

IMPACT POTENTIEL DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA DISTRIBUTION DE L'ÉPICÉA, DU SAPIN, DU HÊTRE ET DU CHÊNE SESSILE EN FRANCE

CHRISTIAN PIEDALLU – VINCENT PEREZ – JEAN-CLAUDE GÉGOUT
FRANÇOIS LEBOURGEOIS – ROMAIN BERTRAND

La gestion des impacts du changement climatique devient un enjeu majeur alors que de nombreuses études ont déjà mis en évidence une évolution notable du climat au cours des dernières décennies. Ainsi, en France, l'augmentation des températures moyennes pour le XX^e siècle s'établit entre 0,7 °C et 1,1 °C selon le lieu contre 0,7 °C à l'échelle mondiale (IPCC, 2007), et celle des précipitations entre 5 et 10 % principalement pendant l'hiver (Moisselin *et al.*, 2002). À l'échéance de la fin du XXI^e siècle, les modèles climatiques prédisent une augmentation supplémentaire des températures moyennes comprise entre 2 et 4 °C suivant les scénarios (Déqué, 2007). La fréquence et l'intensité des vagues de chaleur estivale devraient également augmenter à des vitesses de 10 à 100 fois plus élevées que le réchauffement "naturel" observé depuis la dernière glaciation (Briggs et Walters, 1997).

L'impact de ces changements sur la végétation est largement étudié par la communauté scientifique (Hughes, 2000 ; Bréda *et al.*, 2006 ; Parmesan, 2006 ; Lebourgeois *et al.*, 2010), et préoccupe à la fois les scientifiques, les gestionnaires et les politiques, comme en témoigne le rapport sur la préparation des forêts françaises aux changements climatiques (Roman-Amat, 2007). En effet, les premières conséquences du changement global sur les milieux forestiers ont déjà été démontrées, et font ressortir deux aspects contradictoires :

— une évolution positive de la productivité des espèces au cours du XX^e siècle, sans que les contributions de la concentration atmosphérique en CO₂, des dépôts azotés, et du réchauffement climatique n'aient pu être clairement dissociées (Nemani *et al.*, 2003 ; Bontemps *et al.*, 2005) ;

— un déplacement probable des aires de distribution des espèces vers le nord ou en altitude (Walther *et al.*, 2002 ; Root *et al.*, 2003 ; Morin *et al.*, 2008). Ainsi Lenoir *et al.* (2008) ont récemment mis en évidence une remontée des espèces en altitude dans les forêts françaises d'environ 65 mètres au cours du siècle passé. D'après Thuiller (2007), le réchauffement prévu pour la France au cours de ce siècle correspondrait à un décalage latitudinal de l'aire de distribution des espèces compris entre 250 et 500 km.

Au vu de ces études, on peut s'interroger sur les conséquences du réchauffement climatique à moyen et long terme sur le paysage forestier. L'inquiétude de la communauté forestière est renforcée par l'augmentation des symptômes de dépérissement observée ces dernières années (Le Meignen et Micas, 2008 ; Allen, 2009 ; Van Mantgem *et al.*, 2009).

De nombreux outils permettant de modéliser la distribution des espèces ont été développés ces vingt dernières années (Guisan et Zimmermann, 2000 ; Thuiller, 2003). Ils permettent de lier

statistiquement la répartition observée d'une espèce pour une période donnée aux différents facteurs écologiques susceptibles de structurer son aire de distribution observée. Il est ainsi possible d'identifier les facteurs écologiques les plus pertinents pour expliquer la distribution d'une espèce, de déterminer leur gamme de valeurs les plus favorables, permettant ainsi d'évaluer la probabilité de présence de l'espèce en un lieu si les conditions de milieu qui conditionnent sa présence sont connues. De plus, à partir des conditions climatiques futures, les équations réalisées peuvent être utilisées pour prédire la distribution potentielle des espèces dans l'avenir. La majorité des modèles publiés jusqu'à présent ne prennent en compte que les variables climatiques, ils prédisent tous de fortes régressions de l'aire des espèces et une migration globale vers les hautes latitudes ou les altitudes élevées (Bakkenes *et al.*, 2002 ; Berry *et al.*, 2002 ; Badeau *et al.*, 2005). L'impact des variables liées au sol pour la détermination des zones favorables aux essences n'est généralement pas intégré dans les modèles, malgré leur importance connue depuis longtemps vis-à-vis de la composition ou de la productivité des forêts (Becker, 1977 ; Coudun *et al.*, 2006).

Face aux incertitudes engendrées par le changement climatique, les outils classiques du forestier pour le choix des essences (typiquement les catalogues des stations forestières) apparaissent peu adaptés pour guider le gestionnaire (Riou-Nivert, 2008a, 2008b). Non seulement les catalogues ne couvrent pas la totalité du territoire français, mais la grande majorité d'entre eux a été élaborée avant la prise de conscience des risques induits par le changement climatique. Pour les catalogues ou les guides réalisés plus récemment, les auteurs sont confrontés au manque de connaissances quantitatives concernant le comportement des espèces vis-à-vis des facteurs climatiques actuels et futurs, et ceci sur des vastes territoires. Il est évident que l'on doit s'attendre à une diversité des réponses entre essences face à des changements qui conduiront à des conditions environnementales nouvelles dans de nombreuses parties du territoire (Gaudin, 2008 ; Landmann *et al.*, 2008a).

Dans ce contexte, l'objectif de cet article est d'évaluer et de cartographier l'impact potentiel du changement climatique sur la distribution de 4 essences forestières, sélectionnées du fait de leur importance en France (Hêtre, Chêne sessile, Sapin pectiné et Épicéa commun), à l'aide de modèles intégrant les principaux facteurs édaphiques et climatiques qui structurent la distribution de la flore forestière. Les études menées au Laboratoire d'étude des ressources forêt bois (LERFoB) depuis quelques années ont permis l'acquisition ou le calcul de données caractérisant la nutrition du sol (pH, C/N...) (Gégout *et al.*, 2005) ou son comportement vis-à-vis de l'eau [réserve utile maximale en eau (RUM), engorgement, bilans hydriques, etc.] (Piedallu et Gégout, 2007 ; Piedallu *et al.*, 2007). Elles sont disponibles de façon continue dans l'espace sous forme de couches d'information stockées sous système d'informations géographiques (SIG). Ces données, qui peuvent être calculées à fine résolution spatiale, ont déjà été utilisées pour réaliser des cartes prédisant le type de station forestière dans le massif vosgien à différentes échelles (Gégout *et al.*, 2008). Elles ont également été utilisées pour modéliser la distribution et la productivité des essences (Coudun *et al.*, 2006 ; Pinto *et al.*, 2008 ; Seynave *et al.*, 2008).

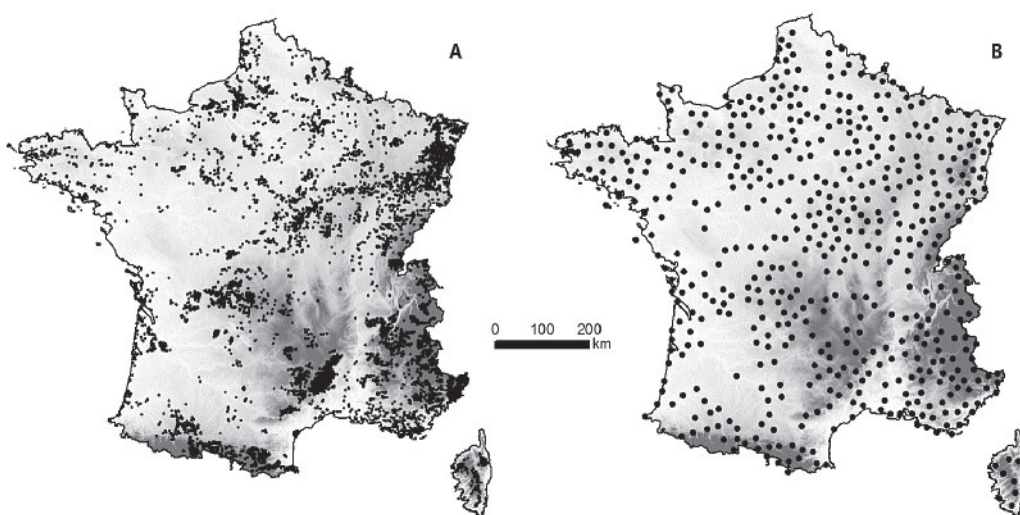
Les modèles de distribution des quatre essences ont ainsi été réalisés pour l'ensemble du territoire français. Pour chacune d'entre elles, nous avons identifié les principales variables responsables de leur distribution, déterminé l'intervalle de leurs valeurs les plus favorables, puis nous avons simulé l'évolution de l'aire potentielle de distribution en fonction des prévisions du modèle HadCM3 et des deux scénarios A2 et B2 (Mitchell *et al.*, 2004). Nous avons ensuite discuté l'intérêt de ces outils dans le cadre de la gestion forestière, et plus particulièrement de l'utilisation des cartes produites à l'échelle locale afin d'intégrer la vulnérabilité des essences au changement climatique dans les diagnostics stationnels existants.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Description du jeu de données utilisé pour modéliser la distribution des essences

Pour la période 1961-1990, un total de 6 920 relevés phytoécologiques géoréférencés avec une précision infrakilométrique ont été sélectionnés pour la calibration des modèles, à partir des bases de données EcoPlant et Sophy (Gégout *et al.* ; 2005, Brisse *et al.*, 1995). Afin de limiter les effets d'autocorrélation spatiale, ces relevés sont localisés à plus de 1 km de distance les uns des autres (figure 1A, ci-dessous). Un jeu complémentaire de 533 relevés indépendants distribués de façon relativement régulière sur le territoire français a été utilisé pour la validation (figure 1B, ci-dessous). Pour l'ensemble de ces placettes, la présence ou l'absence des 4 essences étudiées est notée. Ces données concernent aussi bien les semis que les arbustes et les arbres. La fréquence des essences dans le jeu de données de calibration s'établit à 11 % pour l'Épicéa, 17 % pour le Sapin, 41 % pour le Hêtre, et 21 % pour le Chêne sessile.

FIGURE 1 **RÉPARTITION DES PLACETTES DES BASES ECOPLANT ET SOPHY COLLECTÉES ENTRE 1961 ET 1990 AYANT SERVI À LA RÉALISATION DES MODÈLES (A, n = 6 920) ET À LEUR VALIDATION (B, n = 533)**



Les indices écologiques utilisés ont été choisis de façon à prendre en compte les principaux facteurs pouvant limiter la distribution des espèces, qui ont été identifiés à travers une synthèse des informations contenues dans les catalogues des stations forestières existants. Ceux-ci font apparaître trois principaux gradients : le niveau trophique des sols, l'alimentation en eau et les conditions thermiques. Au total, 9 variables ont été sélectionnées afin de caractériser les principales contraintes liées à chacun de ces gradients (tableau I, p. 570). Le volet énergétique a été caractérisé par la température moyenne annuelle, par la moyenne des évapotranspirations (ETP) de printemps (de mars à mai) calculées selon la formule de Thornthwaite (Thornthwaite, 1948), et par les températures moyennes d'hiver (de décembre à février). Les conditions d'approvisionnement local en eau ont été évaluées par les précipitations moyennes annuelles et la sécheresse estivale par le bilan hydrique climatique ($P - ETP$) de juillet ; l'ETP ayant été calculée selon la formule de Turc (Turc, 1961 ; Lebourgeois et Piedallu, 2005 ; Piedallu et Gégout, 2008). La réserve utile maximale en eau du sol a été également considérée afin de tenir compte de la

TABLEAU I **Présentation des variables écologiques utilisées pour modéliser la distribution des essences sur la France**
Les données climatiques sont des moyennes 1961-1990

| Type de variable | Dénomination | | |
|--|-----------------------------------|--|--|
| Énergie | Température moyenne annuelle | Température moyenne d'hiver (décembre à février) | ETP Thornthwaite de printemps (mars à mai) |
| Alimentation en eau | Précipitations moyennes annuelles | Bilan hydrique de juillet (P-ETP Turc) | Réserve utile maximale des sols (RUM) |
| Contraintes hydriques et nutritionnelles | Engorgement temporaire* | pH* | C/N* |

* : variables bio-indiquées par la flore.

quantité d'eau que le sol peut stocker (Piedallu *et al.*, soumis). Ces données sont complétées par un indice d'engorgement temporaire témoignant des excès d'eau pendant les périodes automnales et hivernales ainsi que des indices de pH et de C/N de l'horizon A1 du sol. Parmi ces variables, le bilan hydrique de juillet, l'ETP Thornthwaite de printemps, et le pH correspondent aux trois variables les mieux corrélées aux trois premiers axes d'une analyse factorielle des correspondances (AFC) réalisée en utilisant 16 427 relevés et 782 espèces forestières répartis sur la France entière (Piedallu *et al.*, 2007). Le bilan hydrique climatique a été calculé en utilisant l'ETP Turc du fait des meilleures performances enregistrées lors d'études précédentes (Piedallu et Gégout, 2007 ; Piedallu *et al.*, 2007).

L'indice d'engorgement, le pH et le C/N ont été estimés sur l'ensemble du territoire par bio-indication à l'aide de la flore indicatrice et de relevés floristiques de l'Inventaire forestier national (Gégout *et al.*, 2003). La RUM des sols a été estimée à l'aide de fonctions de pédotransfert sur plus de 100 000 placettes IFN et interpolée sur l'ensemble du territoire (Piedallu *et al.*, soumis). Les valeurs de températures et de précipitations sont issues du modèle AURELHY, élaboré par Météo-France (Benichou et Le Breton, 1987), et les valeurs de rayonnement solaire utilisées pour le calcul de l'ETP Turc ont été fournies par le modèle Helios (Piedallu et Gégout, 2007 ; Piedallu et Gégout, 2008). Pour chacune des variables climatiques, les valeurs moyennes pour la période 1961-1990 ont été prises en compte.

