière, nous avons développé des modèles d'accroissement (BAI), alors que pour la hauteur dominante il s'agit de la valeur brute et non de l'accroissement.

Cependant, en première approche, en considérant que le volume du peuplement est proportionnel à la base (surface terrière) fois la hauteur dominante, on peut évaluer si les résultats obtenus correspondent à des compensations entre les deux dimensions ou bien des accélérations ou diminutions de la productivité en volume.

La figure 11 présente les effets moyens du mélange dans les deux dimensions, pour 23 situations différentes d'espèces en mélanges. En premier lieu, cette figure illustre la plus grande magnitude de l'effet du mélange sur la croissance en surface terrière que sur la hauteur, comme déjà indiqué plus haut. Sur les 23 situations, 3 ont un effet significativement positif dans les deux dimensions (par exemple l'épicéa sur le hêtre) et 8 un effet significatif sur une seule des deux dimensions. En revanche, dans 6 cas on observe un effet significatif dans les deux dimensions, mais de sens opposé (par exemple l'effet du chêne pédonculé sur le hêtre). Pour ces 6 cas, il pourrait y avoir une compensation, au moins partielle, entre la croissance en surface terrière et la hauteur. La compensation pourrait n'être que partielle, dans la mesure où la magnitude de l'effet en surface terrière est supérieur à celui de la hauteur dans ces 6 cas.

Il ne s'agit ici que de résultats qualitatifs, mais qui pourraient servir de pistes pour des approches plus avancées sur l'effet du mélange, et qui montrent l'intérêt d'aborder la question dans les deux dimensions.

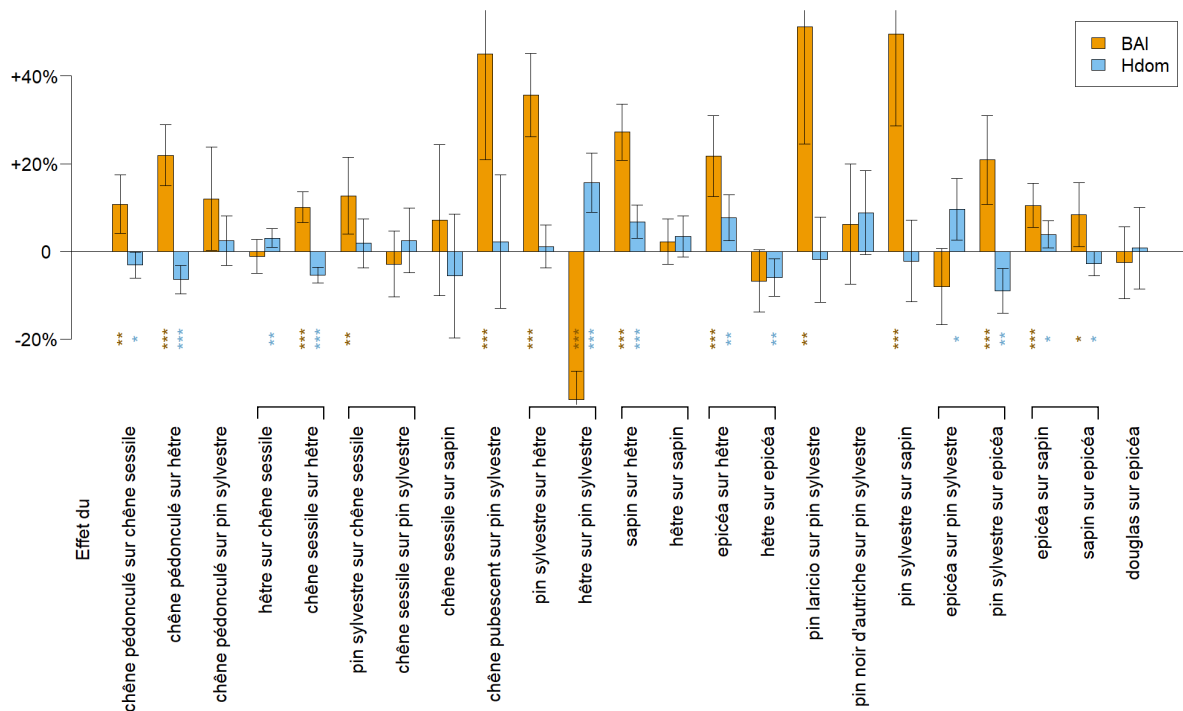


Figure 11: Comparaison des résultats obtenus sur l'effet moyen du mélange sur la croissance en surface terrière (en orange) et sur la hauteur dominante (en bleu). Les essences sont groupées lorsque les deux effets réciproques sont disponibles. Les segments verticaux indiquent 1.96 fois l'écart-type du paramètre.

5. Régénération

Cette section concerne une étude de l'effet du mélange sur la régénération réalisée par Jeremy Borderieux lors de son stage de M2 (Borderieux et al., 2021). Il s'agit d'une composante de la dynamique forestière que je n'ai pour l'instant abordée qu'à cette occasion. Je la présente néanmoins pour illustrer la possibilité de l'aborder avec les données de l'IFN, mais également car j'envisage de creuser cette voie dans les années à venir, notamment quand j'élargirai mes modèles aux modes de gestion en irrégulier (cf. section V sur concernant le projet).

Le travail de Jeremy Borderieux traitait de l'influence du mélange sur la régénération du chêne sessile. En particulier, nous avons comme l'hypothèse que certaines espèces en mélange avec le chêne pouvaient avoir un effet, bénéfique ou néfaste, sur sa régénération, mais également que cet effet pouvait être structuré par la tolérance à l'ombre de l'espèce compagne, avec une augmentation de la régénération du chêne lorsque la tolérance à l'ombre de l'espèce compagne diminue. En effet, nous supposons que les espèces tolérantes à l'ombrage ont un houppier plus dense et plus profond, qui génèrent alors un ombrage plus important, réduisant la lumière au sol et la régénération (Ligot et al., 2013; Messier et al., 1998; Perot et al., 2017).

L'IFN fournit un relevé de végétation sur le plateau de 15 mètres de rayon, en distinguant la strate non recensable (i.e. inférieure à 7.5 cm de diamètre) de toutes les espèces, y compris les essences ligneuses. Ce relevé est en classe de couvert.

Nous avons modélisé le taux de couvert de la strate non recensable de chêne sessile, en fonction d'une part d'une sélection de variables environnementale (climat, sol, etc.), d'indicateurs de pression de gibier dont nous disposons à l'échelle nationale, et du taux de couvert du chêne sessile dans l'étage principal. Le taux de couvert de l'étage principal est utilisé comme indicateur de la présence du chêne : en l'absence d'effet du mélange, on suppose que le couvert dans la strate de régénération doit être

proportionnel à celui de l'étage principal (Ádám et al., 2013; Annighöfer et al., 2015). Si une essence accompagnatrice a un effet positif sur la régénération, alors le couvert de la strate de régénération est supérieur à celui de la strate principale, et inversement. Les résultats obtenus explorant cette question sont illustré par la figure 12. Dans cette figure, la première bissectrice correspond à une absence d'effet du mélange (i.e. taux de couvert dans la régénération égale au taux de couvert du peuplement principal). Parmi les 18 espèces en mélange avec le chêne sessile de l'étude, 5 ont un effet significatif sur la régénération du chêne sessile. L'effet des 13 autres essences n'est pas significatif.

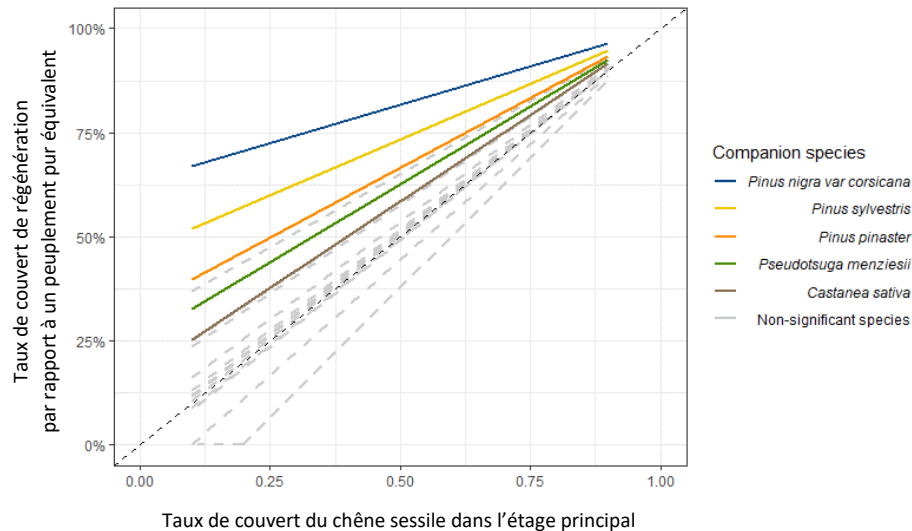


Figure 12: Taux de couvert de la régénération de chêne sessile par rapport à un peuplement pur équivalent (i.e. mêmes conditions environnementales, de pression de gibier, etc.) en fonction du taux de couvert de l'étage principal.

Afin de tester l'hypothèse de la structuration de cet effet par la tolérance à l'ombrage de l'espèce accompagnatrice, nous avons utilisé les indices tolérance à l'ombrage de Niinemets et Valladares (2006). Nous avons ainsi montré que la tolérance à l'ombrage structure l'effet du mélange sur la régénération dans le cas d'une espèce accompagnatrice résineuse, mais que cet effet n'existe pas lorsque l'espèce accompagnatrice est feuillue (figure 13). Ce résultat est cohérent avec ceux d'autres travaux sur la régénération en peuplements mélangés (Ligot et al., 2016).

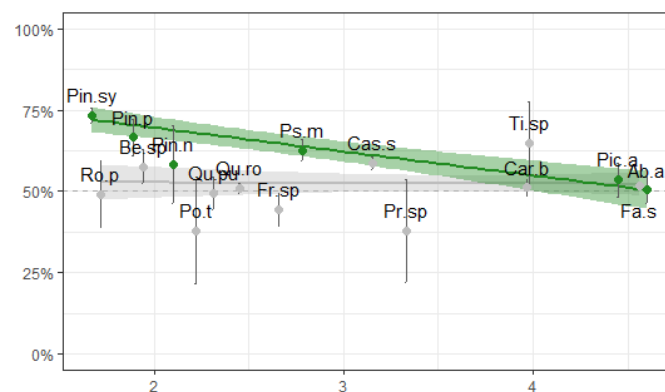


Figure 13: Pourcentage de couvert de la régénération de chêne sessile dans un peuplement mélangé (50 %-50 %) par rapport à un peuplement pur, en fonction de la tolérance à l'ombre des espèces accompagnatrices. La droite en vert et son intervalle de confiance sont pour les résineux, alors que les feuillues sont en gris.

6. Mortalité

Le dernier aspect de la dynamique est la mortalité. Des travaux très récents ont utilisé des données de plusieurs inventaires européens pour étudier la mortalité, induite par toutes les causes y compris les perturbations naturelles (Barrere et al., 2023). En revanche, les occurrences de mortalité, notamment liées à la compétition ou à la sénescence, restent assez faibles. De plus, sélectionner des peuplements mélangés avec une composition spécifique réduite encore drastiquement le nombre d'observations disponibles.

Lors de quelques essais en 2015, j'avais sélectionné les placettes dans les campagnes de l'IFN de 2009 à 2013 comportant au moins un arbre mort. Seules trois compositions avaient plus de 30 observations : sapin – épicéa (48 placettes), chêne pédonculé – châtaigner (46 placettes), chêne sessile – hêtre (34 placettes). Compte-tenu du caractère très aléatoire de la mortalité, ces faibles effectifs sont trop restreints pour développer des modèles suffisamment robustes. Le nombre de campagnes de mesure de l'IFN augmentant, on pourra peut-être atteindre des effectifs suffisants ultérieurement.

Pour alimenter les modèles de simulation, j'ai toutefois calibré des courbes d'auto-éclaircies, présentées en annexe d'un article de thèse de Maude Toïgo (2018). Au cours du COST EuMixFor, nous avons aussi mis en commun les données de plusieurs inventaires forestiers européens pour étudier l'influence du climat sur l'évolution de la courbe d'auto-éclaircie (Condés et al., 2018, 2017). Pour la simulation des mélanges (chapitres suivants), en l'état actuel je fais l'hypothèse d'une mortalité au prorata de la proportion des espèces.

7. Projection en climat futur

La gestion forestière est traditionnellement basée sur des concepts, des outils ou des règles représentant la stabilité à long terme de la productivité. Le changement climatique, les dépôts azotés ou les variations des concentrations de CO₂ ont balayé ces concepts de stabilité temporelle de la productivité forestière (Pretzsch et al., 2014). Être en mesure de prédire la productivité en climat futur est un enjeu crucial pour les forestiers aujourd'hui.

Les modèles de croissance en surface terrière ou en hauteur dominante présentés dans les sections précédentes intègrent explicitement des variables climatiques dans leur indice de fertilité. Ces variables climatiques sont intégrées grâce aux différences spatiales de climat entre les observations du territoire. En particulier, les climats observés en France métropolitaine sont très variés : océanique à l'ouest, semi-continentale et montagnarde à l'est, méditerranéenne au sud, ce qui enrichit considérablement l'intérêt des données de l'IFN. Considérer les effets climatiques spatiaux en lieu et place des variations temporelles du climat est appelé la substitution space-for-time. Cette méthode a été utilisée pour prédire la productivité en climat futur (par ex. Brandl et al., 2018).

Cependant, plusieurs auteurs (Elmendorf et al., 2015; Roitberg and Shoshany, 2017) ont montré que les substitutions space-for-time pouvaient surestimer l'effet du réchauffement climatique. La substitution de l'espace par le temps pourrait être trompeuse notamment lorsque l'effet du climat sur les processus étudiés est faible par rapport aux interactions biotiques (Dunne et al., 2004).

Les modèles basés sur les processus sont des options intéressantes pour prendre en compte le changement climatique (Fontes et al., 2010). Leur capacité à décomposer les processus et à les relier aux facteurs climatiques - en particulier la disponibilité en eau et la température - leur permet de prédire les changements de croissance dans des conditions climatiques qui n'existent pas encore pour une espèce donnée. Les modèles empiriques basés sur le suivi à long terme des peuplements sont plus efficaces pour prendre en compte la densité des peuplements et la structure des arbres individuels

que les modèles basés sur les processus liés aux mécanismes physiologiques et fonctionnant au niveau des organes. Les modèles hybrides sont des options intéressantes : ils sont conçus pour être faciles à paramétrer et permettent d'évaluer les pratiques de gestion et de sylviculture au niveau du peuplement, tout en tenant compte des mécanismes clés de la croissance, de la régénération et de la mortalité des arbres individuels (Pretzsch et al., 2008).

Dans cette section, je présente deux approches pour prendre en compte l'évolution du climat sur la dynamique forestière. La première porte sur la croissance en surface terrière, et la seconde sur la croissance en hauteur dominante.

Dans ces deux exemples, on s'intéresse à l'effet tendanciel du climat sur la croissance. Il ne s'agit pas de l'effet des événements extrêmes, notamment des sécheresses intenses, qui induiront des mortalités pour certaines espèces.

7.1. Croissance radiale

Une possibilité d'hybridation de modèles pour prendre en compte l'évolution du climat sur la croissance est d'ajouter un module de structure de peuplement à un modèle basé sur les processus. Les résultats de Guillemot et al. (2014) utilisant cette méthode en couplant le "stand structure module" (SSM) au modèle Castanea sont intéressants. L'hybridation dans l'autre sens, consistant à ajouter une modulation climatique à un modèle empirique basé sur l'observation dendrométrique à long terme, a rarement été entreprise. Pourtant, cette option est prometteuse pour prendre en compte à la fois les pratiques sylvicoles et l'effet du climat, et nécessite peu de paramètres d'entrée. C'est l'approche présentée ici (Vallet and Perot, 2018).

Dans ces travaux, nous avons couplé un modèle basé sur des données transversales, c'est-à-dire mesurées le long de gradients spatiaux, mais sur une période de temps court, et un modèle basé sur des données longitudinales, c'est-à-dire avec une longue profondeur temporelle.

Les données transversales sont les données IFN, et les modèles développés sont similaires à ceux déjà présentés dans la section 3 et ne sont pas présentés à nouveau ici.

Les données longitudinales sont des analyses de largeurs de cernes de chênes sessiles et pin sylvestres, en peuplements purs et mélangés, et issues du dispositif OPTMix. Ces données ont été acquises lors du stage de Master II de Morgane Merlin, et présentées en détail dans l'article correspondant (Merlin et al., 2015). L'échantillonnage des arbres est stratifié : 2 espèces x 2 compositions (mélange ou pur) x 3 répétitions (niveau parcelle) x 3 classes de taille (petits / moyen / gros) x 3 répétition (niveau arbre), conduisant ainsi à 108 individus.

Il était important dans cette démarche d'avoir des données sur l'ensemble des classes de taille dans les peuplements. C'est ce qui a permis de faire le lien entre l'échelle de l'individu et l'échelle du peuplement. Nous avons modélisé la croissance en surface terrière avec un modèle segmenté : la croissance des individus augmente linéairement avec leur taille, à partir d'un seuil en deçà duquel la croissance est nulle (équation 15). C'est un cadre classique pour les peuplements en futaie régulière (Deleuze et al., 2004; Dhôte, 1999), utilisé par exemple dans le modèle de simulation Fagacées (Le Moguédec and Dhôte, 2012).

$$\text{bai} = \max(\gamma \times (\text{dbh} - \alpha), 0) \quad (\text{eq. 15})$$

Dans cette équation, dbh est le diamètre de l'arbre, α est le seuil de diamètre en deçà duquel la croissance de l'arbre est nulle, et γ est la pente de la relation. En corrélant la date du cerne avec les conditions climatiques de l'année correspondante (ou de l'année précédente pour prendre en compte

les arrière-effets), nous avons intégré dans les paramètres α et γ l'influence du climat annuel sur la croissance. La figure 14 illustre le résultat pour le chêne sessile. Elle montre l'influence des précipitations sur la pente de la relation : plus les précipitations sont favorables, plus la pente est forte. Aucun effet significatif des variables climatiques n'a été identifié sur le seuil α , ce qui implique que l'effet des précipitations était proportionnel à la taille des arbres. D'autre part, la figure montre également l'effet positif du mélange sur la croissance du chêne, en interaction avec les précipitations. Dans ces modèles, la variable sélectionnée pour la croissance radiale du chêne sessile était la somme des précipitations de décembre à juillet, alors que c'était la somme des précipitations de mai à août pour le pin sylvestre.

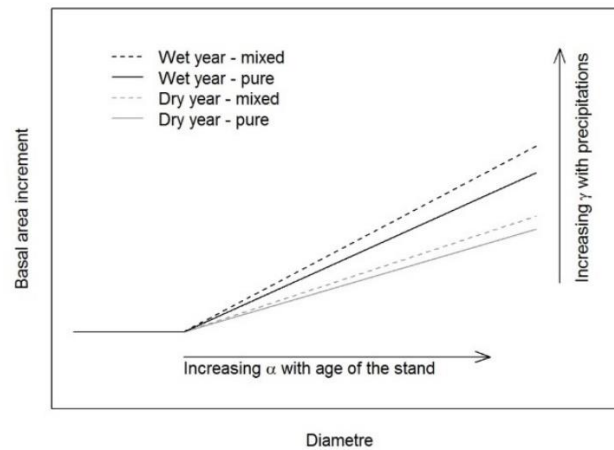


Figure 14: Représentation schématique du modèle longitudinal d'accroissement en surface terrière individuel pour le chêne sessile.

En utilisant le modèle donné par l'équation 15, on peut montrer (cf. démonstration dans Vallet and Perot, 2018) que le ratio de la pente γ calculée pour un climat donné et la pente pour le climat de référence est égal au ratio des accroissements en surface terrière des peuplements correspondant. Ce ratio est alors un modulateur climatique de la croissance en surface terrière. On obtient alors le modèle couplé suivant :

$$BAI_{\text{clim}} = \frac{\gamma_{\text{clim}}}{\gamma_{\text{clim}_{\text{ref}}}} \times BAI_{\text{IFN,clim}_{\text{ref}}} \quad (\text{eq. 16})$$

où BAI_{clim} est l'accroissement en surface terrière pour une année avec un climat donné, $BAI_{\text{IFN,clim}_{\text{ref}}}$ est le modèle transversal calibré sur les données IFN, et clim_{ref} est le climat de référence, défini par le climat des données de calibration du modèle IFN.

Le ratio des pentes $\gamma_{\text{clim}}/\gamma_{\text{clim}_{\text{ref}}}$ est un modulateur climatique de la croissance. On peut l'utiliser pour évaluer les variations tendancielle attendues de la croissance pour le chêne sessile ou le pin sylvestre au cours du 21^e siècle, en utilisant les projections issues des modèles climatiques disponibles sur le site du DRIAS⁴. La figure 15 illustre le résultat pour le chêne sessile et le pin sylvestre en région Centre, lieu des données de calibration du modèle longitudinal.

On observe peu d'effet des fluctuations climatiques sur la croissance en surface terrière dans cette figure. Les variables qui entrent dans le modèle sont les précipitations, et celles-ci sont assez stables dans les projections en régions Centre. Les sécheresses observées dans les années très récentes pourraient inciter à revoir ces scénarios climatiques.

⁴<http://www.drias-climat.fr/>

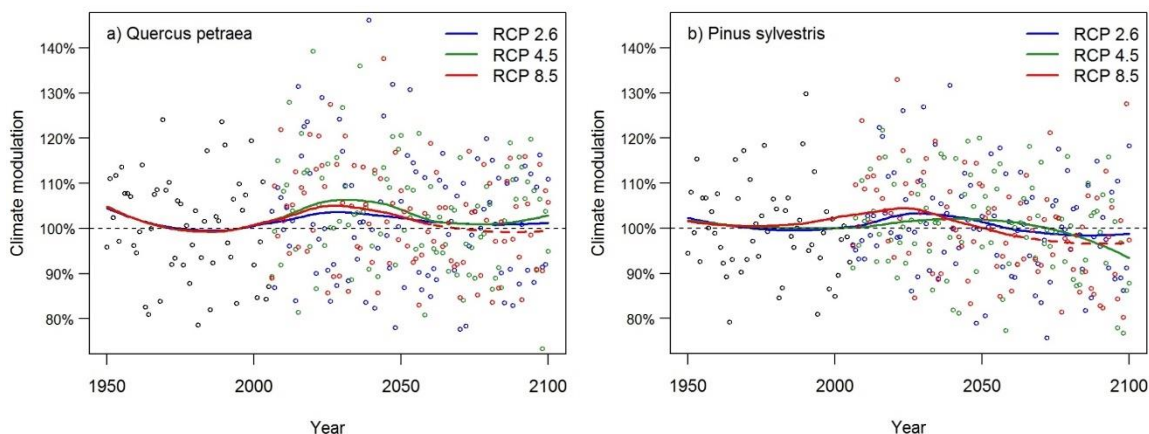


Figure 15: Modulation climatique pour le chêne sessile (à gauche) et le pin sylvestre (à droite) pour 3 scénarios climatiques issus des projections Aladin.

7.2. Croissance en hauteur

Cette dernière partie correspond à la thèse en cours de Matthieu Combaud. Le premier article étant en cours de préparation, je ne présenterai ici que succinctement les objectifs de la thèse.

Avec le changement climatique, certaines essences deviendront inadaptées dans certaines zones du territoire. L'objectif de la thèse de Matthieu Combaud est d'identifier les essences qui pourraient être maintenues en mélange en fonction des conditions environnementales, de la sylviculture, et des effets du changement climatique, au moins au cours d'une révolution forestière. On s'intéresse autant aux mélanges existants qu'à des mélanges inédits.

Pour évaluer la compatibilité de deux essences en mélanges, nous nous intéressons à leur dynamique de croissance en hauteur dominante. En effet, nous supposons qu'en raison de leur besoin d'accès à la lumière, deux essences peuvent se maintenir en mélange si leur dynamique est proche, ou bien si l'essence ayant la dynamique moindre a une tolérance à l'ombrage suffisante pour rester en dessous de la première.

Dans la première partie de sa thèse, Matthieu a modélisé la dynamique de croissance en hauteur dominante en fonction du climat pour 20 espèces forestières à partir des données IFN. Pour pouvoir intégrer l'influence du climat dans un modèle d'accroissement annuel en hauteur dominante, il utilise le découplage entre la date et l'âge dans les données IFN. Il a obtenu pour ces 20 essences un modèle d'accroissement annuel en hauteur dominante climat dépendant, lui permettant d'évaluer les différences interspécifiques et intraspécifiques de réponse de la croissance au climat.

8. Conclusion sur les modèles de dynamique des peuplements mélangés

Dans ce chapitre j'ai présenté le développement de modèles de dynamique forestière, en particulier sur la croissance des peuplements pur et bispécifiques, en ciblant notamment les travaux sur l'effet du mélange sur la productivité. Pour la croissance radiale, il en résulte des modèles de croissance prédictifs pour les 12 essences les plus représentées en France, et pour 24 couples d'essences.

