



**HAL**  
open science

## **Projections comparées de la répartition et de la croissance du Chêne pubescent face au changement climatique : apports et limites de la modélisation**

Marion Carme, Nicolas Delpierre, Christophe François, Xavier Morin, Marion  
Jourdan

### ► To cite this version:

Marion Carme, Nicolas Delpierre, Christophe François, Xavier Morin, Marion Jourdan. Projections comparées de la répartition et de la croissance du Chêne pubescent face au changement climatique : apports et limites de la modélisation. *Revue forestière française*, 2024, 4. <hal-04904203>

**HAL Id: hal-04904203**

**<https://hal.science/hal-04904203v1>**

Submitted on 4 Feb 2025

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

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



Distributed under a Creative Commons CC BY 4.0 - Attribution - International License

1       **PROJECTIONS COMPARÉES DE LA RÉPARTITION ET DE LA**  
2 **CROISSANCE DU CHÊNE PUBESCENT FACE AU CHANGEMENT**  
3 **CLIMATIQUE : APPORTS ET LIMITES DE LA MODÉLISATION**

4 **AUTEURS : MARION CARME<sup>1,4</sup>, NICOLAS DELPIERRE<sup>1</sup>, CHRISTOPHE FRANÇOIS<sup>1</sup>, XAVIER**  
5 **MORIN<sup>2</sup> ET MARION JOURDAN<sup>1,3</sup>**

6 <sup>1</sup> Université Paris-Saclay, CNRS, AgroParisTech, Ecologie Systématique et Evolution, 91190, Gif-  
7 sur-Yvette, France, Professeur [nicolas.delpierre@universite-paris-saclay.fr](mailto:nicolas.delpierre@universite-paris-saclay.fr), Chargé de Recherche  
8 [christophe.francois@universite-paris-saclay.fr](mailto:christophe.francois@universite-paris-saclay.fr)

9 <sup>2</sup> UMR CEFE 5175, CNRS, Univ. Montpellier, EPHE, IRD, Montpellier, France, 1919 route de  
10 Mende, Montpellier CEDEX 5, 34293, France, Directeur de recherche, [xavier.morin@cefe.cnrs.fr](mailto:xavier.morin@cefe.cnrs.fr)

11 <sup>3</sup> Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR SILVA 1434, 14 Rue Girardet, 54000 Nancy,  
12 France, Chargée de Recherche [marion.jourdan@inrae.fr](mailto:marion.jourdan@inrae.fr)

13 <sup>4</sup> INRAE, UMR 1202 BIOGECO, Université de Bordeaux, 33615 Pessac, France, Doctorante,  
14 [marion.carme@inrae.fr](mailto:marion.carme@inrae.fr)

15 **COMPARATIVE PROJECTIONS OF THE DISTRIBUTION AND GROWTH OF PUBESCENT OAK IN**  
16 **THE FACE OF CLIMATE CHANGE: THE BENEFITS AND LIMITATIONS OF MODELLING**

17 **Résumé**

18 Essentiels à la filière forêt-bois française, les Chênes sessile et pédonculé sont menacés  
19 par l'intensification des événements climatiques extrêmes tandis que le Chêne pubescent,  
20 plus résistant à la sécheresse, offre une alternative prometteuse. La modélisation est un  
21 outil clé pour explorer cette alternative, mais sa complexité pose des défis en matière de  
22 transférabilité. Dans ce contexte, le potentiel du Chêne pubescent en termes de maintien  
23 et de production en France à l'horizon 2100 est évalué à travers deux modèles mécanistes  
24 (CASTANEA et ForCEEPS). Les projections s'accordent sur sa régression dans la marge  
25 chaude de son aire de répartition, et sur un possible maintien dans la moitié Nord de la  
26 France et les massifs montagneux. Les volumes de bois récoltés avec les gestions les  
27 plus dynamiques sont inférieurs mais néanmoins comparables aux prélèvements actuels  
28 des Chênes sessile et pédonculé. A long terme, les diamètres des individus récoltés  
29 (DBH > 25 cm) pourraient permettre leur valorisation en bois d'œuvre. Ces convergences  
30 des deux modèles mettent en évidence l'intérêt du Chêne pubescent pour l'avenir de la  
31 filière forêt-bois, en particulier en dehors de son aire de répartition actuelle. Les

32 divergences de leurs projections concernant la survie et la productivité des peuplements  
33 donnent un ordre de grandeur possible des incertitudes associées, et sont discutées afin  
34 de fournir une analyse critique de la modélisation forestière en tant qu'outil d'aide à la  
35 décision. Cette analyse illustre l'importance d'utiliser des modèles différents pour  
36 déterminer si des conclusions similaires émergent malgré des approches variées, c'est-à-  
37 dire quantifier à minima et réduire les incertitudes afin de produire des résultats plus  
38 robustes.

### 39 **Abstract**

40 Essential to the French forestry and wood industry, the Sessile and Pedunculate oaks are  
41 threatened by the intensification of extreme climatic events, while the Pubescent oak,  
42 which is more resistant to drought, offers a promising alternative. Modelling is a key tool  
43 for exploring this alternative, but its complexity presents challenges in terms of  
44 transferability. Against this backdrop, two mechanistic models (CASTANEA and  
45 ForCEEPS) were used to assess the potential of Pubescent Oak in terms of maintenance  
46 and production in France by 2100. The projections show the species is declining in the  
47 warmer parts of its range, and that it may persist in the northern half of France and in  
48 mountainous areas. The volumes of wood harvested with the most dynamic management  
49 are lower, but nevertheless comparable to current removals of Sessile and Pedunculate  
50 oak. In the long term, the diameters of the individuals harvested (DBH > 25 cm) could  
51 allow them to be used as timber. The convergence of the two models highlights the  
52 importance of Pubescent Oak for the future of the forestry and timber industry, particularly  
53 outside its current area of distribution. The divergences between their projections for stand  
54 survival and productivity give a possible order of magnitude of the associated uncertainties,  
55 and are discussed in order to provide a critical analysis of forest modelling as a decision-  
56 making tool. This analysis illustrates the importance of using different models to determine  
57 whether similar conclusions emerge despite different approaches, i.e. quantifying to a  
58 minimum and reducing uncertainties in order to produce more robust results.

59 **Mots clés** : changement climatique, modélisation, modèle mécaniste, CO<sub>2</sub>, Chêne  
60 pubescent, gestion forestière

61 **Keywords**: climate change, modelling, mechanistic model, CO<sub>2</sub>, Pubescent Oak, forest  
62 management

63 **Messages clés**

64 À l'horizon 2100, le Chêne pubescent pourrait disparaître dans le Sud de la France, et se  
65 maintenir dans la moitié Nord et dans les massifs montagneux

66 Sa productivité y serait moindre en comparaison avec la productivité actuelle des Chênes  
67 sessile et pédonculé

68 Pour quantifier a minima et réduire les incertitudes, il est essentiel d'utiliser différents  
69 modèles et scénarios

70 **Highlights**

71 By 2100, Pubescent Oak could disappear from the south of France, while remaining in the  
72 northern half and in mountainous areas.

73 Its productivity there would be lower than the current productivity of the Sessile and  
74 Pedunculate oaks.

75 To quantify at a minimum and reduce uncertainties, it is essential to use different models  
76 and scenarios

## 77 1. INTRODUCTION

78 Le changement climatique actuel se traduit notamment par une augmentation rapide  
79 des températures moyennes à l'échelle mondiale, une modification de la répartition des  
80 pluies, ainsi qu'une augmentation des événements météorologiques extrêmes, comme les  
81 épisodes de pluies intenses ou les sécheresses (Masson-Delmotte et al., 2021). Ces  
82 événements impactent déjà fortement la biosphère et les écosystèmes terrestres.  
83 S'agissant des forêts, la combinaison et l'interaction de perturbations biotiques et  
84 abiotiques fragilisent les peuplements et risquent de mener à des dépérissements plus ou  
85 moins massifs (Pietrzykowski and Woś, 2021).

86 En particulier, la situation des principaux chênes présents sur le territoire  
87 métropolitain face au changement climatique est préoccupante. Des dépérissements de  
88 chênes sessiles et pédonculés (*Quercus petraea* et *Quercus robur*) survenus après des  
89 épisodes de sécheresse étaient déjà observés sur l'ensemble du territoire depuis le début  
90 du 20<sup>ème</sup> siècle (Becker, 1984). Plus récemment, les sécheresses répétées de 2018 à 2020  
91 ont intensifié ces dépérissements, notamment dans certains grands massifs comme ceux  
92 de Vierzon et Tronçais (Sardin et al., 2022). Les sécheresses étant amenées à se  
93 multiplier au cours du 21<sup>ème</sup> siècle (Masson-Delmotte et al., 2021), ces deux essences  
94 risquent de se retrouver fréquemment en situation de vulnérabilité – en particulier le  
95 Chêne pédonculé qui semble plus sensible (Levy et al., 1994). Le maintien de certains  
96 chênes thermophiles est menacé de la même manière en région méditerranéenne ; c'est  
97 notamment le cas du Chêne pubescent (*Quercus pubescens*) ces dernières décennies  
98 (Berger, 2013). Les services écosystémiques associés aux forêts de chênes pourront  
99 donc être affectés, tels que la régulation des cycles de l'eau et du carbone, ou la  
100 production de bois. Cette situation est d'autant plus préoccupante que les chênes  
101 représentent plus de 30% du volume de la forêt française (IGN, 2020). Les Chênes  
102 pédonculé et sessile se placent au premier rang des essences forestières en volume sur  
103 pied, avec 628 hm<sup>3</sup> (IGN, 2020), et fournissent des produits à forte valeur ajoutée (Lanvin  
104 and Reuling, 2012). Le Chêne pubescent, quant à lui, se caractérise par un volume sur  
105 pied de 113 hm<sup>3</sup>, et 61% de peuplements monospécifiques (IGN, 2020). Considéré  
106 comme une essence méditerranéenne, il a plutôt été valorisé en bois-énergie jusqu'à  
107 présent (Brancheriau, 2015).

108 L'enjeu de l'adaptation au changement climatique des chênaies sessiliflores et  
109 pédonculées est donc particulièrement important. Plusieurs études ont ainsi été

110 entreprises ces dernières années dans le but de trouver des essences plus adaptées. Le  
111 Chêne pubescent fait ainsi partie des essences envisagées. En partie délimitée par la  
112 gestion sylvicole, son aire de répartition actuelle est moins étendue dans la moitié Nord de  
113 la France que ce que son autécologie ne le permettrait théoriquement (Damesin and  
114 Rambal, 1995; Pasta et al., 2016). Il pourrait ainsi mieux se maintenir que les Chênes  
115 sessile et pédonculé grâce à sa tolérance à la sécheresse et sa capacité à se développer  
116 sur des sols peu fertiles. Cette hypothèse a été étudiée (Girard et al., 2021), en mettant en  
117 lumière la compétitivité croissante du chêne pubescent dans la moitié Nord de la France  
118 (Bonhême, 2021; Maréchal, 2021). En termes de production, sur son optimum écologique  
119 le Chêne pubescent peut atteindre des hauteurs et des diamètres similaires à ceux des  
120 Chênes sessile et pédonculé (Becker, 1984)., et s'hybride d'ailleurs facilement avec eux  
121 (Kremer et al., 2020). Les trois espèces sont ainsi parfois confondues dans ces régions  
122 (Becker, 1984). Les dernières études menées tendent à montrer que les qualités  
123 mécaniques et la durabilité de son bois seraient similaires à celles du Chêne pédonculé  
124 (Brancheriau and Girard, 2021; Marchal, 1995). Ainsi, le Chêne pubescent apparaît  
125 clairement comme un candidat sérieux pour diversifier et renouveler les chênaies  
126 menacées de la moitié Nord de la France, et ainsi assurer le maintien des services  
127 écosystémiques associés. Pourtant, il reste encore peu étudié. Dans ce cadre, il semble  
128 particulièrement pertinent d'étudier l'impact du changement climatique sur cette essence  
129 au cours du prochain siècle, et ainsi évaluer son potentiel en termes de maintien et de  
130 production.

131 Il existe plusieurs approches pour étudier les impacts observés et attendus du  
132 changement climatique sur les essences forestières. Une première approche consiste à  
133 analyser la réponse des arbres aux climats passé et présent en exploitant les données  
134 phénotypiques et génétiques acquises le long de gradients climatiques (Caignard et al.,  
135 2021; Lebourgeois, 2007; Seynave et al., 2018). Cette analyse rétrospective a l'avantage  
136 d'utiliser des données existantes pour anticiper leur réaction au climat futur, mais reste  
137 limitée par son coût en termes de main-d'œuvre et de temps; elle est du reste plus  
138 difficilement extrapolable aux conditions climatiques futures (Ollat and Kremer, 2019). Une  
139 deuxième approche, complémentaire, repose sur la modélisation, qui permet d'explorer  
140 directement la réponse des arbres face au climat futur (Goreaud et al., 2005). Elle offre  
141 une flexibilité précieuse en permettant de tester différents scénarios climatiques ou de  
142 gestion plus rapidement et aisément que les expérimentations *in situ* ou en conditions  
143 contrôlées (Bonheure, 2022), mais elle s'appuie sur ces dernières pour la calibration des  
144 modèles et comporte des incertitudes qu'il est essentiel de bien prendre en compte. En

145 corollaire, il est fondamental de faire bien prendre conscience de ces incertitudes à tous  
146 les acteurs susceptibles de réaliser, interpréter ou utiliser des projections, au-delà du  
147 cercle des seuls modélisateurs.

148 Au cours des dernières décennies, plusieurs catégories de modèles ont été  
149 développées pour mieux comprendre et prédire la réponse des écosystèmes forestiers  
150 aux changements globaux. Ces modèles s'inscrivent dans un continuum d'approches,  
151 depuis les approches statistiques jusqu'aux approches mécanistes. Ils diffèrent selon  
152 l'approche utilisée, les hypothèses retenues, les problématiques abordées, ainsi que par la  
153 nature des peuplements dont ils simulent l'évolution et le ou les processus qu'ils intègrent  
154 (régénération, croissance, mortalité) (Houllier, 1995). Comparer plusieurs modèles  
155 forestiers suffisamment différents permet d'élargir la gamme des projections possibles et  
156 d'offrir une perspective plus nuancée sur les résultats, tout en atténuant les biais potentiels  
157 associés à l'utilisation de modèles similaires (Bugmann and Seidl, 2022). Cette approche  
158 facilite la compréhension des projections en examinant comment différentes hypothèses et  
159 méthodes influencent les résultats. Les divergences entre les modèles révèlent les  
160 différentes facettes des phénomènes influençant le maintien de l'espèce, et aident à  
161 identifier les limites des modèles et les améliorations à apporter. Mettre ainsi en évidence  
162 les variations entre les projections des modèles permet de faciliter la quantification des  
163 incertitudes associées (Badeau, 2011; Cheaib et al., 2012; Medlyn et al., 2011), et ouvre  
164 la voie à leur réduction, par exemple en combinant les prédictions ou en identifiant des  
165 points de convergence. En l'occurrence, pour simuler l'évolution du Chêne pubescent au  
166 cours du siècle prochain, notre étude utilise deux modèles mécanistes intégrant chacun  
167 des processus de façon différente : CASTANEA qui est un modèle écophysologique à  
168 l'échelle du peuplement (Dufrêne et al., 2005; Guillemot et al., 2014) et ForCEEPS qui est  
169 un modèle de dynamique forestière individu-centré (Morin et al., 2021).

