



HAL
open science

Sylviculture des forêts hétérogènes de montagne et compromis production-biodiversité : une approche simulation

Valentine Lafond

► **To cite this version:**

Valentine Lafond. Sylviculture des forêts hétérogènes de montagne et compromis production-biodiversité : une approche simulation. Biodiversité. Université de Grenoble, 2014. Français. NNT : 2014GREN019 . tel-01560808

HAL Id: tel-01560808

<https://theses.hal.science/tel-01560808v1>

Submitted on 12 Jul 2017

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

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

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Spécialité : **Biodiversité Écologie Environnement**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Valentine LAFOND

Thèse dirigée par **Benoit Courbaud**
codirigée par **Thomas Cordonnier**

préparée au sein de l'Unité **EMGR d'IRSTEA Grenoble**
dans l'École Doctorale **Chimie et Sciences du Vivant**

Sylviculture des forêts hétérogènes de montagne & compromis production-biodiversité : Une approche par simulation

Thèse soutenue publiquement le **10 juillet 2014**,
devant le jury composé de :

Prof. Dr Harald BUGMANN

Professeur, ETH Zürich, Rapporteur

Dr Hervé MONOD

Directeur de Recherche, INRA Jouy-en-Josas, Rapporteur

Dr Hervé JACTEL

Directeur de Recherche, INRA Bordeaux, Examinateur, Président du Jury

Dr Philippe DREYFUS

Chargé de Recherche, INRA-ONF Avignon, Examinateur

Dr Benoît COURBAUD

Ingénieur-Chercheur, HDR, IRSTEA Grenoble, Directeur de thèse

Dr Thomas CORDONNIER

Ingénieur-Chercheur, IRSTEA Grenoble, Co-encadrant



**Sylviculture des forêts hétérogènes de montagne
& compromis production-biodiversité :
Une approche par simulation**



**Management of heterogeneous mountain forests
& trade-off between timber production and
biodiversity preservation:
A simulation study**

À Jean-Baptiste,

Pour ton écoute et ton soutien infallible durant toutes ces années

Au commencement de la thèse, il y eu le flash originel.

Et le thésard dit :

« Que le modèle marche ! »

Et le modèle marcha.

Il dit ensuite :

« Que les algorithmes de sylviculture coupent ! »

Et les algorithmes récoltèrent du bois.

Et puis il ajouta :

« Que les arbres meurent, tombent et se décomposent ! »

Et le modèle de bois mort fut.

Il dit encore :

« Que la végétation au sol se réjouisse du jeu d'ombres et de lumières créé par l'hétérogénéité du couvert ! »

Et la végétation du sol prospéra.

Il dit enfin :

« Que toutes ces merveilles répondent au bon vouloir du modélisateur ! Mais que ce ne soit pas trop compliqué. »

Mais il rêvait...

Remerciements

Je remercie tout d'abord Benoît Courbaud, mon directeur de thèse, de m'avoir donné une chance en me prenant en stage, puis en acceptant de monter un projet de recherche pour me permettre d'effectuer une thèse au Cemagref, désormais Irstea de Grenoble. Il m'a également fait confiance tout au long de la thèse en me laissant mener mes travaux en autonomie, tout en veillant à ce que je le fasse dans les meilleures conditions possibles et en étant disponible pour discuter quand j'en avais besoin.

Je remercie également Thomas Cordonnier, mon co-encadrant, qui m'a suivie de près tout au long de ces trois années (et plus), et était toujours partant pour discuter, que ce soit de mes travaux, des siens, de la recherche en général ou de la gestion des forêts en particulier, ou bien encore de lecture et en particulier de fantaisie ! Merci pour ta disponibilité et ta rapidité dans les relectures. Merci d'avoir su me faire douter et de m'avoir rassurée à tour de rôle.

J'ai été également très touchée par le geste de ton fils Paul qui, bien qu'il semble apparemment en trouver régulièrement sous ses pieds, m'a offert non pas un mais deux trèfles à quatre feuilles pour me porter chance pour ma fin de thèse... J'en ai toujours un dans mon portefeuille depuis ! Quand, ébahie, je lui ai demandé comment il les avait trouvés, il m'a simplement répondu qu'il les avait cherchés... Apparemment pour Paul : « quand on cherche, on trouve ! ». Thomas, ton fils va devenir chercheur... Ou chercheur d'or !

Un GRAND MERCI à Guillaume Lagarrigues qui, grâce à son stage de Master, a permis de customiser l'algorithme de sylviculture tout en me faisant gagner 6 mois de travail ! J'ai apprécié sa grande autonomie, la qualité de son travail et notre collaboration à ce moment-là. Et je continue à l'apprécier depuis, grâce à nos nombreux échanges, que ce soit sur le modèle Samsara2, les méthodes d'analyse, nos travaux communs ou la critique réciproque de nos approches et résultats individuels. Nous ne sommes peut-être pas toujours d'accord, mais c'est incroyablement riche d'en discuter, de confronter nos idées et de tester ainsi la solidité ou le bien-fondé de nos approches. Merci également pour ta capacité d'abstraction et ta patience... Je ne sais pas si j'aurais supporté d'être ma propre collègue de bureau ! Mais je suis persuadée que je vais te manquer quand même lorsque je partirai ;-)

Merci également à François de Coligny, le Magicien de Java et Grand Maître de Capsis, toujours prêt à nous aider à implémenter et améliorer nos outils de simulation. Merci pour ta promptitude à nous porter secours lorsque l'un de nous – pauvres novices ! – arrive à faire planter toutes les mises à jour de Capsis en « *comitant* » une ânerie.

Je remercie également tous les membres de mon comité de thèse, pour leur écoute attentive, leur réflexion – parfois intense – sur mon sujet et les problèmes méthodologiques parfois (souvent) rencontrés, et pour le partage de leur expertise, y compris en dehors des comités eux même. De mémoire de chercheur, on avait apparemment rarement vu des comités de thèse aussi longs !!! Un grand merci donc à : Clémentine Prieur (Imag, Grenoble) et Robert Faivre (INRA, Toulouse), pour leurs conseils et transferts méthodologiques concernant les méthodes d'analyse de sensibilité et les plans d'échantillonnage « sioux » ; Thierry Sardin (ONF, Toulouse), pour les échanges sur la gestion des forêts et sa participation au développement de l'algorithme de sylviculture ; Marc Montadert (ONCFS) et Frédéric Gosselin (Irstea Nogent), pour avoir aidé à mettre un peu de biodiversité dans cette thèse.

Merci à Antoine Rolland qui, bien que n'ayant pas pu assister à mon comité de thèse, m'a reçu à Lyon et m'a fait découvrir les potentialités offertes par les fronts de Pareto comme méthode d'analyses des compromis. Merci aussi à Christophe Bouget, qui m'a conforté dans le choix de l'indicateur de diversité du bois mort, et Claude Bruchou, pour nos échanges sur l'analyse de sensibilité et la méthode de Morris.

Je remercie le GIP ECOFOR qui, en sélectionnant le projet GeForHet dans le cadre du programme Biodiversité et Gestion Forestière, a permis de financer ce projet et ma thèse. Je remercie également les autres membres du projet, côté IRSTEA ou ONF, pour leurs échanges sur les questions de gestion et leurs remarques pertinentes sur mes travaux. Merci à Christine Deleuze, Bruno Chopard et Didier François, du pôle R&D ONF de Dôle, et à Thierry Sardin, de la Direction Technique et Commerciale Bois de l'ONF (Toulouse). Merci également à Frédéric Gosselin, d'Irstea Nogent-sur-Vernisson, et à son stagiaire, Christophe Zilliox, pour leurs modèles de diversité floristique.