Ces modèles sont essentiellement construits pour les futaies régulières, et à climat constant, même si de premières approches montrent des pistes pour intégrer les effets tendanciels du climat.

Ce bilan illustre la nécessité d'élargir les travaux notamment pour les autres structures forestières, sur la prise en compte du changement climatique de manière plus explicite, et de travailler sur l'impact des événements extrêmes, notamment les sécheresses.

II. SIMULATEURS DE CROISSANCE

Les simulateurs de croissance sont construits pour évaluer l'impact des stratégies choisies par l'utilisateur, par exemple en matière de sylviculture, sur l'évolution des indicateurs forestier, par exemple la production de bois. Ils peuvent servir de transfert ou diffusion des résultats de la recherche auprès des acteurs. La compilation récente de scénarios sylvicoles de référence par les collègues de l'ONF en est un excellent exemple d'utilisation en gestion (Fournier et al., 2022). Le transfert peut également se faire au travers de formation ou d'enseignement, par exemple sur le terrain avec l'utilisation de simulateurs sur les données des marteloscopes (Gauquelin et al., 2008), ou bien en salle avec des étudiants pour conduire les réflexions sur les objectifs sylvicoles.

Dans le domaine forestier où le temps est long et les facteurs environnementaux difficilement contrôlables, les simulateurs permettent de tester des hypothèses de recherche avec des expérimentations virtuelles suivant des plans de simulation plus ou moins massifs, limités uniquement par la puissance informatique. A titre d'exemple, nous avons récemment réalisé une expérience de plus de 7 millions de simulations avec le modèle ForCeeps pour tester une hypothèse sur la relation diversité – productivité (Morin et al., Submitted). Ils permettent également de tester des hypothèses à des échelles plus larges que celles pour lesquelles ils sont conçus, comme l'exemple présenté dans le chapitre III.

Enfin, ils sont évolutifs : de nouvelles fonctionnalités peuvent être ajoutées au fur et à mesure des avancées des équipes de recherche, comme par exemple l'amélioration d'une de ses composantes, ou l'ajout de nouveaux indicateurs en sortie (par exemple des estimations de carbone, de bois mort, d'indicateurs de biodiversité, etc.).

J'ai commencé à programmer des modules de simulation dans la plateforme Capsis (Dufour-Kowalski et al., 2012) depuis le début de ma thèse, avec l'implémentation du modèle Fagacées, développé par mon directeur de thèse Jean-François Dhôte. J'ai utilisé Fagacées pour évaluer l'impact des stratégies sylvicoles sur le stockage de carbone en forêt et dans les produits bois associés (Vallet, 2005; Vallet et al., 2009). J'ai ensuite implémenté plusieurs modules correspondants à mes différents développements de modèles : les modules Melies (Mélange Epicéa-Sapin), Deesses (pour les mélanges à deux essences), le module FTChene (pour les structures de chênes en Futaie et Taillis), et enfin le module Salem (pour StAnd LLevel Model), le plus abouti de mes modules à l'échelle de la parcelle (Vallet et al., 2021; Aussenac et al., 2021).

Au cours du projet ANR FORGECO, j'ai également développé en 2011, avec l'aide de Véronique Cucchi (post-doctorante) et François de Coligny, le simulateur SIMMEM (pour Simulation Multi-Modules pour l'Echelle Massif), dont l'objectif était de mutualiser les nombreux modules disponibles dans la plateforme Capsis pour simuler simultanément la croissance de parcelles d'essences ou de structures différentes au sein d'un massif forestier.

Dans cette partie, je présente le fonctionnement du simulateur Salem, dont les modèles de croissance en peuplements purs et mélangés sont ceux présentées dans la section I.3 sur la croissance radiale. Je présente ensuite la méthode de downscaling qui permet de reconstruire des arbres individuels à partir des variables peuplements. Je montre enfin les résultats de deux évaluations du modèle. D'autres sous-modèles étaient nécessaires pour le simulateur, comme des modèles de taux d'écorce ou bien des modèles de volume total ou commercial, que je ne détaille pas dans ce document. Ils sont présentés dans différents articles, notamment l'article de référence de Salem (cf. Aussenac et al., 2021 pour les modèles d'écorce ou le volume commercial) ou bien des articles sur les volumes aériens totaux (Vallet et al., 2006; Deleuze et al., 2014).

1. Présentation générale du module Salem

La figure 16 décrit le fonctionnement général du module Salem. Le grain de simulation du module est le peuplement, ce qui correspond aux modèles de croissance qui le composent. En conséquence, les variables pilotées sont de niveau peuplement, à savoir la surface terrière (BA), et le nombre de tiges (N), ou leurs déclinaisons de niveau peuplement, comme le diamètre quadratique moyen (Dg), ou la densité (RDI).

Toutefois, une description des arbres peut être nécessaire pour certaines applications, par exemple pour calculer le volume d'une catégorie de diamètres, pour utiliser des indicateurs de biodiversité, etc. J'ai alors développé une méthode de downscaling pour reconstituer des arbres à partir des informations de niveau peuplement.

La partie supérieure de la figure 16 correspond à la partie peuplement du simulateur, alors que la partie inférieure illustre les étapes de downscaling. On peut notamment observer qu'il n'y a pas de rétroaction du niveau arbre vers le niveau peuplement : la génération d'arbres est un post-traitement qui n'influe pas sur la dynamique générale.

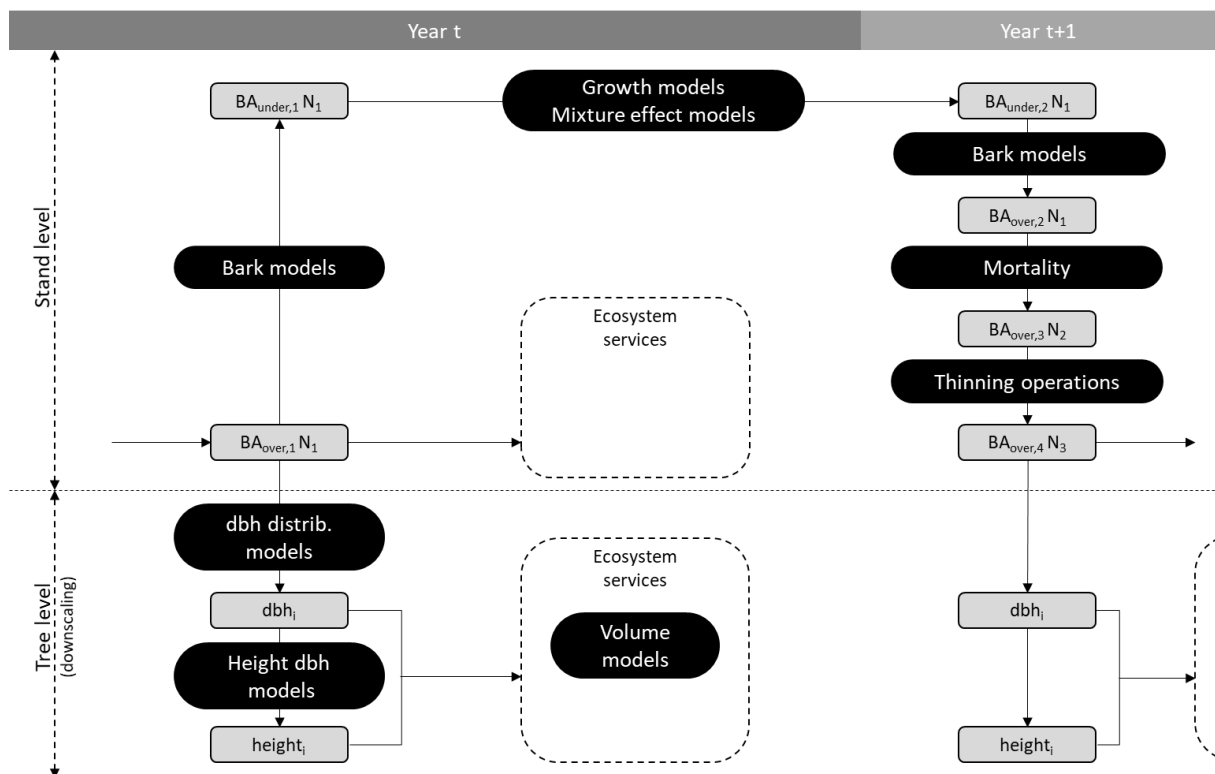


Figure 16: Fonctionnement général du module Salem. Les cases grisées indiquent le statut des variables dendrométriques. Les cases noires indiquent les modèles utilisés pour faire passer les variables d'un état au suivant.

Dans un premier temps, Salem nécessite la description d'un état initial comprenant la surface terrière (BA), le nombre de tiges (N) et un indice de fertilité, pour une ou deux espèces (pour les peuplements monospécifiques ou bispécifiques). Les indices de fertilité sont ceux indiqués dans l'équation 8 de la section I.3.2. Ensuite, comme les modèles de croissance sont calibrés sur des accroissements mesurés sur des carottages, il s'agit d'accroissements sous-écorce. Des modèles de taux d'écorce en fonction du diamètre, que j'ai calibrés à partir des données collectées au cours du projet ANR EMERGE (Bouvet and Deleuze, 2013), permettent de déshabiller les arbres de leur écorce. L'accroissement est ensuite ajouté à la surface terrière en utilisant les modèles de peuplements purs ou mélangés décrits plus haut. Les arbres sont ensuite rhabillés de leur écorce avec les mêmes modèles, puis un processus de

mortalité par compétition est déclenché si le peuplement a atteint un indice de densité RDI trop élevé (en pratique, $RDI > 1$). Enfin, l'utilisateur peut générer des interventions sylvicoles.

Dans certains projets comme I-Maestro qui est présenté dans la partie suivante, des tempêtes sont simulées. Cette possibilité n'est pas donnée à l'utilisateur de la version GUI de Salem dans Capsis, mais elle est possible dans la version en mode « script », qui permet d'opérer des simulations massives. Dans ces cas, les tempêtes sont appliquées comme des éclaircies particulières, au même endroit du processus.

Lorsque des applications nécessitent la description individuelle des arbres, la méthode de downscaling est déclenchée : les arbres sont générés en utilisant un modèle de distribution à nouveau calibré à partir des données IFN, en fonction des caractéristiques du peuplement. Des modèles spécifiques donnant la hauteur des arbres en fonction de leur circonférence et du stade de développement du peuplement sont appliqués. Enfin, d'autres modèles comme des tarifs de cubage à double entrée peuvent compléter le chainage de modèles.

La procédure décrite ci-dessus est répétée pour chaque année simulée. L'ensemble des étapes est disponible pour les 12 espèces en peuplements purs et les 24 couples d'essences décrits dans la section I.3.

2. Downscaling

Pour passer des sorties à l'échelle du peuplement à des sorties à l'échelle des individus, j'ai développé d'une part des modèles de distribution de diamètre pour reconstituer les arbres individuels (ou bien des arbres-effectifs), et d'autre part des relations diamètre-hauteur pour avoir leurs caractéristiques dans les deux dimensions. Ces modèles prennent en entrée les caractéristiques dendrométriques du peuplement.

Les modèles ont été calibrés en utilisant à nouveau les données de l'IFN. Afin d'avoir une complète cohérence dans les différentes parties du simulateur, j'ai utilisé exactement les mêmes jeux de données que ceux utilisés pour la calibration des modèles de croissance en surface terrière (cf. section I.3.1). Le détail des ajustements des modèles est présenté dans l'article de référence de Salem (Aussenac et al., 2021).

2.1. Distribution des diamètres

Comme indiqué plus haut, les arbres des placettes IFN sont mesurés dans des disques concentriques de 6 m, 9 m, et 15 m suivant leur circonférence. Des pondérations associées à chaque arbre mesuré permettent de connaître leur représentativité à l'hectare. Les placettes sont relativement petites, ce qui ne permet pas d'établir des distributions de diamètres précises par placette IFN, mais elles sont nombreuses. Cumuler les pondérations de toutes les placettes ayant la même classe de diamètre quadratique équivaut à juxtaposer toutes les placettes IFN correspondantes. On obtient alors des distributions telles que celle de la figure 17, pour l'exemple du chêne pédonculé.

Pour chacune des catégories de diamètre quadratique moyen (D_g) de la figure 17, on peut calibrer une distribution par simple maximisation de vraisemblance. Les courbes en bleu dans la figure correspondent à la distribution normale calibrée pour la classe de D_g correspondante.

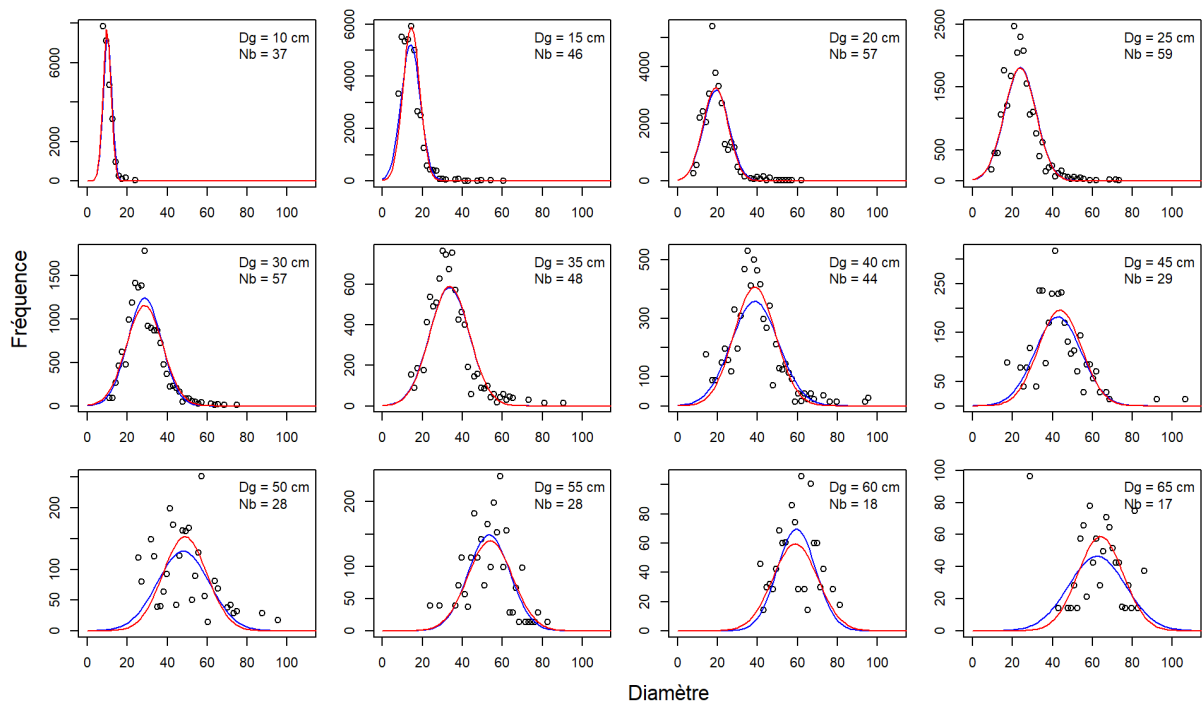


Figure 17: Distribution des diamètres individuels pour toutes les placettes IFN du jeu de données de calibration du chêne pédonculé, classées par diamètre quadratique moyen (diamètre de classe de 5 cm pour la représentation).
 Les courbes bleues sont les modèles calibrés individuellement pour chaque classe de diamètre.
 Les courbes rouges présentent le modèle global. La notation « Nb » indique le nombre de placettes IFN correspondantes.

La variance de ces distributions augmente avec le D_g . Exprimé en termes forestiers, cela signifie la largeur de la distribution des diamètres augmente avec le diamètre moyen du peuplement (figure 18). On peut alors modéliser l'évolution de l'écart-type de la distribution à l'aide d'une forme sigmoïdale de type Chapman-Richards (Zeide, 1993) :

$$\sigma = \alpha \times (1 - e^{-\gamma \cdot D_g})^\beta \quad (\text{eq. 17})$$

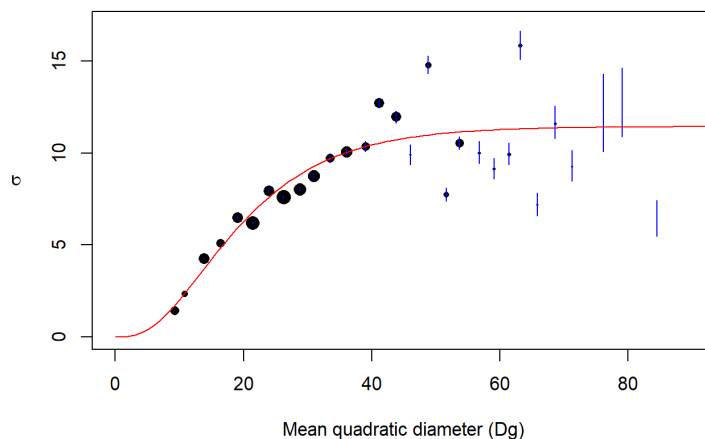


Figure 18: Evolution de l'écart-type de la distribution (σ) en fonction du diamètre quadratique moyen (D_g en cm).
 Exemple pour le chêne pédonculé. La taille des points est proportionnelle au nombre de placettes de IFN.
 Les segments bleus représentent l'intervalle de confiance de σ . La courbe rouge est le modèle de l'équation 17.

Ainsi, pour chaque étape d'une simulation à l'échelle du peuplement, on a une estimation du diamètre quadratique moyen du peuplement dont on déduit une estimation de la distribution des diamètres pour l'étape considérée.

2.2. Relations diamètre-hauteur

Pour enrichir la description des individus avec leur hauteur, j'ai ensuite développé des relations diamètre-hauteur. La forme globale du nuage de point diamètre-hauteur issu de la ressource toutes placettes confondues n'est pas représentative de la forme de la relation au sein d'un peuplement régulier. En effet, dans un peuplement géré en futaie régulière, la hauteur individuelle augmente avec le diamètre, jusqu'à une valeur asymptotique. Cette valeur asymptotique augmente elle-même avec le stade de développement du peuplement. Dans la ressource, le nuage de point est alors le cumul des peuplements ayant des valeurs asymptotiques différentes. Le modèle construit doit prendre en compte cette structure de niveau peuplement.

J'ai modélisé cette relation par une fonction monotone croissante, tendant vers une asymptote horizontale. Pour prendre en compte l'augmentation de l'asymptote horizontale avec le temps, j'ai utilisé le diamètre quadratique moyen du peuplement comme proxy du stade de développement. L'asymptote peut également dépendre de la fertilité du peuplement : à diamètre quadratique moyen donné on fait l'hypothèse que les hauteurs sont plus faibles pour les peuplements les moins fertiles. L'indice de fertilité retenu est le même que pour les modèles de croissance, à savoir le potentiel défini comme la combinaison linéaire de variables environnementales statistiquement sélectionnées (cf. équation 8 de la section I.3.2.).

Ainsi, le modèle de hauteur individuel est le suivant :

$$h_{\text{tot}} = 1.3 + \left(\alpha + f_1(D_g) + f_2(SI) \right) \left(1 - e^{-\beta \cdot c_{130}^Y} \right) + \varepsilon \quad (\text{eq. 18})$$

Le modèle est construit comme le produit de deux facteurs : le premier correspond à une estimation de la valeur asymptotique et dépend du diamètre quadratique moyen du peuplement (fonction f_1) et de l'indice de fertilité (fonction f_2). Le second représente la relation intra-peuplement entre la circonférence et la hauteur des arbres. Plusieurs formes ont été testées pour les fonctions f_1 et f_2 . Lorsque deux choix étaient presque statistiquement équivalents pour les fonctions f_1 et f_2 (différence d'AIC inférieure à 4 points), les fonctions monotones ont été choisies préférablement aux fonctions polynomiales pour éviter les problèmes d'extrapolation.

La figure 19 illustre les résultats contrastés obtenus pour le chêne pédonculé et le douglas. On observe bien pour les deux essences l'augmentation de l'asymptote horizontale lorsque le diamètre quadratique moyen du peuplement augmente. Dans le cas du chêne pédonculé, on observe également l'augmentation de la hauteur des arbres avec la fertilité, toutes choses étant égales par ailleurs. Enfin, le cas du douglas illustre parfaitement la différence entre la courbe correspondant à un peuplement individuel, et le nuage de points issu de la superposition de l'ensemble des placettes du jeu de données.

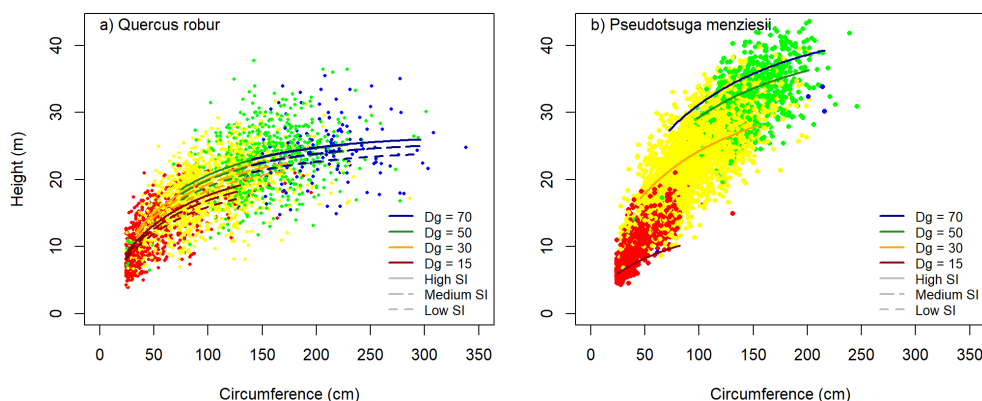


Figure 19: Nuages de points et modèles de relation circonférence – hauteur pour le chêne pédonculé et le douglas

Avec le modèle de distribution de diamètre et les relations circonférence-hauteur, on obtient une description individuelle des arbres, qui peut ensuite être utilisée pour le calcul de différentes sorties ou indicateurs, notamment le volume ou le stock de carbone des arbres.

Les modèles de distribution actuels sont exclusivement liés à l'état du peuplement au moment du downscaling. Ils ne prennent pas en compte l'histoire du peuplement, et notamment les choix de type de coupe, qui ont façonné la distribution des diamètres. Dans les simulations avec Salem, cet historique peut être retracé, et il serait intéressant de pouvoir le prendre en compte. Il n'est pas possible de modéliser l'influence de l'historique avec les données IFN dans la mesure où ce sont des placettes temporaires. En revanche, on pourrait utiliser les modèles individus-centrés tels que le modèle Samsara (Courbaud et al., 2015), pour réaliser des simulations avec des historiques variés, et élaborer un méta-modèle de distribution. Cela enrichirait les modèles de distribution de Salem.

3. Validation de Salem

Bien que régulièrement négligée, l'étape de validation d'un modèle est une étape importante, en particulier dans le cas d'un modèle à vocation prédictive. Plusieurs méthodes de validation existent. En pratique, la méthode la plus simple est de n'utiliser qu'une partie du jeu de données pour la calibration du modèle, et de réserver la partie restante pour la validation. Le ratio de 2/3 – 1/3 ou bien de 70% pour la calibration et 30% pour la validation est communément recommandé.

Cependant, bien que déjà très utile, cette méthode présente deux inconvénients. Le premier est qu'elle prive la phase de calibration d'une partie substantielle des données. Dans le domaine forestier pour lequel un grand nombre de facteurs sont à prendre en compte, le nombre d'observations est primordial, et contraint par la base de données IFN existante pour mes travaux. Des méthodes de « cross-validation » permettent de résoudre cet inconvénient : le jeu de données peut être séparé en n parties, calibré n fois sur toutes les parties moins une, et appliqué sur la $n^{\text{ième}}$. Cette méthode permet de s'assurer que le modèle n'est pas particulièrement sensible à un sous-ensemble du jeu de données. Le second inconvénient est que ce type de validation ne permet pas de prendre en compte un possible effet du protocole de mesure du jeu de données : si pour l'objectif du modèle le protocole présente un biais, ce type de validation ne permet pas de le révéler.

Lorsque c'est possible, la meilleure validation pour un modèle prédictif est de l'appliquer et de l'évaluer sur un jeu de données totalement indépendant. C'est malheureusement une possibilité rare.

Dans cette partie, je présente brièvement une phase de validation du modèle Salem sur la base de données PROFOUND (Reyer et al., 2020), indépendante de la calibration du modèle. Ensuite, je présente une phase d'évaluation, sur les données IFN issue du massif des Bauges, réalisée dans le cadre du projet I-Maestro.