170 Ainsi, en adoptant cette approche bi-modèles, le potentiel du Chêne pubescent est  
171 examiné sous plusieurs aspects. Une première interrogation porte sur la capacité des  
172 peuplements monospécifiques de Chêne pubescent à se maintenir et croître en contexte  
173 de changement climatique à l'horizon 2100(+50) selon les régions et l'intensité de gestion  
174 sylvicole appliquée, en supposant qu'ils se maintiendraient au moins aux marges  
175 septentrionales de l'aire de répartition de l'essence. Une seconde interrogation porte sur le  
176 potentiel de production et de valorisation du bois des peuplements qui se maintiendraient,  
177 en supposant qu'ils seraient aussi productifs et valorisables que les Chênes sessile et  
178 pédonculé sur l'optimum écologique du Chêne pubescent. Les résultats sont ensuite  
179 discutés à la lumière des choix de modélisation et de paramétrisation, afin de comprendre

180 comment ils influencent la robustesse des projections forestières et quelles précautions  
181 doivent être prises dans l'interprétation de ces projections.

## 182 **2. MATÉRIEL ET MÉTHODE**

### 183 **2.1. Deux modèles d'impacts**

#### 184 **CASTANEA : Un modèle écophysiological peuplement-centré**

185 CASTANEA (Dufrêne et al., 2005) est un modèle écophysiological, développé dans  
186 le but d'estimer les flux de carbone et d'eau entre écosystèmes forestiers et atmosphère.  
187 CASTANEA prend en compte plusieurs processus interdépendants : l'interception du  
188 rayonnement et des précipitations, la photosynthèse, l'allocation du carbone aux organes,  
189 la respiration de croissance et la respiration d'entretien, ainsi que l'évapotranspiration,  
190 l'évaporation et le bilan hydrique du sol. La mortalité est induite par épuisement du  
191 carbone dans les réserves. Les processus relatifs aux nutriments sont également présents  
192 mais non pris en compte dans les simulations à long terme mises en œuvre dans cette  
193 étude. Dépendants de plusieurs facteurs (Tableau 1), ces processus sont simulés à  
194 l'échelle d'un peuplement représenté par l'association de quatre compartiments  
195 fonctionnels : feuilles, biomasse ligneuse (branches, tige, grosses racines), racines fines  
196 et réserves glucidiques. Le compartiment foliaire est subdivisé verticalement en couches  
197 caractérisées par des propriétés physiques différentes suivant un gradient ombre-lumière.  
198 Chacune des couches est homogène horizontalement, constituée de feuilles avec les  
199 mêmes propriétés photosynthétiques. Chaque compartiment correspond à un stock de  
200 carbone qui évolue selon les échanges avec le sol et l'atmosphère. Compte tenu de cette  
201 structure, CASTANEA peut être utilisé pour simuler l'évolution de peuplements  
202 monospécifiques réguliers équiennes. Afin d'intégrer une gestion sylvicole, CASTANEA a  
203 été complété avec un module empirique de structure de peuplement individu-centré  
204 (*Stand Structure Module – SSM*, Guillemot et al., 2014) fondé sur la modélisation  
205 dynamique des peuplements réguliers (Le Moguédec and Dhôte, 2012). Le module  
206 permet de répartir annuellement l'incrément en volume du peuplement dans une  
207 distribution en diamètre d'arbres individualisés, et d'intégrer les différentes lois  
208 dendrométriques et l'effet de la gestion. La version de CASTANEA utilisée ici inclut ce  
209 module et sera par la suite désignée sous le nom de CASTANEA-SSM.

210 Le Chêne pubescent a été intégré dans le modèle CASTANEA-SSM à l'aide de la  
211 littérature ainsi que du paramétrage existant pour les Chênes sessile et pédonculé, puis  
212 validé en climat actuel et passé (Jourdan et al., 2023) - Annexe 4 - avec deux jeux de

213 données : les inventaires IFN de 2012 à 2017, et les données issues du réseau GMAP  
214 (Jourdan et al., 2019).

### 215 **ForCEEPS : Un modèle de dynamique forestière individu-centré**

216 ForCEEPS (Morin et al., 2021) est un modèle dit de dynamique forestière (*gap-*  
217 *model*). Développé suivant les schémas de JABOWA et ForCLIM (Bugmann, 1996), il  
218 simule trois stades : l'établissement des plantules (non pris en compte dans cette étude),  
219 la croissance des individus et la mortalité. Il prédit ainsi la composition et la productivité  
220 des peuplements en prenant en compte la compétition pour la lumière entre individus, les  
221 effets du climat, et les propriétés du sol – sans intégrer explicitement les cycles  
222 biogéochimiques – à un pas de temps annuel. Dans cette étude, les paramètres  
223 nutritionnels sont fixés de façon à être non limitants dans toutes les simulations.  
224 ForCEEPS n'intègre pas explicitement l'effet fertilisant du CO<sub>2</sub> atmosphérique sur la  
225 croissance. La probabilité de mortalité augmente avec l'âge, le stress hydrique et dépend  
226 aussi de la disponibilité en lumière (Tableau 1). Le modèle se différencie de ses  
227 prédécesseurs par plusieurs aspects, en particulier sa représentation individu-centré ou  
228 l'amélioration de la compétition lumineuse. ForCEEPS fonctionne avec des placettes entre  
229 400 et 1000 m<sup>2</sup> (échelle de la surface maximale influencée par un arbre dominant), à  
230 l'intérieur desquels les conditions environnementales sont horizontalement homogènes, et  
231 où sont individualisés un certain nombre d'arbres pouvant être d'essences de dimensions  
232 et d'âges différents. Le modèle possède également son propre module de gestion  
233 (Jourdan et al., 2021), permettant de tester diverses intensités et fréquences de  
234 prélèvements.

235 Le Chêne pubescent a été intégré dans le modèle ForCEEPS (Morin et al., 2021). Le  
236 travail de validation a été effectué par comparaison entre les accroissements simulés en  
237 climat actuel et passé et des données d'accroissement IFN, mais n'a pas été validé au pas  
238 de temps annuel sur l'ensemble du territoire français par manque de données.

239 *Tableau 1 : Processus associés à la régénération, la croissance et la mortalité simulés*  
240 *dans ForCEEPS (Morin et al., 2021) et CASTANEA-SSM (Dufrêne et al., 2005), ainsi que*  
241 *leurs facteurs influents, selon le modèle. Les cases grisées correspondent aux facteurs*  
242 *influentes dans chaque modèle. Les facteurs pris en compte dans l'un des deux modèles*

243 *mais écartés de l'étude (nutriments du sol, perturbations), ne sont pas affichés.*

Stades	Facteurs	Processus simulés et leurs facteurs influents	
		CASTANEA-SSM	ForCEEPS
Établissement des semis	Indice de sécheresse	Régénération non simulée	Pluie de graines par espèce
	Température		
	Disponibilité en lumière		
	Pression du gibier		
Fonctionnement peuplement	Rayonnement	Interception (rayonnement et précipitations) Photosynthèse, Allocation du carbone Respirations (entretien et croissance) <u>Evapotranspiration</u> Bilan hydrique	Croissance réalisée en modulant la croissance potentielle (Bugmann, 1996) Bilan hydrique
	CO <sub>2</sub> atmosphérique		
	Températures		
	Propriétés des feuilles		
	Précipitations		
	Disponibilité en lumière		
Mortalité	Age	Épuisement des réserves carbonées	Augmentation de la probabilité de mortalité
	Température		
	Disponibilité en lumière		
	Indice de sécheresse		
	Stress hydrique		

## 244 2.2. Données climatiques

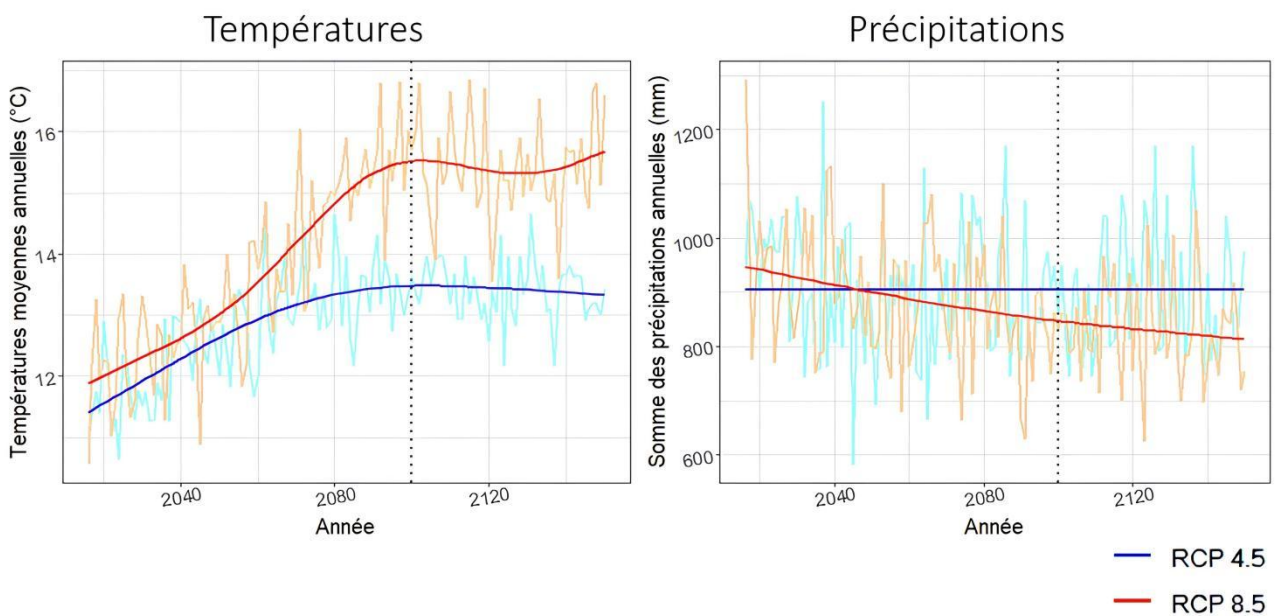
245 Afin de simuler l'évolution du climat futur sur les peuplements du territoire  
 246 métropolitain, nous avons utilisé les scénarios d'émission de gaz à effet de serre établis  
 247 par le GIEC (GIEC, 2014), de 2016 à 2100. Nous avons choisi les RCPs (*Representative*  
 248 *Concentration Pathway*) 4.5 et 8.5, c'est à dire les scénarios considérés comme les plus  
 249 plausibles jusqu'au milieu du 21<sup>ème</sup> siècle (Schwalm et al., 2020), issus du 5<sup>ème</sup> rapport du  
 250 GIEC.

251 Nous avons ensuite choisi le GCM (Global Circulation Model) HadGEM2-EC couplé  
 252 au RCM (Regional Circulation Model) RCA4 (Met Office Hadley Centre) qui a été post-  
 253 traité sur le territoire français avec une résolution spatiale de 8 km (Fargeon et al., 2020).  
 254 Considéré comme plus chaud et sec que la moyenne des modèles validés sur la zone  
 255 d'étude (Kotlarski et al., 2014; McSweeney et al., 2015), il permet de représenter les  
 256 conditions les plus extrêmes envisagées.

257 Nos simulations commençant seulement en 2020 et les variables climatiques n'ayant  
 258 été projetées que jusqu'en 2100 (Fargeon et al., 2020), nous avons prolongé les  
 259 projections des variables climatiques (températures, précipitations, ainsi que rayonnement,  
 260 humidité relative, vitesse du vent et concentration en CO<sub>2</sub>) jusqu'en 2150 avec chacun des  
 261 RCPs pour pouvoir approcher la durée des cycles sylvicoles des peuplements de chênes,  
 262 soit 130 ans (Bastien, 1997). L'après 2100 constituant un futur très lointain et hypothétique  
 263 (Easterling et al., 2024), nous avons estimé que nous ne pouvions pas présumer de la  
 264 forme des prolongements des courbes de prédiction de la température et des

265 précipitations, dont les tendances linéaires visibles au milieu du 21ème siècle ont déjà  
266 largement commencé à s'infléchir plusieurs décennies avant 2100, ce qui nous aurait  
267 conduit à devoir effectuer nous-mêmes des projections climatiques. Nous avons préféré  
268 adopter une attitude conservatrice. Pour cela, nous avons effectué un tirage aléatoire de  
269 50 années entre 2070 et 2100, avant de les ajouter à la suite des données (Figure 1).  
270 L'appellation utilisée par la suite dans l'article sera 2100(+50).

271 *Figure 1 : Température et précipitations annuelles (moyennes sur toutes les placettes)*  
272 *entre 2016 et 2100 (+ 50 ans de prolongation correspondant au climat 2070-2100) selon*  
273 *les RCP 4.5 et 8.5. Les données brutes sont séparées de la prolongation de 50 ans (2100*  
274 *– 2150) par la droite verticale en pointillés.*



275 Pour chaque placette, les réserves utiles en eau du sol ont été obtenues dans le  
276 cadre du projet Qdiv (Badeau, 2011). Elles s'échelonnent de 23 mm à 317 mm, avec une  
277 moyenne de  $129 \pm 50$  mm.

### 278 2.3. Données d'inventaire

279 Pour ne pas seulement apprécier les potentialités de l'essence dans les régions où  
280 elle est historiquement implantée, nous avons construit des jeunes peuplements fictifs  
281 tous identiques et plantés en 2020 sur tout le territoire français, qui ont ainsi constitué les  
282 peuplements initiaux des simulations. Nous nous sommes appuyés sur des données  
283 issues de jeunes peuplements existants publiées dans la littérature (Charru et al., 2012;  
284 Riou-Nivert, 2019) et par l'IFN (2006-2017) pour déterminer la densité, les hauteurs et les

285 diamètres (Figure 2a). Au total 8572 placettes fictives ont ainsi été générées - soit une  
286 placette par maille climatique. Pour diminuer le temps de calcul des modèles, nous avons  
287 ensuite sélectionné aléatoirement et réparti de manière homogène un huitième des  
288 placettes. C'est finalement 1072 placettes qui ont été initialisées pour toutes les  
289 simulations.

## 290 **2.4. Itinéraire de gestion**

291 Pour simuler les différentes gestions des peuplements, nous avons construit 18  
292 scénarios sylvicoles caractérisés par la densité de plantation (2 modalités, les mêmes sur  
293 tout le territoire), l'intensité de prélèvement (3 modalités, les mêmes sur tout le territoire),  
294 et la fréquence des coupes (3 modalités, différant dans les 3 régions considérées) (Figure  
295 2b). Pour construire les itinéraires de gestion, nous avons notamment utilisé les guides  
296 sylvicoles (Schémas Régionaux de Gestion Forestière – SRGS) des Chênes sessile,  
297 pédonculé et pubescent. Les densités de plantation et intensités de prélèvement ont été  
298 déterminées selon la littérature technique (Bastien, 2001; Molines et al., 2019), en fixant  
299 différentes surfaces terrières objectif (proxy de l'intensité de gestion): 16 m<sup>2</sup>/ha, 20 m<sup>2</sup>/ha  
300 et 25 m<sup>2</sup>/ha. Étant donné la variabilité spatiale de la croissance du Chêne pubescent, nous  
301 avons déterminé trois fréquences d'éclaircie que nous avons attribuées à chaque GRECO  
302 (Figure 2b).

303 *Figure 2 : (a) Caractéristiques initiales des peuplements fictifs dans CASTANEA-SSM et*  
304 *ForCEEPS. (b) Rotations appliquées aux peuplements, par GRECO ; ont été considérés*  
305 *les peuplements de chênes poussant dans des conditions environnementales difficiles (J-*  
306 *Méditerranée, H-Alpes, I-Pyrénées), les peuplements de chênes poussant dans des*  
307 *conditions moyennes (F-Aquitaine, G-Massif central), et les peuplements de chênes*  
308 *poussant dans des conditions plus favorables (moitié Nord : A,B,C,D,E), pour inférer des*

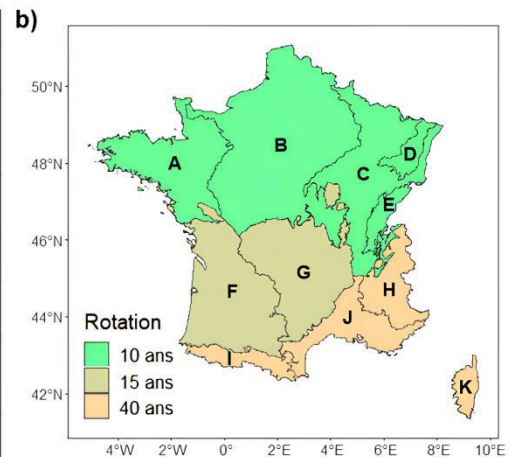
309 valeurs plausibles de hauteurs et de fréquence des coupes.

