Doctorat AgroParisTech

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

L'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement

(AgroParisTech)

Spécialité : Biologie et écologie des forêts et des agrosystèmes

Présentée et soutenue publiquement par

Adrien TACCOEN

Le 7 Novembre 2019

Détermination de l'impact potentiel du changement climatique sur la mortalité des principales essences forestières européennes

Directeur de thèse : Jean-Claude GÉGOUT
Co-encadrant de thèse : Christian PIEDALLU

Jury

Mme Mériem FOURNIER, IGPEF, INRA, Champenoux	Présidente
M. Benoit COURBAUD, ICPEF, Irstea, Saint-Martin-d'Hères/Grenoble	Rapporteur
M. Hendrik DAVI, Directeur de recherche, INRA, Avignon	Rapporteur
M. Christof BIGLER, Dr., ETH Zurich	Examinateur
Mme Christine DELEUZE, Dr., Office National des Forêts, R&D, Dole	Examinatrice
Mme Catherine MASSONNET, Chargée de recherche, INRA Grand-Est	Examinatrice
M. Christian PIEDALLU, Ingénieur de recherche, AgroParisTech, Nancy	Co-encadrant
M. Jean-Claude GÉGOUT, Professeur, AgroParisTech, Nancy	Directeur de thèse

AgroParisTech
UMR Silva
14, rue Girardet – CS 14216 – 54042 Nancy Cedex - France

Détermination de l'impact potentiel du changement climatique sur la mortalité des principales essences forestières européennes

Assessing the potential impact of recent climate change on the mortality of European tree species

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier les personnes qui ont rendu cette thèse possible. Mes directeurs de thèse Jean-Claude et Christian, qui ont monté ce projet et m'ont accordé leur confiance. Des remerciements particuliers à Christian, qui a tenu bon pendant tout ce temps, en relisant inlassablement mon travail, en le corrigeant, en me réaiguillant quand ça commençait à dévier, en me faisant prendre du recul en période de doute, et m'a permis d'aller jusqu'au bout.

Je tiens également à remercier Benoit Courbaud et Hendrik Davi qui ont accepté d'être rapporteurs de cette thèse, ainsi que Christof Bigler, Christine Deleuze, Meriem Fournier et Catherine Massonnet qui ont accepté d'en être les examinateurs.

Je tiens également à remercier tous les membres des comités de thèse, qui m'ont conseillé, m'ont aiguillé, m'ont permis de prendre du recul quand j'en manquais : Ingrid Seynave, Jean-Daniel Bontemps, Marta Benito-Garzon, Nathalie Bréda, Myriam Legay, Louis-Michel Nageleisen, Anne Gégout-Petit. Je remercie également sincèrement tous les collègues de Silva, ex-Lerfob, qui m'ont accompagné au quotidien, que ce soit via le travail ou au simple détour d'un mug de café. Des remerciements particuliers doivent être adressés à Vincent Pérez, qui a participé à l'élaboration d'un grand nombre de données climatiques que j'ai utilisées dans le cadre de la thèse, et a rendu ce travail possible. Ton aide a été précieuse ! Merci à tous les autres : Bernard Jabiol pour sa bonne humeur et ses cours de pédologie, Ingrid Seynave pour son aide précieuse et ses commentaires, François Lebourgeois pour ses conseils, Pep Serra Diaz pour son positivisme à toute épreuve et son dynamisme, Corinne Martin pour tous les coups de main donnés, Marie-Reine Fleisch, Bruno Ferry, Emeline Chaste, Mathieu Fortin, Paulina Pinto, Marieke Blondet, Sophie Lorentz, Eric Lacombe, Yves Ehrhart, Laurence Benini, Michèle Besançon, Myriam Issartel, Mériem Fournier, ainsi que tout le personnel d'AgroParisTech Nancy qui m'a accompagné au long de cette thèse. J'adresse également mes remerciements aux financeurs de cette thèse : l'Office National des Forêts et la région Grand-Est. J'adresse également mes remerciements à l'Institut Géographique National, qui collecte et met à disposition les données d'inventaire forestier sans lesquelles cette thèse n'aurait pas pu exister.

Je tiens également à adresse un mot à tous les thésards avec qui j'ai partagé ces années, compagnons d'infortune, de cantine, de cafés, de discussions, d'un blanc-cass ou un viandox en fin d'après-midi, sans qui rien de tout cela n'aurait pu être possible. Les doctorants

du bâtiment Rameau : Jonathan, compagnon de vélo, coloc, ami, merci de m'avoir écouté sans protester tourner en boucle comme un disque (de Richard Clayderman, probablement) rayé sur mes résultats de modèles, sur la qualité du café (mais c'est pas le pire), sur l'ergonomie du mobilier (un jour on aura des bureaux debout), sur la praticité des rangements à vélo d'AgroParisTech, et sur tant d'autres sujets (les discussions intéressantes, les débats en tous genres, les bons moments passés ou les techno-clash !). Merci à Lise pour les coups de mains et les discussions, merci de ne jamais avoir protesté contre la décoration de mauvais goût du bureau, bonne chance pour la toute fin ! Merci à Lucie pour les discussions et le temps passé à partager ce bureau, dans la bonne humeur. Merci enfin à Nathalie pour sa bonne humeur et les nombreuses histoires que tu as toujours à raconter. Tu vas pouvoir prendre le relai si tu le souhaites à ce beau bureau au deuxième étage du bâtiment Rameau et profiter de la vue sympa sur le Chêne chevelu dont les branches viennent gratter la fenêtre. Merci également aux thésards du Béta, ex-LEF, pour les bons repas à la cantine et les bons cafés expresso bien serrés, Derya, Miguel (merci pour les soirées jeux), Thomas (merci également pour cette colocation de 3 ans dans la maison rue Beauchet, sans qui cette thèse aurait été bien différente), Tristan, Leidimari, Sandrine. Pêle-mêle, les thésards de Champenoux, bien qu'on vous voit moins souvent, on pense quand même à vous ! Antoine, Baptiste, Clara, Rodolphe, Soline… Et j'en oublie surement. Enfin, merci aux anciens thésards, qui ont pu nous faire profiter de leur grande expérience, poser un regard éclairé, rempli de sagesse, sur le monde de la thèse. Lara, Jialin, Masoumeh, Van Tho, et Émilien, que je remercie particulièrement pour ses encouragements, ses conseils, sa bienveillance, ou encore ses bouts de codes R qu'il a gracieusement partagé ! J'en profite ici pour adresser un mot à l'éventuel thésard ou stagiaire, qui est tombé sur ce manuscrit de thèse jauni au fin fond d'une armoire d'AgroParisTech Nancy (si ça existe toujours ??), dans un obscur carton d'archives non étiqueté, dans un futur proche ou moins proche : j'espère que tu pourras trouver des choses utiles dans ce manuscrit, et bonne chance pour la tâche qui t'attend ! D'ici là, on saura certainement si ce qui est écrit dans ce manuscrit s'est confirmé dans les décennies qui ont suivi !

Merci à mes parents pour leur soutien indéfectible depuis le tout début, bien avant la thèse ! Merci de m'avoir encouragé à continuer là-dedans, de toujours avoir tout fait pour nous aider. Merci aussi pour les relectures de ce document ! Merci à mon frère Nicolas, le premier docteur de la famille, qui a ouvert la voie, et merci pour toute ton aide depuis le début également, quand je venais t'embêter pour m'aider à faire mes exos de math ou de physique

au collège, au lycée, en prépa… Je ne serais peut-être pas là sans toi ! Merci aussi aux autres frangins et leur famille, Alex, Émilie et les enfants, Aurélie, Aurélien, pour leur enthousiasme et leur bienveillance.

Merci à tous les amis de l'agro et d'ailleurs pour leur soutien moral depuis le début, pour les bouffées d'air qui me permettaient de tenir le coup entre les jours passés à coder des trucs sur R, pour les sessions musicales, repas, soirées jeux, randos, trips à vélo, et plein d'autres choses…. Les risques d'oubli étant beaucoup trop grands, je ne me risquerais pas ici à une énumération de noms ! Enfin, un remerciement particulier à Juliette qui m'a soutenu indéfectiblement pendant cette thèse, m'a écouté me plaindre, maugréer, m'auto congratuler, parler de trucs de thèse en permanence, sans (trop) jamais protester ! Je ne sais pas si je serais allé au bout de cette thèse sans ton soutien.

Contribution scientifiques issues de la thèse

Articles dans des revues internationales à comité de lecture

Taccoen A., Piedallu C., Seynave I., Perez V., Gégout-Petit A., Nageleisen L.-M., Bontemps J.-C., Gégout J.-C. (2019) Background mortality drivers of European tree species: climate change matters. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences* **286**(1900): 20190386.

Taccoen A., Piedallu C., Seynave I., Gégout-Petit A., Gégout J.-C. (in prep. – version du 15/07/2019) Climate change-exacerbates tree mortality towards the warm edge of the species ranges.

Taccoen A., Piedallu C., Seynave I., Perez V., Gégout-Petit A., Nageleisen L.-M., Bréda N., Gégout J.-C. (in prep. – version du 15/07/2019) The impact of climate change on tree mortality differs with tree size and social status.

Communication orale dans un colloque international

Taccoen A., Piedallu C., Seynave I., Perez V., Gégout J.-C. (2017) Does climate change impact tree mortality in temperate forests? ISEM (Ecological Modelling) Global Conference 2017, Jeju-Do, South Korea.

Communications orales dans un colloque national

Taccoen A., Piedallu C., Seynave I., Perez V., Gégout J.-C. (2017) Assessing the potential impact of climate change on tree mortality in France through a spatial approach. CAQSIS 2017, Bordeaux, France.

Taccoen A., Piedallu C., Seynave I., Perez V., Gégout-Petit A., Gégout J.-C. (2019) Regarder le passé pour voir l'avenir : des outils scientifiques à l'usage du gestionnaire. Seminaire ED SIReNa, 2019, Nancy, France.

Taccoen A., Piedallu C., Seynave I., Perez V., Gégout-Petit A., Nageleisen L.-M., Bontemps J.-C., Gégout J.-C. (2019) Détermination de l'impact du changement climatique sur la mortalité des arbres en France. Journée nationale du DSF, Champenoux, France

Communication sous forme de poster

Taccoen A., Piedallu C., Seynave I., Perez V., Gégout-Petit A., Nageleisen L.-M., Bontemps J.-C., Gégout J.-C. (2019) Évaluation de l'impact du changement climatique sur la mortalité de fond des principales essences française. RMT AFORCE, Montpellier, France

Table des matières

CONTRIBUTION SCIENTIFIQUES ISSUES DE LA THESE 9

TABLE DES MATIERES 11

1 INTRODUCTION 17

1.1 CONTEXTE GENERAL 18
1.1.1 Le changement climatique 18
1.1.1.1 Tendances passées 18
1.1.1.2 Projections futures 19
1.1.2 Importance des écosystèmes forestiers 21
1.2 DEFINITION ET CONCEPTS 21
1.2.1 Qu'est-ce qu'un arbre mort ? 21
1.2.2 Mortalité de fond et mortalité catastrophique 22
1.3 SUIVRE ET COMPRENDRE LE PROCESSUS DE MORTALITE DES ARBRES 23
1.3.1.1 Réseaux de suivi de la mortalité en France et en Europe 23
1.3.2 Modélisation de la mortalité de fond 24
1.3.2.1 Des modèles se focalisant sur les effets de peuplement 24
1.3.2.2 La prise en compte de facteurs environnementaux 25
1.3.3 Processus écophysiologiques menant à la mort des arbres 26
1.3.3.1 Processus écophysiologiques liés au stress hydrique 26
1.3.3.2 Processus écophysiologiques liés au stress thermique 28
1.4 EFFETS DU CHANGEMENT GLOBAL SUR LES ECOSYSTEMES FORESTIERS 29
1.4.1 Les études de suivi temporel de la mortalité des arbres 29
1.4.1.1 Mise en évidence d'une augmentation des taux de mortalité 29
1.4.1.2 Limites des approches temporelles 31
1.4.2 Des phénomènes de mortalité brutaux à l'échelle mondiale 33
1.4.3 Aires de distribution des essences et changement climatique 34
1.4.3.1 Concepts et définitions 34
1.4.3.2 Changements d'aires de distribution en réponse au changement climatique : projections et études diachroniques 35
1.4.3.3 Limites des projections de modèles de distribution 36
1.4.3.4 Variation de sensibilité au changement climatiques selon la position des arbres le long de gradients latitudinaux et altitudinaux 37
1.4.4 Importance du statut social et du stade de développement des arbres dans la sensibilité au changement climatique 38
1.4.4.1 Sensibilité au changement climatique et statut social de l'arbre 38
1.4.4.2 Sensibilité au changement climatique et stade de développement de l'arbre 39
1.4.4.3 Arbres dominants, dominés, gros ou petits : des enjeux différents 41
1.5 OBJECTIFS ET PLAN DE LA THESE 42
1.5.1 Objectifs et questions de recherche 42
1.5.2 Plan de la thèse 44

2 MATERIEL ET METHODES 45

2.1 DESCRIPTION DE LA ZONE D'ETUDE 46
2.1.1 Types climatiques et topographie 46
2.1.2 Caractéristiques des forêts étudiées 47
2.1.2.1 Composition en espèces et volume 47
2.1.2.2 Représentativité des forêts françaises à l'échelle européenne 48
2.2 DONNEES DE L'INVENTAIRE FORESTIER NATIONAL DE L'IGN 48
2.2.1 Nature des données de l'inventaire forestier 48
2.2.1.1 Méthodes d'échantillonnages 48
2.2.1.2 Variables relevées sur le terrain 49
2.2.1.2.1 Variables de sol 50
2.2.1.2.2 Description générale de la placette 50

2.2.1.2.3 Variables dendrométriques 50
2.2.1.2.4 Variables d'état de végétation 51
2.2.2 Mise en forme et exploration des données de l'inventaire forestier 51
2.2.2.1 Préparation et harmonisation des données 51
2.2.2.1.1 Harmonisation relative aux changements de méthodes d'échantillonnage 52
2.2.2.1.2 Harmonisation relative au protocole de levé des arbres morts 52
2.2.2.1.3 L'indice de pondération surfacique 52
2.2.2.2 Focus sur la mortalité à partir des données d'inventaire forestier 55
2.2.2.2.1 Mortalité observée par année 55
2.2.2.2.2 Mortalité observée par espèce 56
2.2.2.3 Focus sur la mortalité de fond 57
2.3 APPROCHE PAR MODELISATION STATISTIQUE 62
2.3.1 Méthodologie statistique 62
2.3.1.1 Choix du modèle statistique 62
2.3.1.2 Sélection des variables explicatives 63
2.3.2 Exploitation des résultats 63
2.3.2.1 Évaluation de la qualité des modèles 63
2.3.2.2 Définition de l'importance relative des variables dans les modèles 64
2.3.2.3 Définition de la notion de surmortalité climatique 65
2.4 PRISE EN COMPTE DU CHANGEMENT CLIMATIQUE 65
2.4.1 A quelle composante du changement climatique s'intéresse-t-on ? 65
2.4.2 Tour d'horizon des données et modèles climatiques existants 66
2.4.2.1 Modèles numériques spatialisés 67
2.4.2.1.1 SAFRAN 67
2.4.2.1.2 Aurelhy 67
2.4.2.1.3 Digitalis 68
2.4.2.2 Séries homogénéisées de Météo-France 69
2.4.3 Calcul d'anomalies climatiques spatialisées à partir des séries homogénéisées 70
2.4.3.1 Choix de périodes temporelles pour caractériser le climat historique et le climat contemporain 70
2.4.3.1.1 Choix de la période de référence 71
2.4.3.1.2 Des périodes ajustées à la date de relevé de placettes pour décrire le climat contemporain 72
2.4.3.2 Spatialisation des anomalies calculées sur les stations Météo-France 73
2.4.3.3 Calcul des bilans en eau 75
2.4.4 Choix des paramètres climatiques à tester dans les modèles 76

3 IMPORTANCE DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA MORTALITE DES ESSENCES FORESTIERES EUROPEENNES 80

3.1 ABSTRACT 82
3.2 INTRODUCTION 83
3.3 MATERIALS AND METHODS 85
3.3.1 Study sites and species 85
3.3.2 Variables considered 86
3.3.3 Observed climate change patterns 90
3.3.4 Statistical model 91
3.4 RESULTS 92
3.4.1 Models quality 92
3.4.2 Main drivers of tree mortality 92
3.4.3 Importance of climate change related variables 95
3.5 DISCUSSION 97
3.5.1 Importance of climate change effects on tree mortality 97
3.5.2 Linked ecophysiological processes 98
3.5.3 Limits of the study 99
3.6 CONCLUSION 100
3.7 SUPPLEMENTARY INFORMATION 101
3.7.1 Study sites and database description. 101

3.7.2 Species under study ... 101
3.7.3 Effects of environmental conditions ... 102
3.7.4 Climate change variables calculation ... 102
3.7.5 Details on statistical indicators used ... 103
3.7.6 Details about the calculation of mean excess probability of mortality per species ... 103
3.7.7 Details about the calculation of harvest intensity. ... 103
3.7.8 Additional information about the calculation of indicator values. ... 104
3.7.9 Acknowledgements ... 115

4 EXACERBATION DE LA MORTALITE DES ARBRES LIEE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE EN MARGE CHAUDE ET SECHE ... 116

4.1 ABSTRACT ... 118
4.2 INTRODUCTION ... 119
4.3 MATERIALS AND METHODS ... 122
4.3.1 Species selection ... 122
4.3.2 Forest area and plot selection ... 122
4.3.3 Candidate variables tested in the models ... 124
4.3.3.1 Tree status and stand attributes ... 124
4.3.3.2 Logging intensity ... 126
4.3.3.3 Soil properties ... 126
4.3.3.4 Climate-related variables ... 127
4.3.3.5 Reference period climate ... 127
4.3.3.6 Climate change intensity ... 127
4.3.3.7 Interaction between the reference period climate and climate change intensity ... 128
4.3.4 Statistical model ... 129
4.4 RESULTS ... 132
4.4.1 Model quality and predictability of background mortality ... 132
4.4.2 Variables selected in the mortality models ... 132
4.4.3 Effects of tree status and stand attribute variables ... 135
4.4.4 Effects of soil and climate conditions ... 136
4.4.5 Effects of climate change ... 137
4.4.6 Comparing the vulnerability of species to climate change ... 138
4.5 DISCUSSION ... 142
4.5.1 Links between climate change and background tree mortality ... 142
4.5.2 Increased vulnerability of species toward the warm edges of their distribution ... 142
4.5.3 A possible decreasing mortality rate in response to climate change toward the cold edge of the species distribution range ... 143
4.5.4 Species apparently insensitive to changes in temperature and rainfall ... 144
4.5.5 Competition-related effects ... 145
4.5.6 New insights into the link between stand attributes and background tree mortality ... 145
4.5.7 The importance of accounting for forest harvest intensity ... 145
4.6 CONCLUSION ... 146
4.7 SUPPLEMENTARY INFORMATION ... 146
4.7.1 Details about the survey periods used for modeling. ... 146
4.7.2 Supplementary figures and tables ... 148

5 VARIATIONS DES EFFETS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA MORTALITE DES ARBRES SELON LEUR TAILLE ET STATUT SOCIAL ... 155

5.1 ABSTRACT ... 157
5.2 INTRODUCTION ... 158
5.3 MATERIAL AND METHODS ... 160
5.3.1 Database description and plots selection ... 160
5.3.2 Species selection and data partitioning ... 160
5.3.3 Mortality models ... 162

5.3.3.1 Characterizing the effects of competition and stand characteristics 162
5.3.3.2 Climate change variables 163
5.3.4 Modelling approach and quality assessment 164
5.4 RESULTS 167
5.4.1 Models quality 167
5.4.2 Non-climate effects 168
5.4.3 Climate change related effects 168
5.4.4 Climate change related excess probability of mortality 169
5.5 DISCUSSION 174
5.5.1 Relevance of model outputs 174
5.5.2 A maximum climate change-related vulnerability on suppressed trees 175
5.5.3 Ecophysiological differences between suppressed and dominant trees 175
5.5.4 Exposure to the elements of suppressed and dominant trees 175
5.5.5 More pronounced hydric stress effects on large dominant trees 176
5.6 CONCLUSION 177
5.7 SUPPLEMENTARY INFORMATION 178

6 DISCUSSION 192

6.1 APPORTS DE LA THESE 193
6.1.1 Apports vis-à-vis des résultats issus de réseaux de suivi de placettes 193
6.1.2 Apports vis-à-vis des résultats issus de modèles basés sur les données d'inventaire forestier 194
6.1.3 Des modèles pour des espèces dont la mortalité n'est pas étudiée 196
6.2 MISE EN PERSPECTIVE 199
6.2.1 Comparaison des taux de surmortalité liés au changement climatique avec les résultats issus de la littérature 199
6.2.2 Intérêt de considérer des sous-populations de statut social et stades de développement différents 201
6.3 LIMITES DE CETTE ETUDE 203
6.3.1 Une période temporelle de relevés de placettes courte 204
6.3.2 Prise en compte de l'intensité de l'exploitation 204
6.3.3 Prise en compte des évènements extrêmes. 206
6.4 PERSPECTIVES DE RECHERCHE 208
6.4.1 Utilisation des résultats pour l'adaptation de la gestion forestière au changement climatique .. 208
6.4.2 Identification de l'importance des facteurs biotiques 209
6.4.2.1 Rôle des insectes ravageurs 209
6.4.2.2 Rôle des champignons et autres pathogènes 211
6.4.3 Élaboration de modèles de mortalité à partir de données alternatives ou complémentaires à celles utilisées213
6.4.3.1 Utilisation des données de retour sur point de l'inventaire forestier français 213
6.4.3.2 Données d'inventaire forestier paneuropéennes 214
6.4.3.2.1 Disponibilité et harmonisation des données entre les différents inventaires forestiers nationaux 214
6.4.3.2.2 Perspectives et limites d'utilisation des données d'inventaires paneuropéens 214
6.4.4 Réseau systématique européen 215
6.4.4.1 Description du réseau systématique européen 215
6.4.4.2 Variation des taux de défoliation depuis la mise en place du réseau 216
6.4.4.3 Limites et perspectives à l'utilisation des données du réseau systématique 217

REFERENCES 219

« Forêts paisibles, forêts paisibles,

Jamais un vain désir ne trouble ici nos cœurs »

Jean-Philippe Rameau

Les Indes Galantes

1 Introduction

1.1 Contexte général

1.1.1 Le changement climatique

1.1.1.1 Tendances passées

Depuis le début de l'ère industrielle au 19ème siècle, les activités humaines ont entrainé une augmentation continue de la consommation d'énergie fossile, entrainant une augmentation des émissions de gaz à effet de serre (Keeling et al. 1976). Celle-ci a conduit à une hausse des températures moyennes à l'échelle du globe (IPCC 2013). **Figure 1.1a** et **1.1b**.

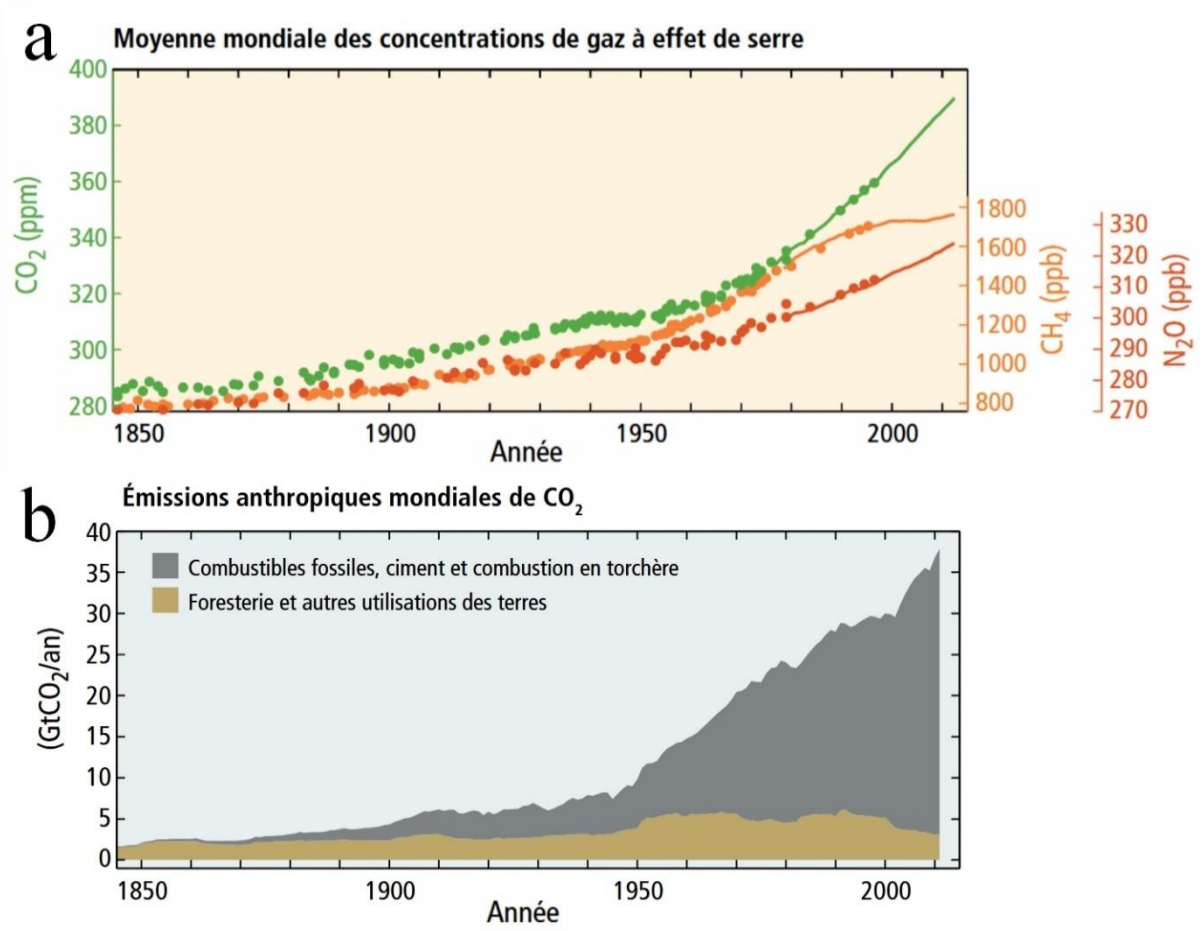


Figure 1.1a : Évolution mondiale des concentrations des principaux gaz à effet de serre : CO_2, CH_4 et N_2O entre 1850 et 2015.**1.1b** : Évolution des émissions anthropiques de CO_2 entre 1850 et 2015. Source : 5ème rapport d'évaluation du GIEC, Synthèse, 2014.

Le jeu de données HadCRUT4 permet de suivre l'évolution des températures d'après des mesures réalisées sur l'ensemble du globe et spatialisées en quadrats de 5° latitude/longitude. Ainsi, dans l'hémisphère nord, la température moyenne a augmenté de 0.08°C par décennie sur la période 1901-2010 et de 0.24°C par décennie sur la période 1979-2010 (Morice et al. 2012), **Figure 1.2**. En France, depuis 1959, la température moyenne a augmenté de +0.31°C par décennie, avec des augmentations plus marquées pour les températures estivales et printanières et une forte variabilité locale, pouvant aller jusqu'à +0.7°C par décennie pour les températures maximales estivales (Gibelin et al. 2014).

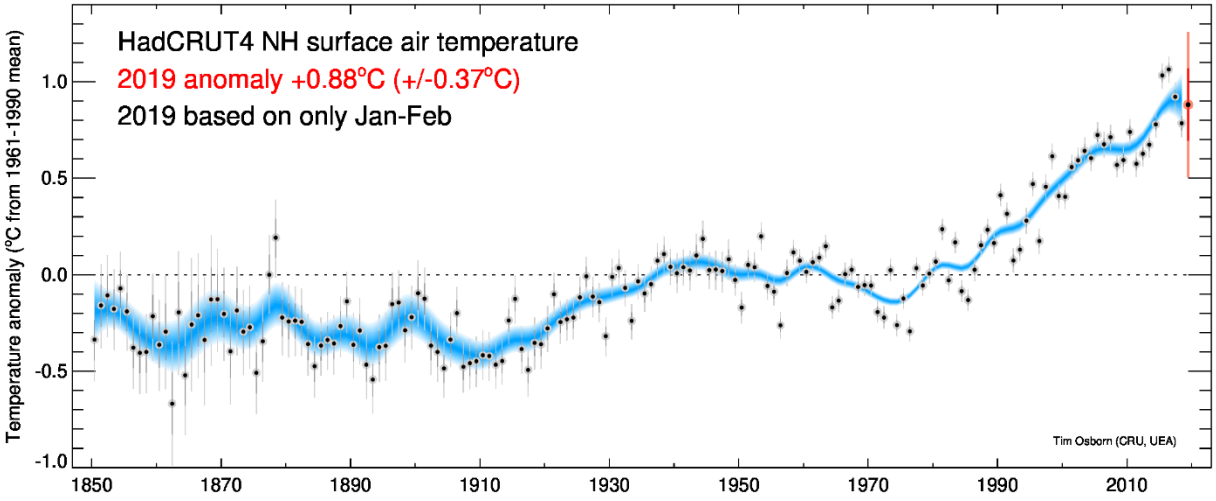


Figure 1.2: Moyennes décennales d'anomalies de température par rapport à la période 1961-1990 pour l'hémisphère nord d'après la série de données HadCRUT4. Source : Tim Osborn, Climate Research Unit, University of East Anglia, 2019.

1.1.1.2 Projections futures

En décembre 2015, les délégations de 195 états ont ratifié l'Accord de Paris sur le climat dans le cadre de la Conférence de Paris (COP 21). Cet accord, entré en vigueur en novembre 2016, vise à limiter l'augmentation de température à +1.5°C par rapport aux niveaux préindustriels par une série de mesures prise à l'initiative des états, principalement par une réduction des émissions de gaz à effet de serre (UNFCCC).

Cependant, une étude prenant en compte les projections démographiques, l'évolution du produit intérieur brut ainsi que les politiques de réduction des émissions de gaz à effet de

serre a démontré que la probabilité de réussir à limiter le réchauffement à 1.5°C d'ici 2100 n'était que de 1%, et de 5% pour une limitation à +2°C (Raftery et al. 2017) compte tenu des engagements pris à la suite de la COP 21. Suivant la tendance actuelle, les auteurs estiment que l'amplitude du réchauffement à l'horizon 2100 sera comprise entre +2.0°C et +4.9°C. Ainsi, des dispositions beaucoup plus contraignantes que celles engagées par les états doivent être prises pour parvenir aux objectifs de l'accord de Paris.

L'impact d'un réchauffement de +1.5°C à +3°C par rapport à la période 1971-2000 sur la fréquence, l'intensité et la durée des épisodes de sécheresses en Europe a été modélisé par une approche couplant modèles hydrologiques, d'occupation du sol et modèles de circulation générale. Les résultats indiquent qu'un réchauffement de +3°C entrainerait une augmentation des surfaces concernées par les sécheresses de +40% par rapport à un réchauffement de +1.5°C, tandis que leur durée moyenne serait trois fois supérieure [Samaniego et al. (2018), **Figure 1.3**]. Outre les impacts potentiels très forts sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers et les systèmes agricoles, jusqu'à 42% de la population européenne serait située en zones de stress hydrique selon le scénario le plus plausible.

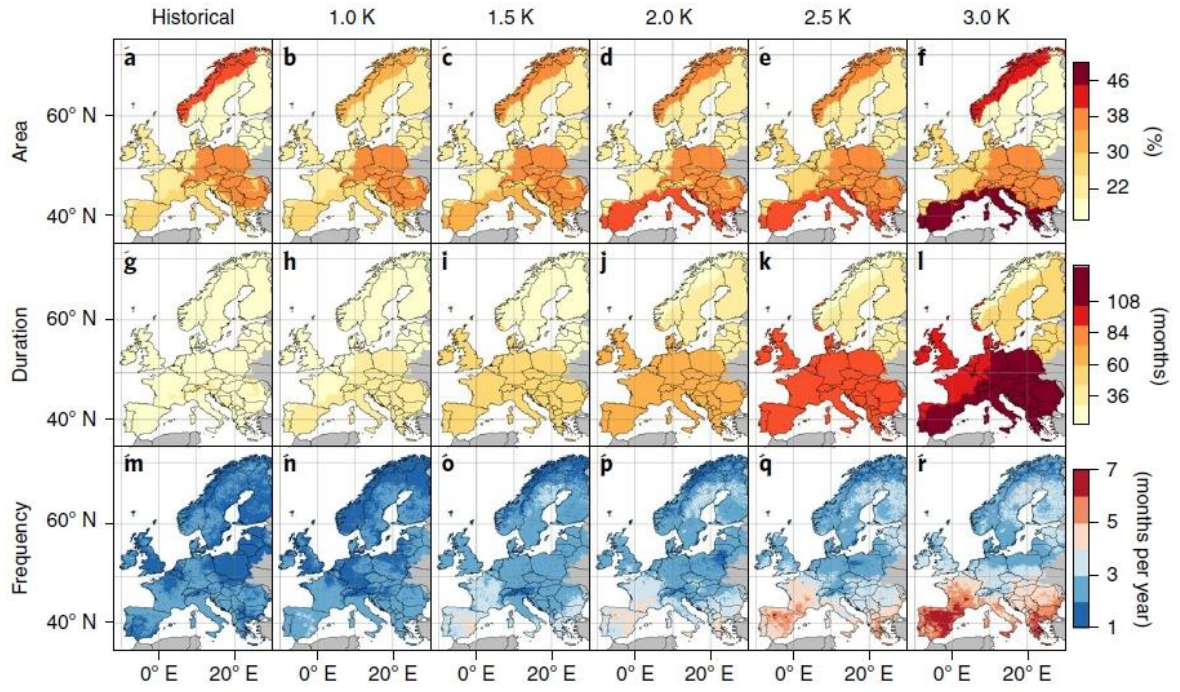


Figure 1.3: Prédictions de l'évolution des surfaces, durées et fréquences de sécheresses selon un gradient de réchauffement de +1.0°C à +3.0°C par rapport à la période 1971-2000. Source : Samaniego et al. (2018).

1.1.2 Importance des écosystèmes forestiers

À l'échelle du globe, les forêts représentent environ un tiers de la surface des terres émergées et comptent parmi les principaux fournisseurs de services écosystémiques terrestres (MEA 2005, FAO 2015). Les forêts contribuent à la formation et protection des sols, des ressources hydriques et de l'air, au stockage du carbone, fournissent des espaces récréatifs, spirituels et culturels, et sont l'un des principaux supports de biodiversité terrestre (FAO 2015). Par ailleurs, on estime que 10 millions de personnes sont directement employées à l'exploitation et la gestion des forêts, tandis que 410 millions en dépendent indirectement (Köhl et al. 2015). Les forêts stockent environ 900 gigatonnes (Gt) de carbone : 400 Gt dans le sol et dans la biomasse vivante, les 500 Gt restante étant constituées du bois mort et de la litière forestière. A l'échelle globale, les forêts sont un puits de carbone net de 1.1 Gt par an (Pan et al. 2011). Ainsi, les forêts sont au cœur des débats sur le changement climatique et des politiques sur la séquestration de carbone, vues comme un moyen d'atténuation du réchauffement climatique, notamment via le programme REDD+ (Corbera et al. 2011).

Les forêts européennes représentent 26% des forêts mondiales en terme de stock sur pied (Keenan et al. 2015). En France, les forêts représentent 16.9 millions d'hectares et un volume de 2.7 milliards de m^3, constituant le troisième stock de bois européen après l'Allemagne et la Suède (Mémento IGN, 2018). Ce stock de bois est en augmentation depuis le début du 19ème siècle et ne semble pas arriver à un plateau (Denardou et al. 2017). Cependant, de nombreuses incertitudes demeurent sur le devenir des forêts en contexte de changement climatique.

1.2 Définition et concepts

1.2.1 Qu'est-ce qu'un arbre mort ?

La classification d'un arbre en tant qu'individu vivant ou mort est ambiguë. En effet, d'un point de vue physiologique, un arbre vivant est composé en grande partie de cellules mortes. Ainsi, on estime qu'un conifère adulte n'est composé en moyenne que de 10% de cellules vivantes, principalement localisées dans les feuilles, le phloème et le cambium (Franklin et al. 1987). Les processus associés aux cellules végétales mortes, comme l'action de la faune saproxylique ou des saprophytes, commencent bien avant la mort complète de l'arbre, sur ses branches, tissus, et cellules mortes. Par ailleurs, le déclin d'un arbre, caractérisé par une

augmentation du taux de branches mortes ou une baisse de croissance, n'est pas un phénomène irréversible (Manion 1981b, Franklin et al. 1987).

En outre, un arbre ne contenant plus de cellules végétales vivantes, considéré comme mort d'un point de vue physiologique, est le support d'une vie riche et diversifiée et continue à jouer un rôle fondamental pour l'écosystème pendant plusieurs décennies en modifiant, entre autre la structure, la disponibilité en éléments nutritifs du sol, et en fournissant habitat et ressource pour de très nombreuses espèces associées (Stokland et al. 2012).

D'après l'Institut Géographique National (IGN) en charge de l'inventaire forestier national français, un arbre est considéré comme mort lorsqu'il ne présente plus « *aucun signe de vie au-dessus de 1.30 mètres* », c'est-à-dire ne présentant « *aucun rameau vivant »* au-delà de cette hauteur. C'est cette définition qui sera retenue dans la suite du manuscrit pour faire référence à un arbre mort.

1.2.2 Mortalité de fond et mortalité catastrophique

On distingue en général la mortalité dite « régulière », ou « de fond », ou encore « non-catastrophique » de la mortalité « catastrophique » ou « irrégulière ».

La mortalité catastrophique désigne les évènements de mortalité touchant tous les arbres, sans distinction de leur état de santé, de leur statut social ou de leur vigueur. Il s'agit de la mortalité survenant lors de feux de forêt, avalanches, inondations, dégâts du vent, épidémies de ravageurs ou de pathogènes, ou évènements climatiques extrêmes de type tempête, sécheresse, vague de chaleur ou vague de froid à faible fréquence temporelle et d'intensité exceptionnelle.

La mortalité de fond est le taux de mortalité observé dans un peuplement sain en l'absence de perturbations. Elle est reliée à la vigueur de l'arbre, à la disponibilité en ressources, à la compétition entre les arbres ainsi qu'à leur âge (Westoby 1984, Keane et al. 2001, Das et al. 2016). Les facteurs expliquant la mortalité de fond sont multiples (Sinclair 1965, Manion 1981b, Sinclair and Hudler 1988). Un des premiers auteurs à avoir proposé un cadre conceptuel pour expliquer la mortalité de fond est Sinclair. Sinclair a posé l'hypothèse que le « *déclin* » et la mortalité des principales espèces des forêts tempérées d'Amérique du Nord pouvaient être expliqués par trois types de facteurs : *prédisposants*, *déclenchants* et *aggravants*. Les *facteurs prédisposants* sont un ensemble de conditions défavorables pour la croissance de l'arbre, réduisant sa capacité à supporter les blessures ou attaques d'insectes. Ils

sont principalement d'ordre édaphique ou climatique, par exemple une faible réserve utile en eau, un pH ou rapport massique carbone/azote (C/N) inadapté à l'espèce. Les *facteurs déclenchants* interviennent sur les arbres les plus prédisposés au déclin, et peuvent être d'ordre climatique (stress hydrique ou thermique) ou biotiques (insectes défoliateurs). Enfin, les *facteurs aggravants* interviennent sur les arbres déjà fortement affaiblis et sont principalement d'ordre biotique (virus, nématodes, fungi) (Sinclair 1965, Sinclair and Hudler 1988). Cette hiérarchisation en trois catégories de facteurs expliquant la mortalité de fond a été très largement popularisée et diffusée par Manion, qui les a représentés sous forme de « spirale du déclin », y adjoignant plusieurs notions, notamment celles de changement climatique et de potentiel génétique, ainsi que l'idée que la mortalité des arbres ou le dépérissement de massifs entiers était un phénomène naturel faisant partie de la dynamique forestière (Manion 1981b, Franklin et al. 1987, Manion and Lachance 1992).

1.3 Suivre et comprendre le processus de mortalité des arbres

1.3.1.1 Réseaux de suivi de la mortalité en France et en Europe

Il existe plusieurs approches pour aborder la question du suivi de la mortalité des arbres et de ses causes. En France, il existe plusieurs réseaux permettant de suivre l'état sanitaire des forêts, à différentes échelles et avec différents objectifs (Barthod 1994). Un des réseaux les plus anciens en France est celui des 230 correspondants-observateurs, animé par le Département de Santé des Forêts (DSF) et mis en place en 1987, qui est une refondation du réseau précédent mis en place dès les années 1970. Le rôle des correspondants-observateurs est de repérer les attaques des principaux insectes ravageurs ainsi que les épidémies de champignons pathogènes afin de mettre en place des stratégies de gestion des risques à l'usage des propriétaires forestiers (Barthod 1994).

Un autre réseau de suivi disponible sur le territoire de la France est le réseau de surveillance européen ICP-Forests, mis en place dans les années 1980, à l'origine dans 12 pays. Basé sur un maillage systématique de $16\,km \times 16\,km$, ce réseau est constitué en France à son lancement en 1989 de 520 placettes (Barthod 1994). En 2016, l'ensemble des pays membres du réseau représentaient un total de 5.396 placettes suivies, pour 101.959 arbres (Michel and Seidling 2018). Sur chaque placette du réseau, le taux de défoliation des arbres dominants et codominants est noté annuellement. L'analyse des données de suivi dans

les différents pays membres d'ICP-Forests donne lieu à la publication annuelle d'un rapport technique de suivi de l'état de la forêt européenne (Michel and Seidling 2018).

Il existe également en France le réseau RENECOFOR, mis en place en 1990 par l'Office National des Forêts. Ce réseau est constitué de 102 placettes permanentes sur lesquelles un grand nombre de paramètres liés aux caractéristiques du peuplement ainsi qu'aux conditions du milieu sont mesurés (Ulrich 1995). Les placettes sont installées de façon ciblées parmi les grands massifs du territoire afin d'avoir une bonne représentativité des principales essences et types de biomes de la forêt française.

Enfin, l'inventaire forestier de l'Institut Géographique National, dans sa nouvelle méthode d'inventaire (mise en place en 2005), comporte un recensement des arbres vivants et morts selon un maillage systématique de placettes. Il s'agit de placettes temporaires, où les arbres sont relevés individuellement, y compris l'information relative à leur statut vital (Hervé et al. 2014). Tous les grand pays forestiers Européens disposent d'un inventaire forestier, dont les méthodes d'échantillonnages ainsi que le protocole de relevé peuvent fortement varier d'un pays à l'autre (Gschwantner et al. 2016).

1.3.2 Modélisation de la mortalité de fond

Afin de comprendre le phénomène de mortalité des arbres, de nombreuses études se sont attachées à le modéliser selon différentes approches.

1.3.2.1 Des modèles se focalisant sur les effets de peuplement

Il existe une large quantité d'études se focalisant sur les effets strictement liés aux caractéristiques du peuplement et à la taille de l'arbre sur la probabilité de mortalité. Dans les années 70, des modèles numériques basés sur la régression logistique ont été élaborés en Amérique du Nord et en Europe (Lee 1971, Monserud 1976). Ces études, basées sur des données d'inventaire forestier, ont permis de mettre en évidence la prédictibilité de la mortalité d'un arbre à partir de sa circonférence ainsi que de l'intensité de la compétition à laquelle il est soumis. Au cours des dernières décennies, ces approches ont été perfectionnées, avec la prise en compte d'un plus grand nombre de variables, dont la composition en espèces du peuplement, l'intensité de l'exploitation sylvicole, ou encore la croissance dans les années précédant la mort, et généralisées à un grand nombre d'espèces de la forêt tempérée européenne (Hülsmann et al. 2017).

1.3.2.2 La prise en compte de facteurs environnementaux

D'autres travaux, initiés à partir des années 2010, présentent l'originalité, par rapport aux modèles de mortalité traditionnels, de tester l'apport d'un ou plusieurs facteurs environnementaux (température et précipitations moyennes, caractéristiques édaphiques) en plus des variables couramment utilisées et relatives au stade de développement des arbres et caractéristiques du peuplement.

Dans le nord-est des États-Unis, Lines et al. (2010) ont utilisé 430.000 arbres issus de données d'inventaire pour réaliser des modèles de mortalité de fond. Leurs résultats indiquent une forte prédictibilité de la mortalité à partir de la circonférence de l'arbre, la surface terrière du peuplement, avec une forte variabilité entre les 21 espèces étudiées. Les paramètres environnementaux améliorent la qualité des modèles, toutefois, dans cette étude, les réponses significatives mais de tendances très différentes selon les espèces des variables climatiques ne permettent pas d'anticiper les effets du changement climatique sur les taux de mortalité des différentes espèces. Dans la même région, avec des méthodes proches, Dietze and Moorcroft (2011) ont mis en évidence, en plus de la part de mortalité prédite par la surface terrière moyenne des peuplements et les variables de température et de précipitation, une tendance nette liée à la pollution atmosphérique, principalement expliquée par l'effet des dépôts acides et de la concentration en ozone.

Des modèles du même type ont également été réalisés en Espagne par Ruiz-Benito et al. (2013), à partir de données d'inventaire (400.000 arbres) sur 11 espèces majeures de la forêt ibérique. Les résultats indiquent une importance primordiale de la taille de l'arbre et de l'intensité de la compétition sur la probabilité de mortalité de l'arbre, et de façon plus secondaire, des effets liés aux conditions climatiques moyennes. Dans cette étude, les effets des températures moyennes élevées sur la mortalité sont plus importants que ceux des faibles précipitations, et sont exacerbés lorsqu'ils sont couplés à une forte compétition entre les arbres, laissant imaginer des effets du changement climatique importants sur les taux de mortalité dans les peuplements denses. Toutefois, à l'instar de l'étude de Lines et al. (2010) et de celle de Dietze and Moorcroft (2011), une forte variabilité de réponses en termes d'intensité et de forme de réponse aux conditions climatiques moyennes a été mise en évidence entre les différentes espèces. Notons également les travaux de Qiu et al. (2015), qui ont démontré que la prise en compte de variables climatiques dans les modèles de mortalité à l'échelle de l'arbre améliorait leur qualité, sur 3 espèces majeures du sud-ouest de la Chine.

Plus récemment, une étude paneuropéenne, basée sur les observations issues de la centralisation des relevés de près de 14.000 placettes du réseau ICP-Forests, réparties dans 31 pays entre 2000 et 2012 (correspondant à environ 236.000 arbres), s'est attachée à évaluer l'impact des conditions climatiques sur la mortalité de fond des arbres (Neumann et al. 2017). Dans cette étude, la variabilité climatique a été identifiée comme le principal déterminant des schémas spatiaux de mortalité observés à l'échelle européenne, toutes espèces confondues. Principalement, les conditions estivales chaudes et sèches augmentent la probabilité de mortalité des arbres, tandis que les conditions hivernales plus chaudes la diminuent. Toutefois, une des limites de cette étude, liée à la nature des données utilisées, est la focalisation sur les arbres dominants et codominants, avec la classe d'âge de l'arbre comme unique variable non-climatique. En effet, les effets liés au stade de développement de l'arbre et à l'intensité de la compétition, qui n'ont pas été pris en compte, ont été démontrés comme primordiaux dans la modélisation de la mortalité de fond (Lines et al. 2010, Dietze and Moorcroft 2011, Ruiz-Benito et al. 2013, Qiu et al. 2015) y compris en peuplement mature et sur des arbres codominants (Zhang et al. 2015).

Il ressort nettement de ces études que la prise en compte des conditions climatiques moyennes améliore la prédictibilité de la mortalité des arbres par rapport aux modèles strictement liés aux conditions du peuplement. Toutefois, si ces différents travaux s'intéressent à l'apport des conditions climatiques moyennes sur la mortalité de fond, ils ne testent pas l'apport des variables liées au changement climatique récent. Peu d'essences de la forêt tempérée européennes ont été étudiées, les études citées ici concernant l'Amérique du Nord (Lines et al. 2010, Dietze and Moorcroft 2011), la Chine (Qiu et al. 2015), la forêt méditerranéenne en Espagne (Ruiz-Benito et al. 2013), ou bien ne faisant pas la distinction entre les espèces (Neumann et al. 2017). Par ailleurs, les tendances climatiques mises en évidence, bien que statistiquement significatives, sont variables d'une espèce à l'autre et difficilement interprétables écologiquement.

1.3.3 Processus écophysiologiques menant à la mort des arbres

1.3.3.1 Processus écophysiologiques liés au stress hydrique

Les deux principales hypothèses sur les processus écophysiologiques survenant lors des périodes de stress hydrique sont celles de la défaillance hydraulique et de la privation de carbone (McDowell et al. 2008). La **figure 1.4**, adaptée de McDowell et al. (2008) est un

schéma conceptuel présentant les relations entre la durée et l'intensité d'un épisode de stress hydrique et l'occurrence de ces deux types de processus.

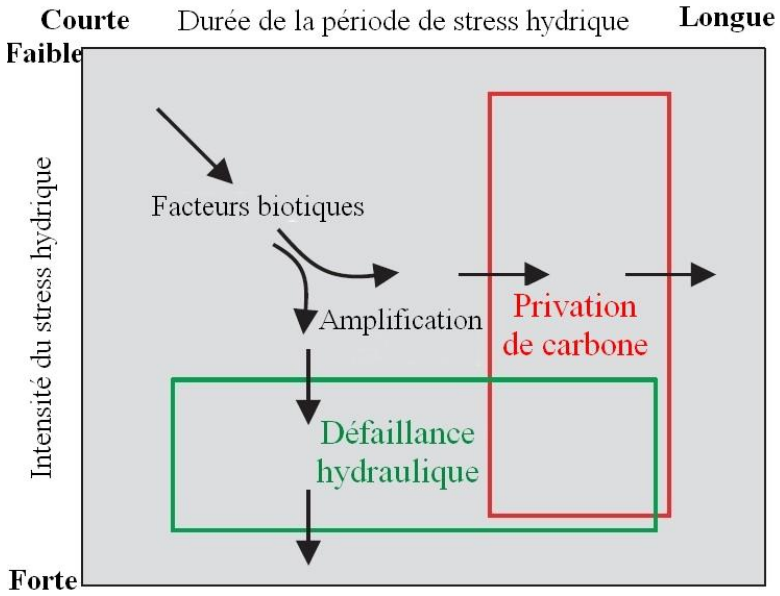


Figure 1.4 : Schéma théorique illustrant les deux principales hypothèses sur les processus écophysiologiques pouvant conduire à la mortalité d'un arbre lors d'une période de stress hydrique. La première hypothèse est celle de la défaillance hydraulique, survenant lors des épisodes de sécheresse courts et intenses, lorsqu'un seuil léthal espèce dépendant est dépassé, conduisant la plante à un dessèchement total. La seconde hypothèse est celle de la privation de carbone, survenant lors d'épisodes de stress hydrique plus longs et de plus faible intensité, lorsque la baisse d'activité photosynthétique, liée à la fermeture des stomates, est supérieure aux réserves totales de carbone de l'arbre. Schéma adapté de McDowell et al. (2008).

La défaillance hydraulique résulte d'un disfonctionnement du xylème lié à la cavitation, lorsque la quantité d'eau transpirée par l'arbre excède la quantité d'eau totale qui peut être mobilisée par les racines (Sperry et al. 1998, Brodribb and Cochard 2009). Les seuils d'embolisme conduisant à la défaillance hydraulique ont été mesurés de façon expérimentale sur un grand nombre d'espèces, avec une forte variabilité interspécifique (Brodribb and Cochard 2009, Choat et al. 2012, Hammond et al. 2019). La notion de *marge de sécurité hydraulique* désigne la différence entre le potentiel hydrique minimum du xylème et la tension xylèmienne causant 50% de perte de conductance hydraulique. Il a été montré que

pour 70% d'un panel de 226 espèces de tous types de biomes, les marges de sécurité hydrauliques étaient faibles (inférieures à 1 mégapascal) et indépendantes des précipitations annuelles moyennes (Choat et al. 2012). Cela indique que, pour la plupart des espèces, les arbres de tous types de milieux seraient vulnérables au stress hydrique.

L'autre hypothèse sur les processus écophysiologiques du stress hydrique est celle de la privation de carbone. Lorsqu'un arbre est en situation de stress hydrique, ses stomates se ferment pour limiter l'évapotranspiration, limitant de la même façon la mobilisation du carbone du CO_2 atmosphérique. Si cette privation se prolonge, les réserves en glucides non structuraux dont l'arbre a besoin pour maintenir son fonctionnement deviennent insuffisantes, entrainant à terme la mort de l'arbre. La défaillance hydraulique serait théoriquement le phénomène survenant à la faveur d'épisodes de stress hydrique de forte intensité et faible durée, tandis que la privation de carbone surviendrait lors des épisodes prolongés et de plus faible intensité [(McDowell et al. 2008), **Figure 1.4**]. Récemment, plusieurs études ont démontré que la défaillance hydraulique était le principal processus impliqué dans la mortalité des arbres lors des épisodes de stress hydrique, la privation de carbone pouvant jouer un rôle complémentaire (Hartmann 2015, Adams et al. 2017, Choat et al. 2018).

1.3.3.2 Processus écophysiologiques liés au stress thermique

Les températures et la disponibilité en eau sont deux paramètres étroitement liés. Ainsi, l'augmentation de la température augmente l'évapotranspiration potentielle, entrainant une diminution plus rapide de la quantité totale d'eau disponible pour la plante dans le sol. Cependant, le stress thermique à lui seul peut également affecter de façon négative le fonctionnement des arbres. Teskey et al. (2015) ont réalisé une revue exhaustive des effets des vagues de chaleur et du stress thermique sur le fonctionnement des arbres, notamment d'un point de vue écophysiologique. Ils ont mis en évidence que l'un des effets les mieux connus du stress thermique sur les arbres était la réduction de l'activité photosynthétique. En forêt tempérée, l'optimum d'activité photosynthétique se situe entre 20°C et 30°C, avec des tolérances jusqu'à 35°C pour certaines espèces (Sage et al. 2008). Au-delà de ces températures, l'activité photosynthétique diminue, entrainant une diminution de l'assimilation de carbone par l'arbre. Au sein d'une même espèce, en termes d'activité photosynthétique, les individus évoluant dans les zones les plus chaudes de l'aire de distribution peuvent supporter des températures plus élevées que ceux évoluant dans les zones plus froides. Un autre effet possible du stress thermique sur le fonctionnement de l'arbre est la destruction directe des

tissus foliaires. Les températures nécessaires pour endommager les tissus foliaires sont élevées, très variables selon les espèces, et de façon générale assez rarement atteintes hors des vagues de chaleur extrêmes de faible fréquence (Teskey et al. 2015). Toutefois, la fréquence et l'intensité des vagues de chaleur, du type de celle de 2003 en Europe, devrait augmenter. Ainsi, des vagues de chaleurs n'arrivant en moyenne que deux fois par siècle au début des années 2000 pourraient survenir jusqu'à 2 fois par décennie à partir des années 2040 (Christidis et al. 2014), entrainant une augmentation potentielle des dégâts des tissus foliaires.

La mort d'un arbre par l'effet du stress thermique seul est beaucoup moins probable que la mortalité en réponse au stress hydrique. Toutefois, le stress thermique, en diminuant l'activité photosynthétique, en endommageant les tissus foliaires dans les cas les plus extrêmes, et en augmentant l'évapotranspiration de l'arbre, aggrave nettement les effets du stress hydrique (Anderegg et al. 2012). Cependant, on peut noter qu'en forêt boréale canadienne, des augmentations de mortalité ont été mises en évidence en l'absence d'augmentation du déficit hydrique mais avec une augmentation des températures régulière (Luo and Chen 2015). Ces résultats laissent suggérer un effet de l'augmentation des températures seules, bien que l'augmentation de la compétition interspécifique semble également jouer un rôle. L'effet des températures, en addition de celui du stress hydrique, est donc un paramètre à prendre en compte dans le cadre d'une étude portant sur la modélisation de la mortalité de fond en contexte de changement climatique.

1.4 Effets du changement global sur les écosystèmes forestiers

1.4.1 Les études de suivi temporel de la mortalité des arbres

1.4.1.1 Mise en évidence d'une augmentation des taux de mortalité

Une étude longitudinale est le suivi sur une longue durée d'une variable pour une population donnée. De telles études ont été mises en place pour suivre l'état de santé des forêts dans différents endroits du globe. Les variables suivies peuvent être le taux de défoliation, comme c'est le cas sur les placettes du réseau ICP-Forests (niveau 1, maillage Européen de 16x16km) depuis 1992, ou la mortalité de tiges, comme dans plusieurs réseaux de suivi en Amérique du Nord. Sur les placettes du réseau ICP-Forests, le suivi des taux de défoliations a permis de mettre en évidence des augmentations significatives entre 1992 et 2016 pour certaines espèces majeures de la forêt européenne, avec jusqu'à +30% pour le pin sylvestre, le chêne sessile et

le chêne pédonculé, +20% pour le hêtre et +10% pour l'épicéa (Michel and Seidling 2018). De tels suivis peuvent également être réalisés à partir de l'analyse de photos aériennes ou satellitales. En Europe centrale, l'analyse d'images Landsat a mis en évidence un doublement

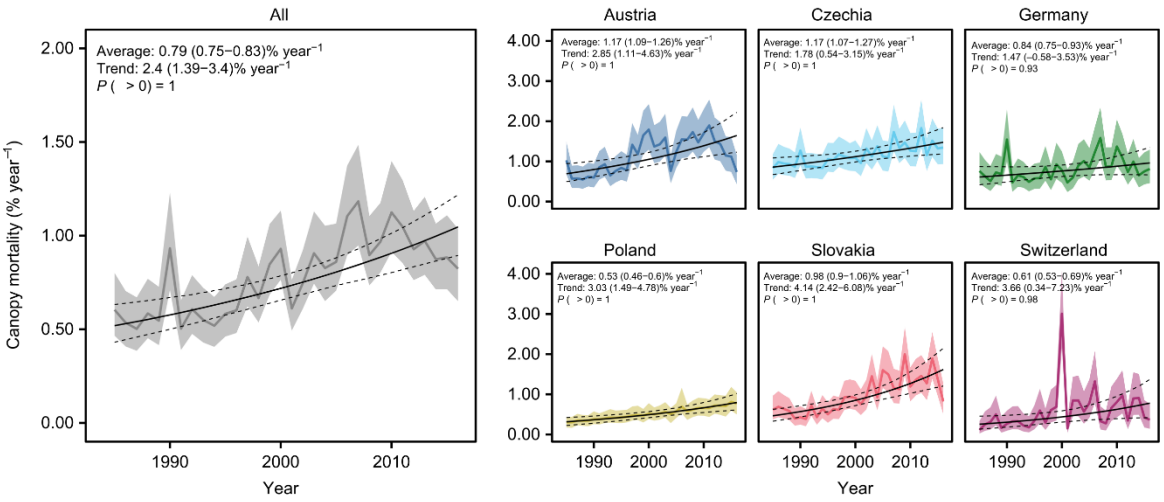


Figure 1.5 : augmentation des taux de mortalité de la canopée entre 1984 et 2016 mesurés d'après des données Landsat en Europe centrale sur 30 millions d'hectare de forêt. Figure extraite de Senf et al. (2018).

des taux de mortalité annuels de la canopée sur la période 1984-2016 sur l'ensemble de la zone étudiée (Senf et al. 2018), et **figure 1.5**.

D'autres études longitudinales s'intéressent au suivi des taux de mortalité des arbres. En Amérique du Nord, des jeux de données issus de sources variées remontant jusqu'aux années 1950 ont été harmonisés afin de permettre une vision d'ensemble de l'évolution des taux de mortalité des arbres. Dans l'Ouest des États-Unis, le suivi d'environ 60.000 arbres entre 1955 et 2006 a permis de mettre en évidence une augmentation des taux de mortalité de fond sur toutes les espèces surveillées, à toutes les gammes d'altitudes et pour toutes les classes de diamètre, avec un taux de mortalité qui a doublé tous les 17 ans à 29 ans selon les zones, sur l'ensemble de la période (van Mantgem et al. 2009) et **figure 1.6**. Dans les forêts boréales canadiennes, une étude similaire portant sur le suivi de 22.000 arbres a mis en évidence une augmentation moyenne des taux de mortalité de 4.7% par an entre 1963 et 2008 (Peng et al. 2011), **figure 1.6.**

Toutefois, l'attribution des augmentations de taux de mortalité de fond à des changements de paramètres précis, notamment climatiques, est une tâche difficile du fait de la multiplicité des

changements pouvant se produire sur des longues périodes temporelles et de la multi-causalité de la mort des arbres.

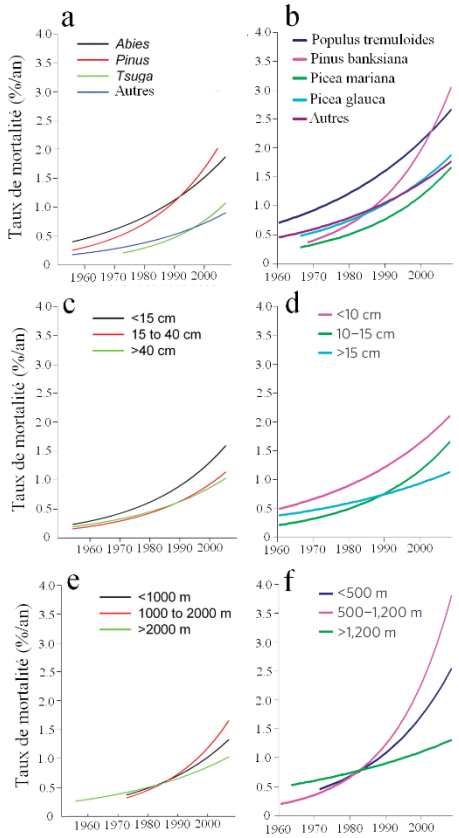


Figure 1.6: Evolution des taux de mortalité mesurés en forêt tempérée aux États-Unis (a, c et e), d'après van Mantgem et al. (2009), et en forêt boréale au Canada (b, d et f) d'après Peng et al. (2011) au cours des 50 dernières années par espèces (a, b), classe de diamètre (c, d) et tranche d'altitude (c, f) (échelles modifiées afin d'être comparables).

1.4.1.2 Limites des approches temporelles

L'identification des facteurs conduisant à des variations des taux de mortalité des arbres en forêt est un processus difficile. En effet, nous avons vu précédemment que la mortalité d'un arbre était un phénomène multi-causal, résultant rarement d'un facteur unique (Sinclair and Hudler 1988).

Les augmentations de taux de mortalité observés aux Etats-Unis et au Canada sont corrélées à des augmentations de températures et de déficit hydrique (van Mantgem et al. 2009, Peng et al. 2011). Pour limiter les biais liés à l'importance des effets de compétition et de la dynamique naturelle des peuplements dans la détermination des taux de mortalité, dans

le cas de ces deux études, l'analyse a été réalisée sur des forêts non-exploitées et sur des peuplements considérés comme à l'équilibre. Cependant, d'autres travaux réalisés sur les mêmes types de forêts au Canada ont démontré que les augmentations de taux de mortalité observés étaient liés à des augmentations de surface terrière et de densité des peuplements (Thorpe and Daniels 2012), même lorsque l'étude était limitée à des peuplements matures (Gendreau-Berthiaume et al. 2016). D'autres travaux réalisées au Canada sur les mêmes zones géographiques que Peng et al. (2011) ont démontré que les augmentations des taux de mortalité observés ces 60 dernières années étaient principalement liés à l'augmentation de la compétition entre les arbres et de la densité des peuplements, les changements de température et d'humidité relative du sol jouant un rôle secondaire (Luo and Chen 2013, Zhang et al. 2015).

Toutefois, d'autres équipes affirment que ces augmentations massives ne peuvent être qu'expliquées par le changement climatique récent et non par la compétition (Price et al. 2015). Ainsi, une étude de très large emprise sur les forêts des États-Unis et du Canada a été réalisée à partir d'observation de changement de statut vital de 4.5 millions d'arbres pour 64 espèces entre 1951 et 2014. Les résultats de cette étude indiquent que l'augmentation du taux de mortalité de 1.1%/an en 1951 à 2.0%/an en 2014 est liée à une diminution du bilan hydrique climatique, même quand les effets de compétition sont pris en compte (Hember et al.

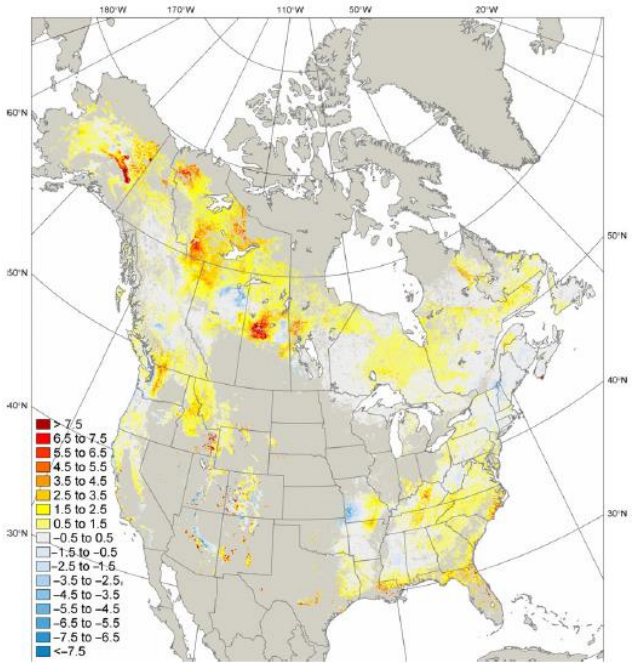


Figure 1.7 : Changement de probabilité de mortalité annuelle (%/an) entre 1951 et 2014, estimé d'après des modèles logistiques calibrés sur le changement de statut vital de 4.5 millions d'arbres pour 64 espèces. D'après Hember et al. (2017).

2017), et **figure 1.7.**

1.4.2 Des phénomènes de mortalité brutaux à l'échelle mondiale

Une autre conséquence des changements globaux sur les écosystèmes forestiers, outre l'augmentation graduelle des taux de mortalité des espèces, serait l'émergence de phénomènes de mortalité brutaux en contexte d'évènements de types « *hotter droughts* » (littéralement « sécheresses plus chaudes »). Ces évènements correspondent à un manque d'eau dont les effets sur les arbres sont exacerbés par les augmentations de température (Allen et al. 2015). La fréquence et l'intensité de ces évènements seraient en augmentation, à l'échelle mondiale, depuis le début du 21ème siècle [(Allen et al. 2010, Allen et al. 2015, Settele et al. 2015, Greenwood et al. 2017, Hartmann et al. 2018), **Figure 1.8**]. D'autres auteurs ont montré que les modèles de dynamique forestière, alimentés avec des données climatiques historiques, n'arrivaient à mettre en évidence les épisodes de mortalité recensés dans les études de Allen et al. (2010) et Settele et al. (2015) que lorsque les forêts étaient situés en contexte aride (Steinkamp and Hickler 2015). Une des explications à la mauvaise adéquation entre les modèles de dynamique forestière et l'occurrence de phénomènes de mortalité massifs pourrait être l'exacerbation des besoins en eau du peuplement par les pratiques de gestion qui favorisent l'accroissement de biomasse (Jump et al. 2017). Les pratiques de gestion n'étant pas homogènes ni synchrones d'un peuplement à l'autre, des peuplements dépérissant et non dépérissant pourraient coexister au sein d'une zone géographique restreinte. D'autres facteurs encore mal identifiés pourraient être impliqués dans les épisodes brutaux de mortalité observés à l'échelle du globe, notamment des facteurs environnementaux relatifs au sol et aux conditions microclimatiques (Steinkamp and Hickler 2015). Malgré les incertitudes qui demeurent sur l'importance du changement climatiques dans ces évènements, ces épisodes de mortalité brutaux semblent pouvoir considérablement accélérer les changements de composition en espèce des forêts par rapport à une situation où les changements ne seraient déterminés que par les augmentations graduelles des taux de mortalité.

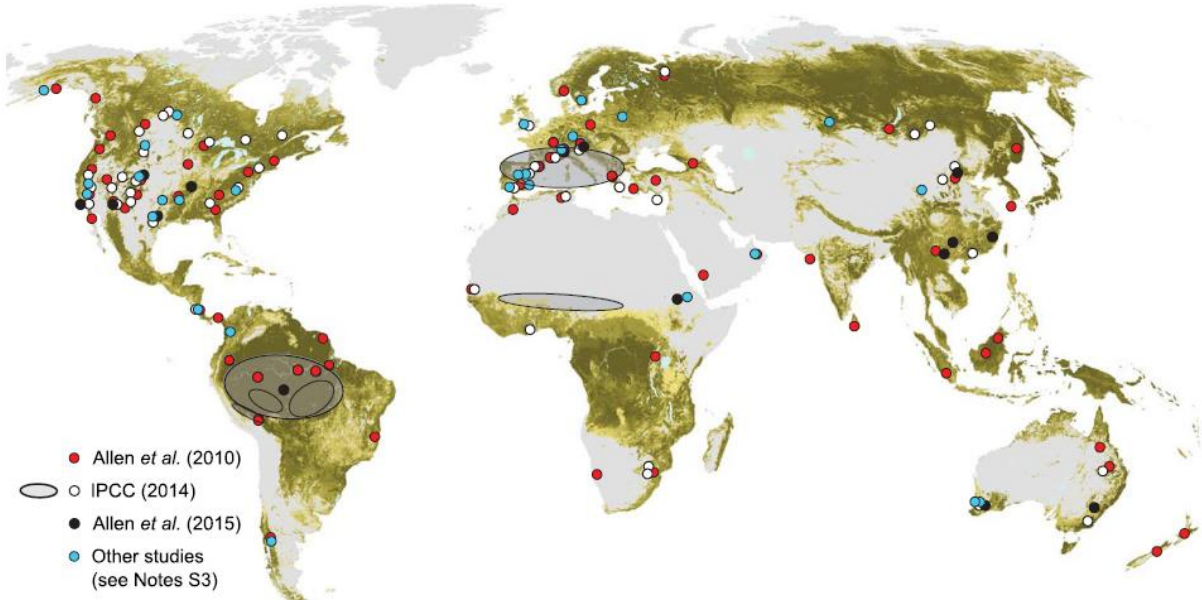


Figure 1.8 : Localisation d'évènements de mortalité massifs depuis 1970 directement attribués à des épisodes de sécheresse intense ou des vagues de chaleur. Carte issue de Hartmann et al. (2018). Les épisodes de mortalité recensés sur cette carte sont principalement issus des publication de Allen et al. (2010) ; Allen et al. (2015) et du rapport IPCC 2014.