Merci aussi aux membres du projet européen ARANGE qui, en plus de permettre de financer une partie de ma thèse et de mon nouveau contrat, m'ont offert l'opportunité de rencontrer une partie du réseau européen de recherche sur les forêts de montagne, de comparer nos travaux et pistes de recherche, et d'envisager des collaborations intéressantes.

Un grand merci également à toutes les autres personnes qui m'ont aidée dans mon travail, que ce soit de loin ou de près, par leurs avis – souvent avisés, leurs conseils, leurs références bibliographiques, méthodologiques... Ou indirectement par leurs présentations orales (séminaires, colloques, réunions) qui m'ont, d'une manière ou d'une autre (méthode, référence bibliographique, point de vue différent, recul...), inspirée ou orientée dans mes questionnements et mes choix. Je remercie ainsi les modélisateurs forestiers du réseau CAQ-CAPIS, pour les présentations et discussions intéressantes auxquelles j'ai pu assister au cours des quelques cinq rencontres annuelles auxquelles j'ai participé.

Je remercie également l'ensemble des membres de l'Unité de Recherche Écosystèmes Montagnards d'Irstea Grenoble, et en particulier ceux de l'équipe « EDGE », pour les échanges intéressants lors des réunions ou séminaires, et les discussions – pas toujours sérieuses – au restaurant d'entreprise (le fameux « CTP »). Merci surtout à François Véron qui, après Philippe Cozic, m'a accueillie au sein de l'Unité EM.

Merci aux copains du labo, anciens ou nouveaux, pour les déjeuners, pique-niques, dîners, soirées, et en particulier les soirées « Bobine » du mercredi soir, ainsi que pour « les midis de l'escalade ». Une pensée particulière pour Maëlle, Antoine et Anne-Léna (merci pour les « *Ernegieball* » que tu m'as confectionnées et qui m'ont aidé à finir ma thèse...).

Merci également à tous ceux que j'ai croisé au cours de mon parcours, en prépa à JB-Say à Paris, à l'ENITA de Bordeaux et à l'ENGREF à Nancy. Une pensée particulière pour Viviane, Marion, Emilie et Perrine, mes copines-co-loc éniennes et amies de toujours. Merci également aux autres « copains » de l'ENITA avec qui, il faut l'avouer, on s'est bien amusés... Et promis, la prochaine fois, je viendrais à la réunion annuelle de l'Ascension au lieu de rester chez moi à rédiger ! Merci au passage à Marion Tafani et Jean-Sébastien Jacquet d'avoir ouvert la voie dans cette grande aventure qu'est la thèse. Et merci pour leurs conseils, leur soutien, et les réveillons improvisés !

Merci enfin à ma famille, et en particulier à mes parents et à mon oncle Guillaume, d'avoir su transmettre leur passion de la forêt, et de m'avoir montré depuis toujours un bon exemple de « gestion multifonctionnelle des forêts », entre sylviculture, bois de chauffage, chasse et promenades à cheval, à pieds ou « aux champignons ». Merci également à Thibaud et Jean, mes deux frères, pour leur soutien à leur « hippie de sœur » et pour leur humour, toujours. J'aimerais pouvoir répondre un jour un GRAND OUI à leur question rituelle : « Alors, t'as trouvé ? ». Pas encore, mais je cherche... Merci à tous d'avoir cru en moi, et en particulier à mon grand-père qui, à peine mon projet annoncé, me projetait déjà Ministre de l'Écologie !

« Last but not least », comme on le dit si bien en anglais, je tiens à dédier cette thèse à JB, qui a su me supporter – dans les deux sens du terme – tout au long de cette thèse (et surtout à la fin !). Merci d'être mon compagnon de tous les jours, de randonnée, et désormais de cordée ! Merci de m'avoir fait découvrir la montagne, qui est une évidence pour ta famille et toi, mais ne l'était pas du tout pour moi. Merci de m'avoir « trainée » lors de nos premières randonnées, d'avoir supporté mes arrêts « botanique » incessants quand, armée de deux flores, d'un appareil photo et d'un annuaire téléphonique pour ranger mes échantillons (et que tu finissais toujours par porter), j'espérais encore devenir un pro des petites fleurs des Alpes.

Et pardon à tous ceux que j'oublie.

Avant-propos

Financement

Cette thèse a été financée en grande partie par le projet GeForHet du programme « Biodiversité et gestion forestière »¹ du GIP ECOFOR, coordonné par Benoît Courbaud. Le financement a été complété par le projet de recherche européen ARANGE² (“Advanced multifunctional forest management in European mountain ranges”), coordonné par Manfred J. Lexer, de l’Université BOKU de Vienne.

Valorisation des travaux de thèse

Ces deux projets ont notamment permis la valorisation de mes travaux au travers de la publication d’articles et de la participation à de nombreux colloques ou séminaires.

Articles inclus dans la thèse

Chapitre 1 :

- Lafond V., T. Cordonnier, F. De Coligny and B. Courbaud (2012).
Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data. *Annals of Forest Science*. 69(2): 235-243.
- Courbaud B, Lafond V, Lagarrigues G, Vieilledent G, Cordonnier T, Jabot F, De Coligny F.
How to go through the modelling process in forest ecology? An example with the calibration, evaluation and sensitivity analysis of the Samsara2 forest dynamics model Samsara2. (*In prep*)

Chapitre 2 :

- Lafond V, Lagarrigues G, Cordonnier T, Courbaud B (2014).
Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Annals of Forest Science*. 71(2):173-186

Chapitre 4 :

- Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B.
Response of timber production and biodiversity indicators to silvicultural drivers in uneven-aged and mixed mountain forest: a simulation study based on sensitivity analysis techniques. (*In prep*)

¹ <http://bgf.gip-ecofor.org/>

² <http://www.arange-project.eu/>

Autres collaborations

- Csillery K, Seignobosc M, Lafond V, Kunstler G, Courbaud B (2013).
Estimating long-term tree mortality rate time series by combining data from periodic inventories and harvest reports in a Bayesian state-space model. *Forest Ecology and Management* 292:64-74
- Bonté B, Lafond V, Cordonnier T, Mathias J-D (2013).
Using an Individual-Based Model of Uneven-Aged Forests for Studying Trade-off Between Timber Production and Deadwood Preservation.
In: ICCGI 2013, The Eighth International Multi-Conference on Computing in the Global Information Technology, 2013. pp 175-180.
- Lagarrigues G, Jabot F, Lafond V, Courbaud B (submitted)
Approximate Bayesian Computation to recalibrate ecological models with large scale data: illustration with a forest simulation model. *Ecological Modelling*.

Communications en conférences

- Conférence IUFRO “*Tackling Climate Change: the contribution of scientific knowledge*”, Mai 2012 à Tours – Poster (en anglais)
Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B (2012).
Adaptation of mountain forests management to climate change: can we maintain mixed uneven-aged and productive forests?
- 19ème Conférence ISEM “*Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability in the context of Global Change*”, Octobre 2013 à Toulouse – Communication orale (en anglais)
Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B (2013).
Sensitivity analysis techniques for computationally expensive models: interest and applicability of two techniques illustrated with the case of mixed and uneven-aged mountain forests.
- Conférence Ecoveg7, Mars 2012 à Lausanne – Communication orale (en français)
Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B (2012).
Évaluation d’un modèle de dynamique forestière : le cas des forêts hétérogènes de montagne avec Samsara2.
- « Forêts et écosystèmes cultivés : vers une intensification écologique ? », Grenoble, Décembre 2013 – Communication orale (en français).
Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B (2013).
Response of ecosystem services to management in heterogeneous mountain forests: analysis of the production - biodiversity trade-off.

Communications prévues – Conférences à venir

- 9ème Conférence IUFRO sur la silviculture irrégulière,, Juin 2014 à Birmensdorf (Zürich) – Poster

Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B (2012).