## 310 2.5. Plan de simulation

311 L'utilisation des deux modèles a permis une double comparaison des projections :  
 312 d'une part, pour évaluer leur comportement face aux mêmes conditions climatiques  
 313 (comparaison ForCEEPS - CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub>), et d'autre part, pour tester l'impact

a)

	Variable	Valeur initiale	Justification
Initialisation	Âge <sub>ini</sub>	20 ans en 2040	L'âge des arbres initialisés dans CASTANEA doit être de 20 ans minimum.
	DBH <sub>ini</sub>	Distribution normale de moyenne 13 cm et d'écart type 1,6 cm	Moyenne des diamètres des chênes pubescents de 20 ans inventoriés par l'IFN
	H <sub>ini</sub>	12 m (GRECO : A, B, C, D, E, F, G) 7.5 m (GRECO : H, I, J, K)	Moyenne des hauteurs des chênes pubescents de 20 ans inventoriés par l'IFN selon les GRECO (prise en compte des différences de fertilité stationnelle).
	N <sub>ini</sub>	1600 plants/ha 1200 plants/ha	Densités de plantation mentionnées dans la littérature technique
Gestion	G <sub>objectif</sub>	16 m <sup>2</sup> /ha 20 m <sup>2</sup> /ha 25 m <sup>2</sup> /ha	Bastien, 2001; Bastien and Turckheim, 1999; Molines et al., 2019
	Fréquence de coupe	10, 15 et 20 ans	Schémas Régionaux de Gestion Forestière (CNPF, 2005)



314 de la prise en compte du CO<sub>2</sub> dans CASTANEA (comparaison CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub> -  
 315 CASTANEA-SSM-fertiCO<sub>2</sub>). Nous avons cherché à distinguer les effets propres au climat  
 316 de ceux associés à l'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique car ces derniers sont encore  
 317 très débattus dans la littérature (Guillemot et al., 2015; Jiang et al., 2020; Laoué et al.,  
 318 2023; Walker et al., 2021). Pour évaluer l'impact du changement climatique (comparaison  
 319 ForCEEPS - CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub>), nous avons maintenu une concentration  
 320 atmosphérique en CO<sub>2</sub> constante dans CASTANEA, fixée à 412 ppm (soit la concentration  
 321 mesurée en 2020) (CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub>). Pour tester l'impact additionnel de  
 322 l'augmentation du CO<sub>2</sub> (comparaison CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub> - CASTANEA-SSM-  
 323 fertiCO<sub>2</sub>), nous avons fait évoluer cette concentration de 460 ppm en 2040 à 540 ppm en  
 324 2100 en RCP 4.5, et de 490 ppm en 2040 à 936 ppm en 2100 en RCP 8.5 dans  
 325 CASTANEA (CASTANEA-SSM-fertiCO<sub>2</sub>).

326 Pour confronter ainsi les projections, il était essentiel d'initialiser les simulations avec  
 327 les mêmes paramètres, en tenant compte des contraintes spécifiques de chaque modèle,  
 328 ce qui a conduit à réaliser toutes les simulations avec des peuplements monospécifiques,  
 329 initialisés à l'âge de 20 ans, en conditions nutritionnelles non limitantes. L'échelle  
 330 temporelle de l'étude étant celle d'une révolution et son cadre la futaie régulière, la  
 331 régénération et le devenir des peuplements post-révolution n'ont pas été pris en compte.

332 L'évolution des peuplements de Chêne pubescent a été simulée pour chacun des  
333 deux scénarios climatiques (RCP 4.5 et RCP 8.5), sur la période 2040-2100(+50).

## 334 2.6. Analyse des résultats

### 335 Survie des peuplements

336 Aborder la question du maintien des peuplements nous a permis de déterminer les  
337 régions où le Chêne pubescent pourrait s'installer naturellement ou être implanté et se  
338 maintenir. Ainsi, seuls ces peuplements, c'est-à-dire les peuplements dont les simulations  
339 s'étendent jusqu'en 2100(+50), ont été pris en compte dans la suite des analyses.

340 Pour observer l'influence du climat et des différentes gestions sur le maintien des  
341 peuplements, nous avons construit des cartes représentant la date de mort des  
342 peuplements pour chaque modèle, scénario climatique, et scénario de gestion, afin de  
343 déterminer les régions dans lesquelles les Chênes pubescents pouvaient survivre jusqu'en  
344 2100(+50) selon les simulations. Nous avons dans un deuxième temps calculé une date  
345 de mort du peuplement moyen pour chaque carte, et comparé la durée de survie des  
346 peuplements selon la gestion (intensités de prélèvement, densités initiales), le scénario  
347 climatique (RCP 4.5 et 8.5), le modèle et le scénario CO<sub>2</sub> dans CASTANEA (ForCEEPS -  
348 CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub>- CASTANEA-SSM-fertiCO<sub>2</sub>) à l'aide de modèles linéaires  
349 Gaussien (*Analysis of Variance* ANOVAs).

350 Nous avons réalisé uniquement des ANOVAs non paramétriques (test de Kruskal-  
351 Wallis puis comparaisons multiples à l'aide de tests de Wilcoxon). L'objectif de la première  
352 série d'ANOVA (équation 1) était d'étudier l'effet du type de gestion qui dépend  
353 directement du choix des gestionnaires (densité initiale et intensité de prélèvement), et la  
354 deuxième série d'ANOVA (équation 2) visait à étudier l'effet de ce qu'on appellera le type  
355 de modélisation, qui ne dépend pas des gestionnaires (scénarios climatiques, prise en  
356 compte ou non du CO<sub>2</sub> dans CASTANEA, modèle forestier utilisé).

357 Les modèles ANOVAs peuvent s'écrire de la manière suivante :

$$358 Y_{ijk} = \mu + \alpha_{ij} + E_{ijk} \quad (1)$$

359 avec :

360  $Y_{ijk}$  la date de mort du  $k$ ième peuplement avec une intensité de prélèvement  $j$  et une  
361 densité initiale  $i$

362  $\mu$  la moyenne nationale des dates de mort,

363  $\alpha_{ij}$  le terme traduisant l'effet de l'intensité de prélèvement  $j$  et l'effet de la densité initiale  $i$ ,

364  $E_{ijk}$  les résidus, suivant une loi normale d'espérance 0 et d'écart type  $\sigma$ . Pour tout  $(i, j, k)$   
365 les  $E_{ijk}$  sont identiques et indépendants.

$$366 \quad Y_{mnk} = \mu + \beta_{mn} + E_{mnk} \quad (2)$$

367 avec :

368  $Y_{mnk}$  la date de mort du  $k$ ième peuplement avec un scénario climatique  $n$  et un modèle  $m$

369  $\mu$  la moyenne nationale des dates de mort,

370  $\beta_{mn}$  le terme traduisant l'effet du scénario climatique  $n$  et l'effet du modèle  $m$ ,

371  $E_{mnk}$  les résidus, suivant une loi normale d'espérance 0 et d'écart type  $\sigma$ . Pour tout  
372  $(m, n, k)$  les  $E_{mnk}$  sont identiques et indépendants.

### 373 **Accroissement des peuplements**

374 Pour un modèle forestier (ForCEEPS/CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub>/CASTANEA-SSM-  
375 fertiCO<sub>2</sub>), une densité initiale (1200/1600 tiges/ha), une intensité de prélèvement (surface  
376 terrière objectif après coupe : 16/20/25 m<sup>2</sup>/ha), et un scénario climatique donné (RCP  
377 4.5/8.5), nous avons calculé la moyenne des accroissements en volume annuels (AccV)  
378 sur tous les peuplements présents jusqu'en 2100(+50). Pour examiner l'évolution de  
379 l'accroissement, la moyenne a été calculée sur deux périodes : le court terme 2040 – 2070  
380 et le long terme 2100(+20) – 2100(+50).

381 Nous avons exclu les GRECOs dans lesquelles moins de 10 % des peuplements  
382 survivent jusqu'en 2100(+50) pour éviter de garder des placettes qui seraient peu  
383 représentatives, c'est-à-dire dans des conditions environnementales non adaptées à  
384 l'essence. Ainsi, au total (tous modèles, scénarios climatiques et de gestion confondus),  
385 31 GRECOs sur 396 ont été écartés. Les GRECOs concernées étaient celles du Sud et  
386 de l'Ouest de la France (22 GRECOs), et cela le plus souvent avec le modèle ForCEEPS  
387 (21 GRECOs) en RCP 8.5 (25 GRECOs). Les mêmes placettes ont été exclues dans la  
388 suite des analyses.

389 Pour évaluer l'effet des différents facteurs sur l'accroissement, nous avons réalisé  
390 des ANOVAs analogues à celles décrites dans (1) et (2), la date de mort étant remplacée  
391 par la moyenne des accroissements annuels.

### 392 **Potentiel de production en volume des peuplements**

393 Pour un modèle forestier, une densité initiale, une intensité de prélèvement, et un  
394 scénario climatique donné, la moyenne des volumes totaux récoltés sur tous les  
395 peuplements présents jusqu'en 2100(+50) a été calculée.

396 Pour évaluer l'effet des différents facteurs sur le volume, nous avons réalisé des  
397 ANOVAs analogues à celles décrites dans (1) et (2), la date de mort étant remplacée par  
398 la moyenne des volumes.

### 399 **Valorisation du bois exploité**

400 Pour avoir une indication sur le type de valorisation envisageable, nous avons choisi  
401 d'analyser les diamètres des Chênes pubescents, le diamètre étant pris comme proxy de  
402 valorisation du bois. Nous avons choisi de considérer les diamètres des arbres prélevés  
403 tout au long de l'évolution des peuplements, soit tous les arbres coupés en 2080 et  
404 2100(+20), et 2100(+50). Pour un modèle forestier, une densité initiale, une intensité de  
405 prélèvement, et un scénario climatique donné, nous avons calculé la moyenne nationale  
406 des diamètres sur tous les peuplements qui se maintenaient jusqu'en 2100(+50), pour  
407 chaque année étudiée.

408 Pour évaluer l'effet des différents facteurs sur le volume, nous avons réalisé des  
409 ANOVAs analogues à celles décrites dans (1) et (2), la date de mort étant remplacée par  
410 la moyenne des diamètres.

411 Toutes les analyses ont été menées avec les packages *car* et *multcompview* du  
412 logiciel R (version 4.0.4).

## 413 **3. RÉSULTATS**

### 414 **3.1. Dans quelle mesure les peuplements purs de chênes se maintiennent-ils selon** 415 **les régions et les gestions appliquées ?**

#### 416 **Survie des peuplements**

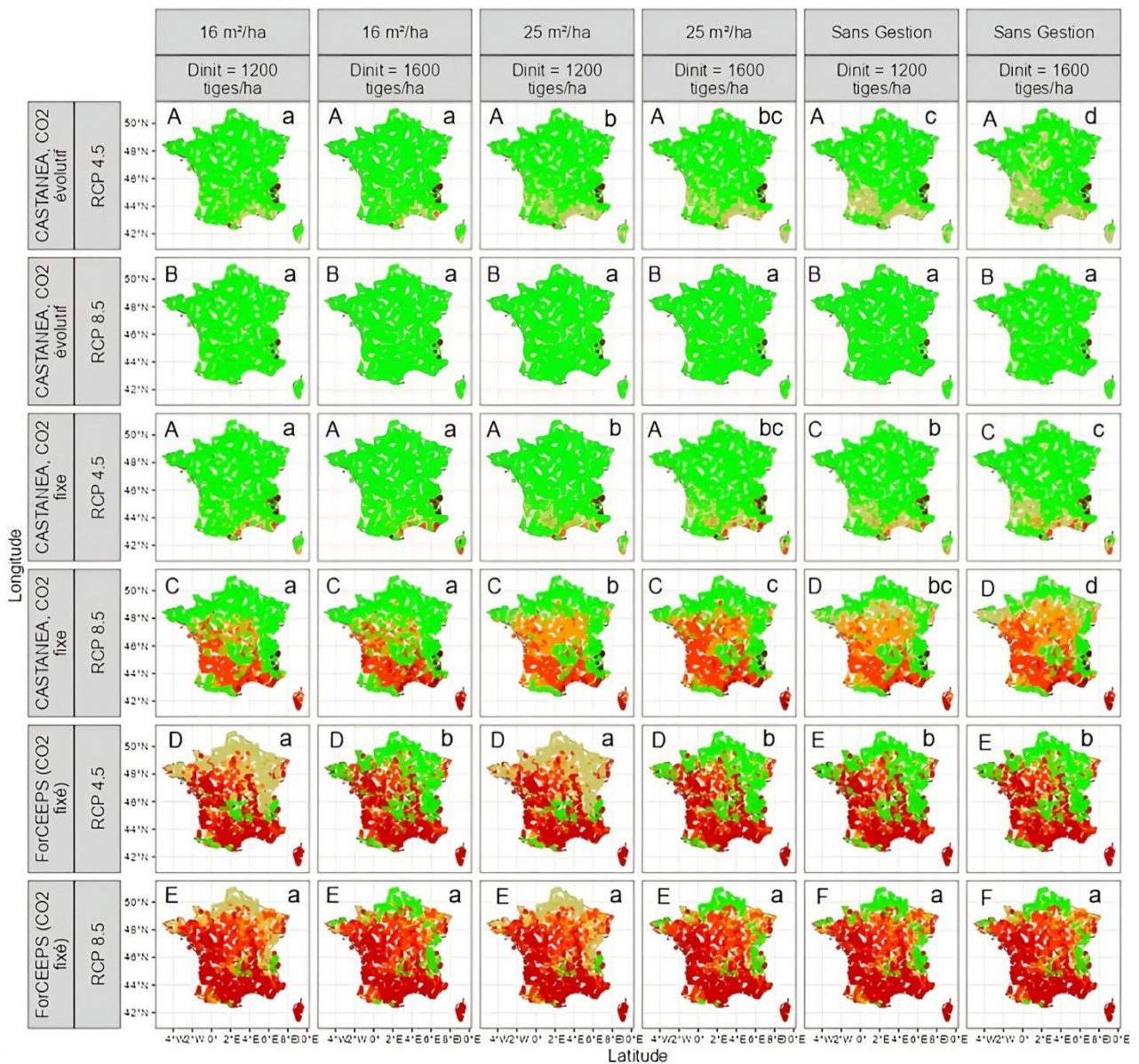
417 La première tendance qui se dégage de nos projections est l'existence d'un gradient  
418 Nord-Sud en termes de survie des peuplements (Figure 3). Dans la majorité des cas, on  
419 observe une augmentation de la mortalité aux basses latitudes en comparaison avec les  
420 hautes latitudes (Figure 3). Les massifs montagneux (Alpes, Pyrénées, Massif Central,  
421 Vosges, Jura) constituent des exceptions, indiquant l'existence de gradients d'altitude.