1.4.3 Aires de distribution des essences et changement climatique

1.4.3.1 Concepts et définitions

Soberon and Peterson (2005) définissent l'aire de distribution comme l'espace géographique occupé par l'ensemble des populations d'une espèce. Les auteurs distinguent quatre types de facteurs déterminant l'aire de distribution d'une espèce :

- Les *facteurs abiotiques* (conditions climatiques, édaphiques, physiques) qui déterminent la capacité d'une espèce à survivre dans un endroit donné ;
- Les *facteurs biotiques*, qui désignent toutes les interactions positives ou négatives avec les autres espèces, qui affectent le développement des individus ;
- Les régions *accessibles* à l'espèce, qui dépendent de ses capacités de dispersion, et sont l'un des principaux facteurs expliquant la différence entre la distribution potentielle d'une espèce et sa distribution réelle ;

- La capacité *d'adaptation* de l'espèce à de nouvelles conditions.

La distribution géographique d'une espèce est la résultante des interactions entre ces quatre facteurs. Des modèles de distribution peuvent être réalisés à partir de relevés notant la présence des espèces et de données environnementales, principalement climatiques, constituant une branche majeure de la discipline appelée biogéographie.

1.4.3.2 Changements d'aires de distribution en réponse au changement climatique : projections et études diachroniques

Depuis plusieurs décennies, les modèles de distribution d'espèces ont été utilisés pour projeter la répartition potentielle des espèces en réponse au changement climatique, indiquant des remontées en altitude et en latitude et des extinctions d'espèces dans de nombreuses régions (Guisan and Thuiller 2005, Thuiller et al. 2005). Des études diachroniques, basées sur l'étude de couples de relevés botaniques situés dans une même zone géographique à plusieurs époques différentes, ont également mis en évidence des remontées en altitude et en latitude de nombreuses espèces herbacées au cours du 20ème siècle (Lenoir et al. 2008, Kuhn and Gégout 2019). Au niveau des essences forestières, en Europe, les projections de modèles de distribution entre la période 1950 – 2000 et la période 2070-2100 indiquent des changements majeurs d'aires de distribution potentielles des espèces. Ainsi, les conditions climatiques moyennes de la forêt européenne, actuellement majoritairement adaptées aux espèces feuillues à haute valeur économique, pourraient évoluer vers des conditions climatiques majoritairement adaptées aux essences méditerranéennes plus xériques, à plus faible valeur économique (Hanewinkel et al. 2012), **Figure 1.9.** Par ailleurs, de nombreuses zones actuellement constituées de peuplements résineux deviendraient favorables à des espèces de chênes, dont la plus faible productivité pourrait accroitre la perte de valeur prédite par Hanewinkel et al. (2012) (Dyderski et al. 2018).

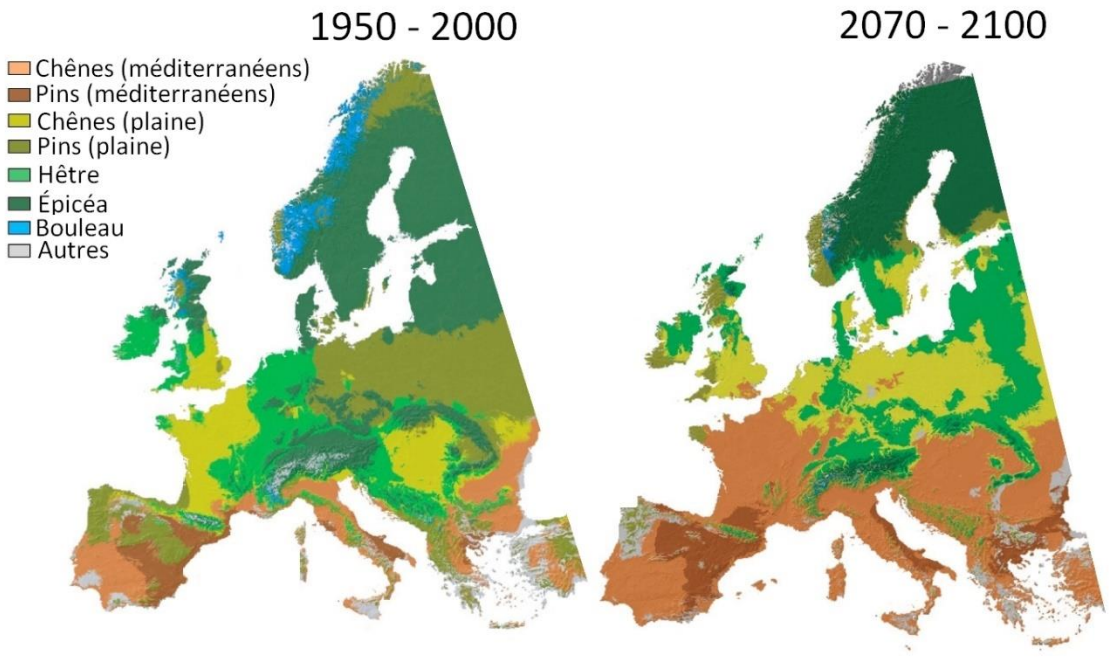


Figure 1.9 : Distribution potentielle des principaux groupes d'essences de la forêt européenne sur les périodes 1950 – 2000 et 2070 – 2100. *Pins (méditerranéens)* et *Chênes (méditerranéens)* désignent les espèces xériques de faible productivité, principalement *Pinus halepensis* et *Pinus pinea; Quercus ilex* et *Quercus suber*, respectivement. *Pins (plaine)* et *Chênes (plaine)* désignent les espèces à haute productivité, principalement *Pinus sylvestris* et *Pinus pinaster* ; *Quercus robur* et *Quercus petrae*, respectivement. La distribution sur la période 2070 - 2100 est la projection selon le scénario A1b, d'après le modèle ECHAM5, correspondant à un réchauffement modéré. Adapté d'Hanewinkel et al. (2012).

1.4.3.3 Limites des projections de modèles de distribution

Les projections de modèles d'aire de distribution sont des translations, selon les conditions climatiques futures, des conditions environnementales favorables d'une espèce sur une période de référence. Ce type d'approche ne prend pas en compte la résilience des espèces, leur capacité de dispersion, les barrières physiques, la plasticité des espèces, ou leur potentiel d'adaptation génétique (Aitken et al. 2008, Bussotti et al. 2015). Tel que démontré en détail par Kuhn (2016), les modèles de distribution permettent de prédire l'adaptation d'une espèce aux conditions environnementales en un point et un temps donné, mais ne permettent pas de prédire des déplacements de population réels. En effet, ce sont les phénomènes d'extinction et de colonisation qui déterminent les changements de distribution

effectifs des espèces (Yackulic et al. 2015), en addition de l'adéquation entre les exigences d'une espèce et les conditions écologiques d'un milieu.

1.4.3.4 Variation de sensibilité au changement climatiques selon la position des arbres le long de gradients latitudinaux et altitudinaux

Il existe un certain nombre d'études mettant en évidence des variations de traits fonctionnels des arbres selon leur position le long des gradients climatiques, notamment via des approches dendrochronologiques. En Allemagne, depuis les années 1980, la croissance de *Fagus sylvatica* a diminué à faible altitude tandis qu'elle a augmenté à haute altitude (Dulamsuren et al. 2017). En France, d'après une étude dendrochronologique réalisée sur 8 espèces, au cours des dernières décennies, la croissance des espèces de montagne a en moyenne augmenté, celle des espèces de plaine est restée stable et celle des espèces méditerranéennes a diminué (Charru et al. 2017). Dans cette dernière étude, pour une même espèce, des baisses de croissance fortes ont été mise en évidence pour les arbres situés dans les contextes les plus chauds et secs, et des augmentations en contexte froid et humide. D'autres études dendrochronologiques ont mis en évidence le même type de tendances, notamment sur *Pinus sylvestris* en Espagne (Marques et al. 2016, Matías et al. 2017).

D'autres études se sont focalisées sur l'impact direct du climat sur les taux de colonisation et extinction en fonction de la position des arbres le long de gradients thermiques ou d'aridité.

En Espagne, une étude basée sur 46.656 placettes permanentes, portant sur 23 essences, a établi l'importance relative du climat (température maximale du mois le plus chaud et précipitations hivernales), de la dispersion et des interactions interspécifiques sur les taux de colonisation et d'extinction des espèces entre les périodes 1986 – 1996 et 1997 – 2007 (García-Valdés et al. 2015). Les résultats indiquent que la capacité de dispersion des espèces et le climat sont les deux principaux déterminants de l'extinction au niveau des marges sud, tandis que le climat a un rôle plus limité sur la colonisation. Une autre étude menée le long d'un gradient transcontinental d'aridité, entre le nord de l'Espagne et le Maroc, a mis en évidence, sur *Quercus suber*, une diminution de la proportion de jeunes par rapport aux vieux arbres avec le rapprochement à la marge sud (Matías et al. 2019). Toutefois, aucune variation significative des taux de mortalité et de défoliation n'a pu être mise en évidence le long du gradient d'aridité. Enfin, dans le Sud-Ouest de la France, l'abondance de *Quercus robur* le long d'un gradient d'aridité décroit lorsque l'on tend vers les conditions les plus sèches, tandis

que celle de *Quercus ilex,* espèce adaptée à des conditions beaucoup plus xériques que celles de la zone étudiée, reste stable (Urli et al. 2015).

Ce type d'études montre que des changements démographiques sont actuellement en cours au niveau des limites chaudes et sèches des aires de distribution de certaines espèces, avec un remplacement progressif par d'autres espèces adaptées mieux adaptées à ces conditions climatiques. Les effets du changement climatique sur les taux de mortalité des arbres semblent différer selon la position des arbres le long des gradients de températures et de précipitations. Toutefois, ces résultats ne sont pas sans équivoque et concernent principalement les espèces méditerranéennes. Ainsi, il semble nécessaire d'évaluer, sur les espèces de la forêt tempérée européenne, par une approche à large échelle, si une surmortalité liée au changement climatique a effectivement lieu en marge chaude des aires de distribution des espèces, et de façon parallèle, si une diminution des taux de mortalité a lieu en limite froide.

1.4.4 Importance du statut social et du stade de développement des arbres dans la sensibilité au changement climatique

Nous avons vu que des augmentations de taux de mortalité avaient été mises en évidence dans différents biomes, en lien avec des augmentations de températures et des baisses de disponibilité en eau. Toutefois, des difficultés existent pour totalement distinguer les effets liés au climat et changement de climat des effets liés à la dynamique de peuplement et aux effets de compétition. Des différences de réponse au changement climatique semblent exister selon le statut social et la taille des arbres.

1.4.4.1 Sensibilité au changement climatique et statut social de l'arbre

Plusieurs études ont mis en évidence une réponse différente au stress hydrique des arbres dominés et dominants. En période de sécheresse, en forêt tropicale, les petits arbres dominés sont exposés en moyenne à des conditions climatiques moins défavorables que les gros arbres dominants, ou même à des conditions plus favorables qu'en l'absence de sécheresse. Cela correspond à des températures foliaires plus faibles par effet ombrage, un déficit hydrique plus faible et moins de vent (Roberts et al. 1990). Ces différences peuvent être l'une des raisons pour lesquelles des plus faibles baisses de croissance, ou même des augmentations de croissance ont pu être mises en évidence en période de sécheresse sur les

arbres du sous étage, alors que des baisses de croissance étaient constatées pour les arbres de la canopée (Bennett et al. 2015). Une autre explication à cette différence de réponse en croissance pourrait être liée à la réduction de la densité foliaire de la canopée en réponse au stress hydrique, qui entraine un meilleur ensoleillement et une meilleure croissance du sous étage (Laurance and Williamson 2001). A l'inverse, d'autres études ont plutôt mis en évidence, en forêt tempérée, une plus grande sensibilité au stress hydrique du sous-étage, que de la canopée, en termes de croissance. C'est notamment le cas dans les alpes autrichiennes pour *Pinus sylvestris* (Pichler and Oberhuber 2007), et en France, en plaine, pour *Quercus petraea* (Trouvé et al. 2014).

1.4.4.2 Sensibilité au changement climatique et stade de développement de l'arbre

Concernant les effets de la taille des arbres sur leur sensibilité au changement climatique, sans tenir compte de leur statut social, des résultats variés sont disponibles dans la littérature. Plusieurs études ont mis en évidence de plus forts taux de mortalité pour les gros arbres en situation de stress hydrique naturel ou expérimental, en forêt tropicale (Nepstad et al. 2007, Phillips et al. 2009, da Costa et al. 2010). Plus récemment, une méta-analyse à l'échelle mondiale sur le rôle de la taille de l'arbre sur la sensibilité à la sécheresse, basée sur l'étude de 40 évènements de sécheresse, a conclu que les effets délétères de la sécheresse sur la croissance et la mortalité des arbres étaient significativement plus importants pour les gros que pour les petits arbres (Bennett et al. 2015). Ce résultat était vrai pour les forêts tropicales, sub-tropicales, arides et tempérées. Toutefois, pour les forêts tempérées, seuls trois sites d'étude ont été utilisés. D'un point de vue écophysiologique, cette différence de sensibilité peut être attribuée à la perte de conductivité xylèmienne croissante avec l'augmentation du diamètre et de la hauteur de l'arbre ; pouvant conduire à la défaillance hydraulique entrainant la mort de l'arbre (Ryan et al. 2006, Rowland et al. 2015). Un autre paramètre écophysiologique majeur déterminant la capacité d'une espèce à mobiliser les ressources en eau, est sa profondeur d'enracinement et la biomasse racinaire, qui dépend fortement du stade de développement de l'arbre et de son espèce (Grote et al. 2016), **Figure 1.10**. Enfin, il apparait que les gros et petits arbres ne sont pas sensibles de la même façon aux agents biotiques pouvant conduire à de la mortalité. Un exemple classique est les scolytes, qui s'attaquent préférentiellement aux gros arbres du fait de leur écorce et phloème plus

développé, qui constituent une source de nutriments adaptée plus importante en quantité que les petits arbres (Pfeifer et al. 2011).

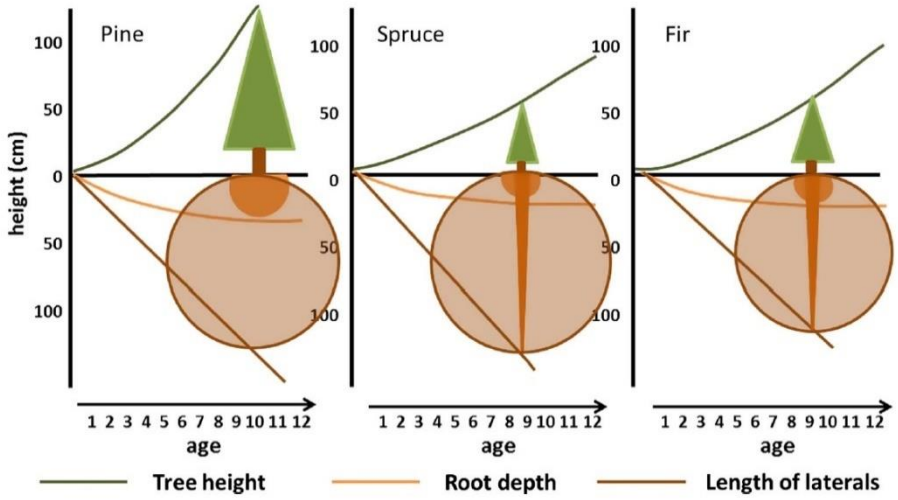


Figure 1.10 : Hauteur, profondeur d'enracinement et développement des racines latérales au cours des 10 premières années de croissance pour 3 espèces d'arbres. D'après Grote et al. (2016).

1.4.4.3 Arbres dominants, dominés, gros ou petits : des enjeux différents

Il est important de s'intéresser aux gros arbres, car ils sont un fournisseur majeur de services écosystémiques. Ils ont une influence sur les cycles biogéochimiques (Lindo and Whiteley 2011), la mobilisation de ressources en eau profondes (Nepstad et al. 1994), l'altération des conditions climatiques et microclimatiques (Dean et al. 1999), et constituent un habitat pour de nombreuses espèces (Remm and Lõhmus 2011). Les gros arbres sont également de grande importance pour la séquestration du carbone et la production de biomasse. Une étude globale basée sur l'analyse de 5 millions d'arbres a montré que les 1% de plus gros arbres en diamètre représentaient près de 50% de la biomasse forestière mondiale (Lutz et al. 2018). Enfin, les gros arbres jouent un rôle social et culturel très fort (Blicharska and Mikusinski 2014). Concernant le statut social des arbres, dans le cadre d'une gestion irrégulière, des arbres de toutes classes de diamètre et statut social doivent être présents dans le peuplement (Brang et al. 2014). Les petits arbres et les arbres dominés sont ceux qui constituent la régénération et les populations d'arbres matures futurs. Ainsi, il est important, pour des raisons différentes, de comprendre la réponse des arbres dominés comme des

dominants au changement climatique en cours. Malgré les enjeux, l'importance relative du statut social et de la taille des arbres dans leur sensibilité au changement climatique, en termes de mortalité, reste peu connue.

1.5 Objectifs et plan de la thèse

1.5.1 Objectifs et questions de recherche

Au cours de cette introduction, nous avons vu qu'un certain nombre d'éléments permettaient de faire le lien entre la mortalité des arbres et le changement climatique. Dans le cadre de l'étude de la mortalité de fond, la prise en compte des paramètres climatiques permet d'améliorer la prédictibilité de la mortalité. Les études temporelles, basées sur le suivi sur de longues périodes du statut vital des arbres, mettent en évidence, dans différents endroits du globe, de fortes augmentations des taux de mortalité des espèces. Ces augmentations sont corrélées à des augmentations de température et des baisses de bilan hydrique, ainsi qu'à des changements de densité et de pratiques sylvicoles, rendant l'identification de l'importance relative du changement climatique difficile. Au niveau européen, il existe peu de données de suivi temporel à large échelle du statut vital des arbres. Ainsi le lien entre intensité du changement climatique et mortalité de fond reste mal connu pour les essences de la forêt tempérée européenne.

Concernant la réponse attendue au changement climatique, de nombreuses études montrent que des remontées en altitude et en latitude des aires de distribution des espèces sont en cours et devraient se poursuivre au cours du 21ème siècle. Toutefois, les simulations dans le futur ne prennent pas en compte les phénomènes d'extinction et de colonisation au niveau des limites chaudes et froides des espèces, qui déterminent les changements réels d'aires de distribution. Il est difficile aujourd'hui de déterminer si les effets du changement climatique en termes de mortalité des arbres se font plus sentir en limite chaude des aires de distribution ou si ses effets sont conditionnés ou à l'intensité des changements.

Enfin, plusieurs études se sont intéressées au lien entre stade de développement, statut social de l'arbre, et sensibilité au changement climatique, via des approches dendrochronologiques ou de suivi de la mortalité. Les résultats de ces études tendent à montrer une plus forte sensibilité des gros arbres au stress hydrique, notamment en forêt tropicale, en lien avec leurs caractéristiques physiologiques. Dans ce même milieu, les arbres dominés pourraient être favorisés par la libération de ressource par les arbres dominants, en

période de stress hydrique. Les études menées en forêt tempérées sont plus rares, avec des réponses très variables selon les espèces et les contextes. Les arbres dominants, dominés, de gros ou faible diamètre, ont des rôles très différents dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Ainsi, une meilleure compréhension de la sensibilité au changement climatique de chacune de ces sous-populations est nécessaire afin de mieux anticiper ses effets futurs.

Dans ce contexte, nous avons défini trois axes de recherche, correspondant aux trois chapitres de résultats de la thèse :

1) **Quelle est l'importance du changement climatique sur la mortalité des principales espèces de la forêt européenne**

L'objectif de ce chapitre est de réaliser des modèles à l'échelle de l'arbre afin d'identifier les principaux déterminants de la mortalité de fond et l'impact potentiel du changement de climat en cours, pour 43 espèces arborées de la forêt européenne. Les questions posées étaient :

(i) Est-il possible de réaliser des modèles de mortalité à l'échelle de l'arbre cohérents écologiquement et performants à partir des données de l'inventaire forestier français et de données climatiques historiques ?

(ii) Cette approche permet-elle de mettre en évidence un effet du changement climatique récent sur la mortalité de fond des différentes espèces de la forêt française ?

(iii) Quelle est l'importance relative de cet effet par rapport aux autres déterminants de la mortalité ?

(iv) Comment varie la sensibilité des arbres au changement climatique selon les espèces ?

2) **Détermination du lien entre les conditions climatiques moyennes auxquelles les arbres sont soumis et leur sensibilité au changement climatique**

L'objectif de cette partie est de déterminer le lien entre position de l'arbre dans sa niche écologique et sa sensibilité au changement climatique :

(i) La sensibilité des arbres aux changements de température et de précipitations dépend-elle des conditions climatiques moyennes auxquelles ils sont soumis ?

(ii) Comment caractériser la distribution spatiale des effets liés aux changements de climat en cours et localiser les zones les plus vulnérables ?

3) **Importance du statut social et du stade de développement de l'arbre sur sa sensibilité au changement climatique**

Afin d'affiner les résultats obtenus, nous avons cherché à déterminer si le statut social et le stade de développement des arbres modifiaient leur sensibilité au changement climatique. Les questions posées étaient :

(i) La sensibilité des arbres aux changements de températures et de précipitations dépend-elle de leur statut social ?

(ii) La sensibilité des arbres aux changements de températures et de précipitations dépend-elle de leur stade de développement ?

1.5.2 Plan de la thèse

Le manuscrit est constitué d'une section matériel et méthodes détaillée, revenant en détail sur les étapes de création du jeu de données utilisé dans la thèse, les choix méthodologiques, ainsi que sur les analyses et l'exploration de données brutes (chapitre 2). Ensuite, ce document présente les résultats issus des trois grandes questions recherches présentées dans la section précédente (chapitre 3,4 5). Enfin, les limites de ces résultats sont discutées, et des nouvelles perspectives de recherche sont développées (chapitre 6).

2 Matériel et méthodes

Dans un premier temps, nous décrivons la zone d'étude d'un point physique et écologique. Dans un deuxième temps, nous présentons les données de l'inventaire forestier ainsi que les différentes étapes de préparation et sélection préalable de ces données afin de modéliser la mortalité de fond, ainsi qu'une analyse des causes de mortalité et des taux de mortalité par espèce. Ensuite, nous présentons la méthodologie statistique utilisée au long de la thèse. Enfin, nous présentons les données climatiques, utilisées pour caractériser le climat moyen ainsi que le changement climatique récent, ainsi que plusieurs tests relatifs au choix des variables à utiliser dans les modèles.

2.1 Description de la zone d'étude

2.1.1 Types climatiques et topographie

Le territoire de France métropolitaine couvre la longitude allant de 5°O à 10°E et la latitude allant de 41°N à 51°N, une altitude de 0 à 4810 mètres (moyenne = 432) pour une superficie totale de 641.000 km² (IGN, 2019). Du fait de l'influence océanique sur l'ouest du pays, de la topographie, ainsi que de l'influence de la mer méditerranée, la France métropolitaine est dotée d'un climat varié, comportant 7 des 11 types climatiques présents en Europe (Peel et al. 2007). Une grande partie du territoire est de climat tempéré, à influence océanique (Type climatique *Cfa*, *Cfb*) et méditerranéen (*Csa*, *Csb*). Les zones montagneuses sont de climat continental humide (*Dfb*, *Dfc*) tandis que les zones de haute montagne sont de type climatique polaire (*ET*), **Figure 2.1-a et 2.1-b**.

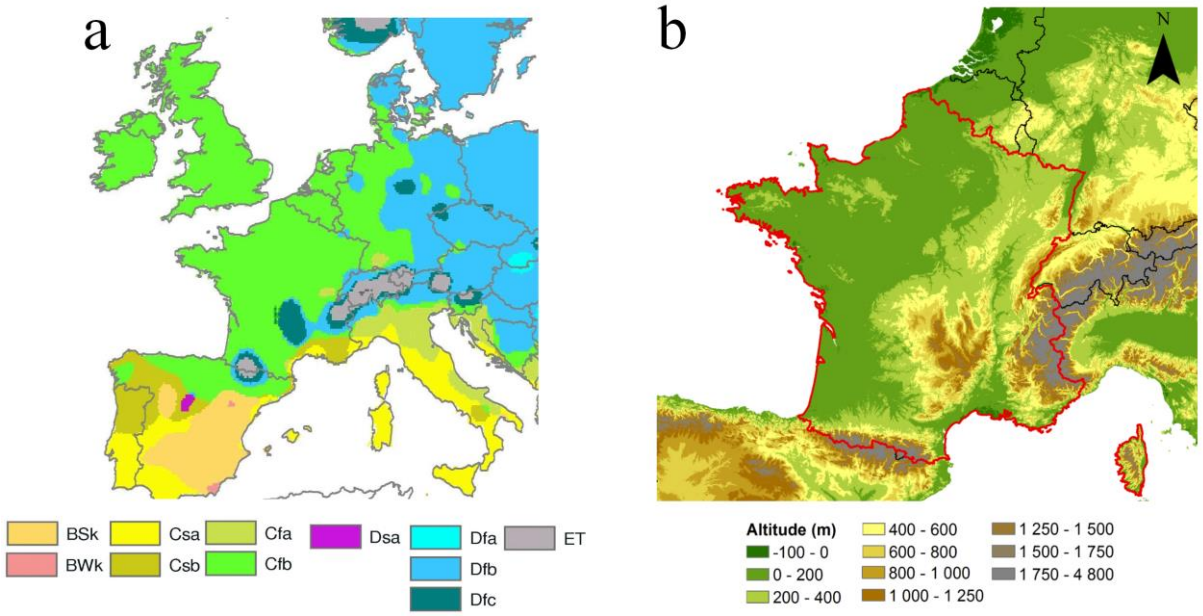


Figure 2.1-a : Grands types climatiques présents en Europe d'après la classification Köppen-Geiger. D'après Peel et al. (2007) **-b** : carte topographique d'Europe occidentale.

2.1.2 Caractéristiques des forêts étudiées

2.1.2.1 Composition en espèces et volume

En France métropolitaine, la forêt représente 31% du territoire, soit 16.9 millions d'hectares, pour un volume estimé de 2.7 milliards de mètres cubes. Elle est en majorité constituée d'espèces feuillues (67%). Les principales essences feuillues sont *Quercus robur* et *Quercus petraea* (11% du volume chacune), *Fagus sylvatica* (10%), *Castanea sativa* (5%), *Carpinus betulus* (4%), *Quercus pubescens* (4%) et *Fraxinus excelsior* (4%). Les principales essences résineuses sont *Picea abies* et *Abies alba* (8% du volume chacune), *Pinus sylvestris* (6%), *Pinus pinaster* et *Pseudotsuga menziesii* (5% chacune). Source : Mémento IGN, 2018.

Le bois mort sur pied ou chablis (arbre tombé au sol) représente 109 millions de mètres cubes, soit environ 4% du volume de bois vivant. Les essences représentant la plus grande proportion du bois mort sont *Castanea sativa* (20% du volume total), *Picea abies* (9%), *Quercus robur* et *Pinus sylvestris* (8% chacune), *Abies alba* (6%), *Fagus sylvatica* et *Quercus petraea* (5% chacune). Source : Mémento IGN, 2018.

2.1.2.2 Représentativité des forêts françaises à l'échelle européenne

De grandes différences de conditions de milieu et d'intensité d'exploitation sylvicole existent entre les différentes zones géographiques de France. Les zones de plaine sont caractérisées par des essences principalement feuillues et une forte intensité d'exploitation, tandis que les zones de montagne sont composées d'une majorité d'essences résineuses et une intensité d'exploitation globalement plus faible. La zone méditerranéenne est caractérisée par la présence d'essences xériques (de milieu sec) et une faible intensité d'exploitation. Enfin, le massif landais constitue une zone à part, caractérisée par une monoculture intensive de *Pinus pinaster*. En raison de la variété des types climatiques rencontrés, les 25 espèces les plus communes de la forêt française représentent environ 80% de la couverture forestière européenne (Köble and Seufert 2001).

2.2 Données de l'inventaire forestier national de l'IGN

Les modèles de mortalité réalisés dans les trois chapitres de cette thèse ont été calibrés sur les données de l'Inventaire Forestier de l'Institut National de l'Information Géographique et Forestière (IGN) collectées entre 2009 et 2016. Cette partie contient : (1) une description du protocole de recensement des arbres vivants et morts et des variables environnementales relevées, (2) une analyse des données de mortalité brutes et (3) la description des opérations de mise en forme des données réalisées préalablement aux modèles de mortalité.

2.2.1 Nature des données de l'inventaire forestier

2.2.1.1 Méthodes d'échantillonnages

Depuis 1960, afin d'évaluer la ressource forestière sur le territoire français, un inventaire forestier est réalisé. De 1960 à 2004, cet inventaire était basé sur un échantillonnage par département administratif français. Ainsi, chaque cycle d'échantillonnage complet du territoire nécessitait au minimum une dizaine d'années de mesures. Ce protocole permettait d'avoir une vision de l'état de la forêt dans un département pour une année donnée, mais ne permettait pas d'avoir chaque année une vision à l'échelle nationale (Hervé et al. 2014). En contexte de transition forestière, c'est-à-dire d'augmentation continue des surfaces de forêt et volumes de bois sur le territoire depuis le milieu du 19ème siècle (Denardou et al. 2017), ce protocole ne permettait pas de suivre l'évolution de la surface et du volume de bois à un pas

de temps fin. Ainsi, un nouveau protocole a été mis en place en 2004, basé sur un échantillonnage annuel systématique du territoire. Cet échantillonnage est basé sur un réseau de mailles de $1km \times 1km$ couvrant l'ensemble du territoire. Chaque placette d'inventaire est rattachée à une maille d'1 km². D'après Hervé et al. (2014), « *chaque échantillon annuel s'appuie sur 1/10ème de ce réseau, de manière à former une grille annuelle systématique à maille elle-même carrée de 10 km² de surface* ». La taille minimale pour le recensement des arbres dans l'inventaire est de 7.5 cm de diamètre à 1.30m de hauteur (*dbh*). Sur chaque placette ainsi définie, les arbres sont recensés sur trois cercles concentriques selon leurs classes de diamètre : 6 mètres pour les arbres de 7.5 cm à 22.4 cm de diamètre (Petit bois, *PB*), 9 mètres pour les arbres de 22.5 cm à 37.4 cm de diamètre (Bois moyen, *BM*) et 15 mètres pour les arbres de diamètres supérieur à 37.5 cm (Gros bois, *GB*). Au-delà du recensement des arbres, des dizaines de variables quantitatives et qualitatives sont mesurées et relevées sur le terrain (**Figure 2.2**). Un inventaire floristique complet est réalisé sur la placette de 15 mètres de rayon, ainsi qu'une description du peuplement sur un rayon de 25 mètres (**Figure 2.2**). La description du peuplement comprend les observations sur l'intensité d'exploitation, la structure du peuplement, les observations sur la végétation herbacée, l'observation de perturbations, ainsi que les conditions du milieu (sol, pente, exposition…).

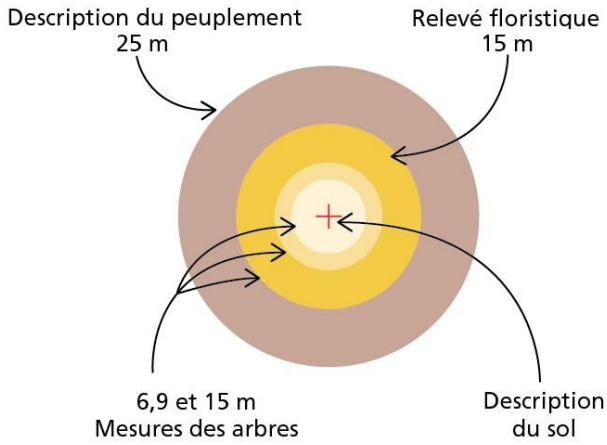


Figure 2.2 : Schéma conceptuel indiquant les modalités d'échantillonnage pour les différentes variables relevées sur le terrain par l'IGN. Source : IGN, 2019.

2.2.1.2 Variables relevées sur le terrain

Cette partie dresse une liste non exhaustive des variables relevées sur le terrain par les opérateurs de l'IGN. Il s'agit des variables présentant le plus d'intérêt pour notre étude. Pour

une description exhaustive du protocole de relevé, se rapporter à la documentation éditée par l'IGN (Service de l'Inventaire Forestier et Environnemental 2018)

2.2.1.2.1 Variables de sol

Sur chaque placette, un sondage pédologique est effectué, avec une fosse de 40 cm de profondeur et un sondage à la tarière jusqu'à 1 mètre de profondeur. La texture du sol est décrite pour l'horizon supérieur et inférieur selon le triangle des textures de l'IGN, proche de celui des textures de l'Aisne (Jamagne 1967), ainsi que leur profondeur. La charge en éléments grossiers du sol est également évaluée. Enfin, la profondeur d'apparition des traces d'hydromorphie est relevée.

2.2.1.2.2 Description générale de la placette

Parmi les autres variables environnementales mesurées, citons la position topographique, la couverture du sol, l'occupation du sol, la présence de lisière, les « incidents » (incendies, tempêtes, maladie), la présence de traces d'exploitation récente par la présence de souches de moins de 5 ans ou la présence de pistes de débardage à proximité. Nous reviendrons plus longuement sur les variables témoignant de l'intensité des travaux sylvicoles dans la partie consacrée à la sélection des variables pour la modélisation.

2.2.1.2.3 Variables dendrométriques

La donnée de base relevée systématiquement pour chaque arbre est sa circonférence à 1.30 mètre (*c13*). L'espèce de chaque arbre est également renseignée, de même que son taux de couvert (« *la surface planimétrique de la projection verticale du houppier* »). Afin d'accélérer le recensement des arbres sur la placette, lorsque de nombreux arbres partagent des caractéristiques identiques, le protocole prévoit la création d'arbres dits « *simplifiés* ». Deux règles principales ont été mises en place pour la simplification des arbres. La règle du *« 6 pour tous* » : lorsque 6 arbres ou plus sont de la même espèce et même classe de diamètre, seulement 6 arbres sont à mesurer, et la règle du « *3 pour tous* » ; identique à la précédente, mais uniquement pour la catégorie des petits bois et pour certaines espèces à tendance arbustives ou buissonnantes, avec le seuil de 3 arbres (Documentation DB Arbres, IGN, 2013). Les règles de simplification ont évolué sur la période 2005-2015, avec notamment des changements concernant la simplification des arbres morts.

2.2.1.2.4 Variables d'état de végétation

Le statut vital de l'arbre est également systématiquement renseigné (vivant ou mort). Des changements ont eu lieu dans la définition de mortalité au cours des 15 dernières années d'inventaire. Pour les années de relevé 2005 et 2006, un arbre était considéré comme mort s'il était considéré inapte à survivre un an à la date du relevé sur la placette. A partir de 2007, un arbre était considéré comme mort lorsqu'il ne présentait plus « *aucun signe de vie au-dessus de 1.30 mètres* », c'est-à-dire « *aucun rameau vivant* » au-delà de cette hauteur. De nombreuses subtilités viennent s'adjoindre à cette seconde définition. Ainsi, un arbre mort présentant des rejets vivants au-dessous d'1.30 mètres sera considéré comme mort. Cependant, si ces rejets dépassent le diamètre minimum de recensement de 7.5 cm défini par l'IGN, ils seront considérés comme de nouveaux arbres vivants indépendants (Institut Géographique National, 2019). Sinon, les rejets ne seront pas recensés. Pour chaque arbre mort, la distinction est faite sur le terrain entre les arbres morts sur pied, les arbres morts cassés à mi-hauteur (dits « chandelles ») et les arbres morts au sol (dits « chablis »).

Sur la période 2005-2008, les arbres morts sont recensés sur un rayon de 15 mètres quel que soit leur diamètre. A partir de 2009, les mêmes règles que pour les arbres vivants sont appliquées aux arbres morts, avec un relevé selon les 3 cercles concentriques en fonction du diamètre des arbres (**Figure 2.2**). Ce changement de protocole majeur a entrainé une très forte diminution du nombre d'arbres morts relevés entre les campagnes 2008 et 2009.

A partir de 2008, une variable intitulée « *datemort* » a été mise en place par l'IGN. Il s'agit d'une estimation de la date de mort présumée de l'arbre en deux classes : depuis moins de 5 ans ou depuis plus de 5 ans. Avant 2008, les arbres morts étaient recensés « *quelle que soit la date estimée de la mort de l'arbre sur pied* ».

2.2.2 Mise en forme et exploration des données de l'inventaire forestier

2.2.2.1 Préparation et harmonisation des données

Avant de calculer des statistiques ou de réaliser des modèles de mortalité plus élaborés à partir des données de l'inventaire forestier, plusieurs étapes de préparation des données ont été nécessaires.

2.2.2.1.1 Harmonisation relative aux changements de méthodes d'échantillonnage

Les données de l'ancienne méthode, collectées de 1960 à 2004, sont basées sur un échantillonnage par département, sans couverture annuelle de tout le territoire. Il est très difficile de réaliser une analyse spatiale avec ce type de données car la couverture de tous les départements français nécessite en moyenne 12 ans de mesures (Hervé et al. 2014). Sur de telles périodes, en contexte de changement climatique, les données de température et de précipitation ne sont pas homogènes. Par ailleurs, les arbres morts n'étaient pas recensés de façon quantitative dans l'ancienne méthode d'inventaire. La seule façon de déterminer l'intensité de la mortalité, du prélèvement et du recrutement dans ces données serait via une comparaison de deux cycles successifs d'inventaire, avec une faible exactitude. Pour ces différentes raisons, nous n'avons pas utilisé les données de l'inventaire forestier « ancienne méthode » dans le cadre de la thèse.

2.2.2.1.2 Harmonisation relative au protocole de levé des arbres morts

Concernant les données d'inventaire recensées selon la « nouvelle méthode », comme expliqué dans la partie précédente, plusieurs ajustements du protocole ont été réalisés depuis la première campagne de 2005. Concernant la prise en compte de la mortalité, les changements majeurs sont la définition de l'arbre mort, qui a changé en 2007, ainsi que la surface de recensement des arbres morts, qui a changé à partir de la campagne 2009. Pour ces raisons, nous avons choisi d'écarter de l'analyse les années 2005 à 2008.

2.2.2.1.3 L'indice de pondération surfacique

D'après la documentation de l'inventaire forestier de l'IGN, un poids à l'hectare est attribué à chaque arbre mesuré afin de pondérer les valeurs calculées sur trois cercles concentriques de surfaces différentes. La description du calcul de ce coefficient (w) est la suivante :

« W prend en compte dans son calcul :
- la surface du dispositif de sélection de l'arbre ;
- la proximité à la limite (rectification de la probabilité de tirage des arbres en bordure) »
Source : Documentation DB Arbres, IGN, 2019.

Pour attribuer un poids à l'hectare en fonction de la surface des cercles concentriques, il faut calculer le rapport entre une surface d'un hectare et les surfaces des cercles concentriques de 6, 9 et 15 mètres (**Table 2.1**).

	Rayon cercle de relevé (m)	Surface cercle de relevé (m²)	Indice de pondération à un ha
PB	6	113	88,42
BM	9	254	39,30
GB et TGB	15	707	14,15

Table 2.1 : Indices de pondération surfacique permettant d'attribuer un poids à l'hectare aux arbres mesurés sur les trois cercles concentriques, calculés d'après la documentation IFN.

Cependant, outre la pondération surfacique liée au recensement des arbres sur des cercles concentriques, l'indice de pondération *w* contient d'autres informations. Afin de prendre en compte la proximité de limites, le coefficient de pondération *w* a été modifié selon des critères mathématiques internes non explicités dans la notice de la base de données. Des erreurs peuvent avoir été faites dans la méthode de calcul du coefficient w avec prise en compte des lisières avant 2010 (JC Hervé, communication personnelle en amont de la thèse). Ainsi, certaines valeurs très élevées de *w* (supérieures à 4000) sont présentes dans la base pour les campagnes 2006, 2007 et 2008, entrainant un biais dans le calcul des variables dendrométriques usuelles à l'échelle de la placette (surface terrière, densité à l'hectare…).

Par ailleurs, jusqu'en 2009, le coefficient w était utilisé pour prendre en compte des arbres dits « simplifiés », y compris pour les petits arbres morts. Des arbres partageant les mêmes caractéristiques étaient relevés une fois, et la valeur du coefficient w était modifiée manuellement pour rendre compte du nombre d'arbres simplifiés. Si ce procédé ne pose pas de problème pour l'estimation des volumes de bois en forêt, cela empêche de réaliser des modèles de mortalité à l'échelle de l'arbre. En effet, avec cette méthode, il est impossible de connaitre le nombre précis de tiges individuelles mortes sur pied pour les arbres simplifiés.

Pour ces différentes raisons, les placettes pour lesquelles des coefficients de pondération surfaciques anormaux ont été identifiés ont été écartées. Le critère retenu était d'écarter toute placette contenant un arbre dont le coefficient de pondération était plus de $1.25\ \times$ supérieur au coefficient strictement lié à la surface des cercles (**Table 2.1**, seuil choisi en concertation avec JC Hervé de l'IGN en amont de la thèse). Le nombre de placettes pour la période 2009-2015 après cette opération est de 37.433, correspondant à 505.256 arbres dont 34.609 morts (**Table 2.2** et **Figure 2.3**)

	Placettes	Arbres vivants	Arbres morts (tous types)	Total arbres
Jeu de données brut	41.692	516.366	37.767	554.133
Après correction	37.433	470.647	34.609	505.256

Table 2.2 : nombre de placettes et d'arbres (vivants et morts) sur la période 2009-2015 sur le jeu de données brut de l'inventaire forestier avant et après correction liée au biais du coefficient de pondération surfacique (w).

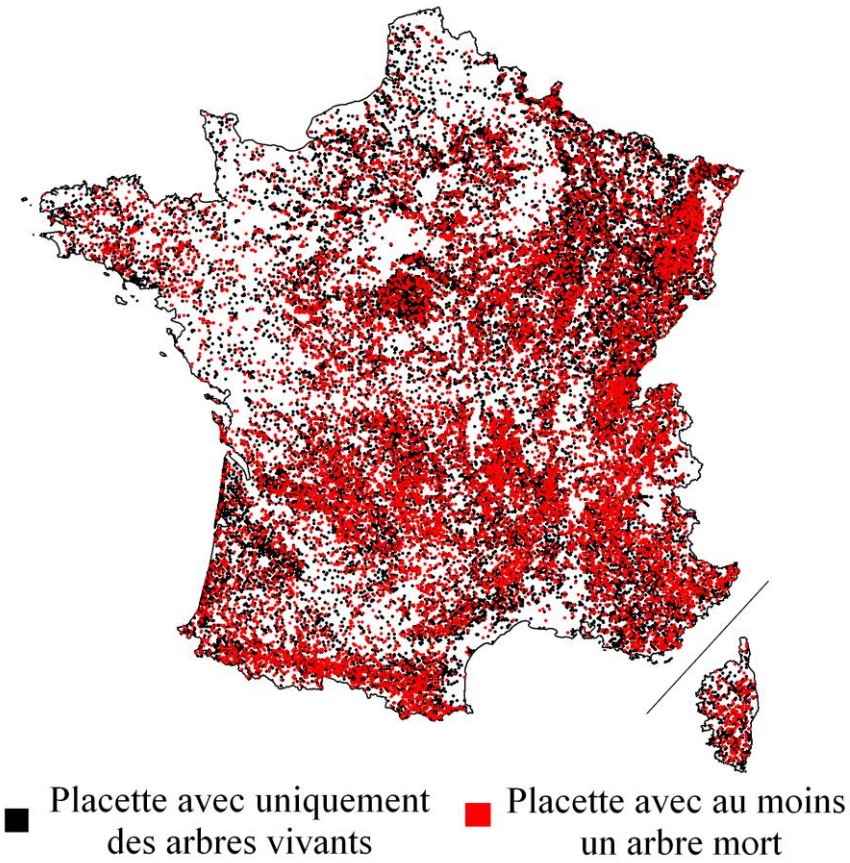


Figure 2.3 : Localisation des placettes avec uniquement des arbres vivants (n = 23.325) et des placettes avec au moins un arbre mort (n = 14.108) sur la période 2009 – 2015, après correction liée au biais du coefficient de pondération surfacique.

2.2.2.2 Focus sur la mortalité à partir des données d'inventaire forestier

Dans cette section, nous décrirons la mortalité des arbres en termes de causes, essences, et temporalité à partir de l'analyse des données de placettes de l'IGN présentées dans la section précédente. Dans toute cette section, les valeurs calculées sont des proportions de surface terrière rapportées à l'hectare, afin de prendre en compte le relevé des arbres en cercles concentriques.

2.2.2.2.1 Mortalité observée par année

De 2009 à 2015, le taux de mortalité toutes essences confondues est resté stable, avec une moyenne de 5% d'arbres morts (min = 4,5% en 2015 ; max = 5,8% en 2009). Les arbres morts relevés sont principalement des arbres morts sur pieds, avec un taux moyen de mortalité

de 3%, les arbres cassés (chandelles) et morts au sol (chablis) affichant respectivement des taux de 1,3% et 0,5%.

	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	Total
Vivant	94,2%	94,5%	95,1%	95,0%	95,0%	95,2%	95,5%	95,0%
Morts sur pied	3,3%	3,3%	3,1%	3,3%	3,3%	3,2%	3,0%	3,2%
Chandelles	1,7%	1,4%	1,3%	1,3%	1,3%	1,2%	1,1%	1,3%
Chablis	0,8%	0,7%	0,6%	0,4%	0,4%	0,4%	0,3%	0,5%

Table 2.3 : Taux d'arbres morts sur pied, chandelles et chablis de 2009 à 2015 exprimés en pourcentage de surface terrière à l'hectare.

2.2.2.2.2 Mortalité observée par espèce

Environ 50% de la quantité totale de bois mort (sur pied, cassé ou au sol) observé sur les placettes de l'inventaire appartient à 5 espèces (*Castanea sativa*, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Picea abies* et *Quercus petraea),* et environ 90% à 20 espèces (**Table 2.4**). Pour certaines espèces, des déséquilibres importants entre les différents types de mortalité sont visibles. Ainsi, quatre espèces plutôt associées aux zones de montagne (*Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Abies alba* ou encore *Fagus sylvatica*) représentent 43% de la quantité totale de chandelles, contre 19% du bois mort sur pied et des chablis. On peut également mentionner *Pinus pinaster*, qui représente 26% des arbres chablis (3% et 4% du bois mort sur pied et des chandelles, respectivement) et *Castanea sativa*, qui représente 27% du bois mort sur pied (7% et 8% des chablis et chandelles, respectivement, **Table 2.4**).

Dans cette étude, on ne s'intéresse pas à la mortalité liée aux effets du vent. Dans la suite de l'analyse, la description sera limitée aux arbres morts sur pied.

	Proportion de tout le bois mort sur pied	Proportions de tous les chablis	Proportion de toutes les chandelles	Proportion de tout le bois mort
Castanea sativa	27,4%	7,1%	7,8%	20,3%
Pinus sylvestris	8,3%	5,9%	11,7%	9,0%
Quercus robur	9,5%	5,1%	3,4%	7,5%
Picea abies	5,2%	3,7%	10,7%	6,5%
Quercus petraea	7,0%	2,1%	3,2%	5,5%
Pinus pinaster	2,5%	26,4%	4,3%	5,4%
Abies alba	2,4%	3,1%	13,2%	5,3%
Quercus pubescens	5,9%	1,7%	1,8%	4,4%
Fagus sylvatica	2,8%	6,2%	7,5%	4,3%
Betula pendula	1,5%	3,1%	5,1%	2,6%
Robinia pseudoacacia	2,5%	3,1%	1,3%	2,2%
Salix caprea	1,6%	5,4%	1,7%	2,0%
Carpinus betulus	1,5%	2,9%	2,6%	1,9%
Populus tremula	1,3%	2,4%	3,2%	1,9%
Pinus uncinata	1,9%	1,6%	0,9%	1,6%
Fraxinus excelsior	1,5%	2,7%	1,4%	1,6%
Pseudotsuga menziesii	1,7%	1,4%	1,1%	1,5%
Alnus glutinosa	0,8%	1,4%	2,8%	1,4%
Corylus avellana	1,3%	1,4%	1,4%	1,4%
Prunus avium	1,0%	1,2%	1,7%	1,2%
	87,7%	87,9%	86,8%	87,5%

Table 2.4 : Proportion de surface terrière totale du bois mort sur pied, des chablis, des chandelles et de la somme de ces trois catégories d'arbres morts par espèce. Ces valeurs sont calculées à partir des placettes IGN collectées entre 2009 et 2015 après préparation et harmonisation des données (n = 37.433). Les 20 espèces sont classées par ordre décroissant de proportion totale de bois morts qu'elles représentent.

2.2.2.3 Focus sur la mortalité de fond

Nous avons vu que plusieurs étapes d'harmonisation et de préparation des données étaient nécessaires afin de pouvoir travailler de façon non biaisée sur les questions de mortalité. Nous avons également vu que les arbres morts représentaient en moyenne 5% de la quantité totale d'arbres en termes de proportion de surface terrière (arbres morts sur pied : 3.2 % ; chandelles = 1.3% ; chablis = 0.5%), avec de fortes variations selon les espèces. Ici, nous nous

intéressons à la catégorie des arbres morts sur pieds identifiée précédemment. Au sein de cette catégorie, il est nécessaire d'effectuer une sélection supplémentaire de placettes et d'individus afin d'éliminer les arbres morts des suites de perturbations.

Les placettes où des perturbations sur la végétation sont visibles font l'objet d'une mention dans la base de données. Ainsi, il est possible d'identifier les placettes parcourues par un incendie récent, ayant fait l'objet d'une coupe rase, ou toute autre source de perturbation (inondation, éboulement, avalanche…). Il existe également d'autres commentaires dans la base de données permettant d'identifier les perturbations liées à la structure du sol (trou d'obus, extraction, mardelle…) ou au couvert du sol (Passage de réseau électrique, infrastructures routières ou ferroviaires…).

Afin d'éliminer le risque de prise en compte de mortalité liée à ce type de perturbations, les placettes présentant ces caractéristiques ont été écartées des données utilisées pour la suite de l'analyse (**Table 2.5**).

Les placettes où la surface boisée est inférieure à 50 ares (dits « bosquets ») ont également été identifiées. Comme la proximité de lisières modifie la quantité de lumière reçue par le peuplement, augmente la sensibilité au vent, et implique des conditions de croissance très différentes d'une forêt fermée (Harper et al. 2005), ces placettes ont également été écartées de l'analyse.

Type de perturbation identifié	Placettes concernées	Proportion des vivants concernés	Proportion des morts sur pied concernés
Incendie	119	0,2%	0,6%
Tempête	434	0,8%	0,7%
« *Autres perturbations* » dont inondations	434	1,1%	1,5%
Perturbation liée à la structure du sol	351	0,8%	0,8%
Emprises d'infrastructures	631	0,9%	0,8%
Bosquet (surface < 50 ares)	391	0,6%	0,8%
Coupes rases totales ou partielles	1794	2,5%	1,3%
Total supprimé	2818	6,5%	6,2%

Table 2.5 : Table détaillant les différentes modalités de sélection des données établies d'après les indications de terrain de la base de données de l'inventaire forestier. Le nombre de placettes supprimé à chaque étape est indiqué, de même que la proportion des arbres vivants et des arbres morts sur pied correspondante. La catégorie « autre perturbation » est définie telle quelle dans le protocole de l'IGN et comprend au moins les placettes concernées par des inondations. Par précaution, nous avons exclu toutes les placettes avec une mention « *autre perturbation* » de l'analyse.

Après ces différentes étapes de tri, il est possible d'estimer le taux de mortalité de fond des principales espèces de la forêt française (**Table 2.6**). Certaines espèces présentent de forts déséquilibres entre leur représentativité dans la forêt française et leurs taux de mortalité. C'est notamment le cas de *Castanea sativa* (6.0% du bois vivant sur pied ; 18.0% du bois mort sur pied), ou de *Robinia pseudoacacia* (1.1% du bois vivant sur pied ; 9.3% du bois mort sur pied). Certaines espèces très fréquentes présentent des déséquilibres dans le sens inverse. C'est le cas de *Fagus sylvatica* (10.3% du bois vivant sur pied ; 1.6% du bois mort sur pied) ou de *Carpinus betulus* (5.7% du bois vivant sur pied ; 1.3% du bois mort sur pied). L'interpolation par krigeage ordinaire des taux de mortalité par placette toutes essences confondues après harmonisation et préparation des données afin d'éliminer les causes de mortalité catastrophique permet d'obtenir une carte de la mortalité de fond sur la France entière (**Figure 2.4**). De très fortes variations spatiales sont visibles, avec des taux de mortalité maximaux obtenus dans la moitié sud de la France et des minimaux dans le quart nord-est.

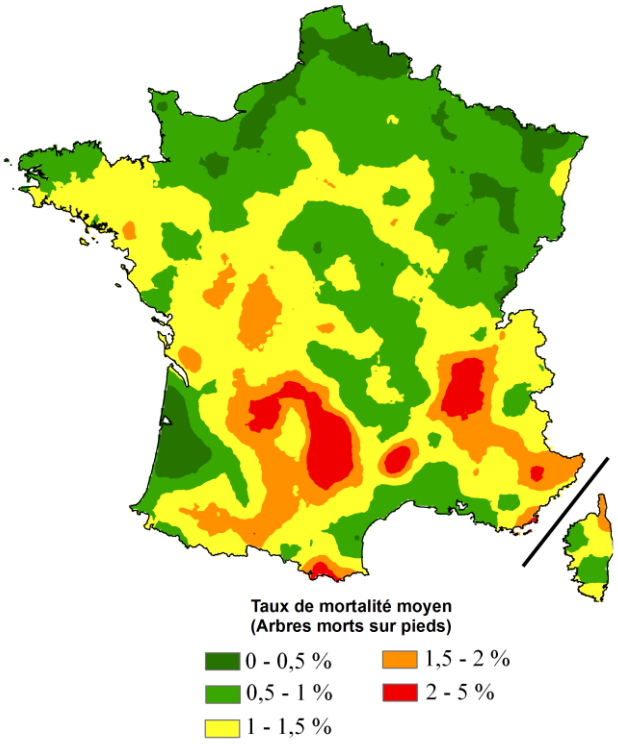


Figure 2.4 : Taux de mortalité toutes essences confondues sur le territoire de France métropolitaine. Le taux de mortalité exprimé correspond au taux d'arbres morts sur pieds moyen par placette relevés sur le terrain entre 2009 et 2015, après les étapes de tri présentées dans cette section.

Feuillus

	Proportion du bois sur pied total	Taux de mortalité sur pied
Quercus robur	10.9%	5.1%
Quercus petraea	10.8%	4.4%
Fagus sylvatica	10.3%	1.6%
Castanea sativa	6.0%	17.8%
Carpinus betulus	5.7%	1.3%
Quercus pubescens	5.0%	5.3%
Fraxinus excelsior	3.6%	2.0%
Betula pendula	2.0%	2.7%
Quercus ilex	1.9%	2.3%
Robinia pseudoacacia	1.1%	9.3%
Alnus glutinosa	1.1%	2.9%
Acer pseudoplatanus	1.0%	1.1%
Populus tremula	1.0%	5.8%

Résineux

	Proportion du bois sur pied total	Taux de mortalité sur pied
Abies alba	6.4%	2.1%
Pinus sylvestris	6.3%	5.5%
Picea abies	6.2%	4.1%
Pinus pinaster	4.1%	2.3%
Pseudotsuga menziesii	3.1%	3.0%
Pinus nigra	1.2%	1.5%
Pinus nigricans	1.0%	1.2%
Larix decidua	1.0%	2.9%

Table 2.6 : Proportion du bois sur pied total (par rapport à toutes les espèces, en termes de proportion de surface terrière) représentée par l'espèce, et taux de mortalité sur pied calculé après l'ensemble des étapes d'harmonisation et de préparation des données présentées dans cette section.

2.3 Approche par modélisation statistique

2.3.1 Méthodologie statistique

2.3.1.1 Choix du modèle statistique

L'objectif est d'expliquer le statut (mort sur pied ou vivant) d'un arbre non soumis à des perturbations exceptionnelles à l'aide de variables décrivant le statut de l'arbre, les caractéristiques du peuplement, l'intensité de gestion, ainsi que les conditions environnementales. Le but est d'identifier les variables les plus pertinentes, d'évaluer leur effet et leur importance pour expliquer la mortalité de fond. Un focus particulier sera fait sur les variables liées au changement de climat, dans le but d'évaluer si, quand toutes les variables non-climatiques sont prises en compte, il existe une surmortalité induite par les changements de température ou de précipitations récents.

La régression logistique, cas particulier du modèle linéaire généralisé (Generalized Linear Model, GLM), est utilisée pour modéliser des variables dépendantes binaires (Cox 1958). Cette méthode a été utilisée dans les premières études de modélisation de mortalité à l'échelle de l'arbre en Europe (Monserud 1976), et est toujours largement utilisée dans ce cadre (voir Hülsmann et al. (2017) pour une comparaison d'un panel de 12 études portant sur la modélisation de la mortalité à l'échelle de l'arbre en Europe, réalisées entre 1997 et 2013). En raison de la nature des observations de mortalité dans la base de données de l'IGN (variable dichotomique, binaire dépendante), de la quantité importante de littérature forestière utilisant cette technique, du risque important de surajustement avec les modèles de types Generalized Additive Model (GAM), qui sont l'autre type de modèles parfois utilisés pour ce type de travaux, nous avons choisi de travailler dans la suite de l'étude avec des GLM.

Soit Y une variable à valeurs dans [0,1], à expliquer par n variables explicatives $X = (1, X_1, \dots, X_n)$, avec Y qui suit une loi de Bernoulli de paramètre p.

Le modèle logistique s'écrit :

$$logit\, p(y=1) = \log\left(\frac{p(y=1)}{1-p(y=1)}\right) = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \cdots + \beta_n x_n$$

Ce qui implique :

$$p(y=1) = \frac{e^{\beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \cdots + \beta_n x_n}}{1 + e^{\beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \cdots + \beta_n x_n}}$$

2.3.1.2 Sélection des variables explicatives

Dans les chapitres 3 et 4, la construction des modèles est faite selon une procédure ascendante basée sur la réduction de déviance résiduelle apportée par chaque variable (Hosmer Jr et al. 2013). Cette technique est couramment utilisée en écologie forestière, notamment dans le cadre de modèles de distribution (Coudun et al. 2006, Piedallu and Gégout 2007, Kuhn et al. 2016, Piedallu et al. 2016). Le principe repose sur la construction d'un modèle variable par variable à partir d'une liste extensive de variables candidates définies préalablement. Nous avons choisi de considérer des variables représentant le stade de développement de l'arbre, les caractéristiques du peuplement, les conditions édaphiques, les conditions climatiques moyennes et l'intensité du changement climatique. (Les variables candidates sont décrites en détail dans les chapitres 3 et 4). Le modèle est construit étape par étape à partir d'un modèle nul, ne comprenant aucune variable. La variable entrainant la plus forte diminution de déviance et significative (Likelihood Ratio Test (LRT), $p < 0.05$) parmi les variables candidates est sélectionnée et intégrée au modèle. A chaque étape, la variable choisie est supprimée des variables candidates, ainsi que toutes les variables ayant un coefficient de corrélation de Pearson supérieur à 0.75 à celle-ci. La boucle est ainsi relancée jusqu'à ce que plus aucune variable n'entraine de réduction significative de déviance. Cette routine a été intégralement automatisée, permettant de réaliser un grand nombre de modèles et de tester un grand nombre de variables. Un module permettant d'autoriser ou non les courbes bimodales (Ter Braak and Looman 1986) pour certaines variables a été implémenté dans le script. Des détails supplémentaires sur la procédure relative aux courbes bimodales sont données dans les chapitres 3 et 4. Dans le cadre du chapitre 5, les modèles ont été réalisés à partir d'une liste préfixée de variables, établie à partir des résultats des chapitres 3 et 4.

2.3.2 Exploitation des résultats

2.3.2.1 Évaluation de la qualité des modèles

L'indicateur le plus couramment utilisé pour évaluer la qualité de l'ajustement d'une régression logistique est la valeur d'aire sous la courbe [Area Under the Curve ; AUC ; Fielding and Bell (1997)]. La valeur de l'AUC varie entre 0.5, correspondant à un modèle ne

prédisant pas mieux la variable modélisée qu'une classification aléatoire, et 1, correspondant à un modèle différenciant de façon parfaite les individus morts des individus vivants. Cependant, l'AUC présente l'inconvénient de dépendre de l'emprise géographique des points utilisés pour la modélisation ainsi que du nombre de variables utilisées dans les modèles (Lobo et al. 2008). Ainsi, nous avons également évalué la qualité des modèles avec la valeur de True Skill Statistics (TSS), qui est un indicateur de qualité indépendant du taux de prévalence de la variable modélisée, et qui ne dépend pas de la variabilité spatiale de la répartition des absence prédites par le modèle (Allouche et al. 2006). La valeur de TSS varie entre -1, correspondant à un modèle ne prédisant pas mieux la variable modélisée qu'une classification aléatoire, et 1, indiquant un accord parfait entre les prédictions du modèle et les données brutes. Ces indicateurs statistiques ont été utilisés dans l'ensemble des chapitres de résultats de la thèse.

2.3.2.2 Définition de l'importance relative des variables dans les modèles

Afin d'évaluer l'importance relative des variables dans les modèles, nous avons calculé, au cours des différentes sous parties de la thèse, la contribution de chaque variable dans les modèles grâce à leurs valeurs de « drop contribution ». La valeur de « drop contribution » d'une variable est la différence de déviance expliquée entre un modèle avec l'ensemble des variables sélectionnée et un modèle pour lequel cette variable a été enlevée (Lehmann et al. 2002) :

$$DropContribution_{vi} = DévianceRésiduelle_{sans_vi} - DévianceRésiduelle_{\text{avec_vi}}$$

$$vi = variable\ i\ dans\ le\ modèle$$

Ensuite, afin de rapporter cette valeur à un pourcentage d'importance relative des variables dans le modèle, nous avons calculé, pour chaque variable, le ratio de sa valeur individuelle de « drop contribution » sur la somme des valeurs de « drop contribution » de toutes les variables du modèle :

$$ImportanceRelative = \frac{DropContribution_{vi}}{\sum_{j=1}^{n} DropContribution_{vj}}$$

$$n = Nombre\ de\ variables\ dans\ le\ modèle$$

2.3.2.3 Définition de la notion de surmortalité climatique

Dans les différentes parties de la thèse, nous avons quantifié l'impact des effets du changement climatique sur les taux de mortalité de fond des espèces en calculant une valeur de surmortalité climatique, exprimée en %/5 ans. Cette valeur est la différence entre la probabilité de mortalité prédite à partir du modèle multivarié complet, et la probabilité de mortalité prédite à partir du même modèle lorsque les coefficients des variables liées au changement de température ou de précipitation sont fixés manuellement à 0. Afin de gommer les différences liées aux peuplements ou aux placettes, et d'évaluer l'importance des effets liés au changement climatique uniquement, toutes les variables non-liées aux changements de température et de précipitations ont été fixées à leur valeur moyenne pour tous les arbres d'une même espèce (Muller and MacLehose 2014). La valeur obtenue est exprimée en % de surmortalité sur 5 ans car la donnée brute relevée sur le terrain et à partir de laquelle les modèles sont construits est l'observation d'arbres morts dans les 5 ans précédant le relevé. Cette valeur correspond au changement de probabilité de mortalité lorsque les effets du changement climatique sont pris en compte dans les modèles. Ainsi, pour une espèce présentant un taux de mortalité de $2\% / 5\ ans$ du fait des caractéristiques de l'arbre, du peuplement, et de la station, une surmortalité due au changement de climat de $+0.5\% / 5\ ans$ indique que le taux de mortalité passera de $2\% / 5\ ans$ à $2.5\% / 5\ ans$. Des valeurs négatives de surmortalité peuvent également être obtenues si le changement de climat diminue le risque de mortalité. Les valeurs de surmortalité climatique sont utilisées dans les chapitres 3, 4 et 5 afin de (i) comparer l'intensité des effets du changement climatique sur les taux de mortalité des différentes espèces, (ii) spatialiser les modèles de mortalité par espèce afin de produire des cartes de vulnérabilité au changement climatique et (iii) comparer la sensibilité au changement climatique des arbres, pour une même espèce, selon leur statut social et leur stade de développement.

2.4 Prise en compte du changement climatique

2.4.1 A quelle composante du changement climatique s'intéresse-t-on ?

La notion de changement climatique est un terme général recouvrant une grande variété de paramètres climatique pouvant influencer la mortalité des essences forestières, dont la fréquence et l'intensité des sécheresses (Allen et al. 2010, Dai 2011) les vagues de chaleur

(Teskey et al. 2015), les vagues de froid (Vanoni et al. 2016), ou encore les tempêtes (Dale et al. 2001b).

Dans cette étude, l'impact du changement climatique sur les évènements extrêmes (tempête, avalanches, feu de forêt…) ne sera pas étudié. Nous nous focaliserons sur l'impact du changement climatique de long terme sur la mortalité de fond, à travers une approche spatiale. En effet, même si des études de suivi temporel ont réussi à mettre en évidence des corrélations entre des augmentations de taux mortalité et des augmentations de température, les incertitudes sont grandes et le rôle du changement climatique dans ces augmentations reste sujet à caution. En Europe, il existe peu de données permettant de suivre l'évolution des taux de mortalité à l'échelle de l'arbre sur de longues périodes. Les études existantes sont principalement statiques, dressant des corrélations entre le taux de mortalité à un instant t et les conditions climatiques moyennes. D'autres études sont quant à elles basées sur le suivi des taux de défoliation dans le temps. Les principales questions de recherche qui découlent de ces observations, telles que définies dans l'introduction du manuscrit, sont les suivantes :

- Observe-t-on plus de mortalité de fond là où les conditions climatiques ont le plus changé ?
- Détecte-t-on des variations entre espèces ?
- Quel est l'importance du changement climatique pour expliquer la mortalité par rapport aux effets de la compétition ou des conditions environnementales ?
- L'effet du changement de climat sur la mortalité de fond est-il plus fort quand les espèces sont situées proche de la marge chaude de leur aire de distribution ou est-il directement lié à l'intensité des changements ?
- Y-a-t-il des différences quant à l'impact du changement climatique sur la mortalité de fond lorsque l'on considère tous les arbres ensembles ou lorsque l'on sépare les petits, les gros, les dominants, les dominés ?

L'objet de cette section est d'identifier les paramètres de climat moyen et de changement de climat les plus pertinents afin de répondre à ces questions.

2.4.2 Tour d'horizon des données et modèles climatiques existants

L'objectif est de caractériser à la fois le climat moyen, mais surtout l'évolution récente du climat en un lieu donné. Cette section présente les différentes sources de données disponibles pour caractériser ces paramètres à l'échelle de la France.

Les principaux modèles climatiques disponibles à l'échelle de la France sont les modèles SAFRAN (Système d'Analyse Fournissant des Renseignements Adaptés à la Nivologie) (Durand et al. 1993) et Aurelhy (Canellas et al. 2014), tous deux produits par Météo France, et le modèle DIGITALIS développé par AgroParisTech (Piedallu 2012, Kuhn 2016). Les séries homogénéisées de température et de précipitations de Météo France sont également disponibles (Gibelin et al. 2014).

2.4.2.1 Modèles numériques spatialisés

2.4.2.1.1 SAFRAN

Le modèle SAFRAN produit des données de températures, précipitations, vent, humidité et nébulosité à un pas de temps horaire, avec des données remontant à 1958 (Durand et al. 1993). Ce modèle est basé sur une modélisation à l'échelle de la France, divisée en 615 « zones élémentaires d'analyse » généralement de moins de 1000 km², définies à dire d'expert à l'échelle des départements administratifs français. Une maille de $8 \times 8\,km$ ($64\,km^2$) est utilisée pour spatialiser les différentes variables climatiques. Un des freins à l'utilisation du modèle SAFRAN dans le cadre de notre étude est l'absence de prise en compte de la topographie locale dans les modèles, qui influence fortement la distribution des espèces et le fonctionnement des écosystèmes forestiers (Austin and Van Niel 2011). De fortes variations d'altitude dans un pixel de 64 km² peuvent engendrer d'importants changements de températures. Une autre limite est la modélisation par « zones élémentaires d'analyse », qui peut engendrer une certaine hétérogénéité de la donnée entre des zones élémentaires différentes (Lemaire and Pigeon 2014). Enfin, le réseau de mesures utilisé dans le modèles Safran a fortement évolué depuis 1958, rendant son utilisation délicate pour la caractérisation du changement climatique [B. Dubuisson, Météo France, communication personnelle, 13/03/2017et Vidal et al. (2010)].

2.4.2.1.2 Aurelhy

Le modèle Aurelhy, développé par Météo-France, fournit des normales climatiques par périodes (1951 – 1980, 1961 – 1990, 1971 – 2000, 1981 – 2010) à une résolution de 1 km² (Benichou and Le Breton 1986, Canellas et al. 2014). L'un des principaux avantages du modèle Aurelhy est l'utilisation d'un très grand nombre de postes météo (entre 3328 et 3618 pour les précipitations et entre 1308 et 1740 selon les périodes pour les températures,

respectivement (Canellas et al. 2014). La prise en compte de la topographie dans les modèles est également un avantage au vu de l'importance de ce paramètre pour la végétation forestière. Les principales limites sont les plages temporelles en moyennes trentenaires, qui ne permettent pas la prise en compte de périodes plus réduites, ainsi que le changement des postes de référence au cours du temps, qui ne permet pas de suivre l'évolution du climat.