Modèles de climat futur

Les simulations de climat futur sont issues d'un des modèles généraux de circulation les plus utilisés, le modèle HadCM3, cité dans le 4^e rapport du GIEC (IPCC, 2007), et des deux scénarios A2 et B2. Les données de températures et de précipitations calculées par le *Tyndall Centre for Climate Change Research* ont été extraites à 15 km de résolution pour les périodes 1961-1990, 2011-2040, 2041-2070, et 2071-2100 sur la France entière (Mitchell *et al.*, 2004). Pour ces données, les anomalies entre la période de référence (1961-1990) et chacune des trois périodes futures ont été calculées, puis interpolées au pas kilométrique. Ajoutées aux valeurs 1961-1990 du modèle AURELHY, elles ont permis d'obtenir des simulations d'évolution de températures et de précipitations au pas kilométrique tout en conservant les effets mésotopographiques pris en compte par le modèle de Météo-France. Le rayonnement solaire a été estimé pour 2011-2040, 2041-2070, et 2071-2100 en intégrant les données de nébulosité du *Tyndall Centre for Climate Change Research* pour ces périodes (Mitchell *et al.*, 2004), au rayonnement estimé sous ciel clair, en utilisant la méthode décrite par Piedallu et Gégout (2007). Températures, précipitations et rayonnement solaire ont ensuite été combinés pour chacune des trois périodes futures afin de

calculer des ETP Thornthwaite et des bilans hydriques climatiques ($P - ETP$) en utilisant la formule de Turc (Turc, 1961 ; Lebourgeois et Piedallu, 2005 ; Piedallu et Gégout, 2007).

Modélisation de la distribution des espèces

La distribution de chacune des espèces a été modélisée par régression logistique, permettant de prédire une probabilité de présence comprise entre 0 et 1 à partir des relevés floristiques collectés entre 1961 et 1990, et de variables écologiques (Ter Braak et Looman, 1986 ; Guisan et Zimmermann, 2000). Les modèles ont été réalisés pas à pas, chacune des variables étant à la fois testée selon sa forme simple et sa forme quadratique. Seule la variable la plus explicative (c'est-à-dire celle dont l'ajout dans le modèle engendre la plus forte baisse de déviance résiduelle), statistiquement significative ($p > 0,001$), dont l'action sur la plante est cohérente, clairement interprétable et différentiable des précédentes, a été sélectionnée à chaque étape. Le modèle prend donc fin lorsque aucune des variables candidates restantes ne satisfait à ces critères. Pour chacune des espèces, une courbe de probabilité de présence est calculée pour chaque facteur intervenant dans le modèle. Pour cela, l'équation du modèle est utilisée pour toute la gamme de valeurs présentes dans le jeu de données de la variable considérée, une fois les valeurs des autres variables du modèle fixées à leur moyenne. Il est possible d'en déduire l'amplitude, qui représente l'étendue des valeurs les plus favorables au développement de l'espèce, et qui est calculée en sélectionnant les valeurs du facteur écologique pour lesquelles 80 % de la distribution potentielle de l'espèce est présente (Gégout et Pierrat, 1998). L'apport de chaque variable du modèle a également été estimé, défini par la proportion de déviance expliquée par la variable étudiée lorsqu'elle est ajoutée au modèle.

Le modèle de distribution établi pour la période 1961-1990 a été calculé sous SIG pour chacune des essences afin de réaliser une carte de probabilité de présence. Pour chaque espèce étudiée, il est possible de sélectionner un seuil de probabilité optimal au-dessus duquel on prédit la présence de l'espèce et en dessous duquel on prédit son absence. Nous avons utilisé la méthode de la courbe ROC (Fielding et Bell, 1997) qui permet de transformer une probabilité continue en une variable binaire (présence ou absence), et ainsi de cartographier les secteurs où les conditions de milieu sont favorables à l'espèce. Il est ainsi possible d'évaluer la qualité des cartes produites en comparant les présences/absences prédites avec les présences/absences observées sur le terrain. La réalisation de matrices de confusion permet d'estimer le succès, c'est-à-dire le taux de bonnes prédictions (présences et absences confondues), la sensibilité et la spécificité, représentant respectivement le taux de présences et d'absences bien prédites. L'élaboration de la courbe ROC permet également de calculer l'*Area Under the Curve* (AUC), un indice évaluant la qualité globale du modèle indépendamment du seuil de probabilité choisi pour prédire les présences et les absences de l'espèce. Des valeurs d'AUC comprises entre 0,5 et 0,7 correspondent à des modèles mauvais à médiocre, entre 0,7 et 0,8 à des modèles corrects, et respectivement entre 0,8 et 0,9 puis 0,9 et 1 à de bons puis très bons modèles (Swets, 1988).

Les équations des modèles calibrés sur la période 1961-1990 ont permis de prévoir et de cartographier la distribution potentielle des espèces pour les périodes 2011-2040, 2041-2070, et 2071-2100. Pour cela, les équations ont été recalculées en utilisant les variables climatiques disponibles sous SIG correspondant au modèle HadCM3 pour les 2 scénarios utilisés. Les variables édaphiques, quant à elles, ont été considérées constantes sur le pas de temps étudié.

Cartographie à haute résolution

Les cartes de distribution potentielle des espèces pour les quatre périodes considérées ont été réalisées à la résolution kilométrique, une valeur de probabilité de présence étant fournie pour

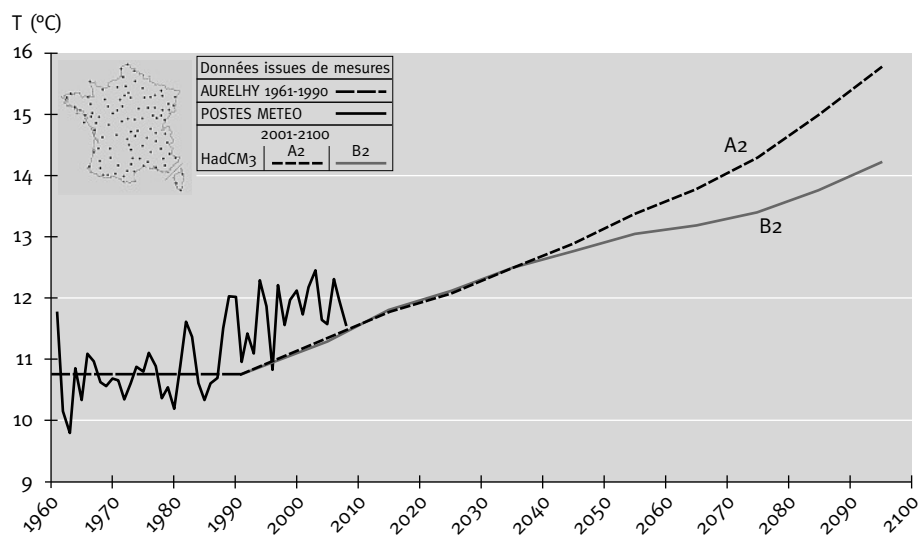
chaque cellule de 1 km². Si cette résolution est pertinente à des échelles nationales ou régionales, elle ne permet pas de discriminer des variations plus locales, dues par exemple à des changements de substrats ou de topographie. À travers l'exemple du Sapin, nous avons recalculé le modèle de distribution sur une zone test pour laquelle nous disposons de données numériques à la résolution de 50 m pour un certain nombre de facteurs écologiques. Ces données, élaborées lors d'études précédentes, ont été calculées à l'aide de méthodes statistiques et de covariables permettant de caractériser localement la géologie, la topographie et le climat (Piedallu *et al.*, 2006 ; Gégout *et al.*, 2008). La distribution potentielle du Sapin a ainsi été cartographiée pour un petit bassin versant des Vosges lorraines pour la période 1961-1990, et l'évolution des probabilités de présence au cours du XXI^e siècle a été simulée dans le Sud du massif vosgien, selon les prévisions du modèle HadCM3 et du scénario A2.

RÉSULTATS

Évolution du climat

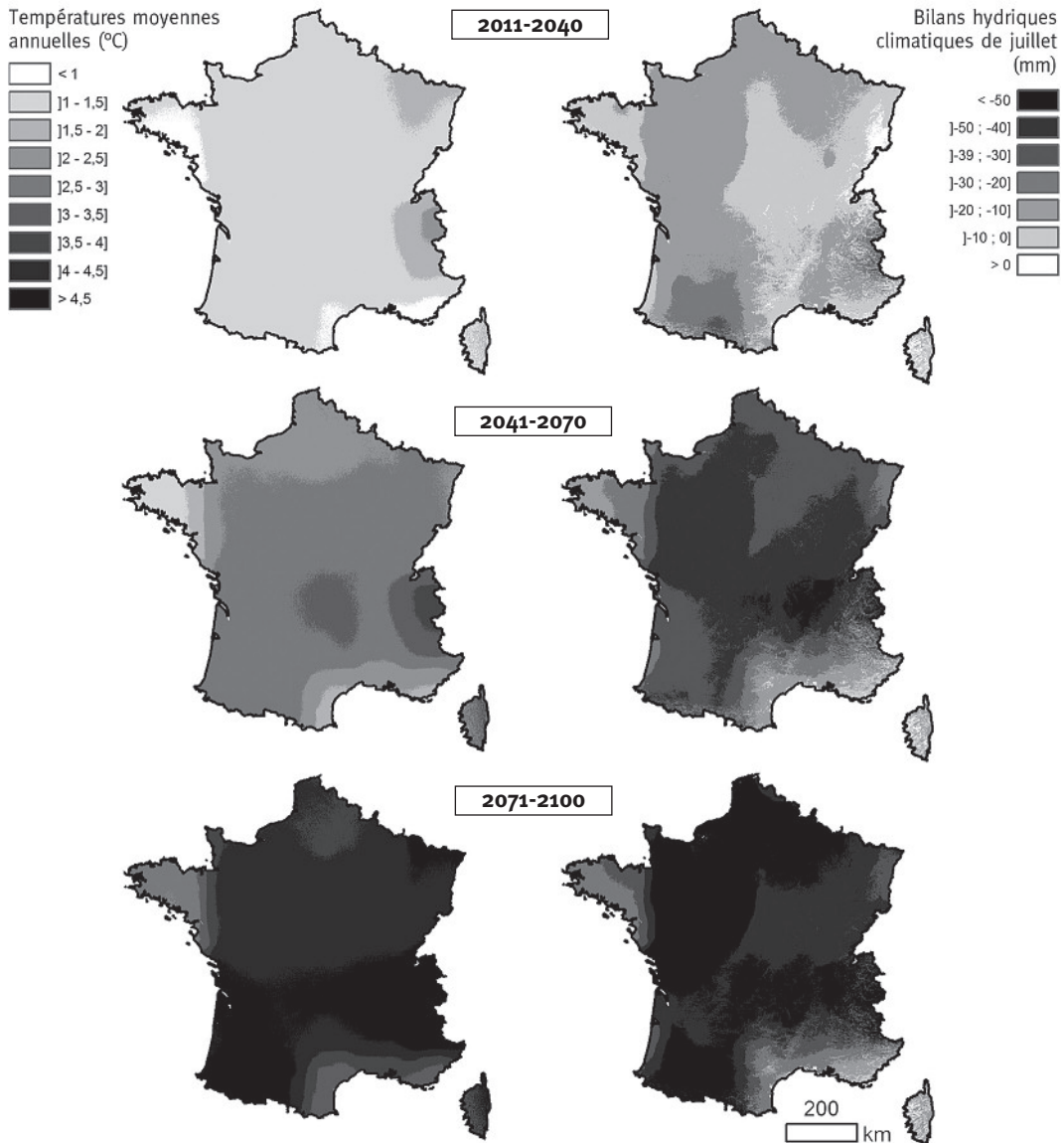
Les simulations d'évolution du climat issues du modèle HadCM3 pour la période 2071-2100 prédisent en France une augmentation moyenne de température par rapport à la période 1961-1990 de 4,2 °C selon le scénario A2 et 3 °C selon le scénario B2 (figure 2, ci-dessous). Jusque dans les années 2050, les températures prévues par les deux scénarios sont très proches les unes des autres, l'écart augmentant plus fortement à partir de 2060. Dans les faits, l'observation des données mesurées en continu depuis 1961 sur 97 postes de Météo-France montre une brusque augmentation des températures ces vingt dernières années, la température 1991-2008 étant en moyenne d'environ 1 °C supérieure à celle de la période 1961-1990. Cette augmentation, cohérente avec celle publiée par Moisselin (2002), est nettement plus importante que celle prévue par le modèle HadCM3 pour cette période.