422 La comparaison des projections fait également apparaître des divergences. Les  
423 peuplements simulés par CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub> ont un taux de survie beaucoup plus  
424 élevé que ceux simulés par ForCEEPS (Tableau 2). Ils meurent également  
425 significativement plus tard, d'environ trois décennies (Figure 3). Le taux de survie des  
426 peuplements en RCP 4.5 est significativement plus élevé qu'en RCP 8.5, que ce soit avec

427 ForCEEPS (+ 13 ± 9 %) ou CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub> (+ 39 ± 4 %). Avec la prise en  
428 compte de l'effet fertilisation du CO<sub>2</sub> (CASTANEA-SSM-fertiCO<sub>2</sub>), l'aire de répartition  
429 potentielle du chêne pubescent s'étend par rapport à son aire potentielle actuelle (Pasta et  
430 al., 2016), et le taux de survie des peuplements en RCP 4.5 est alors moins élevé qu'en  
431 RCP 8.5 (Figure 3, Tableau 2). L'influence de la gestion (densité initiale et éclaircies) sur  
432 le taux de survie et sur la répartition spatiale est différente selon le modèle forestier, et  
433 n'est pas toujours significative. Avec CASTANEA-SSM (-noCO<sub>2</sub> ou -fertiCO<sub>2</sub>), plus la  
434 densité initiale est faible et le prélèvement est fort, meilleur est le taux de survie des  
435 peuplements (+ 7 ± 5.6 % avec une densité initiale de 1200 tiges/ha et une surface terrière  
436 objectif après coupe de 16 m<sup>2</sup>/ha, par rapport à 1600 tiges/ha et 25 m<sup>2</sup>/ha). Avec  
437 ForCEEPS, on observe un effet de la gestion à faible densité : lorsqu'il y a gestion des  
438 peuplements, une faible densité initiale s'accompagne plutôt d'une mortalité plus élevée (-  
439 20 ± 12 %) (Figure 3, Tableau 2). Avec une densité initiale de 1200 tiges/ha, les  
440 peuplements ne survivent qu'à haute altitude (1165 ± 224 m d'altitude en moyenne tous  
441 RCP confondus, contre 430 ± 42 m d'altitude en moyenne avec une densité initiale de  
442 1600 tiges/ha).

443 *Figure 3 : Cartes de maintien des peuplements de Chêne pubescent en France avec*  
444 *CASTANEA-SSM et ForCEEPS de 2040 à 2100(+50), avec et sans prise en compte de*  
445 *l'augmentation du CO<sub>2</sub> dans CASTANEA, selon plusieurs scénarios climatiques (RCP 4.5*  
446 *et 8.5), et scénarios de gestion (deux densités initiales et trois intensités de prélèvement).*  
447 *La significativité des différences de dates de mort entre les différents types de gestions*  
448 *(intensité de prélèvement et densité initiale) par type de modélisation (classé par ligne),*  
449 *est représentée par des lettres minuscules (à droite de chaque carte). La significativité des*  
450 *différences de dates de mort entre les différents types de modélisation (modèle forestier,*  
451 *scénarios climatiques et de CO<sub>2</sub>) par type de gestion (classé par colonne), est représentée*  
452 *par des lettres majuscules (à gauche de chaque carte). Les différences sont significatives*  
453 *lorsque les lettres diffèrent.*

454



Date de mort

- entre 2025 et 2050
- entre 2075 et 2100
- entre 2125 et 2150
- entre 2050 et 2075
- entre 2100 et 2125
- peuplement vivant

455 *Tableau 2 : Taux de survie (%) des peuplements de Chêne pubescent en France avec*  
 456 *CASTANEA-SSM et ForCEEPS de 2040 à 2100(+50), avec et sans prise en compte de*  
 457 *l'augmentation du CO2 dans CASTANEA, selon plusieurs scénarios climatiques (RCP 4.5*  
 458 *et 8.5), et scénarios de gestion (deux densités initiales et trois intensités de prélèvement).*  
 459 *A droite, les moyennes et écart-types des taux de survie selon le modèle.*

Modèle	RCP	16 m <sup>2</sup> /ha		20 m <sup>2</sup> /ha		25 m <sup>2</sup> /ha		
		1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	
CASTANEA-SSM-fertiCO <sub>2</sub>	RCP 4.5	0.94	0.94	0.91	0.9	0.89	0.87	95 ± 5
	RCP 8.5	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	
CASTANEA-SSM-noCO <sub>2</sub>	RCP 4.5	0.94	0.93	0.91	0.9	0.89	0.86	70 ± 21
	RCP 8.5	0.58	0.58	0.53	0.51	0.45	0.44	
<u>ForCEEPS</u>	RCP 4.5	0.08	0.36	0.08	0.36	0.08	0.36	15 ± 13
	RCP 8.5	0.03	0.14	0.03	0.15	0.03	0.14	

## 460 **Accroissement des peuplements**

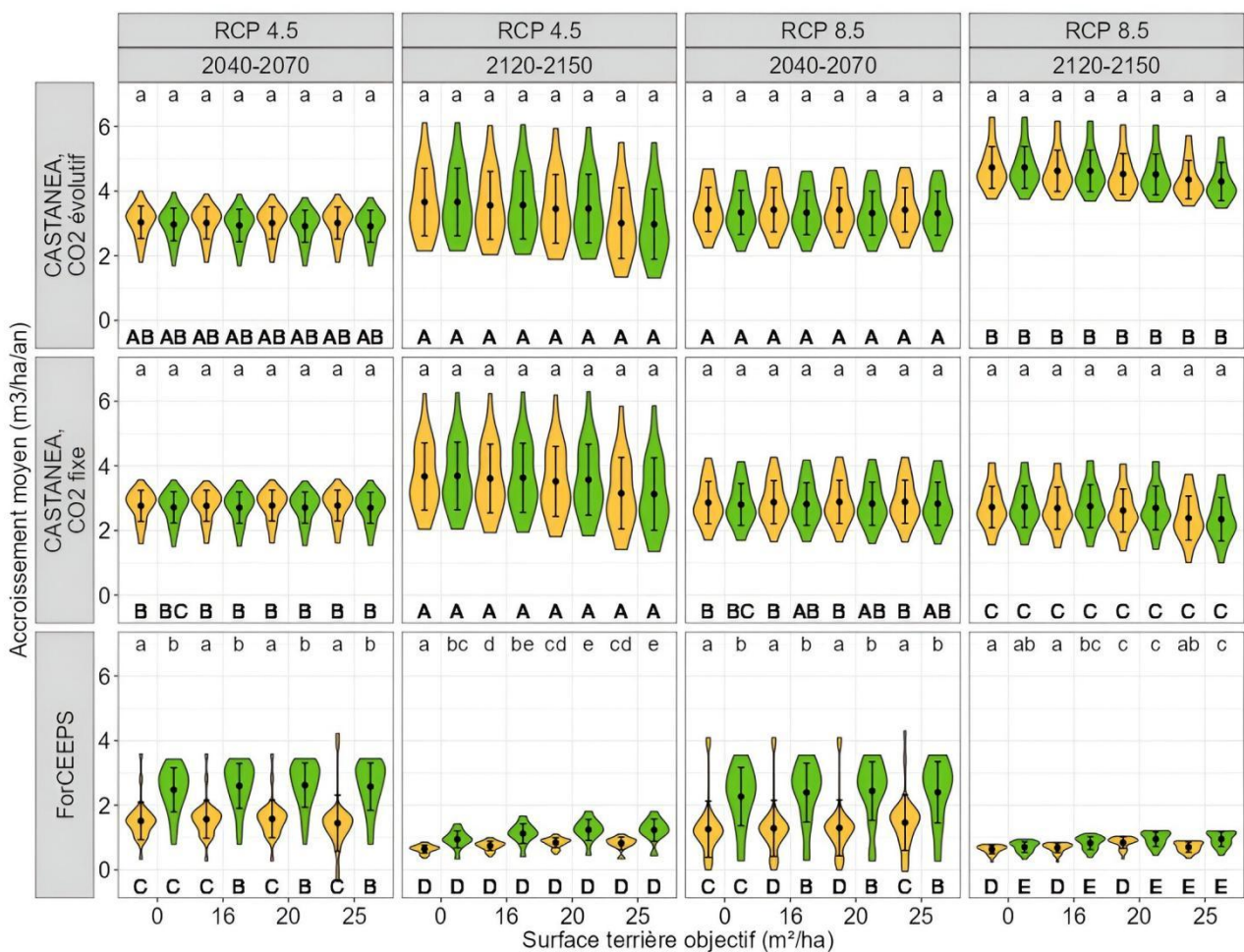
461 Les accroissements annuels moyens (*AccV*) sont compris entre 0.6 m<sup>3</sup>/ha/an et 4.7  
462 m<sup>3</sup>/ha/an (Figure 4). L'*AccV* moyen tous scénarios et modèles confondus est de 2.7 ± 1.1  
463 m<sup>3</sup>/ha/an.

464 L'*AccV* simulé avec CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub> est significativement et  
465 systématiquement plus élevé qu'avec ForCEEPS (Tableau 3), et diminue lorsqu'on passe  
466 du RCP 8.5 au RCP 4.5 (- 0.19 ± 0.1 m<sup>3</sup>/ha/an pour ForCEEPS et - 0.4 ± 0.5 m<sup>3</sup>/ha/an  
467 pour CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub>). L'effet CO<sub>2</sub> est significatif et conséquent en RCP 8.5 avec  
468 CASTANEA-SSM (+ 1.23 ± 0.7 m<sup>3</sup>/ha/an) ; il l'est moins en RCP 4.5 (+ 0.66 ± 0.8  
469 m<sup>3</sup>/ha/an), surtout à la fin de la période de simulation (2100(+20) - 2100(+50)). L'*AccV* est  
470 encore plus élevé lorsque le CO<sub>2</sub> est pris en compte dans CASTANEA et dans ce cas, il  
471 augmente lorsqu'on passe du RCP 8.5 au RCP 4.5. (+ 0.73 ± 0.4 m<sup>3</sup>/ha/an) (Figure 4). En  
472 matière de gestion, on remarque que les effets de la densité initiale et de l'intensité de  
473 prélèvement sur l'accroissement ne sont jamais significatifs avec CASTANEA-SSM, que le  
474 CO<sub>2</sub> soit pris en compte ou non. Par contre avec ForCEEPS, les accroissements sont  
475 presque toujours significativement plus élevés lorsque la densité initiale est plus élevée (+  
476 0.65 ± 0.4 m<sup>3</sup>/ha/an). Les gestions avec les surfaces terrières objectifs les plus élevées  
477 entraînent généralement des accroissements légèrement plus élevés (+ 0.2 ± 0.09  
478 m<sup>3</sup>/ha/an) (Figure 4).

479 *Figure 4 : AccV moyens des peuplements de Chêne pubescent en France avec*  
480 *CASTANEA-SSM et ForCEEPS, avec et sans prise en compte de l'augmentation du CO<sub>2</sub>*  
481 *dans CASTANEA, selon plusieurs scénarios climatiques (RCP 4.5 et 8.5), et scénarios de*  
482 *gestion (deux densités initiales et trois intensités de prélèvement), sur deux périodes*  
483 *(2040-2070 et 2100(+20)-2100(+50)). Les moyennes sont représentées par des points*  
484 *noirs et les écart-types par des barres noires. La significativité des différences*  
485 *d'accroissements entre les différents types de gestions (intensité de prélèvement et*

486 densité initiale) par type de modélisation est représentée par des lettres minuscules. La  
 487 significativité des différences d'accroissements entre les différents types de modélisation  
 488 (modèle forestier, scénarios climatiques et de CO<sub>2</sub>) par type de gestion est représentée  
 489 par des lettres majuscules. Les différences sont significatives lorsque les lettres diffèrent.  
 490 En jaune la densité initiale de 1200 tiges/ha, en vert la densité initiale de 1600 tiges/ha.

491 **Tableau 3 : AccV moyens (m<sup>3</sup>/ha/an) des peuplements de Chêne pubescent en France**  
 492 **avec CASTANEA-SSM et ForCEEPS de 2040 à 2100(+50), avec et sans prise en compte**  
 493 **de l'augmentation du CO<sub>2</sub> dans CASTANEA, selon plusieurs scénarios climatiques (RCP**  
 494 **4.5 et 8.5), et scénarios de gestion (deux densités initiales et trois intensités de**



495 prélèvement). A droite, les moyennes et écart-types des accroissements selon le modèle.

Modèle	RCP	16 m <sup>2</sup> /ha		20 m <sup>2</sup> /ha		25 m <sup>2</sup> /ha		
		1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	
CASTANEA-SSM-fertiCO <sub>2</sub>	RCP 4.5	3.3 ± 1.4	3.3 ± 1.4	3.3 ± 1.4	3.3 ± 1.4	3.2 ± 1.3	3.2 ± 1.3	3.7 ± 0.6
	RCP 8.5	4.1 ± 1.4	4 ± 1.5	4 ± 1.4	4 ± 1.4	4 ± 1.4	3.9 ± 1.4	
CASTANEA-SSM-noCO <sub>2</sub>	RCP 4.5	3.2 ± 1.3	3.2 ± 1.3	3.2 ± 1.3	3.2 ± 1.3	3.1 ± 1.3	3.1 ± 1.3	3.0 ± 0.4
	RCP 8.5	2.8 ± 1.2	2.8 ± 1.2	2.8 ± 1.2	2.8 ± 1.2	2.8 ± 1.2	2.8 ± 1.2	
ForCEEPS	RCP 4.5	1.1 ± 0.7	1.7 ± 0.8	1.2 ± 0.7	1.9 ± 0.9	1.2 ± 0.8	1.9 ± 1	1.4 ± 0.7
	RCP 8.5	0.9 ± 0.7	1.5 ± 0.9	1 ± 0.8	1.6 ± 1	1.1 ± 0.9	1.7 ± 1	

496 **3.2. Quel potentiel de production pour les peuplements purs de Chêne pubescent**  
497 **qui se maintiennent ?**

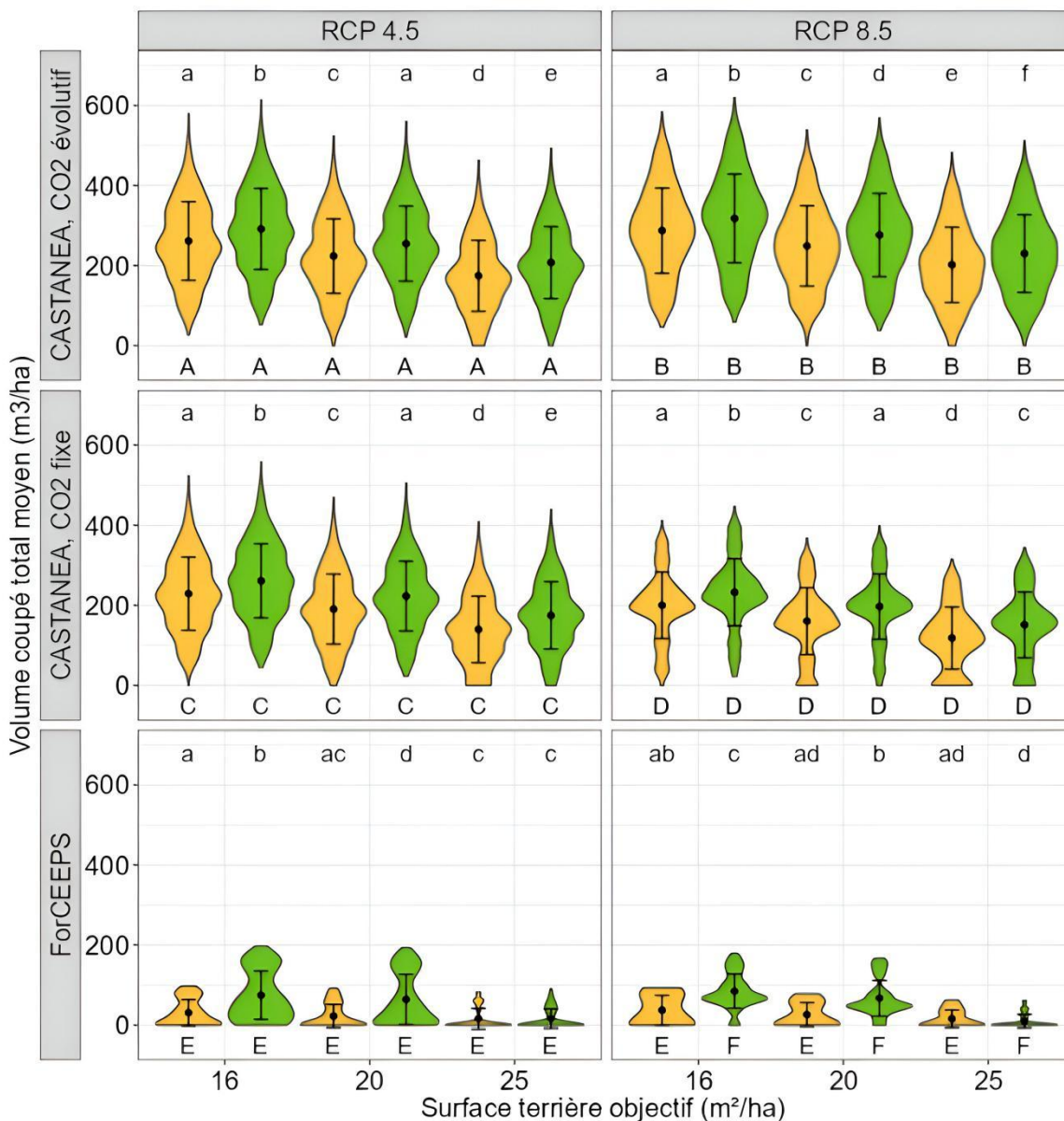
498 **Production en volume des peuplements**