Studying trade-offs between biodiversity and ecosystem services in uneven-aged mountain forests.

- Congrès mondial IUFRO, Octobre 2014 à Salt Lake City – Communications orales (en anglais)

- Session 226 – Implementation of silvicultural treatments and their effects into forest growth models, Theme “Forest and Climate Change”.

Lafond V, Lagarrigues G, Cordonnier T, Courbaud B.

Modeling uneven-aged management of heterogeneous forests within individual based and spatially explicit simulation models.

- Session 118 – Providing ecosystem services under climate change: Community of practice of forest decision support systems, Theme “Forest Biodiversity and Ecosystem Services”

Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B.

Studying trade-offs between biodiversity and ecosystem services: an integrated modeling approach based on uneven-aged mountain forests.

Lexique

Principales abréviations

ACP : Analyse en Composantes Principales
-PCA : « *Principal Component Analysis* » en anglais

AS : Analyse de sensibilité
-SA : « *Sensitivity Analysis* » en anglais

CWD : « *Coarse Woody Debris* », débris grossiers de bois mort (ici de diamètre supérieur à 7 cm).
FWD : « *Fine Woody Debris* », débris fins de bois mort (ici de diamètre inférieur à 7 cm)

ONF : Office National des Forêts, organisme chargé de la gestion des forêts publiques françaises.
PEFC : Programme de reconnaissance des certifications forestières (« *Pan European Forest Certification* » devenu « *Programme for the Endorsement of Forest Certification schemes* »), label environnemental de gestion forestière, visant à contribuer à la gestion durable des forêts.

SE : Service(s) écosystémique(s)
-ES : « *Ecosystem Service(s)* » en anglais

RS : Richesse spécifique
-SR : « *Specific richness* » en anglais

Définitions

Compromis

Le terme « compromis » renvoie à deux notions portant des noms différents en anglais : « *trade-off* » et « *compromise* ». Le premier traduit un antagonisme entre deux variables, la maximisation de l'une se faisant au détriment de l'autre. Le second terme fait référence à la recherche de solution conciliant deux objectifs (ici production et biodiversité), et sous-entend que des concessions seront nécessaires pour un des objectifs – ou les deux. Dans cette thèse, on fera référence au premier terme (« *trade-off* ») lorsqu'on parlera de « détection de compromis entre SE » ou de « situation de compromis entre SE », et au second terme (« *compromise* ») lorsque l'on parlera de « recherche de compromis entre SE » ou de « scénario de gestion assurant un bon compromis entre SE ».

Marteloscope

Les marteloscopes sont des peuplements forestiers servant de support à la formation continue des agents forestiers, dans lesquels tous les arbres sont identifiés par un numéro et référencés dans une base de données. L'exercice consiste à effectuer un martelage fictif (en notant les numéros des arbres à couper), puis à analyser et comparer les martelages des différents participants, en échangeant sur les choix effectués.

Résumé

Les changements globaux et l'évolution du contexte socio-économique renforcent les attentes vis-à-vis d'une gestion multifonctionnelle des forêts. En France, la communauté forestière s'est accordée sur la définition du double objectif de « produire plus de bois, tout en préservant mieux la biodiversité [...]» (Grenelle de l'Environnement, 2007). Cet objectif s'accompagne d'une volonté de maintenir des attributs favorables à la biodiversité d'une part, et de « dynamiser » la sylviculture d'autre part. La comptabilité entre ces mesures est toutefois questionnable et il est aujourd'hui nécessaire de mieux comprendre leurs effets sur les services écosystémiques, afin de pouvoir définir les conditions d'une gestion forestière multifonctionnelle et durable.

L'objectif de la thèse est d'explorer de manière fine l'effet de la sylviculture sur la structure des peuplements, la production de bois et la préservation de la biodiversité. Le travail s'articule autour de deux hypothèses générales : (1) celle que les indicateurs de ces deux services répondent de manière différente à la gestion; (2) celle qu'une gamme intermédiaire d'intensités de sylviculture est favorable au compromis entre production et biodiversité.

Le travail a porté sur le cas des sapinières-pessières irrégulières de montagne, qui présentent une longue tradition de gestion en futaie irrégulière et sont jugées favorables à la fourniture d'un certain nombre de services écosystémiques. Nous avons opté pour une approche par simulation s'appuyant sur le couplage d'un modèle de dynamique forestière, d'algorithmes de sylviculture et de modèles et indicateurs de production et de biodiversité. Le travail de thèse a nécessité la mise en place d'une démarche complète d'expérimentation par simulation impliquant les étapes (i) de formalisation des variables de contrôle et de réponse, (ii) de développement et d'évaluation de modèles, (iii) de définition de plans d'expérience, (iv) d'analyse de sensibilité et (v) d'analyse de la réponse des indicateurs à la gestion.

Une analyse complète du modèle Samsara2 nous a permis de vérifier la cohérence des dynamiques forestières simulées et la fiabilité des prédictions. Un algorithme de sylviculture a été développé pour modéliser la gestion en futaie irrégulière de manière fine. Deux modèles de biodiversité ont été implémentés à partir de modèles issus de la littérature : un modèle de

stockage et de décomposition du bois mort et un modèle de prédiction de la richesse spécifique de la strate herbacée.

Une analyse de sensibilité du système nous a tout d'abord permis d'analyser l'influence des paramètres d'entrée (sylvicoles, démographiques ou état initial) sur un ensemble d'indicateurs de structure, production et biodiversité, puis d'identifier et de fixer les paramètres peu influents. Une approche par régression a ensuite permis d'établir la fonction de réponse (métamodèle) de chaque indicateur aux principaux leviers de gestion, en interaction avec la démographie et l'état initial. Nous avons ainsi observé un effet négatif de l'intensification de la gestion sur la biodiversité, bien que cet effet varie en fonction des indicateurs. Les mesures de conservation de la biodiversité peuvent toutefois servir de leviers de compensation dans certains cas, permettant ainsi de concilier les deux objectifs. Des situations de compromis entre indicateurs de production et/ou biodiversité ont été détectées, mais leur analyse fine nécessite désormais de se tourner vers les méthodes d'analyse multicritère.

Ainsi, l'analyse couplée des de la réponse des indicateurs de services écosystémiques à la gestion et des scénarii de gestion situés sur la zone de compromis devrait permettre d'alimenter les échanges avec les gestionnaires forestiers et de discuter des recommandations de gestion à l'échelle de la parcelle ou du massif forestier.

Mots clefs :

Services écosystémiques ; Production de bois ; Préservation de la biodiversité ;

Forêts hétérogènes de montagne ; Futaie irrégulière ;

Sapin pectiné (*Abies alba*); Épicéa commun (*Picea abies*);

Modèles de simulation ; algorithme de sylviculture ; indicateurs de services écosystémiques ;

Évaluation de modèles ; Analyse de sensibilité;

Abstract

Global change and the evolution of the socio-economic context reinforce the expectations for multifunctional forest management. In France, the forest community agreed on the definition of the double objective of “improving timber production while preserving biodiversity better” (Grenelle 2007). This objective goes along with a will of maintaining the natural attributes favoring biodiversity on one hand, and of increasing management intensity on the other hand. The compatibility between both objectives is however controversial and it seem nowadays necessary to better understand their effects on ecosystem services, so as to enable the definition of multifunctional and sustainable forest management.

The objective of this PhD thesis is to explore the effect of silviculture on stand structure, timber production and biodiversity preservation. This work involves two main hypotheses: (1) the fact that ecosystem services indicators present different responses to silvicultural drivers, thus leading to trade-offs situations; (2) the fact that management scenarios of intermediate intensity may enable satisfactory production-biodiversity trade-offs to be reached.