FIGURE 2 **ÉVOLUTION DES TEMPÉRATURES MOYENNES ANNUELLES**
MESURÉES SUR 97 POSTES DE MÉTÉO-FRANCE POUR LA PÉRIODE 1961-2008,
ET PRÉVISIONS POUR LA PÉRIODE 2000-2100
 selon le modèle HadCM3 et les scénarios A2 et B2 (lissé à l'aide de moyennes mobiles sur 30 ans)



Le changement de climat prévu selon le modèle HadCM3 n'est pas homogène sur toute la France (figure 3). Avec le scénario A2, les zones dont la température s'élève le plus rapidement sont situées dans un premier temps dans les Alpes et en Lorraine, puis s'étendent progressivement au cours du XXI^e siècle sur toute la partie sud du pays, l'augmentation étant plus modérée sur le bassin méditerranéen et la Bretagne. Pour la période 2071-2100, l'amplitude des changements de température varie quasiment du simple au double selon la zone, entre 2,4 °C et 5,6 °C. Concernant l'aridité, appréhendée à travers le bilan hydrique climatique de juillet, elle augmente

FIGURE 3 ÉVOLUTION PRÉVISIBLE DES TEMPÉRATURES MOYENNES ANNUELLES (à gauche) ET DES BILANS HYDRIQUES CLIMATIQUES DE JUILLET (P – ETPTurc) (à droite) ENTRE LA PÉRIODE 1961-1990 ET 3 SIMULATIONS POUR LES PÉRIODES 2011-2040, 2041-2070, 2071-2100 selon le modèle HadCM3 (scénario A2)



d'abord dans le Sud-Ouest, puis s'étend dans une large partie ouest du pays, en excluant toutefois la Bretagne. La diminution du bilan hydrique de juillet est en moyenne de 35 mm entre les périodes 1961-1990 et 2071-2100, pour une valeur initiale moyenne de - 72 mm. Cette baisse importante cache cependant de nombreuses disparités géographiques, les changements étant quasiment nuls voire positifs en Corse ou en zone méditerranéenne, et atteignant jusqu'à - 70 mm dans les Pyrénées centrales.

Modélisation de la distribution des espèces à partir des variables du milieu

Pour le jeu de données étudié, les variables liées au sol montrent de faibles corrélations avec les autres variables utilisées, sauf en ce qui concerne la RUM qui est logiquement liée à l'engorgement temporaire ($R^2 = 0,47$) (tableau II, ci-dessous). Le coefficient de détermination est plus élevé quand on considère les variables climatiques entre elles, sauf en ce qui concerne les précipitations moyennes annuelles ou le bilan hydrique de juillet vis-à-vis des ETP de printemps ($R^2 \leq 0,21$). Les R^2 les plus élevés sont atteints entre les températures moyennes annuelles et les températures moyennes d'hiver ou les ETP de printemps.

TABLEAU II **Matrice des corrélations (R^2) entre les variables utilisées pour réaliser les modèles de distribution (n = 6 920)**

| | T.moyan | T.moyhiv | ETP.prin | BH.juillet | P.moyan | RUM | Eng.temp | PH |
|----------------------|---------|----------|----------|------------|---------|------|----------|------|
| T.moyan | | | | | | | | |
| T.moyhiv | 0,91 | | | | | | | |
| ETP.prin | 0,69 | 0,52 | | | | | | |
| BH.juillet | 0,54 | 0,49 | 0,20 | | | | | |
| P.moyan | 0,12 | 0,09 | 0,19 | 0,21 | | | | |
| RUM | 0,02 | 0,02 | 0,11 | 0,00 | 0,06 | | | |
| Eng.temp | 0,02 | 0,02 | 0,21 | 0,03 | 0,13 | 0,47 | | |
| pH | 0,04 | 0,02 | 0,00 | 0,21 | 0,08 | 0,17 | 0,27 | |
| C/N | 0,01 | 0,03 | 0,00 | 0,02 | 0,07 | 0,05 | 0,00 | 0,28 |

T.moyan : température moyenne annuelle
 T.moyhiv : température moyenne d'hiver (décembre à février)
 ETP.prin : ETP Thornthwaite de printemps (mars à mai)
 BH.juillet : bilan hydrique de juillet

P.moyan : précipitations moyennes annuelles
 RUM : réserve utile maximale des sols
 Eng.temp : engorgement temporaire
 C/N : rapport carbone sur azote

Quatre à cinq variables écologiques ont été sélectionnées dans les modèles de distribution de chacune des essences. Parmi les variables climatiques candidates, seules les températures moyennes annuelles et le bilan hydrique de juillet ont montré un lien significatif avec la distribution des espèces. Les températures d'hiver, les ETP de printemps, et les précipitations moyennes annuelles sont apparues peu discriminantes. Les variables édaphiques et trophiques utilisées se sont quant à elles toutes révélées significatives pour au moins 3 des 4 essences traitées. Elles prennent une place importante dans la plupart des modèles : 4 variables sur les 5 entrant dans le modèle de distribution sont liées au sol pour le Chêne sessile et 3 sur 5 pour le Sapin et le Hêtre, leur élimination entraînant une diminution importante de la qualité des modèles. La distribution de l'Épicéa semble davantage liée aux aspects climatiques ; les 2 variables édaphiques significatives dans le modèle ayant une influence plus faible.

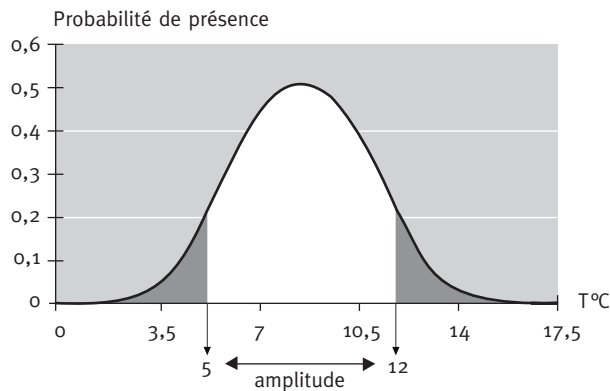
Les modèles de distribution du Sapin et de l'Épicéa donnent de bonnes à très bonnes performances (AUC > 0,86), les résultats obtenus sur le jeu de calibration et de validation étant assez proches (tableau III, ci-dessous). Les AUC obtenues pour le Hêtre et le Chêne sessile sont bonnes à correctes selon le jeu de données utilisé, elles s'échelonnent respectivement pour chacune de ces essences entre 0,81 et 0,80 sur le jeu de calibration, et 0,78 et 0,74 sur le jeu de validation. Ainsi, le modèle de distribution du Sapin permet de prédire 89 % des présences et des absences observées sur les 533 relevés indépendants du jeu de validation, contre 84 % pour l'Épicéa, 68 % pour le Hêtre et 61 % pour le Chêne sessile, avec une meilleure capacité à prédire les présences que les absences (respectivement 72, 84, 93 et 89 % de bonnes prédictions des présences pour le Sapin, l'Épicéa, le Hêtre et le Chêne sessile sur le jeu de validation) (tableau III).

TABLEAU III **Qualité de la carte prédictive de la distribution de l'Épicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile évaluée selon le jeu de calibration (n = 6 920) et le jeu de validation (n = 533)**
(occ. = nombre d'occurrences)

| | Jeu de calibration | | | | | Jeu de validation | | | | |
|------------------|--------------------|------|--------|-------------|-------------|-------------------|------|--------|-------------|-------------|
| | D2 | AUC | succès | sensitivité | spécificité | occ. | AUC | succès | sensitivité | spécificité |
| Épicéa | 0,31 | 0,88 | 79 | 83 | 79 | 28 | 0,90 | 84 | 84 | 84 |
| Sapin | 0,38 | 0,90 | 81 | 88 | 80 | 54 | 0,86 | 89 | 72 | 91 |
| Hêtre | 0,24 | 0,81 | 74 | 77 | 71 | 237 | 0,78 | 68 | 93 | 48 |
| Chêne sessile. . | 0,21 | 0,80 | 64 | 91 | 55 | 163 | 0,74 | 61 | 89 | 48 |

FIGURE 4
PRINCIPE DE CALCUL
DE L'AMPLITUDE ÉCOLOGIQUE,
EXEMPLE DU HÊTRE,
EN FONCTION
DE LA TEMPÉRATURE
MOYENNE ANNUELLE
POUR LA PÉRIODE 1961-1990

La zone blanche située sous la courbe, centrée sur l'optimum des probabilités de présence, représente 80 % de l'aire totale sous la courbe



L'amplitude des espèces a été calculée pour chacun des facteurs écologiques sélectionnés dans les modèles de distribution (figure 4, ci-dessus). Les caractéristiques de résistance au froid et la préférence pour les climats humides de l'Épicéa apparaissent nettement à travers le modèle réalisé (figure 5, p. 576), tout comme sa grande tolérance aux conditions de sols, que ce soit vis-à-vis de l'engorgement (qui n'est pas discriminant), de la RUM (présence sur sols peu à moyennement profonds), ou du pH (il est principalement présent sur les sols de pH compris entre 3 et 6,5). Les distributions du Hêtre et du Sapin présentent des similitudes. Ces deux essences sont présentes dans des zones de températures annuelles plutôt fraîches à moyennes, et de bilan hydrique de juillet plutôt favorable, mais elles ne supportent pas aussi bien que l'Épicéa les conditions climatiques froides liées essentiellement aux altitudes élevées. La plus grande sensibilité du Sapin au bilan hydrique de juillet, celle du Hêtre à la température moyenne

FIGURE 5 **INTERVALLES CONSIDÉRÉS COMME FAVORABLES À LA DISTRIBUTION DE L'ÉPICÉA, DU SAPIN, DU HÊTRE, ET DU CHÊNE SESSILE POUR CHACUNE DES VARIABLES SÉLECTIONNÉES DANS LES MODÈLES**
($p < 0,001$)

L'épaisseur de chaque rectangle est proportionnelle à l'apport de la variable dans le modèle. A = valeurs de la variable correspondant aux bornes inférieures et supérieures de l'intervalle (en italiques) et amplitude écologique (entre parenthèse), exprimée selon l'unité de la variable

| | T. moyen (°C) | | | | BH. juillet (mm) | | RUM (mm) | | | | Eng. temp | | | | pH | | | | C/N | | | | | | | | | | | |
|----------|---------------|---|----|----|------------------|------|----------|---|----|-----------------|-----------|----|----|-----|-----------------|-----|---|-----|-----|------------------|---|---|---|---|----------------|----|----|----|----|---------------|
| | 4 | 8 | 12 | 16 | A | -100 | -50 | 0 | 50 | A | 30 | 60 | 90 | 120 | A | 1,5 | 2 | 2,5 | 3 | A | 4 | 5 | 6 | 7 | A | 15 | 20 | 25 | 30 | A |
| Épicéa | | | | | 3,1-8,5 (5,4) | | | | | 21-85 (64) | | | | | 8-103 (95) | | | | | 8-103 (95) | | | | | 3-6,5 (3,5) | | | | | |
| Sapin | | | | | 6-12,5 (6,5) | | | | | -34-59 (113) | | | | | 54-150 (113) | | | | | 54-150 (113) | | | | | | | | | | 14-26 (12) |
| Hêtre | | | | | 5-12 (7) | | | | | 8-99 (89) | | | | | | | | | | | | | | | 3-5,9 (2,9) | | | | | 10-24 (14) |
| Chêne S. | | | | | 7,3-13 (5,6) | | | | | | | | | | 8-99 (89) | | | | | 1,6-3,2 (1,6) | | | | | 3-5,9 (2,9) | | | | | 10-24 (14) |

annuelle, ainsi qu'une amplitude du Hêtre plus large constituent les principales différences de comportement par rapport au climat qui distinguent les deux essences. D'un point de vue édaphique, Sapin et Hêtre sont exclus des zones à engorgement temporaire prononcé et préfèrent des sols relativement riches en azote, particulièrement pour le Hêtre. En outre, le Sapin préfère les sols ayant les plus fortes RUM, et le Hêtre est davantage présent pour les sols à $pH < 6$. Le Chêne sessile se différencie par une présence située majoritairement dans les zones à températures moyennes annuelles plus élevées. Par rapport aux autres essences, sa présence apparaît également plus forte dans les situations plus engorgées et dans les stations à RUM moyenne voire faible. Son comportement trophique est similaire à celui du Hêtre, à savoir une préférence pour les pH acides et les sols à bonne nutrition azotée.

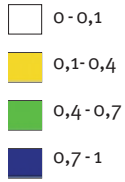
Cartographie de la distribution des essences à l'échelle de la France

Les modèles de distribution permettent de réaliser une carte de probabilité de présence des essences en chaque point du territoire en fonction des conditions de milieu. Les cartes réalisées au pas kilométrique montrent globalement une bonne concordance entre les prédictions et les relevés de terrain pour les quatre essences (figure 6, ci-contre, p. 577). Ainsi, le Sapin et l'Épicéa sont principalement prédits dans les zones de montagne, l'Épicéa étant présent à des altitudes globalement plus élevées, principalement dans les Vosges, le Jura, et les Alpes du Nord, le Sapin étant prédit plus largement dans le Massif central et les Pyrénées. Selon ces cartes, le Hêtre occupe un large tiers nord-est de la France ainsi que les zones de montagnes humides ; le Chêne sessile étant quant à lui exclu des zones de montagnes élevées et des bassins méditerranéen et aquitain. On observe que des effets régionaux peuvent être restitués, comme les plateaux calcaires du sud du Massif central où la probabilité de rencontrer du Hêtre est plus faible que dans les zones environnantes, ou encore les peuplements d'Épicéa en limite d'aire, situés au sud des Alpes, qui sont correctement localisés.

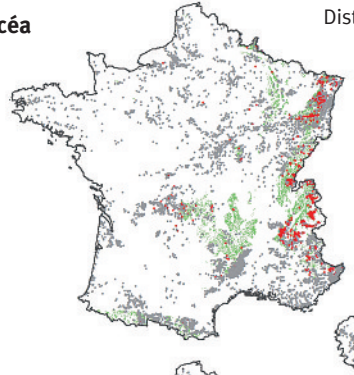
FIGURE 6 **PROBABILITÉ DE PRÉSENCE PRÉDITE DANS LES ZONES FORESTIÈRES (période 1961-1990, colonne de gauche) ET DISTRIBUTION OBSERVÉE SUR LE JEU DE CALIBRATION (colonne de droite), DE L'ÉPICÉA, DU SAPIN, DU HÊTRE ET DU CHÊNE SESSILE**
($n = 6\ 920$)

Les présences prédites figurant sur les cartes ci-contre, page 577 ont été calculées en fonction du seuil optimal permettant de discriminer les présences et les absences (0,11 pour l'Épicéa, 0,18 pour le Sapin, 0,43 pour le Hêtre, 0,16 pour le Chêne sessile). Les surfaces forestières ont été estimées à l'aide de Corine Land Cover 2006.