3.1. Validation sur les données PROFOUND

Cette partie correspond à un travail réalisé par Mats Mahnken dans le cadre de sa thèse, financée par le projet I-Maestro. L'objectif de cette partie de la thèse était d'évaluer 13 modèles forestiers européens par rapport à des mesures dendrométriques de terrain et à des données de flux de carbone et d'eau sur plusieurs décennies (Mahnken et al., 2022). Ce travail intégrait le programme ISIMIP (Inter-Sectoral Impact Model Intercomparison Project⁵). Il a utilisé pour cela les données de suivi à long terme PROFOUND (Reyer et al., 2020), qui tracent un gradient environnemental de neuf peuplements forestiers européens typiques, allant du pin maritime dans les Landes aux peuplements de pins

⁵ <https://www.isimip.org/>

sylvestres en Finlande, en passant par les hêtraies et pessières des plaines d'Europe centrale et d'Italie. Les modèles ont été évalués selon trois caractéristiques : la précision des prédictions dendrométriques, le réalisme (capacité à prédire les flux de carbone et d'eau) et l'applicabilité générale (proportion des espèces européennes couvertes).

Comme 6 autres des 13 modèles évalués, Salem ne prédit pas les flux de carbone et d'eau, et n'a pas été évalué sur cette composante. En revanche, il a été extrêmement bien évalué en ce qui concerne la précision des variables dendrométriques, avec une note de 0.96 sur une échelle standardisée allant de 0.1 (le moins bon modèle), à 1 (le meilleur modèle). Les composantes évaluées étaient la surface terrière, l'accroissement en diamètre moyen, et l'accroissement en hauteur.

Pour Salem, l'évaluation sur l'accroissement en hauteur est particulièrement intéressante, car comme l'illustre la figure 16 du fonctionnement de Salem, cette composante arrive en fin de chaîne des modèles, y compris la phase de downscaling.

En matière d'applicabilité du modèle, les 12 essences couvertes par Salem représentent 88.88% des essences européennes. Un manque important à l'échelle européenne pour Salem est en particulier le bouleau. Notons toutefois qu'il ne s'agit là que des essences, et que la notion de structure (régulier ou irrégulier) ou bien la composition (pur ou mélange) n'est pas prise en compte dans l'évaluation de l'applicabilité du modèle. Ces manques la rendent assez optimiste, même si en première approche on peut s'en satisfaire.

La figure 20 synthétise le résultat des modèles pour les trois composantes évaluées. Elle illustre la bonne performance de Salem en particulier en matière de précision des données dendrométriques.

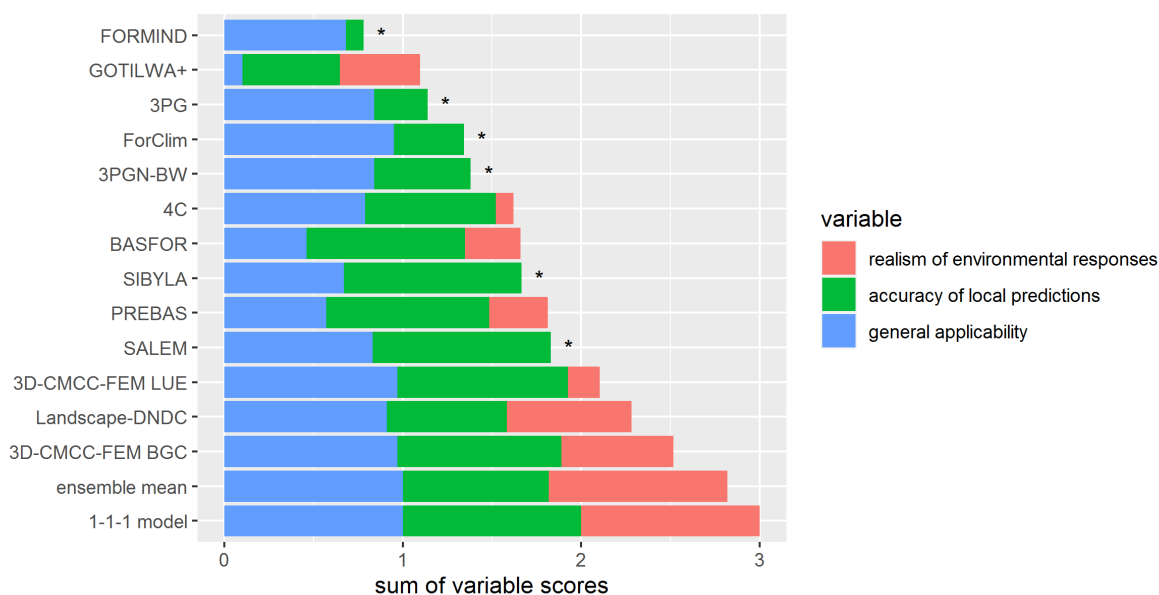


Figure 20: Figure extraite de Mahnken et al. (2022). Performance des modèles pour l'applicabilité (en bleu), la précision (en vert), et le réalisme (en rouge). Pour les modèles indiqués par une étoile (dont Salem), le réalisme n'est pas calculable. La dernière ligne correspond à un modèle qui aurait une note de 1 partout. L'avant dernière ligne correspond à la moyenne des prédictions de tous les modèles.

3.2. Evaluation sur le massif des Bauges

Dans cette deuxième partie, l'objectif est d'évaluer le comportement du modèle sur les placettes de l'IFN sans choisir des structures ou des compositions particulières (futaies régulières mono ou bispécifiques), mais correspondant à la réalité de la diversité des structures forestières.

Nous avons sélectionné les 224 placettes IFN incluses dans les limites du PNR du massif des Bauges dans les Alpes, composé de peuplements de montagne particulièrement divers en essences et en structure, et évalué les performances de Salem sur ces placettes. Un total de 41 espèces différentes compose ces placettes, dont seulement 7 calibrées dans Salem, bien que ces 7 essences représentent 72.7% de la surface terrière. Parmi les 34 autres espèces, seuls le frêne (5,6 % de la surface terrière totale) et l'érable sycomore (5,3 % de la surface terrière totale) sont répandues. Les autres espèces ont moins de 2% de surface terrière du total.

Pour simuler ces placettes, l'accès à la lumière étant un facteur clef pour la croissance des espèces, nous avons associé chaque espèce non calibrée à l'espèce calibrée ayant la plus petite différence de tolérance à l'ombrage (Niinemets and Valladares, 2006) dans le même groupe fonctionnel (feuillu ou résineux). Nous avons ensuite associé chaque placette au peuplement mono ou bispécifique disponible dans Salem selon l'espèce ou les deux espèces ayant la plus grande surface terrière. En fin de simulation, l'accroissement est réaffecté à chaque espèce réelle au prorata des proportions initiales en surface terrière.

Salem étant un modèle de futaie régulière, il était intéressant d'évaluer le lien entre les erreurs de prédiction et l'hétérogénéité des diamètres, mesurée par l'indice de Gini (Cordonnier and Kunstler, 2015). Les forêts des Bauges sont particulièrement diverses et se prêtent idéalement à cet exercice.

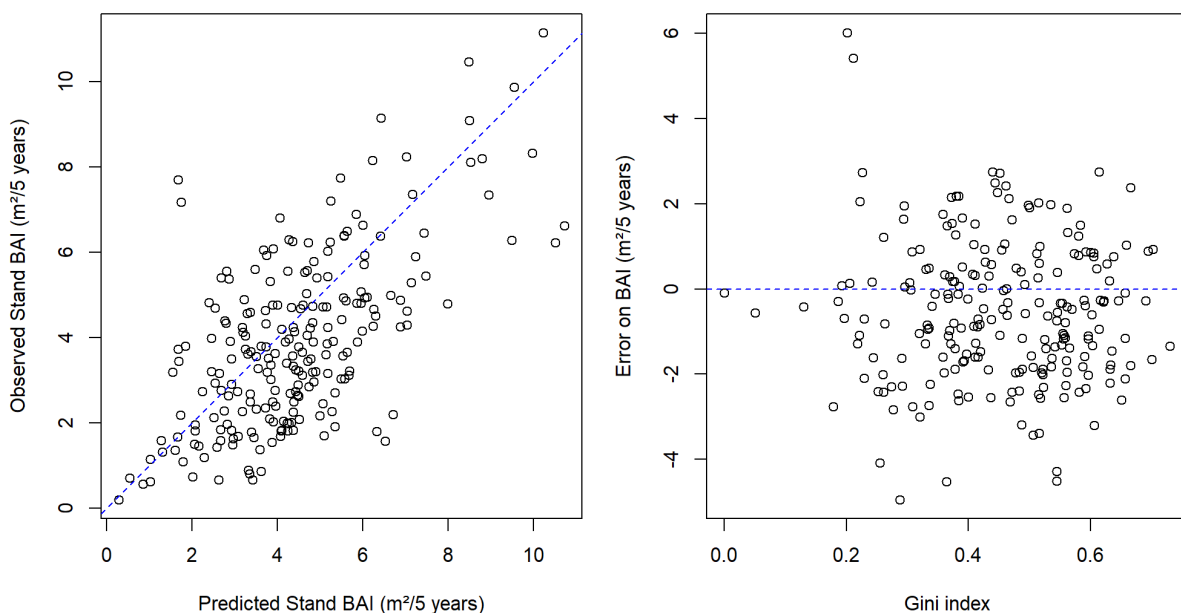


Figure 21: Evaluation de Salem sur les placettes IFN des Bauges. À gauche, valeurs observées en fonction des valeurs prédites, à droite, erreurs en fonction du coefficient de Gini

La figure 21 montre la bonne adéquation entre les valeurs d'accroissement en surface terrière sur 5 ans observées et prédites. Il reste une variabilité importante, qu'il est difficile d'attribuer soit au modèle, soit à la variabilité des mesures sur des petites placettes telles que l'IFN. La figure montre également l'absence de lien entre l'indice d'hétérogénéité de Gini et les erreurs de prédictions, permettant de donner crédit à une certaine extrapolation aux peuplements irréguliers.

4. Implémentation, diffusion, exemple de simulation

Le module Salem est implémenté dans la plateforme de simulation Capsis, en intégrant l'ensemble des essences et modèles décrits dans ce document. Le simulateur permet donc de simuler 12 essences en peuplements purs, et 24 mélanges bispécifiques. La figure 22 montre un exemple de simulation.

Les résultats de simulations étant validés, et l'implémentation étant stabilisée, j'ai apposé à Salem une licence libre LGPL pour en faciliter la diffusion. Salem est donc disponible en téléchargement sur la plateforme de Capsis librement comme 7 autres modèles à ce jour sur cette plateforme. Capsis étant en perpétuelle évolution, des simulations enregistrées sur une version du simulateur pourraient ne plus être utilisables sur des versions ultérieures. Pour éviter cette difficulté, une version stabilisée de Salem sous Capsis est disponible sans aucun autre modèle en téléchargement sur Zenodo (Vallet et al., 2021).

On peut noter une utilisation de Salem dans un projet avec l'entreprise OpenForêt⁶, dans un projet lié aux Plans Climat-Air-Energie Territorial (PCAET). Dans ce projet, nous couplons Salem et l'outil de cartographie d'OpenForêt pour fournir aux collectivités des outils d'évaluation de l'évolution des différents indicateurs de leur forêt, notamment les volumes et les stocks de carbone.

Enfin, le simulateur peut être utilisé en mode « script », c'est-à-dire sans le mode graphique mais par lignes de commandes, notamment pour exécuter des simulations massives. Les simulations à l'échelles d'un grand massif forestier en sont un exemple de possibilité, présenté dans le chapitre suivant.

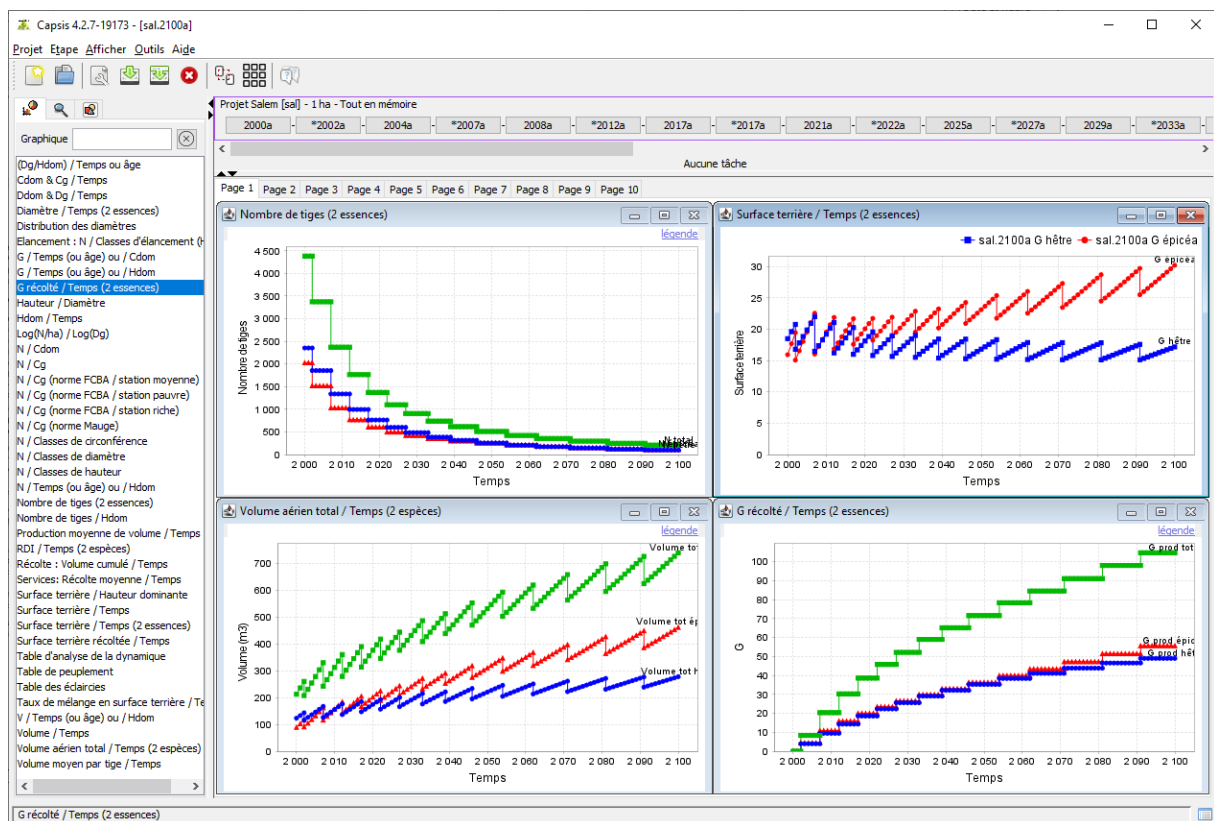


Figure 22: Exemple de simulation avec Salem dans la plateforme Capsis

⁶ <https://www.openforet.com/>

III. SIMULATION A L'ECHELLE DES MASSIFS FORESTIERS

De nombreuses questions scientifiques se posent à l'échelle des massifs forestiers. Cette échelle est particulièrement pertinente lorsqu'on étudie les compromis entre différents objectifs pour la forêt.

La figure 23 retrace la chronologie des projets qui m'ont permis de faire avancer ces travaux. J'ai commencé dans le projet FORGECO en concevant le simulateur SIMMEM (Simulateur Multi-Modules pour l'Echelle Massif). L'objectif de SIMMEM était de profiter de la très riche information déjà présente dans CAPSIS, en simulant chaque parcelle d'un massif étudié avec le module qui lui convenait le mieux. Dans le projet ISCAR (Indicateurs de Structure de Composition et Analyse de scénarios), le premier volet consistait en l'élaboration d'indicateurs indirects de biodiversité, afin d'évaluer dans un deuxième temps le compromis productivité – biodiversité à l'échelle de la Forêt d'Orléans. Le projet SATAN (Synergie entre ATténuation et AdaptatioN) a mis en évidence les antagonismes des stratégies sylvicoles d'adaptation de la forêt au changement climatique avec les stratégies d'atténuation par stockage de carbone, avec à nouveau la Forêt d'Orléans comme massif d'étude.

Le projet PROTEST (PROspective TERRitoriale SpaTialisée) a permis de faire un saut qualitatif en initialisant les simulations avec une description dendrométrique très détaillée du massif grâce à des données Lidar. Le projet avait également un fort intérêt avec une approche prospective avec les acteurs du territoire pour définir les scénarios d'évolution.

Enfin, dans le projet I-Maestro, un ERA-NET impliquant 5 laboratoires partenaires européens, et que je coordonnais avec mon collègue Thomas Cordonnier, nous avons simulé plusieurs massifs de structure forestière contrastée (les Bauges dans les Alpes, Milicz en Pologne, Snežnik en Slovénie), pour aborder le lien entre la complexité des forêts et la résilience des services écosystémiques.

Ce chapitre présente essentiellement les résultats de l'échelle du massif du projet I-Maestro.

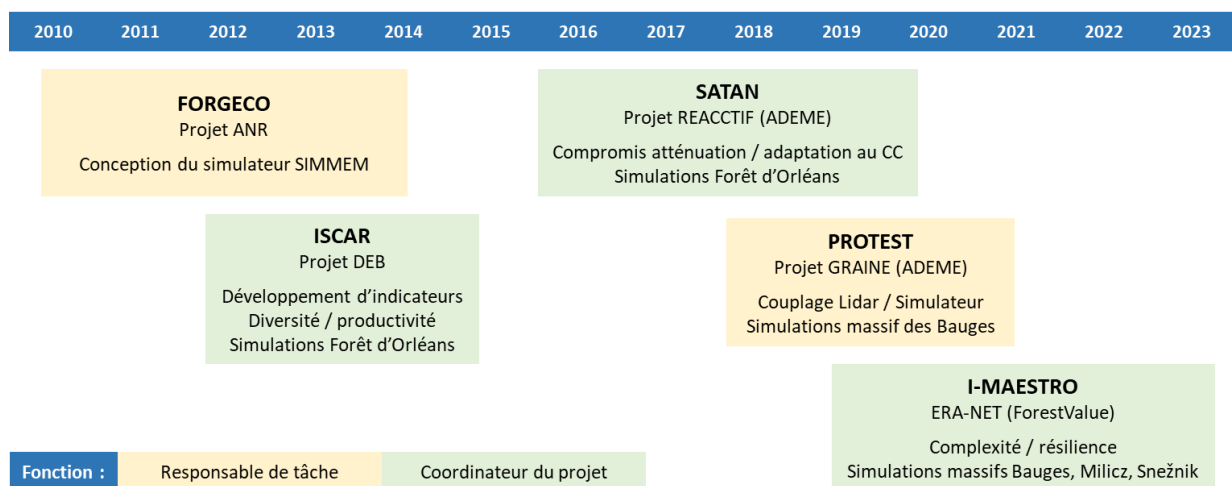


Figure 23: Chronologie de mes projets abordant l'échelle des massifs

1. Approche générale et territoires d'étude

Dans le projet I-Maestro, nous avons étudié l'influence de la complexité structurelle sur l'effet des tempêtes à l'échelle de grands paysages forestiers. Nous avons simulé l'effet de scénarios de gestion conduisant à des niveaux de complexité variés sur l'influence des tempêtes sur les volumes de chablis ainsi que sur plusieurs services écosystémiques. Ces simulations ont été réalisées par deux modèles de dynamique forestière, le modèle LandClim (Schumacher et al., 2004) et le modèle Salem.

La figure 24 décrit de manière simplifiée les différentes étapes nécessaires à la réalisation des simulations des trois cas d'étude.

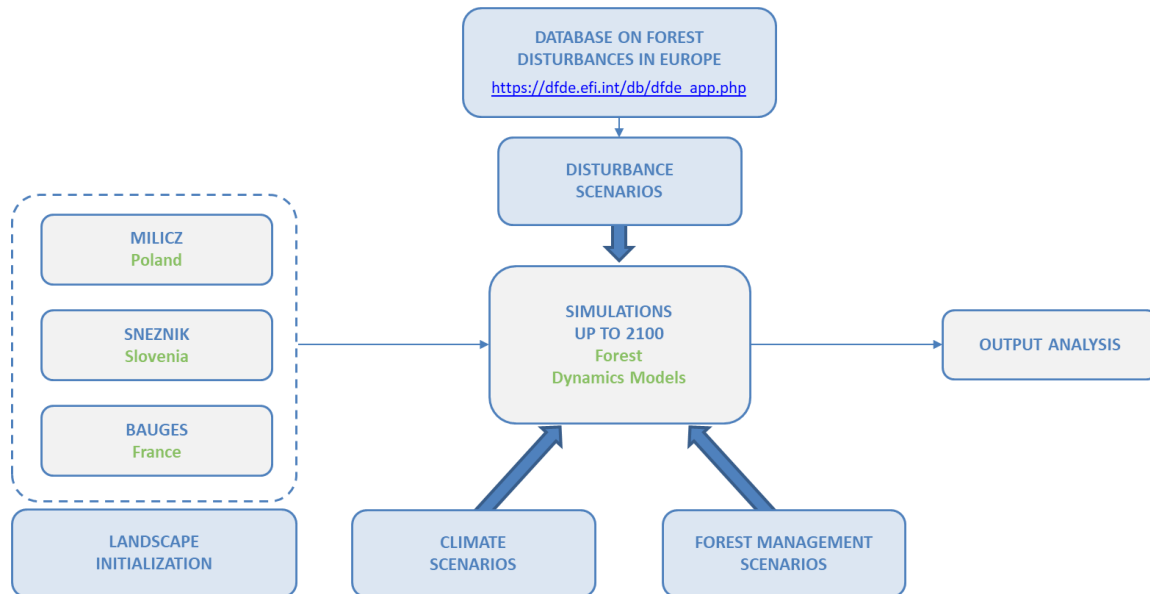


Figure 24: Etapes de réalisation des simulations à l'échelle du paysage dans le projet I-Maestro

Une première phase, assez complexe et déterminante, vise à initialiser les territoires d'étude, c'est-à-dire à fournir une description dendrométrique spatialisée du massif forestier, avec une précision correspondant aux besoins de l'étude (cf. section III.2). Il faut ensuite définir un ensemble de scénarios : les scénarios climatiques (non présentés ici), les scénarios de perturbation, et les scénarios de gestion (cf. section III.3). L'étape suivante, assez technique et fastidieuse, consiste à exécuter les simulations. Enfin, les sorties des modèles sont analysées pour répondre à la question principale de cette partie du projet I-Maestro : la complexité des forêts est-elle une bonne stratégie pour améliorer leur résilience face aux tempêtes ?

Nous nous sommes placés dans le cadre de trois cas d'étude réels et contrastés, pour lesquels nous avons accès à des données de LiDAR aéroporté par des projets antérieurs, ou auprès de nos partenaires. Nous avons sélectionné l'emprise du PNR des Bauges, une zone montagneuse située dans les Alpes française couvrant environ 51.5 milliers d'hectares de forêts majoritairement irrégulières (sapin, hêtre, épicéa principalement), le massif de Snežnik en Slovénie, une chaîne de montagne karstique couvrant environ 4.7 milliers d'hectares de sapin et de hêtre principalement, et les plaines de Milicz en Pologne, composé de 7.7 milliers d'hectares de peuplements réguliers de pins sylvestres principalement (figure 28).

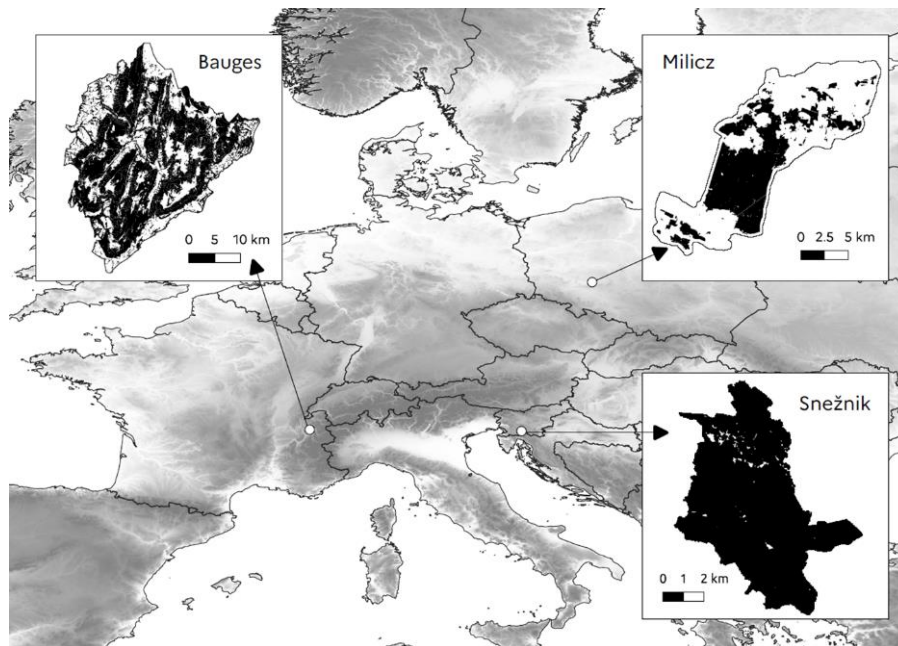


Figure 25: Sites d'étude sélectionnés pour l'approche massif

2. Génération de données à l'échelle des massifs

Un des objectifs est d'évaluer l'influence de la complexité à différentes échelles : à la fois la complexité moyenne des parcelles du massif (diversité α), mais aussi à l'échelle du massif, c'est-à-dire la complexité du réseau de parcelles (diversité β). Evaluer l'ensemble des indicateurs de diversité à différentes échelles nécessite d'avoir une description exhaustive des arbres qui composent les peuplements ; un échantillon de peuplements représentatifs ne serait pas suffisant pour aborder les questions de diversité.