499 Le volume récolté ( $V_r$ ) s'élève en moyenne à  $1.4 \pm 0.9$  m<sup>3</sup>/ha/an. Le Centre-Nord, le  
500 Grand-Est, le Grand-Ouest et le Massif Central sont les régions dans lesquelles les  
501 peuplements sont les plus productifs (volumes multipliés par deux par rapport aux autres  
502 régions). Comme attendu, l'augmentation de l'intensité de prélèvement et de la densité  
503 initiale sont associées à une augmentation de la récolte de bois. L'effet de la gestion est  
504 plus visible sur le  $V_r$  que sur l'AccV. Les volumes les plus élevés sont obtenus avec les  
505 intensités de prélèvement les plus fortes quelles que soient les projections :  $+0.78 \pm 0.01$   
506 m<sup>3</sup>/ha/an avec CASTANEA-SSM-fertiCO<sub>2</sub>,  $+0.77 \pm 0.03$  m<sup>3</sup>/ha/an avec CASTANEA-SSM-  
507 noCO<sub>2</sub>,  $+0.39 \pm 0.3$  m<sup>3</sup>/ha/an avec ForCEEPS si on compare les itinéraires de gestion à  
508 surface terrière objectif après coupe de 16 m<sup>2</sup>/ha par rapport à 25 m<sup>2</sup>/ha. A densité initiale  
509 identique, sur l'ensemble de la période de simulation, un peuplement éclairci lorsque la  
510 surface terrière dépasse 16 m<sup>2</sup>/ha produit en moyenne  $71 \pm 26$  m<sup>3</sup>/ha de plus qu'un  
511 peuplement éclairci lorsque la surface terrière dépasse 25 m<sup>2</sup>/ha (Figure 5, Tableau 4).  
512 L'augmentation du volume récolté est également corrélée à l'augmentation de la densité  
513 initiale bien qu'une forte densité ne soit pas forcément associée à une meilleure survie du  
514 peuplement (cf. paragraphe 3.1) : augmentation de  $0.3 \pm 0.02$  m<sup>3</sup>/ha/an avec CASTANEA-  
515 SSM, et de  $0.25 \pm 0.2$  m<sup>3</sup>/ha/an avec ForCEEPS, si on compare les itinéraires de gestion  
516 à densité initiale de 1600 tiges/ha par rapport à 1200 tiges/ha. A intensité de prélèvement  
517 identique, sur l'ensemble de la période de simulation, un peuplement initialisé avec 1600  
518 tiges/ha produit en moyenne  $30 \pm 13$  m<sup>3</sup>/ha de plus qu'un peuplement initialisé avec 1200  
519 tiges/ha. (Figure 5).

520 Au-delà de ces tendances, les  $V_r$  diffèrent significativement selon les modèles, les  
521 scénarios climatiques et la prise en compte du CO<sub>2</sub>. Lorsque l'effet CO<sub>2</sub> n'est pas pris en

522 compte, les  $V_r$  simulés avec CASTANEA-SSM sont en moyenne significativement plus  
523 élevés qu'avec ForCEEPS (Tableau 4). En RCP 8.5, ils diminuent ( $- 0.24 \pm 0.03 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$ ),  
524 alors qu'ils y augmentent légèrement avec ForCEEPS lorsque la densité initiale est élevée  
525 ( $+ 0.02 \pm 0.07 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$ ). Avec l'effet fertilisant du  $\text{CO}_2$ , ils augmentent encore davantage  
526 ( $2.26 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$ ), surtout dans le cas du RCP 8.5 ( $+ 0.23 \pm 0.02 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{an}$  par rapport au  
527 RCP 4.5).

528 *Figure 5 : Volumes annuels coupés moyens des peuplements de chêne pubescent en*  
529 *France avec CASTANEA-SSM et ForCEEPS de 2040 à 2100(+50), avec et sans prise en*  
530 *compte de l'augmentation du  $\text{CO}_2$  dans CASTANEA, selon plusieurs scénarios climatiques*  
531 *(RCP 4.5 et 8.5), et scénarios de gestion (deux densités initiales et trois intensités de*  
532 *prélèvement). Les moyennes sont représentées par des points noirs et les écart-types par*  
533 *des barres noires. La significativité des différences de volumes coupés entre les différents*  
534 *types de gestions (intensité de prélèvement et densité initiale) par type de modélisation est*  
535 *représentée par des lettres minuscules. La significativité des différences de volumes*  
536 *coupés entre les différents types de modélisation (modèle forestier, scénarios climatiques*  
537 *et de  $\text{CO}_2$ ) par type de gestion est représentée par des lettres majuscules. Les différences*  
538 *sont significatives lorsque les lettres diffèrent. En jaune la densité initiale de 1200 tiges/ha,*  
539 *en vert la densité initiale de 1600 tiges/ha.*



540 *Tableau 4 : Volumes annuels récoltés moyens (m<sup>3</sup>/ha/an) des peuplements de chêne*  
 541 *pubescent en France avec CASTANEA-SSM et ForCEEPS de 2040 à 2100(+50), avec et*  
 542 *sans prise en compte de l'augmentation du CO2 dans CASTANEA, selon plusieurs*  
 543 *scénarios climatiques (RCP 4.5 et 8.5), et scénarios de gestion (deux densités initiales et*  
 544 *trois intensités de prélèvement). A droite, les moyennes et écart-types des volumes selon*

Modèle	RCP	16 m <sup>2</sup> /ha		20 m <sup>2</sup> /ha		25 m <sup>2</sup> /ha		
		1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	
CASTANEA-SSM-fertiCO2	RCP 4.5	2.4	2.7	2	2.3	1.6	1.9	2.3 ± 0.4
	RCP 8.5	2.6	2.9	2.3	2.5	1.8	2.1	
CASTANEA-SSM-noCO2	RCP 4.5	2.1	2.4	1.7	2	1.3	1.6	1.8 ± 0.4
	RCP 8.5	1.8	2.1	1.5	1.8	1.1	1.4	
ForCEEPS	RCP 4.5	0.3	0.7	0.2	0.6	0.1	0.1	0.3 ± 0.3
	RCP 8.5	0.3	0.8	0.2	0.6	0.1	0.1	

545 *le modèle.*

546 **Valorisation du bois des arbres récoltés : proxy diamètres moyens**

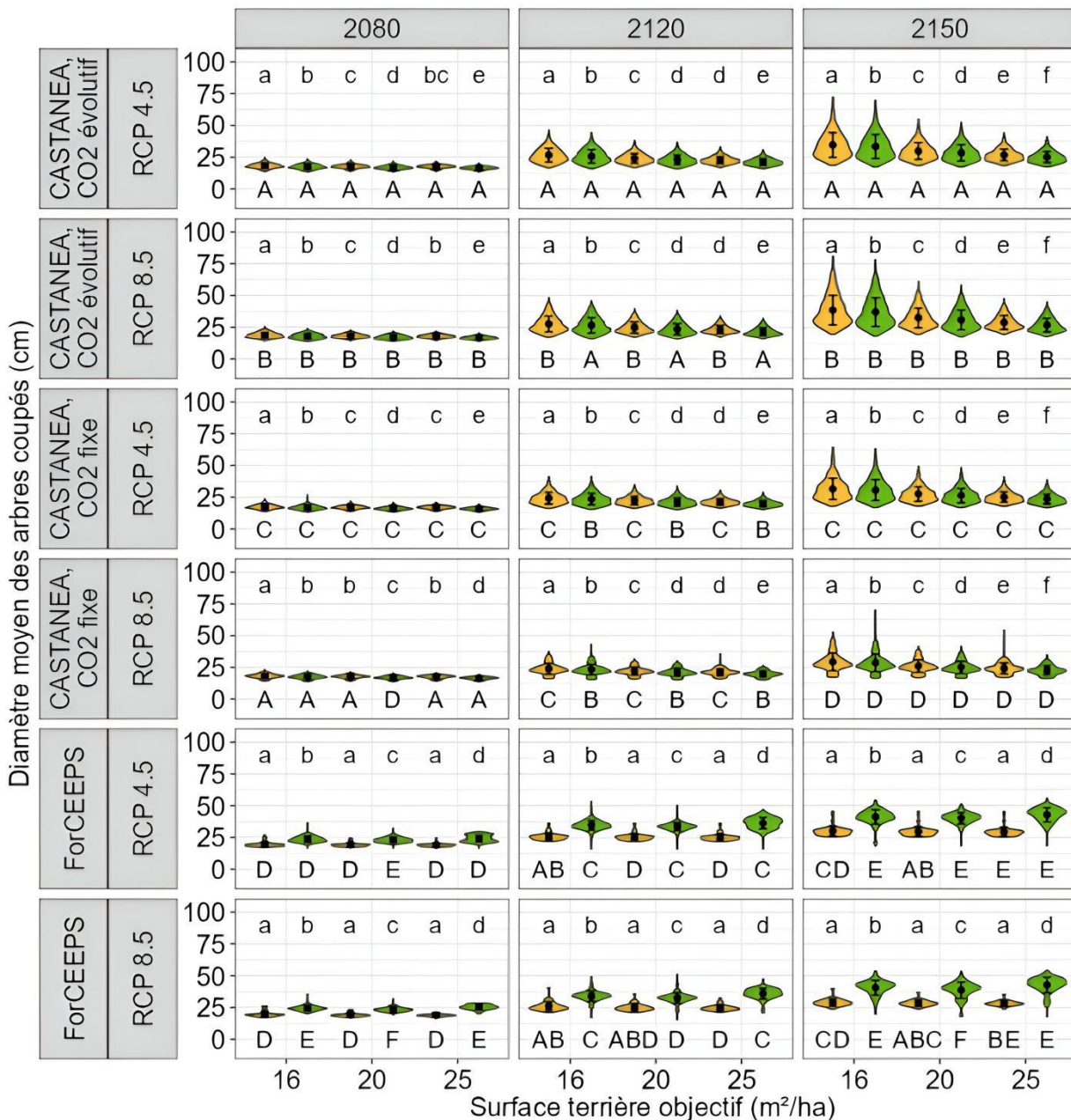
547 Initialement de  $13 \pm 2$  cm (20 ans), le diamètre du Chêne pubescent moyen toutes  
548 projections confondues atteint  $18.8 \pm 3$  cm en 2080 (60 ans),  $25.4 \pm 5$  cm en 2100(+20)  
549 (100 ans), et  $30.9 \pm 6$  cm en 2100(+50) (130 ans) (Figure 6).

550 CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub> prédit des diamètres inférieurs de  $8,3 \pm 4,6$  cm par rapport  
551 à ForCEEPS. La prise en compte du CO<sub>2</sub> augmente les diamètres de  $4.3 \pm 3.5$  cm dans  
552 CASTANEA-SSM (Tableau 5). La diminution des diamètres en RCP 8.5 par rapport au  
553 RCP 4.5 ( $-1.44 \pm 0.6$  cm en 2100(+50)) est toujours significative avec CASTANEA-SSM-  
554 noCO<sub>2</sub>, mais pas toujours avec ForCEEPS (Figure 6). Au contraire, les diamètres  
555 augmentent significativement en RCP 8.5 avec CASTANEA-SSM-fertiCO<sub>2</sub> ( $+2.7 \pm 1$  cm en  
556 2100(+50)). Les effets de la gestion sur les diamètres avec les deux modèles semblent en  
557 accord avec les effets observés sur les volumes. Avec CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub>, les  
558 intensités de prélèvement les plus élevées conduisent aux diamètres les plus importants,  
559 et la prise en compte du CO<sub>2</sub> ne modifie pas cette tendance ( $+4 \pm 3$  cm en passant de 25  
560 m<sup>2</sup>/ha à 16 m<sup>2</sup>/ha de surface terrière objectif après coupe). C'est également le cas avec  
561 les densités initiales faibles ( $+1 \pm 0.4$  cm avec une densité initiale de 1200 tiges/ha par  
562 rapport à 1600 tiges/ha) (Figure 6). Avec ForCEEPS, on observe une différence  
563 significative dépendant de l'intensité de prélèvement, mais uniquement lorsque la densité  
564 initiale est élevée (1600 tiges/ha), sans toutefois qu'une tendance se dégage ( $+1.15 \pm 0.5$   
565 cm en passant de 16 m<sup>2</sup>/ha à 20 m<sup>2</sup>/ha de surface terrière objectif après coupe,  $-1.5 \pm 0.7$   
566 cm en passant de 16 m<sup>2</sup>/ha à 25 m<sup>2</sup>/ha de surface terrière objectif après coupe). Les  
567 densités initiales faibles conduisent très nettement à des diamètres significativement  
568 moins gros ( $-8.5 \pm 3$  cm) (Figure 6).

569 Enfin, on observe également qu'avec CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub>, la variabilité des  
570 diamètres augmente avec la diminution de l'intensité de prélèvement et de la densité  
571 initiale alors qu'avec ForCEEPS, elle dépend surtout de la densité initiale (plus forte  
572 variabilité avec une densité initiale élevée). La prise en compte du CO<sub>2</sub> dans CASTANEA-  
573 SSM ne modifie pas non plus cette tendance.