2.4.2.1.3 Digitalis

Le modèle Digitalis a été conçu dans le but de réaliser des modèles prenant plus finement en compte la topographie locale, tout en gardant une certaine flexibilité pour appréhender les variations temporelles (Piedallu et al. 2014). Contrairement aux modèles Safran et Aurelhy, les données de températures et de précipitations sont modélisées principalement à partir des séries de données homogénéisées fournies par Météo France (Gibelin et al. 2014), complétées par des données brutes de postes météo lorsque les séries ne couvraient pas l'ensemble de la période 1961 - 2018. Le principe de Digitalis repose sur des modèles statistiques élaborés à partir de nombreuses variables prenant en compte de façon très fine la topographie (altitude, exposition, rayonnement), la distance aux masses océaniques et l'occupation du sol. Les données sont disponibles à une résolution de 50 m pour des normales de 25 ou 30 ans et de 1km² pour les séries temporelles au pas de temps mensuel. 237 séries homogénéisées ont été utilisées pour la température et 1119 pour les précipitations. Les méthodes de modélisation utilisées pour la conception de Digitalis sont inspirées de celle développées par Ninyerola et al. (2000) et sont décrites en détail dans les travaux de Bertrand et al. (2011), Piedallu (2012) et Kuhn (2016). L'un des avantages de Digitalis par rapport à Aurelhy est de prendre en compte l'effet du couvert forestier, de prendre finement en compte différents paramètres topographiques, d'être basé sur les séries de données homogénéisées de Météo France, et d'être disponible au pas de temps mensuel sur l'ensemble de la période 1961 – 2018. A large échelle, les différences entre Aurelhy et Digitalis concernant la modélisation des paramètres climatiques de base (températures, précipitations) restent faibles (**Figure 2.5**).

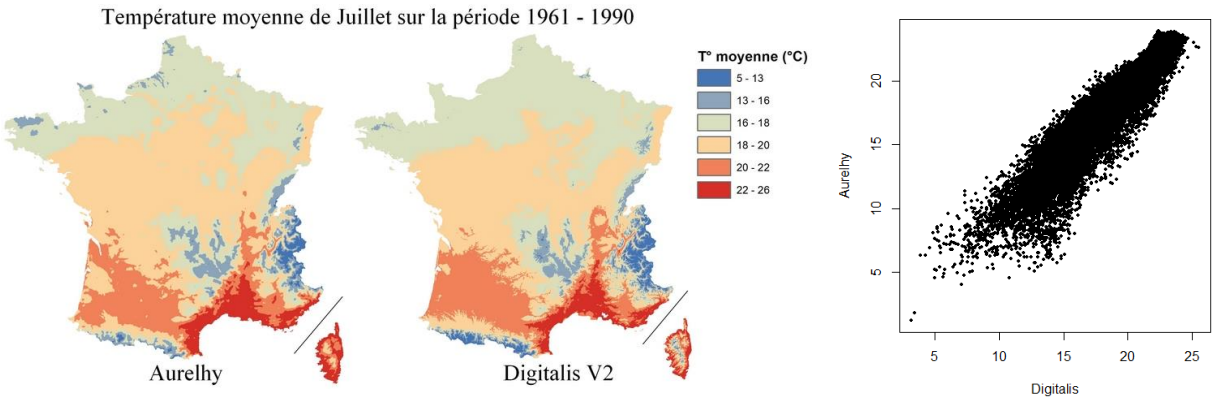


Figure 2.5 : température moyenne de juillet sur la période 1961 – 1990 d'après le modèle Aurelhy (Météo-France) et le modèle Digitalis (AgroParisTech). Corrélation entre les valeurs modélisées d'après une grille de résolution 1 km². $R^2 = 0.90$

Au vu des différents avantages et inconvénients de ces différentes données climatiques, nous avons choisi de travailler à partir des données Digitalis pour caractériser le climat de référence dans les modèles de mortalité. En revanche, du fait de l'incertitude engendrée par l'élaboration des modèles, qui peut se cumuler lorsque différentes périodes sont impliquées dans le calcul, nous n'avons retenu aucun d'entre eux pour calculer les évolutions de pluies et de températures.

2.4.2.2 Séries homogénéisées de Météo-France

Afin de cartographier les effets du changement climatique sur plusieurs décennies, Météo France préconise l'usage des séries homogénéisées (Gibelin et al. 2014) par rapport à des calculs de différences de normales climatiques à partir des modèles SAFRAN ou Aurelhy (B. Dubuisson, Météo France, communication personnelle, 13/03/2017). Les séries brutes, directement issues des postes météo, ne sont pas utilisables sans traitement pour évaluer l'évolution du climat. En effet, de nombreux changements des conditions de mesure ont lieu au cours du temps (déplacements de stations, remplacements de capteurs, modifications de l'environnement direct de la station…), générant des biais qui peuvent être de même ordre de grandeur que le changement climatique (**Figure 2.6**). Pour pallier à ce problème, des séries homogénéisées ont été produites par Météo France. L'homogénéisation est un traitement

statistique qui consiste en la détection et le traitement des erreurs dans les séries brutes, afin de produire des séries de référence permettant de quantifier le changement climatique de façon non biaisée. Elle permet également de compléter des séries incomplètes (défaillance technique par exemple). La méthode utilisée par Météo France pour l'homogénéisation est la méthode HOMER (Mestre et al. 2013). Les principales étapes d'homogénéisation sont la constitution de séries climatologiques couvrant l'ensemble de la période (notamment par utilisation de données de postes voisins aux caractéristiques semblables), la détection des ruptures par comparaison aux séries voisines et par analyse des métadonnées pouvant donner des indications sur des changements des conditions de mesures, et enfin la correction des ruptures identifiées.

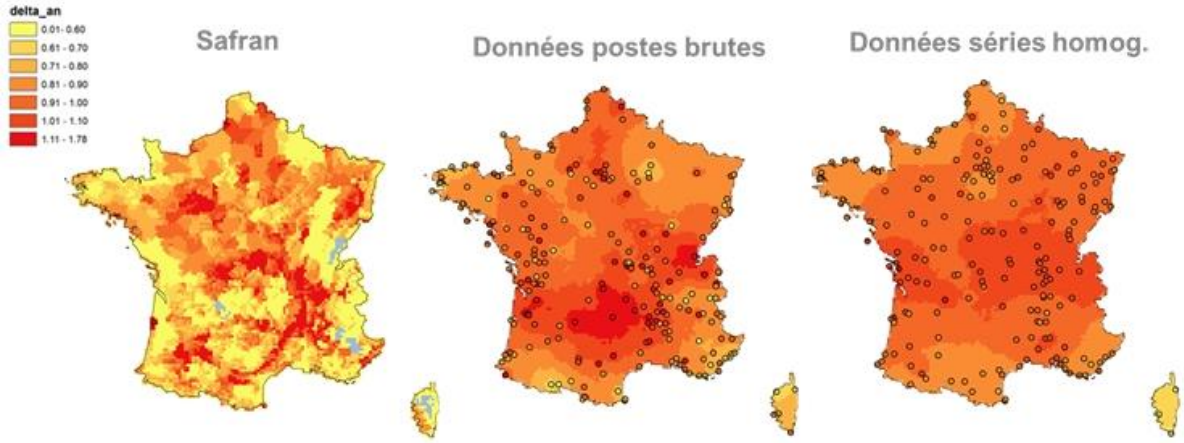


Figure 2.6 : Evolution des températures moyennes annuelles entre 1961 – 1987 et 1988 – 2000 calculées d'après le modèle Safran, les données de postes brutes et les données de séries homogénéisées (Cartes réalisées par Christian Piedallu).

2.4.3 Calcul d'anomalies climatiques spatialisées à partir des séries homogénéisées

2.4.3.1 Choix de périodes temporelles pour caractériser le climat historique et le climat contemporain

Une des méthodes couramment utilisée en écologie pour évaluer l'impact du changement climatique sur le fonctionnement des écosystèmes est de considérer l'anomalie climatique entre une période de référence (1951 – 1980,1961 – 1990, ou 1961 – 1985 pour les plus courantes) et une période contemporaine (Roubicek et al. 2010). Ici, nous détaillerons le

processus de choix des périodes de référence et contemporaines pour prendre en compte au mieux l'impact du changement climatique sur la mortalité des arbres en France.

2.4.3.1.1 Choix de la période de référence

Les séries homogénéisées de températures et de précipitations de Météo France permettent de suivre l'évolution des moyennes climatiques depuis 1961. L'année 1988 est souvent considérée comme une année charnière dans les tendances climatiques à l'échelle de la France (Richard et al. 2014, Kuhn 2016). L'étude de l'évolution saisonnière et annuelle des températures entre 1961 et 2015 laisse apparaitre un décrochage de la courbe des températures après 1987. Cette rupture est particulièrement visible au niveau des moyennes printanières, estivales et annuelles. Cette tendance est moins marquée pour les moyennes automnales et hivernales (**Figure 2.7**).

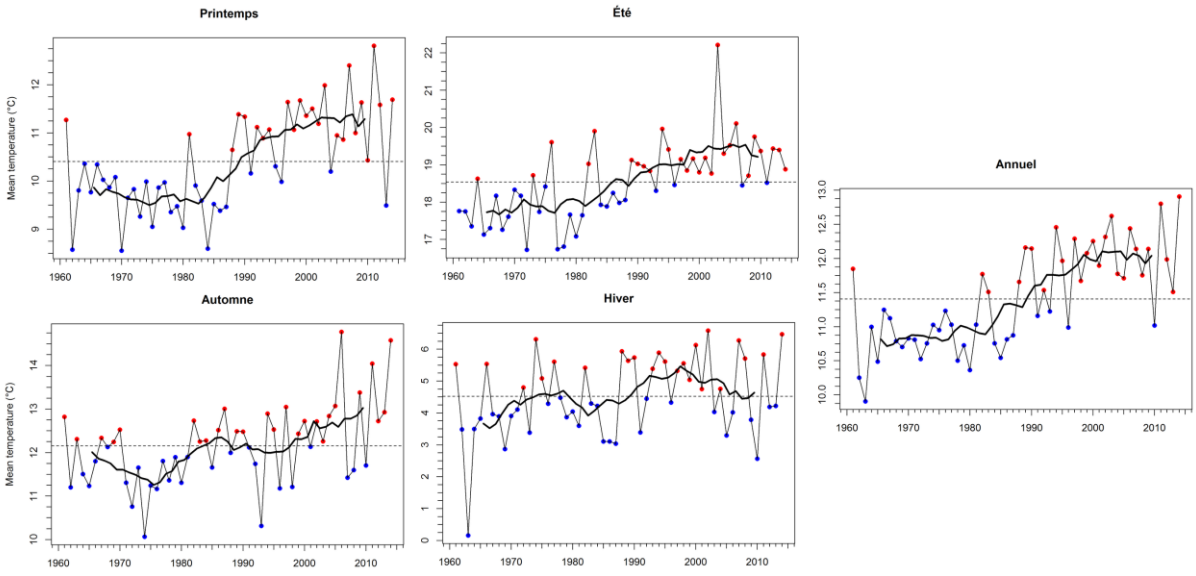


Figure 2.7 : Moyennes saisonnières et annuelles de températures moyennes calculées sur les 237 séries homogénéisées Météo France sur la période 1961 – 2015) en °C. La ligne en pointillée horizontale sur chaque graphe indique la valeur moyenne de température moyenne sur l'ensemble de la période. Les points représentent les valeurs moyennes annuelles (Rouge : année plus chaude que la moyenne 1961 – 2015, bleu : plus froide). La courbe noire épaisse représente la moyenne coulissante sur 10 ans des températures saisonnières ou annuelles.

Au niveau de l'évolution des précipitations saisonnières moyennes, la tendance est moins marquée que pour les températures. Les tendances sont globalement stables sur l'ensemble de la période 1961 – 2015 (**Figure 2.8**).

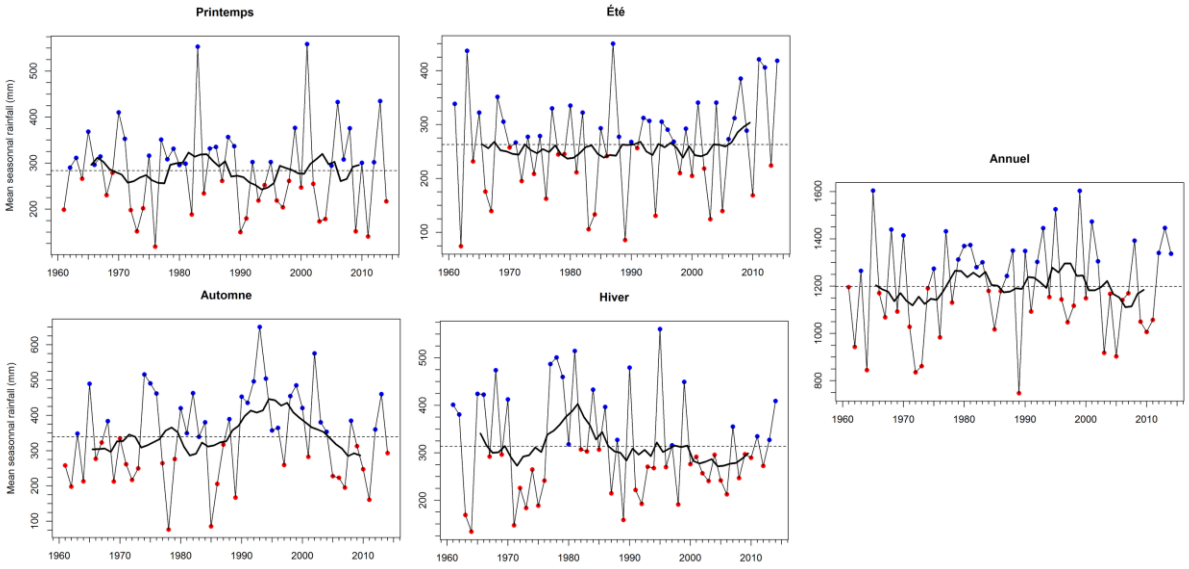


Figure 2.8: Moyennes saisonnières et annuelles des précipitations moyennes calculées sur les 1119 séries homogénéisées Météo France sur la période 1961 – 2015) en °C. La ligne en pointillée horizontale sur chaque graph indique la valeur moyenne de précipitations sur l'ensemble de la période. Les points représentent les valeurs moyennes annuelles (Bleu : précipitations annuelles au-dessus de la moyenne 1961 – 2015, rouge : en dessous). La courbe noire épaisse représente la moyenne coulissante sur 10 ans des précipitations saisonnières ou annuelles.

Au vu de ces tendances, nous avons défini la période de référence, caractérisant le climat historique, sur la période 1961 – 1987. Le choix de cette période s'effectue dans la continuité des travaux portant sur les effets du changement climatique sur le fonctionnement des écosystèmes réalisés à l'échelle de la France (Kuhn et al. 2016, Kuhn and Gégout 2019) ou d'autres régions d'Europe (Drkenda et al. 2018, Luomaranta et al. 2019).

2.4.3.1.2 Des périodes ajustées à la date de relevé de placettes pour décrire le climat contemporain

Pour la réalisation de modèles de niche écologique, il est recommandé de faire coïncider autant que possible la date de relevé des échantillons et la période climatique contemporaine

utilisée (Roubicek et al. 2010). Cette règle doit également s'appliquer à la réalisation de modèles de mortalité. Les effets du climat sur la mortalité peuvent jouer à des échelles temporelles très variées. La mort d'un arbre peut survenir plusieurs années après une perturbation climatique, après des répétitions d'évènements extrêmes, ou après plusieurs années de conditions climatiques défavorables. La mort d'un arbre dépend de la date à laquelle surviennent les évènements (Das et al. 2013, Neumann et al. 2017). Par ailleurs, la donnée disponible dans l'inventaire forestier est une indication de mortalité de tige dans les 5 ans précédant le relevé de placette. Pour ces différentes raisons, nous avons choisi de considérer des périodes climatiques couvrant plusieurs années de climat contemporain précédant la date de relevé de placette, via des anomalies climatiques couvrant des périodes de 15 ans (1990 – 2005 ; 1991 – 2006 ; … ; 2000 – 2015).

2.4.3.2 Spatialisation des anomalies calculées sur les stations Météo-France

Pour chaque série homogénéisée complète sur toute la période, les anomalies ont été calculées mensuellement entre la période de référence et la période contemporaine. Les relevés IGN utilisés dans l'étude étant collectés entre 2009 et 2015, les périodes contemporaines s'échelonnent entre 1994 - 2009 et 2000 - 2015. Ce travail a été réalisé pour les précipitations (RR), températures maximales (TX), température minimale (TN), température moyenne (TM, obtenue par moyenne de TX et TN, 200 séries) et nébulosité (NEB, 75 séries). Ces calculs ont été réalisés pour chaque mois, mais aussi pour les moyennes saisonnières (avec décembre, janvier, février ; mars, avril, mai ; juin, juillet, aout ; et septembre, octobre, novembre pour l'hiver, le printemps, l'été, et l'automne, respectivement), et des moyennes annuelles. La **figure 2.9** représente la localisation des séries de TM et de RR.

Afin d'avoir des valeurs disponibles sur l'ensemble du territoire de France métropolitaine, ces valeurs d'anomalies ont été interpolées par krigeage ordinaire (**Figure 2.10**).

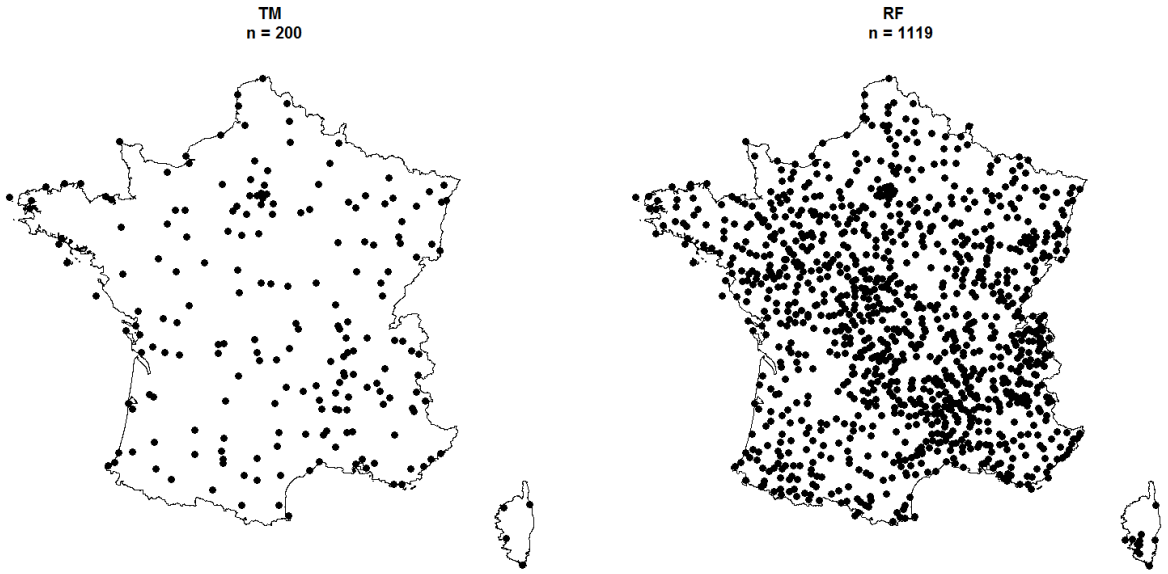


Figure 2.9: localisation des 200 et 1119 postes utilisés pour élaborer les séries climatiques homogénéisées de température moyenne et de précipitations, respectivement, dans la version 2 du modèle Digitalis couvrant la période 1961 –

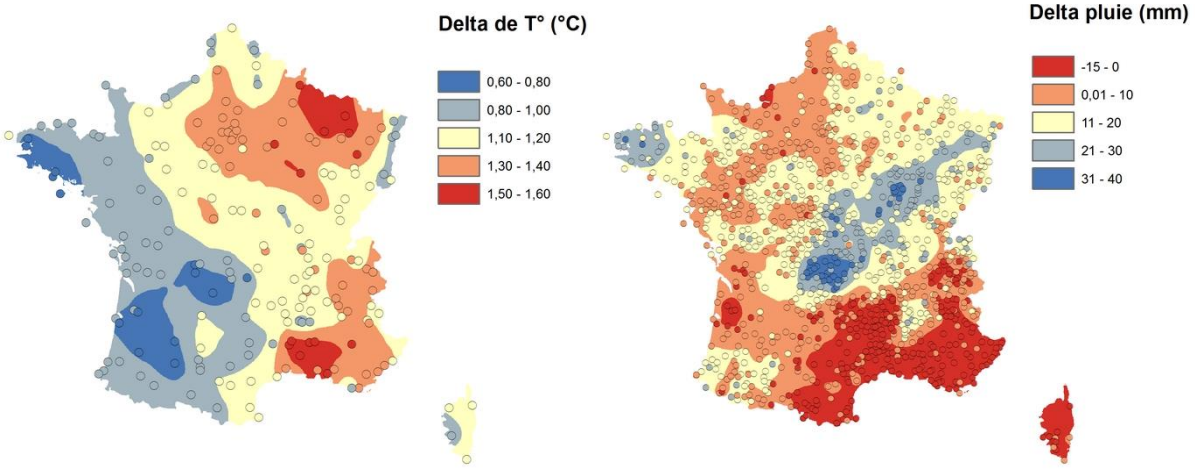


Figure 2.10 : exemple d'interpolation des anomalies pour les températures moyennes et les précipitations du mois de juillet entre les périodes 1961 – 1985 et 1995 – 2010.

2.4.3.3 Calcul des bilans en eau

Nous avons également calculé des anomalies de bilan hydrique climatique (*BHC*) sur chaque placette (Piedallu and Gégout 2007, Piedallu et al. 2016). Le calcul du BHC nécessite le calcul des valeurs d'évapotranspiration potentielle (ETP). Afin de calculer l'ETP, nous avons utilisé la formule de Turc (1961), qui nécessite les valeurs de température et de rayonnement solaire. Les valeurs de rayonnement solaire ont été calculées avec le modèle Hélios (Piedallu and Gégout 2007), qui prend en compte la topographie, la latitude et la nébulosité.

Le bilan hydrique climatique est calculé de la façon suivante :

$$BHC = P - ETP$$

$P = précipitations\ moyennes\ mensuelles$

$ETP = Évapotranspiration\ potentielle\ mensuelle\ moyenne$

Dans le cadre de modèles de distributions d'essences forestières réalisées à partir des données de placettes IGN, les variables liées au bilan hydrique édaphique (Réserve utile réelle [RU] et déficit d'évaporation[DE]) donnent des modèles de meilleure qualité que les variables climatiques (Piedallu et al. 2013). Nous avons cherché à vérifier si les mêmes résultats étaient obtenus dans les modèles de mortalité.

La réserve utile représente la quantité d'eau réellement disponible pour les plantes dans le sol (Thornthwaite 1957). Elle dépend de la réserve utile maximal (RUM), des précipitations, ainsi que de l'évaporation et évolue au cours du temps en fonction des variations des apports en eau et de l'évapotranspiration potentielle. Elle a été calculée pour chaque mois selon la formule de Thornthwaite (1957), selon la méthodologie décrite dans l'article de Piedallu et al. (2016).

A partir des valeurs de RU, il est possible de calculer une valeur d'évapotranspiration réelle (ETR). L'ETR est calculée à partir de la RU et représente la quantité d'eau qui peut être effectivement évaporée par le sol, à l'inverse de l'ETP, qui est l'évapotranspiration du sol sans contraintes liées aux apports hydriques. Le déficit d'évaporation est un indicateur de stress hydrique. Il est défini comme la différence entre l'évapotranspiration potentielle (sans restriction liée à la RU) et l'évapotranspiration réelle (ETR), et traduit donc la quantité d'eau « manquante » dans le sol pour satisfaire les besoins d'évapotranspiration (Piedallu et al. 2016).

2.4.4 Choix des paramètres climatiques à tester dans les modèles

Des anomalies de température maximales, minimales, moyennes, de précipitations, bilan hydrique climatique, déficit d'évaporation et réserve utile réelle ont été calculées, sous forme de raster mensuels, saisonniers ou annuels. Étant donné la forte corrélation pouvant exister entre ces différentes variables, il est déconseillé de toutes les considérer comme variables candidates dans les modèles de mortalité finaux. Ainsi, une analyse préalable a été réalisée afin de déterminer les types de variables liées au changement climatique les plus explicatives de la mortalité de fond.

Le principe de cette analyse préalable repose sur la comparaison des apports des différentes variables de changement climatique par rapport à un modèle primaire élaboré à partir de variables non-climatiques. Ce type d'approche a été utilisé dans diverses études portant sur la mortalité de fond des arbres en contexte de changement climatique (Luo and Chen 2013, 2015). Nous avons défini une liste de variables associées au stade de développement de l'arbre, aux caractéristiques du peuplement, à l'intensité de la gestion, et aux caractéristiques du sol, d'après une revue de littérature, afin de déterminer les principaux déterminants non-climatiques de la mortalité de fond (Monserud and Sterba 1999, Niinemets 2010, Peng et al. 2011, Hülsmann et al. 2017). Nous en avons tiré une liste de 4 variables :

- Circonférence relative de l'arbre par rapport à la circonférence moyenne des arbres de la placette (*RelCirc*)
- Surface terrière de la placette (*BA*)
- Proportion de surface terrière occupée par l'espèce sur la placette (*PropBA*)
- Présence de traces d'exploitation passées (*Cut*)

A partir de ces 4 variables, pour 7 espèces test parmi les plus représentatives de la forêt française tempérée (Table 2.7), nous avons construit par régression logistique une première série de modèles de mortalité (Modèle peuplement). Pour les variables *RelCirc*, *BA* et *PropBA*, nous avons autorisé les réponses bimodales. Les coefficients associés aux variables non climatiques ne seront pas analysés, le but étant d'éliminer les principaux effets non climatiques déterminant la mortalité d'un arbre.

Afin d'évaluer l'importance des effets du stress hydrique et thermique, qui semblent être les principaux déterminants d'une mortalité en lien avec le changement climatique (Adams et

al. 2017, Hember et al. 2017), dans le cadre de cette analyse préliminaire, nous avons uniquement comparé les effets des anomalies sur la période estivale, ce qui donne 7 variables à tester :

- Anomalie de température moyenne estivale (Δ *Tm été*)
- Anomalie de température maximale estivale (Δ *Tx été*)
- Anomalie de température minimale estivale (Δ *Tn été*)
- Anomalie de précipitations estivales (Δ *Prec été*)
- Anomalie de bilan hydrique climatique estival (Δ *BHC été*)
- Anomalie de déficit d'évaporation estival (Δ *DE été*)
- Anomalie de réserve utile d'été (Δ *RU été*)

Dans un premier temps, nous avons calculé le coefficient de corrélation entre ces 7 variables sur le jeu de données (**Figure 2.11**). Deux blocs de variables se distinguent, avec des variables thermiques (anomalies de Tm, Tx et Tn) fortement corrélées entre elles, et des variables exprimant plutôt une composante hydrique (anomalies de Prec, BHC et DE) également fortement corrélées. L'anomalie de RU est la seule variable qui n'est fortement corrélée à aucune des 6 autres (maximum de -0.47 avec l'anomalie de DE). Cela peut être lié au fait que la réserve utile maximale, fortement liée à la profondeur et texture du sol, joue un rôle atténuateur important dans les variations de RU.

Espèce	Arbres vivants	Arbres morts
Quercus robur	36.629	700
Quercus petraea	38.271	561
Fagus sylvatica	40.135	346
Carpinus betulus	36.629	255
Pinus sylvestris	23.778	721
Abies alba	21.796	240
Picea abies	21.246	487

Table 2.7 : nombre d'arbres vivants et morts utilisés pour calibrer les modèles de mortalité préliminaires permettant d'identifier les variables de changement climatique les plus performantes

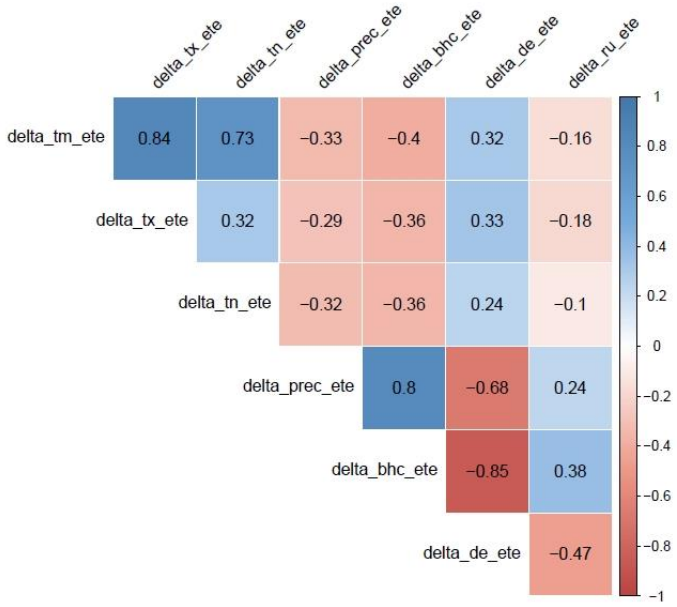


Figure 2.11 : Corrélogramme des 7 variables de changement climatique évaluées (période estivale uniquement).

Nous avons ensuite comparé les gains d'AUC entrainés par l'ajout de chacune de ces variables dans le modèle peuplement. L'AUC moyenne du modèle peuplement, pour les 7 espèces considérées, est de 0.811 (± 0.03), ce qui indique une bonne prédictibilité de la mortalité uniquement avec ces 4 variables (**Table 2.8**). Lorsque les variables climatiques sont ajoutées, le gain d'AUC moyen est maximal quand les anomalies de pluie sont ajoutées, avec une moyenne de 0.822 (± 0.03), soit un gain moyen de +0.011. Les variables suivantes entrainant le plus fort gain d'AUC sont les anomalies de BHC et de DE (0.816 ± 0.03 et 0.815 ± 0.03, respectivement). Pour 5 espèces sur 7, le gain d'AUC maximal par rapport au modèle peuplement est obtenu avec l'ajout de l'anomalie de précipitations estivales, avec un gain allant jusqu'à + 0.031 pour *Fagus sylvatica*. Dans un seul cas, le gain maximal est obtenu en ajoutant le delta de BHC, et dans un autre cas, avec les températures maximales. Il ressort de cette analyse que sur la période estivale, sur ces 7 essences, les indices climatiques complexes (BHC, DE et RU) sont dans l'ensemble, de moins bons prédicteurs de la mortalité que les précipitations. Les variables d'anomalies thermiques sont en moyenne de moins bons prédicteurs que les anomalies de précipitations, très faiblement moins bons que les anomalies de BHC et DE et très faiblement meilleurs que celles de RU.

Suite à cette analyse préliminaire, nous avons décidé dans la suite de l'étude de ne pas considérer les indicateurs climatiques complexes (BHC, DE et RU) car la prise en compte des anomalies de précipitations donne en moyenne des modèles de meilleure qualité. Par ailleurs, les anomalies de précipitations, BHC, DE et RU ont un sens écologique proche, celui de l'évolution de la disponibilité en eau. En revanche, la prise en compte des anomalies de températures, qui sont décorrélés des effets hydriques (**Figure 2.11**), peut permettre de détecter les effets des épisodes de stress thermique qui peut affecter les taux de mortalité des espèces (Luo and Chen 2015, Teskey et al. 2015). Ainsi, nous avons décidé de conserver les variables de température dans la suite de l'étude. Afin de limiter le nombre total de variables candidates dans les modèles, nous avons choisi de considérer uniquement l'effet des températures moyennes plutôt que ceux des températures maximales et minimales, à l'instar d'études de modélisation de la mortalité précédentes (Ruiz-Benito et al. 2013).

		Feuillus				Résineux			Moyenne
	Variables	*Quercus robur*	*Quercus petraea*	*Fagus sylvatica*	*Carpinus betulus*	*Pinus sylvestris*	*Abies alba*	*Picea abies*	
Modèle peuplement	RelCirc+BA+PropBA+Cut	0.826	0.880	0.796	0.780	0.781	0.785	0.828	0,811
Modèle peuplement + anomalies climat	Peuplement+ ΔTm Été	0.826	0.881	0.805	0.781	0.794	0.785	0.828	0,814
	Peuplement + ΔTx	0.826	0.881	0.802	0.780	0.792	0.785	0.829	0,814
	Peuplement + ΔTn	0.827	0.881	0.803	0.781	0.789	0.786	0.829	0,814
	Peuplement + ΔPrec	0.825	0.882	0.827	0.801	0.797	0.790	0.830	0,822
	Peuplement + ΔBHC	0.826	0.882	0.806	0.791	0.791	0.786	0.831	0,816
	Peuplement + ΔDE	0.826	0.881	0.806	0.785	0.790	0.785	0.830	0,815
	Peuplement + ΔRU	0.826	0.881	0.799	0.783	0.783	0.784	0.830	0,812
	Moyenne	0,826	0,881	0,806	0,785	0,79	0,786	0,829	0,811

Table 2.8 : Valeurs d'AUC obtenues pour les 8 modèles incluant les différentes variables de changement climatique testées, pour les 7 espèces considérées. La valeur d'AUC affichée en gras pour chaque espèce correspond à la valeur maximale atteinte avec les variables testées.

3 Importance du changement climatique sur la mortalité des essences forestières européennes

Background mortality drivers of European tree species: climate change matters

Adrien Taccoen[1], Christian Piedallu[1], Ingrid Seynave[1], Vincent Perez[1], Anne Gégout-Petit[2], Louis-Michel Nageleisen[1,3], Jean-Daniel Bontemps[4] and Jean-Claude Gégout[1].

Proceedings of the Royal Society B 1900(286), 20190386. (doi: 10.1098/rspb.2019.0386)

[1]Université de Lorraine, AgroParisTech, INRA, Silva, 54000 Nancy, France

[2]Université de Lorraine, CNRS, Inria, IECL, 54000 Nancy, France

[3]Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et de la Forêt, Département Santé des Forêts, 54280 Champenoux, France

[4]IGN, Laboratoire d'Inventaire Forestier, 54000 Nancy, France

3.1 Abstract

Increases of tree mortality rates have been highlighted in different biomes over the past decades. However, disentangling the effects of climate change on the temporal increase of tree mortality from those of management and forest dynamics remains a challenge. Using a modeling approach taking tree and stand characteristics into account, we sought to evaluate the impact of climate change on background mortality for the most common European tree species. We focused on background mortality, which is the mortality observed in a stand in the absence of abrupt disturbances, to avoid confusion with mortality events unrelated with long-term changes in temperature and rainfall. We studied 372,974 trees including 7,312 dead trees from forest inventory data surveyed across France between 2009 and 2015. Factors related with competition, stand characteristics, management intensity, and site conditions were the expected preponderant drivers of mortality. Taking these main drivers into account, we detected a climate change signal on 45% of the 43 studied species, explaining an average 6% of the total modeled mortality. For 18 out of the 19 species sensitive to climate change, we evidenced greater mortality with increasing temperature or decreasing rainfall. By quantifying the mortality excess linked to the current climate change for European temperate forest tree species, we provide new insights into forest vulnerability that will prove useful for adapting forest management to future conditions.

3.2 Introduction

Forests are among the most important terrestrial providers of ecosystem services. Therefore, understanding how climate change could affect their functioning is an urgent challenge. Climate change can influence tree mortality through extreme events such as storms, forest fires, flooding, avalanches or pest outbreaks, that can locally lead to important forest dieback (Dale et al. 2001a). At the opposite end of catastrophe-related mortality, the mortality rates observed in stands in the absence of severe disturbances are called background mortality. While the link between extreme climatic events and tree mortality has been extensively studied (Breda et al. 2006, Frank et al. 2015), the extent to which background mortality increases are related to climate change remains unclear.

The link between current climatic conditions and background tree mortality was established in the field through spatial approaches aimed at correlating the spatial variations of observed mortality with those of average climatic conditions over a given period. These studies lead to contrasting results. Tree mortality was found to be positively correlated with water stress in forests of North America (Hember et al. 2017), positively correlated with warm summers in Europe (Neumann et al. 2017), while significant but highly heterogeneous and species-dependent responses to climate conditions were evidenced in forests of the eastern United States (Lines et al. 2010, Dietze and Moorcroft 2011) and Spain (Ruiz-Benito et al. 2013). At the stand scale, aerial observations of dieback patterns were found positively correlated with the intensity of climatic water deficit in temperate (Young et al. 2017) and boreal forests (Michaelian et al. 2011). Although these studies highlighted average climate effects on background tree mortality, they did not take the evolution of climatic conditions over time into account.

Other approaches characterized the evolution of background tree mortality based on the analysis of longitudinal data, i.e. the monitoring of the tree or stand health status over long time periods, with repeated aerial or ground surveys. Several such studies showed significant background tree mortality increases over the last decades for all tree sizes and at different altitudinal and latitudinal ranges in forests of the western and central United States (van Mantgem et al. 2009) and in boreal forests of Canada (Luo and Chen 2013). In Central Europe, the analysis of Landsat data covering the years 1984 to 2016 showed that canopy mortality rates doubled over that period (Senf et al. 2018).

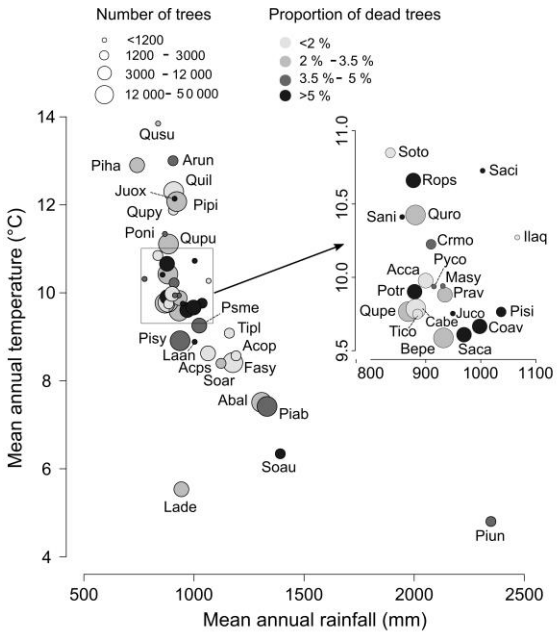
It is quite hard to disentangle the different drivers of background tree mortality over long time periods in such temporal studies in a context of forest transition (Keenan et al. 2015, Loran et al. 2016). In North America, because the stand development dynamics of old-growth forests have been assumed to be at equilibrium, temporal increases of tree mortality in these stands were mainly attributed to increasing temperature and decreasing water availability (van Mantgem et al. 2009, Peng et al. 2011). However, other temporal studies in boreal and subalpine Canadian forests found that mortality increases were not related to temperature increases, but only to increases in basal area and stand density (Thorpe and Daniels 2012), even in mature stands (Gendreau-Berthiaume et al. 2016). Additional studies in the same areas highlighted a predominant effect of increased competition on increased tree mortality, with changes in climate conditions playing a secondary role (Luo and Chen 2013, Zhang et al. 2015). Furthermore, many additional factors such as species composition, spatial structure, species interactions (Luo and Chen 2011), or silvicultural practices and management intensity (D'Amato et al. 2018) impact tree mortality and have evolved over the past decades, preventing temporal studies from fully disentangling the drivers of mortality. Despite the stakes, the extent to which recent climate change has already affected background tree mortality in temperate forests remains questionable.

Previous studies based on spatial approaches did not consider the effects of climate change intensity, while temporal studies could not reliably attribute mortality increases to changes in the temperature and rainfall regimes owing to the difficulties in disentangling the different drivers over long time periods. So far, no study combining both an accurate description of tree and stand characteristics and climate change data has been performed on temperate forests. We examined the relationships between the spatial patterns of climate change since the 1960s and the current distribution of dead trees using ground survey data from the French national forest inventory program (NFI). This dataset provides an accurate description of tree and stand characteristics, including previously unexplored potential mortality factors like logging intensity, stand structure, and species composition for a large number of plots. We used a modeling approach for a large number of species representative of the European temperate forests to disentangle site, tree and stand characteristics effects from climate change effects on mortality. European forests represent 26% of the world forests in terms of growing stock (Keenan et al. 2015), while a majority of European tree species are threatened by future global warming on a large part of their distribution range (Dyderski et al. 2018).

3.3 Materials and Methods

3.3.1 Study sites and species

We used information from 41,692 forest plots with 554,133 trees, including 37,767 dead trees inventoried in the national forest inventory program (NFI) over the 2009-2015 period in France. Because our study focused on the effects of temperature and rainfall on background tree mortality, we removed plots affected by storms, fires, avalanches, floods, and broken or felled dead trees, to focus on standing dead trees (Supplementary information, **section 3.7.1**). Salvage-logged trees were not taken into account because no information about the tree status (living or dead) before harvesting was available. We studied a broad range of species representative of contrasting ecological contexts (dry or wet and siliceous or calcareous) representative of different biomes (lowland / mountain / Mediterranean forests). Among the most common species present in the NFI database, we removed 5 species affected by severe health issues (Supplementary Material, **section 3.7.2**) to study 43 species (**Figure 3.1**) that compose around 80% of the total forest cover of Europe (Köble and Seufert 2001). We finally considered 372,974 trees with diameter >7.5 cm including 7,312 dead trees located in 34,097 plots scattered across the afforested territory of France.



Code	Species	Code	Species
Abal	*Abies alba*	Poni	*Populus nigra*
Acca	*Acer campestre*	Potr	*Populus tremula*
Acop	*Acer opalus*	Prav	*Prunus avium*
Acps	*Acer pseudoplatanus*	Psme	*Pseudotsuga menziesii*
Arun	*Arbutus unedo*	Pyco	*Pyrus communis*
Bepe	*Betula pendula*	Quil	*Quercus ilex*
Cabe	*Carpinus betulus*	Qupe	*Quercus petraea*
Coav	*Corylus avellana*	Qupu	*Quercus pubescens*
Crmo	*Crataegus monogyna*	Qupy	*Quercus pyrenaica*
Fasy	*Fagus sylvatica*	Quro	*Quercus robur*
Ilaq	*Ilex aquifolium*	Qusu	*Quercus suber*
Juco	*Juniperus communis*	Rops	*Robinia pseudoacacia*
Juox	*Juniperus oxycedrus*	Saal	*Salix alba*
Laan	*Laburnum anagyroides*	Saca	*Salix caprea*
Lade	*Larix decidua*	Saci	*Salix cinerea*
Masy	*Malus sylvestris*	Sani	*Sambucus nigra*
Piab	*Picea abies*	Soar	*Sorbus aria*
Pisi	*Picea sitchensis*	Soau	*Sorbus aucuparia*
Piha	*Pinus halepensis*	Soto	*Sorbus torminalis*
Pipi	*Pinus pinaster*	Tico	*Tilia cordata*
Pisy	*Pinus sylvestris*	Tipl	*Tilia platyphyllos*
Piun	*Pinus uncinata*		

Figure 3.1. Number of trees and proportion of dead individuals *per* species along mean annual temperature and rainfall gradients over the 1961-1987 period. The circle size corresponds to the total number of trees *per* species (alive or dead) in the sample surveyed between the years 2009 and 2015. The circle color corresponds to the proportion of dead trees *per* species. Species are located at their mean temperature and rainfall over the 1961-1987 period.

The plot altitudes ranged from 1 m to 2,533 m (mean = 432 m), longitude from 5°W to 10°E, and latitude from 41°N to 51°N. The proportion of dead trees over the 2009-2015 period varied from 0.6% to 18% (**Figure 3.1**) of the total number of surveyed trees depending on the species (mean ± s.d = 4.1% ± 3.0%) and was not related to average 1961-1987 temperature (R^2=0.06, P=0.62), rainfall (R^2=0.02, P=0.88) or to the frequency of species (R^2=0.09, P=0.08; **Figure 3.1**).

3.3.2 Variables considered

Mortality models were built using 36 variables covering the main drivers of tree mortality identified at the tree and stand scales in various studies [**Table 3.1**, (Niinemets 2010, Das et al. 2016)]. To assess the effects of competitive interactions at the tree level, we used the circumference at 1.3 m height (*Circ*, cm) and calculated the relative circumference (*RelCirc*, %), which is the ratio of the circumference of each tree over the average circumference of the other trees in the plot. To assess the effects of stand structure and composition, we computed

seven indices from the field-measured variables (*Circ* and tree canopy cover). The total basal area of all the trees within each plot was calculated from the tree circumference and summed to give the plot basal area (*BA*, m²/ha). The number of trees per hectare (*NB*, Nb/ha) was calculated from the sum of inventoried trees on the plot. The plot canopy cover (CC, %) is the proportion of the plot covered by the vertical projection of all measured tree crowns. We computed the total number of tree species (*Nb*_sp) and the proportion of basal area occupied by each species within each plot (*PropBA*, %) as indicators of forest composition. To evaluate stand structure heterogeneity, we calculated the Gini index of inequality of tree circumferences on the plot (Latham et al. 1998) (*Gini*) that ranges between 0 and 1, with increasing diameter unevenness.

$$Gini = \frac{1}{\sum_{i=1}^{n} Ci\,(n-1)} \sum_{i=1}^{n} (2i - n - 1) C_i$$

Ci = Circumference of tree i in the plot

n = total number of trees in the plot

We assessed the effects of site environmental conditions with bio-indicated estimates of the soil pH, the carbon-to-nitrogen ratio, permanent and temporary waterlogging indices and 6 climate variables describing average seasonal temperatures ($Tm_{win}Ref$, $Tm_{spr}Ref$, $Tm_{sum}Ref$, $Tm_{aut}Ref$) and spring and summer rainfall ($RF_{spr}Ref$, $RF_{sum}Ref$) over the 1961-1987 period (Supplementary Material, **section 3.7.3** for additional details about the calculation of environmental condition variables).

Finally, we assessed the effects of climate change intensity by calculating the evolution of the same 6 climate variables between the 1961-1987 historic period and contemporary periods at each plot location using historic homogenized climate series spanning the 1961-2015 period (Gibelin et al. 2014). Because delayed mortality can occur several years after a climatic disturbance (Das et al. 2013), and because the forest inventory program records trees that are supposed to have died in the five years preceding their survey, we considered the fifteen years preceding each plot survey as contemporary periods (e.g. the 1994-2009 period for a survey carried out in 2009). We obtained 6 variables describing the evolution of temperature and rainfall *per* season, calibrated on the fifteen years preceding the date of the survey ($Tm_{win}Evo$, $Tm_{spr}Evo$, $Tm_{sum}Evo$, $Tm_{aut}Evo$, $RF_{spr}Evo$ and $RF_{sum}Evo$, **Table**

3.1, and see Supplementary material, **section 3.7.4** for details about the calculation of climate change intensity variables).

We hypothesized that for a given temperature increase or rainfall decrease, impacts on trees were greater in areas with a high temperature or low rainfall over the reference period. To assess the potential influence of initial climate conditions on the effects of climate change on tree mortality, we considered the product between *TmRef* and *TmEvo* and the *RfEvo*-over-*RfRef* ratio as additional candidate variables (**Table 3.1**).

Variable name	Code	Description	Units	Source
Tree status				
Circumference	Circ	Circumference of the tree measured at 1.30m height.	cm	Field
Relative circumference	RelCirc	Ratio of the tree circumference over the mean circumference of all the trees in the plot.	/	Calc.
Stand characteristics and structure				
Plot basal area	BA	Sum of the tree basal areas in the plot.	m^2	Calc.
Number of trees *per* hectare	NB	Number of trees, all species considered, with a diameter ≥ 7.5 cm measured in the plot and related to a value *per* hectare.	$nb.ha^{-1}$	Calc.
Canopy Cover	CC	Proportion of the forest floor covered by the vertical projection of the tree crowns.	%	Calc.
Quadratic mean diameter	QMD	Quadratic mean diameter of the trees on the plot.	cm	Calc.
Gini coefficient	Gini	Gini coefficient of the tree circumferences in each plot.	/	Calc.
Proportion of BA occupied by the species growing in the plot	PropBA	Percent of basal area occupied by the species in each plot.	%	Calc.
Number of tree species	Nb_sp	Total number of tree species in each plot.	/	Calc.
Stand management intensity				
Skidding distance	Dist	Indicator of the distance from the center of the plot to the nearest existing skid trail.	/	Field
Skid trails	Trails	Indicator of the presence of already existing skid trails and of the possibility to create new ones.	/	Field
Recent cut	Cut	Type and intensity of a recent cut in the plot (less than 5 years).	/	Field
Soil properties				
Available Water Content	AWC	Maximum volume of water that can be stored in the soil calculated from the Al-Majou pedotransfer functions.	mm	Mod.
Permanent waterlogging	PW	pH, C/N, Permanent and temporary waterlogging index: bio-indicator values calculated from the floristic survey of each plot.	/	Mod.
Temporary waterlogging	TW		/	Mod.
pH	pH		/	Mod.
carbon-to-nitrogen ratio	CN		/	Mod.
Surface runoff	Topo	Surface runoff estimated from the site topography		Field
Climate conditions				
Winter mean T° 1961-1987	$Tm_{win}Ref$	Mean seasonal temperatures in winter, spring, summer, and autumn, and mean total seasonal rainfall in spring and summer calculated over the 1961-1987 reference period.	°C	Mod
Spring mean T° 1961-1987	$Tm_{spr}Ref$		°C	Mod.
Summer mean T° 1961-1987	$Tm_{sum}Ref$		°C	Mod.
Autumn mean T° 1961-1987	$Tm_{aut}Ref$		°C	Mod.
Spring rainfall 1961-1987	$RF_{spr}Ref$		mm	Mod.
Summer rainfall 1961-1987	$RF_{sum}Ref$		mm	Mod.
Intensity of climate change				
Winter mean T° evolution	$Tm_{win}Evo$	Climate change anomalies between the 1961-1987 reference period and shifting fifteen-year sub-periods based on the date of the survey of each plot for the same variables and seasons as for the reference period.	°C	Mod.
Spring mean T° evolution	$Tm_{spr}Evo$		°C	Mod.
Summer mean T° evolution	$Tm_{sum}Evo$		°C	Mod.
Autumn mean T° evolution	$Tm_{aut}Evo$		°C	Mod.
Spring Rainfall evolution	$RF_{spr}Evo$		mm	Mod.
Summer Rainfall evolution	$RF_{sum}Evo$		mm	Mod.
Interaction between temperature and its evolution	$Tm_{win}Ref * Tm_{win}evo$	Interaction between temperature evolution and the reference period temperature calculated as a product of these two values for each season. Relative rainfall evolution calculated as the ratio of rainfall evolution over the reference-period rainfall, for spring and summer.	°C²	Mod.
	$Tm_{spr}Ref * Tm_{spr}evo$		°C²	Mod.
	$Tm_{sum}Ref * Tm_{sum}evo$		°C²	Mod.
	$Tm_{aut}Ref * Tm_{aut}evo$		°C²	Mod.
Relative rainfall evolution	$RF_{spr}evo / RF_{spr}Ref$		%	Mod.
	$RF_{sum}evo / RF_{sum}Ref$			

Table 3.1. Description of the 36 explanatory variables used in the models. *Code* = abbreviation. The *Source* column indicates the origin of the data: collected on field (*Field*), calculated using field data (*Calc*), or extracted from models available from Geographic Information Systems (*Mod.*)

3.3.3 Observed climate change patterns

In our study area, mean annual temperature significantly increased by 1.1°C between 1961-1987 and 1988-2015, (t-test: P < 0.0001), from 9.9°C (± 0.4°C) to 11.0°C (± 0.5°C; Supplementary Material **Figure 3.6a**), while mean annual rainfall did not change significantly (t-test: P = 0.53), from 974 mm (± 110 mm) to 990 mm (± 115 mm; Supplementary Material **Figure 3.6c**). Important seasonal and spatial variations exist, and climate change intensity was not uniform across the distribution of the plots (Supplementary Material **Figure 3.6b** and **3.6d**). The mapping of seasonal climate change variables between 1961-1987 and 1988-2015 revealed that average temperature increases were more intense in spring and summer, (between +0.75°C and +2°C) than in autumn and winter (between +0.25 and +1°C; **Figure 3.2a**), with important spatial variations. Concerning changes in rainfall regimes over this period, average spring rainfall decreased over most of the study area (**Figure 3.2b**), while summer rainfall sharply decreased only in parts of south-eastern France, with sharp increases

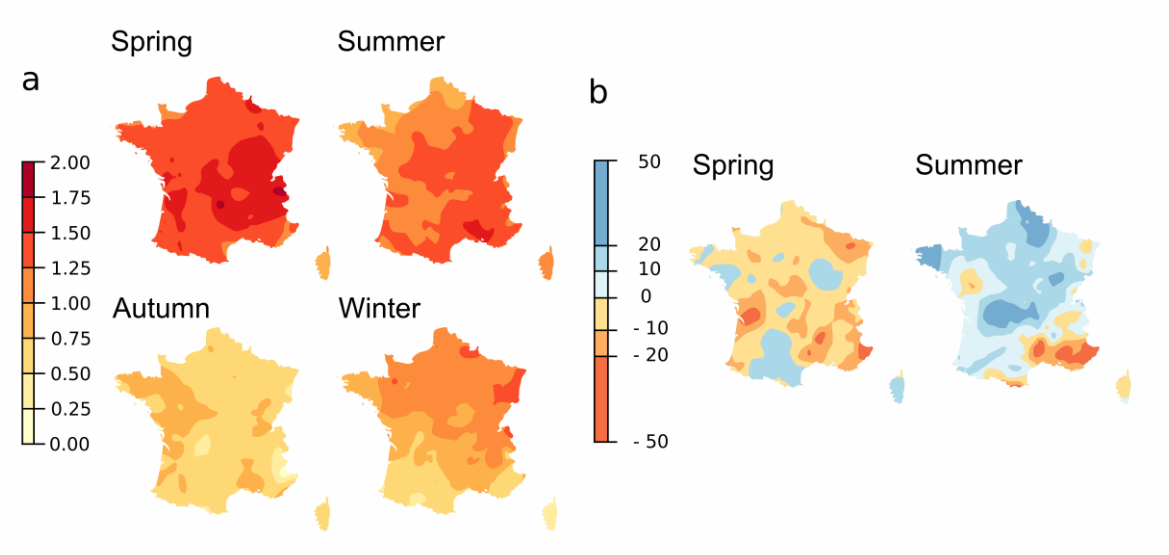


Figure 3.2. Climate change between the 1961-1987 reference period and the 1988-2015 period *per* season 1-A: for temperature (°C) 1-B: for rainfall (mm).

observed elsewhere.

3.3.4 Statistical model

We modeled the status of each tree (0: alive, 1: dead) for each of the 43 species with logistic regression models. Logistic regression was used to model binary dependent variables (Cox 1958) and has been widely used in previous mortality models at the tree scale (Monserud and Sterba 1999, Hülsmann et al. 2017). The output of each logistic regression model is a probability of mortality ranging between 0 and 1. The most common way to assess the goodness of fit of a logistic regression model is to use the Area Under the Curve (AUC) (Fielding and Bell 1997). The AUC value varies between 0.5, indicating a prediction equivalent to a random classification model, and 1, indicating that the model perfectly differentiates between live and dead trees. As the AUC value is dependent on the geographical extent and the number of predictors (Lobo et al. 2008), we additionally provided the True Skill Statistics (TSS), which is a goodness-of-fit indicator independent of the prevalence level (Allouche et al. 2006). Its value varies between -1, indicating that the model does not perform better than random, and 1, indicating perfect agreement.

Variable selection for each species was made with a forward procedure (Hosmer Jr et al. 2013) based on residual deviance decrease using a set of 36 potential predictors (**Table 3.1**). At each step, we selected the variable that induced the highest significant decrease in residual deviance (Likelihood Ratio Test [LRT], $p < 0.01$). We only kept variables with correlation coefficients (R^2) with variables previously selected in the model lower than 0.75. We continued the variable selection process until no variable added a significant deviance reduction. We calibrated the models on 298,379 trees. We then validated them on 74,595 independent trees randomly selected from the full sampling. The trees used for validation were not used for calibration. To evaluate the relative importance (RI) of the predictors, we calculated the drop contribution of each variable used in the models (Supplementary Material, **section 3.7.5**). To fully characterize commonly observed U-shaped or bell-shaped responses of tree mortality to tree size, competition intensity (Holzwarth et al. 2013) and soil chemical and physical properties (Wamelink et al. 2005), we tested quadratic forms for variables describing tree status, stand structure and soil properties (Ter Braak and Looman 1986).

We modeled tree mortality for each of the 43 species with logistic regression and assessed the goodness of fit of the models with both AUC and TSS. First, we compared the average values of these indicators between the calibration and the validation datasets. Second, we presented which categories of variables were the most preponderant determinants of

background tree mortality. Finally, we detailed how climate change influenced background tree mortality in terms of the amount of species affected, of the relative importance of the variables in the models, and of the climate-change-related excess probability of induced mortality.

3.4 Results

3.4.1 Models quality

For a vast majority of species, background tree mortality was highly predictable, with high values of both AUC and TSS. We were able to quantify the relative importance of each category of mortality drivers. As expected, factors related with the tree status and the stand characteristics were the main drivers of mortality. Taking these factors into account, we also detected a significant climate change effect on 45% of the species, leading for some species to important excess probabilities of mortality as compared to a climate-change-free context.

The AUC for the 43 mortality models varied from 0.65 to 0.90 (mean ± s.d of 0.81 ± 0.06) and the TSS from 0.21 to 0.69 (0.51 ± 0.11) in the calibration dataset and from 0.64 to 0.91 (0.78 ± 0.06) and the TSS from 0.16 to 0.49 (0.56 ± 0.12; Supplementary Material, **Table 3.3**) in the validation dataset. AUC and TSS values did not significantly differed between calibration and validation datasets (t-test, p=0.11 and p=0.10, respectively).

3.4.2 Main drivers of tree mortality

Tree status and stand attributes variables were the most frequently selected during model building (LRT, $p < 0.01$), with 81% (for tree status) and 86% (for stand attributes) of the species with one or more variables from these categories (**Figure 3.3a**), and 98% of the species with at least one variable from both categories. All species considered; these variables had a relative importance of 79% in the mortality models (**Figure 3.3b**).

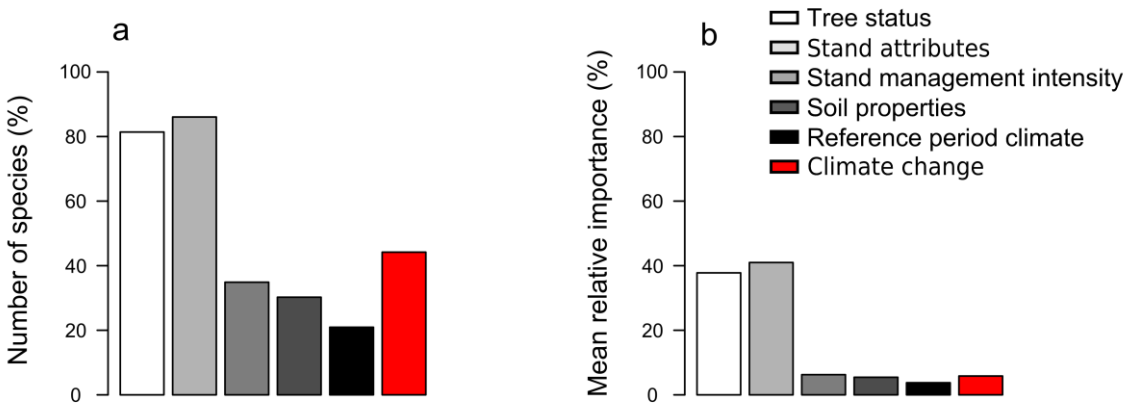


Figure 3.3: Frequency and importance of the different categories of factors explaining tree mortality in the models for the 43 tree species. (**a**) Proportion of species with one or more significant variables *per* category, and (**b**) mean importance of the variables *per* category for all tree species

RelCirc was the most frequently selected variable, with 74% of the species affected (**Figure 3.4**, and detailed model coefficients available in **Supplementary Material, Table 3.4)**. All these species displayed decreasing mortality with increasing relative tree circumference, with a slight mortality increase at the highest values for 47% of the species. Stand density and spatial structure influenced tree mortality to a lesser extent, with important effects of tree species composition (*PropBA*, 63% of the species and *Nb_sp*, 23%), size heterogeneity (*Gini*, 37%), total basal area (*BA*, 30%), and canopy cover (*CC*, 21%). Stand management intensity variables (*Dist*, *Trails*, and *Cut*) were significant for 33% of the species, with observed mortality consistently decreasing with increasing management intensity. Effects of soil characteristics on tree mortality were rare, with responses to *pH* and

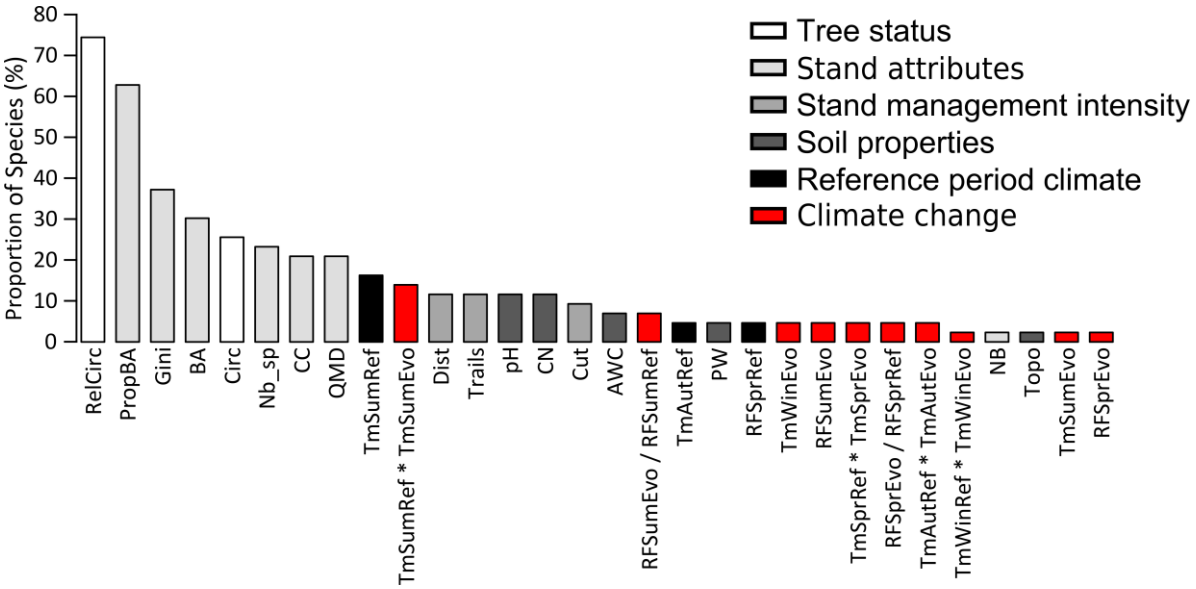


Figure 3.4. Frequency of the different variables explaining tree mortality and selected in the mortality models for the 43 species. The colors represent the different categories of variables.

CN for 12% of the species each. Reference period climate effects affected 23% of the species and had a low relative importance (**Figure 3.3b**). Among these effects, those of mean temperature were the most frequent ones (**Figure 3.4**), with 21% (n=9) of the species affected and mainly a mortality increase at the highest mean summer temperatures for 14% (n=6) of the species.

3.4.3 Importance of climate change related variables

Climate-change-related effects were frequent and highly species-dependent, with 45% (n=19) of the species with one or several significant climate change variables selected (LRT, $p < 0.01$). The mean relative importance of climate change variables reached 6% (**Figures 3.3a** and **3.3b**) and was lower than that of the tree or stand characteristics (Supplementary Material, **Figure 3.7**). With 30% (n=13) of the species affected, the effects of temperature change were more frequent than those of rainfall change that concerned 19% (n=8) of the species. Among temperature effects, increasing mortality with increasing temperature was the most frequent one, with 26% (n=11) of the species affected (**Figure 3.5a,** Supplementary Material **Figure 3.8a** for the excess probability of mortality curves with 95% confidence intervals) and average excess probability of mortality ranging from +0.7% to +15.1% (mean = 3.9%) depending on the species as compared to a climate-change-free context (Supplementary material, **section 3.7.6** for the calculation of average excess probability of mortality). Mean summer temperature was the most often selected effect, with 19% (n=8) of the species concerned. Decreasing mortality with increasing winter temperature affected 5% (n=2) of the species, leading to an average decrease of probability of mortality ranging from -21.9% to -6.5% (mean = -14.2%). Rainfall effects were less frequent than temperature effects and affected 19% (n=8) of the species (**Figure 3.5b** and Supplementary Material, **Figure 3.7b**); the main one was increasing mortality with decreasing rainfall, mainly in summer. Rainfall increase led to average changes in probability of mortality ranging from -1.1% to +0.3% (mean = -0.4%), while rainfall decrease led to changes in probability of mortality ranging from -0.3% to +1% (mean = +0.5%).

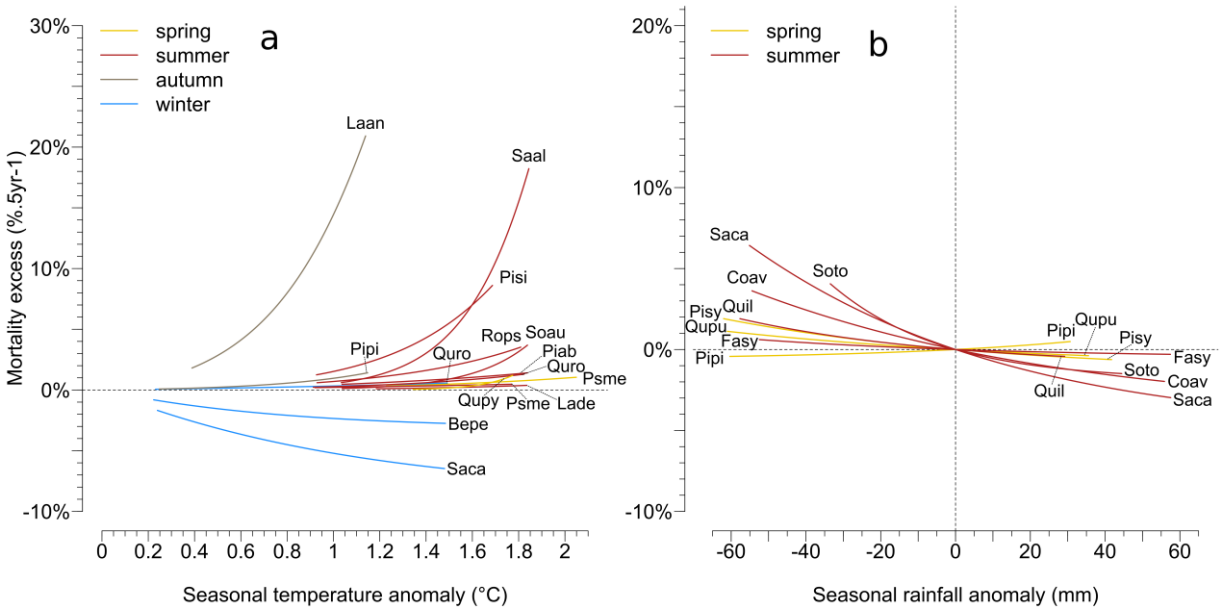


Figure 3.5. Excess probability of mortality along temperature (a, n=13 species) and rainfall (b, n=8 species) anomaly gradients for the species with significant climate change effects. For each species sensitive to climate change, we calculated the response curve corresponding to the climate change variable involved. To estimate the excess probability of mortality along each significant gradient of climate change variable, we calculated the difference between the response curve and the value corresponding to the mean predicted probability of mortality, with the target climate change effect fixed to 0. For species with several selected climate change variables, one curve *per* variable was plotted. We represented the four seasons in four different colors. For the correspondence table between the species names and the abbreviations, see **Figure 3.1.**

To ensure that our results were not biased by differences in management intensity or only affected species with high base-mortality rates, we compared the relative importance of climate change effects in our models among species with low and high base mortality rates (Supplementary Material, **Figure 3.9a**) and among species with low and high harvest intensities (Supplementary Material, **Figure 3.9b**). In neither case were the differences significant (t-test: p=0.699 and p=0.133, respectively).

3.5 Discussion

By combining detailed information about tree competition, stand characteristics, management intensity, and environmental conditions, we quantified for the first time the relative importance of climate change effects on background tree mortality on a set of species representative of the European forest. The climate change effects we highlighted were ecophysiologically consistent, with a deleterious effect of both increasing temperature and decreasing rainfall on tree mortality.

3.5.1 Importance of climate change effects on tree mortality

We found that the relative importance of factors related to the tree status and the stand characteristics was on average more than 10 times higher than that of climate change variables. The tree population on which we calibrated our models was composed of trees of all sizes and ages. According to the self-thinning rule (Westoby 1984), the smallest trees are expected to die as a result of competition and selection with stand ageing. For example, in pure and even-aged stands, self-thinning relationships among 11 temperate forest species showed that up to 90% of small trees naturally died with stand ageing (Charru et al. 2017). Therefore, the high importance of tree and stand characteristic variables highlighted in our models was expected. Contrary to previous studies attributing tree mortality solely to climate variability (Neumann et al. 2017), recent climate change (van Mantgem et al. 2009, Peng et al. 2011), or competition intensity (Thorpe and Daniels 2012), we emphasize that all these explanatory factors are potential confounding factors that have to be studied jointly to properly predict tree mortality. Without using temporal correlations that can be biased by changes in stand structure and composition (Thorpe and Daniels 2012, Luo and Chen 2013), we found that when other causes of mortality are taken into account, a climate change effect remains visible on 45% of the studied species. By removing the trees and plots affected by forest fires, storms, avalanches, floods, wind events, and the species affected by the most important health issues from our analysis, we removed major sources of catastrophe-related mortality and ensured that the effects we highlighted could be confidently attributed to long-term trends of climate change on background tree mortality.