This work addressed the case of uneven-aged spruce-fir mountain forests, which present a long tradition of uneven-aged management (selection system) and are judged favorable to the provision of several ecosystem services. We used a simulation approach coupling a forest dynamics simulation model (Samsara2), a silviculture algorithm, and ecosystem services models and indicators (for timber production and biodiversity). This however required a complete simulation experiment approach to be set up, with several steps: (i) formalization of control and response variables, (ii) model development and evaluation, (iii) experiment designs definition, (iv) sensitivity analysis, and (v) study of indicators’ response to management.

A complete analysis of the Samsara2 model enabled the consistency of simulated forest dynamics and the reliability of predictions to be checked. A silviculture algorithm has been developed to accurately model uneven-aged management. Two biodiversity models have

been implemented from the literature: a dead wood decay model and an understory diversity model.

A sensitivity analysis of the system first enabled us to assess the influence of input parameters (silviculture, demographic and initial state) on structure, timber production and biodiversity indicators, and then to identify and fix those with low influence. Then, a regression approach enabled the establishment of the response function (metamodels) of each indicator to the main silvicultural factors, in interaction with demography and initial state. This revealed the negative effect of increased management intensity on biodiversity indicators, although its effect depended on the indicator. Biodiversity conservation measures could however be used as compensation drivers in some cases, therefore enabling both objectives to be concealed. Trade-offs situations have also been detected between timber production and/or biodiversity conservation indicators, but their analysis now require specific multi-criteria analysis to be used.

The combined analysis of ecosystem services response to silvicultural drivers and of management scenarios located on the trade-offs area would then supply the discussion with forest managers with new elements and enable management recommendations to be discussed at the stand or landscape scale.

Keywords:

Ecosystem services; Timber production; Biodiversity;
Heterogeneous mountain forests; Uneven-aged system;
Silver Fir (*Picea abies*); Norway Spruce (*Abies alba*);
Simulation model; Silviculture algorithm; Ecosystem services indicators;
Model evaluation; Sensitivity analysis;

Table des matières

Remerciements.....	5
Avant-propos.....	9
Financement.....	9
Valorisation des travaux de thèse.....	9
Lexique.....	12
Résumé.....	13
Abstract.....	15
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	21
I. Mieux comprendre la réponse des services écosystémiques à la gestion forestière.....	23
1. Renouveler la gestion forestière pour faire face aux nouveaux enjeux.....	23
2. Réponse des services écosystémiques à la gestion forestière.....	38
3. Bilan de la partie I : enjeux de gestion et pistes de recherche privilégiées.....	50
II. Effet de la gestion sur la production et la biodiversité dans les forêts hétérogènes de montagne – une approche par simulation.....	54
1. Les sapinières-pessières irrégulières de montagne, intérêts et enjeux de gestion.....	54
2. Perspectives apportées par les modèles de simulation.....	67
III. Démarche générale de la thèse.....	80
1. Cadre de la thèse.....	80
2. Objectifs.....	81
3. Hypothèses de travail.....	84
4. Démarche méthodologique et plan de la thèse.....	85
CHAPITRE 1 – Évaluation du modèle Samsara2.....	89
I. Introduction.....	91
1. Samsara2, un modèle de dynamique pour les sapinières-pessières irrégulières de montagne.....	91
2. Démarche d'évaluation.....	92
3. Modélisation de la gestion lors des simulations d'évaluation quantitative.....	94
4. Plan du chapitre.....	96
II. Développement et évaluation de l'algorithme « <i>NV Thinner</i> ».....	97
Article 1 – Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data.....	97
III. Évaluation du modèle Samsara2.....	109

Article 2 – How to go through the modelling process in forest ecology? An example with the calibration, evaluation and sensitivity analysis of the Samsara.2 forest dynamics model.	109
Appendix A – Demographic processes modelled in Samsara2 and initialization	149
Appendix B – Results of Samsara2 evaluation process	163
Appendix C – Sensitivity analysis process and presentation of the Morris’ screening method.....	175
IV. Discussion et Conclusion	189
1. Modélisation de la gestion.....	189
2. Potentiel d’utilisation de Samsara	190
3. Une meilleure connaissance du modèle	191
4. Limites du modèle : la question de la régénération.....	191
5. Amélioration du modèle : perspectives apportées par la méthode de recalibration	193
CHAPITRE 2 – Modélisation de la gestion en futaie irrégulière.....	195
I. Introduction	197
1. Intérêt des algorithmes de sylviculture.....	197
2. Évolution et enjeux actuels de la gestion en futaie irrégulière	197
3. Une formalisation difficile des règles de gestion en futaie irrégulière.....	198
4. Objectifs et plan du chapitre.....	200
II. Présentation de l’algorithme.....	201
1. Description générale et choix de modélisation.....	201
2. Paramètres de l’algorithme de sylviculture	202
III. Cas d’application : effet de l’intensification de la récolte et de l’agrégation spatiale des prélèvements sur la production de bois et l’hétérogénéité des peuplements	205
Article 3 – Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity.....	205
Annexe 1 - Fonctionnement de l’algorithme de sylviculture	221
Annexe 2- Summary tables of the simulation experiment results	230
IV. Amélioration du modèle de régénération et conséquences sur les résultats des expériences de simulation	234
1. Modification du modèle	234
2. Nouvelles expériences de simulation	234
3. Effets sur les indicateurs autres que la régénération et la composition	235
4. Effets sur la régénération et la composition	235
5. Bilan	239
6. Annexe3 – Résultats détaillés des simulations conduites avec le modèle B.	241

V.	Conclusion.....	249
1.	Effets de l’intensification de la récolte et de l’agrégation des prélèvements	249
2.	Performance de l’algorithme de gestion et améliorations possibles.....	251
3.	Limites du modèle et sensibilité aux paramètres de régénération	252
CHAPITRE 3 – Bois mort et indicateurs de biodiversité.....		255
I.	Introduction	257
II.	Indicateurs de biodiversité.....	258
III.	Modéliser le bois mort – état de l’art.....	261
1.	État de l’art : le bois mort comme indicateur indirect de biodiversité.....	261
2.	La modélisation du bois mort dans les modèles de dynamique forestière	265
IV.	Implémentation d’un compartiment bois mort dans Samsara2	269
1.	Identification d’un modèle de bois mort dans la littérature.....	269
2.	Description générale du compartiment bois mort implémenté dans Samsara2.....	270
3.	Description et implémentation du modèle de décomposition pour le compartiment FWD	272
4.	Description et implémentation du modèle de décomposition pour le compartiment CWD.....	274
5.	Définition et implémentation des indicateurs de biodiversité liés au bois mort.....	287
V.	Vérification du modèle de bois mort.....	288
1.	Objectifs	288
2.	Méthodologie.....	288
3.	Résultats	292
4.	Discussion et choix du taux de chute du bois mort debout	297
VI.	Conclusion et perspectives	299
CHAPITRE 4 – Réponse des services écosystémiques à la gestion		303
I.	Introduction	305
II.	Article 4 – Response of timber production and biodiversity indicators to silvicultural drivers in uneven-aged and mixed mountain forest: a simulation study based on sensitivity analysis techniques	309
III.	Annexes	353
	Appendix A - Model description.....	353
	Appendix B – Initial stand construction.....	355
	Appendix C – Step 1: the Morris’ screening SA technique	356
	Appendix D – Step 2: The metamodelling approach	361
	Appendix E – Comparison of both sensitivity analysis techniques.....	390
IV.	Discussion – Conclusion	391