Nous nous sommes appuyés sur les données acquises dans le projet PROTEST pour élaborer une méthode générique de génération de données à l'échelle d'un grand massif forestier. Cette méthode correspond à la partie « Landscape initialization » de la figure 24. Nous avons construit des algorithmes et une chaîne de traitement pour combiner données de télédétection LiDAR aérien et informations de terrain pour simuler de manière spatialisée (à l'échelle de pixels de 1/16e d'hectare) l'ensemble des caractéristiques dendrométries des arbres de ces massifs. La démarche est décrite dans un article soumis à « Open Research Europe » (la plateforme de soumission d'articles scientifiques de la commission européenne, dédiée aux projets européens), et disponible en prépublication (Aussenac et al., 2023). La chaîne de traitement est illustrée dans la figure 26.

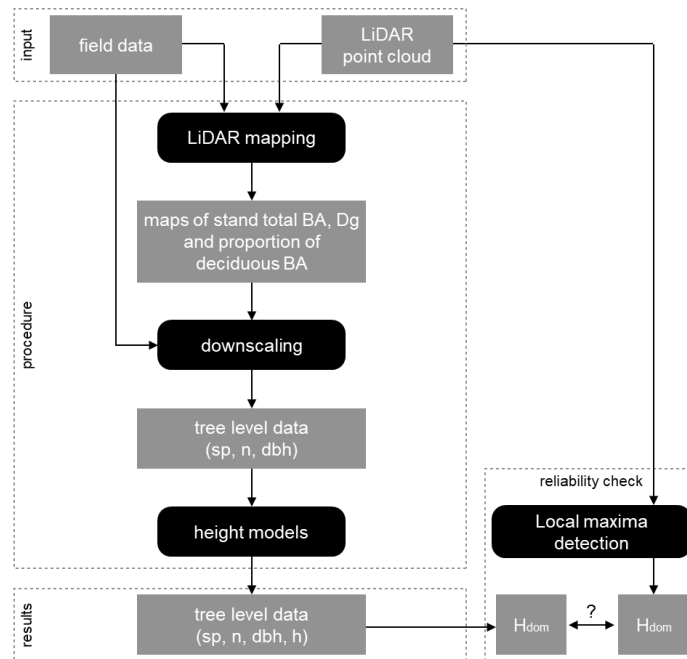


Figure 26: Chaîne de traitement pour reconstruire les caractéristiques des arbres pour de grands massifs forestiers

Dans un premier temps, nous utilisons des données de terrain pour calibrer les modèles de variables dendrométriques de niveau peuplement (surface terrière, diamètre quadratique moyen, proportion de feuillus/résineux) issus des scans LiDAR (i.e. LiDAR Mapping sur la figure). Ces informations sont spatialisées au pas de 25 mètres (pixels de 1/16 d’hectare).

Nous avons ensuite développé une méthode de descente d’échelle (downscaling) qui permet pour chacun de ces pixels de générer une distribution de diamètre pour les arbres de manière très réaliste. Elle consiste à appairer les pixels du massif aux données de terrain suivant une métrique basée sur les variables dendrométriques (surface terrière, diamètre quadratique moyen, proportion de feuillus/résineux). La distribution des arbres de la placette terrain a alors des valeurs peuplement proches de celle du pixel correspondant. Les diamètres sont ensuite modifiés avec un modulateur construit pour que les valeurs peuplements soient exactement celles du LiDAR. Cette modification est légère grâce à l’appariement initial, et permet de conserver les mêmes rapports de diamètres entre espèces dans les données simulées que ceux des placettes de terrain dont ils sont issus. Par exemple, si la placette de terrain comportait un mélange de gros sapins avec des petits hêtres, le ratio de diamètre entre ces deux espèces est conservé par l’algorithme.

De nouveaux modèles circonférence-hauteur permettent d’enrichir les arbres obtenus avec des hauteurs individuelles. Ces modèles sont calibrés sur les données des trois sites d’études, et y sont ainsi mieux adaptés que les modèles présentés dans la section II.2.2.

Enfin, nous avons pu mener une validation en comparant les hauteurs dominantes sur chacun des pixels aux hauteurs dominantes directement calculées à partir du LiDAR. Cette deuxième manière de calculer les hauteurs dominantes est indépendante de notre algorithme, ce qui autorise cette comparaison (figure 27).

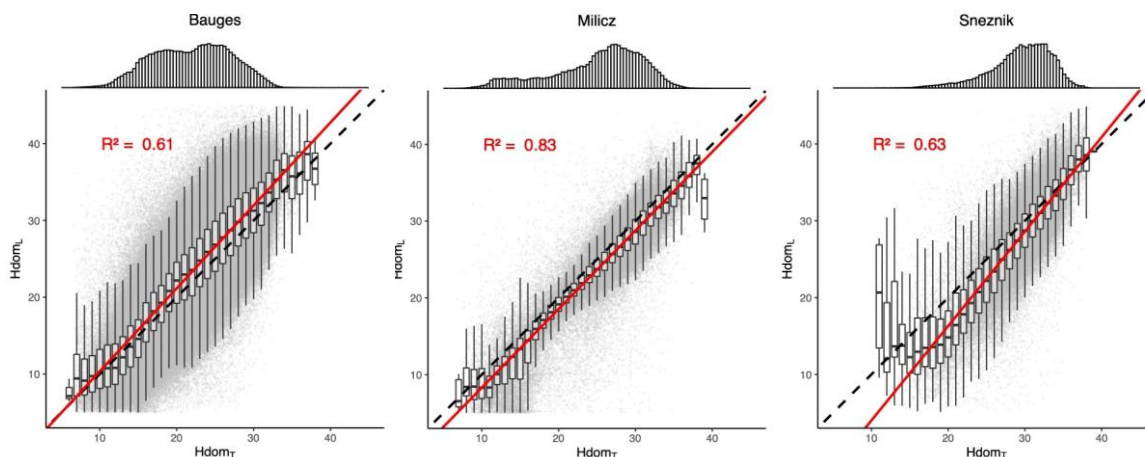


Figure 27: Comparaison de la hauteur dominante issue du LiDAR (en abscisses), avec la hauteur dominante calculée par l’algorithme (en ordonnées). L’histogramme au-dessus du graphe indique le nombre de pixels de chaque hauteur dominante.

Pour le projet I-Maestro, nous avons ainsi reconstruit les caractéristiques dendrométriques de plus de 42 millions d’arbres de 51 espèces différentes : 35.1 millions d’arbres de 40 espèces différentes pour les Bauges, 5.7 millions d’arbres de 32 espèces différentes à Milicz, et 1.5 millions d’arbres de 16 espèces différentes à Snežnik.

Cette méthode de génération des données est facilement reproductible et pourra être appliquée sur d’autres massifs. Elle peut fournir à la communauté des données dendrométriques pour l’ensemble de grands massifs pour de multiples usages (simulations de la dynamique, analyse de la diversité, calcul de services écosystémiques, etc.).

3. Définition des différents scénarios

Cette section présente les scénarios de perturbation et les scénarios de gestion construits dans le projet I-Maestro. Les perturbations sont des aléas subis, et ne sont pas contrôlées. En revanche, les scénarios de gestion correspondent aux leviers avec lesquels les forestiers peuvent adapter la forêt, en fonction de leurs objectifs. Dans les simulations, ce seront alors les scénarios de gestion qui permettront de définir les modalités étudiées.

Les scénarios climatiques, construits par les partenaires de PIK (Potsdam Institute for Climate), non utilisés par Salem, ne sont pas présentés ici.

3.1. Scénarios de perturbation

Les scénarios de tempête ont été construits en deux étapes principales.

La première étape a consisté à définir un régime de tempête constitué pour chaque site d’une série fictive de tempêtes chacune définie par sa force (vitesse maximale du vent), sa direction, et l’année à laquelle elle frappera le site. Ces séries de tempêtes ont été générées en utilisant la base de données des perturbations observées à l’échelle européenne construite dans le cadre du projet I-Maestro par les partenaires de l’EFI de Bohn (Patacca et al., 2023). Cette base de données I-Maestro est disponible en ligne (https://dfde.efi.int/db/dfde_app.php).

La seconde étape a été de développer un modèle pour associer à chaque tempête des dégâts (i.e. la disparition d’arbres simulés) en fonction de la force de la tempête ainsi que la direction du vent. Pour ce faire nous avons utilisé une fonction de lien tirée de la littérature (Canham et al., 2001) qui associe à chaque arbre une probabilité d’avoir été détruit par le vent selon son espèce, son diamètre, et la

sévérité de la tempête. Nous avons également utilisé des données de terrain sur les dégâts liés à la tempête de décembre 1999 à petite échelle (parcelle) dans les Bauges afin de calibrer la notion de sévérité d'une tempête.

En utilisant cette méthode, nous avons généré des scénarios de tempête pour les trois sites d'étude (figure 28). Au cours de la période 2015-2100, le scénario compte 18 tempêtes dans le massif des Bauges, 6 à Milicz, et 8 à Snežnik. La majorité des tempêtes simulées sont d'assez faible intensité, mais plusieurs tempêtes sont de sévérité supérieure à 0.5 : 3 dans les Bauges, 2 à Milicz, et 5 à Snežnik. L'intensité la plus forte est en 2037 pour les Bauges et pour Snežnik.

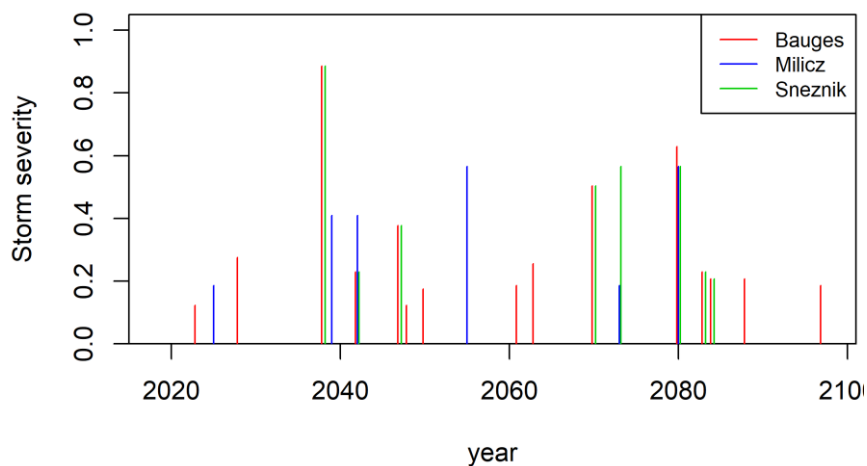


Figure 28: Scénarios de tempêtes simulés dans I-Maestro

3.2. Scénarios de gestion

Nous avons commencé par élaborer un plan de simulation générique, à appliquer aux trois massifs. La structure de ce plan de simulation est construite spécifiquement pour aborder la question du lien entre complexité structurelle et les services écosystémiques fournis par la forêt. Dans un deuxième temps, les modalités de ce plan sont déclinées en scénarios de gestion et en règles sylvicoles pour chacun des massifs. En effet, les caractéristiques dendrométriques et sylvicoles initiales sont très différentes entre les trois cas d'étude, et les règles à appliquer diffèrent d'autant. Ces règles sylvicoles ne sont pas décrites ici, seul le plan de simulation générique est présenté.

Le plan de simulation (tableau 4) est construit en croisant dans un premier temps des facteurs de deux types : l'intensité de la sylviculture, et son échelle d'application (peuplement ou massif). Pour chaque site d'étude, nous avons défini des scénarios tendanciels (appelés « Baseline » par la suite), basés sur les guides de sylviculture, les connaissances, et les échanges avec les acteurs. Nous avons ensuite défini des scénarios plus intensifs et d'autres plus extensifs. Cette modulation de l'intensité de la sylviculture a des déclinaisons à l'échelle du peuplement, et à l'échelle du massif.

A l'échelle du peuplement, l'intensification consiste à réduire les diamètres d'exploitabilité, et à augmenter l'intensité des coupes. L'extensification est l'opération opposée. A l'échelle du massif, l'intensification consiste à augmenter la surface mise en gestion, alors que l'extensification consiste à augmenter les surfaces de non-gestion.

Nous avons également évalué des scénarios croisés, appelés trade-off 1 et 2 par la suite. Dans ces scénarios, nous appliquons une extensification à l'échelle du peuplement et une intensification du massif forestier (trade-off 1), ou une intensification à l'échelle du peuplement et une extensification à l'échelle du massif (trade-off 2).

Nous obtenons ainsi 5 grands types de scénarios : Baseline, Extensification, Intensification, Trade-off 1, et Trade-off 2.

Enfin, nous avons croisé ces 5 grands types de scénarios avec 2 niveaux de mesures favorisant la complexité. Ce facteur permet de répondre au questionnement principal du projet sur l'effet de la complexité. Ces mesures ont elles-aussi des déclinaisons à l'échelle du peuplement (favoriser les mélanges, augmenter l'irrégularité des diamètres), et à l'échelle du massif (diversifier les diamètres moyens de récolte, aller vers un équilibre des types de structures, notamment régulières ou irrégulières).

Ainsi construit, ce plan de simulation comporte 10 modalités de gestion (tableau 4), qui conduisent à des niveaux de complexité différents.

Tableau 4 : Plan d'échantillonnage générique, appliqué sur les trois sites par les modèles réalisant les simulations. « SI » et « SE » signifient « Stand Intensification ou Stand Extensification ». « LI » et « LE » signifient « Landscape Intensification ou Landscape Extensification »

Type de scénario	Echelle peuplement	Echelle massif	Favoriser la complexité
Baseline	S-Baseline	L-Baseline	Non
Intensification	SI	LI	Non
Extensification	SE	LE	Non
Trade-off 1	SE	LI	Non
Trade-off 2	SI	LE	Non
Baseline	S-Baseline-C	L-Baseline-C	Oui
Intensification	SI-C	LI-C	Oui
Extensification	SE-C	LE-C	Oui
Trade-off 1	SE-C	LI-C	Oui
Trade-off 2	SI-C	LE-C	Oui

Les simulations ont été réalisées avec les modèles Salem et LandClim sur la période 2015-2100 pour ces dix modalités et pour les trois sites. Afin d'obtenir une description fine des évolutions des variables dendrométriques, en particulier en matière de diversité, les simulations sont réalisées au grain spatial d'1/16^e d'hectare (25m x 25m). Pour de grands massifs comme les Bauges (couvrant environ 51 500 ha), cela engendre des simulations de volumétrie importante, même avec un modèle assez simple comme Salem (plus d'un mois en calcul parallélisé sur un serveur de calcul, et des sorties d'environ 120 Go de données).

4. Compromis ou synergie entre la diversité α et diversité β

La diversité α est la diversité des arbres d'une parcelle. A l'échelle du massif, on appelle diversité α la moyenne des diversités α de chaque parcelle. La diversité β est la diversité entre les parcelles du massif. Peu d'études en forêt ont abordé simultanément ces deux composantes de la diversité (Sebald et al., 2021). On s'intéresse ici aux deux échelles, à la fois pour la diversité des tailles et la diversité en espèces.

Les simulations réalisées ont mis en évidence des situations soit de compromis, soit de synergie entre les diversités des tailles α et β , en fonction du niveau initial de la diversité alpha (figure 29). Par exemple, dans les Bauges, la diversité α est très élevée, car le massif est constitué majoritairement de peuplements irréguliers, mais ces peuplements sont semblables les uns aux autres, résultant en une

diversité β faible. Augmenter la diversité β passe par l'installation de peuplements réguliers, de diversité α plus faible. Augmenter β fait donc diminuer α , d'où une situation de compromis.

A l'inverse, dans les plaines de Milicz, couvertes de peuplements réguliers de pins sylvestres où la diversité α est donc faible, augmenter β se fait en installant des peuplements irréguliers, ce qui augmente la moyenne des diversités α , d'où la situation de synergie.

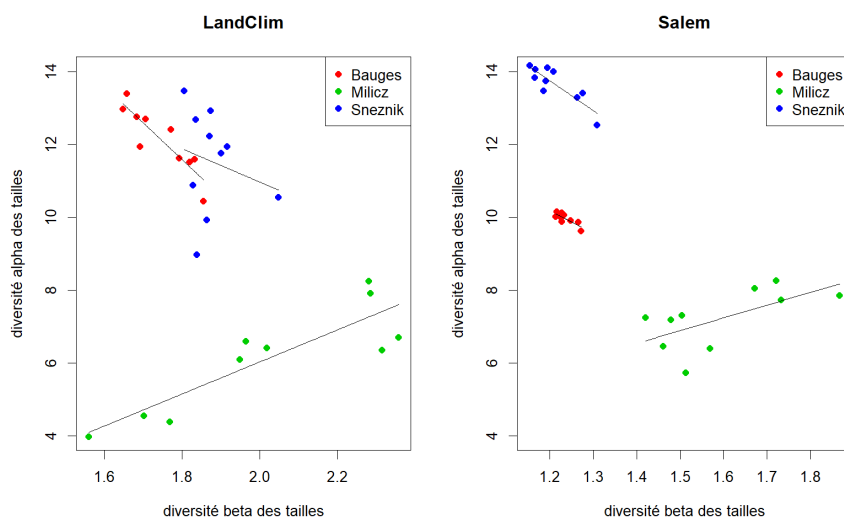


Figure 29: Compromis ou synergie entre les diversités des tailles α et β pour chacun des trois sites avec les deux modèles utilisés

Le schéma obtenu avec les deux modèles est identique : plus la diversité α initiale est élevée, plus il y a une situation de compromis avec la diversité β . En dessous d'un certain niveau de diversité α , il y a une synergie avec la diversité β .

5. Effet de la complexité sur les services écosystémiques à l'échelle du massif

Les modèles LandClim et Salem permettent d'estimer un panel important de services écosystémiques, comme le volume de bois sur pied, le volume de bois récolté, le volume de chablis, les stocks de carbone en forêt, des indicateurs indirects de biodiversité associés aux différentes structures des peuplements. Le rapport du projet est publié sur le site de l'ADEME et les présente (Vallet et al., 2023). Un article scientifique analysant ces résultats de simulation sera une de mes prochaines échéances, juste après l'HDR. Une partie seulement de ces résultats est présentée ici.

5.1. Volume sur pied en fin de période

Les scénarios élaborés conduisent à des stocks de bois sur plus ou moins importants après plusieurs décennies d'évolution. La figure 30 montre le volume moyen par hectare en fin de période pour les différents sites et pour les deux modèles.

Les deux modèles sont en totale cohérence sur les rangs de chacun des scénarios (Baseline, Intensification, etc.), pour les trois sites. Ce rang, indiqué par les chiffres en bas des barres, est calculé à partir du scénario sans complexité. Par exemple, pour Salem dans les Bagues, le scénario conduisant au maximum de volume sur pied est le scénario « Extensification », suivi de « T2 », « Baseline », « T1 », puis enfin « Intensification ». Cet ordre est identique pour LandClim. Ces ordres sont identiques entre LandClim et Salem pour Milicz et Sneznik également.

De plus, l'effet de la complexité (barre bleue par rapport à la barre orange) est également identique entre LandClim et Salem dans tous les cas : une diminution du volume sur pied avec la complexité pour

tous les scénarios des Bauges, et une augmentation à Milicz et Snežnik. Cet effet est toutefois plus ou moins significatif en fonction des modalités (étoiles indiquées par modalité).

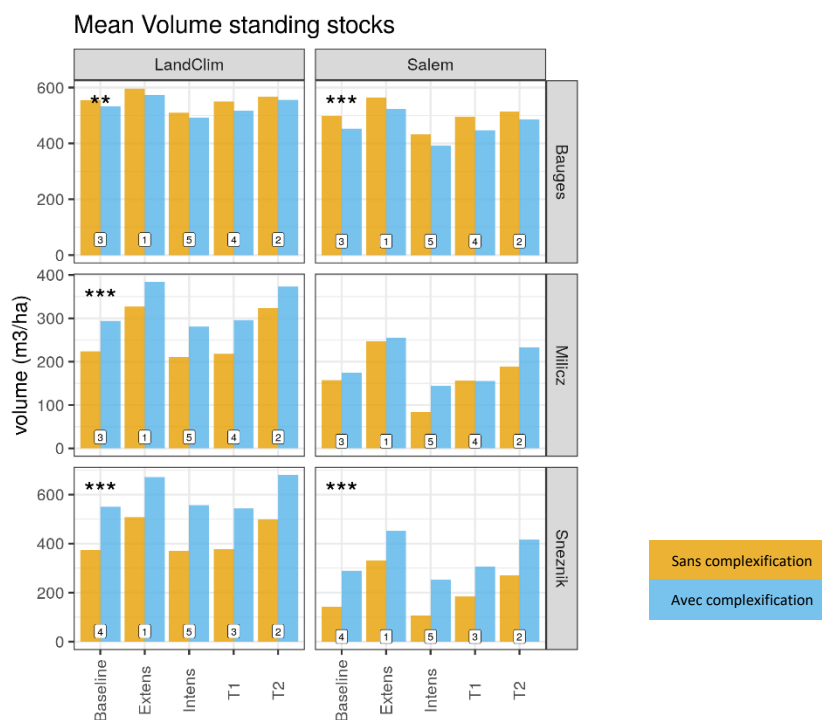


Figure 30: Volume moyen sur pied sur la période 2075-2094 en fonction des sites et des scénarios.

Les étoiles indiquent la significativité de l'effet de la complexité par modalité « modèle x site ».

Le chiffre dans les barres indique le rang du scénario dans la modalité, en se basant sur la modalité « non complexifié ».

L'extensification, en réduisant l'intensité des coupes sur pied et en diminuant la surface de peuplements gérés, augmente le volume sur pied moyen. L'intensification produit l'effet inverse. Les scénarios « Trade-off » sont intermédiaires, et se rapprochent du scénario « Baseline », notamment dans le cas des Bauges.

L'effet de la complexité sur le volume sur pied est négatif pour tous les scénarios des Bauges, et positif à Milicz et Snežnik. La raison principale de ce résultat vient de l'équilibre entre les peuplements réguliers et les peuplements irréguliers dans les scénarios de gestion. Les peuplements réguliers ont des volumes de bois très faibles dans le jeune âge. A l'inverse, les peuplements irréguliers contiennent en permanence des volumes de bois sur pied assez importants. Ainsi, en moyenne sur un massif incluant toutes les classes d'âge, les peuplements réguliers ont des volumes à l'hectare moindres que les peuplements irréguliers. Les scénarios de complexification ont inclus des peuplements réguliers dans la matrice irrégulière dans les Bauges, et à l'inverse ont inclus des peuplements irréguliers à Milicz et à Snežnik, conduisant à ces différences de volumes moyens.

Des différences entre les scénarios complexifiés ou non existent au sein des peuplements réguliers et des peuplements irréguliers, mais ont moins d'importance dans les simulations.

L'indicateur n'est pas présenté ici, mais on peut toutefois indiquer que les niveaux de volumes récoltés sont comme attendu à l'opposé des volumes sur pied : moins de volume récolté dans les scénarios d'extensification, et plus de volume récolté dans les scénarios d'intensification.

5.2. Volume de chablis au cours de la simulation

Les volumes de chablis sur l'ensemble de la simulation sont assez faibles, car ils sont ramenés au volume annuel et par hectare, or les tempêtes ne surviennent pas tous les ans, et les parcelles des massifs ne sont pas toutes touchées au cours d'une tempête. De nouveau, les résultats sont complètement cohérents entre les deux modèles, mais également entre les sites pour ce qui concerne le type de scénario. Seuls les rangs des scénarios Trade-off1 et Trade-off2 s'inversent parfois.