3.5.2 Linked ecophysiological processes

From a physiological viewpoint, hydraulic failure has been identified as the main process responsible for drought-related mortality, highly connected with trees' carbon balances (Choat et al. 2018). This phenomenon results from xylem dysfunctioning due to cavitation, when water loss from transpiration is higher than water uptake by roots (Sperry et al. 1998). Embolism thresholds leading to hydraulic failure were measured experimentally on a variety of tree species and turned out to be highly species-dependent (Brodribb and Cochard 2009, Urli et al. 2013). We found that the effects of increased temperature on mortality were twice as frequent as those of rainfall decrease. Heat stress alone can diminish photosynthetic activity and damage tree leaves, but only at extremely high temperatures uncommon in temperate forests, and is unlikely to lead to tree death when not associated with water shortage (Teskey et al. 2015). However, when high temperatures are combined with low soil water availability, the effects of drought can be exacerbated because of increased evapotranspiration, and rapid tree death can occur (Anderegg et al. 2012). Additionally, as the soil water-holding capacity greatly varied across the study area, rainfall intensity could be only weakly correlated to the actual soil water capacity (Piedallu et al. 2013). Therefore, the effects of temperature increase on mortality could be direct effects on the physiological functioning of trees, but they could also be proxies for water stress effects. Thus, we suggest that future research further investigate the links between mortality and the evolution of the soil water balance. Finally, the higher importance of temperature effects over rainfall effects could also result from important differences in spatial patterns of climate change across the French territory. While temperatures significantly and differently increased across the whole study area, changes in rainfall regimes were more heterogeneous, with decreases of summer rainfall only in a limited part of the study area. Therefore, our models could have been more efficient at detecting widespread temperature increase effects rather than rarer rainfall decrease effects. The detection of the sole effects of rainfall decrease can be improved in future studies by studying broader geographical ranges, for example by combining forest inventories from several European countries (Tomppo et al. 2010), provided that the levels of accuracy, the survey protocols of the stand characteristics, and environmental conditions are similar.

3.5.3 Limits of the study

Extreme events such as abnormal droughts or heat waves are important drivers of tree mortality (Wang et al. 2012), and they are expected to increase in frequency and intensity with climate change (Dale et al. 2001a). The extent to which they affect tree functioning depends on their intensity, duration, frequency, and timing. For example, the adverse effects of the 2003 drought on *Pinus sylvestris* in Europe were amplified by repeated droughts in the following years (Thabeet et al. 2009). Under the same heat sum, *Quercus rubra* seedlings were more vulnerable under short and intense stress than under longer and lower intensity stress (Bauweraerts et al. 2013). We studied trees that died in the 5 years preceding their survey, limiting the study of the relationships between the timing of extreme events and tree death. Intense droughts and heat waves were indirectly taken into account as averaged values over fifteen-year periods characterizing contemporary climate. Further studies using specific methods to disentangle the effects of long term changes from extreme events, including drought frequencies and intensities, coupled with the use of data from annually surveyed permanent plots would allow better understanding the respective effects of extreme events and long term tendencies on tree mortality.

Our study probably under-evaluated the effects of climate change on tree mortality. Management effects were accounted for in our models but probably poorly evaluated, because many dying or dead trees were preferentially cut during salvage loggings, clear or selective cuts, and were not recorded in the forest inventory database. To avoid confusion with mortality events unrelated with long-term changes in temperature and rainfall**,** we calibrated our models on a tree population cleaned from trees that died from abrupt disturbances and from species with the most important health issues. However, as climate change also likely increases fire and windstorm frequency as well as outbreaks of insect or pathogenic disturbances (Seidl et al. 2017), the death of many trees removed from our analysis due to disturbances could be linked to climate change. Therefore, our models of background tree mortality tended to underestimate rather than overestimate the total effects of climate change on tree mortality.

Biotic factors interact with other causes of mortality to shape mortality patterns. Pests and pathogens can trigger tree decline or only hit weakened trees that would have died even in their absence. Due to these interactions between biotic and abiotic factors, we were not able to explicitly take into account the probability that a tree died as a result of biotic factors alone.

Accurate modelling of the spatial distribution of pests and pathogens and of its evolution over time appears critical to better disentangle biotic from abiotic causes of tree mortality.

3.6 Conclusion

A better understanding of forest vulnerability to climate change is critical to maintain the ecosystem services they provide, including timber and non-timber products, erosion control, air and water quality, carbon sequestration, or cultural services. With projections of increasing temperatures up to +4.8°C by 2100 under the RCP8.5 scenario (Taylor et al. 2012) and of increasing drought frequencies and intensities (Dale et al. 2001a), our results suggest that mortality rates will keep on increasing, while species that have not responded to climate change yet could respond in the future, suggesting important changes in future tree species composition. However, as tree and stand characteristics remain the main drivers of tree mortality, changes in silvicultural practices must be further explored to adapt forests to future climatic conditions.

3.7 Supplementary information

3.7.1 Study sites and database description.

Plot data were collected yearly based on a systematic 10 km x 10 km sampling grid. One tenth of this grid was sampled on a spatially systematic sub-grid, with one plot every 20 km² (Hervé et al. 2014). . For each plot, an ecological inventory was carried out in a 700-m² area, and a tree inventory was implemented using three nested circles of 9, 12, and 15 m of radius. The minimum tree diameter threshold for NFI measurements was 7.5 cm at 1.3 m height (diameter at breast height, dbh). All trees were inventoried regardless of their health status. A tree was considered to be dead when it did not show any living element over 1.3 m height from the ground and was presumed to have died within the last 5 years prior to the inventory. No information was available for dead trees harvested before the plot inventory, either recorded in harvested trees (< 5 years) or absent trees (> 5 years). The soil was surveyed in each plot with a 40-cm-depth soil pit combined with an auger survey of 1 m depth maximum. Soil texture and the proportion of coarse fragments were evaluated empirically. Observations about past forest fires, storms, or important anthropogenic disturbances were systematically recorded. Plots with such observations were removed from the study. Plots including forest edges and small groves were also removed because the proximity of forest edges modifies light availability, increases wind-related disturbances, and induces different growth conditions from closed forest (Harper et al. 2005). When a plot was composed of less than 10% of trees exceeding the minimum diameter threshold of 7.5 cm, this information was recorded qualitatively in the field. These plots were discarded because it was impossible to calculate reliable synthetic indices such as basal area (BA). Finally, felled and broken individual trees were discarded.

3.7.2 Species under study

Among the most common species present in the NFI database, we discarded species for which massive and unpredictable damage events were documented in the area, i.e. Castanea sativa (Robin et al. 1998a, Robin and Heiniger 2001), Fraxinus excelsior and Fraxinus angustifolia (Bakys et al. 2009), Ulmus campestre (Gibbs 1978), and Alnus glutinosa (Brasier et al. 2004). Based on a previous sensitivity analysis of logistic regression to the minimum number of plots and individuals (Coudun and Gégout 2006), we set a threshold of fifteen different plots with

at least one dead individual per plot to keep the species in the study. The final number of species was 43, including 14 evergreen species and 29 deciduous species.

3.7.3 Effects of environmental conditions

Using field soil surveys and the textural description of soils, we computed Available Water Content (AWC, mm) with pedotransfer functions and textural coefficients (Piedallu et al. 2011). The pH, the carbon-to-nitrogen ratio (*C/N*), the temporary and permanent waterlogging indices (*PW* and *TW*) were calculated using indicator values (IVs) and the floristic surveys performed on each plot. IVs were elaborated using the EcoPlant database (Gégout et al. 2003) that contains plots with exhaustive floristic surveys, waterlogging description in a soil pit, and soil analyses from a soil laboratory. Using modeling techniques, each species was attributed an optimum value for *pH* and *C/N* (Gégout et al. 2003). For waterlogging, we calculated the association coefficient of fidelity between species occurrences for temporary and permanent waterlogging (Piedallu et al. 2016). We then used the floristic surveys carried out on each plot to estimate *pH*, *C/N*, *TW*, and *PW* by averaging their indicator values.

The surface water runoff (Topo) was estimated from the site topography qualitatively measured in the field. Mean climatic conditions represented the average temperature and rainfall values at the plot location in the absence of climate change. The years 1961 to 1987 were considered as the climate reference period, and 1987 was considered as a change point for climate conditions in Europe (Alexander et al. 2006). To characterize mean climate conditions, monthly values of mean temperature (T°) and total rainfall (RF) were calculated on the reference period with a climate model (Piedallu et al. 2013). We averaged temperature values and summed rainfall values per season. We studied the effects of mean spring (March to May), summer (June to August), autumn (September to November) and winter (December to February) T° on tree mortality ($Tm_{spr}6187$, $Tm_{sum}6187$, $Tm_{aut}6187$, and $Tm_{win}6187$, respectively). We considered spring and summer values for RF ($RF_{spr}6187$ and $RF_{sum}6187$, respectively) because water stress mainly occurs during the vegetation period (Niinemets 2010).

3.7.4 Climate change variables calculation

We used 274 historic homogenized climate series supplied by Météo France and spanning the 1961-2015 period (Gibelin et al. 2014) for temperature, and 1119 for rainfall to obtain the six

variables describing climate change intensity (*$Tm_{win}Evo$*, *$Tm_{spr}Evo$*, *$Tm_{sum}Evo$*, *$Tm_{aut}Evo$*, *$RF_{spr}Evo$* and *$RF_{sum}Evo$)*. We interpolated each mean monthly climate anomaly of the fifteen-year periods obtained with ordinary kriging. We averaged mean temperature anomalies values and summed mean rainfall anomalies for the different seasons. Each plot was then associated with the climate change variables corresponding to the fifteen years preceding its date of survey.

3.7.5 Details on statistical indicators used

The drop contribution value (Lehmann et al. 2002) is the difference in explained deviance when the variable is dropped from the multivariate model:

$$DropContribution_{vi} = ResidualDeviance_{without_vi} - ResidualDeviance_{with_{vi}}$$

$$vi = variable\ i\ in\ the\ model$$

We calculated the ratio of the drop contribution of the variable over the sum of the drop contributions of all the variables in the multivariate model for each variable, representing the relative importance of the variable in the model (RI):

$$RelativeImportance_{vi} = \frac{DropContribution_{vi}}{\sum_{j=1}^{n} DropContribution_{vj}}$$

$$n = number\ of\ variables\ in\ the\ model$$

3.7.6 Details about the calculation of mean excess probability of mortality *per* species

To calculate the mean excess probability of mortality value associated with each species, we calculated the difference for each tree between the predicted probability of mortality from the complete model and the predicted probability of mortality in a model where the target climate change effect had been set to 0. We then calculated the average delta value of all the trees of the target species.

3.7.7 Details about the calculation of harvest intensity.

The proportion of cut trees after 5 years was estimated from re-measurements made on previously surveyed plots that started in 2013. As of July 2018, only three years of data were

available for the re-measurement of plots. We calculated the number of trees harvested between the two survey dates and related it to the total number of trees that were actually re-measured. We related this value to a value *per* hectare. We then separated the species in two groups, each composed of an equal number of species: those with a high harvest intensity and those with a low harvest intensity. The threshold value between the two groups was a harvest intensity rate of 4.5% of trees *per* ha cut in 5 years.

3.7.8 Additional information about the calculation of indicator values.

These values were used for computing the pH, the carbon-to-nitrogen ratio, and permanent and temporary waterlogging indices in the plots. The pH, the carbon-to-nitrogen ratio (*C/N*), the temporary and permanent waterlogging indices (*PW* and *TW*) were calculated using indicator values (IVs). IVs were elaborated using the EcoPlant database (Gégout et al. 2003) that contains plots with exhaustive floristic surveys, waterlogging description in a soil pit, and soil analyses from a soil laboratory. Using modeling techniques, each species was attributed an optimum value for *pH* and *C/N* (Gégout et al. 2003). For waterlogging, we calculated the association coefficient of fidelity between species occurrences for temporary and permanent waterlogging (Piedallu et al. 2016). We then used the floristic surveys carried out on each plot to estimate *pH*, *C/N*, *TW*, and *PW* by averaging their indicator values.

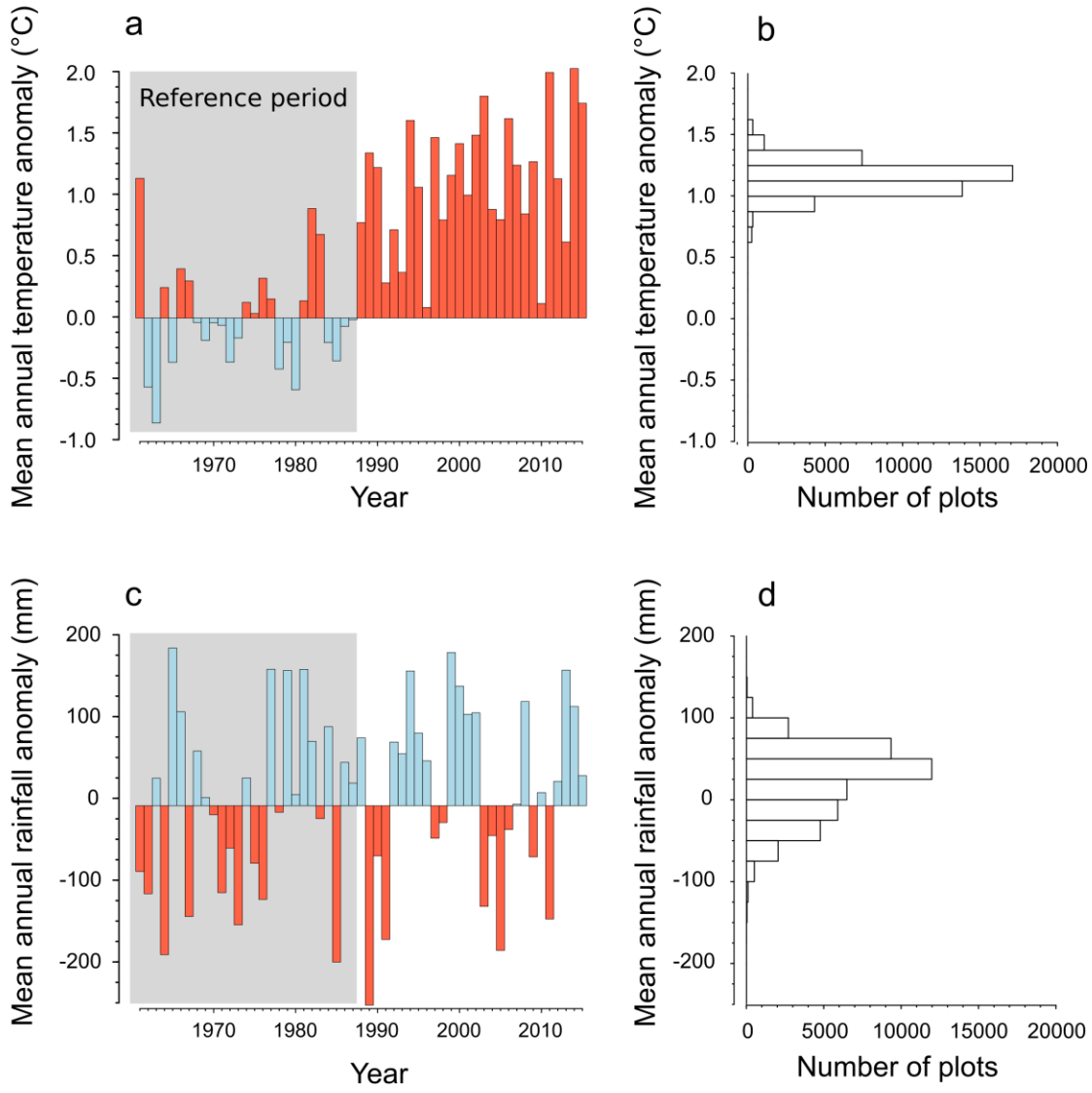


Figure 3.6. Mean annual temperature and rainfall anomalies in France between 1961 and 2015, and distribution of plots along climate anomaly gradients. a and c, mean annual temperature and rainfall anomalies compared to the averaged values of the reference period (1961-1987). Annual temperature and rainfall values were extracted from raster layers at 1-km resolution for the 34,097 plots and averaged for each year. b and d, distribution of the plots along the temperature and rainfall anomaly gradients. Anomalies were calculated as the difference between the contemporary climate of the date of survey and the 1961-1987 reference period. The contemporary climate of the date of survey was calculated by averaging the temperature and rainfall values over the 15 years preceding the date of the survey (e.g., the contemporary climate of a plot measured in 2014 was the climate over the 1999-2014 period, see Methods section).

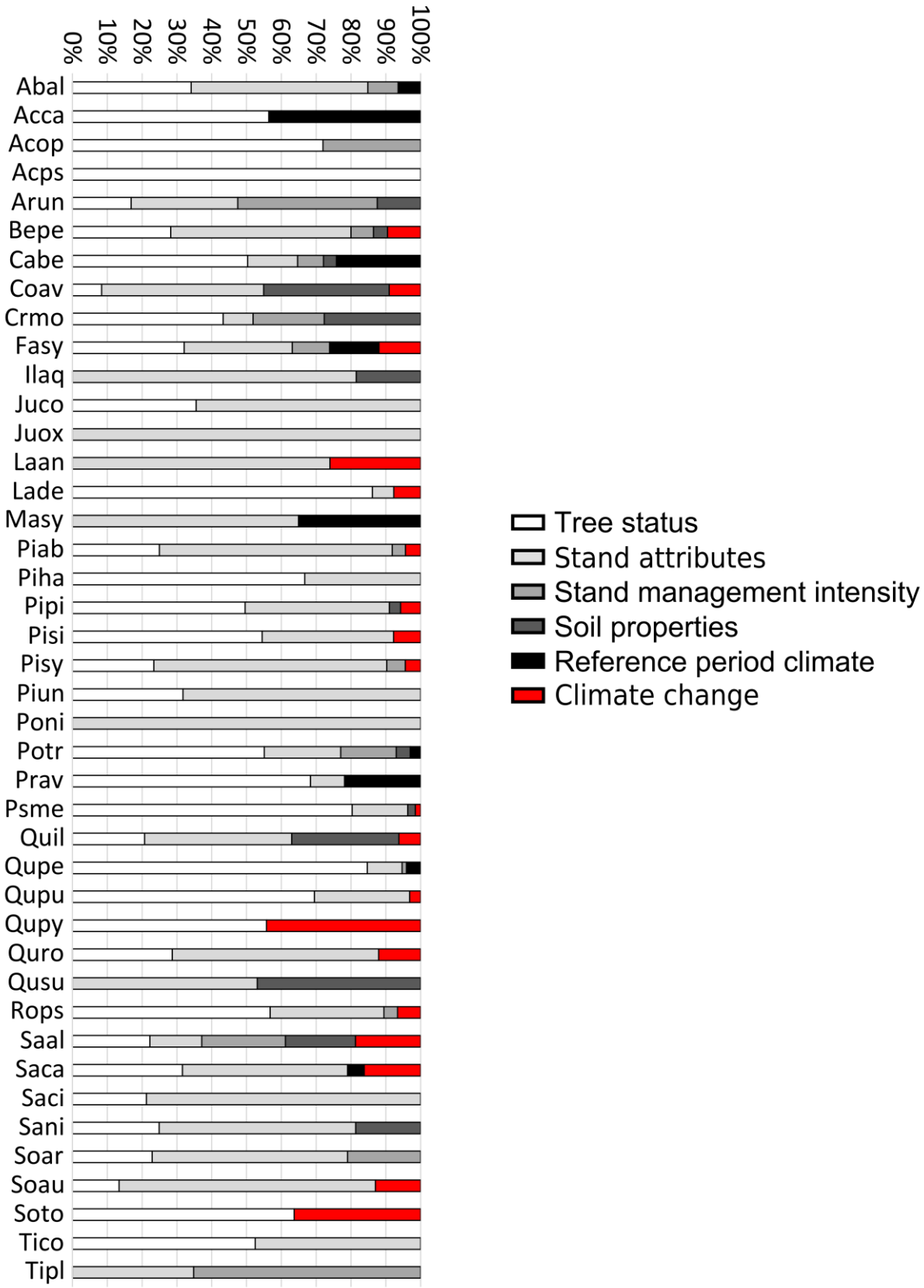
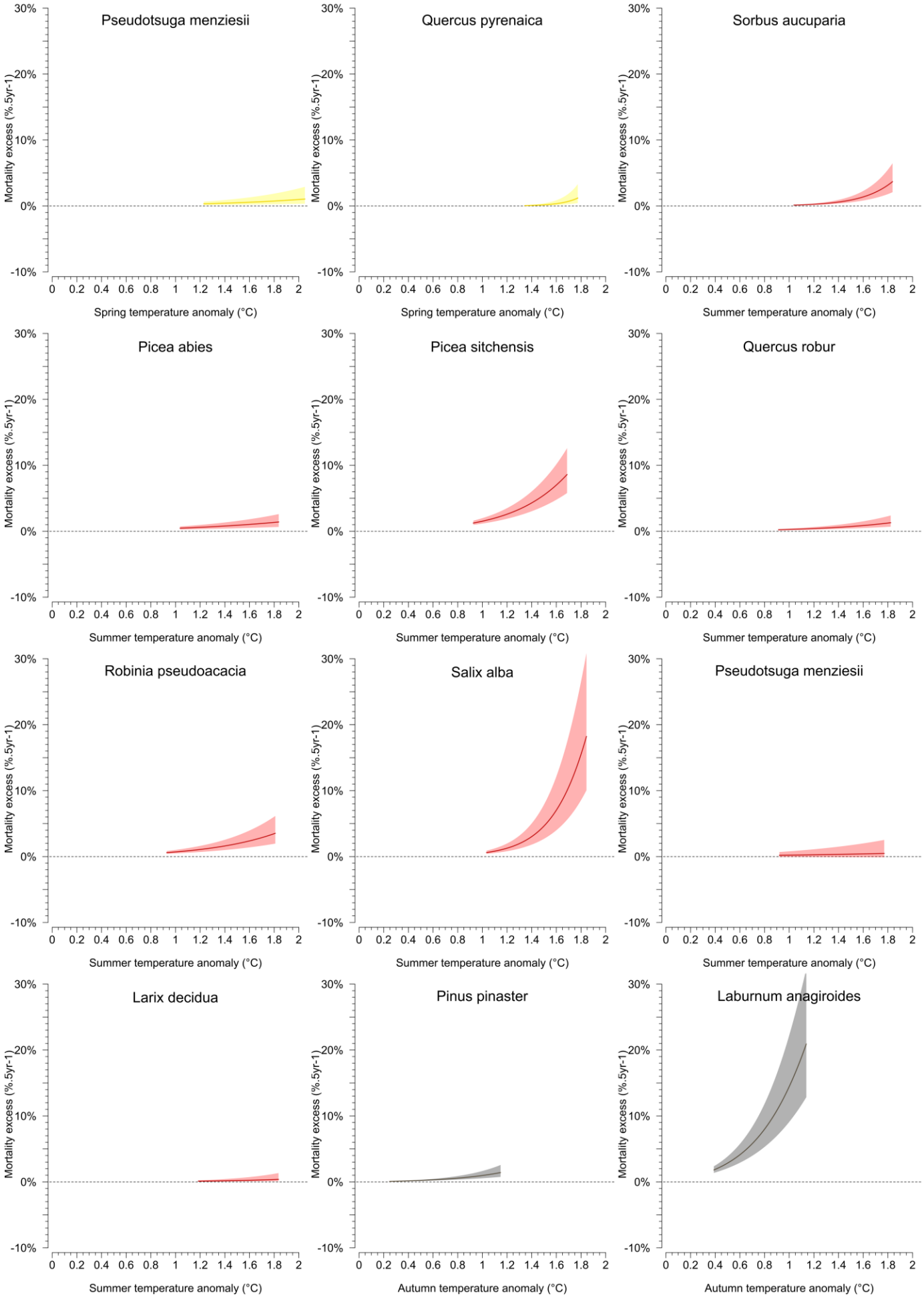


Figure 3.7. Relative importance of the different categories of factors explaining tree mortality in the models for each of the 43 tree species.


Pseudotsuga menziesii
Quercus pyrenaica
Sorbus aucuparia
Picea abies
Picea sitchensis
Quercus robur
Robinia pseudoacacia
Salix alba
Pseudotsuga menziesii
Larix decidua
Pinus pinaster
Laburnum anagiroides
Mortality excess (%.5yr-1)
30%
20%
10%
0%
-10%
0 0.2 0.4 0.6 0.8 1 1.2 1.4 1.6 1.8 2
Spring temperature anomaly (°C)
Summer temperature anomaly (°C)
Autumn temperature anomaly (°C)

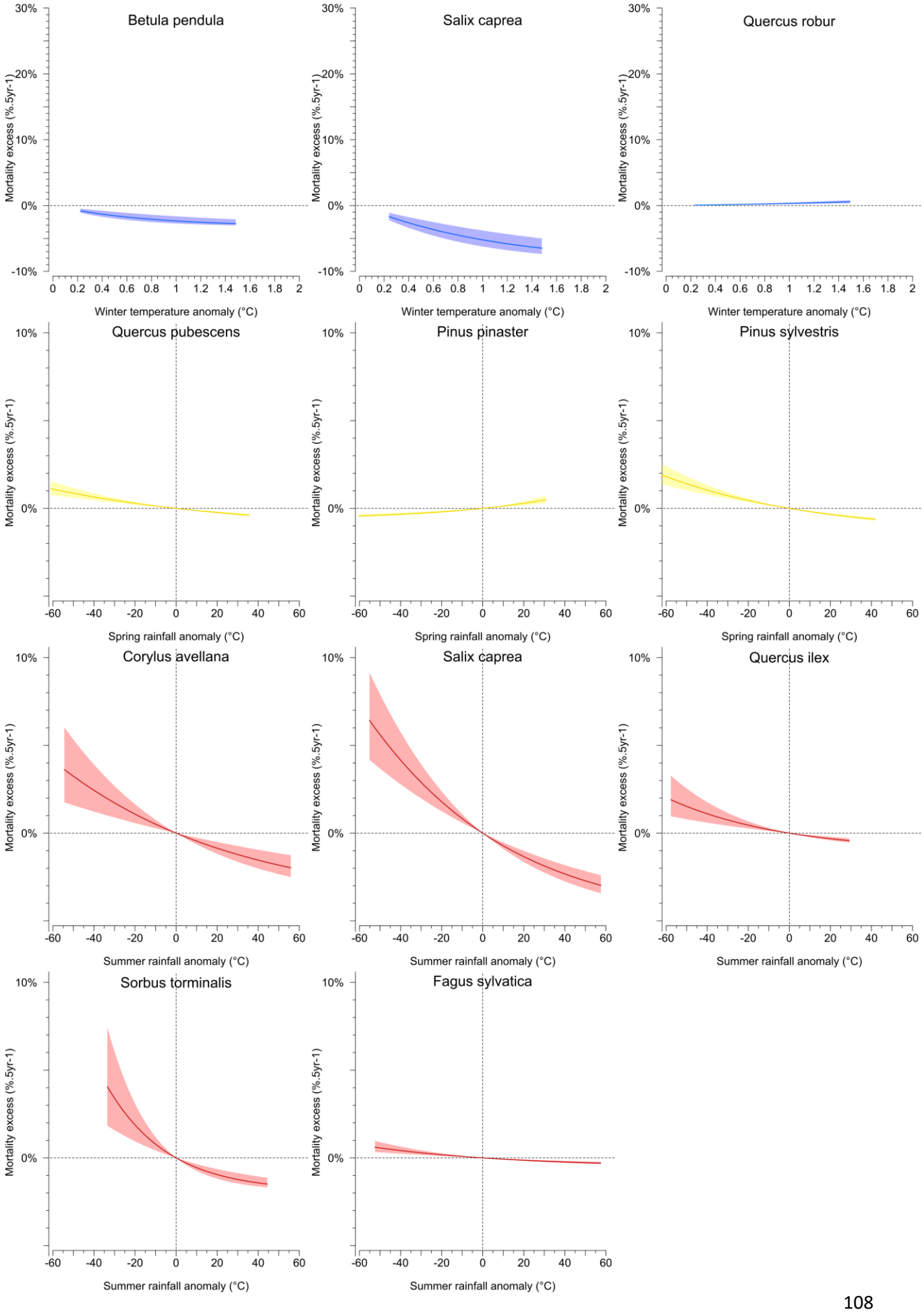

Betula pendula
Salix caprea
Quercus robur
Quercus pubescens
Pinus pinaster
Pinus sylvestris
Corylus avellana
Salix caprea
Quercus ilex
Sorbus torminalis
Fagus sylvatica
Mortality excess (%.5yr-1)
Winter temperature anomaly (°C)
Spring rainfall anomaly (°C)
Summer rainfall anomaly (°C)

Figure 3.8. Excess probability of mortality along temperature and rainfall anomaly gradients for the species with significant climate change effects with 95% confidence interval. For each species sensitive to climate change, we calculated the response curve corresponding to the climate change variable involved. To estimate the excess probability of mortality along each significant gradient of climate change variable, we calculated the difference between the response curve and the value corresponding to the mean predicted probability of mortality, with the target climate change effect fixed to 0. For species with several selected climate change variables, one curve *per* variable was plotted. We represented the four seasons in four different colors. For the correspondence table between the species names and the abbreviations, see Figure 3.1.

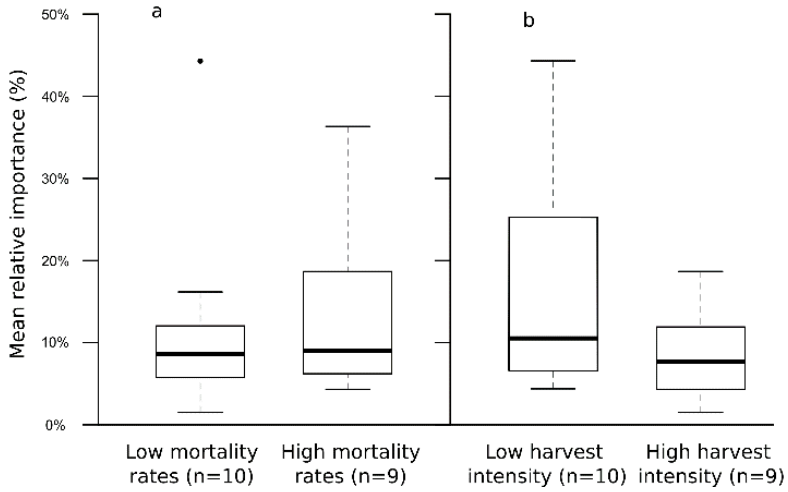


Figure 3.9. Relationships between base mortality rates (a), management intensity (b), and the relative importance of climate change effects for species whose models presented significant climate-change-related effects. We ordered and separated the species with significant climate change effects in two sets based on (a) mean observed mortality rates, and (b) harvest intensity estimated from the proportion of cut trees after 5 years (Supplementary Material 3.7.7 for harvest intensity calculation). We then calculated the mean relative importance of the climate change effects for each set of species. *n*: number of species in each set of species

Species	Number of trees	Prevalence	Calibration dataset		Validation dataset	
			AUC	TSS	AUC	TSS
Abies alba	21,796	1,1%	0.81	0.52	0.78	0.46
Acer campestre	5,525	1,0%	0.8	0.48	0.85	0.52
Acer opalus	1,241	1,4%	0.8	0.53	0.75	0.42
Acer pseudoplatanus	4,949	0,4%	0.8	0.61	0.76	0.44
Arbutus unedo	1,812	4,4%	0.82	0.46	0.76	0.37
Betula pendula	11,238	2,1%	0.8	0.47	0.78	0.43
Carpinus betulus	36,629	0,7%	0.84	0.54	0.75	0.42
Corylus avellana	6,773	5,1%	0.67	0.25	0.67	0.23
Crataegus monogyna	2,679	4,1%	0.74	0.37	0.71	0.33
Fagus sylvatica	40,135	0,9%	0.84	0.56	0.84	0.57
Ilex aquifolium	1,020	1,2%	0.89	0.68	0.83	0.58
Juniperus communis	422	13,5%	0.65	0.21	0.64	0.22
Juniperus oxycedrus	395	4,8%	0.83	0.59	0.81	0.56
Laburnum anagyroides	191	16,6%	0.82	0.49	0.91	0.57
Larix decidua	3,340	1,7%	0.89	0.64	0.82	0.58
Malus sylvestris	364	3,7%	0.8	0.52	0.78	0.42
Picea abies	21,246	2,2%	0.83	0.54	0.8	0.44
Picea sitchensis	1,131	4,1%	0.87	0.59	0.83	0.56
Pinus halepensis	2,974	1,7%	0.83	0.61	0.83	0.53
Pinus pinaster	15,240	1,7%	0.88	0.63	0.83	0.57
Pinus sylvestris	23,778	2,9%	0.8	0.47	0.8	0.46
Pinus uncinata	2,160	3,8%	0.78	0.46	0.72	0.33
Populus nigra	463	2,9%	0.7	0.35	0.67	0.29
Populus tremula	5,049	4,4%	0.84	0.54	0.83	0.57
Prunus avium	4,065	2,9%	0.77	0.41	0.76	0.39
Pseudotsuga menziesii	10,492	2,2%	0.89	0.65	0.91	0.69
Pyrus communis	233	4,9%	/	/	/	/
Quercus ilex	14,352	1,5%	0.74	0.36	0.71	0.32
Quercus petraea	38,271	1,4%	0.9	0.69	0.86	0.62
Quercus pubescens	27,733	2,4%	0.79	0.47	0.73	0.34
Quercus pyrenaica	1,264	1,3%	0.82	0.6	0.76	0.47
Quercus robur	36,829	1,9%	0.83	0.57	0.88	0.64
Quercus suber	915	2,3%	0.85	0.55	0.83	0.5
Robinia pseudoacacia	58,62	4,5%	0.78	0.44	0.76	0.42
Salix alba	438	3,9%	0.86	0.59	0.82	0.55
Salix caprea	4,038	6,2%	0.79	0.44	0.81	0.5
Salix cinerea	1,026	7,0%	0.79	0.47	0.8	0.52
Sambucus nigra	416	7,3%	0.78	0.44	0.83	0.58
Sorbus aria	2,442	3,2%	0.76	0.42	0.73	0.4
Sorbus aucuparia	1,058	6,3%	0.79	0.47	0.76	0.44
Sorbus torminalis	2,113	1,8%	0.69	0.33	0.67	0.16
Tilia cordata	1,999	0,8%	0.84	0.6	0.79	0.59
Tilia platyphyllos	1,566	0,8%	0.85	0.66	0.8	0.5

Table 3.3. **Performance of the mortality models for the 42 species in terms of AUC and TSS.** Prevalence indicates the proportion of dead individuals as compared to the total number of trees of a given species. Calibration dataset: n = 298,379 trees; validation dataset: n = 74,595 trees. No AUC and TSS values could be calculated for *Pyrus communis* because no variables were significant (LRT $p > 0.01$).

Species codes	Abal	Acca	Acop	Acps	Arun	Bepe	Cabe	Coav	Crmo	Fasy	Ilaq	Juco	Juox	Laan	Lade
Intercept	-9.78	-11.07	1.35	-2.36	0.25	-2.24	-16.39	-3.67	15.92	-9.18	-54.46	-1.81	-3.09	-7.43	-3.22
Circ	-0.08					-0.02	0.03			-0.03					
Circ²															
RelCirc	-3.68	-5.05	-4.94	-3.67	-2.98	-4.85	-7.82	-4.03	-2.98	-3.53		-1.71			-5.75
RelCirc ²	0.57	1.01				0.99		1.63		0.44					0.66
BA	0.04				-0.09								-0.10		0.02
BA²															
NB														0.01	
NB²															
CC						0.02		0.02							
CC²															
QMD	2.01							-1.42			54.11		7.71		
QMD²	-0.23							0.37			-36.26		-3.50		
Gini	13.58				15.70	17.89				24.88					
Gini²	31.08				-35.13	-31.79				-52.50					
PropBA	5.37				-1.10	-6.93	0.91			4.19			-9.08	-15.29	
PropBA²	-4.14					5.96				-3.31					
Nb_sp									0.18		11.89	0.36			
Nb_sp²											-1.25				
Dist coeff 1					-0.51		0.12								
Dist coeff 2					-0.94		0.59		0.29						
Dist coeff 3					-1.40		0.83		1.57						
Dist coeff 4					-1.40		2.57		1.35						
Trails coeff 1					-0.75	0.38				-0.13					
Trails coeff 2					0.67	-0.40				0.29					
Trails coeff 3					2.03	-11.95				0.67					
Cut coeff 1															
Cut coeff 2			-1.97												
AWC															
AWC²															
PW								-17.54	19.66						
PW²															
TW															
TW²															
pH							0.35	-0.74	-6.17						
pH²								0.12	0.51						
CN					-0.09	-0.03		0.15			0.19				
CN²															
Topo coeff 1															
Topo coeff 2															
$Tm_{win}Ref$															
$Tm_{spr}Ref$															
$Tm_{sum}Ref$		0.38					0.66								
$Tm_{aut}Ref$	0.24									0.61					
$RF_{spr}Ref$		0.01								-0.37					
$RF_{sum}Ref$															
$Tm_{win}Evo$						-1.35									
$Tm_{spr}Evo$															
$Tm_{sum}Evo$															
$Tm_{aut}Evo$															
$RF_{spr}Evo$															
$RF_{sum}Evo$								-0.01							
$Tm_{win}Ref * Tm_{win}evo$															
$Tm_{spr}Ref * Tm_{spr}evo$															
$Tm_{sum}Ref* Tm_{sum}evo$															0.15
$Tm_{aut}Ref * Tm_{aut}evo$														0.32	
$RF_{spr}evo / RF_{spr}Ref$															
$RF_{sum}evo / RF_{sum}Ref$										-3.30					

Species codes	Masy	Piab	Pisi	Piha	Pipi	Pisy	Piun	Poni	Potr	Prav	Psme	Pyco	Quil	Qupe	C
Intercept	-28.71	-1.63	-8.61	-0.34	-1.32	-1.66	0.53	-2.21	-10.60	4.05	-5.97		-41.08	-12.62	
Circ		-0.02				-0.05									
Circ²															
RelCirc		-4.52	-7.14	-3.99	-4.19	-3.02	-2.82		-4.93	-2.34	-7.08		-1.72	-5.78	
RelCirc ²		0.67	1.60	0.59	0.55	0.57	0.65		0.80		1.12			0.67	
BA		0.01				0.03					0.02				
BA²															
NB															
NB²															
CC					-0.04				0.02					0.02	
CC²															
QMD						1.96									
QMD²						-0.19									
Gini	106.55	21.94	49.31	5.14	21.80				18.58		21.94		-3.55	17.05	
Gini²	-202.49	-42.41	-96.38		-44.33				-36.05		-43.00			-28.40	
PropBA		3.70	8.09	-2.87	-4.10	-2.70	-2.57	-2.66	-5.77		9.33		-1.75	5.56	
PropBA²		-5.10	-7.57						5.12		-7.51			-5.00	
Nb_sp		-1.06	-1.32			-0.50				0.21					
Nb_sp²		0.10	0.22			0.06									
Dist coeff 1									-0.14					0.12	
Dist coeff 2									-0.49					0.26	
Dist coeff 3									0.57					0.72	
Dist coeff 4									3.31					-12.58	
Trails coeff 1						-0.32									
Trails coeff 2						0.03									
Trails coeff 3						0.56									
Cut coeff 1		-2.11													
Cut coeff 2		-1.96													
AWC					0.05								-0.03		
AWC²															
PW															
PW²															
TW															
TW²															
pH									0.36				10.73		
pH²													-0.72		
CN															
CN²															
Topo coeff 1															
Topo coeff 2															
$Tm_{win}Ref$															
$Tm_{spr}Ref$															
$Tm_{sum}Ref$	0.70								0.24	-0.38				0.41	
$Tm_{aut}Ref$															
$RF_{spr}Ref$															
$RF_{sum}Ref$															
$Tm_{win}Evo$															
$Tm_{spr}Evo$															
$Tm_{sum}Evo$															
$Tm_{aut}Evo$															
$RF_{spr}Evo$															
$RF_{sum}Evo$															
$Tm_{win}Ref * Tm_{win}evo$															
$Tm_{spr}Ref * Tm_{spr}evo$											0.03				
$Tm_{sum}Ref* Tm_{sum}evo$		0.07	0.16								0.16				
$Tm_{aut}Ref * Tm_{aut}evo$					0.19										
$RF_{spr}evo / RF_{spr}Ref$					4.22	-3.42									
$RF_{sum}evo / RF_{sum}Ref$													-2.24		

Species codes	Qupy	Quro	Qusu	Rops	Saal	Saca	Saci	Sani	Soar	Soau	Soto	Tico	Tipl
Intercept	-13.63	-6.33	-20.15	-19.40	-15.91	-3.42	-3.27	3.54	-13.82	-8.28	-1.73	-5.13	-11.53
Circ		-0.07			-0.02		-0.03					-0.06	
Circ²													
RelCirc	-3.01	-3.72		-4.48	-1.52	-3.58		-6.57	-1.91	-2.37	-2.92		
RelCirc ²		0.46		0.97	0.14	0.51		2.90					
BA		0.17				0.03		-0.08		-0.18		0.06	
BA²													
NB													
NB²													
CC						0.01	0.04			0.05			
CC²													
QMD				0.40								1.20	18.22
QMD²													-11.86
Gini		9.65	37.22	19.56									
Gini²		-16.93	-106.57	-37.55									
PropBA		3.33	-2.19	-1.31		-1.81	-2.65	-4.24	-4.92	-6.21			
PropBA²		-3.47								7.04			
Nb_sp				0.11					-0.98				
Nb_sp²									0.10				
Dist coeff 1													-15.93
Dist coeff 2													0.78
Dist coeff 3													0.93
Dist coeff 4													2.81
Trails coeff 1					1.74								
Trails coeff 2					0.69								
Trails coeff 3					-16.71								
Cut coeff 1				10.69					-0.45				
Cut coeff 2				11.55					14.58				
AWC								-0.01					
AWC²													
PW													
PW²													
TW													
TW²													
pH													
pH²													
CN					0.59								
CN²													
Topo coeff 1			16.41										
Topo coeff 2			14.62										
$Tm_{win}Ref$													
$Tm_{spr}Ref$													
$Tm_{sum}Ref$						0.13							
$Tm_{aut}Ref$													
$RF_{spr}Ref$													
$RF_{sum}Ref$													
$Tm_{win}Evo$						-0.98							
$Tm_{spr}Evo$													
$Tm_{sum}Evo$										4.26			
$Tm_{aut}Evo$													
$RF_{spr}Evo$													
$RF_{sum}Evo$						-0.02							
$Tm_{win}Ref * Tm_{win}evo$		0.16											
$Tm_{spr}Ref * Tm_{spr}evo$	0.68												
$Tm_{sum}Ref* Tm_{sum}evo$		0.10		0.10	0.25								
$Tm_{aut}Ref * Tm_{aut}evo$													
$RF_{spr}evo / RF_{spr}Ref$													
$RF_{sum}evo / RF_{sum}Ref$											-6.13		

Table 3.4. Logistic regression coefficients for the mortality models of the 43 species. For qualitative variables (Dist, Trails, Cut, and Topo), the coefficients associated with each factor are displayed in different lines (e.g. Dist coeff 1, Dist coeff2…). For the correspondence table between the species names and the species codes, see Table 3.1**.**

3.7.9 Acknowledgements

We are grateful to the numerous friends and colleagues from SILVA and AgroParisTech for their support. Particularly, we thank Émilien Kuhn for help with scripts and programming under R, Nathalie Bréda and Myriam Legay for helpful comments. We would like to thank the two anonymous reviewers for their suggestions and comments that greatly improved the manuscript.

4 Exacerbation de la mortalité des arbres liée au changement climatique en marge chaude et sèche

Climate change-exacerbates tree mortality towards the warm edge of the species ranges

Adrien Taccoen[1*], Christian Piedallu[1], Ingrid Seynave[1], Anne Gégout-Petit[2], and Jean-Claude Gégout[1].

[1]Université de Lorraine, AgroParisTech, INRA, Silva, Nancy, France

[2] Université de Lorraine, CNRS, Inria, IECL, F-54000 Nancy, France

*Corresponding author: adrien.taccoen@agroparistech.fr

4.1 Abstract

Despite the identification of climate change effects on tree mortality rates in various biomes over the past decades, the characterization of species-specific areas of vulnerability still remains poorly understood, and so does the link between changes in background tree mortality rates (that do not result from abrupt disturbances) and climate-change-related range shifts of species. We sought to assess whether climate change effects on tree mortality were linked to climate change intensity only or if they also depended on tree location along climatic gradients. We modeled background mortality for 12 of the most common European tree species, including six angiosperms and six gymnosperms. We used data from the French national forest inventory program collected between 2009 and 2015, corresponding to 265,056 trees including 4,384 dead trees, and climate data. To explain mortality, we considered variables linked to tree status, stand attributes, logging intensity, site environmental characteristics, and climate change effects. We evaluated whether warming and drying intensity directly increased tree mortality or if its effects varied along temperature and rainfall gradients. We found an influence of climate change on 9 species out of 12. For 8 of them, climate-change-induced tree mortality was exacerbated towards the warm or dry edges of the species ranges. These results highlight that the impacts of climate change on tree mortality vary according to tree location along temperature and rainfall gradients. We conclude that poleward and upward shifts of trees observed for several species in dry sites and forecast from climate envelope models apply to a majority of European tree species over large areas of their distribution ranges.

4.2 Introduction

The extent to which climate change has been affecting the geographical distribution of species has been widely studied, with reports of upward and poleward shifts of many plant species worldwide (Parmesan and Yohe 2003). Concerning tree species, climate-change-related range shifts have been evidenced in various areas. For example, in Western Europe, tree seedlings shifted in altitude during the second half of the 20th century (Lenoir et al. 2009). In north-east Spain, *Fagus sylvatica* stands have moved upward in altitude and are being progressively replaced at lower altitudes by *Quercus ilex*, a Mediterranean xeric species (Peñuelas et al. 2007), while in the Swiss alps *Quercus pubescens* stands are progressively replacing *Pinus sylvestris* stands in dry sites (Rigling et al. 2013).

Forecasts built from climate envelope models with climate change scenarios at the European scale indicate important changes in species composition and habitat shifts by the end of the 21st century, with either winning (with a net gain in potential range) or losing (with a net loss in potential range) species (Dyderski et al. 2018). These potential changes of European forest species composition could result in up to 50% of economic loss as compared to present, due to widespread shifts from high-value productive timber species to low-productivity Mediterranean species (Hanewinkel et al. 2012).

What happens to trees toward the warm edges of their species ranges is little understood. Bussotti et al. (2015) listed 4 possible outcomes for trees located in range contraction areas in an extensive review, *i.e.*, (1) persistence and acclimatization thanks to phenotypic plasticity, (2) evolution through genotype changes, (3) migration, and (4) extinction processes. Although several studies report tree growth decreases towards the warm edges of European species distribution (Jump et al. 2006, Herrero et al. 2013, Charru et al. 2017), observations of increased tree mortality in these areas are rare and only concern a limited number of species and trees located in the driest sites. In the inner Alps, excess mortality rates of *Pinus sylvestris* were evidenced in the driest sites of a valley in Switzerland, while *Quercus pubescens* abundance increased in the same sites between 1983 and 2003 (Rigling et al. 2013). Similarly, *Pinus sylvestris* mortality rates were strongly correlated with the driest conditions in Spain, inducing higher mortality rates towards the warm edge of its distribution range (Vilà-Cabrera et al. 2011).

On the other hand, several studies report an effect of climate change on mortality in link with changes in temperature and rainfall over the past decades (van Mantgem et al. 2009,

Carnicer et al. 2011, Peng et al. 2011, Luo and Chen 2015, Senf et al. 2018), or highlight climate-change-related excess mortality on a large number of species based on correlations between climate change patterns and spatial variability of background mortality (Taccoen et al. 2019). However, although these studies provided insights into the link between long-term changes in temperature and rainfall and tree mortality, they did not analyze the link between climate change, the tree location in the climate envelope on the one hand, and background tree mortality on the other hand.

Tree death is hard to predict because it is rarely the consequence of a sole factor but rather of a variety of inter-related factors influencing death at different time scales and intensities (Waring 1987). The literature distinguishes between catastrophic mortality, which is observed in a stand after severe disturbances like wildfires, extreme climatic events, storms, or pest outbreaks, and background mortality, which is the mortality observed in a stand in the absence of abrupt disturbances (Das et al. 2016).

According to ecophysiological knowledge, contrasting responses of species to climate change can be expected in the field. Water stress coupled with high temperatures can lead to tree mortality by hydraulic failure, which occurs through loss of xylem hydraulic conductance at different levels depending on species with contrasting tolerance levels (Choat et al. 2018). Similarly, heat stress can affect the ecophysiological functioning of trees by reducing photosynthetic activity and damaging tissues, with different resistance levels depending on species and tree ontogeny (Niinemets 2010, Teskey et al. 2015).

We aimed to evaluate whether tree mortality was driven by climate change only or if it varied along with the tree location in the climate envelope for 12 important European angiosperm and gymnosperm tree species. We modeled tree mortality using 24 candidate predictors characterizing tree status, stand attributes, logging intensity, and local environmental conditions. Using 12 additional variables describing changes in temperature and rainfall over the past decades, we evaluated for each species whether a climate change effect remained significant on tree mortality when all these other potential factors of mortality were taken into account. When an impact of climate change was detected, we assessed if it was exclusively linked to the warming or drying intensity, (hypothesis H1, **Figure 4.1**), or if it was stronger towards the warm edges of the species range (hypothesis H2, **Figure 4.1**). Finally, we analyzed the spatial variability of climate change effects on background tree mortality and provided maps of climate-change-related excess probabilities of mortality.

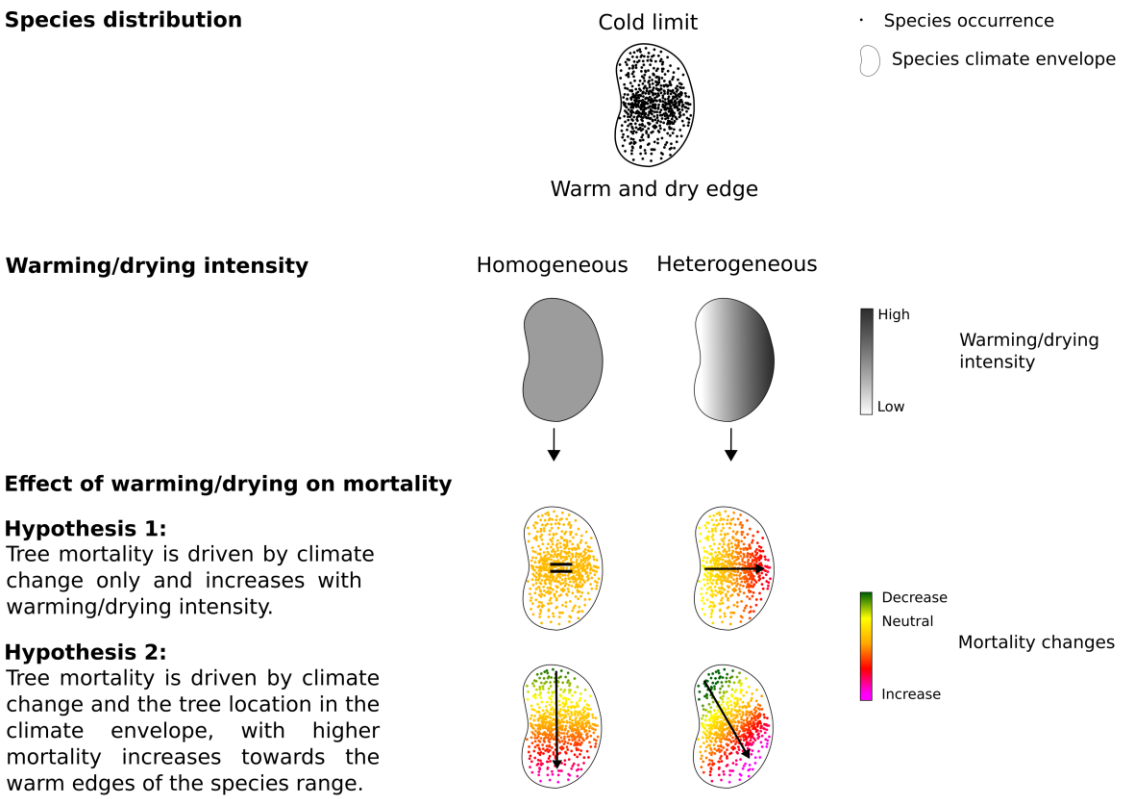


Figure 4.1: Schematic representation of potential climate change effects on tree mortality for spatially homogeneous or heterogeneous warming or drying for a given tree species.

4.3 Materials and methods

4.3.1 Species selection

We focused our study on the major European forest tree species in terms of forest cover (Brus et al. 2012). We discarded the species for which massive and unpredictable health issues are documented in France, *i.e.*, *Castanea sativa* (Robin et al. 1998a, Robin and Heiniger 2001), *Fraxinus excelsior* and *Fraxinus angustifolia* (Bakys et al. 2009). We obtained a list of 12 species including 6 gymnosperms (*Abies alba, Larix decidua, Picea abies, Pinus pinaster, Pinus sylvestris,* and *Pseudotsuga menziesii)* and 6 angiosperms (*Betula pendula, Carpinus betulus, Fagus sylvatica, Quercus robur, Quercus Petraea,* and *Robinia pseudoacacia).*

4.3.2 Forest area and plot selection

We used data collected from the afforested areas of France (551,500 km²), a territory that covers 10 out of the 14 climate types found in western Europe according to the Koppen-Geiger classification (Peel et al. 2007). We used forest plots inventoried in the national forest inventory program of the National Geographic Agency (IGN) over the 2009-2015 period. Plot data were sampled yearly and were uniformly distributed across French forests in a 1-km²-based grid (Hervé et al. 2014). Approximately 6,500 plots were inventoried *per* year (Robert et al. 2009) leading to a total of 41,692 plots for the 2009-2015 period, and 554,133 inventoried trees including 37,767 dead trees. Trees with a diameter at breast height (*dbh*) > 7.5 cm were considered as countable. Trees were surveyed in concentric subplots of 6, 9, and 15 m in radius for trees of $7.5 < dbh < 22.5\,cm$, $22.5 \leq dbh < 37.5\,cm$, and $37.5\,cm \leq dbh$, respectively. According to the protocol, a dead tree was recorded when it had a *dbh* > 7.5 cm, had no living part above 1.3 m height, and was presumed to have died within the last 5 years prior to the inventory. Standing dead trees, felled trees and broken dead trees were recorded distinctly. Disturbances of the soil conditions and vegetation cover were systematically recorded on the spot. They included forest fires, storms, waterlogging, flooding, storms, landslides, avalanches, and potential anthropogenic disturbances, including transportation infrastructures and power lines. In order to avoid confusion between mortality factors related to abrupt disturbances not necessarily related to climate change and those related to gradual changes in the temperature and rainfall regimes, all the plots bearing evidence of such disturbances were removed from the analysis. For the same reasons, felled and broken individual trees were discarded. Additionally, as the proximity of forest edges

modifies light availability, increases wind-related disturbances and induces different growth conditions as compared to closed forest (Harper et al. 2005), all the plots with edges and small groves were removed from the dataset. When a plot was composed of less than 10% of trees with a diameter >7.5 cm, plots were removed from the analysis because it was impossible to calculate reliable synthetic indices such as basal area (*BA*) when the number of recorded trees was not representative of the stand composition. For the 12 species we considered, the final number of trees after this selection was 265,056 trees, including 4,384 dead trees (**Table 4.1** and supplementary material, **Figure 4.7)**. See supplementary material, section **4.7.1** for additional information about the NFI plot selection.

	Species	***Code***	***Nb of plots***	***Plots with dead trees***	***$Tm_{sum}Evo$ (°C)***	***$RF_{sum}Evo$ (mm)***
Angiosperms	*Betula pendula*	*Bepe*	3,313	203		
	Carpinus betulus	*Cabe*	6,716	190		
	Fagus sylvatica	*Fasy*	7,594	235		
	Quercus petraea	*Qupe*	7,404	407		
	Quercus robur	*Quro*	9,141	531		
	Robinia pseudoacacia	*Rops*	1,082	168		
Gymnosperms	*Abies alba*	*Abal*	2,998	185		
	Larix decidua	*Lade*	512	55		
	Picea abies	*Piab*	2,871	281		
	Pinus pinaster	*Pipi*	2,156	163		
	Pinus sylvestris	*Pisy*	4,000	499		
	Pseudotsuga menziesii	*Psme*	1,264	154		
					1 2.1	-50 0 50

Table 4.1: List of the species. *Code* corresponds to the abbreviations of the genus and species names. Number of plots for each of the 12 species, and distribution of temperature and rainfall evolution values ($Tm_{sum}Evo$ and $RF_{sum}Evo$, respectively) between the contemporary period and the 1961-1987 period. Each boxplot shows the changes for the 5th and 10th percentiles, the median value, and the 90th and 95th percentiles, respectively. The numerical values at the bottom of each column indicate the values of the 5th and 95th percentiles for each variable

4.3.3 Candidate variables tested in the models

We selected 36 candidate variables describing trees status, stand attributes, logging intensity, soil properties, reference period climate, and climate change (**Table 4.2**).

4.3.3.1 Tree status and stand attributes

The tree status was described based on 2 variables including tree circumference at 1.3 m height (*Circ*), measured in the field, and tree relative circumference (*RelCirc*). *RelCirc* is the ratio of the circumference of each individual tree over the weighted mean of the circumferences of all of the trees in the plot. To describe stand density and development stage, we calculated 4 variables using field-measured tree attributes. *BA* was the weighted sum of the basal area of all the trees in the plot (m^2/ha), calculated from the measured *Circ*. The number of trees *per* hectare (*NB*) was the weighted sum of the number of trees inventoried in the plot (nb/ha). Canopy cover (*CC*) was the proportion of the floor covered by the vertical projection of all measured tree crowns in the plot (%). The plot quadratic mean diameter (*QMD*), representing the diameter of a tree with a mean basal area, was also computed. To evaluate the forest composition, we calculated the total number of tree species inventoried in the plot (*Nb_sp*) and the proportion of *BA* occupied by the species in each plot (*PropBA, %*). To evaluate stand structure heterogeneity, we calculated the Gini index of inequality of tree diameters (*Gini*, unitless) in the plot (Latham et al. 1998), which ranges between 0 and 1 with increasing diameter unevenness.

Abb	Description	Units
Tree status		
Circ	Circumference of the tree measured at 1.30 m height.	cm
RelCirc	Relative circumference: ratio of the c13 of the tree over the mean c13 of all the trees in the plot.	/
Stand attribute		
BA	Plota basal area: sum of the trees basal areas in the plot.	m²
NB	Number of trees, all species considered, with a diameter ≥ 7.5 cm measured in the plot and related to a value *per* hectare.	$nb.ha^{-1}$
CC	Canopy cover: proportion of the forest floor covered by the vertical projection of the tree crowns.	%
QMD	Quadratic mean diameter of the trees in the plot.	cm
Gini	Gini coefficient of the tree circumferences in each plot.	/
PropBA	Percent of basal area occupied by the species in each plot.	%
Nb_sp	Total number of tree species in each plot.	/
Logging intensity		
Dist	Indicator of the distance from the center of the plot to the nearest existing skid trail.	/
Trails	Indicator of the presence of already existing skid trails and of the possibility to create new ones.	/
Cut	Type and intensity of a recent cut in the plot (less than 5 years).	/
Soil properties		
AWC	Available Water Content: Maximum volume of water that can be stored in the soil calculated from the Al-Majou pedotransfer functions.	mm
PW	pH, C/N, permanent and temporary waterlogging index: bio-indicator values calculated from the floristic survey of each plot.	/
TW		/
pH		/
CN		/
Topo	Surface runoff estimated from the site topography	
Reference period climate		
$Tm_{win}Ref$	Mean seasonal temperatures in winter, spring, summer, and fall, and mean total seasonal rainfall in spring and summer calculated over the 1961-1987 period.	°C
$Tm_{spr}Ref$		°C
$Tm_{sum}Ref$		°C
$Tm_{aut}Ref$		°C
$RF_{spr}Ref$		mm
$RF_{sum}Ref$		mm
Climate change intensity (H1)		
$Tm_{win}Evo$	Climate change anomalies between the reference period 1961-1987 period and shifting fifteen-year sub-periods based on the date of the survey of each plot for the same variables and seasons as for the reference period.	°C
$Tm_{spr}Evo$		°C
$Tm_{sum}Evo$		°C
$Tm_{aut}Evo$		°C
$RF_{spr}Evo$		mm
$RF_{sum}Evo$		mm
Interaction between climate and climate change (H2)		
$Tm_{win}Ref*Evo$	Interaction between the evolution of temperature and the reference period temperature calculated as a product of these two values for each season.	/
$Tm_{spr}Ref*Evo$		/
$Tm_{sum}Ref*Evo$		/
$Tm_{aut}Ref*Evo$		/
RF_{evo} / RF_{Ref}	Evolution of relative rainfall calculated as the ratio of the	

Table 4.2: Description of the 36 explanatory variables used in the models *Abb* = abbreviation. *Tree circumference* was measured on field. *Relative circumference* and *stand attributes* variables were calculated using the NFI information, *logging intensity* variables were collected by the NFI in the field, *soil properties*, *reference period climate* and *climate change intensity* variables were extracted from a Geographic Information System.

4.3.3.2 Logging intensity

Logging intensity can considerably influence observed mortality (Kahl and Bauhus 2014). Fewer dead trees can be observed in the most accessible and managed forests because silvicultural practices include the removal of dead and declining trees. Logging intensity was evaluated using three qualitative variables recorded in the field. *Skid trails* (*trails*) is an indicator of the presence of already existing skid trails. The *skidding distance* (*skid*) is an indicator of the distance from the plot center to the nearest existing skid trail. Lastly, *recent cut* (*cut*) is the intensity, if appropriate, of recent cuts in the plot (less than five years back) evaluated from the number of stumps on the plot.

4.3.3.3 Soil properties

Unfavorable soil conditions are predisposing factors of tree decline and mortality (Manion 1981a). Six variables describing water availability, waterlogging, and soil nutrition were used to assess these effects. Available Water Content (*AWC*) represents the maximum amount of water that a soil can store and was calculated from the soil surveys made by the NFI in each plot. The texture description, the depth, and the proportion of stone content of the soil were used with pedotransfer functions to estimate AWC in each plot (Piedallu et al. 2011). *pH*, the carbon-to-nitrogen ratio (*CN*), temporary and permanent waterlogging indices (*PW* and *TW*) were calculated using indicator values (IVs) of understory plant species present in the plot (ter Braak et Looman, 1986). IVs were defined using the EcoPlant database (Gégout et al. 2003) that contains plots with exhaustive floristic surveys, waterlogging descriptions from soil pits, and soil analyses. IVs were calculated for *pH* and *CN* as the values of the variables that maximized the probability of the presence of the species in natural conditions. For waterlogging, the indicator value was the fidelity coefficient *Phi* between species occurrences for temporary and permanent waterlogging (Piedallu et al. 2016). We then used the floristic surveys carried out in each plot to estimate *pH*, *CN*, *TW* and *PW* by averaging the indicator values of each species recorded in the plot. Finally, *Topo* estimated the lateral water flow qualitatively using the site topography measured from three factors in the field: water departure, water arrival, and equilibrium.

4.3.3.4 Climate-related variables

This paragraph deals with the common features between the three types of climate-related variables we considered. In the following sections, we provide details on the specificities of each category of climate-related variables. As temperature acts on plant growth and survival throughout the year and rainfall acts as a water-stress driver during the growing season (Niinemets 2010), climate variables were assessed with variables describing seasonal temperature (*Tm*) in all seasons of the year and rainfall (*RF*) in spring and summer only. Seasonal values were calculated by averaging monthly values for *Tm* and by summing up average monthly rainfall values for *RF* in the following periods: December to February (winter), March to May (spring), June to August (summer) and September to November (fall). First, we considered average climate conditions over a historic period. Secondly, we considered the changes in temperature and rainfall between that period and contemporary periods (hypothesis H1). Finally, we considered the interactions between average climate conditions and climate evolution (hypothesis H2).

4.3.3.5 Reference period climate

Climate in France was characterized by several decades of stable climate conditions in most of the 20th century followed by a strong increase in temperature since 1988 (**Figure 4.8)**. Therefore, we averaged monthly temperature and rainfall values over a reference period spanning the 1961-1987 period. Reference period climate variables were modeled and mapped using 237 meteorological stations for temperature (calculated as the mean between maximum and minimum temperatures), and 435 meteorological stations for rainfall (Piedallu et al. 2016)**.** We obtained 6 variables characterizing the reference period climate ($Tm_{win}Ref$, $Tm_{spr}Ref$, $Tm_{sum}Ref$, $Tm_{aut}Ref$, $RF_{spr}Ref$, and $RF_{sum}Ref$).

4.3.3.6 Climate change intensity

We used variables characterizing climate evolution as compared to the reference period to assess the effects of climate change on mortality independently of the tree location inside the species range (Hypothesis 1). Changes were calculated using 200 stations for temperature and 1,119 stations for rainfall with data provided by Météo France (Gibelin et al. 2014), and supplementary material **figure 4.9**. The average 1988-2015 temperature was 1.1°C higher than the average 1961-1987 temperature (supplementary material **Figure 4.8**). For each

meteorological station, we calculated the difference between the 1961-1987 reference period and periods contemporary to the NFI sample plots recorded each year between 2009 and 2015. In the NFI protocol, trees were assumed to have died during the five years before the survey. Additionally, trees may die long after climatic disturbances (Das et al. 2013). Therefore, to fully capture the effects of delayed mortality, we considered fifteen-year shifting time-periods before the survey date for each plot. Changes in climate conditions were calculated monthly for each meteorological station and interpolated with ordinary kriging using Arcgis 10.5. Spatial variations of climate change differed according to the seasons: they varied between + 0.25°C in fall or winter in the south of France and +2.00°C in spring in the center-east of France for temperature, and between - 200 mm in the south of France in spring or summer and + 200 mm in the north of France in summer for rainfall (**Figures 4.2A and 4.2B**). We obtained 6 variables characterizing the evolution of climate change ($Tm_{win}Evo$, $Tm_{spr}Evo$, $Tm_{sum}Evo$, $Tm_{aut}Evo$, $RF_{spr}Evo$, $RF_{sum}Evo$).

4.3.3.7 Interaction between the reference period climate and climate change intensity

Finally, we calculated interactions between the reference period climate and climate change intensity to assess whether the effects of climate change were greater toward the warm or dry edges of the species ranges (Hypothesis 2). Temperatures were calculated for each season as the product of reference temperatures and their changes. The highest values of this variable were reached in areas where average temperature was high and where temperature had increased the most. The highest values were reached in the Rhône valley and in the south-eastern part of France, while the lowest values were reached at high altitudes (**Figure 4.2c**). Rainfall values were calculated as the quotient of rainfall changes over the reference rainfall values in spring and summer. The highest values of relative rainfall changes were reached in areas where rainfall had decreased the most and where average rainfall was low (**Figure 4.2d**). We obtained 6 variables characterizing these interactions ($Tm_{win}Ref*Evo$, $Tm_{spr}Ref*Evo$, $Tm_{sum}Ref*Evo$, $Tm_{aut}Ref*Evo$, $RF_{spr}evo / RF_{spr}Ref$, $RF_{sum}evo / RF_{sum}Ref$).

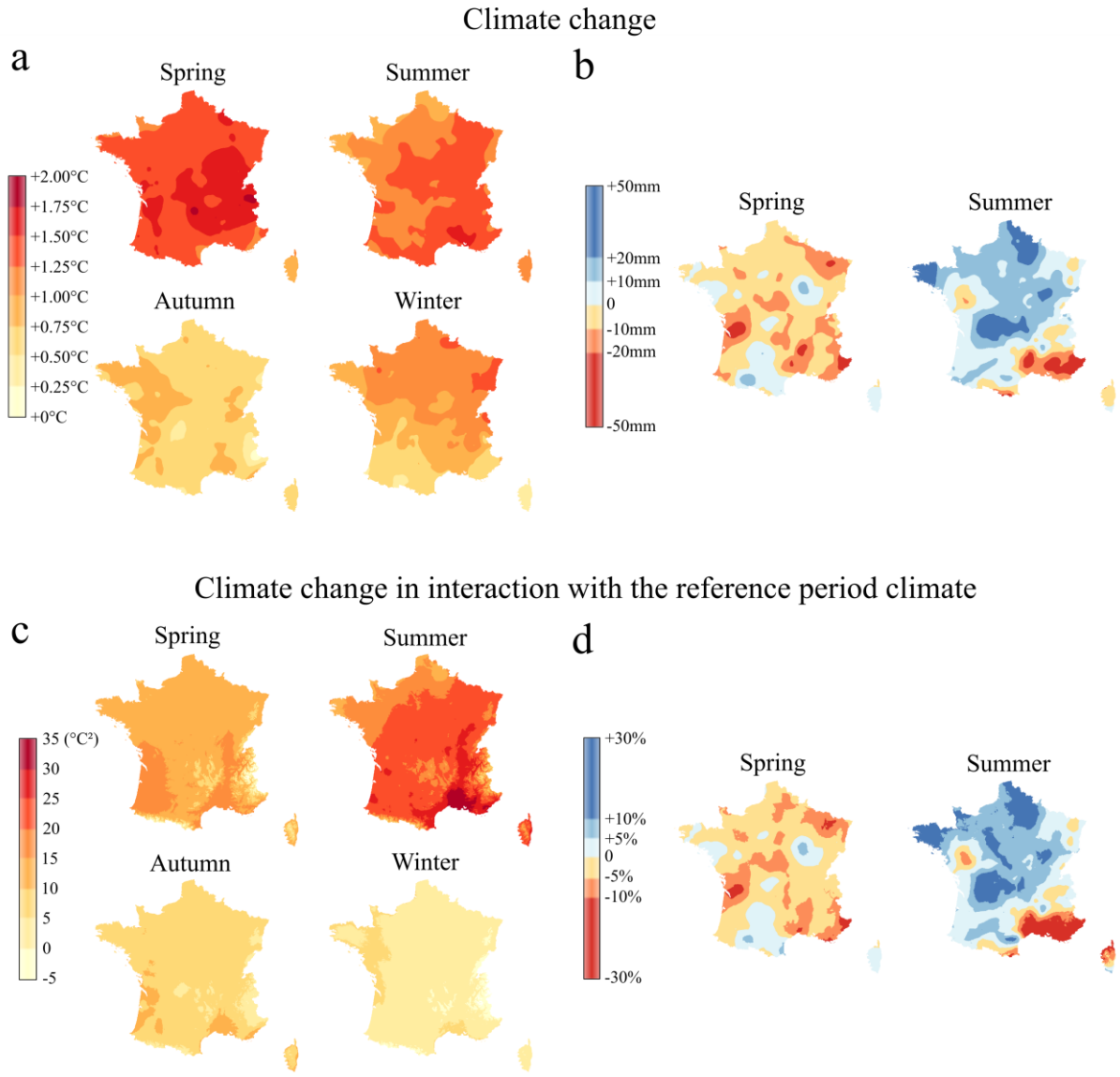


Figure 4.2: Spatial representations of climate change anomalies *per* season between the reference period and the 1988-2015 period for temperature (°C, **Figure 4.2a**) and rainfall (mm, **Figure 4.2b**). **Figure 4.2c** represents the interactions between reference-period temperatures and the evolution of temperature (°C). **Figure 4.2d** represents the relative evolution of rainfall (%) as compared to the average reference-period rainfall.