CHAPITRE 5 – Discussion générale	393
I. Bilan : une démarche complète d'expérimentation sylvicole par simulation	395
1. Développement et évaluation des outils de modélisation.....	395
2. Perspectives d'amélioration des outils	397
3. Intérêt et limites des approches testées pour l'étude de la réponse des services écosystémiques à la gestion	401
II. Réponse des SE à la gestion : synthèse et discussion des principaux résultats	403
1. Sensibilité des SE à la gestion	403
2. Effets de la dynamisation de la gestion	403
3. Effets de la gestion par trouées.....	405
4. Efficacité des mesures de préservation de la biodiversité ?	406
III. Vers la sélection de scénarios performants pour la multifonctionnalité des forêts ?.....	408
1. Effets de la dynamisation et leviers de compensation	408
2. Identification de scénarios de gestion assurant un bon compromis entre services écosystémiques	409
IV. Perspectives méthodologiques pour la sélection de scénarii performants et analyse des compromis	410
1. Développement des méthodes d'analyse multicritère	410
2. Avantages, limites et choix des méthodes d'analyse multicritère	410
3. Perspectives d'application de la méthode des fronts de Pareto à la détection de scénarii de gestion performants et à l'étude des compromis entre indicateurs de SE	413
4. Perspectives d'application à d'autres SE.....	418
V. La question de l'échelle d'analyse	418
VI. Conclusion générale	420
 TABLE DES ILLUSTRATIONS	 423
REFERENCE BIBLIOGRAPHIQUES.....	425
ANNEXES	439
ANNEXE 1 – Implémentation sous Capsis des indicateurs de Biodiversité floristique	441
ANNEXE 2 – Article des actes du Colloque FORGECO	447
ANNEXE 3 – Article des actes du colloque ICCGI 2013.....	467

INTRODUCTION GÉNÉRALE

I. Mieux comprendre la réponse des services écosystémiques à la gestion forestière

1. Renouveler la gestion forestière pour faire face aux nouveaux enjeux

1.1. Prise en compte des services écosystémiques : vers une meilleure gestion multifonctionnelle des écosystèmes forestiers ?

1.1.1. *La notion de service écosystémique*

Les écosystèmes remplissent de nombreuses fonctions, notamment celles de production (de matières premières), de protection (contre les risques naturels ou anthropiques) et de préservation de la biodiversité. Le siècle dernier s'est accompagné d'une meilleure prise en compte de cette multifonctionnalité dans les objectifs et pratiques de gestion, qui a été renforcée par l'apparition récente de la notion de « services écosystémiques », notamment lors du « Millennium Ecosystems Assessment » (Dick et al. 2011; Quine et al. 2013). En France, la Stratégie nationale pour la biodiversité a défini les services écosystémiques comme « *l'utilisation par l'homme des fonctions écologiques de certains écosystèmes, à travers des usages et une réglementation qui encadrent cette utilisation.* » en précisant que « *par souci de simplicité, on dit que les écosystèmes "rendent" ou "produisent" des services* ».

On peut citer, comme exemples de services écosystémiques, la production de matières premières, la protection (du sol contre l'érosion ou des habitats et infrastructure contre les risques naturels), le stockage de carbone, les valeurs récréatives et paysagères (Tableau 1). En foresterie, la distinction entre « services écosystémiques » et « fonctions forestières » est liée au point de vue adopté, les services écosystémiques étant rattachés à une vision très anthropocentrée du fonctionnement des écosystèmes ainsi qu'à une approche économique, avec une recherche d'attribution de valeur à ces services. Le débat autour de cette terminologie et des implications en termes d'approches de gestion (ENCADRÉ 1) n'étant pas le sujet de cette thèse, nous adopterons l'attitude de nombreux auteurs en utilisant les termes de « fonction » (sous-entendue forestière) et « service écosystémique » (noté « SE » dans la suite) de manière équivalente et interchangeable.

La tentative de classement de ces différents services (Tableau 1) souligne une seconde interrogation, à savoir la place donnée à la préservation de la biodiversité. Pour certains, la préservation de la biodiversité n'est pas réellement un service écosystémiques mais plutôt un "chapeau" global assurant le bon fonctionnement des écosystèmes et le maintien de plusieurs services écosystémiques (Norgaard 2010), tandis que pour d'autres, cette position particulière de la biodiversité la rend justement assimilable

à un service de support (Dick et al. 2011). Selon les auteurs, la préservation de la biodiversité est également vue comme un service de régulation (des espèces) ou culturel (Quine et al. 2013).

Catégorie	Service	Détail
Provision ("provisioning")	Production	Production de matières premières : nourriture, bois, énergie
	Protection	Qualité de l'eau Protection des sols contre l'érosion Protection des infrastructures humaines contre les risques naturels tels que les inondations, glissements de terrain, éboulements, avalanches...
Régulation ("regulating")	Régulation du climat	Stockage de carbone Substitution de matériaux (ex. bois) et d'énergies (ex. bois énergie)
	Biodiversité	Maintenir la biodiversité permet d'éviter les perturbations de l'écosystème liées aux extinctions d'espèces
	Esthétique	Paysages, zones touristiques, zones préservées...
Culturel ("cultural")	Patrimoine naturel	Sites d'exception, sites naturels rares ou fragiles ex. tourbières, vieilles forêts, forêts remarquables (ex. forêt de Tronçais)
	Productivité	En maintenant un écosystème productif et durable, on assure son existence et donc la fourniture des autres services associés
Support ("supporting")	Biodiversité	Les écosystèmes sont des habitats pour de nombreuses espèces

Tableau 1 : Exemples de services écosystémiques.

Le classement renvoie à celui proposé lors du Millennium Ecosystems Assessment (2005).

ENCADRÉ 1 - DÉBAT AUTOUR DE LA NOTION DE SERVICE ECOSYSTÉMIQUE ?

Au-delà de la question de la terminologie, certains scientifiques et gestionnaires s'interrogent sur les conséquences de l'apparition de cette notion de « service écosystémique » (SE), ses connections avec les cadre conceptuels existants (Dick et al. 2011; Norgaard 2010) et sur les implications pour la gestion. Pour Quine et al. (2013), l'enjeu principal consiste à déterminer « comment s'intègrent les SE dans une démarche de gestion durable des forêts ». Puisque la plupart des SE sont également des fonctions, ces auteurs considèrent qu'une gestion durable assurant la multifonctionnalité des écosystèmes (ici forestiers) devrait également remplir les objectifs liés à la prise en compte des multiples services. Toutefois, la question de la valeur attribuée aux SE peut poser problème. En effet, si certains SE (marchands) ont une valeur facilement estimable (production, stockage de carbone...), l'estimation de la valeur des services non marchands (préservation de la biodiversité, paysage, esthétique...) est beaucoup plus complexe. Pour Quine et al. (2013), le risque réside justement dans cette marchandisation, qui pourrait pousser les gestionnaires à donner plus d'importance aux SE marchands qu'aux non marchands, menant ainsi à une réduction de ces SE, ce qui porterait atteinte à la multifonctionnalité des écosystèmes. C'est également ce qui ressort d'une étude économique de Robert et Stenger (2013), qui montrent que la marchandisation d'un service peut menacer les autres services dans les cas où l'optimisation du service en question se fait au détriment des autres. Pour Norgaard (2010), l'approche par SE risque d'aveugler les gestionnaires en masquant la complexité des problèmes de gestion. Elle ne doit pas être considérée comme LA solution mais peut toutefois être intégrée au sein d'une approche plus large.

On comprend donc que la question de l'intégration des concepts de SE dans la gestion des écosystèmes est sujet à débat au sein de la communauté scientifique et des gestionnaires.