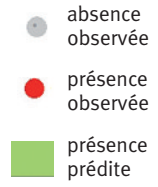
Probabilité de présence



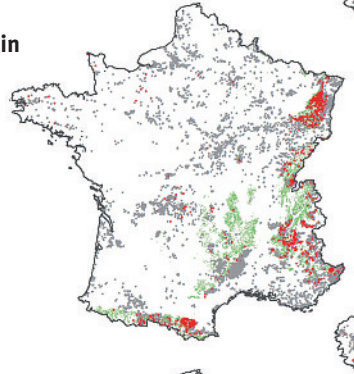
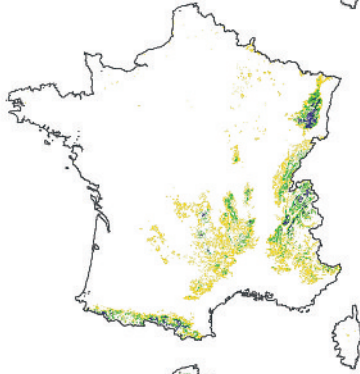
Épicéa



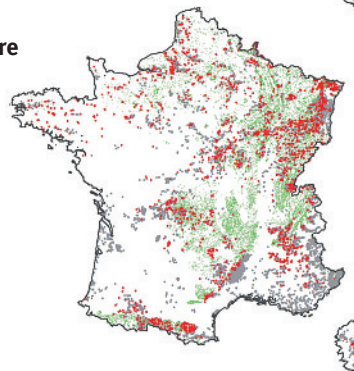
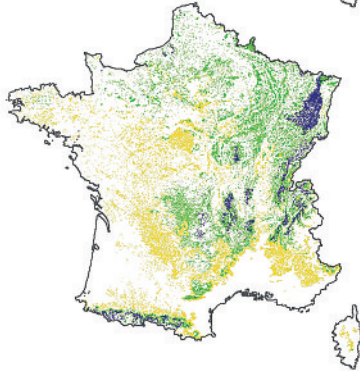
Distribution observée



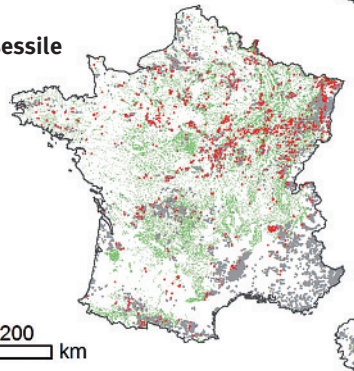
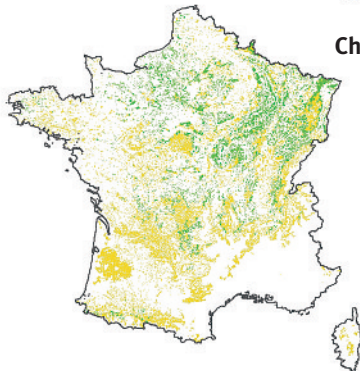
Sapin



Hêtre



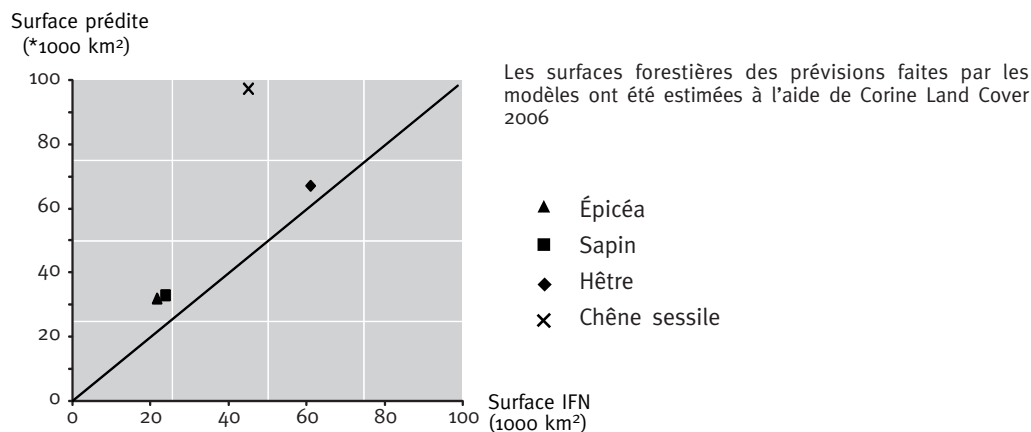
Chêne sessile



200 km

Les surfaces favorables estimées en utilisant le seuil de la courbe ROC pour chacune des 4 essences étudiées sont supérieures aux surfaces déterminées d'après les relevés de la période 2004-2007 de l'Inventaire forestier national (figure 7, ci-dessous). Cette surestimation est de l'ordre d'un tiers des surfaces pour l'Épicéa, le Sapin et le Hêtre, elle double la surface pour le Chêne sessile, du fait d'absences diffuses sur son aire de distribution, qui ne sont pas prédites.

FIGURE 7 COMPARAISON DES SURFACES FORESTIÈRES FAVORABLES À LA DISTRIBUTION DE L'ÉPICÉA, DU SAPIN, DU HÊTRE, ET DU CHÊNE SESSILE, PRÉDITES PAR LES MODÈLES ET ESTIMÉES À L'AIDE DES DONNÉES IFN, POUR LA FRANCE



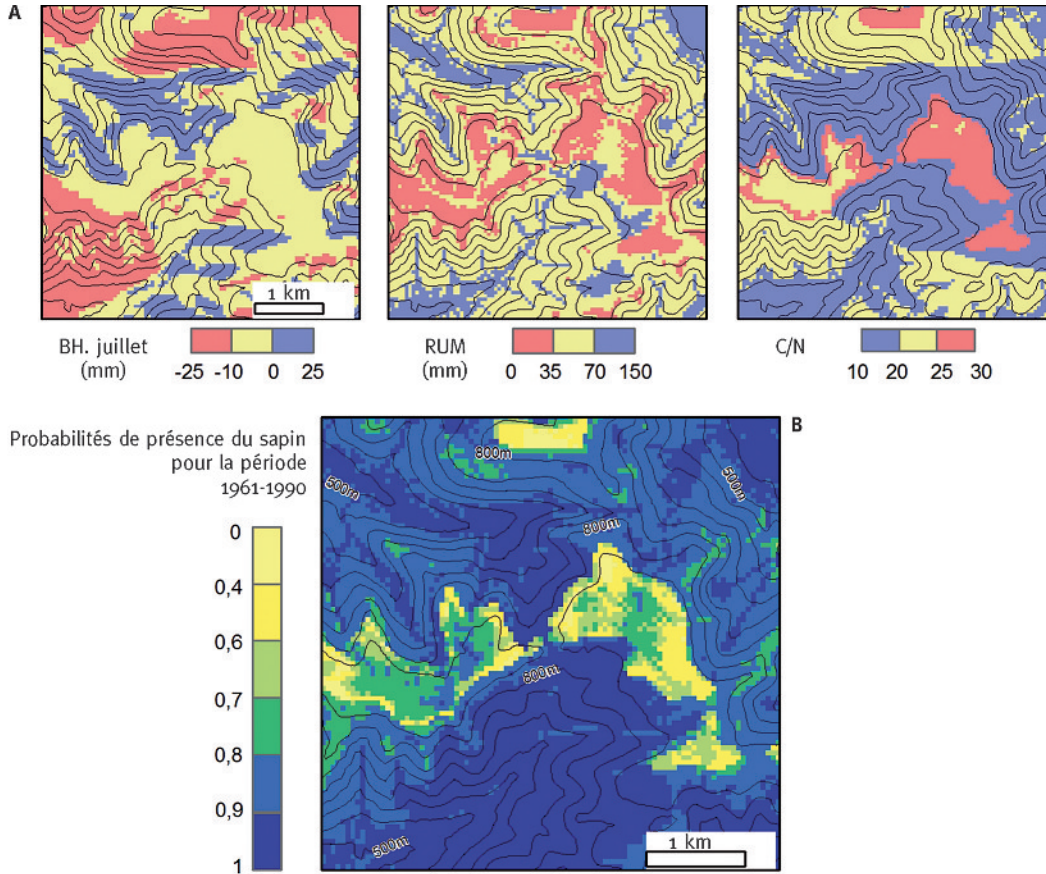
Cartographie de la distribution potentielle des espèces à l'échelle locale

Si la cartographie à résolution kilométrique permet d'avoir une vision nationale voire régionale de la distribution des espèces, elle n'est pas discriminante à l'échelle du massif ou de la forêt. Afin de pouvoir prédire les potentialités de présence des espèces plus localement, il est nécessaire que les facteurs écologiques sélectionnés dans le modèle soient disponibles sous forme de cartes numériques décrivant finement la variabilité des conditions écologiques. Nous avons ainsi calculé la probabilité de présence du Sapin pour la période 1961-1990 sur une zone test dans l'ouest du massif vosgien (secteur de Remiremont), pour laquelle existaient des couches SIG à haute résolution des facteurs écologiques utilisés (figure 8, p. 579). Ainsi, pour le Sapin, les probabilités de présence sont les plus fortes sur les stations fraîches de versant nord, à fortes RUM et bonne nutrition azotée situées plutôt sur granite et bas de pente. Les stations à mauvaise nutrition azotée (C/N élevé), en versant chaud, à réserve utile faible, situées plutôt sur grès siliceux, se révèlent moins favorables à la présence du Sapin : sa probabilité de présence prédite diminue sur ces stations par rapport aux zones adjacentes.

Évolution de la distribution potentielle des espèces

Les modèles de distribution élaborés pour la période 1961-1990 ont été utilisés pour prédire la probabilité de présence des essences en prenant en compte les conditions climatiques prévues pour les périodes 2011-2040, 2041-2070 et 2071-2100. Pour la fin du siècle, on note une forte régression de la probabilité de présence pour chacune des essences étudiées, sur une grande partie de leur aire de distribution établie sur la période 1961-1990 (figures 9, p. 580).

FIGURE 8 CARTOGRAPHIE À HAUTE RÉOLUTION DES STATIONS FAVORABLES AU SAPIN POUR UN BASSIN VERSANT DE L'OUEST DU MASSIF VOSGIEN : principales variables déterminant localement les conditions favorables à sa présence (A), et aire de distribution potentielle pour la période 1961-1990 (B)

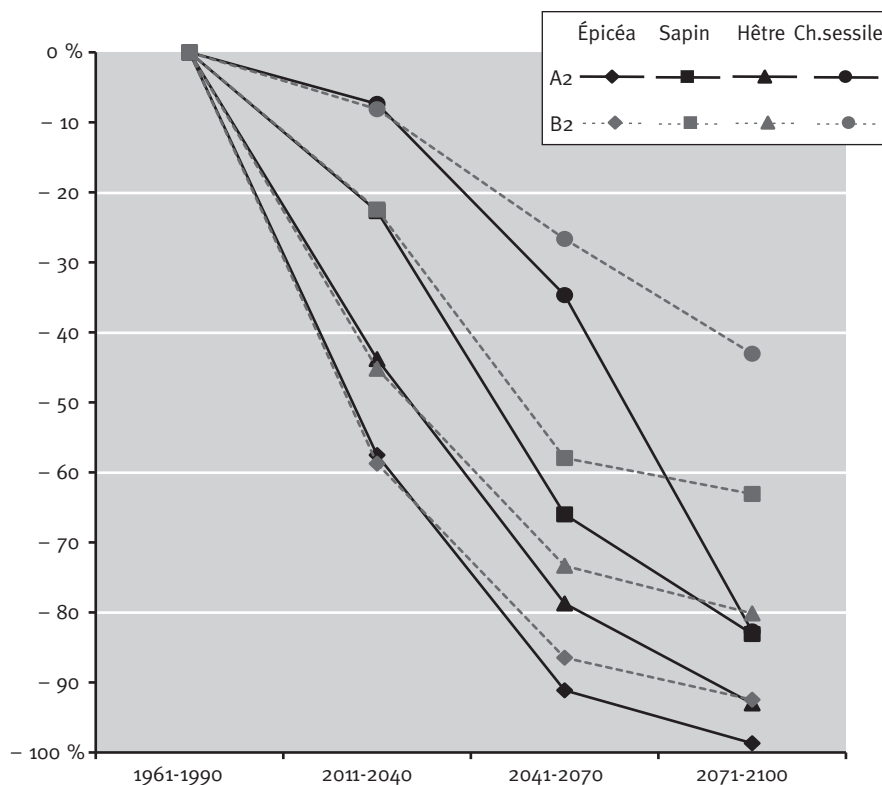


À l'échelle nationale, les surfaces favorables au Hêtre et à l'Épicéa sont les plus lourdement affectées et ce dès le début du XXI^e siècle, celles du Sapin et du Chêne sessile baissant plus fortement à partir du milieu du siècle. Ainsi, les surfaces propices à la présence du Hêtre et de l'Épicéa sont divisées par deux entre les périodes 1961-1990 et 2011-2040, et diminuent à la fin du XXI^e siècle de 80 à 93 % pour le Hêtre, et de 92 à 99 % pour l'Épicéa, selon que l'on considère le scénario B2 ou A2. Pour l'Épicéa, les zones les plus favorables à la fin du XXI^e siècle se cantonnent à une petite frange aux altitudes les plus élevées des Alpes internes (figure 10, pp. 582-583). Pour le Hêtre, ce sont les plaines qui seraient les plus touchées, particulièrement à partir du milieu du siècle. La différence d'impact du changement climatique entre les scénarios A2 et B2 semble relativement faible pour ces deux essences.