4.3.4 Statistical model

We used logistic regression to model the mortality status of each tree (0: alive, 1: dead) for the 12 species using the 36 candidate variables. Variable selection was performed for each

variable one after the other, with a forward procedure based on the maximum decrease in residual deviance (McCullagh and Nelder 1989). If the relation between a variable and the presence-absence of mortality was significant at the 0.05 level, the variable was kept in the model. Otherwise, the following variable in terms of decrease of the residual deviance was tested. We proceeded with the variable selection process until no variable added a significant deviance reduction. To assess the commonly observed U-shaped and bell-shaped response curves to tree size and competition intensity (Holzwarth et al. 2013), we tested tree stand attribute variables in their quadratic forms (Ter Braak and Looman 1986). Model quality was evaluated with the area (AUC) under the receiver operating characteristics (ROC) curve (Fielding and Bell 1997) and the True Skill Statistic (Allouche et al. 2006). We cross-validated the models using 80% of trees for calibration and 20% of randomly selected trees for validation. To evaluate the relative importance of each predictor in the models, we calculated the drop contribution of each variable (Marmion et al. 2009). The drop contribution value of a variable *vi* is the difference in explained deviance when the variable is dropped from the multivariate model:

$$DropContribution_{vi} = ResidualDeviance_{without_vi} - ResidualDeviance_{with_{vi}}$$

For each variable, we calculated the ratio of its drop contribution over the sum of the drop contributions of all the variables in the multivariate model, representing the *relative importance of the variable in the model (RI)*:

$$RelativeImportance_{vi} = \frac{DropContribution_{vi}}{\sum_{j=1}^{n} DropContribution_{vj}}$$

With:

$$n = number\ of\ variables\ in\ the\ model$$

$$vi = Variable\ i\ in\ the\ model$$

We also calculated and mapped the excess probability of mortality as compared to a climate-change-free context for each tree of each species. This value is the difference between predictions of probabilities of mortality from the model using all the selected variables, and predictions from a partial model where climate-change-related effects have been manually set to 0. In order to assess the importance of the sole effects of climate change on tree mortality, all the variables unrelated to climate change were set to their mean value for all the trees of the considered species (Muller and MacLehose 2014). We obtained a single value in %,

corresponding to the changes in the probability to find a tree that died as a consequence of climate change in the last 5 years in each plot where the species was present. We mapped and interpolated these values with ordinary kriging using ArGIS 10.5 to produce maps of excess probability of mortality *per* species.

4.4 Results

4.4.1 Model quality and predictability of background mortality

The AUC for the 12 mortality models varied from 0.78 to 0.90 (mean ± s.d.: 0.84 ± 0.04), and TSS from 0.44 to 0.69 (0.56 ± 0.08) in the calibration dataset (**Table 4.3)**. In the validation dataset, AUC varied from 0.75 to 0.91 (0.82 ± 0.05), and TSS from 0.42 to 0.69 (0.53 ± 0.10). The mean AUC of the gymnosperm models (0.85) was slightly but not significantly higher than that of the angiosperm models (0.83; p=0.46).

		Calibration		Validation	
	Species	**AUC**	**TSS**	**AUC**	**TSS**
Angiosperms	*Betula pendula*	0.80	0.47	0.78	0.43
	Carpinus betulus	0.84	0.54	0.75	0.42
	Fagus sylvatica	0.84	0.56	0.84	0.57
	Quercus petraea	0.90	0.69	0.86	0.62
	Quercus robur	0.83	0.57	0.88	0.64
	Robinia pseudoacacia	0.78	0.44	0.76	0.42
Gymnosperms	*Abies alba*	0.81	0.52	0.78	0.46
	Larix decidua	0.89	0.64	0.82	0.58
	Picea abies	0.83	0.54	0.80	0.44
	Pinus pinaster	0.88	0.63	0.83	0.57
	Pinus sylvestris	0.80	0.47	0.80	0.46
	Pseudotsuga menziesii	0.89	0.65	0.91	0.69
	Mean	0.84	0.56	0.82	0.53

Table 4.3: Performance of the mortality models for the 12 species in terms of AUC and TSS. Calibration was carried out on 80% of the trees, and validation on 20%.

4.4.2 Variables selected in the mortality models

The mortality models for the 12 species had 7.3 selected variables on average (**Table 4.4**). The number of selected variables for a given species varied from 3 for *Larix decidua* to 8 for 9 species (**Table 4.4**). The average relative importance (RI) of the variables highlighted that mortality was primarily driven by *tree status* and *stand attributes* variables. For all 12 species, at least one tree status variable and one stand attribute variable were selected when the model was set up (**Figure 4.3, Table 4.4**). Soil properties variables and reference-period-climate

variables were selected for 4 species each. Finally, climate change variables were selected for 9 species out of 12 (**Figure 4.3, Table 4.4).**

			Angiosperms						Gymnosperms					
	RI	**Nb**	Bepe	Cabe	Fasy	Qupe	Quro	Rops	Abal	Lade	Piab	Pipi	Pisy	Psme
Tree status	**48.3%**	**12**												
c13	8.6%	**7**	∪	↘	∪		∪		∪		∪		↘	
Relc13	39.7%	**12**	∪	↘	∪	∪	∪	∪	∪	∪	∪	∪	∪	∪
Stand attributes	**37.3%**	**12**												
BA	6.1%	**6**					∩		↗	↗	↗		↗	↗
NB	3.8%	**5**		∩			∪	∩				∪		∪
CC	0.7%	**3**	↗			↗						∪		
QMD	3.0%	**3**						↗	∩				∩	
Gini	5.1%	**9**	∩		∩	∩	∩	∩	∩		∩	∩		∩
PropBA	16.3%	**11**	∪	↗	∩	∩	∩	↘	∩		∩	↘	↘	∩
Nb_sp	2.3%	**3**						↗			∪		∪	
Logging intensity	4.0%	**8**												
Dist	1.4%	**3**		-		-			-					
Trails	1.9%	**3**	-		-								-	
Cut	0.7%	**2**						-			-			
Soil properties	1.1%	**4**												
Topo	0%	**0**												
AWC	0.3%	**1**										∩		
PW	0%	**0**												
TW	0%	**0**												
pH	0.3%	**1**		↗										
CN	0.5%	**2**	↘											↘
Reference period climate	4.1%	**5**												
$Tm_{win}6187$	0%	**0**												
$Tm_{spr}6187$	0.4%	**1**			↘									
$Tm_{sum}6187$	2.4%	**2**		↗		↗								
$Tm_{aut}6187$	1.3%	**2**			↗				↗					
$RF_{spr}6187$	0%	**0**												
$RF_{sum}6187$	0%	**0**												
Climate change intensity (H1)	0.8%	**1**												
$Tm_{win}evo$	0.8%	**1**	↘											
$Tm_{spr}evo$	0%	**0**												
$Tm_{sum}evo$	0%	**0**												
$Tm_{aut}evo$	0%	**0**												
$RF_{spr}evo$	0%	**0**												
$RF_{sum}evo$	0%	**0**												
Interaction between climate and climate change (H2)	4.5%	**11**												
$Tm_{win}Ref*Evo$	1.0%	**1**					↗							
$Tm_{spr}Ref*Evo$	0.1%	**1**												↗
$Tm_{sum}Ref*Evo$	1.6%	**5**					↗	↗		↗	↗			↗
$Tm_{aut}Ref*Evo$	0.3%	**1**										↗		
$RF_{spr}evo$ / $RF_{spr}Ref$	0.5%	**2**										↗	↘	
$RF_{sum}evo$ / $RF_{sum}Ref$	1.0%	**1**			↘									

Table 4.4: Responses of the 36 variables assessed for the 12 species. The ∪ symbol indicates a significant U-shaped response curve, the ∩ symbol a bell-shaped response curve, the ↘ and ↗ symbols indicate decreasing and increasing response curves, respectively. For qualitative variables (*Dist*, *Trails* and *Cut*), - symbols represent coefficient values indicating a significantly lower average mortality with increasing logging intensity. + symbols represent higher mortality with increasing logging intensity. No symbol at all indicates that the variable was not significant ($p > 0.05$). RI = Relative importance. *Nb* = total number of species for which the variable was

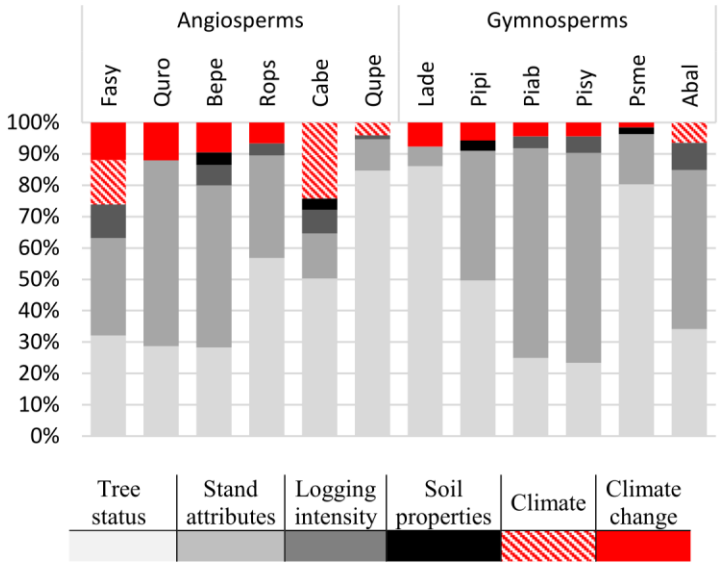


Figure 4.3: Relative importance (RI) of the variables *per* category for the mortality models of the 12 species. Species were sorted by decreasing RI of climate change effects inside each group.

4.4.3 Effects of tree status and stand attribute variables

Tree status variables were significant for all species (**Figure 4.3**). *RelCirc*, which indicates the dominance status of the tree, appeared to be the most significant of all of 36 variables, with a mean RI of 40% and significant values for all species. The effects of the *tree status* variables were the highest for *Larix decidua*, *Pseudotsuga menziesii* and *Quercus petraea*, with RI>80% (**Figure 4.3**). The response curves for *RelCirc* were U-shaped (11 species) or decreasing (*Carpinus betulus*), indicating a pattern of greater mortality for the most dominated trees within a stand and a slight new increase in mortality for the most dominant trees. This curve inversion occurred at an average value of 3.4, indicating that mortality increased again for the trees whose circumference was 3.4-fold the average circumference of the trees of the plot (see supplementary material **Table 4.6** and **Table 4.5** for a comparison with the amplitude of the variable *per* species). The observed trends for *Circ* were similar to those observed for *RelCirc*, with U-shaped responses for 5 species that also exhibited U-shaped responses to *RelCirc* (*Abies alba, Betula pendula, Fagus sylvatica, Picea abies,* and *Quercus robur*) and 2 species with decreasing response curves (*Carpinus betulus* and *Pinus sylvestris*). These responses indicated that the typical dead tree, regardless of the species, was a small and dominated individual. *Stand attributes* variables were significant for all species;

PropBA, *BA* and *Gini* were the most efficient variables with mean RI values of 16%, 6%, and 5%, respectively (**Table 4.4**). *PropBA*, which represented the mixture proportion of the stand, was significant for 11 species but with different responses according to the species. For 6 species, the maximum probabilities of mortality were reached for an average *ProbBA* of 55%, meaning that mixed stands with similar proportions of the target species and other species showed the highest mortality levels (Supplementary material, **table 4.6**). Decreasing mortality related to an increasing proportion of basal area occupied by the target species was observed for 3 species (*Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris*, and *Robinia pseudoacacia*). For these species, mortality was the highest in the stands where they were scarce. Significant responses of the species to *BA* concerned 6 species, with almost exclusively increasing response curves (**Table 4.4**), indicating higher mortality rates in the stands with the highest biomass and likely higher competition intensity, while only *Quercus robur* had a bell-shaped response curve for this variable. The Gini index of inequality of tree size was selected for 9 out of the 12 species (**Table 4.4**) with exclusively bell-shaped responses. This indicates a lower mortality in stands with very irregular and very regular stand structures (Supplementary material, **table 4.6**).

For 8 of the species, at least one of the three *Logging intensity* variables was significant (**Table 4.4**), with a homogeneous response corresponding to decreasing observed mortality with increasing logging intensity. The typical stand where dead trees were the most likely to be found was mixed in terms of species composition, had a high basal area, a structure corresponding to a transition between an even- and an uneven-aged stand, and a low logging intensity.

4.4.4 Effects of soil and climate conditions

Significant mortality responses to *soil properties* variables were scarce and of low relative importance, with RI values of 0.5% for *CN* and of 0.3% both for *pH* and *AWC*. The effects of the soil carbon-to-nitrogen ratio concerned *Betula pendula* and *Pseudotsuga menziesii*, with decreasing response curves corresponding to lower mortality rates in situations of low nitrogen availability. The effects of *pH* only concerned *Carpinus betulus*, with higher mortality rates on neutral to basic soils. *AWC* was only significant for *Pinus pinaster*, with a bell-shaped response curve. Finally, we did not identify any effect of waterlogging intensity or topography on tree mortality for any of the species. Temperature variables were significant for 4 species, with higher mortality rates for high values of $Tm_{sum}6187$, particularly for *Carpinus betulus* and to a lesser extent for *Quercus petraea*, and for high values of $Tm_{aut}6187$

for *Abies alba* and *Fagus sylvatica* (**Table 4.4**), indicating a higher mortality rate when temperatures were high. We also highlighted decreasing mortality rates with increasing $Tm_{spr}6187$ for *Fagus sylvatica.* Conversely, we did not highlight any effect of rainfall.

4.4.5 Effects of climate change

Climate change variables were significant for 9 species out of 12, with an average RI of 5.3% (**Table 4.4**). 11 of the 12 climate change variables selected in the models were interactions between the reference-period climate and climate change (**Table 4.4**, **Figure 4.4a**). This indicates that for a given warming or changes in rainfall regimes, the probabilities of mortality are higher in the warmest or driest areas of the species range for these species. With 6 species concerned, the interactions between temperature increase and mean temperature were the preponderant climate-change-related effects in our models, with consistently increasing mortality in the warmest and most warming areas in spring and summer (*Quercus robur*, *Larix decidua*, *Robinia pseudoacacia*, *Picea abies*, and *Pseudotsuga menziesii*), fall (*Pinus pinaster*), and winter (*Quercus robur*). *Betula pendula* exhibited a different response to temperature than all the other species, with a decreasing mortality rate with increasing winter temperature. Effects of changes in relative rainfall amounts were found on three species (**Figure 4.4**): mortality increased with decreasing relative rainfall in summer for *Fagus sylvatica*, in spring for *Pinus sylvestris*, and slightly increased with increasing relative spring rainfall for *Pinus pinaster*. Effects of changes in temperature or rainfall without an interaction with climate variables were only found on *Betula pendula* (**Figure 4.4**).

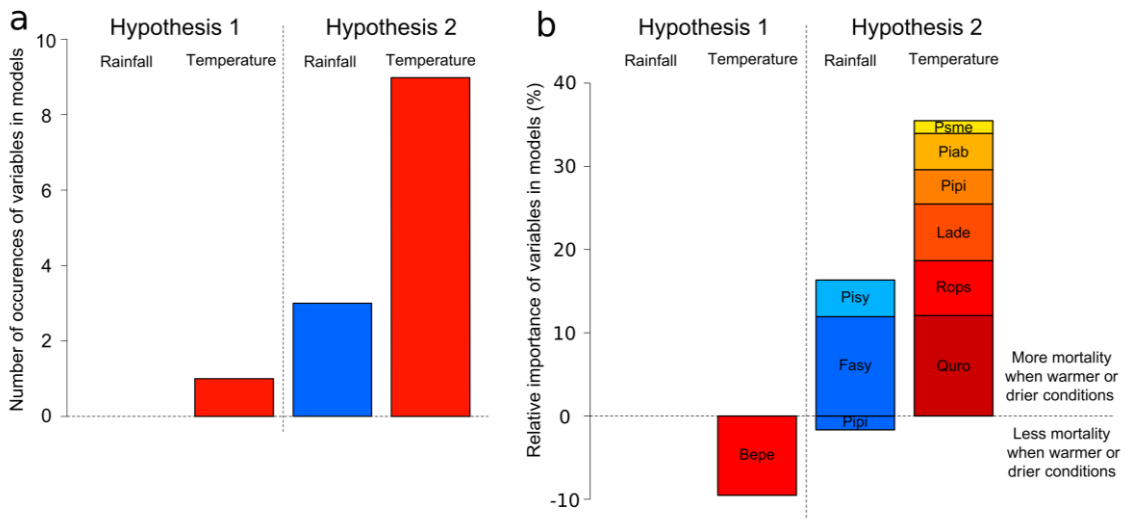


Figure 4.4: Number of occurrences (**a**) and cumulated relative importance (**b**, %) of climate-change-related variables corresponding to hypotheses H1 and H2 for the 12 species. In **figure 4.4b**, relative importance values are above zero when warmer or drier ecological conditions increase tree mortality, and below zero when they decrease tree mortality. The cumulated RI (4b) indicates the contribution of each species (see Table 1 for the corresponding species name).

4.4.6 Comparing the vulnerability of species to climate change

We assessed the importance of the effects of climate change on background tree mortality in each plot by calculating the excess probability of mortality as compared to a climate-change-free context for each species **(Figure 4.5).** The species whose climate-change-related excess probability of mortality was the highest were *Robinia pseudoacacia* (mean = +1.80%/5years), *Picea abies* (+0.98%/5years), and *Quercus robur* (+0.69%/5years). *Pinus pinaster*, *Pseudotsuga menziesii* and *Larix decidua* had comparable values (with means of +0.37%/5years, +0.30%/5years and +0.29%/5years, respectively). *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* both had mean values close to zero (+0.14%/5years and -0.05%/5years, respectively). As for *Betula pendula*, the mean value reached -0.64%/5years.

Finally, we mapped the changes in the probability of mortality induced by climate change at the plot level for the 9 sensitive species (**Figure4.6**). For four species (*Fagus*

sylvatica, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* and *Robinia pseudoacacia*), the highest excess probability of mortality rates were reached in the southeastern part of their range where both temperature and temperature changes were high. For the three mountainous species (*Picea abies*, *Larix decidua*, and *Pseudotsuga menziesii*), the greatest excesses of probability of mortality rates were observed in lowland areas, where the average reference period temperature was higher than at high altitudes. Two other species exhibited different predicted patterns of mortality, with increasing mortality in the northern part of the range for *Pinus pinaster vs.* decreasing mortality for *Betula pendula*. For *Pinus pinaster*, this effect could be explained by important differences in management practices between the south-west of France, where this species is widely used for timber production in mono-specific even-aged plantations, and other parts of its distribution area, where this species can be found in mixed, uneven-aged forests.

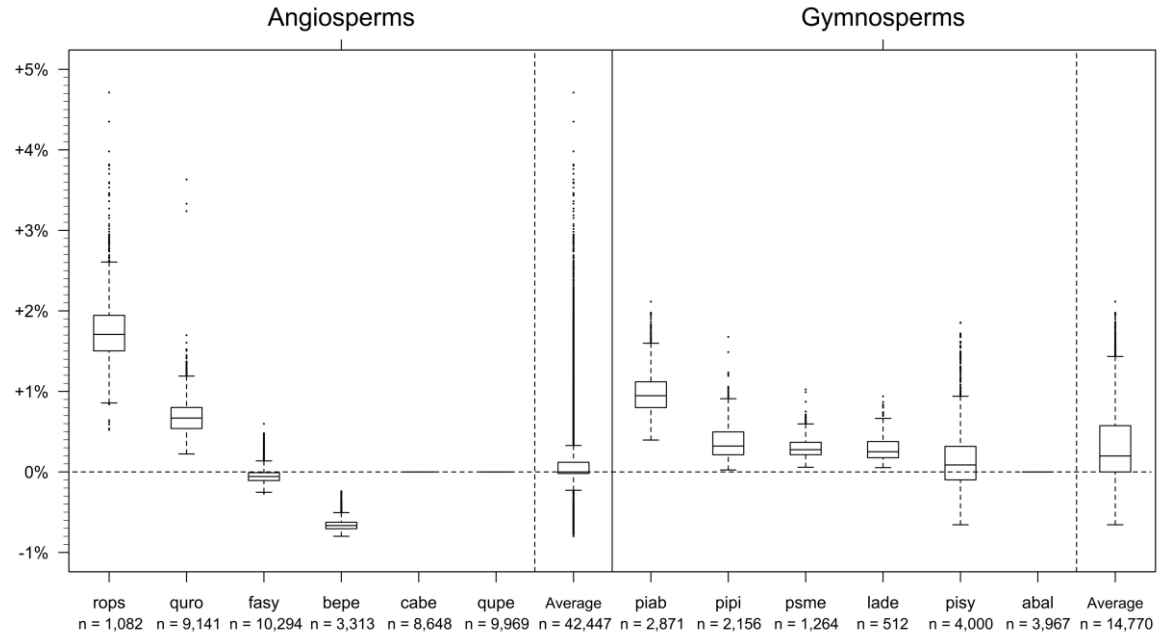


Figure 4.5: **Excess probability of mortality (%) as compared to a climate-change-free context for the 12 species**. The climate-change-related excess probability of mortality was calculated as the difference between predicted values from the full model and a partial model in which climate-change-related effects had been set to 0. In order to assess the significance of the sole climate change effects on tree mortality, all the variables unrelated to climate change were set to their mean value for all the trees of the considered species, while qualitative variables were set to their most frequent value. The upper and lower boundaries of the boxplots represent the 25th and 75th percentiles, respectively, and the central line represents the median. (see Table 1 for the corresponding species names).

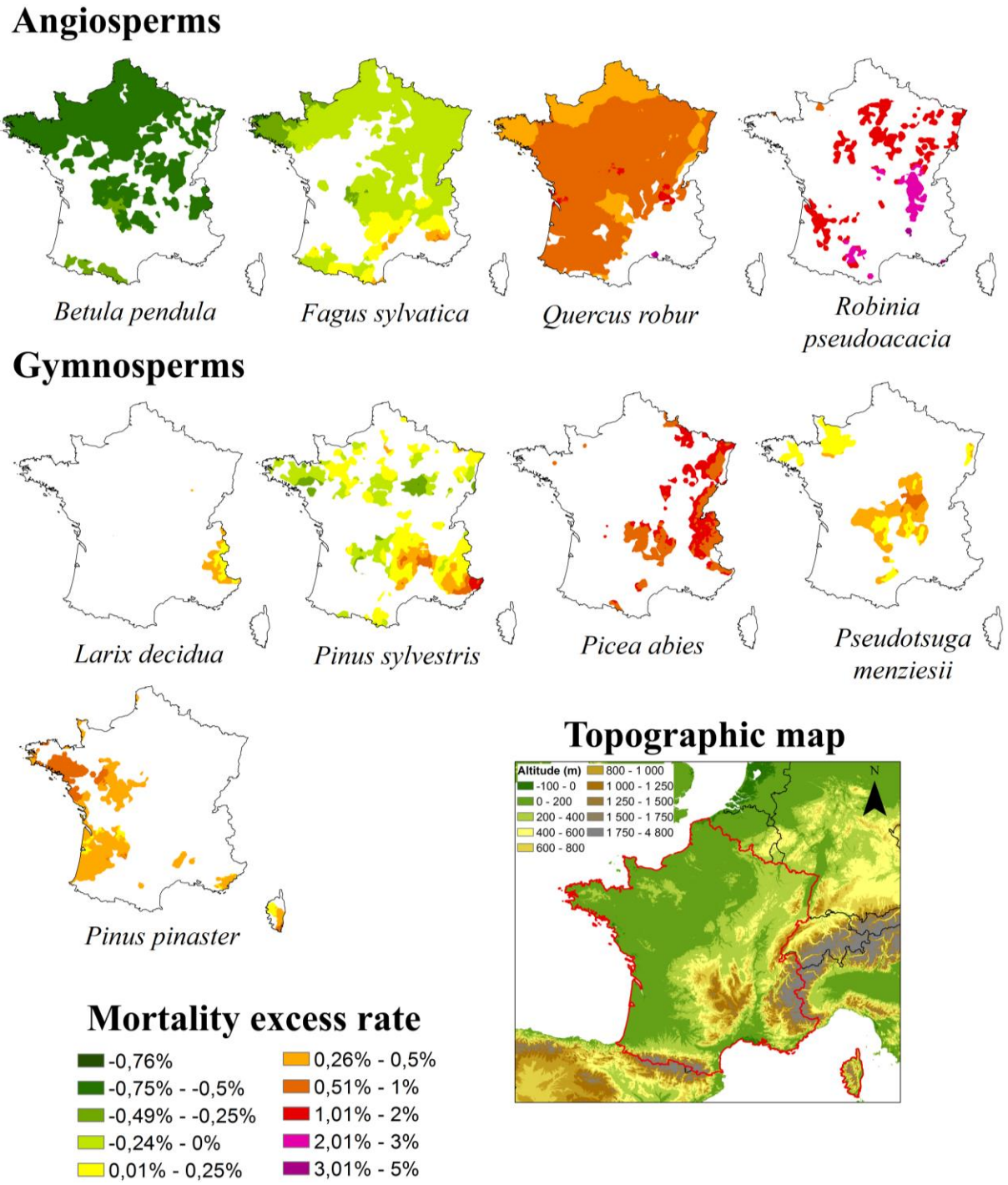


Figure 4.6: Climate-change-related excess probability of mortality for the 9 species sensitive to its effects. When changes in temperature and rainfall led to higher mortality, the excess mortality rate is positive (represented by warm colors) and negative when they led to lower mortality (represented by cold colors). Spatial representations were limited to the current distribution area of the species, obtained with indicator kriging using the presence/absence of the species extracted from the National Geographic Institute database

4.5 Discussion

4.5.1 Links between climate change and background tree mortality

Our results indicate an influence of recent climate change for two thirds of the most common European tree species. Among the 12 species we studied, 6 were specifically monitored at the European scale between 1992 and 2017 as part of the ICP Forests (level 1) damage survey (Michel and Seidling 2017). Significant increases in defoliation rates were recorded over that period, up to +30% for *Pinus pinaster*, *Quercus robur* and *Quercus petraea*, +20% for *Fagus sylvatica*, and +10% for *Picea abies*. These increases were greater in the Iberian peninsula (Carnicer et al. 2011). At the European scale, different studies characterized the potential range shifts of the major tree species in the next decades. Upward and poleward shifts were forecast for most European species, with potential range shifts from low to high altitudes and latitudes, with very different projected intensities of changes depending on species (Dyderski et al. 2018). However, forecasts from climate envelope models are characterized by substantial variability and uncertainties between the different models (Cheaib et al. 2012). Our study highlights a link between tree mortality and climate change, which corroborates observations of increasing mortality rates and modeling studies demonstrating species shifts toward higher latitudes or altitudes.

4.5.2 Increased vulnerability of species toward the warm edges of their distribution

For 8 out of 9 species we identified as sensitive to climate change, the effects of changes in temperature and rainfall regimes on tree mortality were amplified towards the warm edges of the species distribution area, corroborating our hypothesis H2.

Since the beginning of the 21st century, several dieback events and trends of tree growth decline have been reported in the whole Mediterranean region as a consequence of important droughts and heat waves (Breda et al. 2006). In south-west France, where *Quercus robur* grows close to the warm edge of its distribution range, its abundance decreased with decreasing water availability, while the abundance of *Quercus ilex*, a xeric species for which the region represents the cold range of distribution, remained constant (Urli et al. 2015). From a physiological viewpoint, *Quercus robur* appeared to be much more vulnerable to xylem cavitation than *Quercus ilex*, suggesting important demographic changes and a future replacement of *Quercus robur* by *Quercus ilex* with increasing warming and drought

frequencies. In terms of mortality events, *Pinus sylvestris* mortality rates were also found to be abnormally high in a Swiss valley, where it evolves close to the dry edges of its distribution range (Rigling et al. 2013). Similarly, in Spain, *Fagus sylvatica* stands located in one of their southernmost distribution range are being progressively replaced by *Quercus ilex*, for which recruitment rates up to 3-fold higher than *Fagus sylvatica* were measured (Peñuelas et al. 2007).

Along altitudinal gradients, different responses of mountain tree species to climate change were expected with potential improved ecological suitability at high altitudes, where cold is the growth-limiting factor, and increased vulnerability at low altitudes where warmth and water availability are the limiting factors (Niinemets 2010). Such trends were previously evidenced in terms of growth decline at low altitudes for several European coniferous species (Charru et al. 2017).

However, these observations of increased climate-change-related mortality towards the warm edges of the species ranges either occurred after extreme drought events (Breda et al. 2006) or concerned specific species and sites located at the very warm end of the species range (Vilà-Cabrera et al. 2011, Rigling et al. 2013, Urli et al. 2015). The present study evidences maximum climate-change-related mortality at the warmest and driest part of the species distribution ranges, corresponding to the southernmost part of the studied area, for *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Robinia pseudoacacia*, *Pinus sylvestris*, and *Pseudotsuga menziesii*, and at the lowest altitudes of the distribution ranges of *Picea abies* and *Larix decidua*. We showed that these mortality increases were not only limited to particular ecological contexts, but concerned 7 of the most common European tree species scattered across large areas.

4.5.3 A possible decreasing mortality rate in response to climate change toward the cold edge of the species distribution range

For several species, we highlighted mortality decreases in response to climate change across their whole distribution ranges (*Betula pendula*) or in specific areas (*Fagus sylvatica, Pinus sylvestris*). For *Betula pendula*, we detected decreasing mortality with increasing winter temperatures. This trend is consistent with growth increases observed in western Siberia between the late 19th century and the early 21st century in response to longer vegetation periods and mean temperature increases (Kharuk et al. 2014). Identically, forecasts for 2100 in Finland indicate growth increases for *Betula pendula* in parallel with decreases for *Picea*

abies and *Pinus sylvestris* (Kellomäki et al. 2018). In southern France, the distribution of *Betula pendula* is limited to cold and moist sites where the available water content is high (Rameau et al. 1989). In this context, increasing temperatures in the absence of water deficit could result in mortality rate decreases.

While *Fagus sylvatica* is usually considered as a drought-sensitive species in terms of ecophysiological adaptation strategies (Zapater et al. 2013), our results showed that, except in the south-east of France, changes in rainfall regimes had globally benefited this species, with rainfall increases leading to mortality decreases across a large part of its distribution range. To a lesser extent, owing to spring rainfall increases observed in central and western France since 1961, we also highlighted *Pinus sylvestris* mortality decreases in these areas.

4.5.4 Species apparently insensitive to changes in temperature and rainfall

We did not highlight any climate-change-related effects on the mortality of *Carpinus betulus*, *Abies alba*, or *Quercus petraea*. *Carpinus betulus* is considered as a drought-sensitive species from an ecological viewpoint (Zapater et al. 2013). However, the current distribution of this species in France corresponds to the core of its climate envelope, while the warm edges of its distribution range are located at lower latitudes (Sikkema et al. 2016). For *Abies alba,* substantial growth decreases were highlighted in France at low altitudes and increases at high altitudes, suggesting increased vulnerability at the warm edge of the species range (Lebourgeois et al. 2010). However, forecasts from climate envelope models only revealed very limited extinction areas of this species by the year 2061-2080, and important potential range expansion areas (Dyderski et al. 2018). Finally, while both *Quercus petraea* and *Quercus robur* are considered to be similarly tolerant to water shortage due to their ability to develop deep fine-root systems (Bréda et al. 1993, Epron and Dreyer 1993), the deleterious climate-change-related effects we highlighted only concerned *Quercus robur*.

Although we did not highlight any climate change effects on these three species, they responded significantly to average temperatures in the models, indicating that probabilities of mortality were higher in the warmest parts of their distribution ranges. Therefore, future temperature increases might trigger a climate change response from these species.

4.5.5 Competition-related effects

Consistently with previous background mortality studies, we found that the effects of tree and stand attributes, which characterize the effects of competition and tree development stage, were the preponderant drivers of background mortality (Ruiz-Benito et al. 2013, Zhang et al. 2015). These effects reflect the self-thinning-related mortality observed in all stands, that can induce up to a 95% decrease of the total number of trees within a given species diameter range, as evidenced in pure even-aged stands in France (Charru et al. 2012). These results indicate that competition-related effects are essential in tree mortality modeling studies to avoid confusion with other factors.

4.5.6 New insights into the link between stand attributes and background tree mortality

The U-shaped relationship between tree circumference or relative circumference and the probabilities of mortality, previously only observed in native American forests (Lines et al. 2010) and in old-growth coniferous European forests (Monserud and Sterba 1999), can be highlighted on most European tree species when a large dataset exhaustively covering tree size gradients is used. Additionally, we highlighted that the probability of tree mortality was influenced by the tree size distribution within the stand and by species composition. These factors had been previously assessed only for a limited number of species, in particular biomes (Fridman and Stahl 2001, Eid and Oyen 2003). The present study demonstrates that the use of these indicators should be strongly considered in future mortality studies.

4.5.7 The importance of accounting for forest harvest intensity

Large-scale studies addressing tree mortality based on forest inventories face the problem of forest harvesting practices. In Europe, these practices imply the removal of dead and declining trees, resulting in a lower number of observed dead trees where logging intensity is high (Nyland 2016). In western and central Europe, forests have been intensively managed for centuries while some areas remained unmanaged for different reasons, mainly because they were inaccessible (Hermy and Verheyen 2007). We took into account variations in logging intensity to remove potential confounding factors in the models. We found that logging intensity was a critical parameter to be taken into account in mortality studies. However, due to the difficulty in accurately accounting for logging intensity in inventory data, the

proportion of dead trees was probably underestimated both in inventory databases and in our calculations.

4.6 Conclusion

The present study provides an overview of the way recent climate change differentially impacts the mortality rates of the main European forest tree species and how this effect varies along heat and drought gradients. We also highlighted a high spatial variability of the responses, with mostly negative effects of climate warming and drying, but also sometimes positive effects linked to winter warming or rainfall increases. Forecasts from climate envelope models showed potential range shifts from low to high altitudes and latitudes for European species (Cheaib et al. 2012, Dyderski et al. 2018). Our large-scale statistical study shows that a large number of European tree species is concerned by increased climate-change-related mortality toward the warm edges of their species distribution range.

With model projections by 2100 of temperature increases ranging between +2.0°C and +4.9°C as compared to the 1960-2010 period (Raftery et al. 2017), the impact of climate change on tree mortality is expected to rise, suggesting important changes in future forest species composition toward the warm edges of the species ranges, with a progressive replacement by more xeric Mediterranean species. The identification of areas where climate-change-related excess mortality has already occurred opens promising prospects for the monitoring of climate change effects and the adaptation of silvicultural practices in the near future.

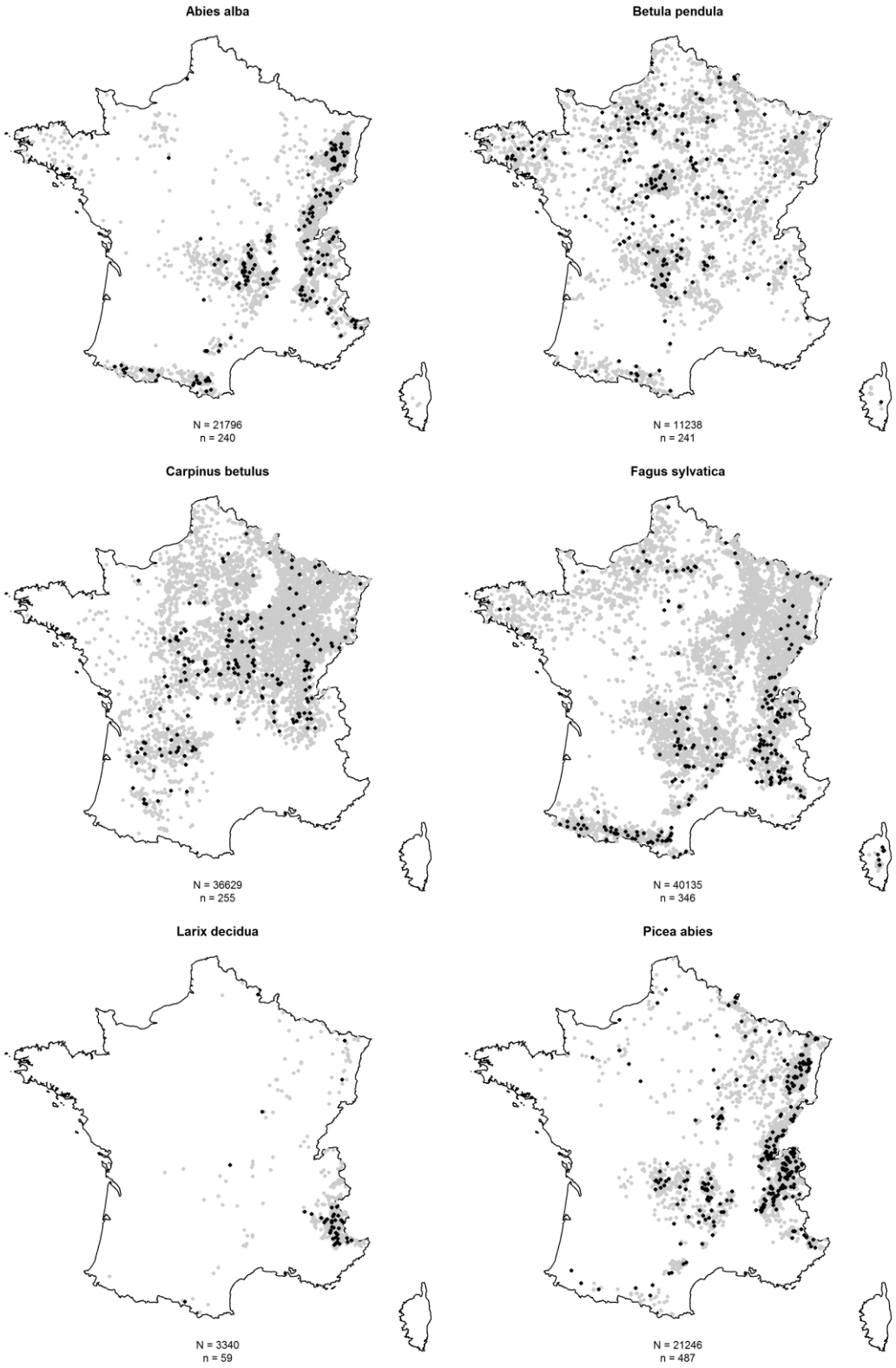
4.7 Supplementary Information

4.7.1 Details about the survey periods used for modeling.

The NFI survey with the current protocol started in 2005, but different changes in the protocol occurred. In 2005 and 2006, trees were considered to be dead if they were unlikely to survive more than one year. From 2007 to 2015, every tree without any visible living part above 1.30 m height was considered to be dead. Moreover, the sampling protocol with concentric circles was applied to all living trees from 2005 to 2015 and to dead trees from 2009 to 2015. Therefore, from 2005 to 2008, dead trees were measured within the full 15-m circle, regardless of their diameter, resulting in a significant drop in the proportion of dead trees

between the 2005-2008 and 2009-2015 periods. Due to these significant changes in the sampling protocol, we chose to exclude the years 2005 - 2008, and to keep the data from the 2009-2015 period.

4.7.2 Supplementary figures and tables



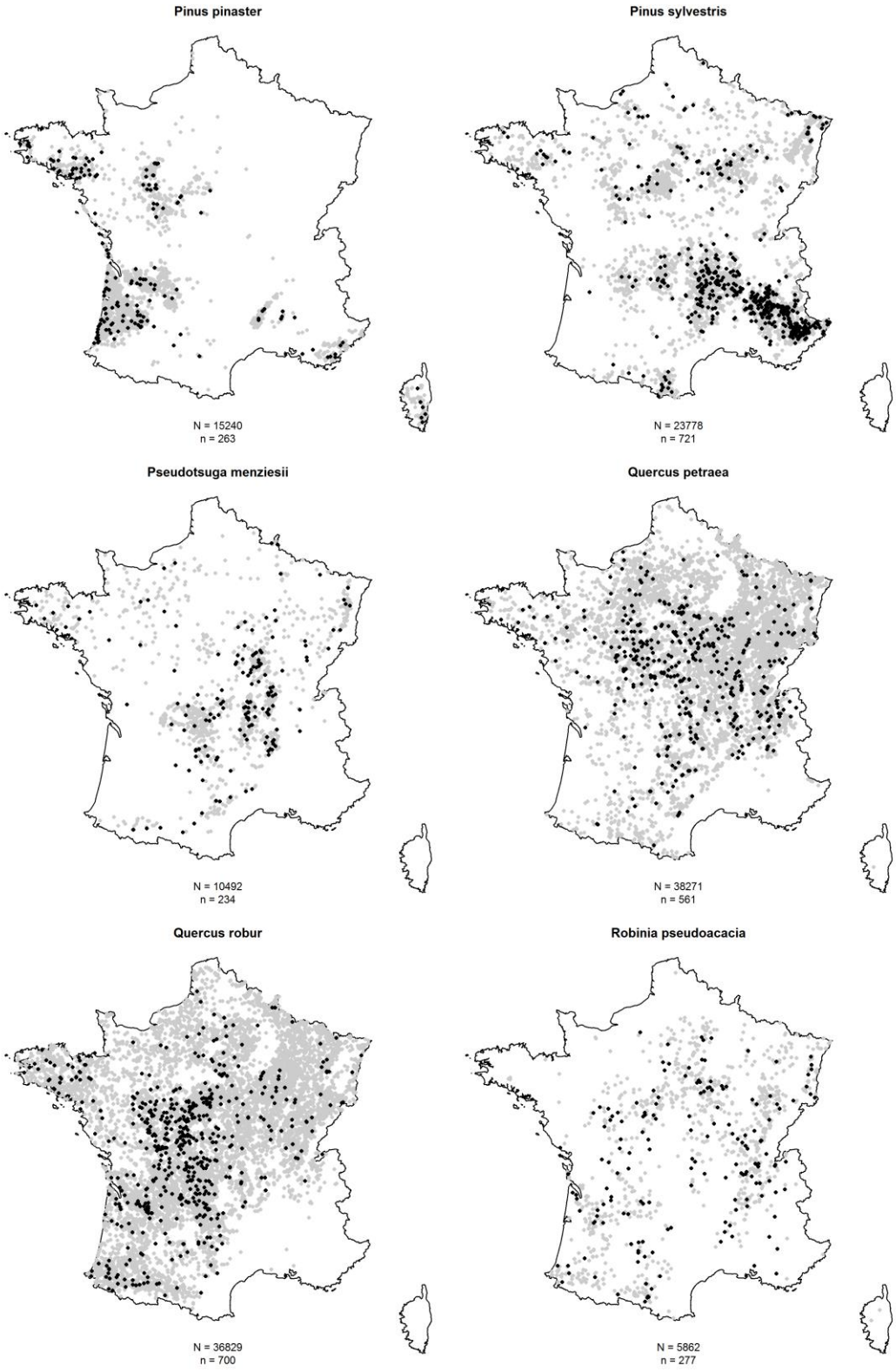


Figure 4.7: Localization of the forest plots with living (gray) and dead (black) trees for the 12 studied species. N = total number of trees of the considered species. n = number of dead trees.

	Abies alba	Betula pendula	Carpinus betulus	Fagus sylvatica	Larix decidua	Picea abies	Pinus pinaster	Pinus sylvestris	Pseudotsuga menziesii	Quercus petraea	Quercus robur	Robinia pseudoacacia
c13	96	43	38	76	98	89	89	82	97	91	100	46
	(24 - 244)	(24 - 147)	(24 - 144)	(24 - 243)	(25 - 243.02)	(25 - 221)	(24 - 221)	(25 - 186)	(25 - 207)	(24 - 244)	(24 - 251)	(24 - 157.62)
Relc13	1,21	0,96	0,81	1,11	1,22	1,15	1,13	1,25	1,12	1,3	1,42	1
	(0.33 - 3.62)	(0.4 - 2.6)	(0.37 - 2.37)	(0.35 - 3.8)	(0.39 - 3.62)	(0.39 - 3.44)	(0.53 - 3.89)	(0.46 - 3.37)	(0.45 - 2.89)	(0.45 - 4.38)	(0.45 - 4.73)	(0.41 - 2.76)
BA	40	24	28	32	31	39	25	31	35	27	26	25
	(9 - 82)	(4 - 58)	(7 - 55)	(6 - 71)	(5 - 74)	(8 - 90)	(3 - 70)	(5 - 70)	(4 - 86)	(6 - 55)	(5 - 57)	(3 - 68)
NB	761	1061	1069	800	621	812	668	874	619	748	720	1100
	(134 - 2660)	(132 - 2769)	(156 - 3006)	(82 - 3173)	(68 - 2741)	(124 - 2721)	(71 - 2908)	(118 - 3006)	(131 - 2230)	(71 - 2706)	(68 - 2412)	(175 - 2849)
CC	90	90	90	90	80	81	70	90	90	90	90	90
	(45 - 100)	(30 - 100)	(45 - 100)	(36 - 100)	(18 - 100)	(30 - 100)	(20 - 100)	(30 - 100)	(40 - 100)	(40 - 100)	(30 - 100)	(30 - 100)
QMD	0,92	0,5	0,55	0,8	1,04	0,86	0,88	0,71	1,09	0,79	0,81	0,5
	(0.26 - 4.25)	(0.22 - 2.9)	(0.22 - 2.99)	(0.21 - 6.12)	(0.26 - 5.59)	(0.26 - 4.18)	(0.24 - 5.03)	(0.22 - 3.63)	(0.28 - 4.42)	(0.23 - 6.3)	(0.24 - 6.44)	(0.21 - 2.48)
Gini	0,24	0,23	0,29	0,24	0,21	0,2	0,14	0,21	0,15	0,23	0,25	0,24
	(0.08 - 0.41)	(0.05 - 0.43)	(0.08 - 0.46)	(0.06 - 0.42)	(0.04 - 0.4)	(0.06 - 0.4)	(0.03 - 0.4)	(0.06 - 0.38)	(0.04 - 0.37)	(0.05 - 0.43)	(0.05 - 0.44)	(0.06 - 0.42)
propBA	0,73	0,35	0,4	0,66	0,88	0,79	0,96	0,76	0,92	0,71	0,6	0,61
	(0.04 - 1)	(0.02 - 1)	(0.03 - 1)	(0.03 - 1)	(0.06 - 1)	(0.05 - 1)	(0.1 - 1)	(0.05 - 1)	(0.08 - 1)	(0.06 - 1)	(0.04 - 1)	(0.02 - 1)
Nb_sp	3	3	3	3	2	2	1	2	2	3	3	3
	(1 - 7)	(1 - 7)	(1 - 7)	(1 - 7)	(1 - 6)	(1 - 7)	(1 - 5)	(1 - 7)	(1 - 6)	(1 - 7)	(1 - 7)	(1 - 7)
AWC	58	91	88	56	44	67	83	54	79	79	93	87
	(0 - 133)	(6 - 133)	(9 - 133)	(0 - 133)	(0 - 129)	(0 - 133)	(5 - 132)	(5 - 130)	(17 - 133)	(6 - 133)	(15 - 133)	(12 - 133)
PW	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	(0 - 0.03)	(0 - 0.06)	(0 - 0.04)	(0 - 0.04)	(0 - 0.02)	(0 - 0.05)	(0 - 0.03)	(0 - 0.04)	(0 - 0.04)	(0 - 0.03)	(0 - 0.05)	(0 - 0.05)
TW	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	(0 - 0.03)	(0 - 0.06)	(0 - 0.04)	(0 - 0.03)	(0 - 0.02)	(0 - 0.05)	(0 - 0.03)	(0 - 0.04)	(0 - 0.04)	(0 - 0.03)	(0 - 0.05)	(0 - 0.05)
pH	5,2	4,9	6,1	5,8	6,8	5,6	4,3	6,2	5	5,3	5,7	6,4
	(3 - 7.4)	(3 - 7.2)	(4.3 - 7.2)	(3 - 7.9)	(3.1 - 8.2)	(3 - 7.3)	(3.2 - 7.7)	(3 - 8.3)	(3 - 6.8)	(3 - 7.3)	(3.7 - 7.2)	(4.3 - 7.4)
CN	17,6	19,1	11,9	14,9	17,4	16,1	28,8	18,3	17,3	16,7	14,7	11,4
	(10 - 31)	(10 - 32)	(10 - 23.1)	(10 - 30.7)	(10 - 36)	(10 - 31)	(10.6 - 36.5)	(10 - 33.4)	(10 - 28.7)	(10 - 30.4)	(10 - 29.7)	(10 - 22.2)
$Tm_{win}6187$	0,2	3,1	2,4	1,3	-1,7	0	5,9	1,8	2,1	2,7	3,5	3,1
	(-2.6 - 4.8)	(-1.4 - 5.8)	(0.3 - 5.9)	(-2.2 - 5.5)	(-4.4 - 2.8)	(-3.6 - 3.9)	(3.4 - 8.1)	(-1.3 - 5.3)	(-0.6 - 5.4)	(0.2 - 5.5)	(0.9 - 6.8)	(0.9 - 6.9)
$Tm_{spr}6187$	6,3	8,8	8,9	7,7	3,2	6,3	11,1	7,9	8,1	8,9	9,4	9,5
	(2.7 - 9.5)	(3.9 - 10.3)	(7.1 - 11.3)	(3.2 - 10.3)	(0.2 - 8.8)	(2.2 - 9.4)	(7.6 - 12)	(3.4 - 10.8)	(5.1 - 10.5)	(6 - 10.9)	(6.9 - 11.6)	(7.8 - 11.8)
$Tm_{sum}6187$	15	16,7	17,1	16	12,4	15	19	16,6	16,4	17	17,5	17,8
	(11.1 - 18)	(12.6 - 18.5)	(15.5 - 19.4)	(11.8 - 18.5)	(9.3 - 17.4)	(11.2 - 17.8)	(15.9 - 21.2)	(12.4 - 19.6)	(13.7 - 18.7)	(14.7 - 19.2)	(15.2 - 19.5)	(16.2 - 20.3)
$Tm_{aut}6187$	8,5	10,7	10,5	9,5	6,5	8,5	13,3	10	10,1	10,6	11,2	11,2
	(5.8 - 11.8)	(6.7 - 12.6)	(9 - 13.3)	(6.1 - 12.6)	(3.8 - 10.5)	(5.3 - 11.4)	(10.9 - 15)	(6.6 - 12.9)	(7.3 - 12.7)	(8.5 - 13.1)	(9.1 - 14)	(9.5 - 14.1)
$RF_{spr}6187$	315	208	210	278	238	329	220	236	251	204	209	212
	(188 - 546)	(147 - 452)	(149 - 398)	(158 - 559)	(172 - 435)	(177 - 518)	(157 - 351)	(156 - 481)	(156 - 425)	(145 - 402)	(147 - 379)	(148 - 369)
$RF_{sum}6187$	276	182	197	233	219	294	157	195	216	188	175	186
	(149 - 466)	(122 - 357)	(135 - 352)	(123 - 466)	(160 - 404)	(167 - 504)	(61 - 218)	(130 - 336)	(128 - 353)	(131 - 347)	(122 - 298)	(126 - 308)
$Tm_{win}Evo$	0,92	0,94	0,98	0,94	0,6	1,02	0,59	0,81	0,86	0,95	0,9	0,92
	(0.31 - 1.34)	(0.32 - 1.31)	(0.39 - 1.32)	(0.25 - 1.34)	(0.39 - 1.26)	(0.4 - 1.33)	(0.28 - 1.15)	(0.32 - 1.3)	(0.38 - 1.28)	(0.4 - 1.32)	(0.34 - 1.29)	(0.26 - 1.31)
$Tm_{spr}Evo$	1,69	1,55	1,63	1,65	1,74	1,72	1,54	1,62	1,65	1,61	1,59	1,6
	(1.32 - 2.08)	(1.25 - 2.02)	(1.31 - 1.99)	(1.21 - 2.06)	(1.39 - 2.03)	(1.35 - 2.12)	(0.97 - 1.77)	(1.3 - 2)	(1.29 - 2.04)	(1.29 - 2.03)	(1.27 - 1.89)	(1.33 - 1.98)
$Tm_{sum}Evo$	1,49	1,42	1,49	1,48	1,6	1,51	1,32	1,52	1,47	1,47	1,42	1,45
	(1.14 - 1.76)	(0.99 - 1.73)	(1.18 - 1.72)	(1.06 - 1.81)	(1.33 - 1.8)	(1.27 - 1.81)	(1.01 - 1.73)	(1.08 - 1.83)	(0.97 - 1.71)	(1.07 - 1.71)	(0.99 - 1.7)	(1.2 - 1.73)
$Tm_{aut}Evo$	0,72	0,81	0,8	0,76	0,57	0,75	0,74	0,73	0,74	0,81	0,78	0,78
	(0.41 - 1.09)	(0.39 - 1.12)	(0.43 - 1.12)	(0.4 - 1.11)	(0.26 - 1.06)	(0.4 - 1.12)	(0.43 - 1.12)	(0.32 - 1.11)	(0.34 - 1.1)	(0.45 - 1.12)	(0.38 - 1.12)	(0.42 - 1.13)
$RF_{spr}Evo$	-5,3	1,6	1,8	-2,5	-6,5	-2,8	-2,9	-5,7	0,5	0,5	1,8	0,2
	(-46,5 - 24,4)	(-22,9 - 27,3)	(-20,2 - 25,7)	(-44,7 - 26,7)	(-56,7 - 16,5)	(-41,6 - 25,8)	(-36 - 22,8)	(-56,7 - 24,5)	(-41,6 - 31,2)	(-26,8 - 25,3)	(-27,1 - 27,5)	(-30,9 - 24,7)
$RF_{sum}Evo$	11,3	19	18,8	11,7	-11,6	13,5	-0,1	2,5	20,1	18,7	17,6	12,8
	(-44,8 - 43,6)	(-17,9 - 50,4)	(-6,6 - 42,3)	(-40,6 - 45,2)	(-58,3 - 33,9)	(-40,4 - 48,3)	(-38,8 - 34,3)	(-52,2 - 42,5)	(-21,7 - 53,3)	(-16 - 42,9)	(-13,8 - 47,8)	(-19,6 - 40,3)

Table 4.5: median, 1st and 99th centile values of the potential explanatory variables for the 12 species.

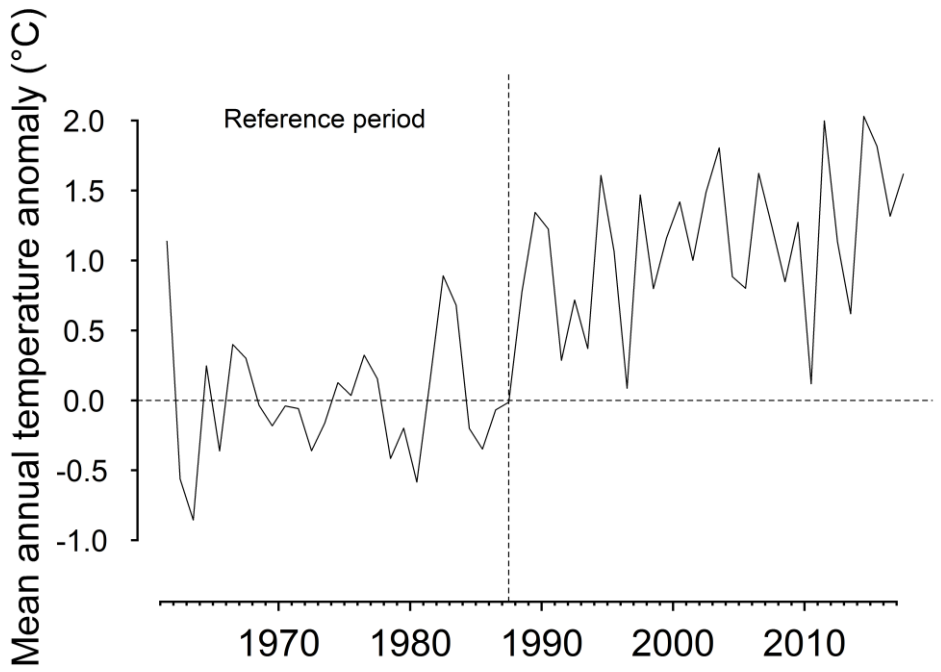


Figure 4.8: Yearly temperature deviation between 1961 and 2017 as compared to the mean temperature of the 1961-1987 period (°C) in France. Temperatures were extracted from each NFI plot and averaged yearly. We calculated the difference between yearly temperatures and the average 1961-1987 temperature. The average value for the 1988-2015 period was +1.1°C as compared to the average 1961-1987 temperature.

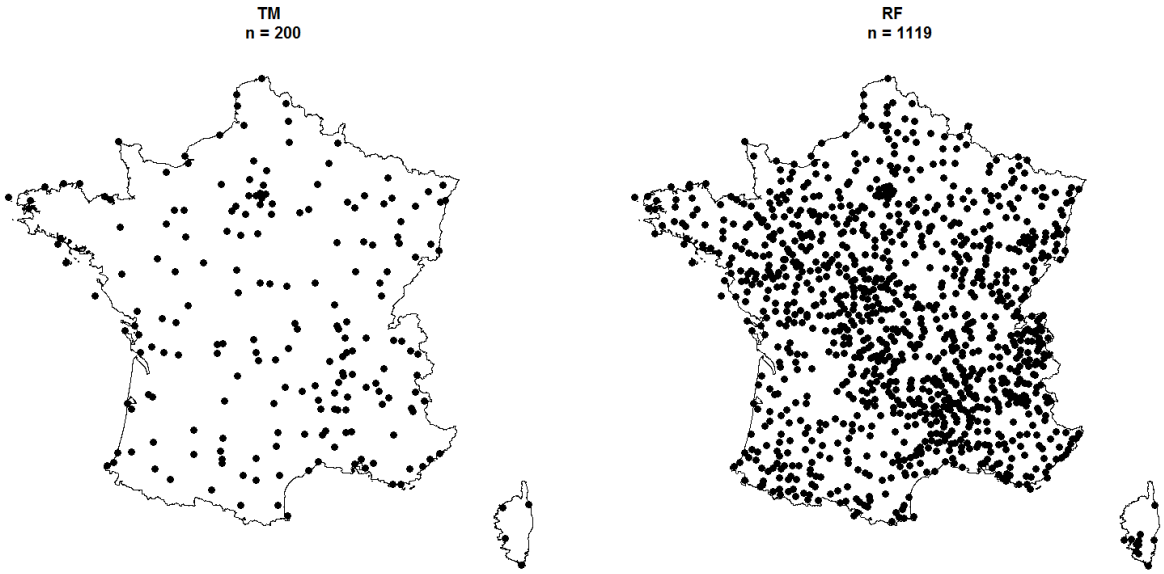


Figure 4.9: Location of the homogenized climate series used to model climate evolution with 200 and 1,119 series for mean temperature (TM) and rainfall (RF), respectively. Data provided by Météo-France, the national reference institute for climatic data.

		Abies alba	Betula pendula	Carpinus betulus	Fagus sylvatica	Larix decidua	Picea abies	Pinus pinaster	Pinus sylvestris	Pseudotsuga menziesii	Quercus petraea	Quercus robur	Robinia pseudoacacia
Relc13	Shape	U	U		U		U	U	U	U	U	U	U
	Critical value	3.23	2.45		4.01	4.36	3.37	3.81	2.65	3.16	4.31	4.04	2.31
QMD	Shape	∩							∩				
	Critical value	4.37							5.16				
Gini	Shape	∩	∩		∩		∩	∩		∩	∩	∩	∩
	Critical value	0.22	0.28		0.24		0.26	0.25		0.26	0.30	0.28	0.26
PropBA	Shape	∩	U		∩		∩			∩	∩	∩	
	Critical value	65%	58%		63%		36%			62%	56%	48%	

Table 4.6: Critical values (*i.e.*, values for which the tangent to the response curve was horizontal) of the variables with U-shaped and bell-shaped response curves. When the response was strictly decreasing or increasing, no values were provided because no curve inversions were possible.

			Amplitude of climate change effects on the predicted probabilities of tree mortality (%.5years^{-1})					
		Base mortality rate (%.5years^{-1})	1st centile	1st quartile	Median	3rd quartile	99th centile	Average
Lowland species	*Robinia pseudoacacia*	0,13%	1,11%	1,63%	1,84%	2,07%	3,75%	1,93%
	Quercus robur	0,04%	0,35%	0,58%	0,71%	0,84%	1,24%	0,72%
	Pinus pinaster	0,07%	0,18%	0,28%	0,39%	0,57%	0,97%	0,44%
	Fagus sylvatica	0,37%	0,17%	0,26%	0,31%	0,36%	0,67%	0,32%
	Betula pendula	0,92%	0,16%	0,22%	0,26%	0,30%	0,60%	0,28%
	Carpinus betulus	0,17%	/	/	/	/	/	/
	Quercus petraea	0,14%	/	/	/	/	/	/
Mountain species	*Picea abies*	0,23%	0,79%	1,03%	1,17%	1,35%	1,92%	1,20%
	Pseudotsuga menziesii	0,02%	0,12%	0,23%	0,29%	0,39%	0,69%	0,32%
	Larix decidua	0,01%	0,10%	0,19%	0,26%	0,39%	0,75%	0,31%
	Pinus sylvestris	1,42%	0,93%	1,32%	1,50%	1,73%	2,82%	1,56%
	Abies alba	0,50%	/	/	/	/	/	/

Table 4.7: Importance of the effects of climate change on the predicted probabilities of mortality of the 12 species. The base mortality rate corresponds to an average predicted value where all the variables unrelated to climate change were set to their average value for all the trees of the considered species. The 6 columns to the right indicate how the predicted probabilities of tree mortality in %.5years^{-1} varied depending on the intensity of climate change. One value *per* plot where the species was present was calculated.

5 Variations des effets du changement climatique sur la mortalité des arbres selon leur taille et statut social

The impact of climate change on tree mortality differs with tree size and social status

En préparation. Version du 21/08/2019

Adrien Taccoen[1]*, Christian Piedallu[1], Ingrid Seynave[1], Anne Gégout-Petit[2], Louis-Michel Nageleisen[3], Nathalie Bréda[1] and Jean-Claude Gégout[1].

[1]Université de Lorraine, AgroParisTech, INRA, Silva, 54000 Nancy, France

[2] Université de Lorraine, CNRS, Inria, IECL, 54000 Nancy, France

[3]Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et de la Forêt, Département Santé des Forêts, 54280 Champenoux, France

5.1 Abstract

Different studies showed that climate change could increase European temperate tree species mortality rates. However, the extent to which climate change could have a different impact on trees according to their social status or size remains little explored. Indeed, ecophysiological differences between small and large trees suggest different sensitivity levels to climatic variability. Large trees are able to develop a network of deep fine roots allowing water resources and nutrients uptake during stress periods. On the other hand, large trees have higher water requirements than small trees and are affected by more important physical constraints than small trees to lift water at important heights. Despite these ecophysiological differences and the economic importance of forests and the major ecosystem services they provide, a large scale study focusing on climate change related tree mortality according to tree size and social status . Here, we modelled background tree mortality for 8 common European tree species, with a focus on the sensitivity differences to climate change according to tree circumference and social status. We used forest inventory and historic climatic data. For each species, we separated the tree population in three subsets of suppressed, small dominant and large dominant trees. After having taken into account the main mortality drivers related with competition, stand characteristics, and logging intensity, we assessed the effects of recent changes of temperature and rainfall on the mortality for the three subsets. Suppressed trees were the most affected by temperature increase while both small and large dominant trees were equally less affected. A maximum vulnerability related to rainfall decrease was reached for large dominant trees, and in a lower extent for small dominant trees. When considering both changes of temperature and rainfall regimes, the climate-change related excess probability of mortality was more important for suppressed than for dominant trees for all the species. These results show that both wood production and forest regeneration could be impacted by climate change. While most studies and monitoring network focus on dominant trees, our results suggest that a particular has to be paid to suppressed trees.

5.2 Introduction

According to their social status and size, trees provide different ecosystem services. An extensive review by Lindenmayer and Laurance (2017) listed the known ecological roles of large trees. This include influences on nutrient cycles (Lindo and Whiteley 2011), mobilization of deep groundwater (Nepstad et al. 1994), alteration of climatic and microclimatic conditions (Dean et al. 1999), or provision of wildlife habitat (Remm and Lõhmus 2011). Large trees are also of high importance for carbon sequestration and productivity. A global study based on the analysis of more than 5 million of trees concluded that the 1% largest trees represented around 50% of the worldwide mature forest biomass (Lutz et al. 2018). Finally, large trees play important social and cultural roles (Blicharska and Mikusinski 2014). On the other hand, small and suppressed trees are of high importance from a demographic viewpoint because their survival and development is critical to ensure forest renewal and regeneration.

A decline in the number of large trees was highlighted at a global scale in boreal, temperate and tropical forests (Lindenmayer et al. 2014). Causes for this decline are extremely varied, including targeted logging, forest clearing, pest outbreaks, forest fires, drought, grazing, agriculture intensification, diseases, air pollution, or invasive plant species. For instance, in mid-boreal Swedish forest, the proportion of large trees drastically decreased between the early 19th century and the late 20th century (Linder and Östlund 1998). In fragmented agricultural landscapes in Spain, United States, Australia and Costa Rica, the complete disappearance of large trees was forecasted for the next 90 to 180 years if management practices were not adapted (Gibbons et al. 2008). Different studies highlighted the importance of climate on tree mortality, with recognized effects of temperature (McDowell et al. 2016, Senf et al. 2018) and water availability (Greenwood et al. 2017), or indirectly through biotic factors (Marini et al. 2017, Pureswaran et al. 2018, Jaime et al. 2019). Despite the difficulties to disentangle the different causes of mortality, an effect of recent climate change in tree mortality was established in different studies (Luo and Chen 2015, Hember et al. 2017, Taccoen et al. 2019).

In addition to these results, several authors found different response to hydric stress between suppressed and dominant trees. During drought, authors found that small understorey trees in tropical forests where in average exposed to less deleterious conditions than large dominant trees, or even to more favorable conditions as compared to a drought-free context

(Bennett et al. 2015). The improved growth observed for suppressed trees in tropical forests during drought events could result from increased understorey insolation due to foliage density reduction in the canopy (Laurance and Williamson 2001). On the other hand, other studies reported more important growth decreases of small and understorey trees than of large trees during droughts in temperate forest (Pichler and Oberhuber 2007, Trouvé et al. 2014).

In parallel, several studies focused on the different levels of vulnerability of small versus large trees. In tropical forests, higher mortality rates were reported for large than for small trees following natural or experimental droughts, for an important number of species (Nepstad et al. 2007, Phillips et al. 2009, da Costa et al. 2010). From an ecophysiological viewpoint, this was attributed to the increasing loss of xylem conductivity with increasing tree diameter at breast height (*dbh*), that can lead to hydraulic failure under drought in that biome (Rowland et al. 2015). More recently, a worldwide scale meta-analysis on the size-dependence sensitivity of trees to drought, performed on 40 drought events at 38 locations worldwide, concluded that the deleterious effects of drought on tree growth and mortality rates were significantly more important for large than for small trees (Bennett et al. 2015). The authors highlighted this trend in tropical, sub-tropical, arid and temperate forests (where only three drought records were available). This result could be attributed to increasing water transport constraints with increasing tree height (Ryan et al. 2006). It could also be related to biotic factors because small and large trees are not affected by the same risks. For example, bark beetles preferentially attack large trees because they have thicker bark and phloem, i.e. a more important quantity of available nutrients for pests than small trees (Pfeifer et al. 2011).

Despite important differences on ecosystem services and expected differential responses, the climate change impact according to tree social status and size remains little explored. In order to estimate if big and dominant trees are more vulnerable than small or suppressed trees, we compared the effects of the recent changes of temperature and rainfall on background mortality for 8 of the most common European species. Three subsets were considered per species for suppressed, small dominant and large dominant trees. Using forest inventory data surveyed between 2009 and 2015 and historic climatic data, we modelled background mortality for each species' subset. In addition to changes of temperature and rainfall, we accounted for effects related to competition, stand attributes, and logging intensity within the plot. We distinctly compared the effects of temperature and rainfall changes on background tree mortality, and we calculated and mapped the overall "excess probability of mortality" associated with climate change.

5.3 Material and methods

5.3.1 Database description and plots selection

We used data from the French forest inventory program from the National Geographic Institute (IGN) collected between 2009 and 2015. Approximately 6,500 plots were inventoried *per* year on a systematic grid, corresponding to 41,692 plots and 554,133 inventoried trees, including 37,767 dead trees. Trees of diameter at breast height (1.30 meters, *dbh*) > 7.5 cm were considered countable. On each plot, trees were surveyed in concentric subplots of 6, 9, and 15 m in radius for trees of $7.5 < dbh < 22.5\,cm$, $22.5 \leq dbh < 37.5\,cm$, and $37.5\,cm \leq dbh$, respectively. According to the protocol, a dead tree was recorded when it had a *dbh* > 7.5 cm, had no living part above 1.3 m height, and was presumed to have died within the last 5 years prior to the inventory.

Dead trees were recorded when they had a *dbh* > 7.5 cm, had no living parts over 1.3m height, and were presumed to have died within the last 5 years prior to inventory. Standing dead trees, felled trees and broken dead trees were distinctly recorded. Perturbations of soil conditions and vegetation cover were systematically recorded on field. Perturbations recorded included forest fires, storms, waterlogging, flooding, storms, landslides, avalanches and potential anthropogenic perturbations, including transportation infrastructures and power lines. In order to avoid confusion between mortality factors related with abrupt disturbances not necessarily related with climate change and those related with gradual changes of temperature and rainfall regimes, all plots with evidences of such perturbations were removed from the analysis. For the same reasons, felled and broken individual trees were discarded. When a plot was composed of less than 10% of trees with a diameter >7.5 cm, it was removed from the analysis due to the impossibility to calculate reliable synthetic indices such as basal area (*BA*) when the number of recorded trees is not representative of the stand composition. In total, 7,595 plots and 115,124 trees including 26,566 dead trees were removed from the database.