1.1.2. Services écosystémiques et multifonctionnalité des forêts

Multifonctionnalité et gestion des forêts

Dans le cas des forêts, on retrouve également une effervescence liée à l'apparition de la notion de SE, qui vient s'insérer dans la trame déjà existante de gestion durable et multifonctionnelle des forêts (**ENCADRÉ 1**) mise en place pour répondre à des attentes sociétales fortes envers une meilleure multifonctionnalité des forêts. **Les forêts sont des écosystèmes fortement multifonctionnels**, notamment en Europe, où la densité de population et l'histoire ont fait que la plupart des forêts sont utilisées depuis longtemps pour leurs multiples rôles ou fonctions (Führer 2000), à la fois économiques (production de bois d'œuvre, bois énergie, champignons, fruits, gibier...), sociales (loisirs, chasse, promenades pédestres et équestres) et écologiques (biodiversité, conservation, paysage, eau). À ces fonctions « anciennes », on peut également ajouter les fonctions « récentes » de lutte contre l'effet de serre, grâce au stockage de carbone par les forêts, à l'utilisation du bois comme matériau de construction et au bois énergie.



Photo 1 : Multifonctionnalité des forêts de montagne.

Ces images illustrent la multitude des fonctions (ou rôles) remplies par les forêts, en particulier en montagne. En plus de la production de bois et de la protection contre les risques naturels (ex. chutes de blocs), ces forêts fournissent des habitats pour de nombreuses espèces, dont certaines rares ou emblématiques (grands mammifères, oiseaux cavernicoles, insectes...). Enfin, les forêts sont des lieux de récréation, comme en témoigne le balisage de randonnée à raquettes visible au centre de l'arbre mort (randonneur blanc sur fond bleu).

Sources : photos personnelles prises dans les Alpes françaises et au Canada (lynx, grand pic et capricorne).

Toutefois, la réelle prise en compte de cette multifonctionnalité dans la gestion des forêts -à savoir l'apparition de cette notion dans les objectifs de gestion et la mise en place de pratiques dédiées- est relativement récente (deuxième moitié du XXème siècle). En effet, on considérait autrefois que la fonction de production induisait – indirectement – le remplissage des autres fonctions de la forêt (Führer 2000; Schütz 1999). Les forêts de montagne échappaient toutefois à cette règle, l'importance de la fonction de protection (contre l'érosion, les chutes de blocs, les avalanches..) prenant parfois le pas sur la fonction de production et nécessitant une gestion dédiée. Ainsi, **la récente prise en compte de cette multifonctionnalité dans les objectifs et les pratiques de gestion constitue un réel changement de paradigme de la gestion des forêts sur tous les continents** (Baskent et al. 2008; Guariguata et al. 2012; Lexer et Brooks 2005; Marcot et al. 2012; Peng 2000). Seules certaines forêts très spécialisées ne sont gérées que pour une fonction majoritaire et nécessitent alors des pratiques de gestion spécifiques : gestion intensive en futaies ou taillis à courte rotation pour la production de bois énergie ou de biomasse, ou au contraire arrêt de la gestion et "mise sous cloche" pour la conservation de la biodiversité.

Une autre évolution est liée à la **prise de conscience de l'importance de la gestion forestière pour assurer ces fonctions**. Si certaines études indiquent que la conservation de la biodiversité est meilleure dans les forêts non gérées (Paillet et al. 2010), ces forêts n'assurent pas toujours les autres fonctions ou objectifs désirés (sans parler de l'objectif de production de bois...). En Europe tempérée, la dynamique naturelle des forêts – de basse altitude – conduit en effet à des peuplements purs et réguliers de hêtre (Schütz 1999; Schütz 2002), ce qui peut aller à l'encontre des objectifs d'hétérogénéité (structure et composition diversifiée) et de stabilité des peuplements. Certaines études montrent également que le stockage de carbone dans les forêts non gérées arrive rapidement à saturation à cause du vieillissement des arbres, et que la gestion des forêts permet d'entretenir la capacité de stockage de carbone des forêts (Bradford et D'Amato 2012; Colombo et al. 2012), en plus de stocker du carbone dans les produits bois (Rasche et al. 2013). Ainsi, les mesures considérées comme « efficaces » dépendent fortement des objectifs de gestion définis en amont, et donc des SE considérés.

De plus, une gestion inadaptée des forêts a parfois mené à la surexploitation des écosystèmes, à cause d'une mauvaise prise en compte de la multifonctionnalité (Führer 2000; Schütz 2002). C'est notamment le cas de certaines forêts de montagne, qui ont été déstabilisées à cause de la surexploitation liée aux fonctions de production de bois, de pâturage, de chasse (surabondance de gibier) et de tourisme (stations de ski) (Schütz 2002).

Multifonctionnalité des forêts et politiques publiques

Cette prise de conscience de l'importance de la gestion pour assurer la multifonctionnalité des forêts (Führer 2000; Schütz 1997) a mené au développement de politiques publiques dédiées. En Europe, les Conférences Ministérielles sur la Protection des Forêts en Europe (MCPFE) et en particulier celle d'Helsinki (en 1993), ont abouti à la définition des problèmes et enjeux liés à la gestion durable et multifonctionnelle des forêts, ainsi qu'à une proposition de mesures et d'indicateurs (MCPFE 2003). Les concepts développés lors de ces conférences ont ensuite été repris au niveau national dans les différents pays, et ont influencé les démarches similaires sur les autres continents (ex. Amérique du Nord).

En France, la Loi d'orientation sur la Forêt de 2001 affirme qu'il faut développer une politique de gestion durable et multifonctionnelle des forêts et qu'il est nécessaire de renforcer la protection de ces écosystèmes. Par la suite, le Grenelle de l'Environnement (2007) et les Assises de la Forêt (2006) ont conduit à la définition de huit enjeux (Peyron et Bonhême 2012) : 1) gestion soutenue de la ressource en bois, 2) lutte contre l'effet de serre, 3) santé et vitalité des forêts, 4) adaptation au changement climatique, 5) contribution à l'activité économique, 6) participation au bien-être social, 7) conservation de la diversité biologique, 8) réalisation de l'équilibre multifonctionnel des forêts. Au cours de ces assises, un intérêt particulier a été porté au **double objectif de « produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité [...]»**, objectif devenu slogan et largement repris par la suite par les différentes institutions signataires du protocole d'accord (ONF, CNPPF, FNE, COFORET...) et les programmes de recherche³.

On comprend dès lors qu'il ne suffit pas de raisonner la gestion en fonction d'un ou plusieurs objectifs principaux, mais qu'il est nécessaire **d'évaluer l'effet de la gestion en considérant son impact sur l'ensemble des services écosystémiques**, pour pouvoir adapter la gestion forestière à chaque cas, tout en tenant compte des enjeux multiples.

³ Voir notamment l'appel à projet 2010 du programme « Biodiversité et Gestion Forestière » (<http://bgf.gip-ecofor.org/>) et le projet GeForHet, qui a financé cette thèse en grande partie. Voir également le projet FORGECO (<https://forgeco.cemagref.fr/>)

1.1.3. « Produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité »

« Produire plus » et « plus en adéquation avec la demande »

L'objectif d'augmentation de la production de bois repose en partie sur le constat que les forêts françaises sont sous-exploitées (Peyron et Hervé 2012) : la récolte n'atteindrait que 50 à 60% de la production biologique (nette) annuelle, et on observe une augmentation des stocks (voire une surcapitalisation) dans la majorité des régions. Cet objectif peut donc renvoyer à la fois à l'exploitation des forêts non exploitées et à l'augmentation des prélèvements dans les forêts exploitées. Il fait également écho à la « dynamisation de la sylviculture » (baisse des diamètres d'exploitabilité et réduction des stocks), envisagée par les gestionnaires face à ces problèmes de surcapitalisation et/ou vieillissement (Courbaud et al. 2010; Peyron et Bonhême 2012) et en réponse à l'évolution des marchés et de la demande industrielle (Chopard et al. 2013b; François et al. 2013).