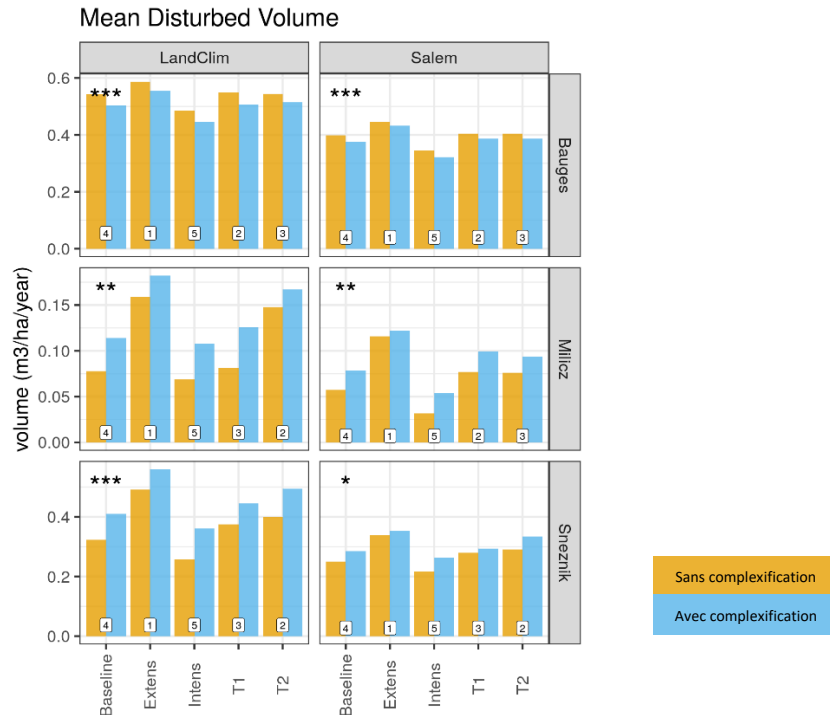


Figure 31: Volume moyen de chablis sur la période 2014-2094 en fonction des sites et des scénarios.

Les étoiles indiquent la significativité de l'effet de la complexité par modalité « modèle x site ».

Le chiffre dans les barres indique le rang du scénario dans la modalité, en se basant sur la modalité « non complexifié ».

Le constat est très similaire à celui des volumes sur pied, pour les mêmes raisons. Les scénarios d'intensification raccourcissent les révolutions et diminuent le capital sur pied dans les peuplements gérés, et mettent en gestion des peuplements non gérés. Ces actions diminuent le volume sur pied et le diamètre moyen des peuplements et réduisent ainsi le volume de chablis lié aux tempêtes. Le principe est inversé dans les scénarios d'extensification, qui augmentent le volume de chablis pendant les tempêtes.

La complexification réduit le volume de chablis dans les Bauges, et l'augmente à Milicz et Snežnik. Comme dans le cas du volume sur pied, l'effet des mesures de complexification sur le volume perturbé dépend essentiellement de la répartition entre peuplements réguliers et irréguliers. En moyenne à l'échelle du massif, où l'ensemble des classes d'âge est observé, les peuplements réguliers ont un volume de bois inférieur aux peuplements irréguliers, et donc un volume de chablis inférieur également. Le taux de dégât, c'est-à-dire le volume de chablis divisé par le volume sur pied (figure non présentée), est assez stable entre les scénarios.

5.3. Indices de biodiversité

Plusieurs indices indirects de biodiversité peuvent être calculés à partir des sorties dendrométriques des simulations. Les arbres de gros diamètres sont des éléments clés pour la biodiversité (Paillet et al., 2019). Pour une parcelle donnée, les simulations permettent d'estimer le nombre de gros arbres. A l'échelle du massif forestier, on peut également estimer la proportion de parcelles comportant un nombre minimal d'arbres de gros diamètre.

La biodiversité recouvre un ensemble très large d'organismes. Certains organismes sont inféodés à des stades forestiers matures, et d'autres sont inféodés à des stades plus ouverts. Pour une approche à l'échelle du massif, on peut également s'intéresser à la diversité des conditions du milieu. Nous avons calculé l'écart-type du taux de couvert forestier sur le massif, comme indicateur de diversité des parcelles en matière de lumière au sol. Plus cet indicateur est élevé, plus les peuplements qui composent le massif ont des niveaux de lumière variés, permettant d'accueillir des organismes différents d'une parcelle à l'autre.

La figure 32 présente deux exemples d'indicateurs de biodiversité en fin de période de simulation (2075-2094), l'un correspond aux stades murs, avec la proportion de parcelles comportant au moins 10 gros arbres à l'hectare, et l'autre correspond à la diversité des taux de couvert entre les parcelles du massif.

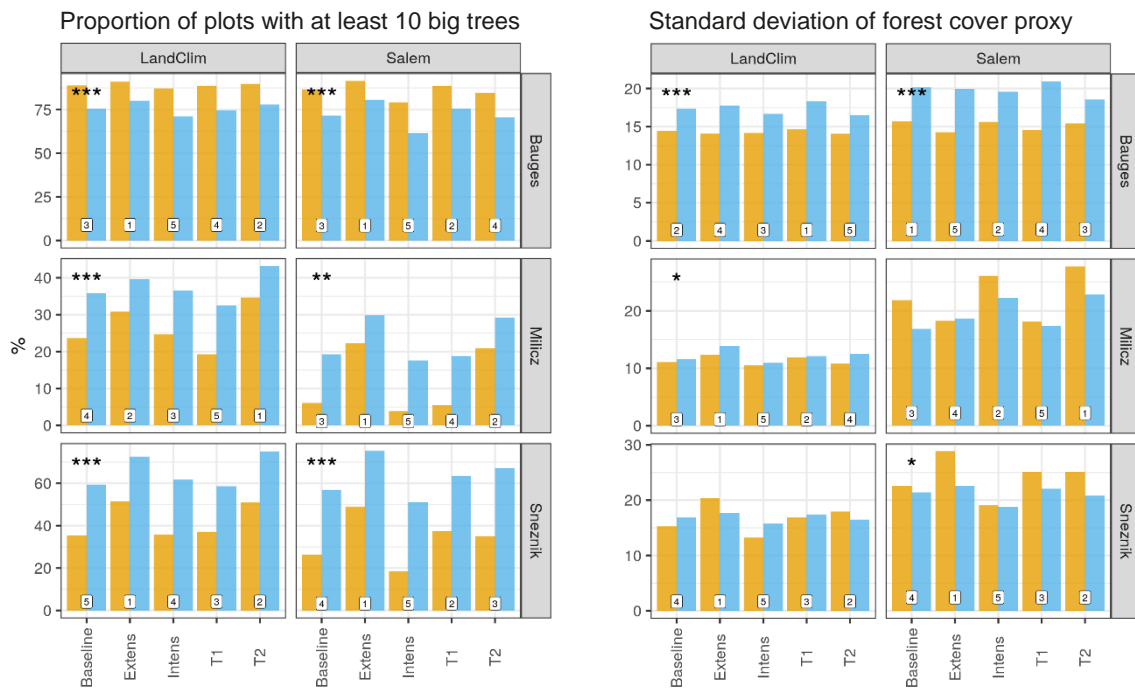


Figure 32: Indicateurs de biodiversité sur la période 2075-2094. A gauche, proportion de parcelles avec au moins 10 gros arbres à l'hectare. A droite, écart-type d'un proxy du taux de couvert.

Les étoiles indiquent la significativité de l'effet de la complexité par modalité « modèle x site ».

Le chiffre dans les barres indique le rang du scénario dans la modalité, en se basant sur la modalité « non complexifié ».

Pour l'indicateur lié aux gros arbres, l'effet principal est de niveau site d'étude : dans les simulations des Bauges, près de 75% des placettes comportent au moins 10 gros arbres à l'hectare, alors que ce nombre tombe entre 10 et 40% pour Milicz, et entre 20 et 65% à Snežnik. Ces valeurs élevées pour les Bauges sont en partie dû à l'absence de gestion sur une large part du massif, mais également au traitement en futaie irrégulière laissant plus d'arbres de grande taille. L'effet site existe aussi pour

l'indicateur de diversité des taux de couvert, mais le schéma est moins clair notamment en raison d'une différence entre les deux modèles.

Les résultats montrent aussi un effet fort des scénarios de complexification, globalement opposé entre les deux indicateurs de biodiversité. C'est particulièrement le cas pour le massif des Bauges. Comme pour beaucoup d'autres indicateurs, ce résultat est largement piloté par la proportion de peuplements en futaie régulière ou futaie irrégulière, et la part de forêt gérée dans le massif. La futaie irrégulière et l'absence de gestion conduisent à de plus gros arbres, augmentant ainsi la valeur de cet indicateur. La diversité du taux de couvert augmente avec l'équilibrage des modes de gestion.

Au-delà des résultats per se, ces deux exemples illustrent l'intérêt d'une approche à l'échelle des massifs pour lesquels on peut calculer et comparer plusieurs indicateurs de nature différente.

5.4. Bilan de l'effet de la complexité sur les services écosystémiques

Pour l'ensemble des services écosystémiques étudiés, les deux modèles utilisés produisent des résultats de nature similaire, ce qui conforte les conclusions que nous pouvons tirer de ces simulations. Le plan de simulation a été construit en croisant 5 scénarios de gestion, et 2 niveaux de complexité. Les scénarios de gestion se traduisent par des mesures à l'échelle des parcelles (par exemple une intensité plus ou moins importante des coupes) et à l'échelle des massifs (par exemple une variation de la part de la forêt gérée/non gérée, ou la répartition entre futaie régulière et futaie irrégulière).

Les scénarios d'intensification et d'extensification produisent des résultats attendus. L'intensification réduit le capital de bois sur pied, et donc le volume et le stock de carbone, mais réduit également le volume de chablis lié aux tempêtes, en limitant la quantité de gros bois qui y sont plus sensibles. L'extensification a l'effet inverse. Dans nos scénarios, les effets sont particulièrement sensibles aux mesures à l'échelle du massif, notamment à la proportion de la forêt mise en gestion. Les forêts non-gérées accumulent le bois sur pied, et ont une augmentation des diamètres de coupe, jouant ainsi fortement sur les différents indicateurs présentés.

Les mesures de complexification ayant le plus d'effet sont également à l'échelle du massif. Une des mesures de complexification à cette échelle consistait à équilibrer les modes de gestion de la forêt, notamment la part de futaie régulière ou irrégulière. Dans le mode de gestion en futaie régulière, les peuplements passent par des stades jeunes au cours desquels le volume sur pied est faible, et les diamètres des arbres petits. Pendant de ces stades, les arbres sont peu sensibles aux perturbations telles que les tempêtes. A l'inverse, la futaie irrégulière comporte en permanence des volumes de bois assez élevés, avec de gros arbres sensibles aux tempêtes. Ainsi, à l'échelle du massif, une proportion accrue de futaie régulière réduit le volume sur pied et les volumes de chablis, alors qu'une proportion supérieure de futaie irrégulière va permettre d'augmenter le capital sur pied, et donc le stockage de carbone, mais aussi augmenter le volume de chablis. Ainsi, dans le massif des Bauges, initialement principalement géré en futaie irrégulière, la complexification augmente la part de futaie régulière, réduisant le capital sur pied et le volume de chablis. A l'inverse, à Milicz ou Snežnik, la complexification augmente la part de futaie irrégulière, avec l'effet inverse.

Ces résultats du projet I-Maestro à l'échelle de grands massifs forestiers illustrent la pertinence des simulateurs de dynamique forestière pour étudier les stratégies d'aménagement et de planification.

IV. PROJET DE RECHERCHE

Mes années de chargé de recherche à INRAE ont débuté fin 2006 à l'UR EFNO, puis j'ai effectué une mobilité en septembre 2017 à l'UR LESSEM. Cette mobilité a été l'occasion de redéfinir un projet de recherche, que j'ai progressivement mis en place depuis mon arrivée à Grenoble. Entre 2006 et 2017, je m'étais surtout concentré sur le développement de modèles de dynamique forestière à l'échelle de la parcelle forestière, en particulier en exploitant l'influence des gradients environnementaux sur l'effet du mélange. Depuis 2017, j'ai élargi mes travaux à l'échelle des massifs forestiers de plusieurs milliers, voire dizaine de milliers d'hectares, dont les problématiques sont différentes.

L'Habilitation à Diriger les Recherches est souvent l'occasion de définir un nouveau projet, et d'aller vers des sujets nouveaux ou élargis par rapport aux précédents. En ce qui me concerne, j'ai déjà opéré un changement assez important à l'occasion de ma mobilité à Grenoble. Ce changement m'a donné l'opportunité de travailler avec de nouveaux collègues sur des échelles plus larges, à la fois en interne au laboratoire et avec des partenaires européens. Au LESSEM, j'ai notamment eu le plaisir de travailler avec Thomas Cordonnier avec qui nous avons co-coordonné le projet européen I-Maestro et Jean-Matthieu Monnet pour le couplage des simulations avec les données issues de la télédétection. En externe, nous avons eu des collaborations riches avec des collègues du Potsdam Institute for Climate (PIK) sur les simulations à l'échelle du massif, de l'Université de Cracovie pour la modélisation dendrométrique, et de l'EFI de Bohn sur les perturbations en forêt. A l'inverse, ce changement thématique en 2017 m'a éloigné de collaborations naissantes avec la communauté européenne des chercheurs sur les peuplements mélangés, notamment issue du COST EuMixFor auquel j'ai participé (par exemple avec Miren del Rio, Hans Pretzsch, David Forrester, Quentin Ponette...). Aujourd'hui, j'aspire à une certaine stabilité dans mes travaux, pour que « sortir de sa zone de confort » ne devienne pas synonyme de sortir de sa zone de compétence, ayant également dans l'idée qu'il est nécessaire d'avoir un peu d'expérience pour maîtriser les fronts de science de sa discipline.

Ainsi, mon projet de recherche pour les années à venir est dans la continuité de mes deux approches déjà abordées : il s'agira d'une part d'enrichir les modèles de dynamique forestière à l'échelle de la parcelle, notamment en complétant la couverture des conditions forestières dans lesquels ces modèles peuvent être utilisés (étendue géographique, composition (diversité d'essences), modes de gestion, changements climatiques), et d'autre part d'intégrer ces résultats dans les approches à l'échelle des massifs forestiers.

Enfin, qu'elles soient à l'échelle de la parcelle forestière ou à l'échelle des massifs forestiers, mes travaux de recherche resteront avec une double vocation. Dans toutes les voies exposées ci-dessous, il s'agira dans un premier temps de produire des connaissances académiques nouvelles sur la dynamique des peuplements forestiers, comme par exemple les relations de compétition dans les peuplements mélangés, l'influence des modes de gestion ou des conditions environnementales sur ces relations, en incluant les effets du changement climatique. Il s'agira ensuite d'intégrer ces connaissances dans le développement de simulateurs servant à la fois d'outils d'aide à la décision pour les acteurs forestiers (gestionnaires, collectivités territoriales, puissance publique), et à réaliser des expérimentations virtuelles pour tester des hypothèses de gestion.

La figure 33 synthétise les orientations du projet de recherche, avec la poursuite de l'étude de la dynamique forestière pour divers contextes, l'élargissement de la couverture de Salem afin de tendre à une exhaustivité des situations sylvicoles que le modèle peut simuler, et enfin la phase de simulation, incluant le transfert auprès des utilisateurs, ou des simulations plus ou moins massives pour aborder des questions de recherche.

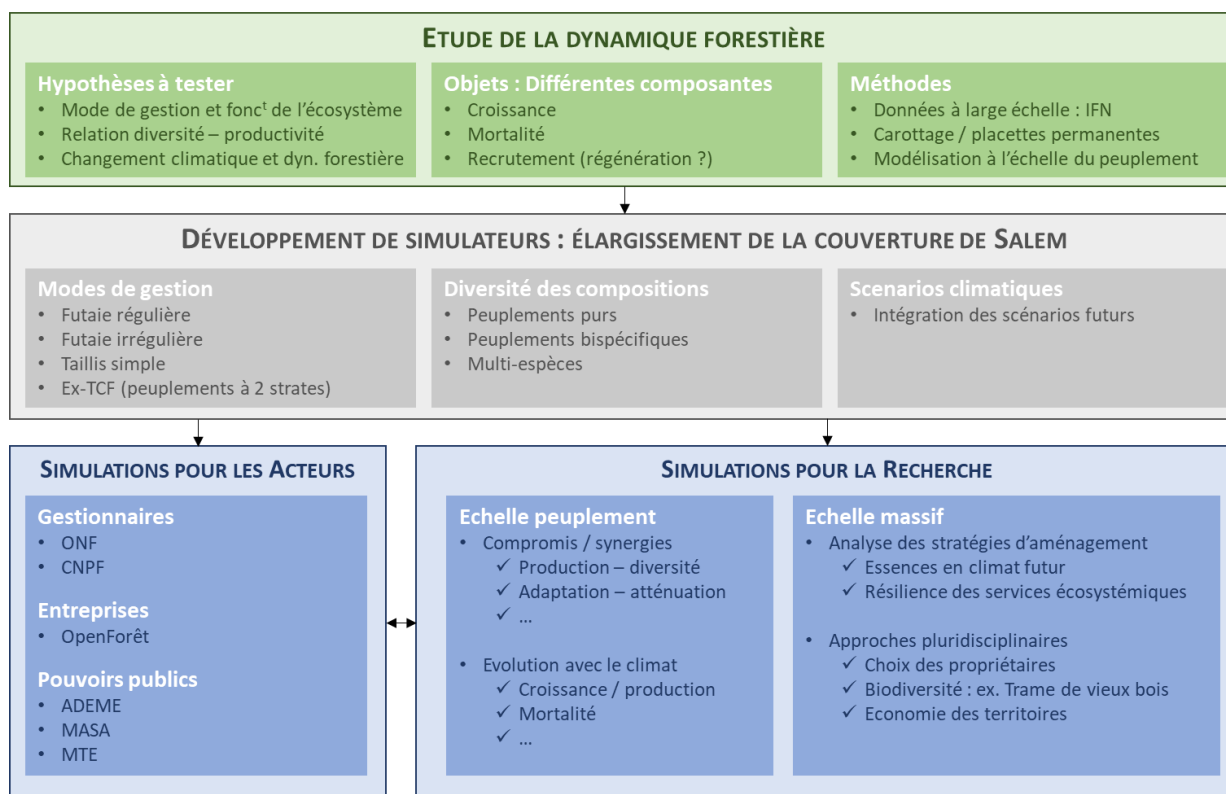


Figure 33: Organisation schématique du projet de recherche

1. Dynamique des peuplements forestiers

Dans la première partie de ce manuscrit, j'ai présenté les travaux sur les peuplements réguliers, purs ou bispécifique, avec en particulier l'étude de l'influence du mélange sur la croissance. Dans le projet, je compte élargir le champ d'application en étudiant l'effet d'autres structures forestières ou d'autres compositions sur la dynamique forestière, selon les multiples axes développés ci-dessous.

1.1. Effet du mode de gestion sur la dynamique des peuplements

Les peuplements irréguliers représentent une partie importante des forêts françaises, et sont un mode de gestion majeur en montagne (Gauquelin and Courbaud, 2006). D'un point de vue dendrométrique, ils sont caractérisés par une diversité des diamètres et des hauteurs que l'on ne retrouve pas dans les peuplements réguliers. Cette diversité structurale a des effets sur la dynamique forestière (Ali, 2019; Bourdier et al., 2016; Cordonnier, 2019), mais aussi sur les services écosystémiques qui leur sont associés. Les taillis simples et les taillis-sous-futaie (vieillis pour la plupart) sont également des structures forestières dont les surfaces sont importantes, et pour lesquelles les efforts de modélisation sont moindres que pour les futaies régulières ou les futaies irrégulières. Pourtant, lors des simulations à l'échelle des massifs forestiers, ou pour des études de portée nationale comme l'évolution des stocks de carbone ou la disponibilité en bois, on ne peut pas faire l'impasse sur ces modes de gestion.

Je compte développer des modèles de dynamique forestière pour ces systèmes forestiers, avec des approches à l'échelle du peuplement qui seront complémentaires des approches de niveau arbre déjà présentes dans l'équipe, notamment le modèle Samsara2 (Courbaud et al., 2015). Comme pour les modèles présentés dans la section 1.3, j'aborderai ces modèles par les variables peuplement. Des indicateurs de diversité comme l'indice de Gini (Cordonnier and Kunstler, 2015) peuvent permettre de caractériser la diversité de la structure diamétrale du peuplement. Des premiers essais réalisés sur les

données IFN sont prometteurs. L'objectif principal de ces travaux sera de tester l'hypothèse de l'influence des modes de gestion sur la dynamique des peuplements forestiers.

Par rapport aux systèmes d'équations actuels de Salem développé pour les peuplements réguliers, il sera nécessaire de prendre en compte la phase recrutement dans les travaux (passage des arbres au-delà du seuil de précomptage, généralement pris à 7.5cm de diamètre). En effet, si dans les peuplements réguliers, une fois la phase juvénile révolue, le recrutement peut être négligé pour ne prendre en compte que l'étage principal, il sera nécessaire de développer des modèles de recrutement, notamment pour les futaies irrégulières, ou les peuplements à deux strates. Je pourrai m'appuyer sur une bonne expertise de l'équipe dans l'utilisation des données d'inventaire pour modéliser le recrutement en forêt (Guyennon et al., 2023). J'ai par ailleurs également déjà encadré un stage de M2 (Louis Cordonnier) sur ce sujet en 2020.

1.2. Diversité des espèces et compositions

1.2.1. Peuplements purs et bispécifiques

Les dernières versions de mes modèles de croissance couvrent 12 espèces en peuplements purs, et 24 couples d'espèces. Pour la phase de croissance, ils ont été développés en utilisant les données d'inventaire de 2006 à 2013 de l'IFN. De nombreuses données additionnelles sont désormais disponibles : prendre les données jusqu'à 2020 représente une augmentation de 73% du nombre de placettes, et l'augmentation de cette disponibilité est annuelle. Cela devrait permettre d'enrichir le modèle à courte échéance avec 5 espèces feuillues (châtaignier, charme, bouleau, robinier, frêne) et 3 espèces résineuses (mélèze, pin à crochet, épicéa de Sitka) en peuplements purs, et un nombre important de couples d'essences (près d'une centaine). Cette augmentation des compositions permettra d'élargir les gradients écologiques des espèces étudiées, et de gagner en généralité dans les modèles en travaillant sur les traits plutôt que sur l'identité des espèces, comme cela a déjà été abordé dans plusieurs travaux avec notamment l'effet de la tolérance à l'ombrage (Borderieux et al., 2021; Toïgo et al., 2018). L'objectif de cette partie sera alors d'étudier la relation entre les traits des espèces et l'effet du mélange sur la productivité. Cette partie sera l'une des toutes premières que j'aborderai après cette HDR, dans le cadre du projet MELBAC, porté par l'ONF (Christine Deleuze), avec le CNPF, et l'I4CE, financé par FranceBoisForêt pour 2023-2024.

1.2.2. Peuplements multi-spécifiques

Les statistiques de l'inventaire forestier national montrent que de nombreux peuplements sont composés de plus de deux espèces. Un autre objectif sera donc d'étudier les interactions à des peuplements plus diversifiés. Ce travail pourra être abordé en couplant des approches théoriques sur les interactions entre espèces et empiriques avec les données de l'Inventaire forestier national. Le nombre de placettes mesurées par l'Inventaire s'accumule au fil des années ce qui permet d'étudier de plus en plus de mélanges d'espèces, même assez peu représentatifs d'un point de vue de la gestion, mais cependant intéressants d'un point de vue écologique. Ainsi, nous pourrions tester l'hypothèse de la relation diversité – productivité avec des données empiriques, un sujet important de la littérature actuelle (Forrester and Bauhus, 2016; Jactel et al., 2018; Liang et al., 2016). Cette approche complètera celle en cours par simulations massives avec le modèle ForCEEPS de Xavier Morin, dont l'article est en révision (Morin et al., Submitted).

1.3. Changement climatique et perturbations

Le changement climatique représente un enjeu majeur pour la gestion forestière. Il intervient à plusieurs niveaux. D'une part, il peut avoir un effet sur les tendances à long terme, impliquant des

changements de productivité, souvent positifs (Boisvenue and Running, 2006; Socha et al., 2021; Spiecker et al., 1996), mais aussi négatifs par exemple en station limitée en eau (Charru et al., 2017). Mais le changement climatique implique aussi des périodes de sécheresse, pouvant mettre en péril les peuplements. Les épisodes récents de sécheresse estivale en France ont marqué les esprits, mais aussi les forêts. On peut ainsi avoir des tendances à long terme positives sur la croissance, mais également des surmortalités liées aux sécheresses. Enfin, le changement climatique peut également engendrer des épisodes de tempête accrus (Patacca et al., 2023). Je tâcherai d'aborder ces différentes phases de l'influence du changement climatique sur la dynamique forestière. Ces aspects seront abordés après l'élargissement des modèles à d'autres espèces et d'autres structures forestières. Ils se feront en fonction des possibilités de collaborations ou de financement.

1.3.1. Effets tendanciels du changement climatique sur la croissance

Pour évaluer les effets tendanciels du changement climatique sur la croissance, je pourrai adopter la même démarche que celle que j'ai déjà publiée pour le chêne sessile et le pin sylvestre en forêt d'Orléans (Vallet and Perot, 2018), mais en l'étendant à d'autres essences et d'autres zones géographiques. Il s'agit d'utiliser des données rétrospectives (carottage d'arbres) et d'analyser la réponse des cernes à l'influence des fluctuations passées du climat. Il est également possible d'utiliser la méthode développée par Matthieu Combaud dans sa thèse en utilisant les données de l'IFN (cf. section 1.7.2), mais en focalisant sur la croissance radiale. Ce travail, qui pourrait mobiliser des données existantes et demander l'acquisition de nouvelles données, pourrait donner lieu à un sujet de thèse.