5.3.2 Species selection and data partitioning

We selected species based on the list of the 20 most important species in Europe in terms of forest coverage and that can be found in French forests (Brus et al. 2012). In order to compare climate change effects on tree mortality in relation with tree development stage and social

status, for each species, we separated the tree population into 3 subsets: suppressed trees, dominant small trees and dominant large trees. The separation between suppressed and dominant trees was based on the circumference ratio of each tree over the mean circumference of all the trees in the plot (*RelCirc*). If this ratio was ≥ 1, the tree was considered dominant. If it was < 1, the tree was considered suppressed. Then, in order to compare the effects of climate change between small and large trees without bias related to trees' social status, we separated dominant trees in two subsets of small and large trees. In order to have a balanced number of dead trees between the two subsets, we separated the dominant tree population (live and dead trees) in two subsets according to the median circumference value of dead trees. We only kept species for which we had at least 20 dead individuals in each of the three subsets. We obtained a list of 8 species, including five gymnosperms and three angiosperms (**Figure 5.1**). The location and the exact number of live and dead trees for suppressed, small dominant and large dominant trees subsets is available in supplementary material (f**igure 5.5)**. The number of live and dead trees for suppressed, small and large dominant trees per species is available in supplementary material (**table 5.3).** Because competition between trees during the early stages of their development is the principal determinant of tree mortality (Charru et al. 2012), the majority of dead trees is composed of suppressed trees, resulting in a higher proportion of dead trees for the suppressed trees subset.

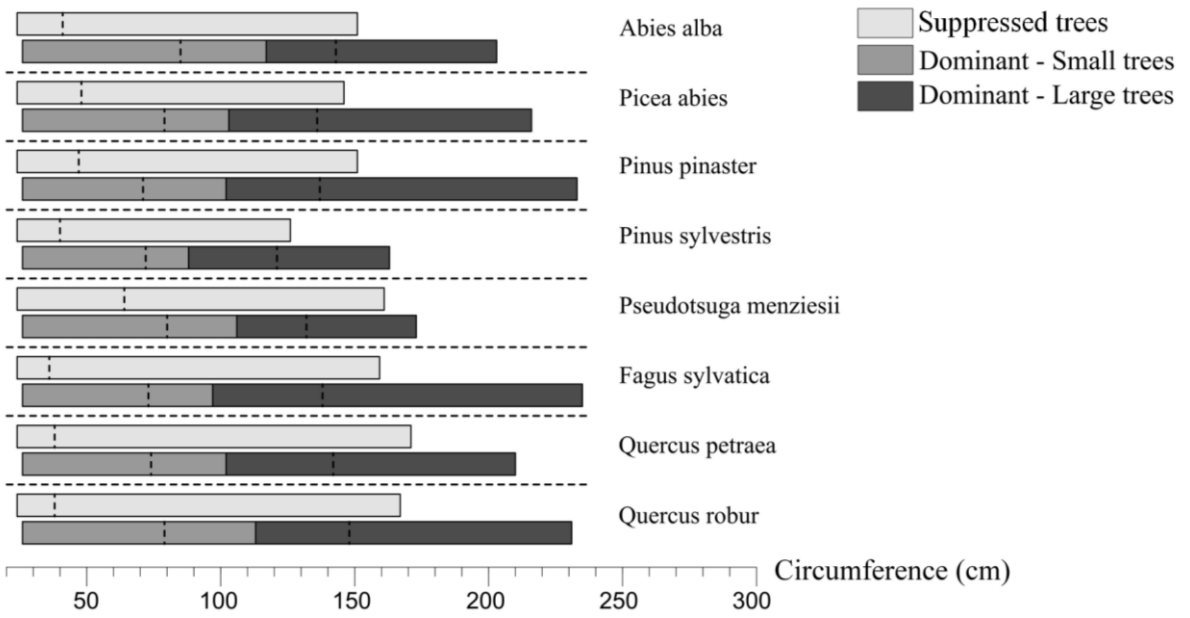


Figure 5.1. Circumference of the suppressed trees subset (light gray boxes), of the small and dominant trees subset (medium gray boxes) and of the large and dominant trees subset (dark gray boxes). The separation between the two dominant trees subsets represents the median circumference value of dominant dead trees. For each subset, the dotted-line represents the median circumference value of all the trees in the considered box. The upper limit of the light gray and dark gray boxes represents the 99th percentile of the distribution.

5.3.3 Mortality models

We modelled the status of each tree (alive of dead tree) with logistic regression, a method that allow to model a binary dependent variable (Cox 1958) and that was widely used in previous tree mortality models (Monserud and Sterba 1999, Hülsmann et al. 2018). First, we identified the most relevant variables to model background mortality based on previous literature.

5.3.3.1 Characterizing the effects of competition and stand characteristics

Based on previous models assessing the drivers of background tree mortality in European temperate forests (Ruiz-Benito et al. 2013, Hülsmann et al. 2018, Taccoen et al. 2019), we considered five variables characterizing tree status (Tree relative circumference at 1.3m height; *Relc13*), stand development stage (Plot basal area; *BA*), circumference distribution of

trees within the plot (Gini coefficient; *Gini*), stand species composition (Proportion of the total plot basal area occupied by the tree species; *PropBA*), and stand management intensity (presence of skid trails, *Trails*), **table 5.1**. By considering these variables, the main objective is to account for the effects of competition, that have been identified as the main determinant of background mortality, particularly affecting small trees (Das et al. 2016, Hülsmann et al. 2018). The *Gini* index of inequality (Latham et al. 1998) is calculated on the tree diameters distribution in the plot and ranges between 0 and 1. It gives an indication on the type of silviculture on the plot (irregular or regular). *PropBA* reflects the tree species composition on the plot. These two variables have been demonstrated to be strong predictors of tree mortality in a previous study in the same biome (Taccoen et al. 2019). Finally, *Trails* is an indirect indicator of stand management intensity. It is important to account for stand management intensity because silvicultural practices in Europe imply the removal of dead or declining trees (Schelhaas et al. 2018). Therefore, the presence of dead trees can be strongly influenced by logging intensity.

5.3.3.2 Climate change variables

To identify the potential effects of climate change, we considered two variables describing changes of temperature and rainfall during the vegetation period (March to August included). Previous research highlighted the efficiency of interaction between climatic conditions and climate evolution to assess the effects of climate change on tree mortality (Taccoen et al. 2019).

First, we averaged monthly temperature and rainfall values over a reference period spanning the 1961-1987 period. These variables were modeled and mapped using 237 meteorological stations for temperature (calculated as the mean between maximum and minimum temperatures), and 435 meteorological stations for rainfall (Piedallu et al. 2016)**.**

Secondly, we calculated changes of temperature and rainfall as compared to the reference period using homogenized temperature and rainfall series provided by Météo-France (Gibelin et al. 2014). We used 200 stations for temperature and 1,119 stations for rainfall. For each meteorological station, we calculated the difference between the 1961-1987 reference period and periods contemporary to the NFI sample plots recorded each year between 2009 and 2015. In the NFI protocol, trees were assumed to have died during the five years before the survey. Additionally, trees may die long after climatic disturbances (Das et

al. 2013). Therefore, to fully capture the effects of delayed mortality, we considered fifteen-year shifting time-periods before the survey date for each plot. Changes in climate conditions were calculated monthly for each meteorological station and interpolated with ordinary kriging using Arcgis 10.5.

Finally, we calculated interactions between the reference period climate and climate change intensity. Temperatures were calculated as the product of reference temperatures and their changes. Rainfall values were calculated as the quotient of rainfall changes over the reference rainfall values. We obtained two variables characterizing these interactions (*T°Evo* and *RfEvo*), **table 5.1**.

5.3.4 Modelling approach and quality assessment

For each model, we used a k-fold cross validation method [with k = 1000(Friedman et al. 2001)]. For each iteration, we ran the model on 80% of the trees randomly selected from the full sample. To assess the commonly observed U-shaped and bell-shaped response curves to tree size and competition intensity (Holzwarth et al. 2013), we tested tree stand attribute variables in their quadratic forms (Ter Braak and Looman 1986). We used all the variables for each model. For each subset of each species (suppressed trees, dominant small trees and dominant large trees), we ran the same procedure.

Models' quality was assessed with the Area Under the Curve [AUC, (Fielding and Bell 1997)]. We calculated the average coefficients for each selected variable and AUC values for the 1000 iterations and their standard errors. To evaluate the relative importance of each predictor in the models, we calculated the drop contribution of each variable (Marmion et al. 2009). The drop contribution value of a variable *vi* is the difference in explained deviance when the variable is dropped from the multivariate model:

$$DropContribution_{vi} = ResidualDeviance_{without_vi} - ResidualDeviance_{with_{vi}}$$

For each variable, we calculated the ratio of its drop contribution over the sum of the drop contributions of all the variables in the multivariate model, representing the relative importance of the variable in the model (RI):

$$RelativeImportance_{vi} = \frac{DropContribution_{vi}}{\sum_{j=1}^{n} DropContribution_{vj}}$$

With:

$$n = number\ of\ variables\ in\ the\ model$$

$$vi = Variable\ i\ in\ the\ model$$

We calculated and mapped the excess probability of mortality as compared to a climate-change-free context for each tree of each species. This value is the difference between predictions of probabilities of mortality from the model using all the variables, and predictions from a model where the two climate-change-related variables have been manually set to 0. In order to assess the importance of the only effects of climate change on tree mortality, all the variables unrelated to climate change were set to their mean value for all the trees of the considered species (Muller and MacLehose 2014). We obtained a single value in %, corresponding to the changes in the probability to find a tree that died as a consequence of climate change in the last 5 years in each plot where the species was present. We mapped and interpolated these values with ordinary kriging using ArGIS 10.5 to produce maps of excess probability of mortality per species and per subset.

Effect considered	Variable description	Abb.	Units	Source
Tree status	Ratio of the c13 of the tree over the mean c13 of all the trees in the plot.	RelCirc	%	Calc.
Stand development stage	Sum of the tree basal areas in the plot.	BA	m²	Calc.
Circumference distribution within the plot	Gini coefficient of the tree circumferences in each plot.	Gini	/	Calc.
Stand species composition	Percent of basal area occupied by the species in each plot.	PropBA	%	Calc.
Stand management intensity	Indicator of the presence of already existing skid trails and of the possibility to create new ones.	Trails	/	Field
Intensity of climate change	Interaction between temperature evolution and the reference period temperature calculated as a product of these two values during vegetation period	$T°Evo$	/	Mod.
	Relative rainfall evolution calculated as the ratio of rainfall evolution over the reference-period rainfall for vegetation period.	$RfEvo$	mm	Mod.

Table 5.1: Description of the 7 explanatory variables used in the models

Abb = abbreviation. The *Source* column indicates the origin of the data: collected by the NFI (*Field*), calculated using the NFI information (*Calc*) or extracted from models available with geographic Information System

5.4 Results

5.4.1 Models quality

Average AUC values superior to 0.80 for each subset for gymnosperms and superior to 0.74 for angiosperms (**Table 5.2**). According to Hosmer Jr et al. (2013), this AUC values indicate acceptable ($0.7 \leq AUC < 0.8$) to excellent ($0.8 \leq AUC < 0.9$) discriminative abilities. Models quality was significantly superior for the suppressed trees subset (0.83 ± 0.01) than for the small trees subset (0.80 ± 0.02) and the large dominant trees subset (0.79 ± 0.02). The best model performances were obtained for the suppressed trees subset of *Pinus pinaster*, with an average AUC of 0.91. The lowest performances were obtained for the large dominant trees subsets of *Quercus petraea* and *Quercus robur*, both with an average AUC of 0.71.

Gymnosperms	Suppressed trees	Dominant small trees	Dominant Large trees
Abies alba	0,82 ± 0,01	0,84 ± 0,03	0,81 ± 0,02
Picea abies	0,80 ± 0,01	0,82 ± 0,01	0,77 ± 0,02
Pinus pinaster	0,91 ± 0,00	0,84 ± 0,02	0,86 ± 0,01
Pinus sylvestris	0,77 ± 0,01	0,81 ± 0,01	0,79 ± 0,01
Pseudotsuga menziesii	0,89 ± 0,01	0,82 ± 0,02	0,86 ± 0,03
Average	0,84 ± 0,01	0,82 ± 0,02	0,82 ± 0,02

Angiosperms	Suppressed trees	Dominant small treest	Dominant Lage trees
Fagus sylvatica	0,79 ± 0,01	0,83 ± 0,03	0,80 ± 0,03
Quercus petraea	0,83 ± 0,00	0,72 ± 0,03	0,71 ± 0,03
Quercus robur	0,80 ± 0,00	0,72 ± 0,02	0,71 ± 0,01
Average	0,81 ± 0,01	0,76 ± 0,02	0,74 ± 0,02

Table 5.2. Models average AUC and standard errors for suppressed, small and large dominant trees subsets calculated from a k-fold bootstrap (k = 1000).

5.4.2 Non-climate effects

For all the species, we found important competition related effects on the suppressed trees subsets, with decreasing response curves. For the most suppressed trees, probabilities of mortality ranged between 10% (Fagus sylvatica) and 48% (*Pseudotsuga menziesii*, *Quercus robur*). When tending towards *RelCirc* values of one, the probabilities of mortality of decreased to less than 5% for all the species (supplementary material, f**igure 5.6**). Effects of *BA* were also strong on suppressed trees, with increasing curves indicating higher probabilities of mortality with increasing mean basal area (supplementary material**, figure 5.7**).

For the dominant trees subset, competition related effects were of low intensity ($p < 0.05$). *Gini* and *PropBA* effects were of lower relative importance, with variable trends depending on species but comparable intensities between the small and large trees subsets (supplementary material, **figure 5.8** and **figure 5.9**).

5.4.3 Climate change related effects

For all species, average $T°Evo$ coefficients were mainly positive, the highest average coefficients being for the suppressed trees subset (**Figure 5.2**) with an average value of 0.10 ± 0.03. Average $T°Evo$ coefficients were lower for dominant small trees, (0.08 ± 0.08) and reached their minimum average value for dominant large trees (0.07 ± 0.10; **Figure** 5.**2**). This indicates an increasing probability of mortality in warm areas that have experienced the most important warming. This effect is maximum for suppressed trees.

$RfEvo$ coefficients were in average negative, indicating increasing trees probabilities of mortality with decreasing rainfall. It is particularly true for large dominant trees, (-7.02 ± 3.20), and in a less extent for small dominant trees (-3.72 ± 5.65), while no clear trends were visible for suppressed trees (0.34 ± 2.38; **Figure 5.2)**. Average response curves per species for $TMEvo$ and $RfEvo$ are available in supplementary material, **figure 5.10** and **5.11**. Coefficient values for each species are available in supplementary material (**table 5.4).**

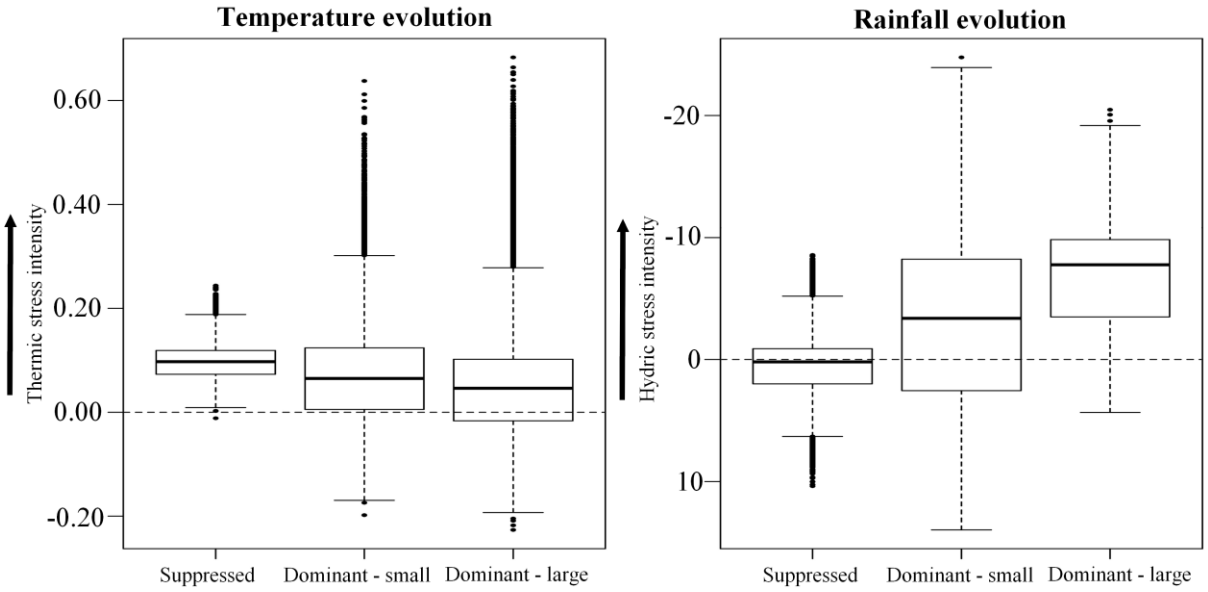


Figure 5.2. Coefficients values of *T°Evo* and *RfEvo* for the 8 species for the suppressed, small dominant, and large dominant trees subsets. Each boxplot is composed of 8000 coefficient values obtained with a k-fold bootstrap on each of the 8 species (k = 1000). The per species version of this figure is available in supplementary material (**figure 5.12** and **figure 5.13)**.

5.4.4 Climate change related excess probability of mortality

In order to evaluate the combined effects of changes of temperature and rainfall, we calculated for each species the excess probability of mortality as compared to a climate change free context, for the suppressed, small dominant and large dominant trees subsets. All species together, suppressed trees (median = +2.56%; mean = +3.22% [± 2.14%] excess probability of mortality) were in average more vulnerable than small (median = +0.15%; mean=0.07% [± 0.53%]) and large trees (median = +0.08%; mean = +0.12% [± 0.39%]) to climate change, **Figure 5.3**. Values for each species are available in supplementary material (**figure 5.14)**.

To ensure that the differences in mortality between suppressed and dominant trees were not related to tree size differences but rather to social status differences, we performed a secondary analysis displayed in supplementary information (**Figure 5.15** and **5.16)**. In this analysis, we selected two subsets of suppressed and dominant trees with equal average

circumference. We used the suppressed trees subset elaborated for the 1st analysis and we sampled a dominant trees subset with an average circumference equal to that of suppressed trees **(figure 5.15**). We obtained comparable results as for the first analysis [median = +2.56% for suppressed trees, and of +0.03% (± 0.83%) for dominant trees, **figure 5.16**], demonstrating that the difference in modelled excess probability of mortality between suppressed and dominant trees can be attributed to social status effects and not to size effects.

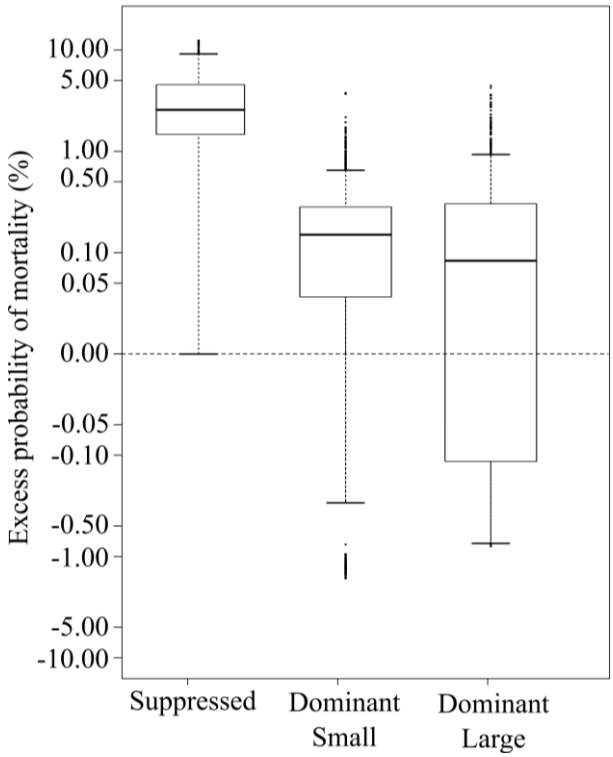
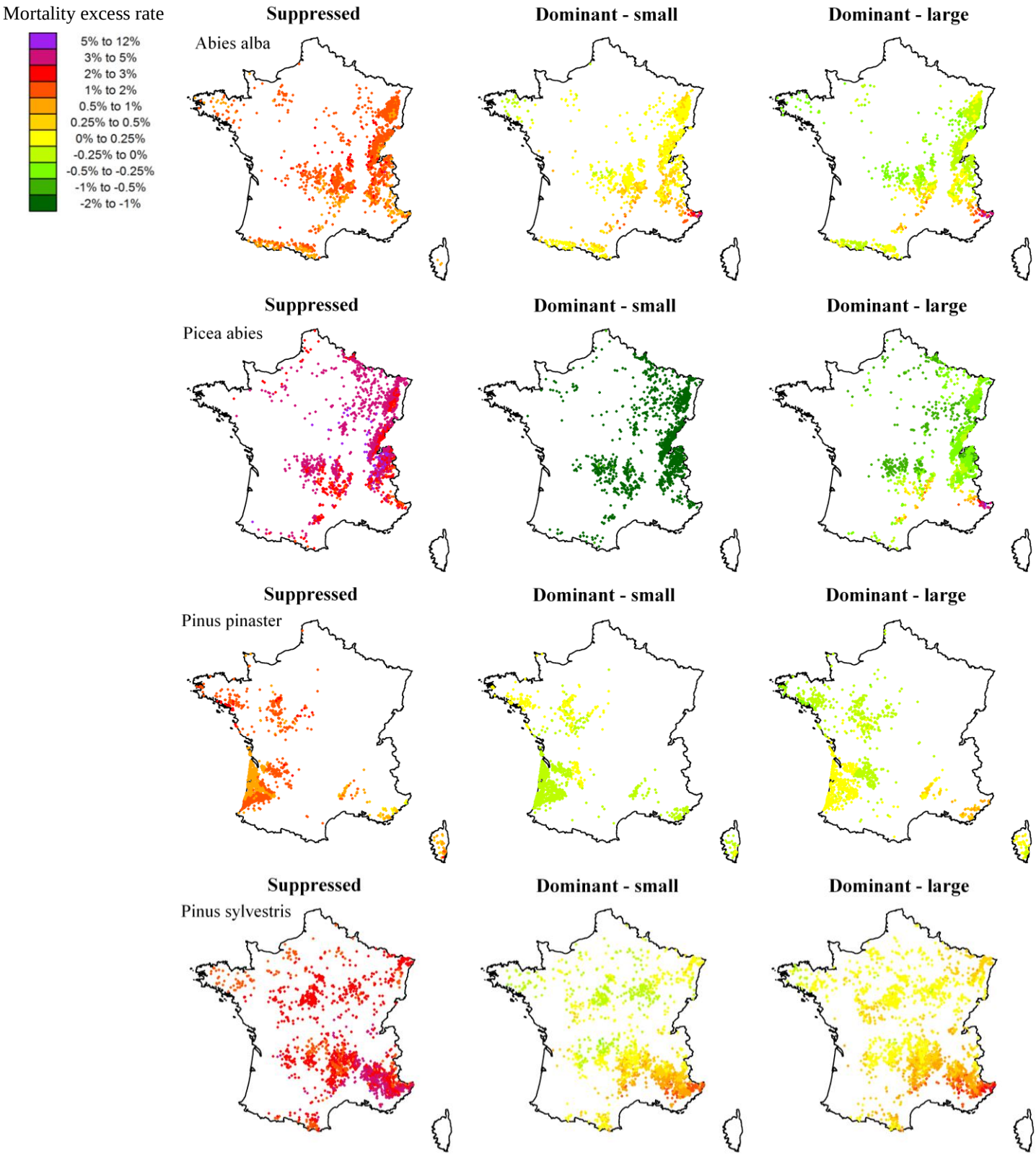


Figure 5.3. **Climate-change related excess of probability of mortality for the suppressed, small dominant and large dominant trees subsets**. The climate change related excess probability of mortality is calculated as the difference between predicted values for the full model and a partial model where climate change related effects have been set to 0. For each model, all non-climate change related variables were set to their mean value for all the trees of the considered species, while qualitative variables were set to their most frequent value.

We mapped the excess probabilities of mortality per species for suppressed, small dominant and large dominant trees subsets (**Figure 5.4**). Excepted for Abies alba, Picea abies and Pinus pinaster, mortality patterns of suppressed, small and large dominant trees were globally similar, with a maximum excess probability of mortality at low altitudes or latitudes. Consistently with the trends evidenced in **Figure** 5.**3**, excess mortality maps of suppressed trees had higher values than either small or large dominant trees. While climate change impact systematically leads to an increase of tree mortality for suppressed trees, it can lead either to a decrease or an increase of tree mortality according to the location for dominant trees. .

Variations des effets du changement climatique sur la mortalité des arbres selon leur taille et statut social



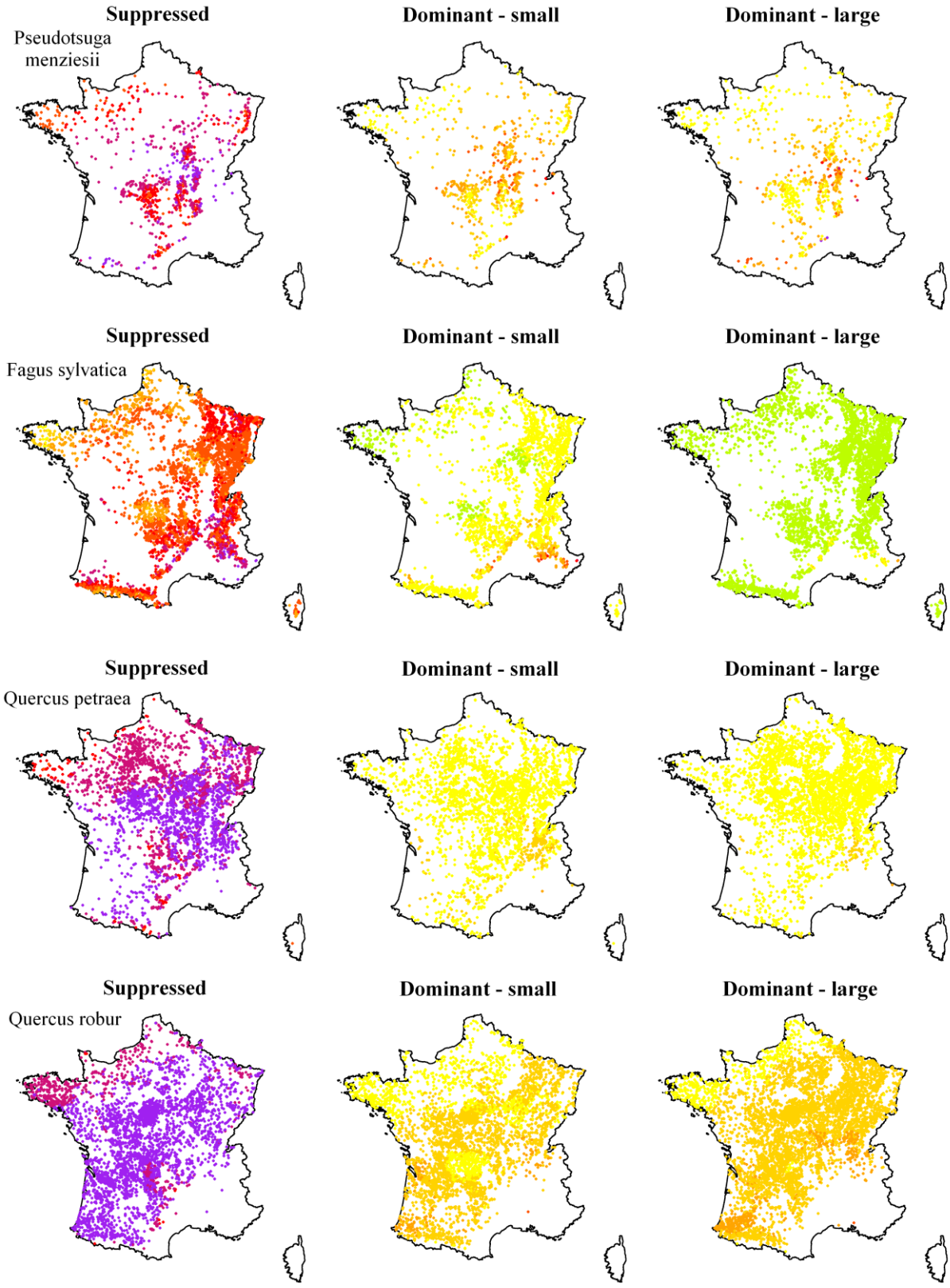


Figure 5.4. Climate-change related excess probability of mortality per species for the suppressed, small dominant and large dominant trees subsets. When changes in temperature and rainfall lead to more mortality, the excess mortality rate is represented by warm colors and in cold colors when they lead to less mortality.

5.5 Discussion

5.5.1 Relevance of model outputs

Our results showed relevant results according to existing knowledge, with globally an increase of tree mortality with increasing temperatures and decreasing rainfall. However, we highlighted important differences according to tree social status and size. We found that temperature increase had globally a more deleterious impact on the mortality of suppressed rather than of dominant trees. Among dominant trees, we did not highlight any differences between small and large trees in terms of sensitivity to temperature increase. The effects of rainfall decrease were the most important for dominant trees, and particularly large dominant trees, while no effects were visible for suppressed trees. Overall, when considering both changes of temperature and rainfall regimes, we found that for all the species, the climate-change related excess probability of mortality was more important for suppressed than for dominant trees.

The climate-change related effects we highlighted were in line with field observations. Indeed, different studies showed important mortality rates increases in temperate European forests, strongly correlated with temperature increases (Carnicer et al. 2011, Senf et al. 2018). The effects of climate change related increasing probabilities of tree mortality were also highlighted in other biomes, particularly in North America (Luo and Chen 2015, Hember et al. 2017). Other studies showed that temperature increase related tree mortality could be exacerbated towards the warm edges of the species ranges (Saenz-Romero et al. 2017, Sánchez-Salguero et al. 2017, Matías et al. 2019).

Some results are more surprising. The climate change effects we highlighted on the mortality of dominant *Picea abies* trees were of low magnitude as well as for *Fagus sylvatica*. This result may come as a surprise as *Picea abies* has experienced massive mortality due to bark beetle outbreaks in the recent years (Marini et al. 2017). However, trees used for modelling here were collected between the years 2009 and 2016, which corresponds to a period of quiet for bark beetles outbreaks in France (Gillette 2017). Concerning *Fagus sylvatica*, while important range contractions were forecasted from species distribution models for the coming decades (Dyderski et al. 2018), experimental studies showed that this species was particularly resilient to drought and was able to maintain its functioning through compensation mechanisms, even when exposed to two years of total water deprivation (Chuste et al. 2019).

5.5.2 A maximum climate change-related vulnerability on suppressed trees

We found that climate change-related tree mortality was more important for suppressed than for dominant trees for all the species. In the field, several studies reported higher vulnerability of suppressed trees over dominant trees in response to hydric stress. In the Alps, growth reductions consecutive to drought were more important for suppressed than for dominant *Pinus sylvestris* trees (Pichler and Oberhuber 2007). In lowland French forests, growth reductions were also the most important for suppressed *Quercus petraea* trees in response to high summer soil water deficit (Trouvé et al. 2014). This could be linked to ecophysiological differences between suppressed and large trees, principally related to total roots biomass and depth prospection.

5.5.3 Ecophysiological differences between suppressed and dominant trees

From an ecophysiological viewpoint, differences in coarse and fine roots biomass and rooting depth have been evidenced between suppressed and dominant trees. Dominant trees are usually higher and have deeper coarse roots and a higher fine roots biomass than understorey trees, allowing a better water uptake during drought periods (Pretzsch et al. 2013, Grote et al. 2016). Other authors also argue that suppressed trees have shallower have shallower roots than canopy trees, allowing them to capture surface water during short rainfall events in the course of a drought period (Grote et al. 2016). However, as roots biomass is correlated with leaf biomass (Cheng et al. 2005, Wutzler et al. 2008), difficulties exist to disentangle the importance of tree social status over tree circumference and height on the coarse and fine roots biomass of trees. Other differences between suppressed and dominant trees, including exposure to the elements, could affect their sensitivity to climate change.

5.5.4 Exposure to the elements of suppressed and dominant trees

Most of the ecophysiological differences highlighted between suppressed and dominant trees, including rooting depth, hydraulic constraints, xylem conductivity, or gas exchanges mechanisms appear to be mostly related to differences in tree height and circumference rather than to social status. On the contrary, exposure to the elements, including temperature, rainfall, and light availability is directly related to canopy structure and differs between the understorey and the canopy (Grote et al. 2016). Suppressed and dominant trees are not

exposed to the same temperature. The analysis of paired temperature measurements on 5 continents under the canopy and in open area showed that forest buffers temperatures, understory trees being exposed to less extreme hot or cold temperatures than canopy trees (De Frenne et al. 2019). Canopy density also play a role in terms of rainfall interception. Between 10% and 50% of rainfall is intercepted by the canopy and evaporated, and therefore not available for trees (Carlyle-Moses and Gash 2011). Therefore, suppressed trees under dense canopies might be less sensitive to rainfall regimes variations than dominant trees as they only receive a fraction of the actual rainfall. Other structural variations related to canopy structure also exist, including exposition to intensive radiation and light availability.

5.5.5 More pronounced hydric stress effects on large dominant trees

We found that among dominant trees, large trees were more sensitive to rainfall decrease than small ones. Such differences were previously evidenced in terms of growth decrease and mortality following drought events, particularly in tropical forest (Bennett et al. 2015). More recently, a growth monitoring study highlighted potentially beneficial effect of hydric stress on small trees for *Picea abies*, while only deleterious effects were highlighted on large *Picea abies* trees and both for small and large *Fagus sylvatica* trees (Pretzsch et al. 2018). According to the authors, this could be attributed to the isohydric character of *Picea abies*, which consists in stomata closure to reduce evapotranspiration when trees are exposed to heat waves and drought conditions (McDowell et al. 2008). Thus, with decreasing evapotranspiration intensity of large trees, more resources become available for small trees, resulting in more important growth decreases for large than for small trees.

Grote et al. (2016) listed the main ecophysiological differences between small and large trees that can affect the response of trees to hydric and thermic stress. This include more important hydraulic constraints for large than small trees due to the physical difficulties to lift water at an important height, differences in stomatal control mechanisms, and in fine and coarse roots biomass and depth. Several studies showed that for most of the species, trees hydraulic resistance increases with tree height, resulting in a higher risk of xylem embolism (Ryan and Yoder 1997, Koch et al. 2004, Ryan et al. 2006). In this framework, a study based on the physical modelling of water transportation in trees showed that important tree mortality was expected for large and tall trees as a response to droughts in the coming decades (McDowell and Allen 2015).

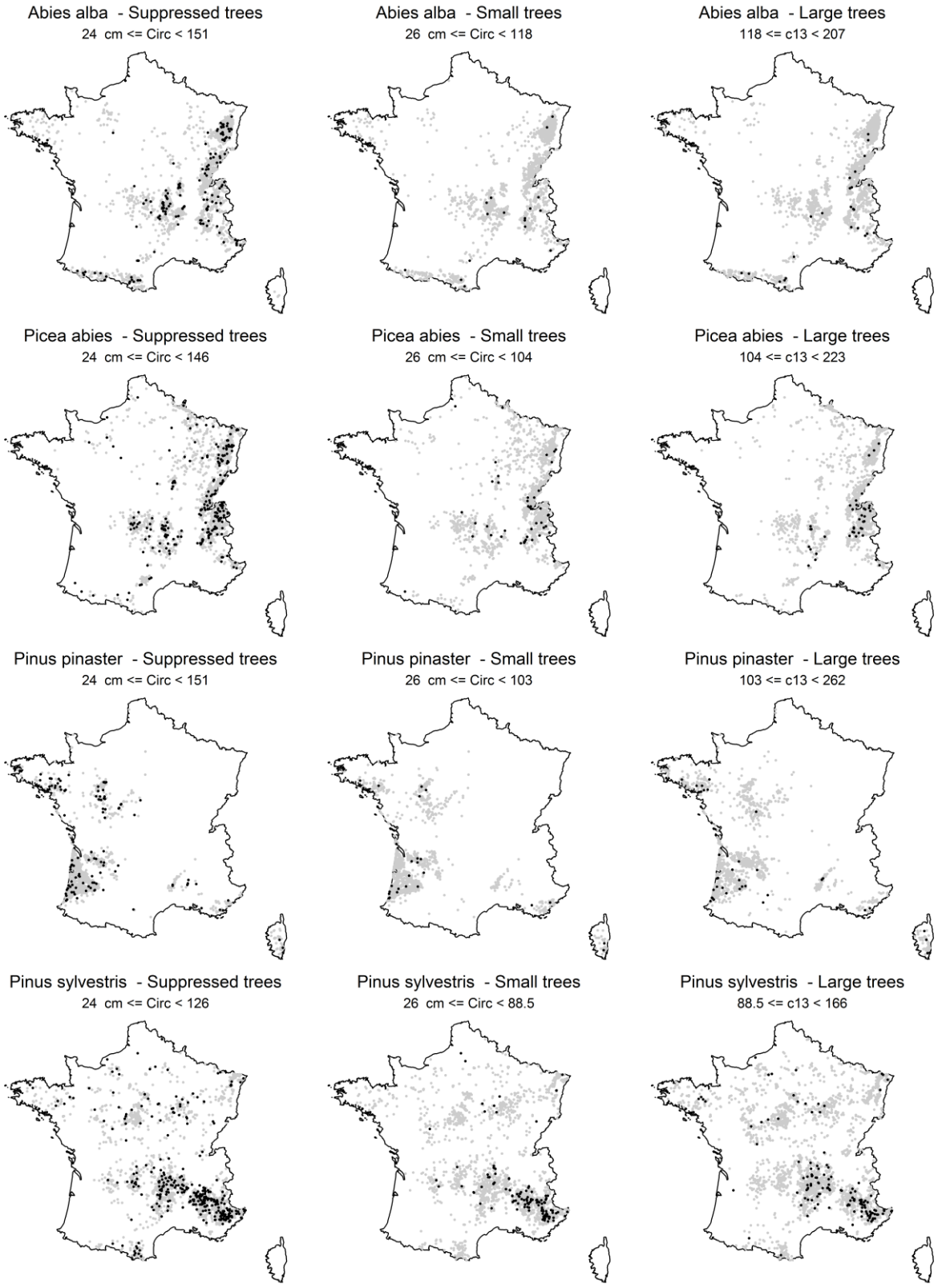
On the other hand, coarse roots biomass is correlated with tree circumference (Drexhage and Colin 2001, Wang 2006), as is average fine roots biomass (Meng et al. 2018) and tree rooting depth (Grote et al. 2016). The development of deeper roots and a more important volume of coarse and fine roots for large than for small trees allows a better uptake of water at important depth and a better water supply during hydric stress periods that can favor large over small trees (Jackson et al. 2000, Beyer et al. 2018).

Our results suggest that the deeper and more developed root system of large trees, that allows a better water uptake under hydric stress, does not compensate their higher risk of xylem embolism.

5.6 Conclusion

In addition to previous studies showing that gradual changes of temperature and rainfall have modified tree mortality rates, we showed that climate change effects differ according to tree size and social status. Suppressed trees appear to be the most affected by temperature warming, while among dominant trees, large trees are more sensitive to rainfall decrease than small ones. Our results suggest that future climate change could induce important changes in the population structure of temperate forests, with mortality rates increasing higher for suppressed than for dominant trees. These results can also prove useful for forest managers and policy makers, as they allow to focus on large trees, that have critical ecological and economic roles.

5.7 Supplementary Information



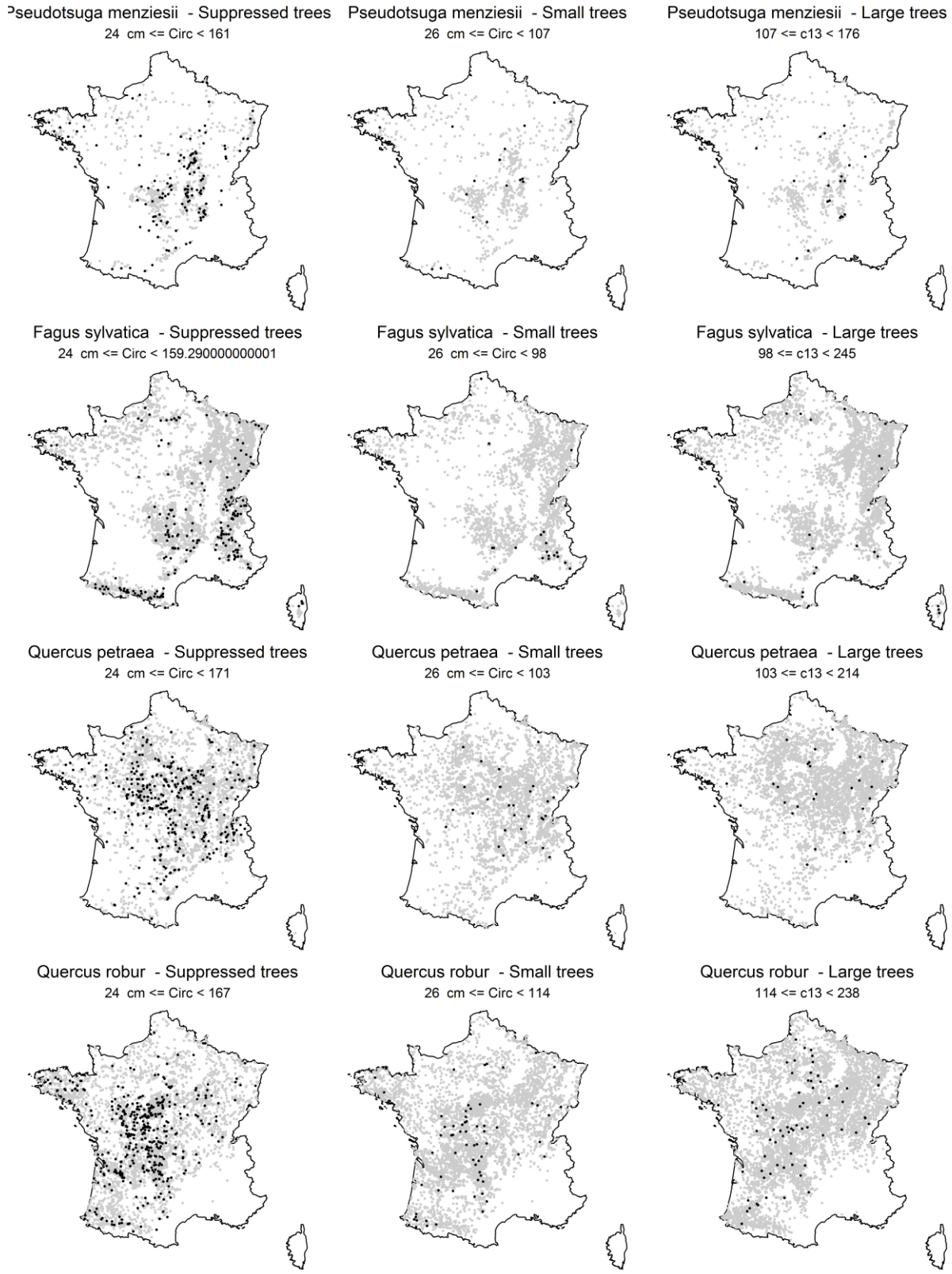


Figure 5.5. Location of the plots on which the species is present (gray dots) and location of the plots with at least one dead tree of the species (black dots), for the small and large dominant trees subsets.

Abies alba

	Suppressed	Dominant - Small	Dominant - Large
Live	7729	5470	7818
Dead	187	26	26

Picea abies

	Suppressed	Dominant - Small	Dominant - Large
Live	7203	6000	7839
Dead	376	54	56

Pinus pinaster

	Suppressed	Dominant - Small	Dominant - Large
Live	4818	4691	5698
Dead	170	45	47

Pinus sylvestris

	Suppressed	Dominant - Small	Dominant - Large
Live	6722	6945	9432
Dead	423	149	148

Pseudotsuga menziesii

	Suppressed	Dominant - Small	Dominant - Large
Live	3468	2972	3611
Dead	191	20	22

Fagus sylvatica

	Suppressed	Dominant - Small	Dominant - Large
Live	16876	9342	13543
Dead	296	25	24

Quercus petraea

	Suppressed	Dominant - Small	Dominant - Large
Live	10658	11298	15194
Dead	500	30	30

Quercus robur

	Suppressed	Dominant - Small	Dominant - Large
Live	9467	11258	15524
Dead	547	76	76

Table 5.3: number of live and dead trees for suppressed, small and large dominant trees per species

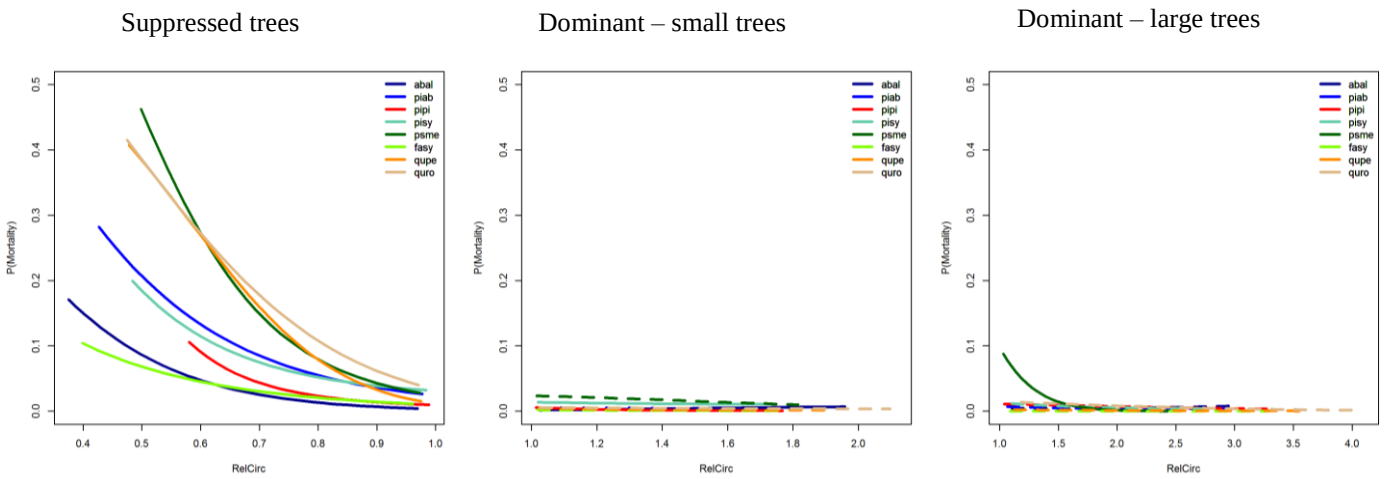


Figure 5.6: Modelled probability of mortality along Relative tree circumference (RelCirc) for the suppressed, small dominant and large dominant trees subsets per species. Values for the other variables were set to their average values. When the variable was not significant ($p > 0.05$), it was not displayed on the plot.

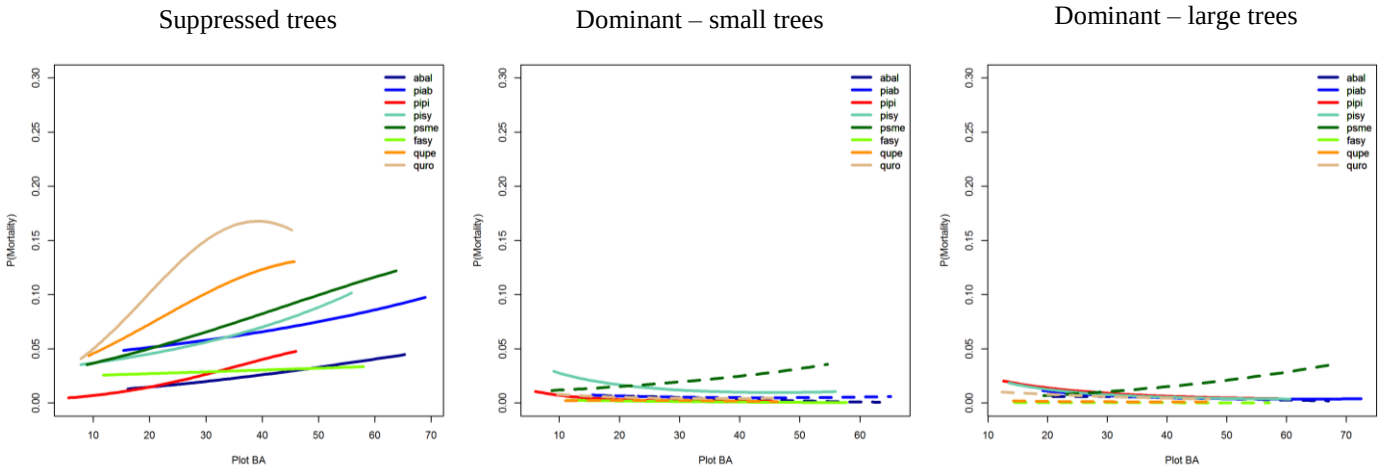


Figure 5.7: Modelled probability of mortality along mean plot baseal area (BA) for the suppressed, small dominant and large dominant trees subsets per species. Values for the other variables were set to their average values. When the variable was not significant ($p > 0.05$), it was not displayed on the

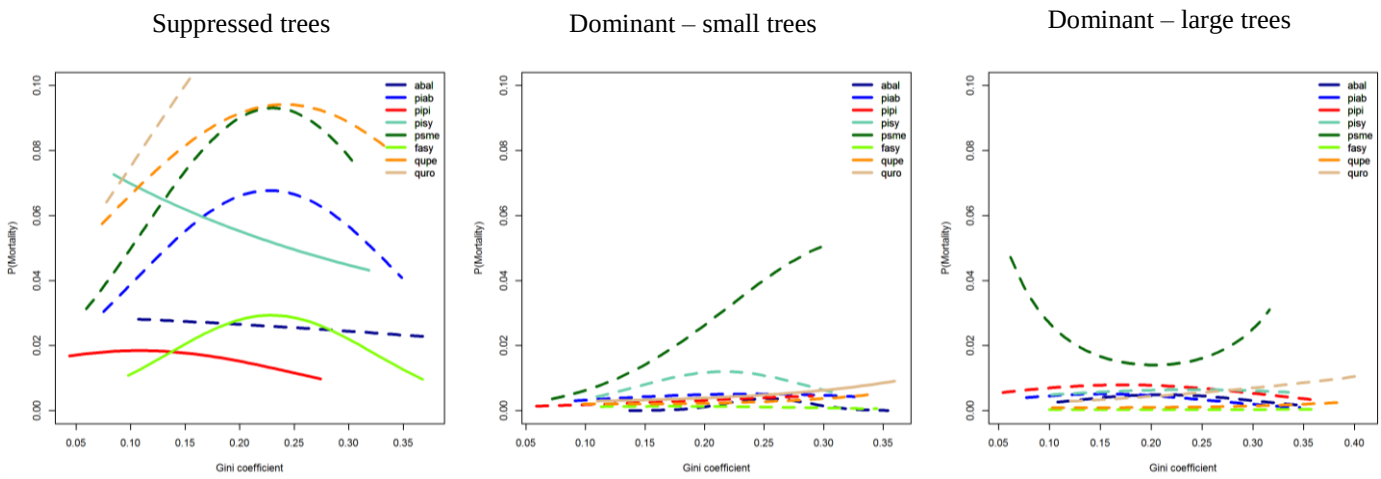


Figure 5.8: Modelled probability of mortality along plot gini coefficient for the suppressed, small dominant and large dominant trees subsets per species. Values for the other variables were set to their average values. When the variable was not significant ($p > 0.05$), it was not displayed on the

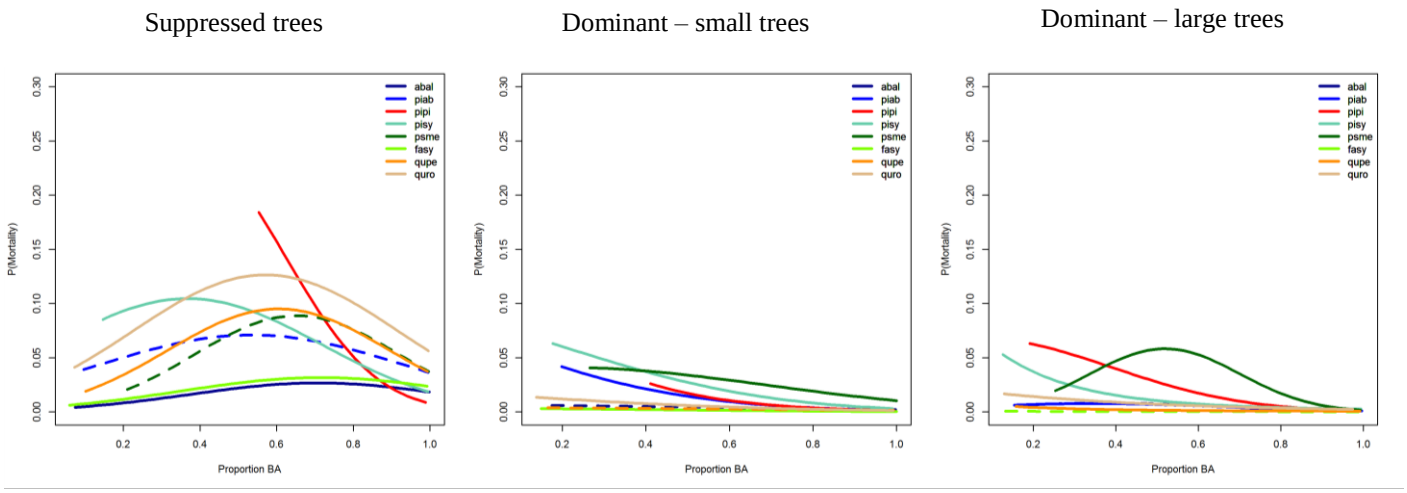


Figure 5.9: Modelled probability of mortality along the proportion of basal area (Proportion BA) occupied by the species on the plot for the suppressed, small dominant and large dominant trees subsets per species. Values for the other variables were set to their average values. When the variable was not significant ($p > 0.05$), it was not displayed on the plot.

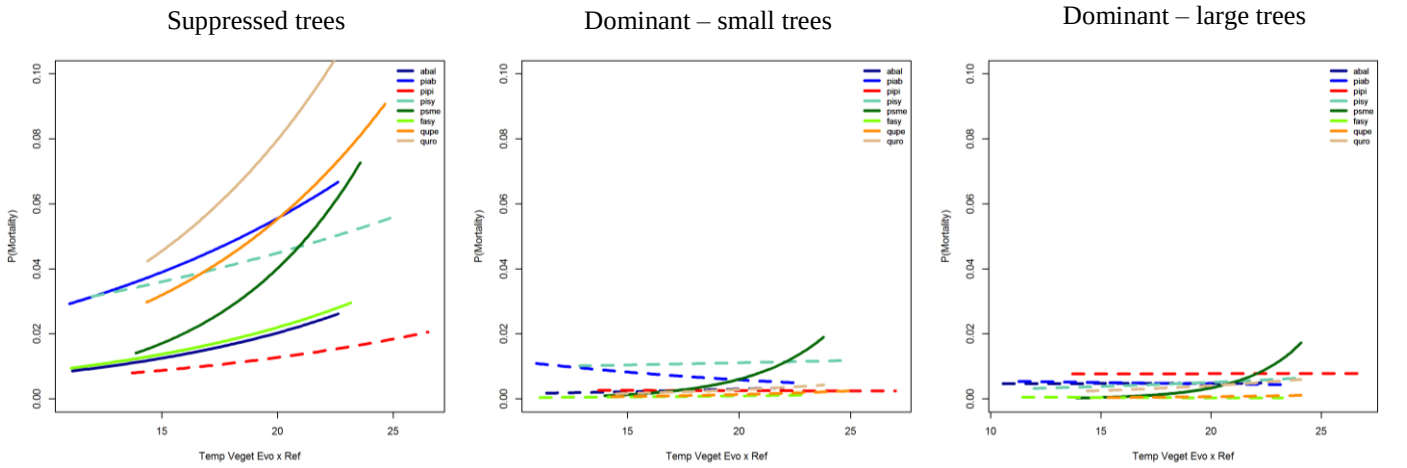


Figure 5.10. Modelled probability of mortality along interaction between vegetation period temperature evolution and vegetation period average temperature for the suppressed, small dominant and large dominant trees subsets per species. Values for the other variables were set to their average values. When the variable was not significant ($p > 0.05$), it was not displayed on the plot

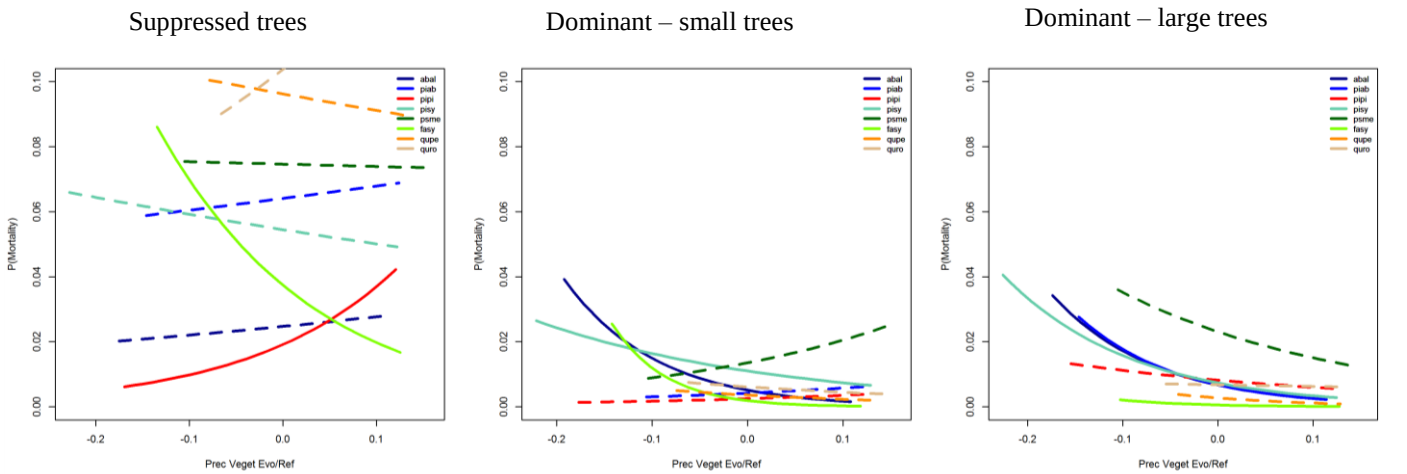


Figure 5.11. Modelled probability of mortality along vegetation period rainfall relative evolution gradient for the suppressed, small dominant and large dominant trees subsets per species. Values for the other variables were set to their average values. When the variable was not significant ($p > 0.05$), it was not displayed on the plot.

	Abies alba						Picea abies					
	Suppressed		Dominant - small		Dominant - large		Suppressed		Dominant - small		Dominant - large	
	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval
(Intercept)	-4,82	NA	-35,06	NA	-8,62	NA	-3,15	NA	-7,33	NA	-1,57	NA
RelCirc	-5,81	p < 0.0001	4,70	p < 0.05	-0,55	p = 0,26	-6,96	p < 0.0001	9,20	p = 0,46	-1,75	p = 0,66
RelCirc²	-0,53	p = 0,63	-1,09	p = 0,34	0,20	p = 0,72	1,50	p = 0,52	-3,89	p = 0,36	0,38	p = 0,08
BA	0,04	p < 0.0001	0,02	p = 0,09	0,03	p = 0,25	0,01	p < 0.0001	-0,04	p = 0,43	-0,08	p < 0.05
BA²	0,00	p = 0,4	0,00	p = 0,34	0,00	p = 0,6	0,00	p = 0,73	0,00	p = 0,39	0,00	p = 0,18
Trails	-0,16	p = 0,62	-0,67	p < 0.05	0,88	p = 0,18	0,01	p = 0,21	0,40	p = 0,3	0,14	p = 0,74
Trails_Coeff2	0,08	NA	0,59	NA	-0,01	NA	0,35	NA	0,29	NA	-0,04	NA
PropBA	6,51	p < 0.001	-0,40	p = 0,14	4,35	p = 0,06	3,51	p = 0,28	-2,61	p < 0.0001	3,66	p < 0.001
PropBA²	-4,59	p < 0.001	-0,73	p = 0,52	-5,64	p = 0,18	-3,28	p < 0.0001	-1,44	p = 0,46	-5,23	p < 0.05
Gini	-0,29	p = 0,44	204,62	p = 0,36	24,71	p = 0,6	16,46	p = 0,34	11,06	p = 0,7	13,26	p = 0,29
Gini²	-1,13	p = 0,69	-404,49	p < 0.001	-58,55	p = 0,2	-36,20	p < 0.001	-23,03	p = 0,49	-43,74	p = 0,17
tm_veget_inter	0,10	p < 0,01	0,06	p = 0,7	0,00	p = 0,63	0,07	p < 0,01	-0,07	p = 0,41	-0,02	p = 0,33
prec_veget_evo_rel	1,16	p = 0,58	-10,75	p < 0,01	-9,54	p < 0.05	0,62	p = 0,64	3,11	p = 0,43	-9,77	p < 0,01

	Pinus pinaster						Pinus sylvestris					
	Suppressed		Dominant - small		Dominant - large		Suppressed		Dominant - small		Dominant - large	
	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval
(Intercept)	3,17	NA	6,22	NA	-1,82	NA	1,43	NA	-4,36	NA	-0,18	NA
RelCirc	-16,48	p < 0.0001	-8,21	p < 0.05	-0,28	p = 0,46	-10,15	p < 0.0001	-1,45	p < 0,01	-1,69	p = 0,07
RelCirc²	6,64	p = 0,21	2,05	p < 0.05	-0,05	p = 0,2	4,17	p < 0.05	0,40	p = 0,45	0,27	p = 0,36
BA	0,10	p < 0.0001	-0,13	p < 0.05	-0,07	p < 0.001	0,02	p < 0.0001	-0,08	p < 0.001	-0,08	p < 0.0001
BA²	0,00	p = 0,18	0,00	p < 0,01	0,00	p = 0,36	0,00	p = 0,66	0,00	p = 0,17	0,00	p = 0,14
Trails	-0,05	p < 0.05	0,31	p = 0,57	0,94	p = 0,05	-0,11	p = 0,23	0,04	p < 0.0001	0,04	p < 0.05
Trails_Coeff2	-0,99	NA	-0,45	NA	0,05	NA	0,27	NA	0,87	NA	0,44	NA
PropBA	5,69	p < 0.0001	-3,93	p < 0.0001	0,49	p < 0.0001	3,38	p < 0.0001	-1,25	p < 0.0001	-5,65	p < 0.0001
PropBA²	-8,50	p < 0.0001	-0,91	p = 0,3	-4,75	p = 0,12	-4,60	p < 0.0001	-2,15	p = 0,1	1,90	p = 0,22
Gini	5,03	p < 0,01	8,15	p = 0,19	8,57	p = 0,51	-2,97	p < 0.05	39,46	p = 0,55	7,10	p = 0,71
Gini²	-23,33	p = 0,09	-8,71	p = 0,65	-24,75	p = 0,35	1,53	p = 0,76	-91,25	p < 0.001	-14,72	p = 0,28
tm_veget_inter	0,07	p = 0,48	-0,01	p = 0,47	0,00	p = 0,54	0,05	p = 0,06	0,01	p = 0,69	0,06	p = 0,46
prec_veget_evo_rel	6,76	p < 0,01	3,51	p = 0,41	-3,13	p = 0,41	-0,89	p = 0,31	-4,02	p < 0,01	-7,72	p < 0.0001

	Pseudotsuga menziesii					
	Suppressed		Dominant - small		Dominant - large	
	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval
(Intercept)	-5,34	NA	-14,78	NA	-10,92	NA
RelCirc	-11,08	p < 0.0001	0,72	p = 0,47	-2,64	p < 0.05
RelCirc²	2,66	p = 0,72	-0,63	p = 0,66	-0,54	p = 0,54
BA	0,04	p < 0.001	0,02	p = 0,1	0,05	p = 0,13
BA²	0,00	p = 0,44	0,00	p = 0,69	0,00	p = 0,72
Trails	-0,15	p = 0,44	-0,11	p = 0,48	0,52	p = 0,38
Trails_Coeff2	0,25	NA	-15,18	NA	-13,79	NA
PropBA	10,15	p = 0,11	0,88	p < 0.05	16,68	p < 0.05
PropBA²	-7,78	p < 0.0001	-2,19	p = 0,23	-16,06	p < 0.05
Gini	18,16	p = 0,53	26,21	p = 0,13	-25,45	p = 0,69
Gini²	-39,41	p < 0.05	-38,80	p = 0,46	62,75	p = 0,33
tm_veget_inter	0,18	p < 0.001	0,31	p < 0.05	0,40	p < 0,01
prec_veget_evo_rel	-0,10	p = 0,71	4,24	p = 0,46	-4,35	p = 0,42

	Fagus sylvatica						Quercus petraea					
	Suppressed		Dominant - small		Dominant - large		Suppressed		Dominant - small		Dominant - large	
	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval
(Intercept)	-7,59	NA	-3,46	NA	-2,42	NA	-7,76	NA	-2,83	NA	-4,33	NA
RelCirc	-5,49	p < 0.0001	-4,05	p = 0,56	-0,84	p = 0,34	2,18	p < 0.0001	-6,74	p = 0,64	-0,38	p = 0,67
RelCirc²	1,03	p = 0,72	1,03	p = 0,31	0,14	p = 0,4	-6,77	p < 0.0001	1,91	p = 0,16	-0,06	p = 0,7
BA	0,01	p < 0.05	-0,02	p < 0.05	-0,04	p = 0,65	0,07	p < 0.0001	0,05	p = 0,67	-0,05	p = 0,66
BA²	0,00	p = 0,47	0,00	p = 0,57	0,00	p = 0,47	0,00	p < 0,01	0,00	p = 0,43	0,00	p = 0,33
Trails	0,35	p < 0.0001	0,08	p = 0,06	-0,03	p < 0,01	0,27	p < 0,01	-0,07	p = 0,44	0,02	p = 0,76
Trails_Coeff2	0,79	NA	0,64	NA	1,36	NA	0,17	NA	0,48	NA	-0,69	NA
PropBA	5,47	p < 0.0001	-0,10	p < 0.05	-2,15	p = 0,38	8,02	p < 0.05	-0,21	p = 0,1	-4,78	p < 0,01
PropBA²	-3,82	p < 0.0001	-2,10	p = 0,51	0,80	p = 0,61	-6,62	p < 0.0001	-0,82	p = 0,62	2,25	p = 0,41
Gini	26,97	p < 0.05	9,50	p = 0,32	-6,47	p = 0,56	9,20	p = 0,69	-4,84	p = 0,18	-4,03	p = 0,34
Gini²	-58,85	p < 0.0001	-28,07	p = 0,42	16,86	p = 0,59	-19,09	p < 0.05	19,35	p = 0,5	15,53	p = 0,53
tm_veget_inter	0,10	p < 0,01	0,08	p = 0,54	-0,05	p = 0,38	0,11	p < 0.0001	0,12	p = 0,23	0,11	p = 0,28
prec_veget_evo_rel	-6,57	p < 0.0001	-18,37	p < 0.001	-12,65	p < 0.05	-0,60	p = 0,61	-4,35	p = 0,37	-8,23	p = 0,16

	Quercus robur					
	Suppressed		Dominant - small		Dominant - large	
	coeffs	pval	coeffs	pval	coeffs	pval
(Intercept)	-6,83	NA	-4,21	NA	-5,43	NA
RelCirc	-3,42	p < 0.0001	-1,21	p = 0,46	-0,30	p = 0,19
RelCirc²	-1,59	p < 0.05	0,25	p = 0,65	-0,10	p = 0,15
BA	0,12	p < 0.0001	-0,07	p = 0,64	-0,03	p = 0,2
BA²	0,00	p < 0.0001	0,00	p = 0,22	0,00	p = 0,73
Trails	0,17	p = 0,24	-0,31	p = 0,65	0,07	p = 0,71
Trails_Coeff2	0,00	NA	-0,24	NA	-0,33	NA
PropBA	5,59	p < 0.05	-1,76	p < 0.0001	-2,31	p < 0.001
PropBA²	-4,89	p < 0.0001	-0,86	p = 0,49	-0,01	p = 0,69
Gini	11,29	p = 0,18	0,06	p < 0.05	6,16	p = 0,1
Gini²	-20,05	p < 0.05	9,45	p = 0,61	-2,98	p = 0,73
tm_veget_inter	0,12	p < 0.001	0,11	p = 0,08	0,09	p = 0,14
prec_veget_evo_rel	2,37	p = 0,06	-3,14	p = 0,32	-0,76	p = 0,71

Table 5.4. Coefficients and p-values for all the mortality models variables for suppressed, small dominant and large dominant trees subset. Values were averaged from k-fold bootstrap (k = 1000).

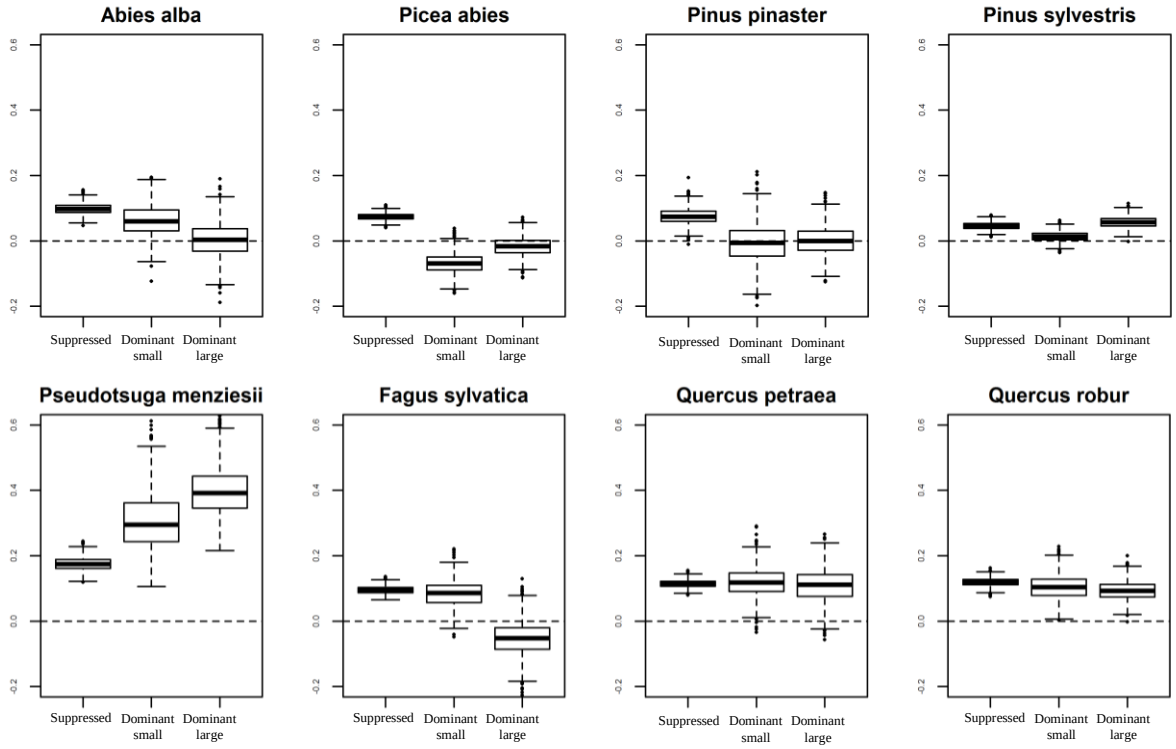


Figure 5.12: Coefficients values of *interaction between vegetation period temperature evolution and vegetation period average temperature* for the 8 species for the suppressed, small dominant, and large dominant trees subsets. Each boxplot is composed of 1000 coefficient values obtained with a k-fold bootstrap on each of the 8 species (k = 1000).