On constate en effet une augmentation de la demande industrielle pour des bois de petites et moyenne sections, qui s'explique par leur bon rendement dans les lignes de transformation automatique actuellement utilisées par les scieurs (Chopard et al. 2013b). Cette évolution s'accompagne d'une baisse de la demande pour les gros (45-60 cm de diamètre) et surtout très gros bois (diamètre \geq 65cm), qui s'explique par le fait que ces arbres sont plus difficiles à exploiter en forêt (encombrement, poids), présentent un fort risque de dépréciation économique à cause de problèmes de qualité augmentant avec le diamètre (pourriture, blessures ; en particulier chez le sapin), et sont surtout plus difficiles et coûteux à transformer en scierie (Chopard et al. 2013b; Courbaud et al. 2010).

Les nouveaux équipements des scieries (les lignes de profilage « canter ») ont en effet été confectionnés pour une ressource aux dimensions plus faibles (forêts scandinaves). D'après Chopard et al. (2013b), la plupart des canters utilisés actuellement par les scieries françaises ne seraient pas adaptés à la transformation de billons de diamètre « gros bout » supérieur à 53-57 cm. Seules quelques scieries seraient aujourd'hui équipées de lignes de transformation adaptées aux très gros diamètres, soit parce qu'elles ont gardé leur ancien matériel, soit parce qu'elles ont adapté le nouveau matériel en doublant les lignes ou en utilisant des plans de débits adaptés, ce qui implique un coût d'équipement plus élevé et/ou une baisse de rendements. Ces équipements sont rares et ne se justifient que par l'existence de marchés de niche couplant localement une offre de très gros bois de bonne qualité et une demande des produits issus de leur transformation (ex. pièces de charpente de grandes dimensions, déroulage). Ces marchés ne sont toutefois pas capables d'absorber la production nationale en très gros bois, d'autant plus que les pièces de charpente de grandes dimensions sont de plus en plus remplacées par des pièces de bois reconstitués (pièces de plus petites dimensions « aboutées »). Adapter l'offre en bois à la demande des scieries impliquerait ainsi de ne

pas maintenir de résineux -dans les peuplements- au-delà de 50-55 cm de diamètre à 1.30 m, voire même de développer des itinéraires de gestion spécifiquement dédiés à la production de petits bois grâce à des révolutions courtes (François et al. 2013).

Mieux préserver la biodiversité

L'objectif de « mieux préserver la biodiversité » implique, quant à lui, la création de zones dédiées à la protection de la biodiversité (Bauhus et al. 2009). Ces zones sont en nette augmentation en France (+3% par an (Peyron et Bonhême 2012)), avec quelques zones de protection forte (1.5% de la surface forestière française) mais surtout un réseau important de zones avec des mesures de protection des habitats naturels (ex zones Natura 2000) couvrant 26% de la surface forestière française (Peyron et Bonhême 2012). La préservation de la biodiversité peut également se faire hors de ces zones de protection grâce à des mesures de gestion visant spécifiquement à conserver les attributs structurels favorables à la biodiversité (Tableau 2) comme la rétention d'arbres morts, de grandes dimensions et si possible porteurs de micro-habitats (Bauhus et al. 2009; Lindenmayer et al. 2012). Ces mesures sont d'ailleurs obligatoires dans le cadre de certification « gestion durable » comme la norme PEFC, qui demande aux gestionnaires forestiers de maintenir au moins 1 arbre mort (ou à défaut 1 arbre sénescant) et 1 arbre à cavités (ou à défaut 1 très gros bois) par hectare, en plus de laisser du bois mort au sol de dimensions et essences variées (PEFC 2012).

Enfin, de nombreux auteurs recommandent de favoriser l'hétérogénéité des peuplements, d'abord parce qu'elle est associée à une meilleure « naturalité » (Boncina 2011; Gamborg et Larsen 2003; O'Hara et Gersonde 2004) et qu'elle est considérée comme étant favorable à la biodiversité (Tableau 2). La diversité structurale est en effet importante pour de nombreux taxons – et notamment les oiseaux (Moning et Müller 2008) – de par la diversité des niches et (micro-) habitats qu'elle génère (Ishii et al. 2004). De même, la diversité des essences serait favorable à la biodiversité de certains taxons (voir par exemple l'étude de Hynynen et al. (2005)) et en particulier des oiseaux, ces derniers étant favorisés par la présence de feuillus (Barbaro et al. 2007; Moning et Müller 2008). La composition du peuplement influence également le nombre et la diversité des micro-habitats. Le nombre de micro-habitats est ainsi plus important chez les feuillus que chez les résineux (Fan et al. 2003; Larrieu et Cabanettes 2012; Vuidot et al. 2011), bien que certains types de micro-habitats (ex. chancre) soient plus fréquents chez des résineux comme le sapin ou l'épicéa- (Larrieu et Cabanettes 2012; Vuidot et al. 2011). Les organismes saproxyliques sont également sensibles à la composition, qui influe sur la diversité du bois mort disponible (Similä et al. 2003).

Attribut	Indicateur	Relation avec la biodiversité	Références ayant établi la relation
Composition	Taux de mélange	Les feuillus portent plus de micro-habitats que les résineux	Larrieu et Cabanettes (2012); Larrieu et al. (2013); Regnery et al. (2013b); Vuidot et al. (2011)
		Les feuillus sont favorables à certains taxons, en particulier les oiseaux	Barbaro et al. (2007); Moning et Müller (2008)
Diversité structurale	Diversité des tailles	Effet positif via la diversité de niches	Buongiorno et al. (2012); Ishii et al. (2004); Moning et Müller (2008); Ulyshen (2011)
	Stratification verticale	Effet positif via la diversité de niches	Ishii et al. (2004); Moning et Müller (2008); North et al. (1999); Ulyshen (2011)
	Hétérogénéité spatiale	Effet positif via la diversité de niches	Moning et Müller (2008)
(Dendro-) Micro-habitats (MH)	Densité totale	Effet positif sur le nombre d'espèces rares (coléoptères saproxyliques)	Winter et Möller (2008)
	Diversité	Effet positif sur certains taxons (oiseaux, chauve-souris)	Regnery et al. (2013a)
	Densité d'arbres à cavités	Effet positif sur plusieurs taxons : - Oiseaux - Chauve-souris - Coléoptères saproxyliques	Butler et al. (2004); North et al. (1999); Regnery et al. (2013a); (Schreiber et deCalesta 1992) Regnery et al. (2013a) Bouget et al. (2014)
Bois mort	Volume total	Effet positif de la quantité de ressource disponible sur le nombre et la diversité des organismes saproxyliques	Bouget et Gosselin (2012); Brin et al. (2009); Lassauce et al. (2011); Martikainen et al. (2000); Müller et Butler (2010); Similä et al. (2003)
	Diversité	La diversité de la ressource est également (voire plus) importante	Bouget et Gosselin (2012); Bouget et al. (2014); Bouget et al. (2013); Brin et al. (2009); Similä et al. (2003)
	Densité d'arbres morts debout	Les arbres morts (en particulier debout) portent plus de MH que les arbres vivants ; Importants pour certains types de micro-habitats (ex. cavités)	Fan et al. (2003); Michel et Winter (2009); Regnery et al. (2013b); Vuidot et al. (2011) Bouget et al. (2014); Butler et al. (2004); Fan et al. (2003); North et al. (1999); Vuidot et al. (2011)
Très gros bois vivant et mort	Densité de gros- très gros bois vivants	Effet positif du diamètre sur le nombre et la diversité des MH portés, avec un seuil vers 60 -70cm	Fan et al. (2003); Lachat et Butler (2007); Larrieu et Cabanettes (2012); Michel et Winter (2009); Michel et al. (2011); Regnery et al. (2013b); Vuidot et al. (2011); Winter et Möller (2008)
	Densité de gros-très gros bois morts	Effet positif du diamètre sur la présence de cavités, avec un seuil à 30cm	Fan et al. (2003); Schreiber et deCalesta (1992); Spiering et Knight (2005)
		Effet positif sur la biodiversité : - Coléoptères saproxyliques - Oiseaux cavicoles	Bouget et al. (2014); Similä et al. (2003) Schreiber et deCalesta (1992); Spiering et Knight (2005)

Tableau 2 : Attributs structurels et indicateurs de biodiversité couramment utilisés.