1.3.2. Sécheresse et mortalité

Pour évaluer l'impact de la sécheresse sur la mortalité en forêt, plusieurs possibilités existent. On peut utiliser une approche écophysiological, par exemple avec le modèle Sureau (Martin-StPaul et al., 2017), qui permet d'évaluer le risque de défaillance hydraulique causée par la cavitation et le dessèchement. C'est l'approche adoptée dans le projet ANR FISSA démarré en 2022, porté par Xavier Morin, dont je suivrai attentivement les avancées. Une autre approche, plus empirique, est désormais possible grâce à nouveau aux nombreuses données de l'IFN, et notamment aux retours sur point 5 ans après la mesure principale, ainsi qu'aux mesures de mortalité de branche. Avec ces données, nous devrions pouvoir caractériser l'effet des sécheresses récentes sur la mortalité. En particulier, les épisodes particulièrement chauds et secs des années 2018 à 2020 et 2022 fourniront des informations exploitables. Il s'agit d'un travail que nous avons prévu d'aborder avec les collègues du Centre de Nogent-sur-Vernisson.

1.3.3. Réaction aux perturbations

Enfin, avec les changements globaux, nous pouvons nous attendre à une augmentation en fréquence et en intensité des événements extrêmes (tempêtes, sécheresses, attaques de pathogènes etc.). Une autre voie sera l'étude de la résistance des peuplements à ces différents aléas. Les données de retour sur point de l'Inventaire forestier national pourront à nouveau être mobilisées pour analyser le lien entre gestion sylvicole et résistance aux perturbations. L'amplitude temporelle de ces données reste toutefois trop réduite à l'heure actuelle pour l'envisager à court terme. Il s'agira d'un travail plus lointain, mais qui pourrait également mobiliser d'autres types de données, comme les données de télédétection qui pourraient permettre d'identifier les perturbations grâce aux scans successifs sur les mêmes zones (Grabska et al., 2020).

2. Simulateur et simulations

2.1. Elargissement de la couverture du simulateur Salem

La forêt française est caractérisée par une forte diversité de structures, d'essences, de climats. Peu de simulateurs sont en mesure de simuler avec une bonne précision l'ensemble de ces situations. Le modèle de macro-dynamique Margot (Audinot et al., 2022; Wernsdörfer et al., 2012), est sans doute le seul en France à pouvoir simuler la quasi-totalité de cette diversité.

L'objectif de cette partie sera de profiter des travaux sur la modélisation de la dynamique de différentes structures forestières et d'une plus grande variété de compositions pour élargir la couverture du simulateur Salem. Je tâcherai de tendre vers l'exhaustivité des situations forestières couvertes par le simulateur. Je mettrai en priorité l'implémentation des modèles sur les différentes structures et les différentes compositions, avant l'implémentation des effets du changement climatique. J'apporterai également un soin à la validation du modèle, afin de renseigner l'utilisateur sur la qualité des prédictions, et sur une possible caractérisation des incertitudes.

Enfin, le grain de simulation de Salem est la parcelle forestière, mais des méthodes de downscaling permettent de reconstruire des distributions d'arbres (voir section II.2). Un travail avec des simulateurs à des échelles plus fines, notamment le modèle Samsara, permettra d'améliorer ces modèles de distribution et cette étape de downscaling. En utilisant des plans d'expérimentation virtuelle structurés sur la sylviculture avec Samsara, il sera possible d'élaborer des méta-modèles de distributions d'arbres simulés par Samsara afin de les utiliser dans les phases de downscaling de Salem. Ainsi, contrairement à la méthode actuelle, la reconstruction des arbres prendra en compte l'historique du peuplement.

2.2. Simulations pour les acteurs

Une de mes volontés est que Salem soit utilisable et utilisé. Je garderai le type de licence actuelle du modèle (LGPL) pour faciliter sa diffusion, et actualiserai les fichiers d'aide nécessaires à l'utilisation. Une version stabilisée et pérenne (Salem 2.0) est déjà en ligne et téléchargeable sur un dépôt de données (Vallet et al., 2021). Je procéderai de la même manière pour les versions stabilisées ultérieures. Je poursuivrai la collaboration avec les collègues gestionnaires, notamment le pôle RDI de l'ONF de Dôle, pour faciliter l'appropriation du modèle et bénéficier du retour des utilisateurs pour en améliorer l'ergonomie.

Comme exposé dans la section II.4, j'ai aussi eu l'occasion de travailler avec OpenForêt. Il s'agit d'une petite entreprise dont le produit principal à l'heure actuelle est « OFTerritoire », un outil fournissant des informations spatialisées sur les parcelles forestières à partir d'analyses d'images aériennes. Les utilisateurs peuvent être par exemple des communes ou des communautés de communes souhaitant connaître l'état de leurs forêts en matière d'essences, de volume, ou d'autres indicateurs. OpenForêt souhaite enrichir ces indicateurs avec l'évolution des volumes et des stocks de carbone des parcelles à un horizon de 30 ans en fonction de différents choix sylvicoles, dans le cadre des PCAET (Plan Climat-Air-Energie Territorial). Les modèles de dynamique forestière que j'ai développés sont pertinents pour ce type d'application. Une prestation en cours avec OpenForêt consiste à développer les méthodes de couplage de mes modèles de dynamique forestière avec leurs outils cartographiques, afin de réaliser ces prédictions d'évolution de volume et de stockage de carbone sur les parcelles forestières. Je poursuivrai ce type de partenariat, qui permet d'avoir une autre forme de transfert de nos résultats de recherche vers la sphère socio-économique. Il est à noter que travailler avec une PME nécessite de s'adapter aux exigences des entreprises, qui diffèrent sensiblement de celles de la recherche. Dans notre métier de chercheur, nous visons à la fois l'exactitude (ou la quantification des incertitudes), la reproductibilité, et aller toujours plus avant dans l'explication et la connaissance des phénomènes

observés. Les entreprises ont en premier lieu le souci de l'efficacité ou de la rentabilité, en particulier les PME qui n'ont pas nécessairement d'importantes surfaces financières. Il faut alors être en mesure de fournir des résultats réellement utilisables en pratique.

Les ministères (MASA, MTE) ou les agences publiques comme l'ADEME sont également des utilisateurs potentiels des outils de simulation tels que Salem. En général, avec ces partenaires l'utilisation des modèles passe par le biais de projets financés. J'ai eu l'occasion de participer ou de coordonner plusieurs projets de ce type, comme par exemple les projets décrits dans la figure 23. Je poursuivrai ce type de projets qui est l'occasion de combiner à la fois les avancées scientifiques et l'utilisation des modèles pour répondre à des questions sociétales. Une opportunité récente s'est manifestée : un des services de l'ADEME souhaite réaliser une étude sur l'impact du bois énergie domestique et pourrait utiliser Salem pour simuler l'évolution des forêts. Ce serait l'occasion d'enrichir Salem et de le diffuser. Un projet de thèse pourrait être une option à envisager.

Enfin, j'ai également un autre objectif de diffusion du modèle, mais à long terme et de nature assez hypothétique. Une fois le simulateur suffisamment complet et validé, je trouverais intéressant d'en faire un outil avec une diffusion large via un site web dédié. Une interface simple pourrait permettre de choisir un ensemble d'éléments tels que l'essence, le lieu, des paramètres dendrométriques simplifiés, des propositions de scénarios sylvicoles, pour que n'importe quel utilisateur puisse avoir une évaluation de l'évolution de la forêt qui l'intéresse. Un tel outil pourrait par exemple servir de standard pour l'évaluation de projets incluant le stockage de carbone, la production de bois pour différents usages, etc, comme les projets du Label Bas Carbone. Par ailleurs, avec le développement rapide des outils de télédétection, et l'expérience que nous avons déjà acquise sur le couplage entre ce type de données et les simulateurs, on peut également imaginer un outil spatialisé, qui donne l'évolution d'indicateurs forestiers pour une zone sélectionnée par l'utilisateur.

2.3. Simulations pour la recherche

L'expérimentation virtuelle est une technique pertinente pour tester différentes hypothèses de gestion, pour pallier les difficultés du temps long en forêt. Les simulations que je réaliserai pour aborder des questions de recherche peuvent être classées en deux parties : d'une part les approches à l'échelle de la parcelle forestière, et d'autre part, les approches à l'échelle du massif forestier, voire plus large.

Peu de projets sont en prévision à relativement court terme pour cette partie, raison pour laquelle je la détaille moins que la partie sur l'étude de la dynamique forestière qui sera ma priorité pour le court terme. Je présente néanmoins ici les idées générales que je souhaite développer, et qui sont prêtes à démarrer si des opportunités se présentent.

2.3.1. Echelle de la parcelle forestière

Il y a une volonté actuelle de nombreux chercheurs de mettre en commun leurs modèles pour réaliser des ensembles de simulations et confronter les résultats, afin de gagner collectivement en richesse dans les modèles. Cette volonté pourrait se traduire par des projets communs notamment dans le cadre du PEPR FORESTT. Bien inséré dans cette communauté, je pourrai participer à ces projets.

L'échelle de la parcelle est celle à laquelle la sylviculture est pratiquée. Des plans de simulation adaptés permettent d'étudier les compromis ou synergies entre différents aspects de la forêt. Par exemple, le compromis entre la production de bois pour divers usages (bois d'œuvre, trituration, bois énergie), et la préservation de la biodiversité peut être étudié à cette échelle. C'est un sujet important pour la forêt que nous avons déjà abordé lors du projet FORGECO.

De la même manière, il est possible d'étudier le compromis entre adaptation et atténuation du changement climatique à l'aide des simulations. C'était l'objectif principal du projet SATAN (bien qu'à l'échelle du massif pour ce projet). Les évolutions attendues du modèle permettront d'examiner ce compromis pour différentes structures forestières, et pour une gamme élargie d'essences et de composition d'essences.

Enfin, on peut utiliser les simulations pour étudier des relations comme le lien entre la diversité et la productivité. Nous avons déjà réalisé ce travail avec Xavier Morin avec un ensemble de plus de 7 millions de simulations avec le modèle ForCEEPS. Des approches similaires avec une version enrichie de Salem pourraient apporter un éclairage avec un modèle de nature différente.

Comme pour le point précédent, l'ajout dans les modèles de composantes climatiques, à la fois sur l'effet tendanciel et sur les mortalités ponctuelles liées aux aléas de type sécheresse ou autres perturbations, donneront la possibilité de simuler leur influence pour le futur. La question pertinente sera alors de tester l'influence des modes de gestion (futaie régulière, irrégulière, taillis), ou de la sylviculture (intensité, diamètres objectifs), sur la réaction des forêts au climat.

Néanmoins, l'étude du climat arrivant en deuxième priorité dans l'évolution des modèles, ce point sera abordé à relativement long terme.

2.3.2. Echelle du massif forestier

La figure 1 présentée en introduction illustre la place intermédiaire qu'occupent les modèles de dynamique dont le grain de simulation est la parcelle forestière. C'est un atout majeur du simulateur Salem : leur simplicité leur permet d'être très rapide en simulation, ce qui permet de réaliser un grand nombre de simulation simultanément, comme l'ensemble d'un massif forestier. Dans le projet I-Maestro, les plus de 800 000 pixels du massif des Bauges étaient simulés ensemble. Par ailleurs, les variations environnementales du massif sont partie intégrante des équations de croissance.

2.3.2.1. Stratégies d'aménagement

Je poursuivrai les simulations à l'échelle du massif pour étudier l'influence des choix de gestion sur la fourniture des services écosystémiques. Ce travail a déjà été abordé au travers de plusieurs projets, mais à nouveau l'enrichissement de Salem notamment avec les différents modes de gestion permettra de gagner en qualité des prédictions à l'échelle du massif. Parmi les questions abordées, nous pourrons notamment poursuivre les investigations sur l'influence des stratégies sylvicoles sur la résilience des fonctions de production avec les perturbations, notamment les tempêtes. Le projet I-Maestro est officiellement terminé depuis le début de l'année 2023, plusieurs articles scientifiques valorisant les résultats du projet sont encore à réaliser.

Par ailleurs, cette collaboration était intéressante et fructueuse, et je compte la poursuivre. Avec les collègues du Postdam Institute for Climate, nous avons également commencé à réaliser des simulations à des échelles nationales (Allemagne et France), qui sont à poursuivre.

2.3.2.2. Approches pluridisciplinaires

Enfin, un de mes projets sera également de mettre mes simulateurs au service d'utilisations pluridisciplinaires, notamment en ce qui concerne les approches à l'échelle des massifs forestiers. C'est une démarche déjà initiée lors des projets SATAN et PROTEST. Dans ces approches, le simulateur permet de fournir une prédiction de ce que pourraient devenir les espaces forestiers en fonction des choix des acteurs (développement de la bioéconomie, préservation de la biodiversité, développement des activités récréatives, etc.).

Par exemple, dans le sujet de thèse de Matthieu Combaud mentionné plus haut sur le choix des mélanges d'essences pour l'avenir, nous nous concentrerons sur les potentialités écologiques (adéquation des espèces en mélanges dans un environnement changeant). Or, pour que de nouveaux choix d'espèces soient réellement installés, l'adéquation écologique n'est pas suffisante : il est également nécessaire d'assurer la rentabilité économique, et que la perception sociale de ces changements les autorise. Je souhaiterais à moyen terme développer ce type d'approche pluridisciplinaire, en m'associant avec des collègues ayant les compétences que je n'ai pas en économie et sociologie. Le LESSEM est une unité fortement pluridisciplinaire, avec des collègues économistes, sociologues, et écologues. Par exemple, Mihai Tivadar, qui prépare également son HDR pour ce printemps 2023, mène des recherches sur le comportement des propriétaires forestiers, et sur leur propension à réaliser ou non les coupes dans leurs forêts. Il sera très intéressant de coupler nos travaux pour améliorer nos approches d'écologie prédictive.

3. Bilan synthétique du projet

Le tableau 5 ci-dessous synthétise les différents projets que je souhaite mener, classés par grands types. Ils portent sur l'étude de la dynamique des peuplements forestiers, sur le développement de simulateurs pour la recherche, enfin sur le transfert des simulateurs comme outil d'aide à la décision. Ils sont déclinés en plusieurs actions que je détaille dans ce chapitre. Certaines ont déjà commencé, ou sont juste en démarrage (comme le projet MELBAC par exemple).

Il s'agit d'un programme assez ambitieux, et toutes les actions listées ne pourront être menées dans le temps indiqué. Le fonctionnement actuel de la recherche, essentiellement par projet, nécessite de saisir les opportunités, à la fois de financement et de collaboration. De plus, la prise de conscience sociétale des effets du changement climatique suite aux sécheresses estivales et hivernales récentes met au premier plan les questions d'adaptation des forêts aux sécheresses, de régénération et de résilience, ou bien de choix des essences dans les climats futurs, et un nombre important d'opportunités de financement existent à l'heure actuelle. L'exemple le plus récent est le démarrage du PEPR FORESTT, un programme doté de près de 50 millions d'euros pour les 7 ou 8 années à venir. Cette liste d'actions doit être vue comme un ensemble de possibilités, que je serai prêt à déclencher en fonction des opportunités de collaboration et de financement.

Toutefois, parmi ces actions, ma priorité sera le développement des modèles pour d'autres essences et d'autres structures forestières pour enrichir le simulateur. En pratique, les appels à projets que je peux cibler sont souvent ceux pour lesquels les simulations permettent de répondre à une question environnementale ou sociétale (stockage de carbone, production de bois, etc.). Il s'agit ainsi d'une possibilité d'avoir simultanément des questions scientifiques théoriques et appliquées.

Tableau 5 : Vue d'ensemble des questions de recherche de mon projet, avec essai de proposition d'échéancier et des collaborations possibles ou déjà en construction.

Type d'action	Action	Echéance			Projet en cours	Moyens identifiés pour y parvenir
		Court terme (1-3 ans)	Moyen terme (3-5 ans)	Long terme (5-10 ans)		
Etude de la dynamique des peuplements forestiers	Changement climatique et choix des essences futures	•			✓	Thèse M. Combaud (2021-2024)
	Peuplements purs et mélangés (nouvelles espèces et compositions)	•			✓	Projet MELBAC (2023-2024)
	Modes de gestion (peuplements irréguliers notamment)	•	•	•		Thèse à prévoir
	Modélisation de la mortalité	•	•			Collaboration EFNO, IGN
	Diversité des espèces : modèles de peuplements à espèces multiples	•	•			Travail en propre
	Changement climatique sur la croissance		•	•		Thèse à prévoir
	Etude de la régénération		•			Travail en propre
	Etude du recrutement		•			Travail en propre
	Réaction aux perturbations		•			Collaboration EFI, PIK
Simulateurs pour la recherche	Diversité des espèces : étude de la diversité par simulation	•			✓	Collaboration CEFE
	Simulations à l'échelle de massifs forestiers et à l'échelle nationale	•	•		✓	Collaboration PIK
	Utilisation des simulateurs pour des approches pluridisciplinaires		•	•		Collaboration à construire
Simulateurs comme outils d'aide à la décision pour les acteurs	Simulateur à l'échelle de la parcelle forestière pour les gestionnaires forestiers	•	•	•	✓	Collaboration ONF
	Transfert du simulateur pour les collectivités	•			✓	Partenariat Entreprise OpenForêt
	Interface web pour les acteurs de la puissance publique			•		Projet à construire

V. REFERENCES

- Ádám, R., Ódor, P., Bölöni, J., 2013. The effects of stand characteristics on the understory vegetation in *Quercus petraea* and *Q. cerris* dominated forests. *Community Ecol.* 14, 101–109. <https://doi.org/10.1556/comec.14.2013.1.11>
- Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans. Autom. Control* 19, 716–723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Ali, A., 2019. Forest stand structure and functioning: Current knowledge and future challenges. *Ecol. Indic.* 98, 665–677. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.11.017>
- Annighöfer, P., Beckschäfer, P., Vor, T., Ammer, C., 2015. Regeneration Patterns of European Oak Species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) in Dependence of Environment and Neighborhood. *PLOS ONE* 10, e0134935. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134935>
- Assmann, E., 1970. *The Principles of Forest Yield Study: Studies in the Organic Production, Structure, Increment and Yield of Forest Stands.* Pergamon Press, Oxford.
- Audinot, T., Wernsdörfer, H., Le Moguédec, G., Bontemps, J.-D., 2022. Modeling and propagating inventory-based sampling uncertainty in the large-scale forest demographic model “MARGOT.” *Nat. Resour. Model.* 35. <https://doi.org/10.1111/nrm.12352>
- Aussenac, R., Monnet, J., Klopčič, M., Hawryło, P., Socha, J., Mahnken, M., Gutsch, M., Cordonnier, T., Vallet, P., 2023. Diameter, height and species of 42 million trees in three European landscapes generated from field data and airborne laser scanning data [version 1; peer review: awaiting peer review]. *Open Res. Eur.* 3. <https://doi.org/10.12688/openreseurope.15373.1>
- Aussenac, R., Pérot, T., Fortin, M., de Coligny, F., Monnet, J.-M., Vallet, P., 2021. The Salem simulator version 2.0: A tool for predicting the productivity of pure and mixed forest stands and simulating management operations [version 2; peer review: 2 approved]. *Open Res. Eur.* 1. <https://doi.org/10.12688/openreseurope.13671.2>
- Barrere, J., Reineking, B., Cordonnier, T., Kulha, N., Honkaniemi, J., Peltoniemi, M., Korhonen, K.T., Ruiz-Benito, P., Zavala, M.A., Kunstler, G., 2023. Functional traits and climate drive interspecific differences in disturbance-induced tree mortality. *Glob. Change Biol.* n/a. <https://doi.org/10.1111/gcb.16630>
- Bello, J., Hasselquist, N.J., Vallet, P., Kahmen, A., Perot, T., Korboulewsky, N., 2019a. Complementary water uptake depth of *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in mixed stands during an extreme drought. *Plant Soil* 437, 93–115. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03951-z>
- Bello, J., Vallet, P., Perot, T., Balandier, P., Seigner, V., Perret, S., Couteau, C., Korboulewsky, N., 2019b. How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events? *For. Ecol. Manag.* 432, 436–445. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.044>
- Bertness, M.D., Callaway, R., 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9, 191–193. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90088-4](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90088-4)
- Boisvenue, C., Running, S.W., 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Glob. Change Biol.* 12, 862–882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01134.x>
- Bontemps, J.-D., Bouriaud, O., 2014. Predictive approaches to forest site productivity: recent trends, challenges and future perspectives. *For. Int. J. For. Res.* 87, 109–128. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpt034>
- Borderieux, J., Paillet, Y., Dalmaso, M., Mârell, A., Perot, T., Vallet, P., 2021. The presence of shade-intolerant conifers facilitates the regeneration of *Quercus petraea* in mixed stands. *For. Ecol. Manag.* 491, 119189. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119189>
- 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, e0151852. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151852>

- Bouvet, A., Deleuze, C., 2013. Taux d'écorce pour les principales essences forestières françaises. *Rendez-Vous Tech. RDVT*, 60–67.
- Box, G.E.P., 1979. Robustness in the Strategy of Scientific Model Building, in: Launer, R.L., Wilkinson, G.N. (Eds.), *Robustness in Statistics*. Academic Press, pp. 201–236. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-438150-6.50018-2>
- Brandl, S., Mette, T., Falk, W., Vallet, P., Rötzer, T., Pretzsch, H., 2018. Static site indices from different national forest inventories: harmonization and prediction from site conditions. *Ann. For. Sci.* 75, 1–17. <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0737-3>
- Brown, A.H.F., 1992. Functioning of mixed-species stands at Gisburn, NW England. *Ecol. Mix.-Species Stands Trees* 125–150.
- Canellas, C., Gibelin, A.-L., Lassègues, P., Kerdoncuff, M., Dandin, P., Simon, P., 2014. Les normales climatiques spatialisées Aurelhy 1981-2010 : températures et précipitations. *La Météorologie* 85, 47–55. <https://doi.org/10.4267/2042/53750>
- Canham, C.D., Papaik, M.J., Latty, E.F., 2001. Interspecific variation in susceptibility to windthrow as a function of tree size and storm severity for northern temperate tree species. *Can. J. For. Res.* 31, 1–10. <https://doi.org/10.1139/x00-124>
- Charru, M., Seynave, I., Hervé, J.-C., Bertrand, R., Bontemps, J.-D., 2017. Recent growth changes in Western European forests are driven by climate warming and structured across tree species climatic habitats. *Ann. For. Sci.* 74, 33. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0626-1>
- Condés, S., Río, M., Sterba, H., 2013. Mixing effect on volume growth of *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* is modulated by stand density. *For. Ecol. Manag.* 292, 86–95. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.013>
- Condés, S., Sterba, H., Aguirre, A., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Coll, L., Pach, M., Pretzsch, H., Vallet, P., Del Río, M., 2018. Estimation and Uncertainty of the Mixing Effects on Scots Pine—European Beech Productivity from National Forest Inventories Data. *Forests* 9, 518. <https://doi.org/10.3390/f9090518>
- Condés, S., Vallet, P., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., Coll, L., Ducey, M.J., Pach, M., Pretzsch, H., Sterba, H., Vayreda, J., del Río, M., 2017. Climate influences on the maximum size-density relationship in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands. *For. Ecol. Manag.* 385, 295–307. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.059>
- Cordonnier, T., 2019. L'hétérogénéité structurale forestière est-elle une voie possible pour l'intensification écologique ? (Mémoire d'Habilitation à Diriger les Recherches). Université Grenoble Alpes.
- Cordonnier, T., Kunstler, G., 2015. The Gini index brings asymmetric competition to light. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 17, 107–115. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.01.001>
- Cordonnier, T., Smadi, C., Kunstler, G., Courbaud, B., 2019. Asymmetric competition, ontogenetic growth and size inequality drive the difference in productivity between two-strata and one-stratum forest stands. *Theor. Popul. Biol.* 130, 83–93. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2019.07.001>
- Courbaud, B., Lafond, V., Lagarrigues, G., Vieilledent, G., Cordonnier, T., Jabot, F., de Coligny, F., 2015. Applying ecological model evaluation: Lessons learned with the forest dynamics model Samsara2. *Ecol. Model.* 314, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.039>
- Courbaud, B., Larrieu, L., Kozak, D., Kraus, D., Lachat, T., Ladet, S., Müller, J., Paillet, Y., Sagheb-Talebi, K., Schuck, A., Stillhard, J., Svoboda, M., Zudin, S., 2022. Factors influencing the rate of formation of tree-related microhabitats and implications for biodiversity conservation and forest management. *J. Appl. Ecol.* 59, 492–503. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14068>
- Dalmaso, M., Derrière, N., Wurpillot, S., 2014. Les données de l'Inventaire Forestier : état des lieux et évolution. *L'IF* 34, 17p.
- Deleuze, C., Morneau, F., Renaud, J.P., Vivien, Y., Rivoire, M., Santenoise, P., Longuetaud, F., Mothe, F., Hervé, J.C., Vallet, P., 2014. Estimer le volume total d'un arbre, quelles que soient l'essence, la taille, la sylviculture, la station. *Rendez-Vous Tech. ONF* 44, 22–32.