574 *Figure 6 : Diamètres moyens des chênes pubescents récoltés en 2080, 2100(+20) et*  
575 *2100(+50) en France avec CASTANEA-SSM et ForCEEPS, avec et sans prise en compte*  
576 *de l'augmentation du CO<sub>2</sub> dans CASTANEA, selon plusieurs scénarios climatiques (RCP*  
577 *4.5 et 8.5), et scénarios de gestion (deux densités initiales et trois intensités de*

578 *prélèvement). Les moyennes sont représentées par les points noirs et les écart-types des*  
 579 *barres noires. La significativité des différences de diamètres entre les différents types de*  
 580 *gestions (intensité de prélèvement et densité initiale) par type de modélisation est*  
 581 *représentée par des lettres minuscules. La significativité des différences de diamètres*  
 582 *entre les différents types de modélisation (modèle forestier, scénarios climatiques et de*  
 583 *CO<sub>2</sub>) par type de gestion est représentée par des lettres majuscules. Les différences sont*



584 *significatives lorsque les lettres diffèrent. En jaune la densité initiale de 1200 tiges/ha, en*  
 585 *vert la densité initiale de 1600 tiges/ha.*

586 *Tableau 5 : Diamètres moyens (cm) des chênes pubescents récoltés en 2100(+50) en*  
 587 *France avec CASTANEA-SSM et ForCEEPS, avec et sans prise en compte de*  
 588 *l'augmentation du CO<sub>2</sub> dans CASTANEA, selon plusieurs scénarios climatiques (RCP 4.5*

589 *et 8.5), et scénarios de gestion (deux densités initiales et trois intensités de prélèvement).*  
 590 *A droite, les moyennes et écart-types des diamètres selon le modèle.*

Modèle	RCP	16 m <sup>2</sup> /ha		20 m <sup>2</sup> /ha		25 m <sup>2</sup> /ha		
		1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	1200 tiges/ha	1600 tiges/ha	
CASTANEA-SSM-fertiCO2	RCP 4.5	34.6	33.4	29.7	28.4	26.7	25	31.0 ± 4.2
	RCP 8.5	38.4	36.9	32.4	30.7	28.7	26.7	
CASTANEA-SSM-noCO2	RCP 4.5	31.6	30.6	27.5	26.3	25.1	23.6	26.7 ± 2.8
	RCP 8.5	29.3	28.6	26	25.1	24.2	22.7	
ForCEEPS	RCP 4.5	29.9	41.1	29.6	40.1	29.3	42.8	35 ± 6.3
	RCP 8.5	28.9	40.6	28.4	38.6	28.2	42.7	

## 591 4. DISCUSSION

### 592 4.1 Le Chêne pubescent, essence prometteuse en climat océanique et continental, 593 avec une production de bois favorisée en sylviculture dynamique

594 Si l'amplitude des zones de survie varie selon les projections, la majorité d'entre elles  
 595 s'accordent sur le fait que le Chêne pubescent se maintient dans les régions de latitude ou  
 596 d'altitude plus élevées qu'aujourd'hui (Figure 3). Dans les régions méditerranéennes et du  
 597 Sud-Ouest, le taux de survie au bout de 130 ans de simulation est plus faible. Si ces  
 598 résultats ne souffrent pas d'ambiguïté, ils doivent pourtant être utilisés avec précaution,  
 599 surtout dans la comparaison avec d'autres études, car il existe peu d'études sur le  
 600 maintien des essences et lorsqu'elles existent, la méthode adoptée est différente  
 601 (essences, emprise géographique et modèles différents) (Bertrand et al., 2012; Şimonca  
 602 et al., 2019). L'évolution de la présence du Chêne pubescent a surtout été étudiée dans  
 603 les Alpes italiennes (Vacchiano and Motta, 2015) et montre que la probabilité de présence  
 604 du Chêne pubescent y augmente entre 2000 et 2080, ce qui est en accord avec nos  
 605 résultats en zone alpine.

606 L'amplitude géographique et altitudinale du maintien des peuplements de Chênes  
 607 pubescents en place simulés sur la France varie légèrement selon la densité initiale du  
 608 peuplement et le dynamisme de la gestion. Avec CASTANEA-SSM par exemple, la  
 609 mortalité du Chêne pubescent diminue avec l'intensité de prélèvement, c'est-à-dire que  
 610 plus la gestion sylvicole est dynamique, plus les peuplements meurent tardivement et plus  
 611 il y a de peuplements vivants en 2100(+50) (Figure 3, Tableau 2). Ce résultat peut  
 612 s'expliquer par le fait que des éclaircies plus fortes diminuent le volume de biomasse et  
 613 donc la respiration de maintenance sans diminuer la photosynthèse (car le LAI revient

614 rapidement à sa valeur initiale après coupe); ainsi, la disponibilité en carbone pour la  
615 croissance et les réserves augmentent, ce qui diminue la mortalité (Guillemot et al., 2014).  
616 L'amélioration de la résilience d'un peuplement par la réduction de la densité de tiges à  
617 l'hectare (puisque celle-ci augmente les ressources disponibles pour chaque individu) a  
618 également été mise en évidence dans la littérature pour d'autres essences (Gyenge et al.,  
619 2011; Moreno and Cubera, 2008; Zhang et al., 2019).

620 Dans une étude précédente (Carme, 2021), nous avons réalisé des projections pour  
621 les Chênes sessile et pédonculé. Elles faisaient état de tendances similaires, avec  
622 toutefois des taux de survie plus faibles et une diminution de l'accroissement plus  
623 importante. Cette différence peut s'expliquer par l'intégration dans les modèles forestiers  
624 de différences d'autoécologie et de physiologie entre les différentes essences de chênes,  
625 les différences de résistance à la sécheresse entre Chênes pubescent, sessile et  
626 pédonculé ayant pu être mises en évidence grâce à des méta-analyses et des mesures de  
627 terrain (Niinemets and Valladares, 2006).

628 En moyenne sur l'ensemble de la période de simulation, le volume de bois prélevé  
629 s'élève à  $1.8 \pm 0.4$  m<sup>3</sup>/ha/an (CASTANEA-SSM-noCO<sub>2</sub>),  $0.4 \pm 0.2$  m<sup>3</sup>/ha/an (ForCEEPS),  
630 et  $2.3 \pm 0.4$  m<sup>3</sup>/ha/an (CASTANEA-SSM-fertiCO<sub>2</sub>), tous scénarios climatiques et sylvicoles  
631 confondus. Actuellement, le volume de Chêne pubescent récolté dans des peuplements  
632 purs s'élève à  $0.4 \pm 0.3$  m<sup>3</sup>/ha/an en France (2023, OCRE-IGN). Ce peut donc être  
633 suffisant pour approvisionner la filière associée au Chêne pubescent à l'avenir, mais pas  
634 la filière associée aux Chênes sessile et pédonculé dans le cas d'une substitution  
635 totale d'essence. En effet, actuellement, le volume de Chêne sessile prélevé dans les  
636 peuplements purs en France s'élève à  $2.9 \pm 0.6$  m<sup>3</sup>/ha/an et celui du Chêne pédonculé à  
637  $1.8 \pm 0.6$  m<sup>3</sup>/ha/an (2023, OCRE-IGN). En parallèle, les projections montrent une  
638 diminution possible des accroissements de ces deux espèces d'un facteur 4 entre 2040 et  
639 2100(+50) (Carme, 2021).

640 Les diamètres des Chênes pubescent prédits par les deux modèles (en moyenne  $34$   
641  $\pm 5$  cm en fin de simulation) sont plus faibles que ceux observés chez les Chênes sessile  
642 et pédonculé, soit 60-80 cm après 90-180 ans de croissance avec une gestion dynamique  
643 (Lemaire, 2010). Ce format de grumes de chênes reste en partie valorisable en bois  
644 d'œuvre si le bois est de qualité, avec des diamètres supérieurs à 20 cm (Biomasse  
645 Normandie, 2021). En moyenne, les projections de ForCEEPS indiquent que les Chênes  
646 pubescents seraient valorisables en bois d'œuvre à partir de 2080, et celles de  
647 CASTANEA-SSM à partir de 2100(+30).

648           Cependant, malgré ces similitudes, les prédictions des modèles divergent sur les  
649 quatre variables étudiées (survie, accroissement, volume, diamètre). Cela pose question  
650 quant aux incertitudes associées à leurs résultats et plus largement à l'utilisation d'un  
651 nombre limité de modèles pour guider les orientations stratégiques de la gestion des forêts.

## 652 **4.2 Les limites de l'utilisation de la modélisation comme outil d'aide à la décision**

653           Comme dans toute étude impliquant des projections, il est nécessaire d'interpréter  
654 ces résultats avec prudence : les projections des impacts du changement climatique sur  
655 les forêts sont toujours associées à de grandes incertitudes car elles sont issues d'une  
656 chaîne de modélisation dans laquelle les erreurs et imprécisions peuvent s'accumuler  
657 (Reyer, 2013). Ces incertitudes cumulées peuvent être importantes et représenter une  
658 variation de plus de 25% sur le stock final de bois (Huber et al., 2021).

### 659 **L'importance du choix des modèles**

660           En amont de la chaîne de modélisation, le choix des scénarios et modèles  
661 climatiques peut avoir un impact considérable sur les projections des modèles de  
662 végétation (Reyer et al., 2014). En l'occurrence, le modèle HadGEM2-ES utilisé ici est  
663 considéré comme sec, il est donc possible qu'il ait surestimé la sévérité des conditions  
664 futures.

665           Le choix des modèles forestiers a également un impact très important puisque les  
666 projections varient selon le type et le fonctionnement du modèle. En effet, la dynamique  
667 des écosystèmes forestiers dépend de multiples processus complexes qui sont  
668 difficilement tous intégrables dans un modèle unique. Par conséquent, les modèles  
669 peuvent être très différents dans la représentation de ces processus en fonction des  
670 questions auxquelles ils répondent. Dans notre étude, cet impact est particulièrement  
671 visible lorsqu'on examine la variabilité des résultats avec chacune des versions de  
672 CASTANEA-SSM (-fertiCO<sub>2</sub> et -noCO<sub>2</sub>). En effet, la prise en compte ou non de l'effet  
673 fertilisant du CO<sub>2</sub> atmosphérique dans les projections des modèles forestiers en particulier  
674 dans CASTANEA-SSM constitue un facteur explicatif important de la divergence des  
675 projections dans notre étude. De manière similaire, Cheaib et al., (2012) ont notamment  
676 observé sur plusieurs modèles une diminution des aires de répartition en l'absence d'effet  
677 fertilisant du CO<sub>2</sub>, et une stagnation voire une expansion en le prenant en compte. Une  
678 telle différence soulève deux questions : (i) quelle est l'influence réelle de la fertilisation  
679 des forêts par le CO<sub>2</sub> ? et (ii) comment sont représentés les effets du CO<sub>2</sub> dans les  
680 modèles ? De nombreux articles soulignent l'existence d'une fertilisation croissante des

681 forêts par le CO<sub>2</sub> atmosphérique en s'intéressant notamment à l'augmentation observée  
682 de la photosynthèse et de la croissance depuis l'époque préindustrielle (Walker et al.,  
683 2021). Cependant, l'importance de cette influence reste contestée par plusieurs études,  
684 principalement à cause de : (i) la limitation induite par les nutriments du sol (Jiang et al.,  
685 2020), (ii) l'indépendance partielle entre les processus d'acquisition de carbone et de  
686 croissance (Guillemot et al., 2015), et (iii) l'influence de la sécheresse (Laoué et al., 2023),  
687 notamment à travers le processus de cavitation qui a un rôle particulièrement important  
688 (Mantova et al., 2022) qui n'est pas explicitement simulé par CASTANEA-SSM et  
689 ForCEEPS. Au vu de l'absence de consensus, il nous semble prudent de considérer les  
690 deux hypothèses avec la même attention (avec et sans prise en compte de l'effet fertilisant  
691 du CO<sub>2</sub>). Cependant, l'analyse de la représentation du CO<sub>2</sub> dans CASTANEA-SSM serait  
692 très pertinente dans la perspective du développement des versions ultérieures du modèle.

693 La divergence des projections qui n'incluent pas l'effet de l'augmentation du CO<sub>2</sub>  
694 s'explique aussi par les différences entre CASTANEA-SSM et ForCEEPS. En effet,  
695 CASTANEA-SSM est un modèle écophysologique à visée mécaniste, basé sur  
696 l'explicitation de processus à des échelles fines (principalement les processus associés à  
697 la mort par épuisement des réserves carbonées). En tant que modèle de dynamique  
698 forestière (*gap-model*), ForCEEPS quant à lui est en partie basé sur des relations  
699 empiriques donc davantage déterministe (Morin et al., 2021). Par ailleurs, il prend en  
700 compte les interactions inter-individuelles (compétition), et intègre une sensibilité à la  
701 sécheresse dans son ensemble (quel que soit le processus impliqué, même s'il n'est pas  
702 explicitement décrit, comme la cavitation par exemple). Ces différences peuvent expliquer  
703 qu'il estime des morts plus fréquentes et précoces des peuplements que CASTANEA-  
704 SSM (Cheaib et al., 2012; Mantova et al., 2022).

705 Enfin, le choix de CASTANEA-SSM a orienté notre étude vers les peuplements  
706 monospécifiques équiennes gérés de manière régulière et sans régénération ce qui ne  
707 permet de traiter qu'une partie des gestions sylvicoles possibles, et vers l'analyse des  
708 effets graduels du climat uniquement (sol et perturbations non pris en compte). Or, la  
709 composition des peuplements risque d'être fortement impactée par le changement  
710 climatique (García-Valdés et al., 2020; Jourdan et al., 2021), et l'augmentation de la  
711 diversité en termes d'essence et de structure pourrait augmenter la stabilité et la résilience  
712 des écosystèmes (Jandl et al., 2019). L'étude des peuplements complexes en termes de  
713 structure et d'essence s'impose de plus en plus comme une nécessité, tout comme l'étude  
714 de la régénération, qui est cruciale pour la résilience des écosystèmes forestiers, mais  
715 dont la réponse au changement climatique reste encore peu étudiée (Albrich et al., 2020;

716 Walck et al., 2011). De même, les sols forestiers peinent à être intégrés dans les modèles,  
717 malgré leur rôle crucial (ils déterminent notamment la productivité d'un peuplement et le  
718 choix des essences) (CNPF, 2015). En cause, l'absence de cartes détaillées des  
719 propriétés spécifiques des sols nécessaires pour estimer leur dynamique, qui rend difficile  
720 la modélisation des flux de nutriments et la validation rigoureuse des modèles (Paré and  
721 Thiffault, 2016). Enfin, si les perturbations (incendies, tempêtes, ravageurs ou maladies,  
722 par exemple) et leurs interactions avec le changement climatique influencent beaucoup les  
723 écosystèmes forestiers, elles restent encore mal comprises et insuffisamment intégrées,  
724 surtout dans les modèles mécanistes (Seidl et al., 2017, 2011). Ces éléments offrent des  
725 perspectives intéressantes à explorer dans des études ultérieures, notamment grâce à  
726 ForCEEPS, qui est particulièrement adapté à la simulation de peuplements hétérogènes  
727 en termes de structure et d'essences sur plusieurs générations, et qui intègre une prise en  
728 compte des contraintes nutritionnelles et des perturbations (Morin et al., 2021). La  
729 capacité d'adaptation des arbres, intégrée par CASTANEA-SSM, représente un autre  
730 aspect fondamental de cette problématique qu'il est essentiel de prendre en compte.

### 731 **Paramétrisation et accessibilité des données**

732 La qualité des modèles dépend fortement de la qualité et de la quantité des données  
733 utilisées pour les paramétrer, et est donc tributaire des données de terrain. Jusqu'à  
734 présent, ces données ont surtout été recueillies sur les essences les plus répandues et à  
735 fort enjeu de production ; la fiabilité des projections a donc tendance à diminuer lorsque  
736 des essences moins bien connues sont explorées.

737 Dans notre étude, la calibration du Chêne pubescent dans les deux modèles  
738 constitue ainsi une limite importante. Cette espèce ayant été relativement peu étudiée, les  
739 calibrations ont été limitées par les données disponibles, surtout issues des peuplements  
740 du Sud de la France. Les données issues de peuplements situés dans le Nord-Ouest sont  
741 plus rares. Dans ces régions, le Chêne pubescent est souvent présent en mélange et peut  
742 d'autant plus être confondu avec les Chênes sessile et pédonculé qu'il s'hybride  
743 facilement avec eux, en leur apportant sa résistance à la sécheresse notamment. Cette  
744 faculté d'hybridation facilite d'ailleurs sa colonisation des régions plus septentrionales (un  
745 opportunisme évolutif qui caractérise en outre l'ensemble du complexe des Chênes blancs  
746 européens) (Kremer et al., 2020, 2002), mais complique le recueil de données. Dans  
747 CASTANEA-SSM, la paramétrisation des processus de photosynthèse et de respiration a  
748 ainsi été réalisée à partir de la littérature (Damesin and Rambal, 1995) avec une  
749 évaluation limitée aux accroissements radiaux, et non avec des données de tour à flux

750 comme c'est le cas habituellement (Delpierre, 2009), faute de sites expérimentaux  
751 mesurant les flux pour le Chêne pubescent (Jourdan et al., 2023). Cette approximation a  
752 pu affecter la précision de la calibration (Fontes et al., 2010). Dans la version de  
753 ForCEEPS qui a été utilisée ici, le paramètre contrôlant la tolérance à la sécheresse du  
754 Chêne pubescent est relativement proche de celui du Chêne sessile.