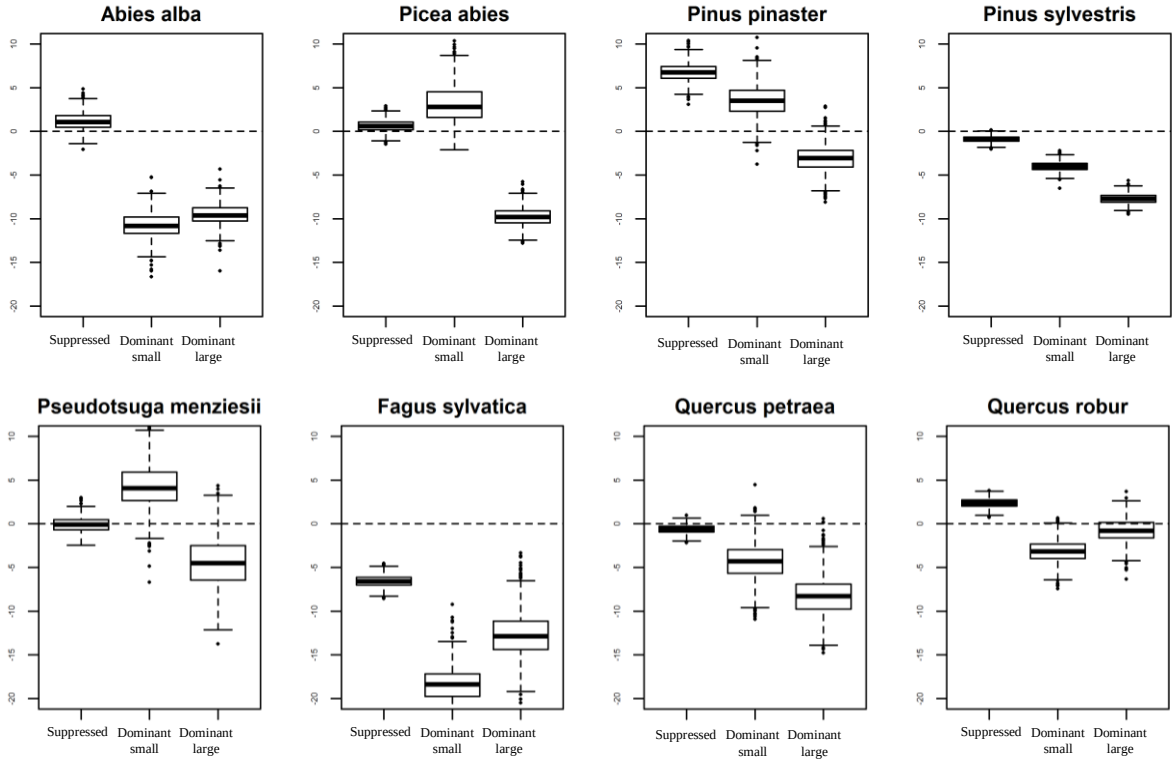


Figure 5.13: Coefficients values of *vegetation period rainfall relative evolution* for the 8 species for the suppressed, small dominant, and large dominant trees subsets. Each boxplot is composed of 1000 coefficient values obtained with a k-fold bootstrap on each of the 8 species (k = 1000).

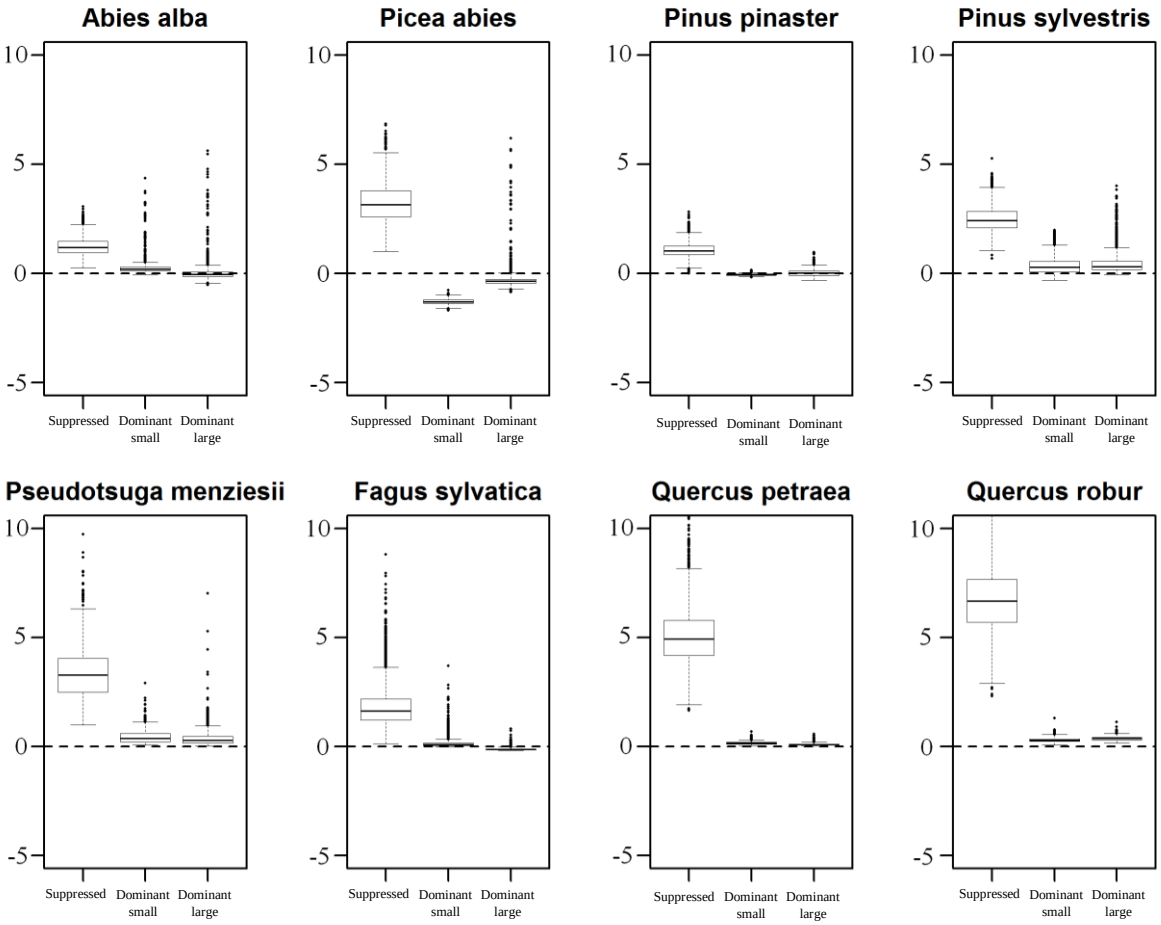


Figure 5.14. Excess probability of mortality as compared to a climate change free context for the suppressed, small dominant, and large dominant trees subset. The climate change related excess probability of mortality is calculated as the difference between predicted values for the full model and a partial model where climate change related effects have been set to 0. In order to assess the importance of the sole climate-change effects on tree mortality, all non-climate change related variables were set to their mean value for all the trees of the considered species, while qualitative variables were set to their most frequent value.

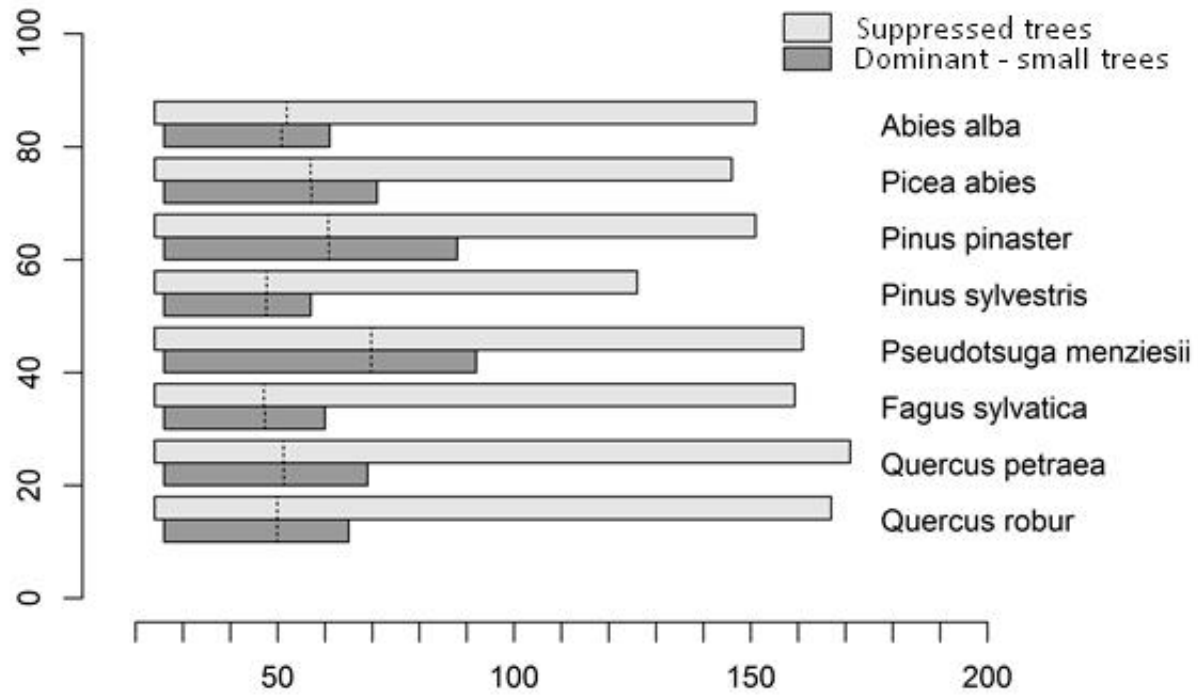


Figure 5.15: Circumference of the suppressed trees subset (light gray boxes), and of the small dominant trees subset (medium gray boxes). The average circumference of the small dominant trees is equal to the average circumference of suppressed trees. In order to obtain this distribution, we calculated the threshold circumference value under which the average circumference value is equal to the average circumference of suppressed trees. We only kept dominant trees under that threshold. The dotted-line represent the mean circumference value of all the trees in the considered box. The upper limit of the light gray and medium gray boxes represents the 99th percentile of the distribution.

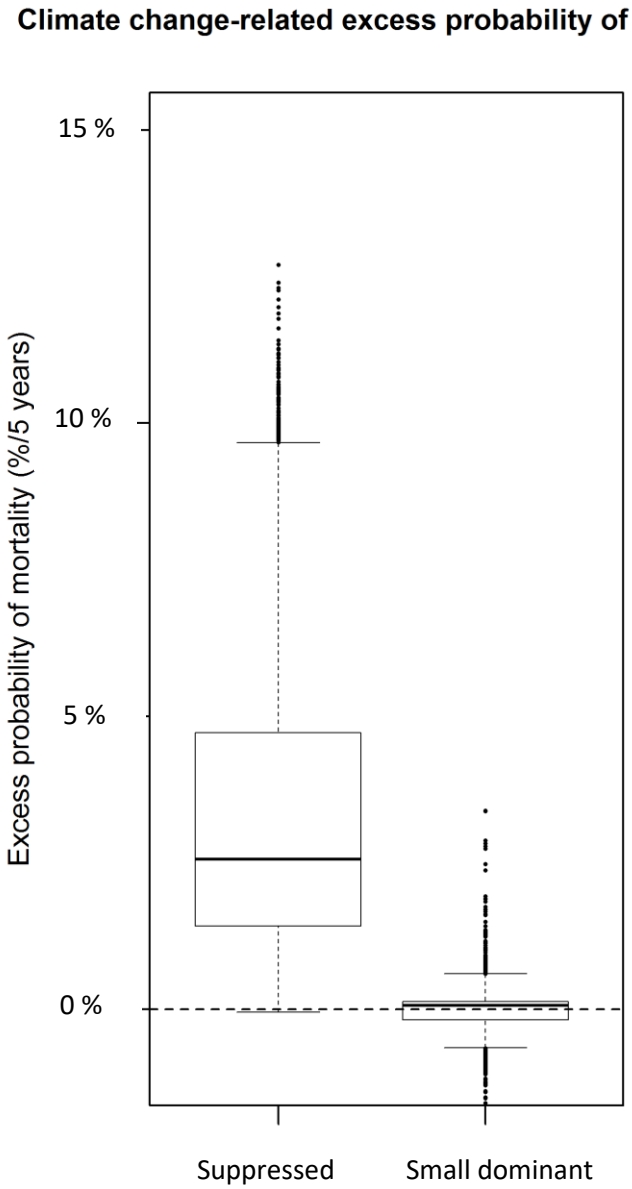


Figure 5.16: Excess probability of mortality as compared to a climate change free context for the suppressed and small dominant trees subsets with equal mean circumference. The climate change related excess probability of mortality is calculated as the difference between predicted values for the full model and a partial model where climate change related effects have been set to 0. In order to assess the importance of the sole climate-change effects on tree mortality, all non-climate change related variables were set to their mean value for all the trees of the considered species, while qualitative variables were set to their most

6 Discussion

6.1 Apports de la thèse

Par une approche de modélisation à l'échelle de l'arbre, nous avons cherché à évaluer l'impact du changement climatique récent sur la mortalité de fond des principales essences forestières européennes. Bien qu'un certain nombre d'études suggèrent un effet du réchauffement climatique qui conduirait à une augmentation de la mortalité des arbres, (van Mantgem et al. 2009, Allen et al. 2015, Hember et al. 2017), nos résultats apportent un éclairage nouveau sur un certain nombre de points. Tout d'abord, au-delà des aspects strictement liés au changement climatique, notre étude de mortalité des arbres prend en compte un grand nombre de variables liées aux caractéristiques du peuplement (intensité de la compétition, structure du peuplement, composition en espèces, intensité de l'exploitation sylvicole), ainsi que de variables liées aux conditions environnementales. Cette approche est novatrice car elle constitue la première étude exhaustive des facteurs de la mortalité sur les espèces de la forêt tempérée Européenne, avec une prise en compte des effets du changement climatique. Par ailleurs, nous avons étudié un grand nombre d'espèces, dont un nombre conséquent n'avait jamais fait l'objet de modèles de mortalité jusqu'à présent. Nous proposons également une analyse spatiale de la mortalité, avec un focus sur le lien entre les conditions climatiques moyennes et la mortalité liée au changement climatique, apportant des précisions sur les processus de mortalité en cours au niveau des limites d'aire de distribution des espèces. Enfin, nous comparons la sensibilité au changement climatique de différentes sous-populations d'arbres selon leur statut social et leur stade de développement, une question qui reste peu étudiée à l'échelle de la forêt européenne. Dans cette partie, nous discuterons dans un premier temps des apports de la thèse par rapport à la littérature existante.

6.1.1 Apports vis-à-vis des résultats issus de réseaux de suivi de placettes

Les études issues de réseaux de suivi de placettes sur le long terme ont permis de mettre en évidence des augmentations des taux de mortalité depuis les années 1960, principalement en Amérique du Nord (van Mantgem et al. 2009, Peng et al. 2011, Luo and Chen 2015). Les études réalisées en Europe sont beaucoup plus rares. On peut notamment citer celle de Carnicer et al. (2011), réalisée à partir des données du réseau de suivi Européen, qui montre une augmentation des taux de mortalité dans la péninsule ibérique depuis la fin des années 1980. On peut également se référer aux rapports techniques annuels du réseau ICP-Forests qui donnent les tendances d'évolution des taux de mortalité pour les principales espèces

Européennes (Michel and Seidling 2018), ainsi qu'aux rapports annuels du réseau de correspondants observateurs du Département de Santé des Forêts du Ministère de l'Agriculture.

Toutefois, si ces études mettent en évidence une augmentation des taux de mortalité pour de nombreuses espèces et biomes, l'attribution d'une part de cette mortalité au changement climatique est très difficile. En effet, les changements de pratiques sylvicoles depuis le début du 20ème siècle ont entrainé une augmentation de la surface et de la densité des forêts en Europe et en Amérique du Nord (Denardou et al. 2017, D'Amato et al. 2018). Au Canada, certains auteurs soutiennent que les augmentations de taux de mortalité relevés depuis les années 1950 sont uniquement liées à l'augmentation de l'intensité de compétition (Thorpe and Daniels 2012, Zhang et al. 2015). Ces résultats sont controversés, d'autres auteurs arguant que les augmentations de mortalité mises en évidence au Canada sont bien liées au changement climatique récent (Price et al. 2015). En Europe, il n'existe pas de réseau de suivi remontant aussi loin dans le temps, le réseau ICP ayant été créé en 1989. Par ailleurs, dans ce réseau, seuls les arbres dominants et codominants sont recensés. Ainsi, l'évolution des taux de mortalité des arbres dominés reste très mal connue, de même que l'évolution précise des conditions de peuplement associées à chaque placette de suivi.

Notre approche est différente, basée sur des relevés d'inventaire forestiers contemporains (2009-2015), permettant d'avoir une description très précise des conditions de peuplement et environnementales de chaque placette. Les températures et les précipitations ont été considérées de façon dynamique, en calculant leur évolution entre deux périodes temporelles disjointes. Cette approche permet d'essayer de démêler les différents effets pouvant entrainer la mort de l'arbre. Nous avons réussi à montrer que les augmentations de températures et les diminutions de précipitations par rapport à la période de référence 1961-1987 étaient corrélées à la probabilité de présence d'arbres morts sur la période contemporaine, pour une majorité d'espèces.

6.1.2 Apports vis-à-vis des résultats issus de modèles basés sur les données d'inventaire forestier

D'autres études sont basées sur les données d'inventaire forestier en Europe et s'intéressent aux corrélations entre les conditions climatiques moyennes et la mortalité des arbres via des approches spatiales. Ces approches sont très proches de celle développée dans le cadre de la thèse, avec une prise en compte assez fine des caractéristiques de l'arbre et du peuplement.

Deux études notables de ce type ont été réalisées en Espagne (Ruiz-Benito et al. 2013), et en Allemagne et Suisse (Hülsmann et al. 2018). Dans ces deux études, les auteurs ont mis en évidence l'importance première des caractéristiques liés à la taille de l'arbre et aux caractéristiques du peuplement par rapport aux facteurs environnementaux, ce qui est conforme à nos résultats.

Concernant les effets liés aux conditions climatiques, dans l'étude de Ruiz-Benito et al. (2013), la température moyenne annuelle joue de façon significative pour 8 espèces sur 11, avec une augmentation de la mortalité vers les valeurs les plus élevées. Cet effet est attribué au stress thermique très présent en été dans la péninsule ibérique (Carnicer et al. 2011). L'effet des précipitations semble quant à lui contre-intuitif, avec une probabilité de mortalité maximale dans les zones les plus arrosées pour 5 essences. Cet effet pourrait d'après les auteurs être un proxy des zones de montagne où les dégâts du froid sont les plus important, ou bien des zones de forte productivité où le taux de mortalité des arbres dominés est plus fort. Dans l'étude d'Hülsmann et al. (2018), les conditions climatiques moyennes jouent de façon très marginale sur la probabilité de mortalité, n'étant significatives que pour 2 espèces sur 18 (*Pinus mugo* et *Quercus pubescens*). En plus de cette faible fréquence, les auteurs jugent ces effets peu crédibles en raison du très faible nombre de relevés disponibles pour ces deux espèces.

La différence entre ces travaux et ceux développés dans la thèse est la prise en compte, en plus des conditions climatiques moyennes, de l'intensité du changement climatique depuis les années 1960, ainsi que d'un grand nombre de variables décrivant les caractéristiques du peuplement. En effet, la plupart des études portant sur la modélisation de la mortalité de fond prennent en compte un nombre limité de variables. Classiquement, la circonférence de l'arbre, la surface terrière du peuplement, ainsi que la surface terrière des arbres plus gros que l'arbre considéré sont les seules prises en compte dans les modèles de mortalité (Monserud and Sterba 1999, Hülsmann et al. 2017). Ici, nous avons pris en compte un grand nombre d'indicateurs relatifs à la structure du peuplement et avons montré qu'ils jouaient un rôle majeur dans l'explication du phénomène de mortalité. Nous avons montré que la distribution en diamètres des arbres au sein d'un peuplement (caractérisée par le coefficient de Gini), donnant une indication sur la structure des peuplements (régulière, irrégulière/en futaie jardinée), était un bon prédicteur de la mortalité, très peu utilisé dans ce type d'études. Il en va de même concernant la composition en essences du peuplement (proportion occupée par l'espèce étudiée, nombre total d'espèces), ainsi que pour les variables traduisant l'intensité de

l'exploitation sylvicole. Nous avons également considéré plusieurs indicateurs décrivant le sol (pH, réserve utile, rapport C/N, indices d'engorgements), que peu d'études de mortalité à large échelle prennent en compte, et montré qu'ils avaient un impact très faible sur la probabilité de mortalité des arbres [Certaines études prennent néanmoins en compte les « types de sol » (Lines et al. 2010), ou encore la réserve utile maximale du sol (Hember et al. 2017)].

Nous avons montré que les augmentations de température et les baisses de précipitations étaient de bien meilleurs prédicteurs de la mortalité de fond que les valeurs de température et de précipitations moyennes (chapitre 3), démontrant que le changement climatique augmentait bien la mortalité des arbres pour un nombre conséquent d'espèces, avec des variations importantes selon le statut social et le stade de développement des arbres (chapitre 5). Plus précisément, nous avons montré que la mortalité de fond des espèces était maximale lorsque des conditions climatiques chaudes et sèches étaient associées à des hausses de températures et des baisses de précipitations (chapitre 4).

6.1.3 Des modèles pour des espèces dont la mortalité n'est pas étudiée

Parmi les 43 espèces étudiées dans la thèse, 29 ont fait l'objet de modèles de mortalité à l'échelle de l'arbre dans des études précédentes. Nous avons synthétisé la littérature disponible sur le sujet (**Table 6.1**). Dans les études de Ruiz-Benito et al. (2013), Hülsmann et al. (2018), Hember et al. (2017) et Dietze and Moorcroft (2011), des variables climatiques ont été prises en compte pour la modélisation de la mortalité de 27 espèces communes à notre étude. Toutefois, seule l'étude de Hember et al. (2017), réalisée en Amérique du Nord, pour laquelle les espèces communes avec notre étude sont *Pseudotsuga menziesii* et *Picea sitchensis*, prend explicitement en compte une variable en lien avec le changement climatique (augmentation du déficit hydrique du sol), les autres prenant en compte des variables de conditions climatiques moyennes. Cette étude met en évidence une augmentation de la mortalité de ces deux essences avec l'augmentation du déficit hydrique, de façon cohérente avec nos résultats. Par ailleurs, dans l'étude de Dietze and Moorcroft (2011), les espèces sont regroupées en groupes fonctionnels et ne sont pas analysées individuellement. Toutes les autres études mentionnées dans la **table 6.1** sont exclusivement basées sur des variables dendrométriques.

Ainsi, d'après cette synthèse, 14 espèces que nous avons étudiées dans le chapitre 3 n'ont jamais fait l'objet de modèles de mortalité par le passé, auxquelles s'ajoutent deux espèces pour lesquelles il n'existait que des modèles basés sur des variables dendrométriques (**Table 6.1**). L'approche développée dans la thèse, outre le fait de s'intéresser à des espèces jusque-là peu étudiées, permet d'avoir une vision des effets du changement climatique sur la mortalité pour un pool d'espèces représentatif de la forêt européenne [représentant plus de 80% de la surface forestière européenne (Köble and Seufert 2001)]. Les résultats ont été obtenus pour chaque espèce avec la même méthode et sur le même jeu de données, et sont donc aisément comparables d'une espèce à l'autre.

Espèce	Références	Chapitres de la thèse
Abies alba	Monserud and Sterba (1999), Wunder et al. (2007) Hülsmann et al. (2018)	3, 4, 5
Acer campestre	(Peng et al. 2011), Hülsmann et al. (2018)	3
Acer opalus		3
Acer pseudoplatanus	(Luo and Chen 2013), Hülsmann et al. (2018)	3
Arbutus unedo		3
Betula pendula	Eid and Oyen (2003), (Peng et al. 2011), Fridman and Stahl (2001), (Luo and Chen 2015), Monserud and Sterba (1999), Wunder et al. (2007) Hülsmann et al. (2018)	3, 4
Carpinus betulus	(Thorpe and Daniels 2012), Holzwarth et al. (2013), Monserud and Sterba (1999), Wunder et al. (2007), Hülsmann et al. (2018)	3, 4
Corylus avellana	Hülsmann et al. (2018)	3
Crataegus monogyna	Dietze and Moorcroft (2011)	3
Fagus sylvatica	Fridman and Stahl (2001), Holzwarth et al. (2013) Monserud and Sterba (1999), Wunder et al. (2007), Hülsmann et al. (2018), Ruiz-Benito et al. (2013)	3, 4, 5
Ilex aquifolium		3
Juniperus communis		3
Juniperus oxycedrus		3
Laburnum anagyroides		3
Larix decidua	Monserud and Sterba (1999)	3, 4
Malus sylvestris	Dietze and Moorcroft (2011)	3
Picea abies	Eid and Oyen (2003), Fridman and Stahl (2001) Monserud and Sterba (1999), Wunder et al. (2007) Hülsmann et al. (2018)	3, 4, 5
Picea sitchensis	Hember et al. (2017)	3
Pinus halepensis	Ruiz-Benito et al. (2013)	3
Pinus pinaster	Bravo-Oviedo et al. (2006), Ruiz-Benito et al. (2013)	3, 4, 5
Pinus sylvestris	Alenius et al. (2003), Bravo-Oviedo et al. (2006), Crecente-Campo et al. (2010), Eid and Oyen (2003), Fridman and Stahl (2001), Monserud and Sterba (1999), (Bennett et al. 2015, Grote et al. 2016), Ruiz-Benito et al. (2013), Hülsmann et al. (2018)	3, 4, 5
Pinus uncinata	Ruiz-Benito et al. (2013)	3
Populus nigra		3
Populus tremula	Fridman and Stahl (2001)	3
Prunus avium		3
Pseudotsuga menziesii	Dietze and Moorcroft (2011), Hember et al. (2017)	3, 4, 5
Pyrus communis		3
Quercus ilex	Ruiz-Benito et al. (2013)	3
Quercus petraea	Monserud and Sterba (1999), Hülsmann et al. (2018)	3, 4, 5
Quercus pubescens	Hülsmann et al. (2018)	3
Quercus pyrenaica	Ruiz-Benito et al. (2013)	3
Quercus robur	Eid and Oyen (2003), Monserud and Sterba (1999), Hülsmann et al. (2018)	3, 4, 5
Quercus suber	Ruiz-Benito et al. (2013)	3
Robinia pseudoacacia	Dietze and Moorcroft (2011)	3, 4
Salix alba	Dietze and Moorcroft (2011)	3
Salix caprea		3
Salix cinerea		3
Sambucus nigra		3
Sorbus aria	Hülsmann et al. (2018)	3
Sorbus aucuparia	Dietze and Moorcroft (2011)	3
Sorbus torminalis		3
Tilia cordata	Wunder et al. (2007), Wunder et al. (2007), Hülsmann et al. (2018) Hülsmann et al. (2018)	3, 4, 5
Tilia platyphyllos		3

Table 6.1 : Modèles de mortalité à l'échelle de l'arbre dans la littérature, pour les 43 espèces traitées dans la thèse, et chapitres de la thèse dans lesquels elles ont été étudiées. La plupart des références concernant *Abies alba, Betula pendula, Carpinus betulus, Fagus sylvatica, Picea abies* et *Pinus sylvestris* sont issues de la synthèse réalisée par Hülsmann et al (2017).

6.2 Mise en perspective

6.2.1 Comparaison des taux de surmortalité liés au changement climatique avec les résultats issus de la littérature

Dans les chapitres 3, 4 et 5, nous avons calculé des taux de surmortalité climatique qui correspondent à la différence de probabilité de mortalité lorsque les variables de changement climatiques sont enlevées des modèles. Pour une même espèce, de fortes variations de surmortalité climatique peuvent apparaitre selon la sous-population d'arbres considérée : l'ensemble de la population d'arbres (chapitre 3), les arbres évoluant près des limites chaudes/sèches ou froides de leur aire de distribution (chapitre 4), les arbres dominés, dominants, de petit ou gros diamètres (chapitre 5). Dans cette partie, nous comparerons les valeurs de surmortalité obtenues pour ces différentes sous populations avec les résultats issus d'autres études.

Il existe peu d'études sur ce pool d'espèces mettant en relation des variables de changement climatique avec des taux de mortalité. Senf et al. (2018) ont réalisé une analyse de la mortalité de la canopée via des images Landsat de 1984 à 2016 sur 7 pays d'Europe centrale. Dans cette étude, il a été montré que sur l'ensemble de la période considérée, toutes espèces confondues, une augmentation d'1°C de température annuelle entrainait une hausse moyenne de +0.41%/an de mortalité de la canopée (arbres dominants et codominants), tandis que les changements de précipitations étaient peu significatifs.

Afin de comparer nos résultats à ces tendances, nous avons rapporté les valeurs de surmortalité calculées dans les chapitres 3 et 5 de la thèse à des hausses de mortalité annuelle pour 1°C d'augmentation de température (**Table 6.2**). Nos résultats indiquent une hausse moyenne de la mortalité de + 1.05% par an par degré d'augmentation de température moyenne, pour les 13 espèces sensibles aux effets de la température, si l'on regarde l'ensemble de la population (arbres dominants et dominés). Cette valeur est supérieure à celle obtenue par Senf et al. (2018), de 0.41%/an, mais n'est calculée que sur les 13 espèces sensibles aux effets de la température. Si on calcule cette valeur pour toutes les espèces étudiées en les pondérant en fonction de leur représentativité par rapport à l'ensemble de la forêt française (**Table 2.4**), on obtient une hausse moyenne de la mortalité de + 0.55%/an par degré d'augmentation de température, ce qui est très proche. Toutefois, dans notre étude, d'autres espèces réagissent aux variations de précipitations, dont les valeurs de surmortalité ne sont pas prises en compte ici.

	Chapitre 3	Chapitre 5		
Espèce	Population complète	Dominés	Petits dominants	Gros dominants
Abies alba	NS	+ 0.68 %	*NS*	*NS*
Betula pendula	- 0.31 % (H)	/	/	/
Fagus sylvatica	NS	+ 1.82 %	*NS*	*NS*
Laburnum anagyroides	+ 5.10 % (A)	/	/	/
Larix decidua	+ 0.09 % (E)	/	/	/
Picea abies	+ 0.23 % (E)	+ 1.58 %	*NS*	*NS*
Pinus pinaster	+ 0.30 % (A)	NS	*NS*	*NS*
Picea sitchensis	+1.94 % (E)	/	/	/
Pseudotsuga menziesii	+0.18 % (P)	+ 2.82 %	+ 0.76 %	+ 1.89 %
//	+ 0.07 % (E)	/	/	/
Quercus petraea	NS	+ 2.29 %	*NS*	*NS*
Quercus pyrenaica	+ 0.53 % (P)	/	/	/
Quercus robur	+ 0.08 % (H)	+ 2.63 %	*NS*	*NS*
//	+ 0.24 % (E)	/	/	/
Robinia pseudoacacia	+ 0.67 % (E)	/	/	/
Salix alba	+ 4.35 % (E)	/	/	/
Salix caprea	- 0.77 % (H)	/	/	/
Sorbus aucuparia	+ 0.89 % (E)	/	/	/

Table 6.2 : Variations des taux de mortalité de fond pour +1°C de réchauffement d'après les résultats des chapitres 3 (population d'arbres complète) et 5 (distinction selon le statut social et la taille des arbres) en %/an. Seules les espèces pour lesquelles des effets températures ont été identifiés sont représentées. *NS* indique que l'espèce a été étudiée mais qu'aucun effet du changement climatique n'était significatif (p>0.05). « / » indique que l'espèce n'a pu être étudiée en raison d'effectifs trop faibles (chapitre 5). Pour les résultats du chapitre 3, P, E, A et H sont les saisons pour lesquelles la variable est significative (Printemps, Été, Automne, Hiver). Pour les résultats du chapitre 5, toutes les évolutions sont calculées par rapport à la saison de végétation (Printemps + Été). Les espèces pour lesquelles plusieurs variables de changement climatiques sont significatives sont présentes plusieurs fois. NB : dans les chapitres 3, 4 et 5, les valeurs sont

D'autres estimations de l'effet des températures sur la mortalité des arbres sont disponibles, notamment via des études issues du réseau de suivi européen. Neumann et al. (2017) ont modélisé la mortalité de fond à l'échelle de l'Europe, en se basant sur les données

de suivi du réseau ICP-Forests collectées dans 31 pays depuis 1995. A l'instar de l'étude de Senf et al. (2018), l'analyse est réalisée toutes essences confondues. Cette étude ne s'intéresse pas aux effets du changement climatique de longue durée, mais plutôt à l'effet des températures (maximales et minimales) et des précipitations moyennes de l'année en cours et de l'année précédente sur la probabilité de mortalité. Le taux de mortalité toutes espèces confondues calculé sur ces données est de 0.50% par an, allant de 0.31%/an en Europe centrale (Allemagne, République Tchèque) à 1.39%/an en Espagne.

Plusieurs résultats ressortent de l'étude de Neumann et al. (2017). L'année précédant le relevé, une augmentation de +2°C par rapport aux normales estivales de la période 1951-2012 augmente de +17.9% la probabilité de mortalité, tandis que +2°C par rapport aux minimales hivernales (1951-2012) la diminuent de -22.9%. D'après les auteurs, ces résultats sont cohérents d'un point de vue écologique et traduisent les effets de l'augmentation du stress hydrique et thermique en été, et de la diminution des dégâts liés au froid en hiver. Ces résultats sont également cohérents avec ceux obtenus dans le cadre de la thèse. Si l'on rapporte ces variations au taux de mortalité moyen calculé sur les données ICP-Forests, l'effet estival correspond à une hausse moyenne de mortalité de +0.09%/an par degré d'augmentation, et l'effet hivernal à une diminution de -0.12%/an par degré d'augmentation. Ces valeurs sont nettement plus faibles que celles obtenues par Senf et al. (2018) ainsi que dans notre étude.

Une autre étude basée sur les données ICP-Forests est celle de Carnicer et al. (2011), qui met en évidence une augmentation des taux de défoliation dans le sud de l'Europe entre 1990 et 2006, qui pourraient être expliqués par l'augmentation des températures et l'augmentation du déficit hydrique. Toutefois, l'augmentation du taux de défoliation pouvant être imputée au changement climatique n'est pas explicitée dans cette étude, et ne peut donc être comparé à nos résultats.

6.2.2 Intérêt de considérer des sous-populations de statut social et stades de développement différents

Si l'on compare les changements de mortalité pour 1°C de réchauffement (**Table 6.2**), les augmentations sont beaucoup plus importantes pour les arbres dominés que pour l'ensemble de la population. Pour *Abies alba*, *Fagus sylvatica* et *Quercus petraea*, nous n'avons identifié aucun effet de l'augmentation des températures sur l'ensemble de la population, mais des augmentations de mortalité importantes pour les arbres dominés. De

même, les effets sur *Picea abies*, *Pseudotsuga menziesii* et *Quercus robur*, bien que déjà visibles sur l'ensemble de la population, sont nettement plus accentués sur les arbres dominés, avec le même sens écologique.

Concernant les effets hydriques, nous avons calculé la surmortalité pour 50 mm de diminution de précipitations d'après les modèles des chapitres 3 et 5 afin de pouvoir comparer les valeurs pour les essences pour lesquelles la pluie était significative dans les modèles (**Table 6.3**). Ces valeurs, à l'instar de celles contenues dans la **table 6.2** constituent une synthèse de l'ensemble des résultats et présentent l'avantage d'être directement compréhensibles et de pouvoir être comparées à d'autres études. Les tendances mises en évidences sur l'ensemble de la population d'arbres se retrouvent de façon générale sur les sous populations (*Pinus pinaster*, *Fagus sylvatica* et *Pinus sylvestris*), avec un sens de réponse cohérent entre les différentes approches. Pour deux espèces (*Abies alba* et *Picea abies*), les effets liés aux baisses de précipitations n'apparaissent que lorsque l'on se focalise sur les arbres dominants.

Ainsi, l'étude de sous-populations de statut social et tailles différentes a permis de :

(i) Mettre en évidence des effets du changement climatique sur la mortalité de *Quercus petraea* et *Abies alba*, deux espèces majeures de la forêt française. Ces effets n'avaient pas pu être détectés via l'étude de l'ensemble de la population d'arbre (chapitre 3).

(ii) Mieux comprendre la distribution des effets du changement climatique selon le statut social et la taille des arbres et identifier les catégories d'individus les plus vulnérables par espèce. La réponse des arbres dominés aux variables de changement climatique ressort particulièrement de cette étude.

(iii) Montrer que les composantes du changement climatique qui augmentent la mortalité diffèrent selon la sous-population étudiée, avec plutôt un effet thermique pour les arbres dominés et un effet hydrique pour les dominants.

	Chapitre 3	Chapitre 5		
Espèce	Population complète	Dominés	Petits dominants	Gros dominants
Abies alba	*NS*	*NS*	+ 0,13 %	+ 0,18 %
Coryllus avellana	+ 0,65 % (E)	/	/	/
Fagus sylvatica	+ 0,11 % (P)	+ 0,30 %	+ 0,13 %	+ 0,04 %
Picea abies	*NS*	*NS*	*NS*	+ 0,23 %
Pinus pinaster	- 0,08 % (E)	- 0,15 %	*NS*	*NS*
Pinus sylvestris	+ 0,28 % (P)	*NS*	+ 0,26 %	+ 0,13 %
Quercus ilex	+ 0,31 % (E)	/	/	/
Quercus pubescens	+ 0,17 % (P)	/	/	/
Salix caprea	+ 1,12 % (E)	/	/	/
Sorbus torminalis	+ 1,56 % (E)	/	/	/

Table 6.3 : Variations des taux de mortalité de fond pour 50 mm de diminution de précipitations d'après les résultats des chapitres 3 (population d'arbres complète) et 5 (distinction selon le statut social et la taille des arbres) en %/an. Seules les espèces pour lesquelles des effets précipitations ont été identifiés sont représentées. *NS* indique que l'espèce a été étudiée mais qu'aucun effet du changement climatique n'était significatif ($p>0.05$). « / » indique que l'espèce n'a pu être étudiée en raison d'effectifs trop faibles (chapitre 5). Pour les résultats du chapitre 3, P et E sont les saisons pour lesquelles la variable est significative (Printemps, Été). Pour les résultats du chapitre 5, toutes les évolutions sont calculées par rapport à la saison de végétation (Printemps + Été).

Au vu de ces résultats, de la littérature récente concernant la différence de sensibilité à la sécheresse et au changement climatique des arbres en fonction de leur statut social et de leur taille (Grote et al. 2016, Pretzsch et al. 2018), nous recommandons de poursuivre les études de mortalité faisant la distinction entre les arbres de statut social et, dans une moindre mesure, de tailles différentes.

6.3 Limites de cette étude

6.3.1 Une période temporelle de relevés de placettes courte

Du fait des ajustements successifs du protocole de la nouvelle méthode de l'inventaire forestier français (mis en place en 2005), notamment concernant le levé des arbres morts, nous avons utilisé les données relevées entre 2009 et fin 2015. Les arbres morts recensés étant supposés morts depuis moins de 5 ans, les données utilisées dans les 3 chapitres de la thèse ne concernent donc que les arbres supposés morts entre 2004 et 2015. Certains épisodes de mortalité importants, bien documentés sur le terrain, ne sont visibles ni dans les données brutes, ni dans les résultats des modèles. Ainsi, d'importants dégâts de scolytes sur l'Épicéa ont été mis en évidence de 2000 à 2006 et depuis 2016 (Gillette 2017). De ce fait, la fenêtre temporelle de notre étude correspond à une période d'accalmie relative des observations de dégâts de scolytes en France. Les taux de mortalité sur pied de l'Épicéa calculés à partir des données IGN ne sont pas significativement différents des taux moyens de mortalité des autres espèces, et l'importance des effets de climat et changement de climat dans les modèles de mortalité de l'épicéa sont faibles.

La période d'inventaire considérée, les changements de protocoles, ainsi que l'incertitude de 5 ans sur la date de mort des arbres, ne permettent pas de réaliser un suivi temporel de l'évolution des taux de mortalité des arbres et d'évaluer les corrélations avec l'évolution des conditions climatiques. Ainsi, nous avons choisi d'aborder la question du lien entre changement climatique et mortalité de fond par une approche spatiale plutôt que temporelle, en évaluant le lien entre les changements depuis 1961 des températures et des précipitations, dont l'intensité varie dans l'espace, et la présence d'arbre morts sur pieds sur la période 2009 – 2015.

6.3.2 Prise en compte de l'intensité de l'exploitation

La prise en compte de l'exploitation sylvicole est une question cruciale pour la modélisation de la mortalité de fond. Les forêts européennes sont très majoritairement exploitées, avec une intensité très variable selon l'accessibilité des peuplements, le foncier (public ou privé), les politiques nationales et le type d'espèces en présence (Schelhaas et al. 2018). Les pratiques sylvicoles impliquent la coupe des arbres dépérissant et des arbres morts afin de favoriser les arbres les plus vigoureux, ainsi que des coupes sanitaires à la suite d'épisodes de dépérissement. Ainsi, dans les zones où l'exploitation sylvicole est faible ou nulle, le nombre

d'arbres morts en présence est nécessairement plus élevé que dans les zones gérées de façon intensive.

Par ailleurs, toutes les essences ne font pas l'objet d'une sylviculture dédiée. On peut ainsi distinguer les espèces à haute valeur économique, représentant d'importantes surfaces et favorisées par une gestion sylvicole adaptée, des autres espèces. Dans notre étude, les principales espèces feuillues de cette catégorie sont *Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Quercus pubescens* et *Fagus sylvatica*, les principales espèces résineuses étant *Abies alba*, *Larix decidua*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Pinus pinaster* et *Pseudotsuga menziesii*. Des variations peuvent exister localement, une même espèce pouvant être exploitée intensivement dans une zone géographique, et non exploitée dans une autre, comme *Pinus pinaster* qui est intensivement planté et exploité dans le sud-ouest de la France (massif landais) et présent également dans le sud-est de la France de façon naturelle, avec de plus faibles enjeux de production. D'autres espèces sont exploitées, mais ne constituent pas, de manière générale, l'essence objectif d'un peuplement. Il s'agit d'essences telles *Acer pseudoplatanus, Carpinus betulus, Prunus avium, Sorbus aucuparia,* ou encore *Tilia cordata.* Enfin, certaines essences ne font l'objet d'aucune sylviculture dédiée. Il peut s'agir des essences d'accompagnement, dépassant rarement la strate arbustive, telles *Coryllus avelanna*, *Crataegus monogyna, Juniperus communis* ou *Sambucus nigra*. Enfin, certaines essences sont inféodées aux milieux méditerranéens xériques, et ne font que rarement, ou jamais, l'objet d'une gestion sylvicole à but d'exploitation. On peut citer, dans cette catégorie, *Arbutus unedo, Quercus ilex* ou *Quercus suber*, pour lequel la sylviculture a fortement évolué au cours du 20ème siècle (Rameau et al. 1989). Malgré ces importantes différences, nous avons identifié des effets du changement climatique pour des espèces issues de chacun de ces différents groupes, que ce soit via une approche sur l'ensemble de la population (chapitre 3) ou bien sur les sous-populations d'arbres dominés ou dominants (chapitre 5).

Afin de limiter les biais potentiels liés aux pratiques sylvicoles, dans le cadre de la thèse, nous avons réalisé des modèles à l'échelle de l'espèce et avons éliminé les placettes concernées par des coupes rases et des coupes qualifiées de « fortes » par l'IGN (coupe de plus de 50% du couvert absolu de l'étage supérieur). Dans les modèles, nous avons pris en compte plusieurs variables permettant de caractériser l'intensité de gestion : présence de pistes de débardage, distance aux pistes de débardage existantes, présence de souches sur ou à proximité de la placette. Toutefois, ces variables sont des indicateurs indirects de l'intensité de l'exploitation sylvicole, et ont en moyenne joué avec de faibles importances relatives dans

les modèles, sur 30% des espèces étudiées dans le chapitre 3. Les taux de mortalité observés dans le jeu de données et ayant servi aux modèles sont probablement fortement sous-estimé du fait de l'absence dans la base de données des arbres morts ou mourants préférentiellement récoltés lors de coupes sanitaires ou d'éclaircies. La prise en compte de l'exploitation sylvicole apparait donc comme primordiale pour toute étude de mortalité en forêt tempérée Européenne. Une possibilité pour limiter ce biais est l'intégration de variables caractérisant l'intensité d'exploitation. Idéalement, l'utilisation de données de placette avec suivi à long terme du statut des arbres pourrait permettre de connaitre de façon exacte l'intensité d'exploitation réelle et d'identifier les arbres coupés des suites d'une mort sur pied. Un autre levier est la calibration de modèles de mortalité à partir de données collectées exclusivement en forêt non exploitée (Wunder et al. 2007, Hülsmann et al. 2017).

6.3.3 Prise en compte des évènements extrêmes.

Une grande proportion de la mortalité sur pied résulte des épisodes climatiques extrêmes (Allen et al. 2015). Dans le cadre de notre étude, nous avons uniquement évalué l'effet des changements de température et de précipitations moyens entre 2 périodes sur la mortalité de fond des espèces. Les épisodes de stress hydrique intenses et les vagues de chaleur sont donc pris en compte de façon indirecte au travers des valeurs moyennes. Une perspective intéressante serait de prendre en compte, en plus des variables que nous avons considéré, des variables spatialisées rendant compte de la fréquence, de l'intensité et de la durée des évènements climatiques extrêmes, et d'évaluer leur importance relative dans les modèles.

Des travaux à l'échelle européenne ont été récemment réalisés, permettant de suivre l'évolution de la sévérité et de la fréquence des sécheresses depuis 1950 (Spinoni et al. 2017). Dans cette étude, la sécheresse est caractérisée par l'indice de précipitation standardisé (SPI) et l'indice de précipitations et d'évapotranspiration standardisé (SPEI), calculés par saison sur les périodes 1950 – 2015 et 1981 – 2015. Si l'on s'intéresse au territoire de France métropolitaine et à la saison de végétation, les résultats mettent en évidence une augmentation de la fréquence des sécheresses au printemps et en été entre ces 2 périodes (**Figure 6.4**). L'augmentation de fréquence est plus rapide si l'on considère la période 1981 – 2015, pouvant augmenter de 3.2 évènements par décennie dans certaines zones, et plus marquée au printemps qu'en été (**Figure 6.4**).

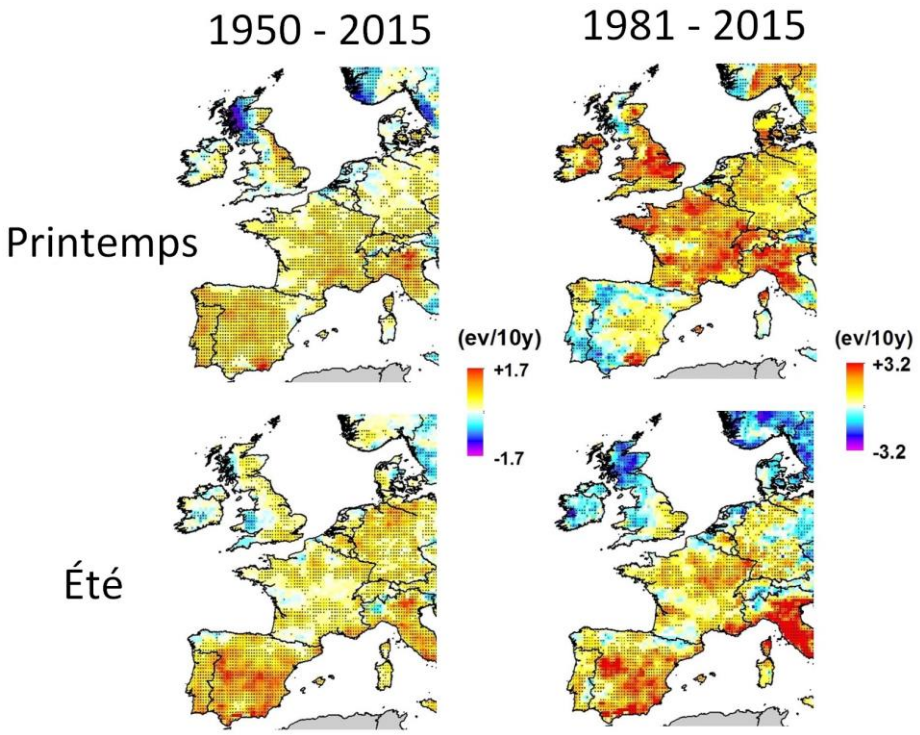


Figure 6.4 : évolution de la fréquence de sécheresse pour le printemps et l'été, sur les périodes 1950 – 2015 et 1981 – 2015, exprimée en nombre d'évènements par décennie. L'indicateur utilisé pour caractériser la sécheresse est l'indice de précipitations et d'évapotranspiration standardisé. Figure adaptée de Spinoni et al. (2017).

Les projections de modèles climatiques mettent en évidence une forte probabilité d'augmentation de fréquence et intensité des épisodes de sécheresse pour les décennies à venir. Une augmentation de +3°C, correspondant à un scénario de réchauffement crédible, entrainerait une augmentation de +40% de la surface concernée par des sécheresses récurrentes, et un doublement de la fréquence des épisodes comparables à la sécheresse de 2003 (Samaniego et al. 2018). D'autres projections mettent en évidence une augmentation de probabilité de fréquence de l'ordre de +1 à+2 épisodes de sécheresse par décennie entre les périodes 1981 – 2010 et 2041 – 2070 selon les scénarios RCP 4.5 et RCP 8.5, avec un impact plus prononcé en zone méditerranéenne et dans la vallée du Rhône (Spinoni et al. 2018). Au regard de ces projections, la prise en compte des évènements extrêmes dans les modèles de mortalité semble être un axe de recherche très important.

6.4 Perspectives de recherche

6.4.1 Utilisation des résultats pour l'adaptation de la gestion forestière au changement climatique

Les modèles de mortalité réalisés dans les chapitres 3 et 4 de la thèse sont basés sur un grand nombre de variables issues de l'inventaire forestier, de modèles climatiques ainsi que de la bioindication réalisée à partir d'un inventaire floristique exhaustif sur les placettes de l'inventaire forestier. Afin d'utiliser ces modèles, il est nécessaire de disposer de toutes ces variables, dont la collecte peut être couteuse en temps et en argent. Cependant, les résultats du chapitre 3 de la thèse indiquent qu'un faible nombre de variables, relatives à l'intensité de la compétition, au stade de développement de l'arbre, ainsi qu'à la structure et composition du peuplement, explique la majorité de la mortalité modélisée. Les variables liées au sol (Réserve utile, pH, C/N, indice d'engorgement) jouent de façon marginale dans les modèles, étant significative au total pour 11 espèces sur 43, tandis que les variables climatiques et de changement de climat sont significatives pour 27 espèces sur 43.

Afin de pouvoir utiliser ces modèles de mortalité sur le terrain de façon efficace, il serait intéressant de calibrer une série de modèles simplifiés, basés sur une liste réduite de variables préfixées, exclusivement dérivées de paramètres facilement mesurables sur le terrain ou disponibles via des modèles spatialisés accessibles librement en ligne.

La donnée de base minimale qu'il est nécessaire de relever sur le terrain est la circonférence et l'espèce des arbres sur une placette de composition et structure représentative du peuplement. A partir de cette donnée de base, il est possible de calculer la plupart des indicateurs nécessaires à la description du peuplement : indice de compétition pour chaque arbre, surface terrière du peuplement, proportion de surface terrière occupée par l'espèce, hétérogénéité de diamètre du peuplement (via le coefficient de Gini). Nous avons montré dans le chapitre 3 de la thèse que ces variables étaient les principaux déterminants non-climatiques de la mortalité de fond. Les variables liées aux caractéristiques du sol, à l'importance relative plus faible dans les modèles, peuvent être extraites de modèles spatialisés, ne nécessitant pas de relevé pédologique ou floristique (Gégout et al. 2003, Piedallu et al. 2016). Concernant la prise en compte du changement climatique, d'après les résultats des chapitres 3 et 4, la prise en compte de deux variables (évolution des précipitations et températures sur la saison de végétation) est suffisante pour rendre compte de la majorité de la surmortalité liée au changement climatique.

Ainsi, en calibrant des modèles simplifiés sur les données de l'inventaire forestier, basés sur les variables citées dans la section précédente, il serait possible de calculer, à partir d'un inventaire dendrométrique standard réalisable rapidement sur le terrain, la probabilité de mortalité des arbres des principales espèces et la part de mortalité imputable au changement climatique récent, pour un peuplement donné. De tels modèles simplifiés, facilement utilisables sur le terrain, peuvent être d'un grand intérêt pour les gestionnaires forestiers dans le cadre de l'adaptation de la gestion sylvicole au changement climatique.

6.4.2 Identification de l'importance des facteurs biotiques

Nous avons vu que la mortalité était un phénomène complexe, la mort d'un arbre résultant d'une multiplicité de facteurs agissant à des échelles temporelles et spatiales très variées (Sinclair 1965, Manion 1981b, Franklin et al. 1987). Dans ce cadre conceptuel, il est très difficile de distinguer la part de mortalité attribuable aux seuls facteurs abiotiques de celle attribuable aux facteurs biotiques.

En forêt, les *facteurs biotiques* désignent les interactions entre des organismes vivants (infection par un champignon pathogène, attaque d'insecte ravageur, consommation par grand herbivore) et un autre organisme vivant (l'arbre). D'après Jactel et al. (2012), les effets du changement global peuvent accentuer le risque biotique en forêt de plusieurs façons. En réponse aux sécheresses et vagues de chaleur, les arbres sont affaiblis et plus vulnérables aux attaques d'insectes ravageurs ainsi qu'aux infections par les champignons pathogènes. L'augmentation des températures minimales augmente les taux de survie hivernaux des pathogènes et ravageurs, et diminue la durée de leurs cycles de génération. Les augmentations de température peuvent entrainer des déplacements en altitude et en latitude de certains pathogènes et insectes ravageurs dans des zones où ils étaient auparavant absents. Enfin, l'augmentation des dégâts de tempête favorise les populations de scolytes, dont les pullulations sont plus virulentes et plus longues. Dans cette section, nous détaillerons certains de ces effets ainsi que les limites et perspectives pour leur prise en compte dans des modèles de mortalité, d'abord concernant les insectes ravageurs, puis concernant les pathogènes.

6.4.2.1 Rôle des insectes ravageurs

Les changements d'aire de distribution d'un grand nombre d'espèces d'insectes ravageurs de la forêt ont été mis en évidence en forêt tempérée et boréale (Pureswaran et al. 2018). Des

zones encore récemment épargnées sont désormais soumises à des attaques de ravageurs sévères. Parmi les exemples notables pour la forêt tempérée européenne, on peut citer la chenille processionnaire du pin (Robinet et al. 2007). Depuis les années 1970, l'augmentation des températures hivernales minimales en Europe a entrainé une remontée en latitude de plusieurs dizaines de kilomètres et en altitude de plusieurs centaines de mètres, de l'aire de distribution de ce ravageur. Cette remontée est également associée à une plus forte densité de population de chenilles en cœur d'aire de distribution, à une plus grande virulence, et à des contractions d'aires en limite chaude (Battisti et al. 2005, Buffo et al. 2007, Netherer and Schopf 2010).

Un autre exemple notable en Europe sont les scolytes (*Ips typographus*), qui sont l'un des principaux insectes ravageurs des forêts de conifères (Grégoire et al. 2015). Généralement, les mécanismes de défense des arbres empêchent les scolytes de s'attaquer aux arbres sains, mais, en contexte de sécheresse, les arbres peuvent être affaiblis et être attaqués, donnant lieu à des épisodes de mortalités parfois massifs (Grégoire et al. 2015). Les températures estivales élevées accélèrent également le temps de génération des populations de scolytes (Bentz and Jönsson 2015). Une étude basée sur l'analyse de 17 séries de suivi remontant aux années 1980 dans 8 pays d'Europe occidentale et du nord a cherché à identifier les facteurs déclenchants des épidémies de scolytes (Marini et al. 2017). Pour l'ensemble des pays étudiés, la chaleur estivale et la quantité de bois tombé au cours de tempêtes l'année précédente étaient des facteurs déterminants des pullulations de scolytes. Les résultats de cette étude montrent que le changement climatique à venir peut avoir des conséquences importantes en termes de dégâts et de coût économique liés aux scolytes pour les forêts d'Épicéa en Europe, mais qu'il est possible de les anticiper. Une autre étude récente a mis en évidence que la probabilité de mortalité de *Pinus sylvestris* dans le Nord-Est de l'Espagne était corrélées aux conditions climatiques favorables à quatre espèces de scolytes ainsi qu'aux conditions climatiques optimales pour le pin sylvestre (Jaime et al. 2019).

Ces différentes études montrent que la présence d'insectes ravageurs et leurs pullulations sont fortement liées aux conditions climatiques. Dans un contexte de changement climatique, de nombreuses incertitudes demeurent sur l'évolution des populations d'insectes, bien que plusieurs études laissent suggérer une augmentation de la mortalité des arbres qui leur est attribuable. La prise en compte de la présence ou l'absence d'insectes ravageurs dans des modèles peut améliorer la prédictibilité de la mortalité (Jaime et al. 2019), mais est difficilement applicable à un grand nombre d'espèces et sur des données d'inventaire où cette

information n'est pas relevée. Enfin, l'augmentation des échanges commerciaux est un vecteur d'introduction de nombreuses espèces de ravageurs exotiques, dont l'impact potentiel encore mal connu vient s'ajouter aux incertitudes liées à l'évolution des aires de distribution et aux variations démographiques des insectes déjà présents (Jactel et al. 2012).

6.4.2.2 Rôle des champignons et autres pathogènes

Le changement climatique influence l'occurrence et la virulence des pathogènes en forêt de la même façon que pour les insectes ravageurs : en diminuant la résistance des arbres hôtes, en augmentant la survie hivernale et en réduisant le temps de génération desdits pathogènes (Desprez-Loustau et al. 2007). Étant donné leur grande diversité, tous les pathogènes ne sont pas affectés de la même façon par les changements de conditions climatiques. Dans cette section, nous détaillerons les effets du changement climatique sur certains des pathogènes majeurs de la forêt française.

L'encre du chêne (*Phytophtora cinamonni*) est un champignon racinaire très répandu de *Quercus ilex* ; *Quercus suber* et de *Castanea sativa* en zone méditerranéenne, et dans une moindre mesure de *Quercus robur* (Brasier 1996, Robin et al. 1998b). Le lien entre la présence de ce pathogène et le changement climatique a été mis en évidence à plusieurs reprises (Brasier 1996, Desprez-Loustau et al. 2007, Burgess et al. 2017). Dans le cas de ce pathogène, une augmentation des températures hivernales entrainerait une augmentation des taux de survie hivernaux, une diminution du temps de génération, et une expansion de sa zone d'habitat. Déjà présentes sur la majorité du territoire français, les conditions climatiques favorables au développement de ce pathogène devraient s'étendre aux zones plus septentrionales d'Europe au cours des décennies à venir (Burgess et al. 2017).

D'autres pathogènes pourraient également voir leur aire de distribution s'étendre au cours des décennies à venir. En Italie, des travaux récents sur le champignon foliaire *Diplodia sapinea*, affectant principalement *Pinus pinea*, *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra* et *Pinus halepensis* ont mis en évidence l'expansion en altitude et en altitude de l'aire de distribution de ce pathogène d'ici 2050 – 2070, en réponse à une élévation des températures (Bosso et al. 2017). La maladie des bandes rouges, causée par les champignons foliaire *Dothistroma septosporum* et *Dothistroma pini* affecte *Pinus nigra*. Les principales conséquences sont une mortalité anormale et une baisse de l'activité photosynthétique des aiguilles (Bradshaw 2004). En France, le pathogène s'est fortement développé depuis les années 1970, avec une forte

augmentation des dégâts qui y sont liés (Jactel et al. 2012). Ce développement est observé dans tout l'hémisphère nord, et serait lié à l'expansion des zones de conditions climatiques qui lui sont favorables (Woods et al. 2016). Bien que de grandes incertitudes persistent, les prédictions issues de modèles de distribution indiquent une poursuite du développement du pathogène au cours du 21ème siècle (Woods et al. 2016).

Toutefois, le développement récent de certains pathogènes en Europe n'est pas nécessairement lié au changement climatique. La chalarose du frêne (*Hymenoscyphus fraxineus*) est un champignon ayant causé un déclin majeur de *Fraxinus excelsior* en Europe depuis le milieu des années 2000 (Husson et al. 2011). D'abord identifié en Pologne dans les années 1990, le pathogène s'est répandu dans toute l'Europe. Originaire d'Asie de l'est où il se développe sur *Fraxinus mandshurica*, le pathogène semble avoir été introduit accidentellement en Europe. (Marçais et al. 2016). De la même manière, les ormes (*Ulmus glabra* et *Ulmus minor*) ont massivement dépéri au cours du 20ème siècle sous l'action de deux pathogènes causant la graphiose de l'orme, *Opiosthoma ulmi* et *Ophiostoma novo-ulmi* (Brasier 2000). Ainsi, à l'instar des insectes ravageurs, l'augmentation des échanges commerciaux, en association avec les effets du changement climatique, pourrait entrainer de nouvelles introductions de pathogènes déclenchant des épisodes de mortalité sévères (Jactel et al. 2012).

Il ressort de ces différentes études que les effets abiotiques (cavitation hydraulique, privation de carbone, stress thermique) et biotiques (pathogènes, ravageurs) sont étroitement liés. Le changement climatique a une influence sur la présence et la virulence d'un grand nombre de pathogènes et de ravageurs. Dans le cadre de la thèse, nous avons considéré l'effet des changements de température et de régimes de précipitation sur la mortalité comme un seul effet, sans distinction d'éventuels effets biotiques ou abiotiques. Il n'existe pas à ce jour d'information liée à l'observation d'éventuelles traces de ravageurs ou de pathogènes sur ou à proximité de la placette, hormis concernant la présence de gui. L'utilisation d'une telle information, ou bien l'intégration de modèles de distribution des différents ravageurs et pathogènes associés à chaque espèce, est une piste de recherche intéressante pour les futures études de mortalité à large échelle.

6.4.3 Élaboration de modèles de mortalité à partir de données alternatives ou complémentaires à celles utilisées

6.4.3.1 Utilisation des données de retour sur point de l'inventaire forestier français

Depuis 2010, l'IGN effectue un retour sur les points recensés 5 années auparavant. Ainsi, tous les points réalisés lors des campagnes 2005 à 2012 ont été revisités de 2010 à 2017, sous réserve que le point soit retrouvé (environ 1% des points n'est pas retrouvé 5 ans plus tard). Les données relevées incluent la couverture du sol 5 ans après, un indicateur d'incident de moins de 5 ans de tous types, exprimé en proportion de dégâts sur la placette (avec un pas de 25%), un indicateur de prélèvement de moins de 5 ans et l'état de végétation des arbres 5 ans après. Cette dernière variable permet de connaitre le statut des arbres 5 ans plus tard : vivant, coupé, mort sur pied, chablis, chandelle.

L'exploitation des données de retour sur point permettrait de connaitre avec précision l'intensité réelle de l'exploitation sylvicole, en calculant un taux de prélèvement au cours des 5 années précédentes. Cet indicateur permettrait de réduire le biais lié à la prise en compte de la gestion forestière dans les modèles, qui a été faite de façon indirecte dans notre étude (via l'observation de souches, de pistes de débardage sur ou à proximité de la placette). Toutefois, cette information ne permettra toujours pas de connaitre le statut mort ou vivant de l'arbre prélevé. Cependant, une limite à l'utilisation de ces données est leur disponibilité pour le public. En effet, l'IGN ne diffuse que les données de retour sur point liées à la placette entière (changement d'occupation du sol, prélèvement) et non les données à l'échelle de l'arbre. A ce jour, 7 années de retours sur point ont été réalisées, correspondant à la remesure d'un nombre d'arbres suffisant pour réaliser des modèles de mortalité performants, si l'on se réfère aux taux de mortalité en 5 ans calculés sur la base IGN « classique » (celle utilisée dans le cadre de la thèse) sur la période 2009 - 2015. Des travaux futurs utilisant ces données de retour sur point pourraient permettre de comprendre le phénomène de mortalité avec une meilleure précision.

6.4.3.2 Données d'inventaire forestier paneuropéennes

6.4.3.2.1 Disponibilité et harmonisation des données entre les différents inventaires forestiers nationaux

L'utilisation de données couvrant un gradient écologique plus étendu que celui obtenu en France permettrait de mieux connaître la réponse des espèces au changement climatique en marge chaude et en marge froide de leur aire de distribution. Par ailleurs, l'utilisation d'une zone géographique plus large permettrait d'avoir une plus grande diversité de patterns de changements de température et de précipitations que ceux observés en France. Une des bases pour la réalisation d'une telle étude serait l'utilisation des données issues de plusieurs pays européens. En effet, tous les pays européens disposent d'un inventaire forestier. Certains inventaires présentent de fortes similitudes entre eux. Ainsi, l'inventaire français est lui-même calqué sur celui mis en place en Finlande dès 1952 (Hervé et al. 2014). Cependant, bien que des travaux d'harmonisation des inventaires forestiers des différents pays européens soient en cours (Gschwantner et al. 2016), d'une manière générale, de nombreuses différences demeurent entre les différents inventaires. Le protocole d'échantillonnage, la fréquence d'inventaire, le type de variables relevées, ou encore les diamètres minimaux de recensement diffèrent d'un pays à l'autre (Gschwantner et al. 2016). L'étude comparative réalisée par Gschwantner et al. (2016) décrit également la façon dont sont relevés les arbres morts et les arbres coupés dans les différents pays européens. 16 pays inventorient précisément le type de coupes effectuées sur la placette (éclaircies, coupes sanitaires, récolte). Ce paramètre, dans l'optique d'une meilleure prise en compte des effets de la sylviculture, peut être un facteur clef pour une meilleure modélisation de la mortalité de fond. Au niveau de la mortalité, 10 pays recensent les arbres morts selon des causes précises : neige, vent, feu, insectes ravageurs ou encore compétition entre les arbres. Dans le cadre d'une étude visant à identifier les facteurs déterminant la mortalité de fond, l'identification préalable des arbres soumis à des épisodes de mortalité catastrophique est primordiale et pourrait être plus précise avec l'utilisation de ce type de données.

6.4.3.2.2 Perspectives et limites d'utilisation des données d'inventaires paneuropéens

Une étude en cours s'attache à modéliser la mortalité du hêtre et du pin sylvestre à partir des données d'inventaire de 5 pays (Espagne, France, Allemagne, Suède et Finlande) couvrant une grande partie de l'aire climatique de ces espèces (Archambeau et al. 2019). Les

résultats de ces travaux sont proches de ceux obtenus dans le cadre des chapitres 3 et 4 de la thèse, montrant un effet du stress hydrique et thermique sur la probabilité de mortalité de ces deux espèces, atteignant ses valeurs maximales dans le Sud-Est de la France. Les placettes relevées en Espagne, où les conditions climatiques sont les plus xériques le long du gradient étudié, montrent des probabilités de mortalité inférieures à celles obtenues en France. A l'inverse, dans les régions du Nord de l'Europe où le froid est considéré comme facteur limitant la croissance des arbres, aucun effet favorable du réchauffement n'a été mis en évidence. Une des limites à l'utilisation de données issues d'inventaires aux protocoles différents est la difficulté à prendre en compte les effets liés à la gestion ainsi qu'à la structure et composition du peuplement, dont nous avons montré l'influence dans les chapitres précédents. Néanmoins, la poursuite de ce type d'études, sur un plus grand nombre d'espèces, avec une meilleure prise en compte des variables liées aux caractéristiques du peuplement, aux caractéristiques édaphiques et à l'intensité de l'exploitation forestière, ouvre des perspectives extrêmement intéressantes sur la compréhension des déterminants de la mortalité de fond des essences forestières européennes, particulièrement en limite chaude et sèche des aires de distribution des espèces.

6.4.4 Réseau systématique européen

6.4.4.1 Description du réseau systématique européen

Dans les années 1980, en réponse à la crise des pluies acides, un protocole de suivi harmonisé entre 12 pays européens de suivi de l'état de santé des forêts a été mis en place. Ce réseau est basé sur un maillage systématique de $16\,km \times 16\,km$. En France, ce réseau est constitué, à son lancement en 1989, de 520 placettes, et fait suite au *réseau bleu* mis en place de 1987 à 1993 dans l'est du pays par le Département de Santé des Forêts (Barthod 1994). Sur chaque placette, au moins 20 arbres dominants ou codominants sont recensés, avec une hauteur minimale de 60 cm (Eichhorn et al. 2010). Afin de suivre la vitalité des arbres au cours du temps, leur taux de défoliation est mesuré chaque année à dire d'expert selon 5 classes : aucune défoliation (jusqu'à 10%), légère (>10 – 25%), modérée (> 25 – 60%), forte (>60 - < 100%), mort (100%). Le nombre de placette varie annuellement en fonction de changements dans les critères de recensement et d'épisodes de mortalité. En France, le nombre moyen de placettes évaluées annuellement sur la période 2011 à 2017 est de 533 (min = 500 en 2009, max = 553 en 2012). En 2017, 10.719 arbres ont été évalués sur 527 placettes

(Michel and Seidling 2018), **figure 6.5**. Sur l'Europe, en 2016, 5.396 ont été évaluées, correspondant à 101.959 arbres.