- Deleuze, C., Pain, O., Dhôte, J.-F., Hervé, J.-C., 2004. A flexible radial increment model for individual trees in pure even-aged stands. *Ann. For. Sci.* 61, 327–335. <https://doi.org/10.1051/forest:2004026>
- Devers, A., Vidal, J.-P., Lauvernet, C., Vannier, O., 2021. FYRE Climate: a high-resolution reanalysis of daily precipitation and temperature in France from 1871 to 2012. *Clim. Past* 17, 1857–1879. <https://doi.org/10.5194/cp-17-1857-2021>
- Dhôte, J.-F., 1999. Compétition entre classes sociales chez le Chêne sessile et le Hêtre. *Rev. For. Fr.* 309. <https://doi.org/10.4267/2042/5439>
- Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C., de Coligny, F., 2012. Copsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Ann. For. Sci.* 69, 221–233. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0140-9>
- Dumé, G., Lucas, S., Derrière, N., 2011. Une nouvelle partition écologique et forestière du territoire métropolitain: les sylvoécórégions (SER). *L'IF.* 26, 1–8.
- Dunne, J.A., Saleska, S.R., Fischer, M.L., Harte, J., 2004. Integrating Experimental and Gradient Methods in Ecological Climate Change Research. *Ecology* 85, 904–916. <https://doi.org/10.1890/03-8003>
- Durand, Y., Brun, E., Merindol, L., Guyomarc'h, G., Lesaffre, B., Martin, E., 1993. A meteorological estimation of relevant parameters for snow models. *Ann. Glaciol.* 18, 65–71. <https://doi.org/10.3189/S0260305500011277>
- Elfving, B., Kiviste, A., 1997. Construction of site index equations for *Pinus sylvestris* L. using permanent plot data in Sweden. *For. Ecol. Manag.* 98, 125–134. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00077-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00077-7)
- Elmendorf, S.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Fosaa, A.M., Gould, W.A., Hermanutz, L., Hofgaard, A., Jónsdóttir, I.S., Jorgenson, J.C., Lévesque, E., Magnusson, B., Molau, U., Myers-Smith, I.H., Oberbauer, S.F., Rixen, C., Tweedie, C.E., Walker, M.D., 2015. Experiment, monitoring, and gradient methods used to infer climate change effects on plant communities yield consistent patterns. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 448–452. <https://doi.org/10.1073/pnas.1410088112>
- Fabrika, M., Ďurský, J., 2005. Algorithms and software solution of thinning models for SIBYLA growth simulator. *J. For. Sci.* 51, 431–445. <https://doi.org/10.17221/4577-JFS>
- Fontes, L., Bontemps, J.D., Bugmann, H., Oijen, M. van, Gracia, C., Kramer, K., Lindner, M., Rötzer, T., Skovsgaard, J.P., 2010. Models for supporting forest management in a changing environment. *For. Syst.* 19, 8–29.
- Forrester, D.I., Bauhus, J., 2016. A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. *Curr. For. Rep.* 2, 45–61. <https://doi.org/10.1007/s40725-016-0031-2>
- Forrester, D.I., Kohnle, U., Albrecht, A.T., Bauhus, J., 2013. Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *For. Ecol. Manag.* 304, 233–242. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.038>
- Fournier, S., Sardin, T., Dreyfus, P., Francois, D., Mandret, X., Simeoni, M., Renaud, J.-P., Akroume, E., Bouvet, A., Berthelot, A., Wernsdörfer, H., Riviere, M., Sainte-Marie, J., Breteau-Amores, S., De Coligny, F., Deleuze, C., 2022. Dendrometric data from the silvicultural scenarios developed by Office National des Forêts (ONF) in France: a tool for applied research and carbon storage estimates. *Ann. For. Sci.* 79, 48. <https://doi.org/10.1186/s13595-022-01171-7>
- Gauquelin, X., Courbaud, B., 2006. Guide des sylvicultures de montagne. Grenoble Cemagref.
- Gauquelin, X., Courbaud, B., Fay, J., Berger, F., Mermin, E., 2008. Conduite de peuplements mélangés en forêts de montagne : exemple d'une collaboration chercheurs-gestionnaires. *Rev. For. Fr.* 60, 207. <https://doi.org/10.4267/2042/18144>
- Gégout, J.-C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B., 2005. EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *J. Veg. Sci.* 16, 257–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02363.x>
- Grabska, E., Hawryło, P., Socha, J., 2020. Continuous Detection of Small-Scale Changes in Scots Pine Dominated Stands Using Dense Sentinel-2 Time Series. *Remote Sens.* 12, 1298. <https://doi.org/10.3390/rs12081298>

- Grime, J.P., 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *Am. Nat.* 111, 1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Guillemot, J., Delpierre, N., Vallet, P., François, C., Martin-StPaul, N.K., Soudani, K., Nicolas, M., Badeau, V., Dufrêne, E., 2014. Assessing the effects of management on forest growth across France: insights from a new functional–structural model. *Ann. Bot.* 114, 779–793. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu059>
- Guyennon, A., Reineking, B., Salguero-Gomez, R., Dahlgren, J., Lehtonen, A., Ratcliffe, S., Ruiz-Benito, P., Zavala, M.A., Kunstler, G., 2023. Beyond mean fitness: Demographic stochasticity and resilience matter at tree species climatic edges. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 32, 573–585. <https://doi.org/10.1111/geb.13640>
- Jactel, H., Brockerhoff, E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecol. Lett.* 10, 835–848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x>
- Jactel, H., Gritti, E.S., Drössler, L., Forrester, D.I., Mason, W.L., Morin, X., Pretzsch, H., Castagneyrol, B., 2018. Positive biodiversity–productivity relationships in forests: climate matters. *Biol. Lett.* 14, 20170747. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0747>
- Jolliffe, P.A., 2000. The replacement series. *J. Ecol.* 88, 371–385. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00470.x>
- Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., Dănilă, I., Duduman, G., Valladares, F., Coomes, D.A., 2014. Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity–productivity relationships in Iberian forests. *J. Ecol.* 102, 1202–1213. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12276>
- Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B., Mosandl, R., 2008. Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *Eur. J. For. Res.* 127, 89–101. <https://doi.org/10.1007/s10342-007-0186-2>
- Korboulewsky, N., Perot, T., Balandier, P., Ballon, P., Barrier, R., Boscardin, Y., Richard, E.D., Dumas, Y., Ginisty, C., Gosselin, M., 2015. OPTMix - Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mélangée. *Rendez-Vous Tech. ONF* 60.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Coomes, D.A., 2011. Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *J. Ecol.* 99, 300–312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01751.x>
- Le Moguédec, G., Dhôte, J.-F., 2012. Fagacées: a tree-centered growth and yield model for sessile oak (*Quercus petraea* L.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. For. Sci.* 69, 257–269. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0157-0>
- Liang, J., Crowther, T.W., Picard, N., Wisser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.-D., McGuire, A.D., Bozzato, F., Pretzsch, H., de-Miguel, S., Paquette, A., Hérault, B., Scherer-Lorenzen, M., Barrett, C.B., Glick, H.B., Hengeveld, G.M., Nabuurs, G.-J., Pfautsch, S., Viana, H., Vibrans, A.C., Ammer, C., Schall, P., Verbyla, D., Tchebakova, N., Fischer, M., Watson, J.V., Chen, H.Y.H., Lei, X., Schelhaas, M.-J., Lu, H., Gianelle, D., Parfenova, E.I., Salas, C., Lee, E., Lee, B., Kim, H.S., Bruelheide, H., Coomes, D.A., Piotto, D., Sunderland, T., Schmid, B., Gourlet-Fleury, S., Sonké, B., Tavani, R., Zhu, J., Brandl, S., Vayreda, J., Kitahara, F., Searle, E.B., Neldner, V.J., Ngugi, M.R., Baraloto, C., Frizzera, L., Bałazy, R., Oleksyn, J., Zawila-Niedzwiecki, T., Bouriaud, O., Bussotti, F., Finér, L., Jaroszewicz, B., Jucker, T., Valladares, F., Jagodzinski, A.M., Peri, P.L., Gonmadje, C., Marthy, W., O'Brien, T., Martin, E.H., Marshall, A.R., Rovero, F., Bitariho, R., Niklaus, P.A., Alvarez-Loayza, P., Chamuya, N., Valencia, R., Mortier, F., Wortel, V., Engone-Obiang, N.L., Ferreira, L.V., Odeke, D.E., Vasquez, R.M., Lewis, S.L., Reich, P.B., 2016. Positive biodiversity–productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354, aaf8957. <https://doi.org/10.1126/science.aaf8957>
- Ligot, G., Ametegui, A., Courbaud, B., Coll, L., Kneeshaw, D., 2016. Tree light capture and spatial variability of understory light increase with species mixing and tree size heterogeneity. *Can. J. For. Res.* 46, 968–977. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0061>

- Ligot, G., Balandier, P., Fayolle, A., Lejeune, P., Claessens, H., 2013. Height competition between *Quercus petraea* and *Fagus sylvatica* natural regeneration in mixed and uneven-aged stands. *For. Ecol. Manag.* 304, 391–398. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.050>
- Loreau, M., 1998. Separating Sampling and Other Effects in Biodiversity Experiments. *Oikos* 82, 600–602. <https://doi.org/10.2307/3546381>
- Mahnken, M., Cailleret, M., Collalti, A., Trotta, C., Biondo, C., D’Andrea, E., Dalmonech, D., Marano, G., Mäkelä, A., Minunno, F., Peltoniemi, M., Trotsiuk, V., Nadal-Sala, D., Sabaté, S., Vallet, P., Aussenac, R., Cameron, D.R., Bohn, F.J., Grote, R., Augustynczyk, A.L.D., Yousefpour, R., Huber, N., Bugmann, H., Merganičová, K., Merganic, J., Valent, P., Lasch-Born, P., Hartig, F., Vega del Valle, I.D., Volkholz, J., Gutsch, M., Matteucci, G., Krejza, J., Ibrom, A., Meesenburg, H., Rötzer, T., van der Maaten-Theunissen, M., van der Maaten, E., Reyer, C.P.O., 2022. Accuracy, realism and general applicability of European forest models. *Glob. Change Biol.* 28, 6921–6943. <https://doi.org/10.1111/gcb.16384>
- Martin-StPaul, N., Delzon, S., Cochard, H., 2017. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecol. Lett.* 20, 1437–1447. <https://doi.org/10.1111/ele.12851>
- Merlin, M., Perot, T., Perret, S., Korboulewsky, N., Vallet, P., 2015. Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *For. Ecol. Manag.* 339, 22–33. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.032>
- Messier, C., Parent, S., Bergeron, Y., 1998. Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *J. Veg. Sci.* 9, 511–520. <https://doi.org/10.2307/3237266>
- Mladenoff, D.J., 2004. LANDIS and forest landscape models. *Ecol. Model., Modelling disturbance and succession in forest landscapes using LANDIS* 180, 7–19. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.03.016>
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., Bugmann, H., 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecol. Lett.* 14, 1211–1219. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x>
- Morin, X., Toïgo, M., Fahse, L., Guillemot, J., Cailleret, M., Bertrand, R., de Coligny, F., Garcia-Valdés, R., Ratcliffe, S., Riotte-Lambert, L., Zavala, M.A., Vallet, P., Submitted. More species, more trees: an overlooked mechanism promoting forest productivity. *Submitt. PNAS*.
- Niinemets, Ü., Valladares, F., 2006. Tolerance to Shade, Drought, and Waterlogging of Temperate Northern Hemisphere Trees and Shrubs. *Ecol. Monogr.* 76, 521–547. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2006\)076\[0521:TTSDAW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2)
- Oudin, A., 1956. Dix ans d’activité de la Station de Recherches et Expériences forestières de l’École Nationale des Eaux et Forêts. *Ann. Ecole Natl. Eaux For. Stn. Rech. Exp. For.* 15, 169–338.
- Oudin, A., 1930. Vues d’ensemble sur l’organisation en France des recherches de sylviculture et d’économie forestière. *Les méthodes. Ann. Ecole Natl. Eaux For. Stn. Rech. Exp. For.* 3, 227.
- Paillet, Y., Debaive, N., Archaux, F., Cateau, E., Gilg, O., Guilbert, E., 2019. Nothing else matters? Tree diameter and living status have more effects than biogeoclimatic context on microhabitat number and occurrence: An analysis in French forest reserves. *PLOS ONE* 14, e0216500. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216500>
- Paquette, A., Messier, C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 170–180. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x>
- Patacca, M., Lindner, M., Lucas-Borja, M.E., Cordonnier, T., Fidej, G., Gardiner, B., Hauf, Y., Jasinevičius, G., Labonne, S., Linkevičius, E., Mahnken, M., Milanovic, S., Nabuurs, G.-J., Nagel, T.A., Nikinmaa, L., Panyatov, M., Bercak, R., Seidl, R., Ostrogović Sever, M.Z., Socha, J., Thom, D., Vuletic, D., Zudin, S., Schelhaas, M.-J., 2023. Significant increase in natural disturbance impacts on European forests since 1950. *Glob. Change Biol.* 29, 1359–1376. <https://doi.org/10.1111/gcb.16531>
- Perot, T., 2009. Quel est le niveau de détail pertinent pour modéliser la croissance d’une forêt mélangée? Comparaison d’une famille de modèles et application aux peuplements mélangés

- chêne sessile-pin sylvestre. Doctorat en Sciences agronomiques et forestières, Institut des Sciences et
- Perot, T., Goreaud, F., Ginisty, C., Dhôte, J.-F., 2010. A model bridging distance-dependent and distance-independent tree models to simulate the growth of mixed forests. *Ann. For. Sci.* 67, 502. <https://doi.org/10.1051/forest/2010004>
- Perot, T., Mårell, A., Korboulewsky, N., Seigner, V., Balandier, P., 2017. Modeling and predicting solar radiation transmittance in mixed forests at a within-stand scale from tree species basal area. *For. Ecol. Manag.* 390, 127–136. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.023>
- Perot, T., Picard, N., 2012. Mixture enhances productivity in a two-species forest: evidence from a modeling approach. *Ecol. Res.* 27, 83–94. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0873-9>
- Perot, T., Vallet, P., Archaux, F., 2013. Growth compensation in an oak–pine mixed forest following an outbreak of pine sawfly (*Diprion pini*). *For. Ecol. Manag.* 295, 155–161. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.016>
- Perrin, H., 1928. Les recherches forestières en France. *Ann. Ecole Natl. Eaux For. Stn. Rech. Exp. For.* 2, 137–154.
- Piedallu, C., Noémie, P., Ary, B., Lucie, D., Julien, F., 2018. Estimer le réservoir en eau des sols Quelles fonctions de pédotransfert le forestier doit-il utiliser ? -*Entrep* 242, 28–32.
- Pinheiro, J., Bates, D., 2006. *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer science & business media.
- Pinto, P.E., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., 2008. Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. *For. Ecol. Manag.* 255, 619–629. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.031>
- Piotto, D., 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *For. Ecol. Manag.* 255, 781–786. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.065>
- Porté, A., Bartelink, H.H., 2002. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecol. Model.* 150, 141–188. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00476-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00476-8)
- Pretzsch, H., 2022. Mixing degree, stand density, and water supply can increase the overyielding of mixed versus monospecific stands in Central Europe. *For. Ecol. Manag.* 503, 119741. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119741>
- Pretzsch, H., del Río, M., Ammer, Ch., Avdagic, A., Barbeito, I., Bielak, K., Brazaitis, G., Coll, L., Dirnberger, G., Drössler, L., Fabrika, M., Forrester, D.I., Godvod, K., Heym, M., Hurt, V., Kurylyak, V., Löf, M., Lombardi, F., Matović, B., Mohren, F., Motta, R., den Ouden, J., Pach, M., Ponette, Q., Schütze, G., Schweig, J., Skrzyszewski, J., Sramek, V., Sterba, H., Stojanović, D., Svoboda, M., Vanhellefont, M., Verheyen, K., Wellhausen, K., Zlatanov, T., Bravo-Oviedo, A., 2015. 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. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0900-4>
- Pretzsch, H., Forrester, D.I., Bauhus, J. (Eds.), 2017. *Mixed-Species Forests*. Springer, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-54553-9>
- Pretzsch, H., Grote, R., Reineking, B., Rötzer, Th., Seifert, St., 2008. Models for Forest Ecosystem Management: A European Perspective. *Ann. Bot.* 101, 1065–1087. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm246>
- Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J. Agric. Res.* 46, 627–638.
- Rennolls, K., 1978. “Top Height”; Its Definition and Estimation. *Commonw. For. Rev.* 57, 215–219.
- Reyer, C.P.O., Silveyra Gonzalez, R., Dolos, K., Hartig, F., Hauf, Y., Noack, M., Lasch-Born, P., Rötzer, T., Pretzsch, H., Meesenburg, H., Fleck, S., Wagner, M., Bolte, A., Sanders, T.G.M., Kolari, P., Mäkelä, A., Vesala, T., Mammarella, I., Pumpanen, J., Collalti, A., Trotta, C., Matteucci, G., D’Andrea, E., Foltýnová, L., Krejza, J., Ibrom, A., Pilegaard, K., Loustau, D., Bonnefond, J.-M., Berbigier, P., Picart, D., Lafont, S., Dietze, M., Cameron, D., Vieno, M., Tian, H., Palacios-Orueta, A., Cicuendez, V., Recuero, L., Wiese, K., Büchner, M., Lange, S., Volkholz, J., Kim, H., Horemans, J.A., Bohn, F., Steinkamp, J., Chikalanov, A., Weedon, G.P., Sheffield, J., Babst, F., Vega del Valle, I., Suckow, F., Martel, S., Mahnken, M., Gutsch, M., Frieler, K., 2020. The PROFOUND Database

- for evaluating vegetation models and simulating climate impacts on European forests. *Earth Syst. Sci. Data* 12, 1295–1320. <https://doi.org/10.5194/essd-12-1295-2020>
- Río, M.D., Sterba, H., 2009. Comparing volume growth in pure and mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*. *Ann. For. Sci.* 66, 502–502. <https://doi.org/10.1051/forest/2009035>
- Roitberg, E., Shoshany, M., 2017. Can spatial patterns along climatic gradients predict ecosystem responses to climate change? Experimenting with reaction-diffusion simulations. *PLOS ONE* 12, e0174942. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174942>
- Schumacher, S., Bugmann, H., Mladenoff, D.J., 2004. Improving the formulation of tree growth and succession in a spatially explicit landscape model. *Ecol. Model., Modelling disturbance and succession in forest landscapes using LANDIS* 180, 175–194. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.12.055>
- Sebald, J., Thrippleton, T., Rammer, W., Bugmann, H., Seidl, R., 2021. Mixing tree species at different spatial scales: The effect of alpha, beta and gamma diversity on disturbance impacts under climate change. *J. Appl. Ecol.* 58, 1749–1763. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13912>
- Socha, J., Solberg, S., Tymińska-Czabańska, L., Tompalski, P., Vallet, P., 2021. Height growth rate of Scots pine in Central Europe increased by 29% between 1900 and 2000 due to changes in site productivity. *For. Ecol. Manag.* 490, 119102. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119102>
- Spiecker, H., Mielikäinen, K., Köhl, M., Skovsgaard, J.P. (Eds.), 1996. *Growth Trends in European Forests: Studies from 12 Countries*. Springer, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-61178-0>
- Toïgo, M., Perot, T., Courbaud, B., Castagneyrol, B., Gégout, J.-C., Longuetaud, F., Jactel, H., Vallet, P., 2018. Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. *J. Ecol.* 106, 1073–1082. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12811>
- Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.-D., Piedallu, C., Courbaud, B., 2015a. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *J. Ecol.* 103, 502–512. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12353>
- Toïgo, M., Vallet, P., Tuilleras, V., Lebourgeois, F., Rozenberg, P., Perret, S., Courbaud, B., Perot, T., 2015b. Species mixture increases the effect of drought on tree ring density, but not on ring width, in *Quercus petraea*–*Pinus sylvestris* stands. *For. Ecol. Manag.* 345, 73–82. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.019>
- Trouvé, R., Bontemps, J.-D., Seynave, I., Collet, C., Lebourgeois, F., 2015. Stand density, tree social status and water stress influence allocation in height and diameter growth of *Quercus petraea* (Liebl.). *Tree Physiol.* 35, 1035–1046. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv067>
- Valade, A., Luysaert, S., Vallet, P., Njakou Djomo, S., Jesus Van Der Kellen, I., Bellassen, V., 2018. Carbon costs and benefits of France’s biomass energy production targets. *Carbon Balance Manag.* 13, 26. <https://doi.org/10.1186/s13021-018-0113-5>
- Vallet, P., 2005. Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction “puits de carbone” des peuplements forestiers. Modélisation et simulation à l’échelle de la parcelle (Phd Thesis). ENGREF (AgroParisTech).
- Vallet, P., Aussenac, R., Guyennon, A., Reineking, B., Monnet, J.-M., Courbaud, B., Beauchamp, N., Labonne, S., Cordonnier, T., 2023. I-MAESTRO : Complexité et Résilience des Forêts [WWW Document]. Libr. ADEME. URL <https://librairie.ademe.fr/produire-autrement/6221-i-maestro-complexite-et-resilience-des-forets.html> (accessed 4.25.23).
- Vallet, P., Dhôte, J.-F., Mogueédec, G.L., Ravart, M., Pignard, G., 2006. Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France. *For. Ecol. Manag.* 229, 98–110. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.03.013>
- Vallet, P., Fortin, M., de Coligny, F., Perot, T., Aussenac, R., Monnet, J.-M., 2021. Salem simulator 2.0. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5578340>
- Vallet, P., Meredieu, C., Seynave, I., Bélouard, T., Dhôte, J.-F., 2009. Species substitution for carbon storage: Sessile oak versus Corsican pine in France as a case study. *For. Ecol. Manag.* 257, 1314–1323. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.034>

- Vallet, P., Perot, T., 2018. Coupling transversal and longitudinal models to better predict *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* stand growth under climate change. *Agric. For. Meteorol.* 263, 258–266. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.08.021>
- Vallet, P., Pérot, T., 2016. Tree diversity effect on dominant height in temperate forest. *For. Ecol. Manag.* 381, 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.024>
- Vallet, P., Pérot, T., 2011. Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *J. Veg. Sci.* 22, 932–942. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01288.x>
- Vannière, B., 1984. Tables de production pour les forêts françaises. Ecole Nationale du Génie rurale, des Eaux et des Forêts de Nancy.
- Wernsdörfer, H., Colin, A., Bontemps, J.-D., Chevalier, H., Pignard, G., Cauria, S., Leban, J.-M., Hervé, J.-C., Fournier, M., 2012. Large-scale dynamics of a heterogeneous forest resource are driven jointly by geographically varying growth conditions, tree species composition and stand structure. *Ann. For. Sci.* 69, 829–844. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0196-1>
- Zeide, B., 1993. Analysis of Growth Equations. *For. Sci.* 39, 594–616. <https://doi.org/10.1093/forestscience/39.3.594>
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J. Ecol.* 100, 742–749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x>

VI. CURRICULUM VITAE

Patrick Vallet

INRAE, 2 rue de la papeterie
38 402 Saint-Martin d'Hères

Tél : 04 76 76 27 34

patrick.vallet@inrae.fr

47 ans, nationalité française, 2 enfants

Chargé de Recherche à INRAE

Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers mélangés
Simulations à l'échelle du territoire

FORMATION ET DIPLOMES

- 2002 – 2005 : **Thèse en Sciences Forestières** (ENGREF) à Nancy.
2001 – 2002 : **DEA de Biologie Forestière** (ENGREF) à Nancy.
1996 – 1999 : **Diplôme d'ingénieur** de l'Ecole Nationale Supérieure des Mines de Saint-Etienne.

PARCOURS PROFESSIONNEL

- Depuis 2017 : **Chargé de recherche** à INRAE, Centre de Grenoble. Modélisation de la dynamique forestière. Approches à l'échelle du territoire.
2007 – 2017 : **Chargé de Recherche** à Irstea, Centre de Nogent-sur-Vernisson, modélisation de croissance des peuplements hétérogènes, études de disponibilité en biomasse énergie.
2006 – 2007 : **Contractuel au Cemagref**, étude sur les disponibilités en biomasse pour la filière bois-énergie
2005 – 2006 : **Post doctorat INRA-ONF** dans l'équipe Ecologie Systématique Evolution à Orsay (CNRS, Université Paris XI). Thèmes : modélisation, sylviculture, carbone, minéralomasse.
2002 – 2005 : **Thèse de doctorat** à l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts (ENGREF) de Nancy intitulée « Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction "puits de carbone" des peuplements forestiers. Modélisation et simulation à l'échelle de la parcelle ». Direction Jean-François Dhôte

RESPONSABILITES

- Depuis 2020 : Elu au Conseil d'Unité du LESSEM
Depuis 2020 : Co-responsable du suivi des doctorants au LESSEM
Depuis 2021 : Président de l'Association du Personnel (ADAS-INRAE, section locale de Grenoble)

ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT

- 2004 à 2017 : Participation à différents masters II : BOPE (Orléans), EBE (Orsay), FAGE (Nancy). De 6 à 12h par an environ.
2002 – 2005 : Monitorat en mathématiques à l'ESSTIN (Ecole Supérieure des Sciences et Technologies de l'Ingénieur de Nancy) en parallèle à la thèse. Charge d'enseignement de 192 heures de travaux dirigés sur trois ans en première année de classes préparatoires.
Mars – Juin 2001 : Enseignant de Math-Sciences au Lycée Professionnel l'Espérance à Tinchebray (61).