La surface favorable à la présence du Sapin diminuerait plus tardivement, elle atteindrait cependant 83 % à la fin du XXI^e siècle selon le scénario A2, alors qu'elle serait plus limitée selon le scénario B2, avec une perte de 63 % de son aire de distribution potentielle, du fait d'une relative stabilisation entre 2041-2070 et 2071-2100 (figure 9, p. 580).

FIGURE 9 **ÉVOLUTION EN FRANCE DES SURFACES POTENTIELLEMENT FAVORABLES À LA DISTRIBUTION DE L'ÉPICÉA, DU SAPIN, DU HÊTRE ET DU CHÊNE SESSILE ENTRE LES PÉRIODES 1961-1990 ET 2071-2100, selon le modèle HadCM3 et les scénarios A2 et B2**

Les surfaces favorables ont été calculées en fonction du seuil optimal de la courbe ROC permettant de discriminer les présences et les absences pour chacune des espèces (0,11 pour l'Épicéa, 0,44 pour le Hêtre, 0,18 pour le Sapin, 0,16 pour le Chêne sessile). Les surfaces forestières ont été estimées à l'aide de Corine Land Cover 2006



Ainsi, les habitats favorables au Sapin ne régresseraient dans un premier temps que dans le Sud de la France (Pyrénées, sud du Massif central, des Alpes), avant de toucher progressivement les zones de moyenne montagne et même les massifs les plus élevés. Le Chêne sessile pourrait être l'essence la moins atteinte, la surface favorable à sa présence diminuerait plus tardivement, l'impact du changement climatique paraissant limité jusqu'au milieu du XXI^e siècle (moins de 10 % de pertes). Selon le scénario B2, la perte attendue d'ici la fin de ce siècle, égale à 43 %, serait plus faible que pour les autres essences. Par contre, le scénario A2 est plus pessimiste, avec une augmentation forte de la surface devenant défavorable lors de la deuxième moitié du XXI^e siècle, atteignant 83 % pour la période 2071-2100. Les zones de plaines seraient les premières affectées, les effets du réchauffement se faisant d'abord sentir dans le Bassin aquitain et les pays de la Loire, certaines zones du nord de la France restant préservées un peu plus longtemps (figure 10, pp. 582-583). Cependant, comme pour le Hêtre, seules les zones de montagne seraient épargnées à l'échéance de la fin du siècle selon le scénario étudié le plus pessimiste. Il est à noter que, selon le scénario A2, la diminution des probabilités de présence se fait dans un premier temps de façon relativement diffuse sur leur aire de distribution pour

l'Épicéa et le Hêtre, tandis que les zones méridionales sont les plus affectées en ce qui concerne le Sapin et le Chêne sessile (figure 10, pp. 582-583).

Pour chacune de ces essences, il existe des zones actuellement forestières où l'espèce n'est pas présente actuellement, et dont les conditions écologiques deviendraient favorables dans un contexte de réchauffement climatique. Ces zones de colonisation potentielle ne représentent qu'une petite part de l'aire de distribution actuelle (moins de 8 % selon l'espèce et le scénario), et se situent toutes dans des zones de montagne, à des altitudes plus élevées que les aires de présence actuelles. Le Chêne sessile est l'essence pour laquelle les zones de recolonisation constituent le plus grand potentiel au regard de la distribution actuelle (6 % selon le scénario A2, 8 % selon le B2, pour la période 2071-2100), mais elles ne présentent qu'une petite surface par rapport à celles qui deviendraient potentiellement défavorables (figure 10, pp. 582-583).

À l'échelle locale, nous prévoyons que l'impact du changement climatique se traduirait dans les zones où les espèces étudiées sont susceptibles de se maintenir par une remontée des conditions favorables en altitude et un maintien ou un déplacement sur les versants frais exposés au nord. C'est le cas du Sapin dans le Sud du massif vosgien, dans une zone qui lui est actuellement très favorable et où sa limite basse de distribution se situe vers 500 mètres d'altitude (figure 11, p. 584). Au fil du XXI^e siècle, l'évolution défavorable du bilan hydrique conduit à une diminution des habitats potentiels à basse altitude (période 2011-2040), puis à un cantonnement des habitats favorables à altitude élevée et en versant nord (2041-2070), suivi enfin d'une baisse générale de la probabilité de présence du Sapin sur toute la zone avec maintien des situations les plus favorables en versant nord à haute altitude (2071-2100). Ainsi, dans ce secteur, la probabilité de rencontrer du Sapin plus de 4 fois sur 10, qui correspond actuellement à une altitude supérieure à 500 m, ne se rencontrerait plus à la fin du XXI^e siècle sur les versants exposés au sud inférieurs à 1 100 mètres d'altitude, et se cantonnerait dans les combes fraîches des versants exposés au nord au-delà de 750 m d'altitude.

DISCUSSION

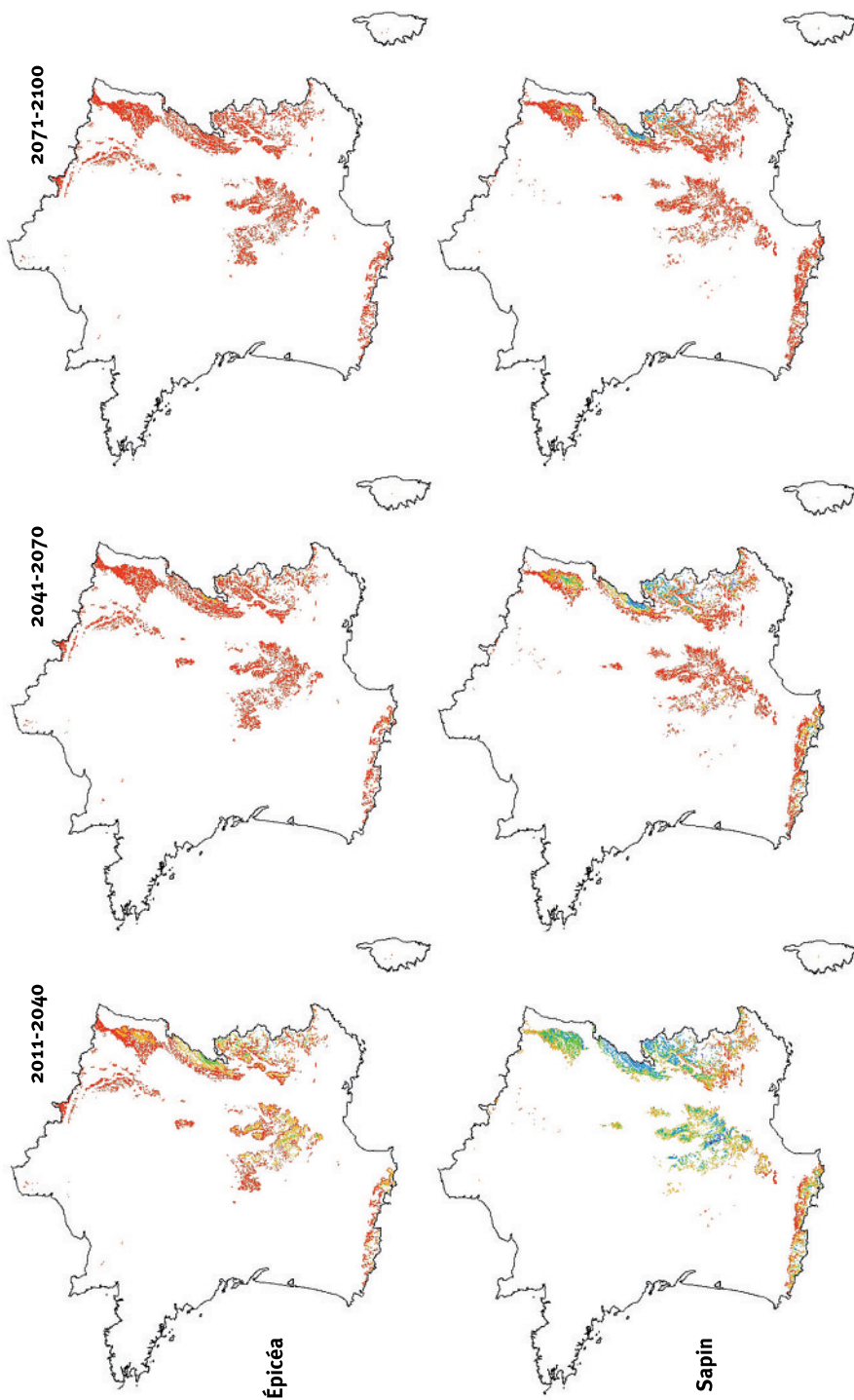
Les simulations d'évolution du climat prédisent un réchauffement important et durable à l'échelle de ce siècle, dont le début est confirmé par les mesures réalisées sur les postes météorologiques, qui montrent une forte augmentation des températures à partir du milieu des années 1980. Le réchauffement mesuré en France ces dernières années semble même supérieur d'environ 0,5 °C à celui prédit pour la période 2001-2010 selon une hypothèse déjà pessimiste, celle du modèle HadCM3 et du scénario A2. L'évaluation à différentes échelles spatiales des conséquences de ce réchauffement passe par la modélisation de la distribution des essences à partir des facteurs du climat et du sol. Le travail réalisé sur quatre essences permet à la fois de préciser leur écologie, de cartographier les zones actuellement propices à leur distribution, et de délimiter des zones potentiellement vulnérables au regard des changements climatiques prévus.

Connaissances concernant l'écologie des espèces

Les modèles réalisés permettent de préciser l'écologie des espèces étudiées en déterminant leur comportement au regard de variables difficiles à relever sur le terrain. Ils mettent ainsi en évidence l'effet des températures moyennes annuelles préférentiellement aux autres variables thermiques (températures d'hiver et ETP de printemps). Il apparaît également que le bilan hydrique climatique de juillet, mois le plus chaud de l'année, est nettement plus performant que les précipitations annuelles, dont le pouvoir prédictif s'est avéré très faible. Ce travail met également en évidence la forte importance des variables édaphiques testées, qu'elles soient liées au

FIGURE 10 ÉVOLUTION PRÉVISIBLE DE LA DISTRIBUTION POTENTIELLE DE L'ÉPICÉA, DU SAPIN, DU HÊTRE, ET DU CHÊNE SESSILE ENTRE 1961-1990 ET LES PÉRIODES 2011-2040, 2041-2070, ET 2071-2100 (modèle HadCM3-A2)

Les zones représentant l'absence pour la période 1961-1990 ont été délimitées en fonction du seuil de la courbe ROC statistiquement optimal pour chaque espèce. Les surfaces forestières ont été estimées à l'aide de Corine Land Cover 2006.