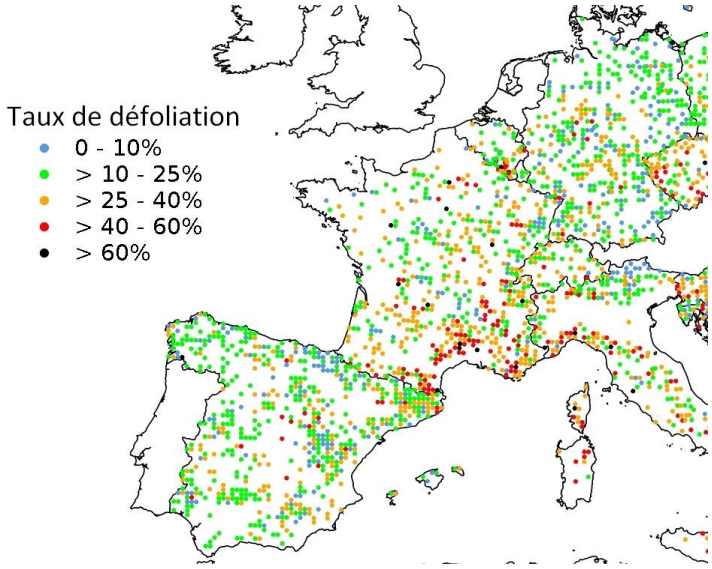


Figure 6.5 : taux de défoliation moyen par placette sur l'année 2017, toutes espèces confondues, sur les placettes du réseau systématique européen, sur la zone Europe occidentale. D'après Michel and Seidling (2018).

6.4.4.2 Variation des taux de défoliation depuis la mise en place du réseau

Sur l'ensemble de la période de suivi, commençant en 1990, d'importantes variations de taux de défoliation ont été mises en évidences. Ces augmentations sont très variables selon les pays et les espèces considérées. En France, le taux d'arbre ne présentant pas de défoliation a très fortement diminué de 1990 à 2017, passant de près de 80% à 30% pour les résineux, et de 75% à 15% pour les feuillus. (**Figure 6.6**). En France, les espèces pour lesquelles ces augmentations sont les plus importantes sont *Pinus sylvestris*, *Picea abies* et le groupe des pins méditerranéens (*Pinus pinaster* et *Pinus halepensis*, principalement). Parmi les autres grands pays forestiers européens pour lequel un suivi existe depuis 1990, des tendances de défoliation croissante similaires à celles observées en France sont visibles pour l'Espagne et l'Italie, tandis que les taux sont restés stables pour les pays situés plus au nord ou à l'est (Allemagne, Finlande, Norvège, Suède, Pologne, Roumanie) (Michel and Seidling 2018). Ces tendances ont été corrélées à des données climatiques, mettant en évidence un lien possible

entre réchauffement et augmentation des taux de défoliation des arbres dans les zones de faible latitude (Carnicer et al. 2011). Plus récemment, une étude basée sur l'utilisation des

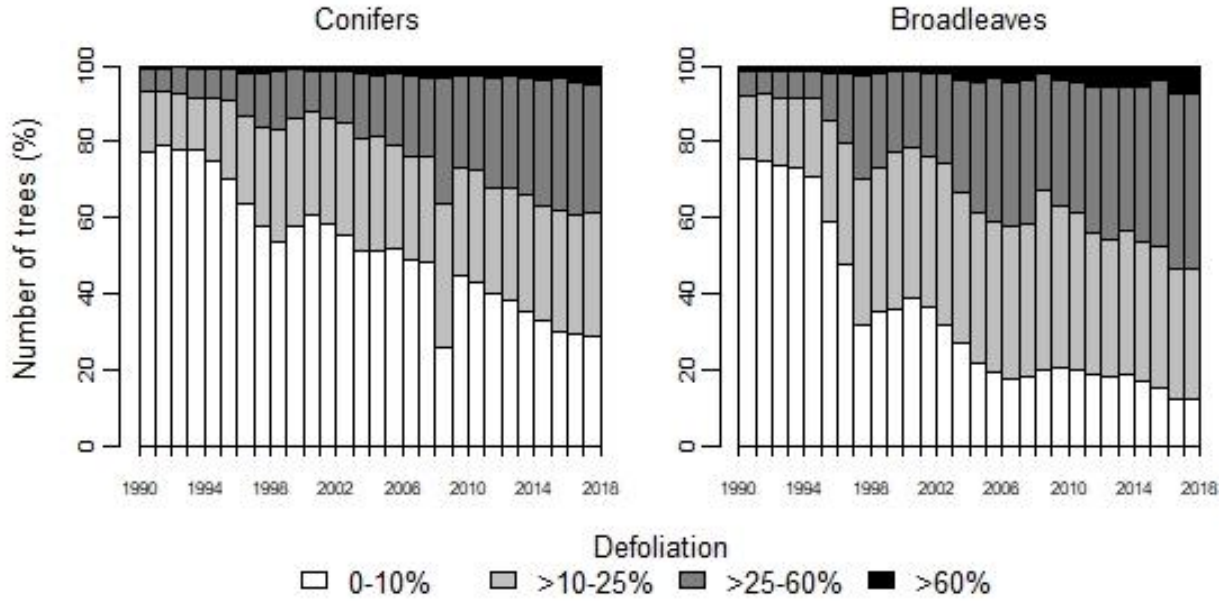


Figure 6.6 : évolution du taux de défoliation en France, toutes espèces confondues, de 1990 à 2017, sur les placettes du réseau ICP-Forests de niveau 1. D'après Michel and Seidling (2018).

données du réseau systématique sur la période 2000 – 2012 dans 31 pays, correspondant à 235.895 arbres, a mis en évidence un lien entre la variabilité climatique, principalement les étés chauds l'année précédente, et la probabilité de mortalité des arbres (Neumann et al. 2017).

6.4.4.3 Limites et perspectives à l'utilisation des données du réseau systématique

Une des principales limites des études de mortalité existantes basées sur les données du réseau systématique est la prise en compte très partielle des effets liés à la compétition et aux caractéristiques du peuplement (structure, composition), qui modifient la probabilité de mortalité des arbres, y compris des arbres dominants (Ruiz-Benito et al. 2013, Zhang et al. 2015, Gendreau-Berthiaume et al. 2016). La prise en compte du stade de développement des arbres et de leur statut social pourrait permettre d'améliorer significativement la qualité des

modèles de mortalité. Par ailleurs, l'approche développée par Neumann et al. (2017) est à l'échelle de la forêt européenne dans son ensemble, sans distinction des espèces. Une approche à l'échelle de l'espèce pourrait permettre de mieux identifier les biomes les plus sensibles au changement climatique. Une autre limite à l'utilisation de ces données sur un grand nombre de pays est liée à leur harmonisation. Bien que des entrainements de calibration nationaux et internationaux soient réalisés afin de garantir l'homogénéisation des notations entre les différents pays membres (Dobbertin 1997, Eickenscheidt 2014), une très grande variabilité subsiste entre les différents observateurs sur le terrain, notamment sur les classes de défoliation intermédiaires (Réunion nationale du Département de Santé des forêts, 22/05/2019, Champenoux, France). Enfin, les effectifs d'arbres mesurés sur les placettes du réseau systématique sont beaucoup plus réduits que dans les inventaires forestiers nationaux. Ainsi, si l'on ne considère que les relevés réalisés à l'échelle de la France dans le réseau systématique, le nombre d'arbres mesurés annuellement, toutes espèces confondues est d'environ 10.000 (10.812 en 2017). Par ailleurs, lorsqu'un arbre est prélevé, on ne connait pas son statut mort ou vivant au moment de la coupe. Sur les 25 pays recensés dans le rapport de 2018, le nombre total d'arbres recensés est de 101.779 (Michel and Seidling 2018). A titre de comparaison, les données de l'inventaire forestier français sur la période 2009 – 2015, après préparation de la base de données, représentent 372.974 arbres, dont 7.312 arbres morts sur pied. La réalisation de modèles à partir des données ICP, pour des raisons d'effectifs d'arbres morts, devrait donc être limitée aux espèces les plus fréquentes.

Malgré ces limites, l'étude de la mortalité des arbres à partir des données du réseau systématique ouvre des perspectives intéressantes et peut être complémentaire de l'approche à partir des données d'inventaire forestier. Si les données d'inventaire permettent une prise en compte précise des caractéristiques du peuplement et d'étudier un grand nombre d'espèces, la possibilité de dater avec une précision d'un an la mort des arbres est un avantage majeur des données du réseau systématique. En effet, dans l'inventaire forestier français, la date de mort est estimée avec une précision de 5 ans précédant la date de relevé. Cette précision permettrait une prise en compte fine des évènements extrêmes et de leurs arrières effets sur la probabilité de mortalité des arbres. Enfin, un autre avantage du réseau systématique est la meilleure identification des effets de l'exploitation sylvicole. Les arbres récoltés sont recensés dans le cadre du suivi des placettes, permettant d'évaluer de façon quantitative l'intensité d'exploitation.

Références

Adams, H. D., M. J. B. Zeppel, W. R. L. Anderegg, H. Hartmann, S. M. Landhäusser, D. T. Tissue, T. E. Huxman, P. J. Hudson, T. E. Franz, C. D. Allen, L. D. L. Anderegg, G. A. Barron-Gafford, D. J. Beerling, D. D. Breshears, T. J. Brodribb, H. Bugmann, R. C. Cobb, A. D. Collins, L. T. Dickman, H. Duan, B. E. Ewers, L. Galiano, D. A. Galvez, N. Garcia-Forner, M. L. Gaylord, M. J. Germino, A. Gessler, U. G. Hacke, R. Hakamada, A. Hector, M. W. Jenkins, J. M. Kane, T. E. Kolb, D. J. Law, J. D. Lewis, J.-M. Limousin, D. M. Love, A. K. Macalady, J. Martínez-Vilalta, M. Mencuccini, P. J. Mitchell, J. D. Muss, M. J. O'Brien, A. P. O'Grady, R. E. Pangle, E. A. Pinkard, F. I. Piper, J. A. Plaut, W. T. Pockman, J. Quirk, K. Reinhardt, F. Ripullone, M. G. Ryan, A. Sala, S. Sevanto, J. S. Sperry, R. Vargas, M. Vennetier, D. A. Way, C. Xu, E. A. Yepez, and N. G. McDowell. 2017. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. Nature Ecology & Evolution **1**:1285-1291.

Aitken, S. N., S. Yeaman, J. A. Holliday, T. Wang, and S. Curtis-McLane. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. Evolutionary applications **1**:95-111.

Alenius, V., H. Hökkä, H. Salminen, and S. Jutras. 2003. Evaluating estimation methods for logistic regression in modelling individual-tree mortality. Modelling forest systems:225-236.

Alexander, L. V., X. Zhang, T. C. Peterson, J. Caesar, B. Gleason, A. M. G. Klein Tank, M. Haylock, D. Collins, B. Trewin, F. Rahimzadeh, A. Tagipour, K. Rupa Kumar, J. Revadekar, G. Griffiths, L. Vincent, D. B. Stephenson, J. Burn, E. Aguilar, M. Brunet, M. Taylor, M. New, P. Zhai, M. Rusticucci, and J. L. Vazquez-Aguirre. 2006. Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation. Journal of Geophysical Research: Atmospheres **111**.

Allen, C. D., D. D. Breshears, and N. G. McDowell. 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. Ecosphere **6**:1-55.

Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. H. Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J. H. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci, and N. Cobb. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. Forest Ecology and Management **259**:660-684.

Allouche, O., A. Tsoar, and R. Kadmon. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). Journal of Applied Ecology **43**:1223-1232.

Anderegg, W. R. L., J. A. Berry, D. D. Smith, J. S. Sperry, L. D. L. Anderegg, and C. B. Field. 2012. The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **109**:233-237.

Archambeau, J., P. Ruiz-Benito, S. Ratcliffe, T. Frejaville, A. Changenet, J. Munoz Castaneda, A. Lehtonen, J. Dahlgren, M. A. Zavala, and M. Benito Garzon. 2019. Similar patterns of background mortality across Europe are mostly driven by drought in European beech and a combination of drought and competition in Scots pine. bioRxiv:551820.

Austin, M. P., and K. P. Van Niel. 2011. Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. Journal of Biogeography **38**:1-8.

Bakys, R., R. Vasaitis, P. Barklund, K. Ihrmark, and J. Stenlid. 2009. Investigations concerning the role of Chalara fraxinea in declining Fraxinus excelsior. Plant Pathology **58**:284-292.

Barthod, C. H. 1994. Le système de surveillance de l'état sanitaire de la forêt en France. Revue Forestière Française.

Battisti, A., M. Stastny, S. Netherer, C. Robinet, A. Schopf, A. Roques, and S. Larsson. 2005. Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures. Ecological Applications **15**:2084-2096.

Bauweraerts, I., T. M. Wertin, M. Ameye, M. A. McGuire, R. O. Teskey, and K. Steppe. 2013. The effect of heat waves, elevated [CO2] and low soil water availability on northern red oak (Quercus rubra L.) seedlings. Global Change Biology **19**:517-528.

Benichou, P., and O. Le Breton. 1986. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques: la méthode Aurelhy. Agrométéorologie des régions de moyenne montagne', Toulouse:16-17.

Bennett, A. C., N. G. McDowell, C. D. Allen, and K. J. Anderson-Teixeira. 2015. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. Nature Plants **1**:15139.

Bentz, B. J., and A. M. Jönsson. 2015. Modeling bark beetle responses to climate change. Pages 533-553 Bark Beetles. Elsevier.

Bertrand, R., J. Lenoir, C. Piedallu, G. Riofrío-Dillon, P. de Ruffray, C. Vidal, J.-C. Pierrat, and J.-C. Gégout. 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. Nature **479**:517.

Beyer, M., J. T. Hamutoko, H. Wanke, M. Gaj, and P. Koeniger. 2018. Examination of deep root water uptake using anomalies of soil water stable isotopes, depth-controlled isotopic labeling and mixing models. Journal of Hydrology **566**:122-136.

Blicharska, M., and G. Mikusinski. 2014. Incorporating Social and Cultural Significance of Large Old Trees in Conservation Policy. Conservation Biology **28**:1558-1567.

Bosso, L., N. Luchi, G. Maresi, G. Cristinzio, S. Smeraldo, and D. Russo. 2017. Predicting current and future disease outbreaks of Diplodia sapinea shoot blight in Italy: species distribution models as a tool for forest management planning. Forest Ecology and Management **400**:655-664.

Bradshaw, R. E. 2004. Dothistroma (red-band) needle blight of pines and the dothistromin toxin: a review. Forest Pathology **34**:163-185.

Brang, P., P. Spathelf, J. B. Larsen, J. Bauhus, A. Boncčìna, C. Chauvin, L. Drössler, C. García-Güemes, C. Heiri, G. Kerr, M. J. Lexer, B. Mason, F. Mohren, U. Mühlethaler, S. Nocentini, and M. Svoboda. 2014. Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. Forestry: An International Journal of Forest Research **87**:492-503.

Brasier, C. M. 1996. Phytophthora cinnamomi and oak decline in southern Europe. Environmental constraints including climate change. Pages 347-358 *in* Annales Des Sciences Forestieres. EDP Sciences.

Brasier, C. M. 2000. Intercontinental spread and continuing evolution of the Dutch elm disease pathogens. Pages 61-72 The Elms. Springer.

Brasier, C. M., S. A. Kirk, J. Delcan, D. E. L. Cooke, T. Jung, and W. A. Man in't Veld. 2004. Phytophthora alni sp nov and its variants: designation of emerging heteroploid hybrid pathogens spreading on Alnus trees. Mycological Research **108**:1172-1184.

Bravo-Oviedo, A., H. Sterba, M. del Río, and F. Bravo. 2006. Competition-induced mortality for Mediterranean Pinus pinaster Ait. and P. sylvestris L. Forest Ecology and Management **222**:88-98.

Bréda, N., H. Cochard, E. Dreyer, and A. Granier. 1993. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of Quercus petraea and Quercus robur under water stress. Pages 571-582 *in* Annales Des Sciences Forestieres. EDP Sciences.

Breda, N., R. Huc, A. Granier, and E. Dreyer. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Annals of Forest Science **63**:625-644.

Brodribb, T. J., and H. Cochard. 2009. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. Plant physiology **149**:575-584.

Brus, D., G. Hengeveld, D. Walvoort, P. Goedhart, A. Heidema, G. Nabuurs, and K. Gunia. 2012. Statistical mapping of tree species over Europe. European Journal of Forest Research **131**:145-157.

Buffo, E., A. Battisti, M. Stastny, and S. Larsson. 2007. Temperature as a predictor of survival of the pine processionary moth in the Italian Alps. Agricultural and Forest Entomology **9**:65-72.

Burgess, T. I., J. K. Scott, K. L. McDougall, M. J. C. Stukely, C. Crane, W. A. Dunstan, F. Brigg, V. Andjic, D.

White, T. Rudman, F. Arentz, N. Ota, and G. E. S. J. Hardy. 2017. Current and projected global distribution of Phytophthora cinnamomi, one of the world's worst plant pathogens. Global Change Biology **23**:1661-1674.

Bussotti, F., M. Pollastrini, V. Holland, and W. Brueggemann. 2015. Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. Environmental and Experimental Botany **111**:91-113.

Canellas, C., A.-L. Gibelin, P. Lassègues, M. Kerdoncuff, P. Dandin, and P. Simon. 2014. Les normales climatiques spatialisées Aurelhy 1981-2010: températures et précipitations. La météorologie.

Carlyle-Moses, D. E., and J. H. Gash. 2011. Rainfall interception loss by forest canopies. Pages 407-423 Forest hydrology and biogeochemistry. Springer.

Carnicer, J., M. Coll, M. Ninyerola, X. Pons, G. Sanchez, and J. Penuelas. 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **108**:1474-1478.

Charru, M., I. Seynave, J.-C. Hervé, R. Bertrand, and J.-D. Bontemps. 2017. Recent growth changes in Western European forests are driven by climate warming and structured across tree species climatic habitats. Annals of Forest Science **74**:33.

Charru, M., I. Seynave, F. Morneau, M. Rivoire, and J.-D. Bontemps. 2012. Significant differences and curvilinearity in the self-thinning relationships of 11 temperate tree species assessed from forest inventory data. Annals of Forest Science **69**:195-205.

Cheaib, A., V. Badeau, J. Boe, I. Chuine, C. Delire, E. Dufrêne, C. François, E. S. Gritti, M. Legay, C. Pagé, W. Thuiller, N. Viovy, and P. Leadley. 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. Ecology Letters **15**:533-544.

Cheng, S., P. Widden, and C. Messier. 2005. Light and tree size influence belowground development in yellow birch and sugar maple. Plant and Soil **270**:321-330.

Choat, B., T. J. Brodribb, C. R. Brodersen, R. A. Duursma, R. López, and B. E. Medlyn. 2018. Triggers of tree mortality under drought. Nature **558**:531-539.

Choat, B., S. Jansen, T. J. Brodribb, H. Cochard, S. Delzon, R. Bhaskar, S. J. Bucci, T. S. Feild, S. M. Gleason, U. G. Hacke, A. L. Jacobsen, F. Lens, H. Maherali, J. Martinez-Vilalta, S. Mayr, M. Mencuccini, P. J. Mitchell, A. Nardini, J. Pittermann, R. B. Pratt, J. S. Sperry, M. Westoby, I. J. Wright, and A. E. Zanne. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. Nature **491**:752-+.

Christidis, N., G. S. Jones, and P. A. Stott. 2014. Dramatically increasing chance of extremely hot summers since the 2003 European heatwave. Nature Climate Change **5**:46.

Chuste, P.-A., C. Massonnet, D. Gérant, B. Zeller, J. Levillain, C. Hossann, N. Angeli, R. Wortemann, N. Bréda, and P. Maillard. 2019. Short-term nitrogen dynamics are impacted by defoliation and drought in Fagus sylvatica L. branches. Tree Physiology.

Corbera, E., H. J. E. s. Schroeder, and policy. 2011. Governing and implementing REDD+. **14**:89-99.

Coudun, C., and J.-C. Gégout. 2006. The derivation of species response curves with Gaussian logistic regression is sensitive to sampling intensity and curve characteristics. Ecological Modelling **199**:164-175.

Coudun, C., J.-C. Gégout, C. Piedallu, and J.-C. Rameau. 2006. Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with Acer campestre (L.) in France. Journal of Biogeography **33**:1750-1763.

Cox, D. R. 1958. The regression analysis of binary sequences. Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological):215-242.

Crecente-Campo, F., P. Soares, M. Tomé, and U. Diéguez-Aranda. 2010. Modelling annual individual-tree growth and mortality of Scots pine with data obtained at irregular measurement intervals and containing missing observations. Forest Ecology and Management **260**:1965-1974.

D'Amato, A. W., E. J. Jokela, K. L. O'Hara, and J. N. Long. 2018. Silviculture in the United States: An

Amazing Period of Change over the Past 30 Years. Journal of Forestry **116**:55-67.
da Costa, A. C. L., D. Galbraith, S. Almeida, B. T. T. Portela, M. da Costa, J. D. Silva, A. P. Braga, P. H. L. de Goncalves, A. A. R. de Oliveira, R. Fisher, O. L. Phillips, D. B. Metcalfe, P. Levy, and P. Meir. 2010. Effect of 7 yr of experimental drought on vegetation dynamics and biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. New Phytologist **187**:579-591.
Dai, A. 2011. Drought under global warming: a review. Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change **2**:45-65.
Dale, V. H., L. A. Joyce, S. McNulty, R. P. Neilson, M. P. Ayres, M. D. Flannigan, P. J. Hanson, L. C. Irland, A. E. Lugo, and C. J. Peterson. 2001a. Climate change and forest disturbances. Bioscience **51**:723-734.
Dale, V. H., L. A. Joyce, S. McNulty, R. P. Neilson, M. P. Ayres, M. D. Flannigan, P. J. Hanson, L. C. Irland, A. E. Lugo, and C. J. Peterson. 2001b. Climate change and forest disturbances: climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. Bioscience **51**:723-734.
Das, A. J., N. L. Stephenson, and K. P. Davis. 2016. Why do trees die? Characterizing the drivers of background tree mortality. Ecology **97**:2616-2627.
Das, A. J., N. L. Stephenson, A. Flint, T. Das, and P. J. van Mantgem. 2013. Climatic Correlates of Tree Mortality in Water- and Energy-Limited Forests. Plos One **8**:e69917.
De Frenne, P., F. Zellweger, F. Rodríguez-Sánchez, B. R. Scheffers, K. Hylander, M. Luoto, M. Vellend, K. Verheyen, and J. Lenoir. 2019. Global buffering of temperatures under forest canopies. Nature Ecology & Evolution **3**:744-749.
Dean, W., S. Milton, and F. Jeltsch. 1999. Large trees, fertile islands, and birds in arid savanna. Journal of Arid Environments **41**:61-78.
Denardou, A., J.-C. Hervé, J.-L. Dupouey, J. Bir, T. Audinot, and J.-D. J. R. F. F. Bontemps. 2017. L'expansion séculaire des forêts françaises est dominée par l'accroissement du stock sur pied et ne sature pas dans le temps. Revue Forestière Française.
Desprez-Loustau, M.-L., C. Robin, G. Reynaud, M. Déqué, V. Badeau, D. Piou, C. Husson, and B. Marçais. 2007. Simulating the effects of a climate-change scenario on the geographical range and activity of forest-pathogenic fungi. Canadian Journal of Plant Pathology **29**:101-120.
Dietze, M. C., and P. R. Moorcroft. 2011. Tree mortality in the eastern and central United States: patterns and drivers. Global Change Biology **17**:3312-3326.
Dobbertin, M. 1997. Quality of crown condition data. Ten years of monitoring forest condition in Europe. Studies on temporal development, spatial distribution and impacts of natural and anthropogenic stress factors **Water, Air, and Soil Pollution**:7-22.
Drexhage, M., and F. Colin. 2001. Estimating root system biomass from breast-height diameters. Forestry: An International Journal of Forest Research **74**:491-497.
Drkenda, P., O. Musić, S. Marić, D. Jevremović, S. Radičević, M. Hudina, S. Hodžić, A. Kunz, and M. M. Blanke. 2018. Comparison of Climate Change Effects on Pome and Stone Fruit Phenology Between Balkan Countries and Bonn/Germany. Erwerbs-Obstbau **60**:295-304.
Dulamsuren, C., M. Hauck, G. Kopp, M. Ruff, and C. Leuschner. 2017. European beech responds to climate change with growth decline at lower, and growth increase at higher elevations in the center of its distribution range (SW Germany). Trees **31**:673-686.
Durand, Y., E. Brun, L. Merindol, G. Guyomarc'h, B. Lesaffre, and E. Martin. 1993. A meteorological estimation of relevant parameters for snow models. Annals of Glaciology **18**:65-71.
Dyderski, M. K., S. Paź, L. E. Frelich, and A. M. Jagodziński. 2018. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? Global Change Biology **24**:1150-1163.
Eichhorn, J., P. Roskams, M. Ferretti, V. Mues, A. Szepesi, and D. Durrant. 2010. Visual assessment of crown condition and damaging agents. Manual Part IV. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests:49.
Eickenscheidt, N. 2014. Results of the International Cross-Comparison Course in Witzenhausen.

Germany.
Eid, T., and B. H. Oyen. 2003. Models for prediction of mortality in even-aged forest. Scandinavian Journal of Forest Research **18**:64-77.
Epron, D., and E. Dreyer. 1993. Long-term effects of drought on photosynthesis of adult oak trees [Quercus petraea (Matt.) Liebl. and Quercus robur L.] in a natural stand. New Phytologist **125**:381-389.
FAO. 2015. Global Forest Resources Assessment 2015. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
Fielding, A. H., and J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. Environmental conservation **24**:38-49.
Frank, D. A., M. Reichstein, M. Bahn, K. Thonicke, D. Frank, M. D. Mahecha, P. Smith, M. Van der Velde, S. Vicca, F. Babst, C. Beer, N. Buchmann, J. G. Canadell, P. Ciais, W. Cramer, A. Ibrom, F. Miglietta, B. Poulter, A. Rammig, S. I. Seneviratne, A. Walz, M. Wattenbach, M. A. Zavala, and J. Zscheischler. 2015. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. Global Change Biology **21**:2861-2880.
Franklin, J. F., H. H. Shugart, and M. E. Harmon. 1987. Tree death as an ecological process. Bioscience **37**:550-556.
Fridman, J., and G. Stahl. 2001. A three-step approach for modelling tree mortality in Swedish forests. Scandinavian Journal of Forest Research **16**:455-466.
Friedman, J., T. Hastie, and R. Tibshirani. 2001. The elements of statistical learning. Springer series in statistics New York.
García-Valdés, R., N. J. Gotelli, M. A. Zavala, D. W. Purves, and M. B. Araújo. 2015. Effects of climate, species interactions, and dispersal on decadal colonization and extinction rates of Iberian tree species. Ecological Modelling **309-310**:118-127.
Gégout, J.-C., J.-C. Hervé, F. Houllier, and J.-C. Pierrat. 2003. Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. Journal of Vegetation Science **14**:55-62.
Gendreau-Berthiaume, B., M. S. Ellen, and S. J. John. 2016. Extended density-dependent mortality in mature conifer forests: causes and implications for ecosystem management. Ecological Applications **26**:1486-1502.
Gibbons, P., D. B. Lindenmayer, J. Fischer, A. D. Manning, A. Weinberg, J. Seddon, P. Ryan, and G. Barrett. 2008. The Future of Scattered Trees in Agricultural Landscapes. Conservation Biology **22**:1309-1319.
Gibbs, J. N. 1978. INTERCONTINENTAL EPIDEMIOLOGY OF DUTCH ELM DISEASE. Annual Review of Phytopathology **16**:287-307.
Gibelin, A.-L., B. Dubuisson, L. Corre, N. Deaux, S. Jourdain, L. Laval, J.-M. Piquemal, O. Mestre, D. Dennetière, and S. Desmidt. 2014. Evolution de la température en France depuis les années 1950: Constitution d'un nouveau jeu de séries homogénéisées de référence. Rubrique: Climatologie.
Gillette, M. 2017. Point d'actualité sur le typographe. Département de Santé des Forêts, Paris.
Greenwood, S., P. Ruiz-Benito, J. Martínez-Vilalta, F. Lloret, T. Kitzberger, C. D. Allen, R. Fensham, D. C. Laughlin, J. Kattge, G. Bönisch, N. J. B. Kraft, and A. S. Jump. 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. Ecology Letters:n/a-n/a.
Grégoire, J.-C., K. F. Raffa, and B. S. Lindgren. 2015. Economics and politics of bark beetles. Pages 585-613 Bark Beetles. Elsevier.
Grote, R., A. Gessler, R. Hommel, W. Poschenrieder, and E. Priesack. 2016. Importance of tree height and social position for drought-related stress on tree growth and mortality. Trees **30**:1467-1482.
Gschwantner, T., A. Lanz, C. Vidal, M. Bosela, L. Di Cosmo, J. Fridman, P. Gasparini, A. Kuliešis, S. Tomter, and K. Schadauer. 2016. Comparison of methods used in European National Forest Inventories for the estimation of volume increment: towards harmonisation. Annals of Forest Science **73**:807-821.

Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters **8**:993-1009.

Hammond, W. M., K. L. Yu, L. A. Wilson, R. E. Will, W. R. L. Anderegg, and H. D. Adams. 2019. Dead or dying? Quantifying the point of no return from hydraulic failure in drought-induced tree mortality. New Phytologist.

Hanewinkel, M., D. A. Cullmann, M.-J. Schelhaas, G.-J. Nabuurs, and N. E. Zimmermann. 2012. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. Nature Climate Change **3**:203.

Harper, K. A., S. E. Macdonald, P. J. Burton, J. Chen, K. D. Brosofske, S. C. Saunders, E. S. Euskirchen, D. A. R. Roberts, M. S. Jaiteh, and P.-A. Esseen. 2005. Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes

Influencia del Borde sobre la Composición y Estructura de Bosques en Paisajes Fragmentados. Conservation Biology **19**:768-782.

Hartmann, H. 2015. Carbon starvation during drought-induced tree mortality–are we chasing a myth?

Hartmann, H., C. F. Moura, W. R. Anderegg, N. K. Ruehr, Y. Salmon, C. D. Allen, S. K. Arndt, D. D. Breshears, H. Davi, and D. J. N. P. Galbraith. 2018. Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. **218**:15-28.

Hember, R. A., W. A. Kurz, and N. C. Coops. 2017. Relationships between individual-tree mortality and water-balance variables indicate positive trends in water stress-induced tree mortality across North America. Global Change Biology **23**:1691-1710.

Hermy, M., and K. Verheyen. 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. Ecological Research **22**:361-371.

Herrero, A., A. Rigling, and R. Zamora. 2013. Varying climate sensitivity at the dry distribution edge of Pinus sylvestris and P. nigra. Forest Ecology and Management **308**:50-61.

Hervé, J.-C., S. Wurpillot, C. Vidal, and B. Roman-Amat. 2014. L'inventaire des ressources forestières en France: un nouveau regard sur de nouvelles forêts. Revue Forestière Française.

Holzwarth, F., A. Kahl, J. Bauhus, and C. Wirth. 2013. Many ways to die - partitioning tree mortality dynamics in a near-natural mixed deciduous forest. Journal of Ecology **101**:220-230.

Hosmer Jr, D. W., S. Lemeshow, and R. X. Sturdivant. 2013. Applied logistic regression. John Wiley & Sons.

Hülsmann, L., H. Bugmann, and P. Brang. 2017. How to predict tree death from inventory data–Lessons from a systematic assessment of European tree mortality models. Canadian Journal of Forest Research.

Hülsmann, L., H. Bugmann, M. Cailleret, and P. Brang. 2018. How to kill a tree: empirical mortality models for 18 species and their performance in a dynamic forest model. Ecological Applications **28**:522-540.

Husson, C., B. Scala, O. Caël, P. Frey, N. Feau, R. Ioos, and B. Marçais. 2011. Chalara fraxinea is an invasive pathogen in France. European Journal of Plant Pathology **130**:311-324.

IPCC. 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Jackson, R. B., J. S. Sperry, and T. E. Dawson. 2000. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. Trends in Plant Science **5**:482-488.

Jactel, H., M. L. Desprez Loustau, B. Marcais, D. Piou, C. Robinet, and A. Roques. 2012. Evolution des risques biotiques en forêt.

Jaime, L., E. Batllori, J. Margalef-Marrase, M. Á. Pérez Navarro, and F. Lloret. 2019. Scots pine (Pinus sylvestris L.) mortality is explained by the climatic suitability of both host tree and bark beetle populations. Forest Ecology and Management **448**:119-129.

Jamagne, M. 1967. Bases et techniques d'une cartographie des sols.

Jump, A. S., J. M. Hunt, and J. PeÑUelas. 2006. Rapid climate change-related growth decline at the

southern range edge of Fagus sylvatica. Global Change Biology **12**:2163-2174.
Jump, A. S., P. Ruiz-Benito, S. Greenwood, C. D. Allen, T. Kitzberger, R. Fensham, J. Martínez-Vilalta, and F. Lloret. 2017. Structural overshoot of tree growth with climate variability and the global spectrum of drought-induced forest dieback. Global Change Biology **23**:3742-3757.
Kahl, T., and J. Bauhus. 2014. An index of forest management intensity based on assessment of harvested tree volume, tree species composition and dead wood origin. Nature Conservation **7**:15.
Keane, R. E., M. Austin, C. Field, A. Huth, M. J. Lexer, D. Peters, A. Solomon, and P. Wyckoff. 2001. Tree mortality in gap models: application to climate change. Climatic Change **51**:509-540.
Keeling, C. D., R. B. Bacastow, A. E. Bainbridge, C. A. Ekdahl Jr, P. R. Guenther, L. S. Waterman, and J. F. J. T. Chin. 1976. Atmospheric carbon dioxide variations at Mauna Loa observatory, Hawaii. **28**:538-551.
Keenan, R. J., G. A. Reams, F. Achard, J. V. de Freitas, A. Grainger, and E. Lindquist. 2015. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. Forest Ecology and Management **352**:9-20.
Kellomäki, S., H. Strandman, T. Heinonen, A. Asikainen, A. Venäläinen, and H. Peltola. 2018. Temporal and Spatial Change in Diameter Growth of Boreal Scots Pine, Norway Spruce, and Birch under Recent-Generation (CMIP5) Global Climate Model Projections for the 21st Century. Forests **9**:118.
Kharuk, V. I., V. V. Kuzmichev, S. T. Im, and K. J. Ranson. 2014. Birch stands growth increase in Western Siberia. Scandinavian Journal of Forest Research **29**:421-426.
Köble, R., and G. Seufert. 2001. Novel maps for forest tree species in Europe.*in* Proceedings of the 8th European Symposium on the Physico-Chemical Behaviour of Air Pollutants: "A Changing Atmosphere!", Torino, Italy.
Koch, G. W., S. C. Sillett, G. M. Jennings, and S. D. Davis. 2004. The limits to tree height. Nature **428**:851-854.
Köhl, M., R. Lasco, M. Cifuentes, Ö. Jonsson, K. T. Korhonen, P. Mundhenk, J. de Jesus Navar, G. J. F. E. Stinson, and Management. 2015. Changes in forest production, biomass and carbon: Results from the 2015 UN FAO Global Forest Resource Assessment. **352**:21-34.
Kuhn, E. 2016. Expansion et régression des espèces végétales forestières en contexte de changement climatique. Thèse de doctorat.
Kuhn, E., and J.-C. Gégout. 2019. Highlighting declines of cold-demanding plant species in lowlands under climate warming. Ecography **42**:36-44.
Kuhn, E., J. Lenoir, C. Piedallu, and J.-C. Gégout. 2016. Early signs of range disjunction of submountainous plant species: an unexplored consequence of future and contemporary climate changes. Global Change Biology **22**:2094-2105.
Latham, P. A., H. R. Zuuring, and D. W. Coble. 1998. A method for quantifying vertical forest structure. Forest Ecology and Management **104**:157-170.
Laurance, W. F., and G. B. Williamson. 2001. Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. Conservation Biology **15**:1529-1535.
Lebourgeois, F., C. B. K. Rathgeber, and E. Ulrich. 2010. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (Abies alba, Picea abies and Pinus sylvestris). Journal of Vegetation Science **21**:364-376.
Lee, Y. 1971. Predicting mortality for even-aged stands of lodgepole pine. The Forestry Chronicle **47**:29-32.
Lehmann, A., J. M. Overton, and J. R. Leathwick. 2002. GRASP: generalized regression analysis and spatial prediction. Ecological Modelling **157**:189-207.
Lemaire, J., and G. Pigeon. 2014. AURELHY, ETPQ, SAFRAN et DIGITALIS : des données climatiques spatialisées pour un diagnostic de qualité. Forêt Entreprise **218**.
Lenoir, J., J. C. Gégout, P. A. Marquet, P. de Ruffray, and H. Brisse. 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. Science **320**:1768-1771.
Lenoir, J., J. C. Gégout, J. C. Pierrat, J. D. Bontemps, and J. F. Dhôte. 2009. Differences between tree

species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986–2006). Ecography **32**:765-777.

Lindenmayer, D. B., and W. F. Laurance. 2017. The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. Biological Reviews **92**:1434-1458.

Lindenmayer, D. B., W. F. Laurance, J. F. Franklin, G. E. Likens, S. C. Banks, W. Blanchard, P. Gibbons, K. Ikin, D. Blair, L. McBurney, A. D. Manning, and J. A. R. Stein. 2014. New Policies for Old Trees: Averting a Global Crisis in a Keystone Ecological Structure. Conservation Letters **7**:61-69.

Linder, P., and L. Östlund. 1998. Structural changes in three mid-boreal Swedish forest landscapes, 1885–1996. Biological Conservation **85**:9-19.

Lindo, Z., and J. A. Whiteley. 2011. Old trees contribute bio-available nitrogen through canopy bryophytes. Plant and Soil **342**:141-148.

Lines, E. R., D. A. Coomes, and D. W. Purves. 2010. Influences of Forest Structure, Climate and Species Composition on Tree Mortality across the Eastern US. Plos One **5**.

Lobo, J. M., A. Jiménez-Valverde, and R. Real. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. Global Ecology and Biogeography **17**:145-151.

Loran, C., C. Ginzler, and M. Bürgi. 2016. Evaluating forest transition based on a multi-scale approach: forest area dynamics in Switzerland 1850–2000. Regional environmental change **16**:1807-1818.

Luo, Y., and H. Y. H. Chen. 2011. Competition, species interaction and ageing control tree mortality in boreal forests. Journal of Ecology **99**:1470-1480.

Luo, Y., and H. Y. H. Chen. 2013. Observations from old forests underestimate climate change effects on tree mortality. Nature Communications **4**.

Luo, Y., and H. Y. H. Chen. 2015. Climate change-associated tree mortality increases without decreasing water availability. Ecology Letters **18**:1207-1215.

Luomaranta, A., J. Aalto, and K. Jylhä. 2019. Snow cover trends in Finland over 1961–2014 based on gridded snow depth observations. International Journal of Climatology.

Lutz, J. A., T. J. Furniss, D. J. Johnson, S. J. Davies, D. Allen, A. Alonso, K. J. Anderson-Teixeira, A. Andrade, J. Baltzer, K. M. L. Becker, E. M. Blomdahl, N. A. Bourg, S. Bunyavejchewin, D. F. R. P. Burslem, C. A. Cansler, K. Cao, M. Cao, D. Cárdenas, L.-W. Chang, K.-J. Chao, W.-C. Chao, J.-M. Chiang, C. Chu, G. B. Chuyong, K. Clay, R. Condit, S. Cordell, H. S. Dattaraja, A. Duque, C. E. N. Ewango, G. A. Fischer, C. Fletcher, J. A. Freund, C. Giardina, S. J. Germain, G. S. Gilbert, Z. Hao, T. Hart, B. C. H. Hau, F. He, A. Hector, R. W. Howe, C.-F. Hsieh, Y.-H. Hu, S. P. Hubbell, F. M. Inman-Narahari, A. Itoh, D. Janík, A. R. Kassim, D. Kenfack, L. Korte, K. Král, A. J. Larson, Y. Li, Y. Lin, S. Liu, S. Lum, K. Ma, J.-R. Makana, Y. Malhi, S. M. McMahon, W. J. McShea, H. R. Memiaghe, X. Mi, M. Morecroft, P. M. Musili, J. A. Myers, V. Novotny, A. de Oliveira, P. Ong, D. A. Orwig, R. Ostertag, G. G. Parker, R. Patankar, R. P. Phillips, G. Reynolds, L. Sack, G.-Z. M. Song, S.-H. Su, R. Sukumar, I.-F. Sun, H. S. Suresh, M. E. Swanson, S. Tan, D. W. Thomas, J. Thompson, M. Uriarte, R. Valencia, A. Vicentini, T. Vrška, X. Wang, G. D. Weiblen, A. Wolf, S.-H. Wu, H. Xu, T. Yamakura, S. Yap, and J. K. Zimmerman. 2018. Global importance of large-diameter trees. Global Ecology and Biogeography **27**:849-864.

Manion, P. D. 1981a. Tree disease concepts. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

Manion, P. D. 1981b. Tree disease concepts. Prentice-Hall.

Manion, P. D., and D. Lachance. 1992. Forest decline concepts. American Phytopathological Society (APS).

Marçais, B., C. Husson, L. Godart, and O. Caël. 2016. Influence of site and stand factors on Hymenoscyphus fraxineus-induced basal lesions. Plant Pathology **65**:1452-1461.

Marini, L., B. Økland, A. M. Jönsson, B. Bentz, A. Carroll, B. Forster, J.-C. Grégoire, R. Hurling, L. M. Nageleisen, S. Netherer, H. P. Ravn, A. Weed, and M. Schroeder. 2017. Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. Ecography **40**:1426-1435.

Marmion, M., M. Luoto, R. K. Heikkinen, and W. Thuiller. 2009. The performance of state-of-the-art modelling techniques depends on geographical distribution of species. Ecological Modelling **220**:3512-3520.

Marques, L., J. J. Camarero, A. Gazol, and M. A. Zavala. 2016. Drought impacts on tree growth of two pine species along an altitudinal gradient and their use as early-warning signals of potential shifts in tree species distributions. Forest Ecology and Management **381**:157-167.

Matías, L., J. C. Linares, Á. Sánchez-Miranda, and A. S. Jump. 2017. Contrasting growth forecasts across the geographical range of Scots pine due to altitudinal and latitudinal differences in climatic sensitivity. Global Change Biology **23**:4106-4116.

Matías, L., I. M. Pérez-Ramos, and L. Gómez-Aparicio. 2019. Are northern-edge populations of cork oak more sensitive to drought than those of the southern edge? Environmental and Experimental Botany **163**:78-85.

McCullagh, P., and J. A. Nelder. 1989. Generalized linear models. CRC press.

McDowell, N., W. T. Pockman, C. D. Allen, D. D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D. G. Williams, and E. A. Yepez. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? New Phytologist **178**:719-739.

McDowell, N. G., and C. D. Allen. 2015. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. Nature Climate Change **5**:669.

McDowell, N. G., A. P. Williams, C. Xu, W. T. Pockman, L. T. Dickman, S. Sevanto, R. Pangle, J. Limousin, J. Plaut, D. S. Mackay, J. Ogee, J. C. Domec, C. D. Allen, R. A. Fisher, X. Jiang, J. D. Muss, D. D. Breshears, S. A. Rauscher, and C. Koven. 2016. Multi-scale predictions of massive conifer mortality due to chronic temperature rise. Nature Climate Change **6**:295-300.

MEA. 2005. Millennium Ecosystem Assessment: Ecosystems and human well-being. Island press Washington, DC:.

Meng, S., Q. Jia, G. Zhou, H. Zhou, Q. Liu, and J. Yu. 2018. Fine Root Biomass and Its Relationship with Aboveground Traits of Larix gmelinii Trees in Northeastern China. Forests **9**:35.

Mestre, O., P. Domonkos, F. Picard, I. Auer, S. Robin, E. Lebarbier, R. Böhm, E. Aguilar, J. A. Guijarro, and G. Vertacnik. 2013. HOMER: a homogenization software–methods and applications.

Michaelian, M., E. H. Hogg, R. J. Hall, and E. Arsenault. 2011. Massive mortality of aspen following severe drought along the southern edge of the Canadian boreal forest. Global Change Biology **17**:2084-2094.

Michel, A., and W. Seidling. 2017. Forest Condition in Europe: 2017 Technical Report of ICP Forests. Report under the UNECE Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution (CLRTAP). BFW Austrian Research Centre for Forests, Vienna.

Michel, A., and W. Seidling. 2018. Forest Condition in Europe: 2018 Technical Report of ICP Forests. Report under the UNECE Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution (CLRTAP). BFW Austrian Research Centre for Forests, Vienna.

Monserud, R. A. 1976. Simulation of forest tree mortality. Forest Science **22**:438-444.

Monserud, R. A., and H. Sterba. 1999. Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. Forest Ecology and Management **113**:109-123.

Morice, C. P., J. J. Kennedy, N. A. Rayner, and P. D. J. J. o. G. R. A. Jones. 2012. Quantifying uncertainties in global and regional temperature change using an ensemble of observational estimates: The HadCRUT4 data set. **117**.

Muller, C. J., and R. F. MacLehose. 2014. Estimating predicted probabilities from logistic regression: different methods correspond to different target populations. International Journal of Epidemiology **43**:962-970.

Nepstad, D. C., C. R. de Carvalho, E. A. Davidson, P. H. Jipp, P. A. Lefebvre, G. H. Negreiros, E. D. da Silva, T. A. Stone, S. E. Trumbore, and S. Vieira. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. Nature **372**:666.

Nepstad, D. C., I. M. Tohver, D. Ray, P. Moutinho, and G. Cardinot. 2007. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. Ecology **88**:2259-2269.

Netherer, S., and A. Schopf. 2010. Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—General aspects and the pine processionary moth as specific example. Forest Ecology and Management **259**:831-838.

Neumann, M., V. Mues, A. Moreno, H. Hasenauer, and R. Seidl. 2017. Climate variability drives recent tree mortality in Europe. Global Change Biology **23**:4788-4797.

Niinemets, U. 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. Forest Ecology and Management **260**:1623-1639.

Ninyerola, M., X. Pons, and J. M. Roure. 2000. A methodological approach of climatological modelling of air temperature and precipitation through GIS techniques. International Journal of Climatology **20**:1823-1841.

Nyland, R. D. 2016. Silviculture: concepts and applications. Waveland Press.

Pan, Y., R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, and J. G. J. S. Canadell. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. **333**:988-993.

Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature **421**:37-42.

Peel, M. C., B. L. Finlayson, and T. A. McMahon. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrology and earth system sciences discussions **4**:439-473.

Peng, C. H., Z. H. Ma, X. D. Lei, Q. Zhu, H. Chen, W. F. Wang, S. R. Liu, W. Z. Li, X. Q. Fang, and X. L. Zhou. 2011. A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. Nature Climate Change **1**:467-471.

Peñuelas, J., R. Ogaya, M. Boada, and A. S. Jump. 2007. Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). Ecography **30**:829-837.

Pfeifer, E. M., J. A. Hicke, and A. J. Meddens. 2011. Observations and modeling of aboveground tree carbon stocks and fluxes following a bark beetle outbreak in the western United States. Global Change Biology **17**:339-350.

Phillips, O. L., L. E. Aragão, S. L. Lewis, J. B. Fisher, J. Lloyd, G. López-González, Y. Malhi, A. Monteagudo, J. Peacock, and C. A. Quesada. 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. Science **323**:1344-1347.

Pichler, P., and W. Oberhuber. 2007. Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. Forest Ecology and Management **242**:688-699.

Piedallu, C. 2012. Spatialisation du bilan hydrique des sols pour caractériser la distribution et la croissance des espèces forestières dans un contexte de changement climatique. Thèse de doctorat.

Piedallu, C., and J.-C. Gégout. 2007. Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. Annals of Forest Science **64**:899-909.

Piedallu, C., J.-C. Gégout, A. Bruand, and I. Seynave. 2011. Mapping soil water holding capacity over large areas to predict potential production of forest stands. Geoderma **160**:355-366.

Piedallu, C., J.-C. Gégout, F. Lebourgeois, and I. Seynave. 2016. Soil aeration, water deficit, nitrogen availability, acidity and temperature all contribute to shaping tree species distribution in temperate forests. Journal of Vegetation Science **27**:387-399.

Piedallu, C., J.-C. Gégout, V. Perez, and F. Lebourgeois. 2013. Soil water balance performs better than climatic water variables in tree species distribution modelling. Global Ecology and Biogeography **22**:470-482.

Piedallu, C., V. Perez, I. Seynave, D. Gasparotto, and J.-C. Gégout. 2014. Présentation du portail web SYLVAE: système d'informations localisées sur la végétation, les arbres et leur environnement.

Pretzsch, H., G. Schutze, and P. Biber. 2018. Drought can favour the growth of small in relation to tall trees in mature stands of Norway spruce and European beech. Forest Ecosystems **5**.

Pretzsch, H., G. Schütze, and E. Uhl. 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. Plant Biology **15**:483-495.

Price, D. T., B. J. Cooke, J. M. Metsaranta, and W. A. Kurz. 2015. If forest dynamics in Canada's west are driven mainly by competition, why did they change? Half-century evidence says: Climate

change. **112**:E4340-E4340.
Pureswaran, D. S., A. Roques, and A. Battisti. 2018. Forest Insects and Climate Change. Current Forestry Reports **4**:35-50.
Qiu, S., M. Xu, R. Li, Y. Zheng, D. Clark, X. Cui, L. Liu, C. Lai, W. Zhang, and B. Liu. 2015. Climatic information improves statistical individual-tree mortality models for three key species of Sichuan Province, China. Annals of Forest Science **72**:443-455.
Raftery, A. E., A. Zimmer, D. M. W. Frierson, R. Startz, and P. Liu. 2017. Less than 2 °C warming by 2100 unlikely. Nature Climate Change **7**:637.
Rameau, J.-C., D. Mansion, and G. Dumé. 1989. Flore forestière française: Région méditerranéenne. Forêt privée française.
Remm, J., and A. Lõhmus. 2011. Tree cavities in forests–the broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. Forest Ecology and Management **262**:579-585.
Richard, Y., T. Castel, B. Bois, C. Cuccia, R. Marteau, A. Rossi, D. Thévenin, and H. Toussaint. 2014. Évolution des températures observées en Bourgogne (1961–2011). Bourgogne Nature **19**:110-117.
Rigling, A., C. Bigler, B. Eilmann, E. Feldmeyer-Christe, U. Gimmi, C. Ginzler, U. Graf, P. Mayer, G. Vacchiano, P. Weber, T. Wohlgemuth, R. Zweifel, and M. Dobbertin. 2013. Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. Global Change Biology **19**:229-240.
Robert, N., C. Vidal, A. Colin, J.-C. Hervé, N. Hamza, and C. Cluzeau. 2009. 12.1 Development of France's National Forest Inventory. National Forest Inventories: Pathways for Common Reporting:207.
Roberts, J., O. M. R. Cabral, and L. F. De Aguiar. 1990. Stomatal and boundary-layer conductances in an Amazonian terra firme rain forest. Journal of Applied Ecology:336-353.
Robin, C., M.-L. Desprez-Loustau, G. Capron, and C. Delatour. 1998a. MAUVAIS First record of Phytophthora cinnamomi on cork and holm oaks in France and evidence of pathogenicity. Pages 869-883 *in* Annales Des Sciences Forestieres. EDP Sciences.
Robin, C., M. L. Desprez-Loustau, G. Capron, and C. Delatour. 1998b. First record of Phytophthora cinnamomi on cork and holm oaks in France and evidence of pathogenicity. Annales Des Sciences Forestieres **55**:869-883.
Robin, C., and U. Heiniger. 2001. Chestnut blight in Europe: diversity of Cryphonectria parasitica, hypovirulence and biocontrol. Forest Snow and Landscape Research **76**:361-367.
Robinet, C., P. Baier, J. Pennerstorfer, A. Schopf, and A. Roques. 2007. Modelling the effects of climate change on the potential feeding activity of Thaumetopoea pityocampa (Den. & Schiff.)(Lep., Notodontidae) in France. Global Ecology and Biogeography **16**:460-471.
Roubicek, A. J., J. VanDerWal, L. J. Beaumont, A. J. Pitman, P. Wilson, and L. Hughes. 2010. Does the choice of climate baseline matter in ecological niche modelling? Ecological Modelling **221**:2280-2286.
Rowland, L., A. C. L. da Costa, D. R. Galbraith, R. S. Oliveira, O. J. Binks, A. A. R. Oliveira, A. M. Pullen, C. E. Doughty, D. B. Metcalfe, S. S. Vasconcelos, L. V. Ferreira, Y. Malhi, J. Grace, M. Mencuccini, and P. Meir. 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. Nature **528**:119.
Ruiz-Benito, P., E. R. Lines, L. Gomez-Aparicio, M. A. Zavala, and D. A. Coomes. 2013. Patterns and Drivers of Tree Mortality in Iberian Forests: Climatic Effects Are Modified by Competition. Plos One **8**.
Ryan, M. G., N. Phillips, and B. J. Bond. 2006. The hydraulic limitation hypothesis revisited. Plant, Cell & Environment **29**:367-381.
Ryan, M. G., and B. J. Yoder. 1997. Hydraulic Limits to Tree Height and Tree Growth. Bioscience **47**:235-242.
Saenz-Romero, C., J. B. Lamy, A. Ducousso, B. Musch, F. Ehrenmann, S. Delzon, S. Cavers, W. Chalupka, S. Dagdas, J. K. Hansen, S. J. Lee, M. Liesebach, H. M. Rau, A. Psomas, V. Schneck, W. Steiner, N. E. Zimmermann, and A. Kremer. 2017. Adaptive and plastic responses of Quercus petraea

populations to climate across Europe. Global Change Biology **23**:2831-2847.
Sage, R. F., D. A. Way, and D. S. Kubien. 2008. Rubisco, Rubisco activase, and global climate change. Journal of Experimental Botany **59**:1581-1595.
Samaniego, L., S. Thober, R. Kumar, N. Wanders, O. Rakovec, M. Pan, M. Zink, J. Sheffield, E. F. Wood, and A. Marx. 2018. Anthropogenic warming exacerbates European soil moisture droughts. Nature Climate Change **8**:421-426.
Sánchez-Salguero, R., J. J. Camarero, E. Gutiérrez, F. González Rouco, A. Gazol, G. Sangüesa-Barreda, L. Andreu-Hayles, J. C. Linares, and K. Seftigen. 2017. Assessing forest vulnerability to climate warming using a process-based model of tree growth: bad prospects for rear-edges. Global Change Biology **23**:2705-2719.
Schelhaas, M.-J., J. Fridman, G. M. Hengeveld, H. M. Henttonen, A. Lehtonen, U. Kies, N. Krajnc, B. Lerink, Á. N. Dhubháin, and H. Polley. 2018. Actual European forest management by region, tree species and owner based on 714,000 re-measured trees in national forest inventories. Plos One **13**:e0207151.
Seidl, R., D. Thom, M. Kautz, D. Martin-Benito, M. Peltoniemi, G. Vacchiano, J. Wild, D. Ascoli, M. Petr, J. Honkaniemi, M. J. Lexer, V. Trotsiuk, P. Mairota, M. Svoboda, M. Fabrika, T. A. Nagel, and C. P. O. Reyer. 2017. Forest disturbances under climate change. Nature Climate Change **7**:395.
Senf, C., D. Pflugmacher, Y. Zhiqiang, J. Sebald, J. Knorn, M. Neumann, P. Hostert, and R. Seidl. 2018. Canopy mortality has doubled in Europe's temperate forests over the last three decades. Nature Communications **9**:4978.
Service de l'Inventaire Forestier et Environnemental. 2018. Un inventaire forestier annuel sur l'ensemble de la France métropolitaine. Institut Géographique National, Nogent-sur-Vernisson.
Settele, J., R. Scholes, R. A. Betts, S. Bunn, P. Leadley, D. Nepstad, J. Overpeck, M. A. Taboada, A. Fischlin, and J. M. Moreno. 2015. Terrestrial and inland water systems. Pages 271-360 Climate Change 2014 Impacts, Adaptation and Vulnerability: Part A: Global and Sectoral Aspects. Cambridge University Press.
Sikkema, R., G. Caudullo, and D. de Rigo. 2016. Carpinus betulus in Europe: distribution, habitat, usage and threats. European Atlas of Forest Tree Species; Publications Office of the European Union: Luxembourg:73-75.
Sinclair, W., and G. Hudler. 1988. Tree declines: Four concepts of causality. Journal of arboriculture.
Sinclair, W. A. 1965. Comparisons of recent declines of white ash, oaks, and sugar maple in northeastern woodlands. Cornell Plant **20**:62-67.
Soberon, J., and A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. Biodiversity Informatics **2**.
Sperry, J. S., F. R. Adler, G. S. Campbell, and J. P. Comstock. 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. Plant, Cell & Environment **21**:347-359.
Spinoni, J., G. Naumann, and J. V. Vogt. 2017. Pan-European seasonal trends and recent changes of drought frequency and severity. Global and Planetary Change **148**:113-130.
Spinoni, J., J. V. Vogt, G. Naumann, P. Barbosa, and A. Dosio. 2018. Will drought events become more frequent and severe in Europe? International Journal of Climatology **38**:1718-1736.
Steinkamp, J., and T. Hickler. 2015. Is drought-induced forest dieback globally increasing? Journal of Ecology **103**:31-43.
Stokland, J. N., J. Siitonen, and B. G. Jonsson. 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press.
Taccoen, A., C. Piedallu, I. Seynave, V. Perez, A. Gégout-Petit, L.-M. Nageleisen, J.-D. Bontemps, and J.-C. Gégout. 2019. Background mortality drivers of European tree species: climate change matters. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **286**:20190386.
Taylor, K. E., R. J. Stouffer, and G. A. Meehl. 2012. An Overview of CMIP5 and the Experiment Design. Bulletin of the American Meteorological Society **93**:485-498.
Ter Braak, C. J., and C. W. Looman. 1986. Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian

response model. Vegetatio **65**:3-11.
Teskey, R., T. Wertin, I. Bauweraerts, M. Ameye, M. A. McGuire, and K. Steppe. 2015. Responses of tree species to heat waves and extreme heat events. Plant Cell and Environment **38**:1699-1712.
Thabeet, A., M. Vennetier, C. Gadbin-Henry, N. Denelle, M. Roux, Y. Caraglio, and B. Vila. 2009. Response of Pinus sylvestris L. to recent climatic events in the French Mediterranean region. Trees **23**:843-853.
Thornthwaite, C. W. 1957. The water balance. Publ Clim **8**:1-104.
Thorpe, H., and L. Daniels. 2012. Long-term trends in tree mortality rates in the Alberta foothills are driven by stand development. Canadian Journal of Forest Research **42**:1687-1696.
Thuiller, W., S. Lavorel, M. B. Araújo, M. T. Sykes, and I. C. Prentice. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **102**:8245.
Tomppo, E., T. Gschwantner, M. Lawrence, R. E. McRoberts, K. Gabler, K. Schadauer, C. Vidal, A. Lanz, G. Ståhl, and E. Cienciala. 2010. National forest inventories. Pathways for Common Reporting. European Science Foundation:541-553.
Trouvé, R., J.-D. Bontemps, C. Collet, I. Seynave, and F. Lebourgeois. 2014. Growth partitioning in forest stands is affected by stand density and summer drought in sessile oak and Douglas-fir. Forest Ecology and Management **334**:358-368.
Turc, L. 1961. Évaluation des besoins en eau d'irrigation et évaporation potentielle. Annales Agronomiques **12**:13-49.
Ulrich, E. 1995. Le réseau RENECOFOR: objectifs et réalisation. Revue Forestière Française.
UNFCCC. Adoption of the Paris Agreement. Proposal by the President. FCCC/CP/2015/L.9, United Nations.
Urli, M., J.-B. Lamy, F. Sin, R. Burlett, S. Delzon, and A. J. Porté. 2015. The high vulnerability of Quercus robur to drought at its southern margin paves the way for Quercus ilex. Plant ecology **216**:177-187.
Urli, M., A. J. Porté, H. Cochard, Y. Guengant, R. Burlett, and S. Delzon. 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. Tree Physiology **33**:672-683.
van Mantgem, P. J., N. L. Stephenson, J. C. Byrne, L. D. Daniels, J. F. Franklin, P. Z. Fule, M. E. Harmon, A. J. Larson, J. M. Smith, A. H. Taylor, and T. T. Veblen. 2009. Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States. Science **323**:521-524.
Vanoni, M., H. Bugmann, M. Notzli, and C. Bigler. 2016. Drought and frost contribute to abrupt growth decreases before tree mortality in nine temperate tree species. Forest Ecology and Management **382**:51-63.
Vidal, J. P., E. Martin, L. Franchistéguy, M. Baillon, and J. M. Soubeyroux. 2010. A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. International Journal of Climatology **30**:1627-1644.
Vilà-Cabrera, A., J. Martínez-Vilalta, J. Vayreda, and J. Retana. 2011. Structural and climatic determinants of demographic rates of Scots pine forests across the Iberian Peninsula. Ecological Applications **21**:1162-1172.
Wamelink, G. W. W., P. W. Goedhart, H. F. Van Dobben, F. Berendse, and S. Díaz. 2005. Plant species as predictors of soil pH: Replacing expert judgement with measurements. Journal of Vegetation Science **16**:461-470.
Wang, C. 2006. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests. Forest Ecology and Management **222**:9-16.
Wang, W. F., C. H. Peng, D. D. Kneeshaw, G. R. Larocque, and Z. B. Luo. 2012. Drought-induced tree mortality: ecological consequences, causes, and modeling. Environmental Reviews **20**:109-121.
Waring, R. H. 1987. CHARACTERISTICS OF TREES PREDISPOSED TO DIE. Bioscience **37**:569-574.
Westoby, M. 1984. The self-thinning rule. Pages 167-225 Advances in ecological research. Elsevier.
Woods, A. J., J. Martín-García, L. Bulman, M. W. Vasconcelos, J. Boberg, N. La Porta, H. Peredo, G.

Vergara, R. Ahumada, A. Brown, and J. J. Diez. 2016. Dothistroma needle blight, weather and possible climatic triggers for the disease's recent emergence. Forest Pathology **46**:443-452.

Wunder, J., B. Reineking, J.-F. Matter, C. Bigler, and H. Bugmann. 2007. Predicting tree death for Fagus sylvatica and Abies alba using permanent plot data. Journal of Vegetation Science **18**:525-534.

Wutzler, T., C. Wirth, and J. Schumacher. 2008. Generic biomass functions for Common beech (Fagus sylvatica) in Central Europe: predictions and components of uncertainty. Canadian Journal of Forest Research **38**:1661-1675.

Yackulic, C. B., J. D. Nichols, J. Reid, and R. Der. 2015. To predict the niche, model colonization and extinction. Ecology **96**:16-23.

Young, D. J. N., J. T. Stevens, J. M. Earles, J. Moore, A. Ellis, A. L. Jirka, and A. M. Latimer. 2017. Long-term climate and competition explain forest mortality patterns under extreme drought. Ecology Letters **20**:78-86.

Zapater, M., N. Breda, D. Bonal, S. Pardonnet, and A. Granier. 2013. Differential response to soil drought among co-occurring broad-leaved tree species growing in a 15-to 25-year-old mixed stand. Annals of Forest Science **70**:31-39.

Zhang, J., S. Huang, and F. He. 2015. Half-century evidence from western Canada shows forest dynamics are primarily driven by competition followed by climate. Proceedings of the National Academy of Sciences **112**:4009-4014.

Title : Assessing the potential impact of recent climate change on the mortality of European tree species

Keywords : Tree mortality, climate change, temperate forest, broadleaves, coniferous, sylviculture, modelling, geomatics

Abstract :

Forest ecosystems are one of the main providers of terrestrial ecosystem services, whose functioning has already been altered by recent climate change. Increases in tree mortality rates have been highlighted in different biomes worldwide, as well as increases in the frequency of massive mortality events following droughts. However, tree mortality is a multi-causal process. It is difficult to quantify the importance of the different factors that can possibly lead to tree death, and particularly the importance of climate change in comparison with forest dynamics and competition-related effects, environmental or biotic factors. This thesis aims at assessing the drivers of background tree mortality, which is the mortality observed in a stand in the absence of extreme perturbation, for the main European tree species. We used data from the French forest inventory of the National Geographic Institute (IGN) and historic climate data from Météo-France spanning the years 1961 to 2015.

First, we modelled background tree mortality for 43 tree species in order to identify the drivers of background tree mortality. We used 372.974 trees, including 7.312 dead trees surveyed between the years 2009 and 2015. We found that factors related with competition, tree development stage, stand structure and species composition and logging intensity explained 85% of the recent tree mortality. Environmental factors (soil and climate conditions) accounted for 9% of the total modelled mortality. Temperature increases and rainfall decreases since the period 1961 – 1987 had a significant effect on the mortality of 45% of the 43 species and explained in average 6% of the total modelled mortality.

Secondly, we focused on the link between trees locations along temperature and rainfall gradients and their sensitivity to changes of temperature and rainfall. We found that, for 9 species out of 12, temperature increases and rainfall decreases effects were more important in areas with high mean temperature and low mean rainfall. These results show that climate change-related tree mortality could be exacerbated towards the species' warm and dry edges.

Finally, we sought to evaluate how climate change-related tree mortality varied along trees social statuses and sizes gradients. We found that suppressed trees were more sensitive to temperature increases than dominant trees. On the contrary, dominant trees, and particularly large dominant trees, appear to be more sensitive to rainfall decrease than suppressed trees. Overall, our results show that climate change-related tree mortality is globally more important for suppressed than dominant trees.

We highlighted the existence of a link between recent temperature increases and rainfall decreased and observed tree mortality rates on around half of the species of the French forest. We also showed that these effects were exacerbated towards the warm and dry edges of the species ranges. Finally, we showed that these effects differed according to trees social statuses and development stages. These results allow us to better understand the impacts of climate change on French and European forest and to better anticipate their effects through the adaptation of silvicultural practices.

Titre : Détermination de l'impact potentiel du changement climatique sur la mortalité des principales essences forestières européennes

Mots clés : Mortalité des arbres, changement climatique, forêt tempérée, feuillus, résineux, sylviculture, modélisation, géomatique

Résumé :

Les écosystèmes forestiers sont l'un des principaux fournisseurs de services écosystémiques terrestres, dont le changement climatique récent a déjà altéré le fonctionnement. Des augmentations des taux de mortalité ont été mis en évidence à différents endroits du globe, de même que des évènements de mortalité massifs attribués à des sécheresses de plus en plus fréquentes et intenses. Toutefois, la mortalité d'un arbre est un phénomène multifactoriel. Il est difficile d'évaluer l'importance relative des différents facteurs pouvant conduire à la mort d'un arbre, et notamment l'importance du changement climatique par rapport aux facteurs liés à la dynamique forestière, aux facteurs environnementaux ou encore biotiques. Cette thèse porte sur l'étude des déterminants de la mortalité de fond, qui est la mortalité observée dans un peuplement en l'absence de perturbation extrême, pour les principales espèces forestières européennes. L'ensemble de l'étude a été réalisée à partir des données de l'inventaire forestier de l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN) et de données climatiques de Météo France couvrant la période 1961 - 2015.

Dans un premier temps, nous avons modélisé les déterminants de la mortalité de fond pour 43 espèces d'arbres représentatives des forêts tempérées européennes. Nous avons utilisé les relevés de 372.974 arbres dont 7.312 arbres morts. Les facteurs liés à la compétition, au stade de développement des arbres, à la structure et composition du peuplement et à l'intensité des travaux sylvicoles expliquent 85% de la mortalité récente modélisée, et les facteurs environnementaux (sol et conditions climatiques moyennes) 9%. Les augmentations de températures et baisses de précipitations entre la période contemporaine du relevé et la période 1961 – 1987 jouent un rôle pour 45% des espèces, expliquant 6% de la mortalité modélisée. Ensuite, nous nous sommes intéressés au lien entre la position des arbres le long des gradients environnementaux (température et précipitations) et la sensibilité aux changements de températures et de régimes de précipitations. Nous avons mis en évidence, pour 9 espèces sur 12, une exacerbation de la mortalité due aux augmentations de température et baisses de précipitations récentes lorsque celles-ci sont combinées à des conditions climatiques moyennes chaudes et sèches. Ces résultats mettent en évidence une vulnérabilité exacerbée pour les arbres évoluant vers les limites chaudes et sèches de leur aire de distribution. Enfin, nous avons cherché à évaluer le lien entre la sensibilité au changement climatique et le statut social et la taille moyenne des arbres. Nos résultats indiquent que les arbres dominés sont plus sensibles aux augmentations de températures que les arbres dominants. A l'inverse, les arbres dominants apparaissent plus sensibles aux baisses de précipitations, avec un effet maximal atteint pour les arbres dominants de gros diamètre. Globalement, nos résultats indiquent que la mortalité due aux augmentations de températures ou aux diminutions de précipitations est nettement plus importante pour les arbres dominés que pour les dominants, et que le statut social de l'arbre joue un rôle plus important que la taille de l'arbre.

Ces travaux ont permis de mettre en évidence l'existence d'un lien entre les augmentations de températures, les baisses de précipitations récentes et les taux de mortalité observés en forêt sur près de la moitié des espèces arborées de la forêt française. Ils ont également permis de démontrer que ces effets étaient exacerbés sur les arbres évoluant à proximité des limites chaudes de leur aire de distribution. Enfin, ils ont permis d'évaluer les différences de sensibilité au changement climatique en fonction du statut social et de la taille des arbres. Ces résultats permettent de mieux comprendre l'impact des changements climatiques sur les forêts françaises et européennes, contribuant à mieux anticiper leurs effets.