ACTIVITE D'ENCADREMENT

Thèses :

- Matthieu Combaud, 2021-2024. Quelles compositions d'essences pour les forêts de demain ? Modélisation théorique et empirique des potentialités écologiques. Thèse de doctorat, Université Grenoble Alpes.
- Jordan Bello, 2015-2019. Compétition intra- versus inter-spécifique dans les peuplements forestiers : principe de complémentarité à l'épreuve du changement climatique. Thèse de doctorat, Université d'Orléans.
- Maude Toïgo, 2011-2015. Evolution des interactions entre espèces dans les forêts mélangées le long de gradients climatiques et environnementaux et impact sur la productivité : cas des peuplements à base de chêne sessile. Thèse de doctorat, Université d'Orléans.

Master II ou stage ingénieur :

- Jeremy Borderieux, 2020. Modelling the effect of tree species mixing on Quercus petraea regeneration with the French National Forest Inventory. Rapport de Master 2, Biodiversité Ecologie et Evolution, Grenoble, 25p.
- Louis Cordonnier, 2020. Modelling recruitment in uneven-aged mountain forest stands in France using the national forest inventory. Rapport de Master 2, Agronomie, Environnement, Territoires, Paysage, Forêt, Nancy, 25p
- Theo Damasio, 2019. Évaluation et scénarisation des services écosystémiques des forêts Cévenoles dans le cadre de projets de filières bois locales. Rapport de stage de fin d'études, Ingénieur Agronome Écologue, Agrocampus Ouest, Rennes, 48p.
- Vanneck Nzeta Kenne, 2019. Evaluation spatialisée des services écosystémiques forestiers du parc naturel régional du massif des bauges. Rapport de Master 2, Agrosociétés, Environnement, Territoire, Paysage, Forêt, Nancy.
- Anna-Karine Jean, 2017. Caractérisation de la nappe perchée temporaire en Forêt Domaniale d'Orléans. Développement et application d'une méthodologie d'analyse statistique. Rapport de Master 2, Ecologie et Ethologie appliquées, Saint-Etienne.
- Romain Baffoin, 2015. L'effet des sécheresses sur la croissance en hauteur du Pin sylvestre est-il atténué par le mélange avec le Chêne sessile ? Rapport de Master 2 FAGE, Nancy
- Morgane Merlin, 2014. Effets de la composition en essence des peuplements forestiers et du statut social sur la résistance et la résilience des arbres aux sécheresses. Applications aux peuplements chêne sessile / pin sylvestre en forêt domaniale d'Orléans. Rapport de Master 2 EBE, Orsay, 36p.
- Valène Tuilleras, 2013. Effet du mélange d'essences sur la densité et la croissance du Pin sylvestre et du Chêne sessile en fonction du bilan hydrique. Master II Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres, Bordeaux.
- Brian Chantomaud, 2013. Développement de la filière bois-énergie en région Centre. Stage ingénieur deuxième année, Polytech Orléans.
- Vincent Gauthray-Guyénet, 2011. Effet des gradients environnementaux sur la croissance des peuplements mélangés de chêne sessile – pin sylvestre. Rapport de Master 2 FAGE, Nancy, 28p.

Post-Doctorats ou CDD ingénieurs :

- Arnaud Guyennon 2022. Post-doctorant sur le projet I-MAESTRO (ERA-NET ForestValue)
- Raphael Aussenac 2019-2022. Post-doctorant sur le projet PROTEST (Programme GRAINE), puis sur le projet I-MAESTRO (ERA-Net ForestValue).
- Basile Herpigny, 2015. Post-doctorant sur le projet ISCAR, 3 mois.
- Véronique Cucchi, 2010. Post-doctorante pour le projet Forgeco, 6 mois. Construction du module SIMMEM pour la simulation de croissance à l'échelle du Massif.
- Hélène Chevalier, 2009. Ingénieure contractuelle, 7 mois. « Actualisation de l'étude biomasse disponible pour de nouveaux débouchés énergétiques et industriels ».
- Corentin Lévesque, 2007. Ingénieur contractuel, 10 mois. Co-encadrement avec C. Ginisty. Synthèse bibliographique sur les études sur la biomasse disponible en forêt.

PARTICIPATION A DES COMITES DE THESE

- Thomas Bourdier, Irstea Grenoble
- Marion Jourdan, CEFE Montpellier
- Anaïs Denardou, IGN Nancy
- Adrien Taccoen, SILVA Nancy (dernière année uniquement)
- Noé Dumas, SILVA Nancy

FORMATION SUIVIES

- Encadrer un doctorant : Septembre 2018
- Sauveteur Secouriste du Travail (SST) : Septembre 2017, recyclage novembre 2019, novembre 2021
- Diverses autres formations d'ordre technique

PARTICIPATION A DES PROJETS

Projet	Programme	Portée	Fonction	Période	Budget*
MELBAC	FranceBoisForêt	Nationale	Membre	2023-2024	28 k€
I-MAESTRO	ERANET ForestValue	Internationale	Coordinateur	2019-2022	194 k€
OpenForest	Partenariat PME	Nationale	Prestataire	2019-2023	25 k€
PROTEST	GRAINE (Ademe)	Nationale	Membre	2018-2020	111 k€
REFORM	EraNet	Internationale	Membre	2017-2020	-
SATAN	REACTIF (Ademe)	Nationale	Coordinateur	2016-2018	98 k€
Conv. ONF/Nogent	Convention récurrente	Nationale	Coordinateur jusqu'en 2018	2011-2024	~30 k€/an
OPTMix	Site d'étude	Nationale	Responsable de tâche	2011-2017	-
EuMIXFOR	COST	Internationale	Membre	2012-2016	-
DIVCLIM	DEB	Nationale	Membre	2012-2015	15 k€
ISCAR	DEB	Nationale	Coordinateur	2012-2014	120 k€
FORGECO	ANR (Systema)	Nationale	Responsable de tâche	2010-2014	158 k€
EMERGE	ANR (Bioenergie)	Nationale	Responsable de tâche	2009-2013	23 k€

** le budget indiqué correspond uniquement à la subvention accordée à l'équipe.*

VII. LISTE DES PUBLICATIONS

Les publications réalisées par des doctorants ou des étudiants de Master II que j'ai directement encadrés sont identifiées en bleu.

Articles scientifiques à comité de lecture

- Aussenac, R., Monnet, J., Klopčič, M., Hawryło, P., Socha, J., Mahnken, M., Gutsch, M., Cordonnier, T., [Vallet, P.](#), 2023. Diameter, height and species of 42 million trees in three European landscapes generated from field data and airborne laser scanning data [version 1; peer review: [awaiting peer review](#)]. Open Research Europe 3. <https://doi.org/10.12688/openreseurope.15373.1>
- Morin, X., Toïgo, M., Fahse, L., Guillemot, J., Cailleret, M., Bertrand, R., de Coligny, F., Garcia-Valdés, R., Ratcliffe, S., Riotte-Lambert, L., Zavala, M.A., [Vallet, P.](#), [Submitted](#). More species, more trees: an overlooked mechanism promoting forest productivity. Submitted to PNAS.
- Mahnken M., Cailleret M., Collalti A., Trotta C., Biondo C, D'Andrea E, Dalmonech D., Marano G., Mäkelä A., Minunno F., Peltoniemi M., Trotsiuk V., Nadal-Sala D., Sabaté S., Vallet P., Aussenac R., Cameron D., Bohn F., Grote R., Augustynczyk A., Yousefpour R., Huber N., Bugmann H., Merganičová K., Merganic J., Valent P., Lasch-Born P., Hartig F., Vega del Valle I., Volkholz J, Gutsch M., Matteucci G., Krejza J., Ibrom A., Meesenburg H., Rötzer T., van der Maaten-Theunissen M., van der Maaten E., Reyer D., 2022. Accuracy, realism and general applicability of European forest models. *Global Change Biology* 28, 200–213. <https://doi.org/10.1111/gcb.16384>
- Thompson L., Cateau E., Debaive N., Bray F., Torre A., Vallet P., Paillet Y., 2022. How much does it take to be old? Modelling the time since the last harvesting to infer the distribution of mature forests in France. *Diversity and Distributions* 28, 200–213. <https://doi.org/10.1111/ddi.13436>
- Aussenac R., Pérot T., Fortin M., de Coligny F., Monnet J.-M., Vallet P., 2021. The Salem simulator version 2.0: a tool for predicting the productivity of pure and mixed forest stands and simulating management operations [version 2; peer review: 2 approved]. Open Research Europe 1. <https://10.12688/openreseurope.13671.2>
- [Borderieux J.](#), [Paillet Y.](#), [Dalmasso M.](#), [Mårell A.](#), [Pérot T.](#), [Vallet P.](#), [Accepté](#). [The presence of shade intolerant conifers facilitates the regeneration of Quercus petraea in mixed stands.](#) [Accepté dans Forest Ecology and Management](#)
- Socha J., Solberg S., Tymińska-Czabańska L., Tompalski P., [Vallet P.](#), [Accepté](#). Height growth rate of Scots pine in Central Europe increased by 29% between 1900 and 2000 due to changes in site productivity. [Accepté dans Forest Ecology and Management](#).
- Steckel M., del Río M., Heym M., Aldea J., Bielak K., Brazaitis G., Černý J, Coll L., Collet C., Ehbrecht M., Jansons A., Nothdurft A., Pach M., Pardos M., Ponette Q, Reventlow DOJ, Sitko R., Svoboda M., [Vallet P.](#), Wolff B., Pretzsch H., 2020. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management*, 461 117908. doi: 10.1016/j.foreco.2020.117908
- [Bello J.](#), [Hasselquist N. J.](#), [Vallet P.](#), [Kahmen A.](#), [Perot T.](#), [Korboulewsky N.](#), 2019. [Complementary water uptake depth of Quercus petraea and Pinus sylvestris in mixed stands during an extreme drought.](#) *Plant and Soil*, 437:93–115. doi: 10.1007/s11104-019-03951-z
- [Kędra K.](#), [Barbeito I.](#), [Dassot M.](#), [Vallet P.](#), [Gazda A.](#), 2019. Single-image photogrammetry for deriving tree architectural traits in mature forest stands: a comparison with terrestrial laser scanning. *Annals of Forest Science*, 76(1), 5. doi: 10.1007/s13595-018-0783-x
- [Bello J.](#), [Vallet P.](#), [Perot T.](#), [Balandier P.](#), [Seigner V.](#), [Perret S.](#), [Couteau C.](#), [Korboulewsky N.](#), 2019. [How do mixing tree species and stand density affect seasonal radial growth during drought events?](#) *Forest Ecology and Management*. 432:436-445.
- Valade A., Luyssaert S., [Vallet P.](#), Djomo S. N., Van Der Kellen I. J., Bellassen V., 2018. Carbon costs and benefits of France's biomass energy production targets. *Carbon Balance and Management*, 13. doi: 10.1186/s13021-018-0113-5
- [Vallet P.](#), Perot T., 2018. Coupling transversal and longitudinal models to better predict *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* stand growth under climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*. 263:258-266.

- Condés S., Sterba H., Aguirre A., Bielak K., Bravo-Oviedo A., Coll L., Pach M., Pretzsch H., [Vallet P.](#), Río M., 2018. Estimation and uncertainty of the mixing effects on Scots pine – European beech productivity from National Forest Inventories data. *Forests*, 9(9), 518.
- Brandl S., Mette T., Falk W., [Vallet P.](#), Rötzer T., Pretzsch H., 2018. Static site indices from different national forest inventories: harmonization and prediction from site conditions. *Annals of Forest Science* 75:56.
- [Toïgo M.](#), [Perot T.](#), [Courbaud B.](#), [Castagneyrol B.](#), [Gegout J.C.](#), [Longuetaud F.](#), [Jactel H.](#), [Vallet P.](#), 2018. Difference in shade tolerance drives the mixture effect on oak productivity. *Journal of Ecology* 106:1073:1082.
- Gosselin M., Fourcin D., Dumas Y., Gosselin F., Korboulewsky N., Toïgo M., [Vallet P.](#), 2017. Influence of forest tree species composition on bryophytic diversity in mixed and pure pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) stands. *Forest Ecology and Management* 406:318-329.
- Condés S., [Vallet P.](#), Bielak K., Bravo-Oviedo A., Coll L., Ducey M. J., Pach M., Pretzsch H., Sterba H., Vayreda J., del Río M., 2017. Climate influences on the maximum size-density relationship in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands. *Forest Ecology and Management* 385: 295-307.
- [Vallet P.](#), [Perot T.](#), 2016. Tree diversity effect on dominant height in temperate forest. *Forest Ecology and Management* 381:106-114.
- del Río M., Pretzsch H., Alberdi I., Bielak K., Bravo, F., Brunner A., Condés S., Ducey M.J., Fonseca T., von Lüpke N., Pach M., Peric S., Perot T., Souidi Z., Spathelf P., Sterba H., Tijardovic M., Tomé M., [Vallet P.](#), Bravo-Oviedo A., 2016. Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: Review and perspectives. *European Journal of Forest Research*, 135:23–49. DOI: 10.1007/s10342-015-0927-6.
- Orazio C., Cordero R., Hautdidier B., Meredieu C., [Vallet P.](#), 2015. Simulation de l'évolution de la dynamique forestière dans les Landes de Gascogne sous différents scénarios socioéconomiques. *Revue Forestière Française* LXVII, 6, 493 - 513.
- [Toïgo M.](#), [Vallet P.](#), [Tuilleras V.](#), [Lebourgeois F.](#), [Rozenberg P.](#), [Perret S.](#), [Courbaud B.](#), [Perot T.](#), 2015. Species mixture increases the effect of drought on tree ring density, but not on ring width, in *Quercus petraea*–*Pinus sylvestris* stands. *Forest Ecology and Management*, 345:73-82.
- [Toïgo M.](#), [Vallet P.](#), [Perot T.](#), [Bontemps J.-D.](#), [Piedallu C.](#), [Courbaud B.](#), 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology*, 103:502–512
- [Merlin M.](#), [Perot T.](#), [Perret S.](#), [Korboulewsky N.](#), [Vallet P.](#), 2015. Effects of stand composition and tree size on resistance and resilience to drought in sessile oak and Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 339:22-33.
- Guillemot J., Delpierre N., [Vallet P.](#), Francois C., Martin-StPaul N. K., Soudani K., Nicolas M., Badeau V., Dufrene E., 2014. Assessing the effects of management on forest growth across France: insights from a new functional-structural model. *Annals of Botany*, 114:779-793.
- Paillet Y., Chevalier H., Lassauce A., [Vallet P.](#), Legout A., 2013. Integrating fertilisation and liming costs into profitability estimates for fuel wood harvesting: a case study in beech forests of eastern France. *Biomass & Bioenergy*, 55:190-197
- Pérot T., [Vallet P.](#), Archaux F., 2013. Growth compensation in an oak-pine mixed forest after an outbreak of pine sawfly (*Diprion pini*). *Forest Ecology and Management*, 295:155-161.
- [Vallet P.](#), Pérot T., 2011. Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science*, 22:932-942.
- Genet A., Wernsdörfer H., Jonard M., Pretzsch H., Rauch M., Ponette Q., Nys C., Legout A., Ranger J., [Vallet P.](#), Saint-André L., 2011. Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *fagus sylvatica* in central europe. *Forest Ecology and Management*, vol. 261, n° 7, p. 1188-1202
- Tran-Ha M., Cordonnier T., [Vallet P.](#), Lombart T., 2011 (sous presse). Estimation du volume total aérien des peuplements forestiers à partir de la surface terrière et de la hauteur de Lorey. *Revue Forestière Française*.
- Ginisty C., [Vallet P.](#), Chevalier H., Colin A., 2011. Disponibilités en biomasse en forêt, en peupleraies et dans les haies pour le bois d'œuvre, d'industrie ou pour l'énergie. Evaluation à l'échelle nationale à partir des données de l'Inventaire forestier national et des statistiques de consommation de bois. *Revue Forestière Française*, LXIII :151-162.

- Genet A., Wernsdörfer H., Mothe F., Bock J., Ponette Q., Jonard M., Nys C., Legout A., Ranger J., [Vallet P.](#), Saint-André L., 2011. Des modèles robustes et génériques de biomasse. Exemple du Hêtre. Revue Forestière Française, LXIII :179-190.
- Rivoire M., Longuetaud F., Saint-André L., [Vallet P.](#), Morneau F., Bouvet A., Gauthier A., Deleuze C, 2011. Une base de données unique en France de cubages d'arbres individuels (volumes, biomasses) au service d'une modélisation générique de la ressource en bois énergie. Revue Forestière Française, LXIII :171-178.
- [Vallet P.](#), Meredieu C., Seynave I., Bélouard T., Dhôte J.-F., 2009. Species substitution for carbon storage: sessile oak versus Corsican pine in France as a case study. Forest Ecology and Management, 257 (4) : 1314-1323
- Nabuurs G.J., Thürig E., Heidema N., Armolaitis K., Biber P., Cienciala E., Kaufmann E., Mäkipää R., Nilsen P., Petritsch R., Pristova T., Rock J., Schelhaas M.J., Sievanen R., Somogyi Z., [Vallet P.](#), 2008. Hotspots of the European forests carbon cycle. Forest Ecology and Management, 256 (3) : 194-200
- [Vallet P.](#), Dhôte J.-F., Le Moguédec G., Ravart M., Pignard G., 2006. Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France. Forest Ecology and Management, 229 (1-3) : 98-110.
- Bontemps J.-D., [Vallet P.](#), Hervé J.-C., Rittié D., Dupouey J.-L., Dhôte J.-F., 2005. Des hêtraies qui poussent de plus en plus vite : vers une forte diminution de leur âge d'exploitabilité ? Revue Forestière Française, LVII, n° spécial : L'avenir du Hêtre dans la forêt française (2): 123-142.

Chapitres d'ouvrages

- del Río M., Pretzsch H., Alberdi I., Bielak K., Bravo F., Brunner A., Condés S., Ducey M.-J., Fonseca T., von Lüpke N., Pach M., Peric S., Perot T., Souidi Z., Spathelf P., Sterba H., Tijardovic M., Tomé M., [Vallet P.](#), Bravo-Oviedo A., 2018. Characterization of mixed forests. In, Dynamics, silviculture and management of mixed forests. Springer, pp. 27-71.
- Saint-André L., [Vallet P.](#), Pignard G, Dupouey J.-L., Colin A., Loustau D., Le Bas C., Meredieu C., Caraglio Y., Porté A., Hamza N., Cazin A, Nouvellon Y., Dhôte J.-F., 2010. Chapter 4. Estimating carbon stocks in forest stands: Methodological developments, dans : Forests, Carbon Cycle and Climate Change, Part I The carbon cycle in temperate and Mediterranean forests, Loustau D. (eds), 348p.
- Ginisty C., [Vallet P.](#), 2009. La disponibilité de biomasse dans les forêts françaises : chap. 5, dans : Bio2 - Biomasse et Biodiversité Forestière - Augmentation de l'utilisation de la biomasse forestière : implications pour la biodiversité et les ressources naturelles, Landmann G., Gosselin, F., Bonhême, I. (eds), p. 53-61.

Articles techniques à comité de lecture

- Bello J., [Vallet P.](#), Pérot T., Arnaudet L., Calas A., Proult C., Devanne D., Korboulewsky N., [2021](#). Peuplements mélangés à faible densité : une solution face au changement climatique ? Le cas du chêne sessile et du pin sylvestre. Rendez-vous Techniques ONF, n° 71-72, p. 58-68.
- [Vallet P.](#), Pérot T., 2018. Effet de la diversité des essences sur la hauteur dominante, Rendez-vous Techniques ONF, n°57, p. 3-10.
- [Toïgo M.](#), Pérot T., Courbaud B., [Vallet P.](#), 2016. Productivité des peuplements mélangés : quels effets des conditions environnementales dans les peuplements bi-spécifiques ? Rendez-vous Techniques ONF, n° 53, p. 46-53.
- [Vallet P.](#), Pérot T., Toïgo M., 2015. Quels dispositifs pour comparer la croissance des peuplements purs et mélangés ? Exemple du mélange sapin-épicéa avec les données de l'Inventaire forestier national. Rendez-vous Techniques ONF, n° 47, p. 54-59.
- Korboulewsky N., Pérot T., Balandier P., Ballon P., Barrier R., Boscardin Y., Dauffy-Richard E., Dumas Y., Ginisty C., Gosselin M., Hamard J.-P., Laurent L., Mârell A., NDiaye A., Perret S., Rocquencourt A., Seigneur V., [Vallet P.](#), 2015. OPTMix – Dispositif expérimental de suivi à long terme du fonctionnement de la forêt mélangée. Rendez-vous Techniques ONF, n° 47, p. 60-70.
- Deleuze C., Morneau F., Renaud J.P., Vivien Y., Rivoire M., Santenoise P., Longuetaud F., Mothe F., Hervé J.C., [Vallet P.](#), 2014. Estimer le volume total d'un arbre, quelles que soient l'essence, la taille, la sylviculture, la station. Rendez-vous Techniques ONF, n° 44, p. 22-32.

- Deleuze C., Constant T., Saint-André L., Bouvet A., Morneau F., Colin A., Vallet P., Gauthier A., Jaeger M., 2013. Le projet EMERGE pour des tarifs cohérents de volumes et biomasses des essences forestières françaises métropolitaines. *Rendez-Vous Techniques*, ONF, n°39-40, p.32-36.
- Vallet P., Jactel H., Pérot T., 2012. Intérêt des mélanges pour limiter la vulnérabilité vis-à-vis des crises biotiques. *Rendez-Vous Techniques*, ONF,
- Pérot T., Vallet P., 2011. Des forêts mélangées : une stratégie pour produire du bois face aux enjeux énergétiques et climatiques, *Science Eaux et Territoires*.
- Dhôte J.-F., Bontemps J.-D., Hervé J.-C., Rittié D., Vallet P., 2007. Changements de productivité à long-terme dans les hêtraies du Nord de la France. *Rendez-Vous Techniques*, ONF, Hors-Serie n°3, Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques, 74-80.
- Vallet P., Dhôte J.-F., 2006. Impact de la gestion sylvicole sur le stockage de carbone en forêt : cas du Hêtre. Dossier spécial « carbone » de *Forêt-Entreprise*. n°168, 23-25.
- Vallet P. 2008. Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction puits de carbone des peuplements forestiers. *Forêt Wallonne*, n° 95, p. 38-57

Autres :

- 3 Articles techniques sans comité de lecture
- 23 Rapports scientifiques
- 19 Communications scientifiques internationales
- 39 Communications scientifiques nationales
- 9 posters

Créations informatiques

- Vallet P., Fortin, M., de Coligny, F., Perot, T., Aussenac, R., Monnet, J.-M., 2021. Salem simulator 2.0. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5578340>
- Vallet P., 2020. Intégration du module Salem 2.0 dans la plateforme Capsis (Licence LGPL). <http://capsis.cirad.fr/>
- Vallet P., 2016. Intégration du module DEESSES dans la plateforme Capsis. <http://capsis.cirad.fr/>
- Vallet P., 2013. Intégration du module FTChêne dans la plateforme Capsis. <http://capsis.cirad.fr/>
- Vallet P., de Coligny F., Bronner T., Cucchi V., 2012. Intégration de SIMMEM – Simulateur Multi-Module pour l’Echelle Massif – dans la plateforme Capsis.
- Vallet P., Pérot T. 2011. Intégration du module Melies dans la plateforme Capsis. <http://capsis.cirad.fr/>
- Mothe F., Vallet P., Dhôte J.F., Le Moguédec G., Nepveu G., 2006. Intégration d'un module de billonnage pour le Chêne dans la plateforme Capsis. <http://capsis.cirad.fr/>
- Vallet P., 2003. Fagacées. Implémentation d'un module Hêtre et Chêne sessile dans la plate-forme logicielle CAPSIS. <http://capsis.cirad.fr/>

Rapports diplômants

- Vallet P., 2005. Impact de différentes stratégies sylvicoles sur la fonction « puits de carbone » des peuplements forestiers. Modélisation et simulation à l'échelle de la parcelle. Thèse de Doctorat, ENGREF, Nancy (France), Octobre 2005, 209 p.
- Vallet P., 2002. Construction de tarifs de cubage pour le volume aérien total de 6 essences feuillues et résineuses. *Mémoire de DEA de Biologie Forestière*, ENGREF, Nancy (France), 40 p.