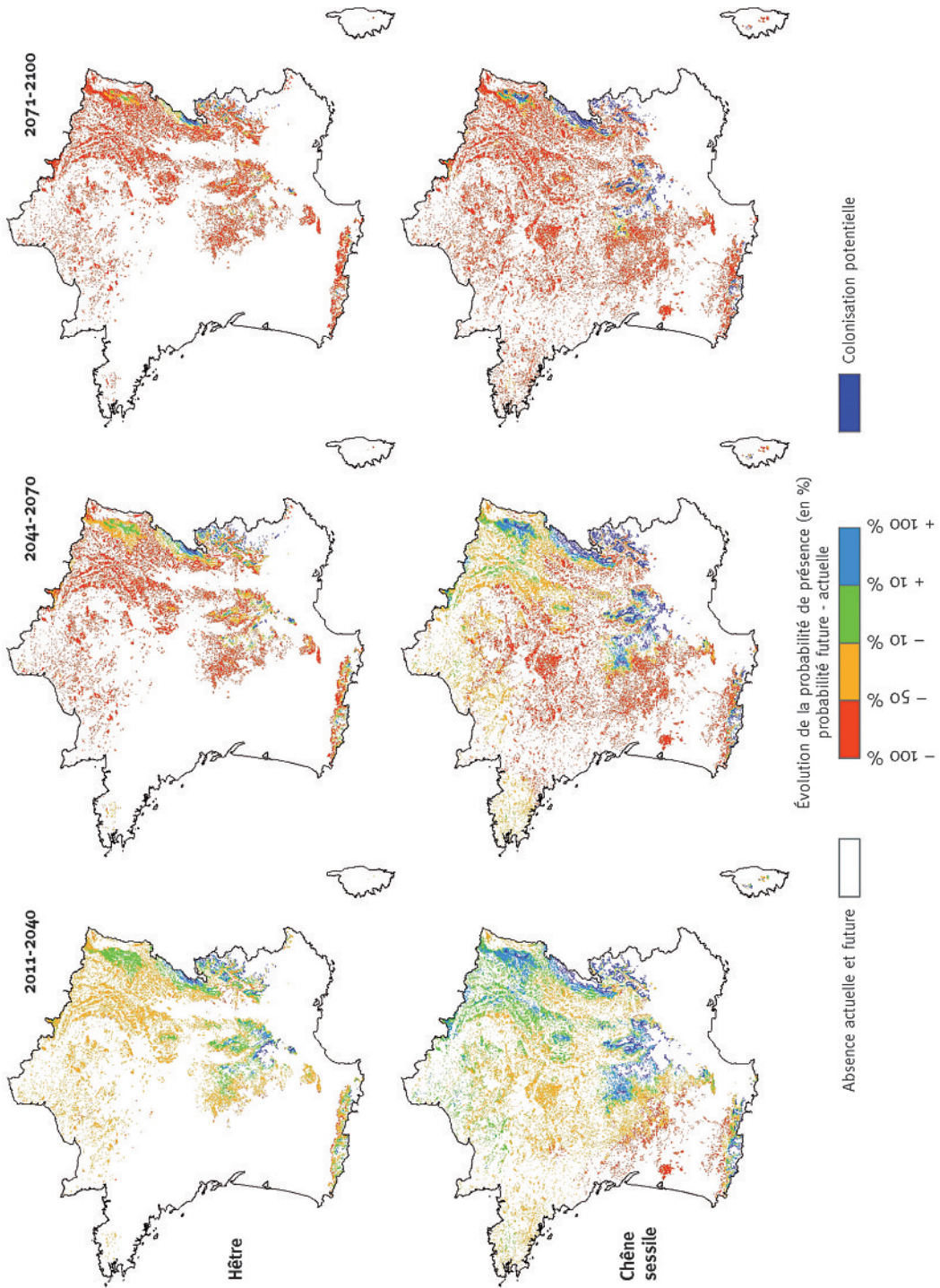
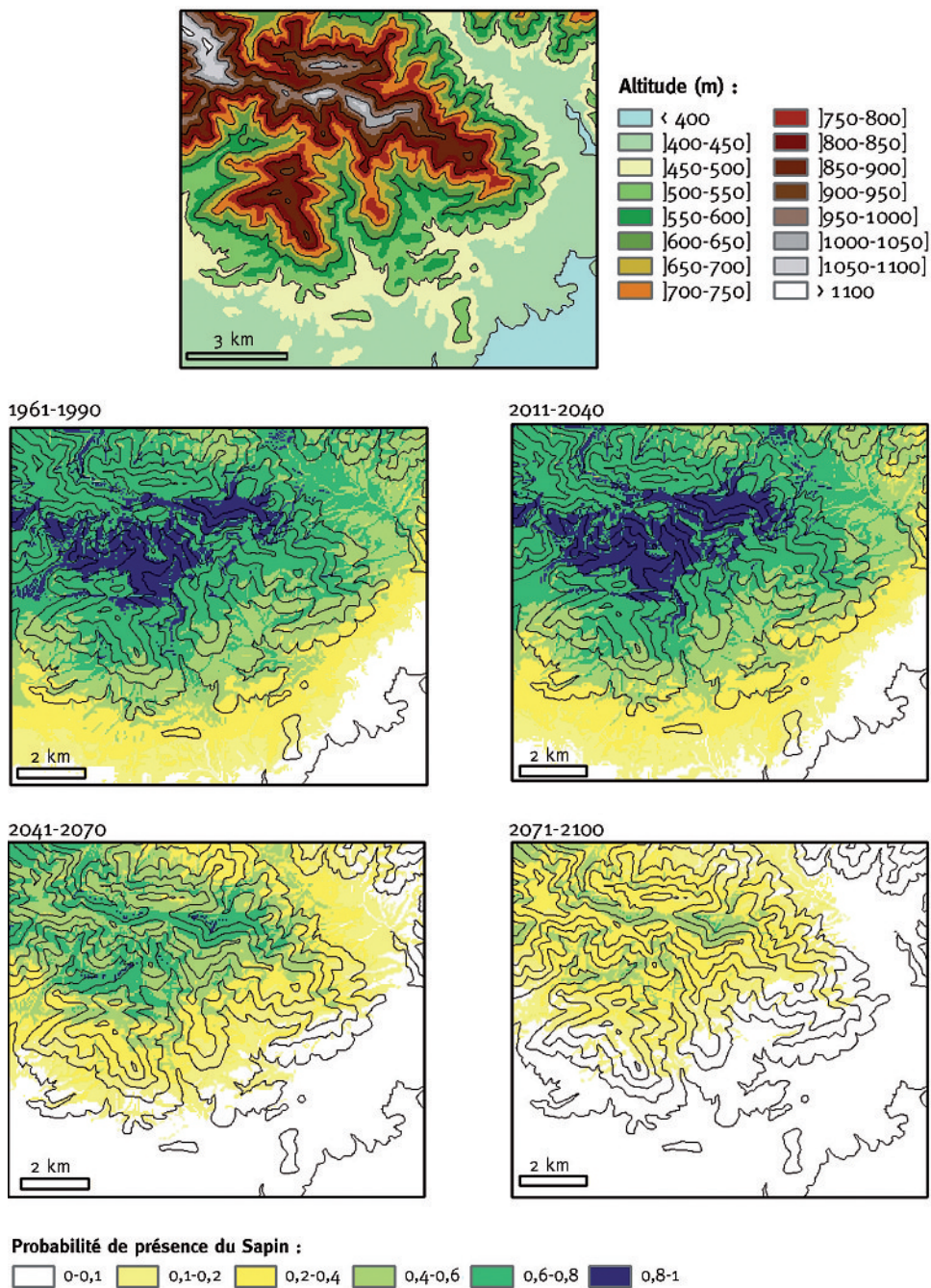


FIGURE 11

CARTOGRAPHIE AU 1/50 000 DE LA PRÉSENCE POTENTIELLE DU SAPIN POUR LES PÉRIODES 1961-1990, 2011-2040, 2041-2070 ET 2071-2100, DANS LE SUD DU MASSIF VOSGIEN

Les simulations pour les périodes 2011-2040, 2041-2070 et 2071-2100 ont été réalisées en utilisant le modèle HadCM3 scénario A2



comportement hydrique ou à la nutrition des sols, qui entrent dans les 4 modèles réalisés. Ces résultats confirment l'importance donnée aux conditions de sol dans la définition traditionnelle des stations et des potentialités forestières. Comme dans les typologies de stations, une évaluation de la RUM des sols basée sur des relevés de terrain et une approche par bio-indication du niveau trophique et de l'hydromorphie du sol ont été utilisées. À la différence de l'approche traditionnelle par groupes écologiques, le développement d'une approche utilisant la valeur indicatrice des espèces (la valeur indicatrice est égale à la valeur du facteur où l'espèce est la plus fréquente) a permis d'effectuer des estimations quantitatives des variables bio-indiquées et ainsi de les intégrer dans les modèles de distribution des essences. Contrairement aux approches traditionnelles, le niveau d'acidité a été clairement distingué du niveau de nutrition azotée car ces deux facteurs interviennent de façon non corrélée sur la distribution des essences (un pH acide et une bonne nutrition azotée sont favorables à la présence du Hêtre et du Chêne) et parce qu'ils évoluent différemment sur les stations en contexte environnemental changeant.

Les résultats obtenus sont cohérents avec les connaissances sur le comportement de ces essences. Ainsi, le besoin en eau et la bonne tolérance au froid de l'Épicéa sont identifiés depuis longtemps, et ils expliquent sa présence en altitude élevée (Aussenac, 1970 ; Guehl, 1985). La proximité entre l'écologie du Sapin et celle du Hêtre que nous avons observée est également visible sur le terrain, ces deux essences étant souvent associées à l'étage du montagnard inférieur dans la série de la hêtraie-sapinière. Selon Ducrey (1970), Moreau et Schaeffer (1957), l'optimum écologique du Sapin se situe entre + 7 et + 11 °C, dans les zones bien arrosées ou avec des sols profonds, présentant une hydromorphie peu intense, en concordance avec les résultats obtenus. La moindre exigence du Hêtre vis-à-vis des conditions fraîches et humides, déjà observée par Becker (1981) ou Lemoine *et al.* (2002), lui permettent de coloniser des contextes plus secs en été et expliquent sa présence dans les zones de plaine du nord de la France. Enfin, la meilleure résistance à la sécheresse du Chêne sessile observée dans les modèles est en adéquation avec les travaux de Timbal et Aussenac (1996) qui indiquent un optimum de présence pour une température moyenne annuelle de 11 °C. Si le travail réalisé montre une bonne concordance avec les optimums climatiques connus de ces espèces, il permet aussi de préciser leur comportement vis-à-vis des facteurs du sol, qui sont souvent déterminés à l'échelle locale, et dont les effets sont difficiles à décorréler de ceux du climat. La formalisation du caractère favorable des milieux à la présence d'une essence par une estimation de sa probabilité de présence, ainsi que l'intégration de paramètres thermiques, hydriques et nutritionnels dans un modèle unique de distribution, constituent une avancée importante par rapport aux approches traditionnelles d'autécologie des essences.

Distribution des espèces pour la période 1961-1990

Les modèles de distribution réalisés pour les quatre essences étudiées permettent de cartographier les zones où les conditions écologiques leur sont favorables⁽¹⁾. Avec une AUC moyenne établie sur le jeu de validation de 0,82 et aucun des modèles n'ayant une AUC inférieure à 0,70, les quatre modèles réalisés sont jugés satisfaisants (Marmion *et al.*, 2009). Les plus performants, ceux du Sapin et de l'Épicéa, concernent des espèces qui sont en limite de leur aire de distribution. Pour l'Épicéa, le jeu de données utilisé pour calibrer les modèles est en grande partie issu d'études qui n'ont pas échantillonné les zones de plantations facilement reconnaissables, et seule une très petite partie des occurrences proviennent de zones de plaine. Cependant, le modèle prédit des habitats favorables dans le Massif central et dans les Pyrénées, en dehors de

(1) Les modèles de distribution calculés à l'échelle nationale sont disponibles sur le site web de l'équipe écologie forestière du laboratoire d'étude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB) : <https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/ecologie-forestiere/>, rubrique « données SIG ».

son aire naturelle de distribution limitée aux massifs montagneux de l'Est de la France (Alpes, Jura, Vosges). Ces prédictions hors de son aire naturelle de distribution sont cohérentes avec la réussite des plantations réalisées sur de vastes surfaces.

Les aires de distribution prédites sont logiquement plus importantes que celles estimées d'après les relevés de l'IFN. En effet, les conditions peuvent être favorables à la présence d'une espèce, mais celle-ci peut manquer, du fait de la concurrence avec d'autres espèces, de son absence de dissémination, ou de choix sylvicoles. Ceci est particulièrement vrai pour le Chêne sessile, qui est globalement présent une fois sur deux dans une aire de distribution potentielle assez vaste. Il est par exemple quasi absent de la partie ouest du Massif central malgré des conditions écologiques globalement favorables, probablement du fait de la présence de vastes zones de plantations résineuses. Les cartes de distribution potentielle peuvent ainsi à la fois être utilisées pour aider au choix d'espèces de substitution dans un contexte de diversification des essences, ou pour localiser des peuplements qui pourraient être dans des conditions écologiques peu adaptées.

Les modèles réalisés intègrent pour la première fois des facteurs à la fois climatiques, trophiques et hydriques, en cohérence avec les connaissances actuelles concernant ces espèces. L'apport de variables édaphiques ayant une action physiologique sur la plante permet de rendre ces modèles plus fonctionnels, en évitant qu'une partie de l'information concernant les sols ne soit prise en compte de façon statistique et purement fortuite par les variables climatiques qui leur sont corrélées. D'une manière générale, les paramètres liés au sol jouent un effet de filtre régional à local au sein de l'enveloppe climatique favorable à l'espèce. Par exemple, les modèles construits uniquement avec des variables climatiques montrent que les conditions des plaines du Nord-Est de la France peuvent être localement favorables à la distribution du Sapin et de l'Épicéa (Badeau *et al.*, 2005 ; Berry, 2007), l'intégration de variables liées au sol entraînant une diminution des probabilités de présence dans ces zones, en adéquation avec les connaissances liées à ces espèces (Rameau *et al.*, 1993). Pour ces raisons, l'intégration de variables liées au sol permet d'affiner les cartes réalisées uniquement avec des variables climatiques, et ouvre la porte à des utilisations plus locales.

À travers l'exemple du Sapin, nous avons montré qu'il était également possible de réaliser des cartes de distribution des espèces plus locales à fine résolution spatiale, et pouvant servir d'outil d'aide à la décision pour le gestionnaire forestier dans la définition du choix des essences. Cette approche à l'échelle locale est pour l'instant limitée par la disponibilité des cartes à haute résolution des facteurs écologiques nécessaires à leur élaboration, dont le calcul est long et coûteux. Actuellement, seul un petit nombre de variables concernant des zones géographiques restreintes sont disponibles. D'autre part, la validité de ce type de cartes prédictives devra être confirmée sur le terrain, en couplant ces nouveaux outils aux méthodes traditionnelles d'inventaires stationnels par exemple. La cartographie des probabilités de présence des espèces potentiellement présentes pourrait ainsi contribuer à limiter les coûts des campagnes de terrain en permettant de mieux cibler les zones à inventorier.

Évolution des zones écologiquement favorables

La projection des modèles de distribution selon les conditions climatiques simulées pour le futur montre une très forte diminution des probabilités de présence pour les 4 essences étudiées malgré l'effet important des variables édaphiques dans les modèles, qui ont été considérées comme constantes dans le temps. En utilisant l'hypothèse du scénario B2, plus optimiste, seuls le Sapin et le Chêne sessile ne dépassent pas 60 % de perte de surfaces favorables d'ici la fin du siècle. Ces simulations sont cohérentes avec les études déjà réalisées en milieu forestier, qui prévoient toutes des modifications importantes des aires de distribution potentielle (Kienast

et al., 2000 ; Badeau *et al.*, 2005 ; Landmann *et al.*, 2008b). En comparant nos prévisions avec celles publiées par Badeau *et al.* (2005) concernant l'Épicéa, le Sapin et le Hêtre, nous prévoyons une aire de distribution favorable à ces essences plus limitée à l'échéance de la fin de ce siècle. Cela s'explique à la fois par le choix du scénario climatique A2, qui est considéré comme la référence aujourd'hui, et dont le réchauffement est plus sévère que le scénario B2 utilisé par Badeau *et al.* (2005), et aussi par l'utilisation des variables édaphiques qui limitent à la fois l'aire de distribution initiale des essences et les possibilités de recolonisation aux substrats qui leur sont favorables.