755 Par conséquent, si l'on prend également en compte la quantité moindre de données  
756 disponibles pour le Chêne pubescent, les projections réalisées pour cette essence sont  
757 nécessairement moins précises que celles réalisées pour des espèces étudiées depuis  
758 des dizaines d'années comme les Chênes sessile et pédonculé.

#### 759 **4.3 La modélisation : un outil de réflexion efficace à condition d'être utilisé avec** 760 **certaines précautions**

761 Si ces limites invitent à interpréter les projections avec prudence, elles n'impliquent  
762 pas pour autant d'écarter la modélisation en tant qu'outil d'aide à la décision. Elles  
763 inciteraient plutôt à adopter un certain nombre de pratiques pour comprendre, réduire et  
764 finalement mieux quantifier les incertitudes associées aux projections.

765 Par exemple, l'utilisation de différentes approches et modèles (forestiers et  
766 climatiques) permet de fournir une gamme plus complète des changements futurs  
767 plausibles et constitue à cet égard l'un des leviers les plus importants pour produire des  
768 résultats plus robustes (GIEC, 2021). L'intercomparaison de différents modèles facilite en  
769 effet la quantification et la compréhension des incertitudes (Cheaib et al., 2012). Ainsi,  
770 dans cette étude, l'utilisation combinée d'un modèle de dynamique forestière et d'un  
771 modèle écophysiological permet de décrire une plage relativement large des évolutions  
772 potentielles des peuplements de Chêne pubescent. Les divergences sur l'ensemble de  
773 cette plage peuvent être interprétées à la lumière d'une intercomparaison entre  
774 CASTANEA-SSM et ForCEEPS, avec (i) une mise en perspective des effets du seul  
775 changement climatique dans les deux modèles (CASTANEA-SSM-no CO<sub>2</sub> - ForCEEPS) et  
776 (ii) l'évaluation de l'effet fertilisant du CO<sub>2</sub> dans CASTANEA-SSM en contexte de  
777 changement climatique (CASTANEA-SSM-no CO<sub>2</sub> - CASTANEA-SSM-ferti CO<sub>2</sub>).  
778 L'identification des points de convergence sur cette plage permet de réduire les  
779 incertitudes ainsi quantifiées (Bugmann and Seidl, 2022). Cette démarche renforce la  
780 fiabilité des résultats et des conclusions établies. Pour élargir la plage des projections et  
781 ainsi mieux appréhender leurs incertitudes, il serait particulièrement pertinent, dans les  
782 études ultérieures, de s'appuyer aussi sur d'autres modèles climatiques, ou de tester  
783 différents types d'extrapolation des données climatiques.

784 Améliorer la robustesse des projections implique également d'améliorer la fiabilité de  
785 la paramétrisation des modèles, notamment pour les essences peu étudiées mais  
786 néanmoins prometteuses comme le Chêne pubescent. En effet, les études prospectives  
787 sur ces essences sont fondamentales pour guider les stratégies de gestion adaptative  
788 (Leroy et al., 2021). Il apparaît donc essentiel d'augmenter l'acquisition de données de  
789 terrain pour ces espèces mal connues mais potentiellement résilientes au changement  
790 climatique (Bantis et al., 2021; Paillassa et al., 2022) (projet REFER du FCBA).

791 La modélisation constitue un outil particulièrement intéressant pour explorer l'éventail  
792 des impacts attendus à long terme, notamment parce qu'elle peut permettre de tester  
793 différents scénarios beaucoup plus facilement que les expérimentations *in situ*. Elle se  
794 révèle efficace lorsqu'elle est utilisée de manière critique, en comprenant ses limites, ses  
795 biais, et donc le niveau de confiance des résultats. A ce titre, elle peut significativement  
796 contribuer à alimenter les réflexions autour de la gestion forestière adaptative, de manière  
797 complémentaire aux travaux expérimentaux (Reyer et al., 2013). Cette étude peut  
798 d'ailleurs être utilisée comme un test du potentiel de l'espèce dans le cadre de la migration  
799 assistée (Sáenz-Romero et al., 2017), et pourrait être couplée avec des expérimentations  
800 de migration assistée du Chêne pubescent (Paillassa et al., 2022) et des projections  
801 supplémentaires issues d'autres modèles pour cibler les zones dans lesquelles intervenir  
802 (Gray et al., 2011).

## 803 **5. CONCLUSION**

804 Les résultats de notre étude suggèrent que le Chêne pubescent pourrait être une  
805 essence particulièrement intéressante pour pallier un dépérissement progressif probable  
806 des peuplements de Chênes sessile et pédonculé au cours des prochaines décennies.  
807 Ainsi, des peuplements de Chêne pubescent monospécifiques équiennes plantés en 2024  
808 ou 2025 pourraient se maintenir au moins jusqu'en 2100 aux latitudes et altitudes plus  
809 élevées où l'essence n'est actuellement pas ou peu présente. Dans ces régions, une  
810 gestion sylvicole à des fins de production pourrait permettre de récolter du bois -  
811 valorisable en bois d'oeuvre selon sa qualité -, mais ne couvrirait pas l'ensemble des  
812 besoins de la filière chêne française. Par ailleurs, en dépit de similitudes indéniables entre  
813 les différentes projections réalisées, la variabilité de nos résultats en fonction des  
814 approches et paramètres utilisés met en évidence la nécessité d'interpréter les projections  
815 issues de modélisations avec précaution. En particulier, pour pouvoir mettre en  
816 perspective les projections réalisées et appréhender le mieux possible les incertitudes

817 associées, il apparaît très recommandable de mobiliser plusieurs modèles et scénarios.  
818 En effet, si les similitudes entre les différentes projections réduisent les incertitudes, les  
819 divergences les révèlent, et finalement permettent d'en donner un ordre de grandeur  
820 possible et de mieux comprendre l'influence des différentes approches et paramètres sur  
821 les projections.

## 822 **REMERCIEMENTS**

823 Nous remercions toute l'équipe d'Ecophysiologie végétale du laboratoire Ecologie  
824 Systématique Evolution, et tout particulièrement Claire Damesin pour ses connaissances  
825 sur le chêne pubescent ainsi qu'Éric Dufrêne pour son expertise sur CASTANEA, son  
826 regard critique et constructif, et ces conseils. Nous remercions aussi Jean Lemaire et  
827 Jérôme Rosa du CNPF, qui ont apporté de multiples éléments de discussions sur  
828 l'autécologie et la gestion du chêne pubescent.

829 Ce travail a été financé par l'ANR dans le cadre du programme "Investissements  
830 d'avenir" avec la référence ANR-16-CONV-0003 (CLAND), grâce à une bourse de stage,  
831 et par l'ADEME avec le projet MOPROF(APR GRAINE, 2019-2023) .

## 832 **RÉFÉRENCES**

833 Albrich, K., Rammer, W., Turner, M.G., Ratajczak, Z., Braziunas, K.H., Hansen, W.D., Seidl, R., 2020.  
834 Simulating forest resilience: A review. *Global Ecology and Biogeography* 29, 2082–2096.  
835 <https://doi.org/10.1111/geb.13197>

836 Badeau, V., 2011. Les résultats des projets CARBOFOR et ANR-QDiv : les questions qu'ils soulèvent, Les  
837 avancées apportées par le projet ANR-Climator -. *Forêt Méditerranéenne* XXXII, 143–150.  
838 <https://doi.org/10.3390/f12060673>

839 Bantis, F., Graap, J., Früchtenicht, E., Bussotti, F., Radoglou, K., Brüggemann, W., 2021. Field Performances  
840 of Mediterranean Oaks in Replicate Common Gardens for Future Reforestation under Climate Change in  
841 Central and Southern Europe: First Results from a Four-Year Study. *Forests* 12, 678.  
842 <https://doi.org/10.3390/f12060678>

843 Bastien, Y., 2001. *Futaie régulière*. Nancy: ENGREF (Ecole National du Génie Rural, des Eaux et des Forêts).

844 Bastien, Y., 1997. *Sylviculture des chênes sessile et pédonculé*.

845 Becker, M., 1984. A propos du dépérissement du chêne : réflexion sur la place actuelle de cette espèce  
846 dans la forêt française. *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*. *Sud-Ouest Européen* 55, 173–  
847 180. <https://doi.org/10.3406/rgpso.1984.2970>

848 Berger, C., 2013. Détermination de la sensibilité au changement climatique du Chêne pubescent en région  
849 PACA. *Forêt méditerranéenne*.

850 Bertrand, R., Perez, V., Gégout, J.-C., 2012. Disregarding the edaphic dimension in species distribution  
851 models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus*

852 pubescens in France. *Global Change Biology* 18, 2648–2660. <https://doi.org/10.1111/j.1365->  
853 2486.2012.02679.x

854 Biomasse Normandie, 2021. Encyclopédie du bois-énergie - Bois d'oeuvre / bois d'industrie [WWW  
855 Document]. Biomasse Normandie. URL <https://www.biomasse-normandie.fr/encyclopedie/bois-doeuvre->  
856 bois-dindustrie/

857 Bonhême, I., 2021. Evolution de la ressource et de la production des chênes pubescent, pédonculé et  
858 sessile. *Forêt Entreprise* 22–26.

859 Bonheure, M., 2022. Effets des caractéristiques du peuplement et du traitement sylvicole sur la résilience  
860 des forêts face aux tempêtes dans le contexte du changement climatique (Mémoire). Université catholique  
861 de Louvain.

862 Brancheriau, L., 2015. Les qualités technologiques du bois de chêne pubescent.

863 Brancheriau, L., Girard, S., 2021. Mise au point d'une table de séchage spécifique pour le chêne pubescent.  
864 *Forêt Entreprise* 33–36.

865 Bugmann, H., Seidl, R., 2022. The evolution, complexity and diversity of models of long-term forest  
866 dynamics. *Journal of Ecology* 110, 2288–2307. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13989>

867 Bugmann, H.K.M., 1996. A Simplified Forest Model to Study Species Composition Along Climate Gradients.  
868 *Ecology* 77, 2055–2074. <https://doi.org/10.2307/2265700>

869 Caignard, T., Kremer, A., Bouteiller, X.P., Parmentier, J., Louvet, J.-M., Venner, S., Delzon, S., 2021. Counter-  
870 gradient variation of reproductive effort in a widely distributed temperate oak. *Functional Ecology* 35,  
871 1745–1755. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13830>

872 Carme, M., 2021. Potentialités des peuplements monospécifiques de chêne pubescent en France en termes  
873 de maintien et de croissance en contexte de changement climatique, en comparaison avec les chênes  
874 sessile et pédonculé. AgroParisTech, Nancy.

875 Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Rivoire, M., Bontemps, J.-D., 2012. Significant differences and  
876 curvilinearity in the self-thinning relationships of 11 temperate tree species assessed from forest inventory  
877 data. *Annals of Forest Science* 69, 195–205. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0149-0>

878 Cheaib, A., Badeau, V., Boe, J., Chuine, I., Delire, C., Dufrêne, E., François, C., Gritti, E.S., Legay, M., Pagé, C.,  
879 Thuiller, W., Viovy, N., Leadley, P., 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison  
880 facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters* 15, 533–544.  
881 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01764.x>

882 CNPF, 2015. Le sol forestier: élément clé pour le choix des essences et la gestion durable. CNPF.

883 Damesin, C., Rambal, S., 1995. Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean  
884 deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist* 131, 159–167.  
885 <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb05717.x>

886 Delpierre, N., 2009. Etude du déterminisme des variations interannuelles des échanges carbonés entre les  
887 écosystèmes forestiers européens et l'atmosphère : une approche basée sur la modélisation des processus  
888 (These de doctorat). Paris 11.

889 Dufrêne, E., Davi, H., François, C., Maire, G. le, Dantec, V.L., Granier, A., 2005. Modelling carbon and water  
890 cycles in a beech forest: Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological*  
891 *Modelling* 185, 407–436. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.01.004>

892 Easterling, D.R., Kunkel, K.E., Crimmins, A.R., Wehner, M.F., 2024. Long-term planning requires climate  
893 projections beyond 2100. *Nat. Clim. Chang.* 14, 887–888. <https://doi.org/10.1038/s41558-024-02085-0>

894 Fargeon, H., Pimont, F., Martin-StPaul, N., De Caceres, M., Ruffault, J., Barbero, R., Dupuy, J.-L., 2020.  
895 Projections of fire danger under climate change over France: where do the greatest uncertainties lie?  
896 *Climatic Change* 160, 479–493. <https://doi.org/10.1007/s10584-019-02629-w>

897 Fontes, L., Bontemps, J.D., Bugmann, H., Oijen, M. van, Gracia, C., Kramer, K., Lindner, M., Rötzer, T.,  
898 Skovsgaard, J.P., 2010. Models for supporting forest management in a changing environment. *Forest*  
899 *Systems* 19, 8–29.

900 García-Valdés, R., Estrada, A., Early, R., Lehsten, V., Morin, X., 2020. Climate change impacts on long-term  
901 forest productivity might be driven by species turnover rather than by changes in tree growth. *Global*  
902 *Ecology and Biogeography* 29, 1360–1372. <https://doi.org/10.1111/geb.13112>

903 GIEC, 2021. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth*  
904 *Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* 221.  
905 <https://doi.org/10.1017/9781009157896.003>

906 GIEC, 2014. *Climate Change 2013 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fifth*  
907 *Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press,  
908 Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324>

909 Girard, S., Weben, C., Bonhême, I., Maréchal, N., Rosa, J., Le Néna, C., 2021. Le chêne pubescent à la  
910 CONQueTh du Nord. *Forêt Entreprise* 18–52.

911 Goreaud, F., Coligny, F. de, Courbaud, B., Dhôte, J.F., Dreyfus, P., Pérot, T., 2005. La modélisation : un outil  
912 pour la gestion et l'aménagement en forêt. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*.  
913 <https://doi.org/10.4000/vertigo.4260>

914 Gray, L.K., Gylander, T., Mbogga, M.S., Chen, P., Hamann, A., 2011. Assisted migration to address climate  
915 change: recommendations for aspen reforestation in western Canada. *Ecological Applications* 21, 1591–  
916 1603. <https://doi.org/10.1890/10-1054.1>

917 Guillemot, J., Delpierre, N., Vallet, P., François, C., Martin-StPaul, N.K., Soudani, K., Nicolas, M., Badeau, V.,  
918 Dufrêne, E., 2014. Assessing the effects of management on forest growth across France: insights from a  
919 new functional–structural model. *Annals of Botany* 114, 779–793. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu059>

920 Guillemot, J., Martin-StPaul, N.K., Dufrêne, E., François, C., Soudani, K., Ourcival, J.M., Delpierre, N., 2015.  
921 The dynamic of the annual carbon allocation to wood in European tree species is consistent with a  
922 combined source–sink limitation of growth: implications for modelling. *Biogeosciences* 12, 2773–2790.  
923 <https://doi.org/10.5194/bg-12-2773-2015>

924 Gyenge, J., Fernández, M.E., Sarasola, M., Schlichter, T., 2011. Stand density and drought interaction on  
925 water relations of *Nothofagus antarctica*: contribution of forest management to climate change  
926 adaptability. *Trees* 25, 1111–1120. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0586-2>

927 Houllier, F., 1995. A propos des modèles de la dynamique des peuplements hétérogènes : structures,  
928 processus démographiques et mécanismes de régulation. *Revue d'Écologie* 50, 273–282.