Le fort recul constaté des probabilités de présence des espèces étudiées s'explique par la faible amplitude écologique des espèces vis-à-vis des facteurs climatiques : elle varie par exemple pour la température entre 5,5 °C pour l'Épicéa ou le Chêne sessile, et 6,5 à 7 °C pour le Hêtre ou le Sapin. Les prévisions de réchauffement (entre 3 °C et 4,2 °C d'augmentation d'ici la fin du siècle selon le scénario) représentent entre 40 et 80 % de l'amplitude des espèces étudiées vis-à-vis de la température, et entre 20 et 70 % vis-à-vis du bilan hydrique. Un réchauffement, même modéré, a pour effet de rendre de nombreuses zones où ces essences sont présentes rapidement défavorables, en commençant par les secteurs les plus chauds ou secs en marge de leur distribution. Ainsi, les conditions écologiques pourraient être assez rapidement inadaptées sur une partie importante de l'aire de répartition actuelle des essences étudiées. La réalisation de cartes à différentes échelles montrant l'évolution des probabilités de présence pourrait permettre de différencier pour chaque essence des zones ayant des degrés différents de vulnérabilité potentielle au changement climatique, fournissant ainsi des outils permettant de réfléchir à la place des essences selon l'intensité du réchauffement climatique. Ces outils, qui doivent être confrontés aux observations de terrain, pourraient être particulièrement utiles dans le cadre de la création ou de la mise à jour des catalogues de stations forestières, ou de documents de gestion à l'échelle de la forêt.

Incertitudes liées aux données utilisées

La qualité des cartes produites est directement dépendante des données utilisées pour élaborer les modèles et des prévisions d'évolution des facteurs écologiques sélectionnés. Le nombre, la qualité et la répartition spatiale des relevés phytosociologiques jouent sur la qualité des résultats. L'utilisation des bases de données EcoPlant et Sophy présente l'inconvénient d'un nombre de relevés moins conséquent et moins bien distribué dans l'espace comparativement à la base de données écologiques de l'IFN, mais a pour avantage un relevé floristique de très bonne qualité réalisé le plus souvent en saison de végétation par des botanistes, et généralement localisé hors des zones de plantations. On peut ainsi espérer limiter les confusions entre essences assez proches, comme pour les Chênes sessile et pédonculé. Une comparaison entre des modèles réalisés à partir de ces deux bases de données permettrait de révéler d'éventuelles différences de résultats. La nature des indices écologiques utilisés et la qualité de leur estimation jouent également un rôle prépondérant sur la qualité et la pertinence des modèles. Même si l'apport des variables hydriques et trophiques permet la réalisation de modèles plus proches des connaissances de terrain concernant les espèces étudiées, de nombreux facteurs ne sont pas encore évalués faute d'informations disponibles, comme par exemple l'humidité atmosphérique, l'eau disponible dans le sol, les aspects historiques ou la compétition entre espèces. L'intégration de nouveaux paramètres et la réduction des incertitudes liées à l'estimation des indices utilisés permettront de mieux comprendre l'écologie des espèces étudiées et d'améliorer localement la qualité des prédictions.

Concernant la prévision des conditions écologiques au cours du XXI^e siècle, nous avons utilisé les simulations d'évolution du climat du modèle HadCM3, qui est un des plus couramment

utilisé. Un large choix de modèles généraux de circulation est désormais disponible (IPCC, 2007), et on peut s'attendre à des différences dans l'intensité et la distribution spatiale des changements de climat prévus. La comparaison des différentes hypothèses existantes est nécessaire afin de déterminer la sensibilité locale d'une espèce au changement climatique, en permettant d'évaluer pour chaque espèce la gamme des réponses possibles, et ainsi d'estimer la part des incertitudes liées au choix du modèle. D'autre part, nous avons considéré que le pH, le C/N et l'engorgement n'évolueraient pas au cours du XXI^e siècle. Si cette approche semble plausible à court voire à moyen terme pour ces deux premières variables, il est possible que l'engorgement des sols soit modifié dans un contexte où il pourrait y avoir plus de pluies hivernales, et des ETP plus élevées. Des études complémentaires ayant pour but de déterminer le comportement possible de ces facteurs devront être réalisées.

Signification et usage des cartes produites

Il est important de rappeler que les cartes réalisées identifient pour différentes périodes les zones dont les conditions écologiques sont favorables à l'espèce, et non leur distribution, qu'elle soit présente ou future. Les zones où il est prévu une diminution des probabilités de présence indiquent ainsi que les conditions écologiques pourraient devenir moins favorables pour les espèces étudiées, la réaction de chaque espèce à ces nouvelles conditions environnementales étant actuellement très difficile à prévoir. Elle sera probablement dépendante de ses caractéristiques génétiques, et pourra conduire à une migration vers des conditions maintenues ou devenues favorables, à une adaptation physiologique et génétique aux nouvelles conditions plus chaudes et sèches, à des extinctions locales de populations, voire à une combinaison de ces trois possibilités (Kremer, 2000 ; Engler *et al.*, 2009). De plus, les modèles sont calibrés en prenant en compte l'aire de distribution réelle des essences, qui peut être déterminée en partie par les relations de compétition entre espèces. Si ces relations se modifient sous l'impact du changement climatique, le comportement des essences pourrait différer par rapport aux prévisions réalisées. Enfin, ces modèles sont calibrés à l'aide de données climatiques moyennes sur des pas de temps longs, alors que l'évolution des aires de distribution risque d'être façonnée au moins en partie par l'impact des événements extrêmes. L'intensité des sécheresses, leur durée, leur succession dans le temps, tout comme l'existence de valeurs seuils sont autant de paramètres propres à chaque essence et qui pourront expliquer des différences de comportements.

Si les modèles de distribution permettent de mieux comprendre l'écologie des espèces étudiées et leur évolution possible face au réchauffement climatique, un grand nombre d'incertitudes demeurent encore quant à leur comportement réel, dans un contexte où les gestionnaires sont confrontés à la question du choix des essences. Face aux incertitudes liées à l'avenir, ces outils peuvent permettre de contribuer à l'identification des zones les plus sensibles pour chacune des principales essences françaises. Le couplage avec une approche expérimentale permettrait de vérifier si les conditions prévues dans ces zones conduisent à une augmentation de la mortalité ou à une diminution de la régénération, deux phénomènes qui confirmeraient la possibilité d'extinctions locales de populations. L'impact du réchauffement d'environ 1 °C déjà enregistré pourrait également être confronté au comportement des essences dans les zones cartographiées comme sensibles. Cette analyse pourrait être menée dans différentes directions, concernant l'évolution de la production, la plasticité génétique, la possible augmentation de problèmes phytosanitaires et de dépérissement, ou le repérage de stations relictuelles favorables isolées dans des zones devenues défavorables.

Vu l'intensité et la rapidité du réchauffement prévu, il est peu probable que les essences étudiées s'adaptent aux nouvelles conditions sur la totalité du territoire, et une augmentation des symptômes de dépérissements est envisageable si le climat continue de se réchauffer. Une diminution

de la vitalité de ces essences pourrait laisser la place à un développement plus important d'essences compagnes ainsi qu'à l'implantation d'essences adaptées à des climats plus chauds. La diminution des surfaces ayant des conditions favorables ne pourra pas être compensée pour les essences étudiées par les zones actuellement trop froides devenant propices, car elles occupent des secteurs géographiquement restreints, et les capacités de colonisation naturelle en un temps court restent incertaines.

CONCLUSIONS

Contrairement aux espèces herbacées, les arbres n'ont pas la faculté de se déplacer rapidement, ce qui les rend *a priori* plus sensibles aux effets d'un changement brutal de climat. Les simulations réalisées montrent qu'à l'échéance d'une vie d'arbre, les conditions écologiques devraient changer de façon importante et durable, pouvant devenir défavorables sur de vastes zones, et faisant peser beaucoup de menaces sur les espèces étudiées. La réalisation de modèles et de cartes de distribution potentielle permet de délimiter à différentes échelles et pour de nombreuses essences des secteurs où elles pourraient être plus sensibles au réchauffement. Un travail d'inventaire et de suivi doit être réalisé dans ces zones afin de déterminer la réaction des arbres à ces contraintes nouvelles. Face à ces enjeux considérables, aussi bien en termes écologiques (biodiversité, stockage de carbone), que socio-économiques (production forestière, bois-énergie, risques naturels), ou même paysagers, il est urgent de poursuivre les recherches permettant de caractériser le niveau de risque pour chaque espèce sur les territoires où elle est présente, afin de pouvoir définir les mesures de gestion permettant d'adapter au mieux la forêt française aux changements environnementaux en cours.

Christian PIEDALLU – Vincent PEREZ – Jean-Claude GÉGOUT
 François LEBOURGEOIS – Romain BERTRAND
 Équipe Écologie forestière
 LERFoB UMR INRA-ENGREF 1092
 AgroParisTech-ENGREF
 14, rue Girardet CS 14216
 F-54042 NANCY CEDEX
 (christian.piedallu@engref.agroparistech.fr)
 (vincent.perez@engref.agroparistech.fr)
 (jean-claude.gegout@engref.agroparistech.fr)
 (francois.lebourgeois@engref.agroparistech.fr)
 (romain.bertrand@engref.agroparistech.fr)

Remerciements

Nous tenons à remercier Jean-Marc Rousselle pour son aide concernant l'extraction des données Tyndall, Jean-Claude Pierrat et Bernard Jabiol pour leurs conseils en statistiques et pédologie, ainsi que les relecteurs anonymes pour leur aide.

Le calcul des valeurs indicatrices des espèces végétales forestières pour les ressources du sol a été réalisé dans le cadre de projets financés par l'ADEME et l'Office national des forêts, les calculs des RUM et des bilans hydriques climatiques ont été financés par le GIP ECOFOR.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (C.D.). — Le Dépérissement des forêts dû au climat : un phénomène planétaire croissant ? — *Unasylva*, vol. 60, n° 231/232, 2009, pp. 43-49.
- AUSSENAC (G.). — Gelées tardives et jeunes peuplements forestiers. — *Revue forestière française*, vol. XXIII, n° 4, 1970, pp. 463-468.
- BADEAU (V.), DUPOUEY (J.-L.), CLUZEAU (C.), DRAPIER (J.). — Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100. — *Forêt-Entreprise*, vol. 162, avril 2005, pp. 25-29.
- BAKKENES (M.), ALKEMADE (J.R.M.), IHLE (F.), LEEMANS (R.), LATOUR (J.B.). — Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. — *Global Change Biology*, vol. 8, n° 4, 2002, pp. 390-407.
- BECKER (M.). — Écologie du Hêtre et de la hêtraie. Dans : *Le Hêtre / sous la dir. de E. Teissier du Cros*. — Versailles : INRA, 1981. — pp. 71-108.
- BECKER (M.). — Forêt française : pour une définition et une cartographie des stations. — *Bulletin technique de l'Office national des forêts*, vol. 9, 1977, p. 19.
- BENICHOU (P.), LE BRETON (O.). — Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. — *La Météorologie*, 7^e série, n° 19, 1987, pp. 12.
- BERRY (P.M.), DAWSON (T.P.), HARRISON (P.A.), PEARSON (R.G.). — Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. — *Global Ecology and Biogeography*, vol. 11, n° 6, 2002, pp. 453-462.
- BERRY (P.M.), JONES (A.P.), NICHOLLS (R.J.), VOS (C.C.) eds. — Assessment of the vulnerability of terrestrial and coastal habitats and species in Europe to climate change, Annex 2 of Planning for biodiversity in a changing climate - BRANCH : project Final Report, Natural England, UK, 2007.
- BONTEMPS (J.-D.), VALLET (P.), HERVÉ (J.-C.), RITTIÉ (D.), DUPOUEY (J.-L.), DHÔTE (J.-F.). — Des hêtraies qui poussent de plus en plus vite : vers une forte diminution de leur âge d'exploitabilité. — *Revue forestière française*, vol. LII, n° 2, 2005, pp. 123-142.
- BRÉDA (N.), HUC (R.), GRANIER (A.), DREYER (E.). — Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. — *Annals of Forest Science*, vol. 63, n° 6, 2006, pp. 625-644.
- BRIGGS (D.), WALTERS (S.). — *Plant variation and evolution*. — Cambridge, 1997. — 509 p.
- COUDUN (C.), GÉGOUT (J.-C.), PIEDALLU (C.), RAMEAU (J.-C.). — Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. — *Journal of Biogeography*, vol. 33, n° 10, 2006, pp. 1750-1763.
- DÉQUÉ (M.). — Frequency of precipitation and temperature extremes over France in an anthropogenic scenario: Model results and statistical correction according to observed values. — *Global and Planetary Change*, vol. 57, n° 1-2, 2007, pp. 16-26.
- DUCREY (M.). — Conditions climatiques et introduction du Sapin pectiné (*Abies pectinata* D.C.) dans l'arrière-côte bourguignonne. — *Revue forestière française*, vol. XXIII, n° 6, 1970, pp. 619-628.
- ENGLER (R.), RANDIN (C.F.), VITTOZ (P.), CZAKA (T.), BENISTON (M.), ZIMMERMANN (N.E.), GUISAN (A.). — Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter? — *Ecography*, vol. 32, n° 1, 2009, pp. 34-45.
- FIELDING (A.H.), BELL (J.F.). — A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. — *Environmental Conservation*, vol. 24, n° 1, 1997, pp. 38-49.
- GAUDIN (S.). — La Prise en compte des changements climatiques dans les guides de stations. — *Forêt-Entreprise*, n° 180, 2008, pp. 34-39.
- GÉGOUT (J.-C.), COUDUN (C.), BAILLY (G.), JABIOL (B.). — EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. — *Journal of Vegetation Science*, vol. 16, n° 2, 2005, pp. 257-260.
- GÉGOUT (J.-C.), HERVÉ (J.-C.), HOULLIER (F.), PIERRAT (J.-C.). — Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. — *Journal of Vegetation Science*, vol. 14, n° 1, 2003, pp. 55-62.
- GÉGOUT (J.-C.), PIEDALLU (C.), CORNU (J.), CLUZEAU (C.). — La Cartographie prédictive des stations forestières : un nouvel outil au service du gestionnaire. — *Revue forestière française*, vol. LX, n° 1, 2008, pp. 37-60.
- GÉGOUT (J.-C.), PIERRAT (J.-C.). — L'Autécologie des espèces végétales : une approche par régression non paramétrique. — *Écologie*, vol. 29, n° 3, 1998, pp. 473-482.

- GUEHL (J.-M.). — Étude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. et *Picea excelsa* Link.). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 42, n° 1, 1985, pp. 23-38.
- GUISAN (A.), ZIMMERMANN (N.E.). — Predictive habitat distribution models in ecology. — *Ecological Modelling*, vol. 135, n° 2-3, 2000, pp. 147-186.
- HUGHES (L.). — Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? — *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 15, n° 2, 2000, pp. 56-61.
- IPCC. — AR4. Climate change 2007 : synthesis report. An Assessment of the Intergovernmental Panel on Climate Change. — 2007. — 73 p.
- KIENAST (F.), ZIMMERMANN (N.), WILDI (O.). — Scénarios d'évolution des aires de répartition des principales essences forestières en fonction des scénarios de changement climatique. — *Revue forestière française*, vol. LII, numéro spécial "Conséquences des changements climatiques pour la forêt et la sylviculture", 2000, pp. 99-119.
- KREMER (A.). — Changements climatiques et diversité génétique. — *Revue forestière française*, vol. LII, numéro spécial "Conséquences des changements climatiques pour la forêt et la sylviculture", 2000, pp. 91-97.
- LANDMANN (G.), DUPOUEY (J.-L.), BADEAU (V.), LEFÈVRE (Y.), BRÉDA (N.), NAGELEISEN (L.-M.), CHUINE (I.), LEBOURGEOIS (F.). — Le Hêtre face aux changements climatiques : connaître les points faibles du Hêtre pour mieux les surmonter. — *Forêt-Entreprise*, n° 182, 2008a, pp. 30-34.
- LANDMANN (G.), DUPOUEY (J.-L.), BADEAU (V.), LEFÈVRE (Y.), BRÉDA (N.), NAGELEISEN (L.-M.), CHUINE (I.), LEBOURGEOIS (F.). — Le Hêtre face aux changements climatiques : le Hêtre en France en 2100 : la portion congrue ? — *Forêt-Entreprise*, n° 180, 2008b, pp. 28-33.
- LE MEIGNEN (P.), MICAS (L.). — Bilan des dépérissements forestiers dans les Alpes-de-Haute-Provence. — *Forêt méditerranéenne*, vol. 29, n° 2, 2008, pp. 177-182.
- LEBOURGEOIS (F.), PIEDALLU (C.). — Comment appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière ? Notion d'indices bioclimatiques, méthode d'estimation de l'évapotranspiration potentielle. — *Revue forestière française*, vol. LVII, n° 4, 2005, pp. 331-356.
- LEBOURGEOIS (F.), PIERRAT (J.-C.), PEREZ (V.), PIEDALLU (C.), CECCHINI (S.), ULRICH (E.). — Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving GCMs. — *International Journal of Biometeorology*, 2010 (on line March 2010).
- LEMOINE (D.), COCHARD (H.), GRANIER (A.). — Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L.): evidence for a stomatal control of xylem embolism. — *Annals of Forest Science*, vol. 59, n° 1, 2002, pp. 19-27.
- LENOIR (J.), GÉGOUT (J.-C.), MARQUET (P.A.), DE RUFFRAY (P.), BRISSE (H.). — A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. — *Science*, vol. 320, n° 5884, 2008, pp. 1768-1771.
- MARMION (M.), PARVIAINEN (M.), LUOTO (M.), HEIKKINEN (R.K.), THUILLER (W.). — Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. — *Diversity and Distributions*, vol. 15, n° 1, 2009, pp. 59-69.
- MITCHELL (T.D.), CARTER (T.R.), JONES (P.D.), HULME (M.), NEW (M.). — A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 16 scenarios (2001-2100). — *Tyndall center working paper*, n° 55, 2004, pp. 1-25.
- MOISSELIN (J.-M.), SCHNEIDER (M.), CANELLAS (C.), MESTRE (O.). — Les changements climatiques en France au XX^e siècle. Étude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. — *La Météorologie*, n° 38, 2002, pp. 45-56.
- MOREAU (R.), SCHAEFFER (R.). — La Descente du Sapin dans le département du Doubs : phénomène naturel ou provoqué par l'homme ? — *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle du Doubs*, vol. 59, 1957, pp. 149-169.
- MORIN (X.), VINER (D.), CHUINE (I.). — Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. — *Journal of Ecology*, vol. 96, n° 4, 2008, pp. 784-794.
- NEMANI (R.R.), KEELING (C.D.), HASHIMOTO (H.), JOLLY (W.M.), PIPER (S.C.), TUCKER (C.J.), MYNENI (R.B.), RUNNING (S.W.). — Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. — *Science*, vol. 300, n° 5625, 2003, pp. 1560-1563.
- PARMESAN (C.). — Ecological and evolutionary responses to recent climate change. — *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, vol. 37, 2006, pp. 637-669.

- PIEDALLU (C.), GÉGOUT (J.-C.). — Efficient assessment of topographic solar radiation to improve plant distribution models. — *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 148, n° 11, 2008, pp. 1696-1706.
- PIEDALLU (C.), GÉGOUT (J.-C.). — Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modeling. — *Annals of Forest Science*, vol. 64, n° 8, 2007, pp. 899-909.
- PIEDALLU (C.), GÉGOUT (J.-C.), BRUAND (A.), SEYNAVE (I.). — Mapping soil water holding capacity over large areas to predict the potential production of forest stands. — soumis.
- PIEDALLU (C.), GÉGOUT (J.-C.), CORNU (J.-F.), CLUZEAU (C.). — Cartographie prédictive des stations forestières du massif vosgien, élaboration, validation et applications. — Nancy : ENGREF, 2006. — 95 p.
- PIEDALLU (C.), LEBOURGEOIS (F.), GÉGOUT (J.-C.), SEYNAVE (I.), VEPIERRE (R.), CLUZEAU (C.), NÉDELTCHEVA (T.), BRUNO (E.), BADEAU (V.). — Développement, spatialisation et validation d'indices bioclimatiques. — ENGREF-IFN-INRA, 2007. — 85 p. + annexes.
- PINTO (P.E.), GÉGOUT (J.-C.), HERVÉ (J.-C.), DHÔTE (J.-F.). — Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. — *Forest Ecology and Management*, vol. 255, n° 3-4, 2008, pp. 619-629.
- RAMEAU (J.-C.), MANSION (D.), DUMÉ (G.). — Flore forestière française - guide écologique illustré - tome 2 : montagnes. — Paris : Institut pour le Développement, 1993. — 2421 p.
- RIOU-NIVERT (P.). — Changement climatique, préparer l'avenir. — *Forêt-Entreprise*, vol. 182, 2008a, pp. 17-29.
- RIOU-NIVERT (P.). — Changements climatiques : les interrogations des sylviculteurs. — *Forêt-Entreprise*, vol. 180, 2008b, pp. 14-27.
- ROMAN-AMAT (B.). — Préparer les forêts françaises au changement climatique : Rapport à MM. les Ministres de l'Agriculture et de la Pêche, et de l'Écologie, du Développement et de l'Aménagement durables. — 2007. — 124 p.
- ROOT (T.L.), PRICE (J.T.), HALL (K.R.), SCHNEIDER (S.H.), ROSENZWEIG (C.), POUNDS (J.A.) — Fingerprints of global warming on wild animals and plants. — *Nature*, vol. 421, n° 6918, 2003, pp. 57-60.
- SEYNAVE (I.), GÉGOUT (J.-C.), HERVÉ (J.-C.), DHÔTE (J.-F.). — Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth? — *Journal of Biogeography*, vol. 35, n° 10, 2008, pp. 1851-1862.
- SWETS (J.A.). — Measuring the Accuracy of Diagnostic Systems. — *Science*, vol. 240, n° 4857, 1988, pp. 1285-1293.
- TER BRAAK (C.J.F.), LOOMAN (C.W.N.). — Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. — *Vegetatio*, vol. 65, n° 3, 1986, pp. 19-27.
- THORNTWHAITE (C.W.). — An approach toward a rational classification of climate. — *Geographical Review*, vol. 38, 1948, pp. 55-94.
- THUILLER (W.). — Biodiversity - Climate change and the ecologist. — *Nature*, vol. 448, n° 7153, 2007, pp. 550-552.
- THUILLER (W.). — BIOMOD: Optimising predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. — *Global Change Biology*, vol. 9, 2003, pp. 1353-1362.
- TIMBAL (J.), AUSSENAC (G.). — An overview of ecology and silviculture of indigenous oaks in France. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 53, 1996, pp. 649-661.
- TURC (L.). — Évaluation des besoins en eau d'irrigation et évaporation potentielle. — *Annales agronomiques*, vol. 12, 1961, pp. 13-49.
- VAN MANTGEM (P.J.), STEPHENSON (N.L.), BYRNE (J.C.), DANIELS (L.D.), FRANKLIN (J.F.), FULE (P.Z.), HARMON (M.E.), LARSON (A.J.), SMITH (J.M.), TAYLOR (A.H.), VELEN (T.T.). — Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States. — *Science*, vol. 323, n° 5913, 2009, pp. 521-524.
- WALTHER (G.R.), POST (E.), CONVEY (P.), MENZEL (A.), PARMESAN (C.), BEEBEE (T.J.C.), FROMENTIN (J.M.), HOEGH-GULDBERG (O.), BAIRLEIN (F.) — Ecological responses to recent climate change. — *Nature (London)*, vol. 416, n° 6879, 2002, pp. 389-395.

IMPACT POTENTIEL DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA DISTRIBUTION DE L'ÉPICÉA, DU SAPIN, DU HÊTRE ET DU CHÊNE SESSILE EN FRANCE (Résumé)

De nombreuses études à travers le monde prédisent un impact du changement climatique sur la végétation, mais peu d'informations sont actuellement disponibles afin d'en évaluer les conséquences sur la forêt française. Nous avons étudié la distribution de quatre essences communes, l'Épicéa, le Sapin, le Hêtre, et le Chêne sessile, afin de déterminer le plus précisément possible leur écologie et d'évaluer leur sensibilité vis-à-vis d'un réchauffement du climat. Leur distribution pour la période 1961-1990 a été modélisée et cartographiée à l'échelle du territoire français, à partir de variables écologiques caractérisant le climat, l'alimentation en eau, et la nutrition des sols. Les modèles réalisés montrent un effet des températures, de la ressource en eau, de l'engorgement, et du niveau trophique des sols, en adéquation avec les connaissances empiriques sur ces espèces. L'évolution des probabilités de présence au cours du XXI^e siècle a été étudiée selon les simulations des scénarios A2 et B2 du modèle climatique HadCM3. Les modifications de climat prévues selon ce modèle conduiraient à une diminution des probabilités de présence pour toutes les espèces étudiées, dès la première partie du XXI^e siècle sur les franges de leur distribution, puis de façon très importante dans la plupart des plaines et dans les massifs de moyenne montagne, même en considérant les prédictions plus optimistes du scénario B2. La diminution des surfaces forestières favorables aux espèces étudiées atteint pour la période 2070-2100, selon le scénario envisagé, entre 92 % et 99 % pour l'Épicéa, 80 % et 93 % pour le Hêtre, 63 % et 83 % pour le Sapin, et 43 % et 83 % pour le Chêne sessile. Cette évolution prédite est très importante au regard des conditions actuellement favorables à la présence de ces espèces, les variables édaphiques jouant le rôle de filtre local au sein de l'enveloppe climatique globale. Nous concluons sur l'intérêt de ces outils pour identifier et cartographier les zones les plus vulnérables, afin de pouvoir suivre l'évolution du comportement des essences dans les zones les plus sensibles et déterminer les mesures de gestion nécessaires.

POTENTIAL IMPACT OF GLOBAL WARMING ON THE RANGE OF SPRUCE, FIR, BEECH AND SESSILE OAK IN FRANCE (Abstract)

There have been many studies all over the world that forecast the impact of global warming on vegetation but there is little information currently available to assess its consequences on French forests. The authors studied the range of four common species — spruce, fir, beech and sessile oak — so as to determine their ecology as accurately as possible and assess their sensitivity to global warming. Their range over the period from 1961-1990 was modelled and mapped for the whole of France using ecological variables that characterize climate, water supply, and soil nutrition. The models constructed predict effects from temperature, the water resource, waterlogging and the trophic level of soils that are consistent with empirical knowledge about these species. Changes in the probabilities of presence during the 21st century investigated by simulating the A2 and B2 scenarios of the HadCM3 climate model. Changes in climate as predicted by this model would lead to a decrease of the probabilities of presence for all four species initially in the first part of the 21st century at the outer limits of their ranges and then a very significant drop in most plains and medium altitude upland areas, even according to the most optimistic forecasts under scenario B2. The reduction in the forest surface areas that are favourable to the species investigated for the period 2070-2100 is estimated, depending on the scenario, to be between 92 % and 99 % for spruce, 80 % and 93 % for beech, 63 % and 83 % for fir and 43 % and 83 % for sessile oak. These forecasted changes are very significant in comparison with the current conditions that are favourable to the presence of these species for which edaphic variables act as a local filter within the overall climate envelope. The authors conclude by underscoring the value of these tools for identifying and mapping the most vulnerable areas so as to be in a position to track the behaviour of these species in these areas and determine the appropriate management measures.