929 Huber, N., Bugmann, H., Cailleret, M., Bircher, N., Lafond, V., 2021. Stand-scale climate change impacts on  
930 forests over large areas: transient responses and projection uncertainties. *Ecological Applications* 31,  
931 e02313. <https://doi.org/10.1002/eap.2313>

932 IGN, 2020. *Le Memento de l'Inventaire Forestier*. IGN – Inventaire forestier national français.

- 933 Jandl, R., Spathelf, P., Bolte, A., Prescott, C.E., 2019. Forest adaptation to climate change—is non-  
934 management an option? *Annals of Forest Science* 76, 48. <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0827-x>
- 935 Jiang, M., Medlyn, B.E., Drake, J.E., Duursma, R.A., Anderson, I.C., Barton, C.V.M., Boer, M.M., Carrillo, Y.,  
936 Castañeda-Gómez, L., Collins, L., Crous, K.Y., De Kauwe, M.G., dos Santos, B.M., Emmerson, K.M., Facey, S.L.,  
937 Gherlenda, A.N., Gimeno, T.E., Hasegawa, S., Johnson, S.N., Kännaste, A., Macdonald, C.A., Mahmud, K.,  
938 Moore, B.D., Nazaries, L., Neilson, E.H.J., Nielsen, U.N., Niinemets, Ü., Noh, N.J., Ochoa-Hueso, R., Pathare,  
939 V.S., Pendall, E., Pihlblad, J., Piñeiro, J., Powell, J.R., Power, S.A., Reich, P.B., Renchon, A.A., Riegler, M.,  
940 Rinnan, R., Rymer, P.D., Salomón, R.L., Singh, B.K., Smith, B., Tjoelker, M.G., Walker, J.K.M., Wujeska-Klause,  
941 A., Yang, J., Zaehle, S., Ellsworth, D.S., 2020. The fate of carbon in a mature forest under carbon dioxide  
942 enrichment. *Nature* 580, 227–231. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2128-9>
- 943 Jourdan, M., Audinot, T., Bastick, C., Carme, M., Colin, A., François, C., Porto Rodríguez, J.C., Ralien, P.,  
944 Sainte-Marie, J., Wernsdörfer, H., Bontemps, J.-D., Dufrêne, E., 2023. Modélisation de la Production des  
945 Forêts Françaises dans le contexte du Changement Climatique. ADEME.
- 946 Jourdan, M., Cordonnier, T., Dreyfus, P., Riond, C., de Coligny, F., Morin, X., 2021. Managing mixed stands  
947 can mitigate severe climate change impacts on French alpine forests. *Reg Environ Change* 21, 78.  
948 <https://doi.org/10.1007/s10113-021-01805-y>
- 949 Jourdan, M., Lebourgeois, F., Morin, X., 2019. The effect of tree diversity on the resistance and recovery of  
950 forest stands in the French Alps may depend on species differences in hydraulic features. *Forest Ecology  
951 and Management* 450, 117486. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117486>
- 952 Kotlarski, S., Keuler, K., Christensen, O.B., Colette, A., Déqué, M., Gobiet, A., Goergen, K., Jacob, D., Lüthi, D.,  
953 van Meijgaard, E., Nikulin, G., Schär, C., Teichmann, C., Vautard, R., Warrach-Sagi, K., Wulfmeyer, V., 2014.  
954 Regional climate modeling on European scales: a joint standard evaluation of the EURO-CORDEX RCM  
955 ensemble. *Geosci. Model Dev.* 7, 1297–1333. <https://doi.org/10.5194/gmd-7-1297-2014>
- 956 Kremer, A., Petit, R.-J., Ducouso, A., 2002. Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et  
957 pédonculé. *Revue forestière française* 54, 111–130. <https://doi.org/10.4267/2042/4907>
- 958 Kremer, A., Plomion, C., Leroy, T., Hermine, A., Truffaut, L., Delzon, S., Ducouso, A., Musch, B., Torres-Ruiz,  
959 J.M., Wagner, S., 2020. Évolution passée et contemporaine des chênes. *Rev. For. Fr* 72, 297–318.  
960 <https://doi.org/10.20870/revforfr.2020.5331>
- 961 Lanvin, J.-D., Reuling, D., 2012. Caractérisation du Chêne sessile et pédonculé de France en vue de son  
962 utilisation en structure. *Rev. For. Fr.* <https://doi.org/10.4267/2042/47474>
- 963 Laoué, J., Havaux, M., Ksas, B., Tuccio, B., Lecareux, C., Fernandez, C., Ormeño, E., 2023. Long-term rain  
964 exclusion in a Mediterranean forest: response of physiological and physico-chemical traits of *Quercus  
965 pubescens* across seasons. *The Plant Journal* 116, 1293–1308. <https://doi.org/10.1111/tpj.16424>
- 966 Le Moguédec, G., Dhôte, J.-F., 2012. Fagacées: a tree-centered growth and yield model for sessile oak  
967 (*Quercus petraea* L.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* 69, 257–269.  
968 <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0157-0>
- 969 Lebourgeois, F., 2007. Sensibilité des écosystèmes forestiers au climat: ce que RENECOFOR nous a appris.
- 970 Lemaire, J., 2010. Le chêne autrement. CNPF IDF.
- 971 Leroy, M., Bontemps, J.-D., Brahic, E., Dupouey, J.-L., Forget, P.-M., Garcia, S., Gond, V., Lengefeld, A.N.K.  
972 von, Landmann, G., Morin, X., Péliissier, R., Picard, N., Marty, P., 2021. Quels besoins de connaissances pour  
973 construire le futur des forêts en France ? Au-delà du plan de relance. *Revue forestière française* 73, 7–19.  
974 <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.4992>

- 975 Levy, G., Delatour, C., Becker, M., 1994. Le dépérissement du chêne des années 1980 dans le centre de la  
976 France, point de départ d'une meilleure compréhension de l'équilibre et de la productivité de la chênaie.  
977 Rev. For. Fr. 495. <https://doi.org/10.4267/2042/26577>
- 978 Mantova, M., Herbette, S., Cochard, H., Torres-Ruiz, J.M., 2022. Hydraulic failure and tree mortality: from  
979 correlation to causation. Trends in Plant Science 27, 335–345.  
980 <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.10.003>
- 981 Marchal, R., 1995. Propriétés des bois de Chêne vert et de Chêne pubescent. Forêt méditerranéenne 425–  
982 438.
- 983 Maréchal, N., 2021. Niches climatiques du chêne pubescent : quel potentiel de croissance dans la moitié  
984 nord de la France ? Forêt Entreprise 27–31.
- 985 Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, A., Connors, S.L., Péan, C., Berger, S., Caud, N., Chen, Y., Goldfarb, L.,  
986 Gomis, M.I., Huang, M., Leitzell, K., Lonnoy, E., Matthews, J.B.R., Maycock, T.K., Waterfield, T., Yelekçi, Ö.,  
987 Yu, R., Zhou, B. (Eds.), 2021. Summary for policymakers, in: Climate Change 2021: The Physical Science Basis.  
988 Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate  
989 Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 3–32.  
990 <https://doi.org/10.1017/9781009157896.001>
- 991 McSweeney, C.F., Jones, R.G., Lee, R.W., Rowell, D.P., 2015. Selecting CMIP5 GCMs for downscaling over  
992 multiple regions. Clim Dyn 44, 3237–3260. <https://doi.org/10.1007/s00382-014-2418-8>
- 993 Medlyn, B.E., Duursma, R.A., Zeppel, M.J.B., 2011. Forest productivity under climate change: a checklist for  
994 evaluating model studies. WIREs Climate Change 2, 332–355. <https://doi.org/10.1002/wcc.108>
- 995 Molines, L., Sevrin, E., Valengin, F.-X., 2019. La futaie régulière, Diagnostic et gestions envisagées.
- 996 Moreno, G., Cubera, E., 2008. Impact of stand density on water status and leaf gas exchange in *Quercus ilex*.  
997 Forest Ecology and Management 254, 74–84. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.029>
- 998 Morin, X., Bugmann, H., De Coligny, F., Martin-StPaul, N., Cailleret, M., Limousin, J.-M., Ourcival, J.-M.,  
999 Prevosto, B., Simioni, G., Toigo, M., Vennetier, M., Catteau, E., Guillemot, J., 2021. Beyond forest succession:  
1000 A gap model to study ecosystem functioning and tree community composition under climate change.  
1001 Functional Ecology 35, 955–975. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13760>
- 1002 Niinemets, Ü., Valladares, F., 2006. Tolerance to Shade, Drought, and Waterlogging of Temperate Northern  
1003 Hemisphere Trees and Shrubs. Ecological Monographs 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)
- 1005 Ollat, N., Kremer, A., 2019. Chapitre 5 : Agriculture et forêts, in: Le Treut, H. (Ed.), Les Impacts Du  
1006 Changement Climatique En Aquitaine, À La Croisée Des Sciences. Presses Universitaires de Bordeaux,  
1007 Pessac, pp. 107–154.
- 1008 Paillassa, E., Musch, B., Legay, M., Orazio, C., Pichot, C., 2022. ESPERENSE L'expérimentation au service de  
1009 la forêt de demain. Rendez-vous techniques de l'ONF 74.
- 1010 Paré, D., Thiffault, E., 2016. Nutrient Budgets in Forests Under Increased Biomass Harvesting Scenarios.  
1011 Curr Forestry Rep 2, 81–91. <https://doi.org/10.1007/s40725-016-0030-3>
- 1012 Pasta, S., de Rigo, D., Caudullo, G., 2016. *Quercus pubescens* in Europe: distribution, habitat, usage and  
1013 threats.
- 1014 Pietrzykowski, M., Woś, B., 2021. The Impact of Climate Change on Forest Tree Species Dieback and  
1015 Changes in Their Distribution, in: Choudhary, D.K., Mishra, A., Varma, A. (Eds.), Climate Change and the

- 1016 Microbiome: Sustenance of the Ecosphere, *Soil Biology*. Springer International Publishing, Cham, pp. 447–  
1017 460. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-76863-8\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-030-76863-8_23)
- 1018 Reyer, C., 2013. The cascade of uncertainty in modeling forest ecosystem responses to environmental  
1019 change and the challenge of sustainable resource management (doctoralThesis). Humboldt-Universität zu  
1020 Berlin, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät II. <https://doi.org/10.18452/16749>
- 1021 Reyer, C., Lasch-Born, P., Suckow, F., Gutsch, M., Murawski, A., Pilz, T., 2014. Projections of regional  
1022 changes in forest net primary productivity for different tree species in Europe driven by climate change and  
1023 carbon dioxide. *Annals of Forest Science* 71, 211–225. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0306-8>
- 1024 Reyer, C.P.O., Leuzinger, S., Rammig, A., Wolf, A., Bartholomeus, R.P., Bonfante, A., de Lorenzi, F., Dury, M.,  
1025 Gloning, P., Abou Jaoudé, R., Klein, T., Kuster, T.M., Martins, M., Niedrist, G., Riccardi, M., Wohlfahrt, G., de  
1026 Angelis, P., de Dato, G., François, L., Menzel, A., Pereira, M., 2013. A plant's perspective of extremes:  
1027 terrestrial plant responses to changing climatic variability. *Global Change Biology* 19, 75–89.  
1028 <https://doi.org/10.1111/gcb.12023>
- 1029 Riou-Nivert, P., 2019. La densité de plantation: un problème ancien remis au goût du jour. *Forêt entreprise*  
1030 14–18.
- 1031 Sáenz-Romero, C., Lamy, J.-B., Ducouso, A., Musch, B., Ehrenmann, F., Delzon, S., Cavers, S., Chałupka, W.,  
1032 Dağdaş, S., Hansen, J.K., Lee, S.J., Liesebach, M., Rau, H.-M., Psomas, A., Schneck, V., Steiner, W.,  
1033 Zimmermann, N.E., Kremer, A., 2017. Adaptive and plastic responses of *Quercus petraea* populations to  
1034 climate across Europe. *Global Change Biology* 23, 2831–2847. <https://doi.org/10.1111/gcb.13576>
- 1035 Sardin, T., Micheneau, C., Nicolas, L., Claude, S., François, D., 2022. Chêne sessile et chêne pédonculé face  
1036 au changement climatique: quels choix sylvicoles? *RDT* 18–25.
- 1037 Schwalm, C.R., Glendon, S., Duffy, P.B., 2020. RCP8.5 tracks cumulative CO2 emissions. *PNAS* 117, 19656–  
1038 19657. <https://doi.org/10.1073/pnas.2007117117>
- 1039 Seidl, R., Fernandes, P.M., Fonseca, T.F., Gillet, F., Jönsson, A.M., Merganičová, K., Netherer, S., Arpacı, A.,  
1040 Bontemps, J.-D., Bugmann, H., González-Olabarria, J.R., Lasch, P., Meredieu, C., Moreira, F., Schelhaas, M.-J.,  
1041 Mohren, F., 2011. Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecological Modelling* 222,  
1042 903–924. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.09.040>
- 1043 Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M.,  
1044 Honkaniemi, J., Lexer, M.J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T.A., Reyer, C.P.O.,  
1045 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Clim Change* 7, 395–402.  
1046 <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>
- 1047 Seynave, I., Bailly, A., Balandier, P., Bontemps, J.-D., Cailly, P., Cordonnier, T., Deleuze, C., Dhôte, J.-F.,  
1048 Ginisty, C., Lebourgeois, F., Merzeau, D., Paillassa, E., Perret, S., Richter, C., Meredieu, C., 2018. GIS Coop:  
1049 networks of silvicultural trials for supporting forest management under changing environment. *Annals of*  
1050 *Forest Science* 75, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0692-z>
- 1051 Şimonca, V., Roşca, S., Colişar, A., Rebrean, F., Bilaşco, Ştefan, 2019. Favourable and Restrictive Factors for  
1052 *Quercus pubescens* in the Transylvanian Basin, Evaluated by GIS Techniques. *Notulae Botanicae Horti*  
1053 *Agrobotanici Cluj-Napoca* 47, 1299–1307. <https://doi.org/10.15835/nbha47411624>
- 1054 Vacchiano, G., Motta, R., 2015. An improved species distribution model for Scots pine and downy oak under  
1055 future climate change in the NW Italian Alps. *Annals of Forest Science* 72, 321–334.  
1056 <https://doi.org/10.1007/s13595-014-0439-4>

- 1057 Walck, J.L., Hidayati, S.N., Dixon, K.W., Thompson, K., Poschlod, P., 2011. Climate change and plant  
1058 regeneration from seed. *Global Change Biology* 17, 2145–2161. [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x)  
1059 [2486.2010.02368.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x)
- 1060 Walker, A.P., Kauwe, M.G.D., Bastos, A., Belmecheri, S., Georgiou, K., Keeling, R.F., McMahon, S.M., Medlyn,  
1061 B.E., Moore, D.J.P., Norby, R.J., Zaehle, S., Anderson-Teixeira, K.J., Battipaglia, G., Brienen, R.J.W., Cabugao,  
1062 K.G., Cailleret, M., Campbell, E., Canadell, J.G., Ciais, P., Craig, M.E., Ellsworth, D.S., Farquhar, G.D., Fatichi,  
1063 S., Fisher, J.B., Frank, D.C., Graven, H., Gu, L., Haverd, V., Heilman, K., Heimann, M., Hungate, B.A., Iversen,  
1064 C.M., Joos, F., Jiang, M., Keenan, T.F., Knauer, J., Körner, C., Leshyk, V.O., Leuzinger, S., Liu, Y., MacBean, N.,  
1065 Malhi, Y., McVicar, T.R., Penuelas, J., Pongratz, J., Powell, A.S., Riutta, T., Sabot, M.E.B., Schleucher, J., Sitch,  
1066 S., Smith, W.K., Sulman, B., Taylor, B., Terrer, C., Torn, M.S., Treseder, K.K., Trugman, A.T., Trumbore, S.E.,  
1067 Mantgem, P.J. van, Voelker, S.L., Whelan, M.E., Zuidema, P.A., 2021. Integrating the evidence for a  
1068 terrestrial carbon sink caused by increasing atmospheric CO<sub>2</sub>. *New Phytologist* 229, 2413–2445.  
1069 <https://doi.org/10.1111/nph.16866>
- 1070 Zhang, J., Finley, K.A., Johnson, N.G., Ritchie, M.W., 2019. Lowering Stand Density Enhances Resiliency of  
1071 Ponderosa Pine Forests to Disturbances and Climate Change. *Forest Science* 65, 496–507.  
1072 <https://doi.org/10.1093/forsci/fxz006>
- 1073