Derrière ces questions, on peut percevoir une **remise en question des pratiques de gestion passées**, tant au niveau de la **production de bois** que de la **préservation de la biodiversité**. Elles révèlent également la prise de conscience de **l'existence d'un compromis entre ces deux services** (cf. lexique), qu'il faut certes accepter mais surtout essayer d'améliorer en recherchant des solutions durables parmi les pratiques actuelles ou futures. À la complexité inhérente à ces problèmes multidimensionnels s'ajoutent de **fortes incertitudes concernant l'évolution future des enjeux de gestion des forêts** : les décisions de gestion doivent tenir compte du fait que l'importance actuellement donnée à chaque SE est susceptible de changer et donc assurer l'adaptabilité des peuplements, tout en maintenant le fonctionnement global de l'écosystème et en anticipant les effets des changements globaux (D'Amato et al. 2011; Temperli et al. 2012).

1.2. Incertitudes face à l'avenir et nécessaire renouvellement des pratiques de gestion ?

Au-delà de la simple projection des changements climatiques annoncés, il est aujourd'hui nécessaire de mieux comprendre leurs effets potentiels sur la dynamique des forêts et la capacité de celles-ci à rendre les services attendus. Identifier les risques majeurs doit ainsi permettre de déterminer les mesures de gestion permettant de favoriser l'adaptation des forêts aux changements climatiques en limitant leur vulnérabilité, en ainsi d'assurer la fourniture des services écosystémiques.

1.2.1. Risques et incertitudes liées à l'évolution des contraintes du milieu

Les changements climatiques prédis par les experts (IPCC 2007) impliquent une évolution des contraintes du milieu (températures, précipitations..) et une modification des régimes de perturbations, avec une probable augmentation de la fréquence, de l'intensité et de la durée des évènements extrêmes (canicules, tempêtes), auxquels seraient particulièrement sensibles les forêts européennes (Beniston et al. 2007; Lindner et al. 2010; Milad et al. 2011). L'augmentation de la température et des périodes de sécheresses aurait également pour effet d'augmenter d'autres risques naturels tels que les feux de forêts – en particulier en zone méditerranéenne et dans les milieux de montagne –, ainsi que de réduire la vitalité et donc la résistance des forêts, qui seraient alors plus vulnérables aux attaques d'insectes et de pathogènes (Lindner et al. 2010; Milad et al. 2011). Enfin, on anticipe une augmentation des dégâts de tempête, à cause de l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des tempêtes hivernales et d'une plus grande vulnérabilité des forêts (Milad et al. 2011). Bien que l'importance écologique des perturbations naturelles dans le fonctionnement des écosystèmes soit de plus en plus reconnue et intégrée dans certains modes de

gestion dits « écosystémiques », notamment en Amérique du Nord (Bergeron et al. 1999; Gauthier et al. 2008; Seymour et al. 2002), celles-ci restent néanmoins considérées comme une menace pour la valeur économique des forêts, que l'on essaye de prédire et dont on cherche à limiter les impacts par une gestion adaptée (O'Hara et Ramage 2013). La plupart des études européennes sur les effets des changements climatiques en forêt prévoient ainsi une forte vulnérabilité des forêts, avec une baisse de la production, une augmentation de la mortalité et des dégâts liés aux perturbations, mais également des problèmes de régénération (semis sensible à la sécheresse) (Lindner et al. 2010; Milad et al. 2011). Mais cette **sensibilité des forêts européennes serait en grande partie due à leur gestion passée, qui a conduit à une augmentation des stocks et à l'altération de leur structure (forêts vieillissantes avec de nombreux gros et très gros bois) et de leur composition (fort enrésinement et augmentation de la surface en épicéa)** (Spiecker 2003). Ces facteurs (stock, âge, gros bois et épicéa – moins résistant au vent) expliquent en effet une partie de l'augmentation des dégâts liés aux événements extrêmes en Europe, et en particulier en montagne (Seidl et al. 2011d).

Les forêts des Alpes – comme les autres milieux de montagne – seraient particulièrement exposées aux changements climatiques, à cause de l'héritage de la gestion passée, d'une augmentation des températures plus forte qu'ailleurs (+2.2 à +5.1°C d'après l'IPCC (2007)) et d'une modification du régime de précipitations (- 20 à -30% en été, +0 à +10% en hiver, avec moins de neige mais plus de pluies ; d'après l'IPCC (2007)). Les prédictions sont toutefois d'autant plus complexes qu'en plus des tendances globales prédites en plaine se superposent des gradients d'altitude et une forte hétérogénéité locale des conditions géomorphologiques, qui influencent fortement le microclimat, le sol et donc la réserve en eau. Cette hétérogénéité induit ainsi une **forte variabilité de la sensibilité des forêts de montagne, à l'échelle régionale et locale** (Lindner et al. 2010). On s'attend notamment à ce que les sites sujets à des contraintes hydriques, comme les forêts de basse et moyenne altitude (étage collinéen et bas-montagnard), soient particulièrement sensibles à la sécheresse (Lindner et al. 2010), comme le montrent plusieurs études par simulation (Briner et al. 2013; Rasche et al. 2013; Seidl et al. 2011c). L'épicéa est en effet particulièrement vulnérable sur station sèche à l'étage montagnard (Seidl et al. 2011c) et à basse altitude, les plantations d'épicéa des étages collinéen et sous-montagnard – i.e. en dehors de son aire de répartition naturelle – figurant parmi les peuplements les plus sensibles aux futurs changements climatiques (Courbaud et al. 2010; Rasche et al. 2013; Seidl et al. 2011c; Temperli et al. 2012). Les effets des changements climatiques semblent plus contrastés à haute altitude, avec une vulnérabilité plus faible, essentiellement liée au risque d'attaques de scolytes, et une possible augmentation de la productivité (Briner et al. 2013; Rasche et al. 2013; Seidl et al. 2011c).

1.2.2. Effets des changements climatiques sur les services écosystémiques

Comme vu précédemment, plusieurs études prédisent une plus grande vulnérabilité des forêts, avec des dégâts plus importants et plus fréquents liés aux perturbations abiotiques (sécheresses, tempêtes...) et biotiques (attaques d'insectes, maladies...), et donc une **atteinte du stock et de la productivité des peuplements** (Lindner et al. 2010; Milad et al. 2011). On s'attend donc à avoir des **effets négatifs des changements climatiques sur la production de bois et le stockage de carbone** (Lindner et al. 2010), ce dernier service étant particulièrement affecté par l'intensité des perturbations (Colombo et al. 2012; Hynynen et al. 2005). Toutefois, à ces effets négatifs à basse altitude pourrait s'opposer une augmentation de la productivité des peuplements de haute altitude (Briner et al. 2013; Lindner et al. 2010; Nabuurs et al. 2002; Rasche et al. 2013; Seidl et al. 2011c), qui pourrait ainsi entraîner une augmentation de la production, de la biomasse, du volume récolté et donc avoir un effet positif sur les fonctions de production de bois et de stockage de carbone.

En affectant le couvert forestier et en modifiant les régimes de précipitations, les changements climatiques pourraient avoir des **effets négatifs sur l'approvisionnement en eau et la protection contre les aléas naturels** (Lindner et al. 2010). L'étude de Briner et al. (2013) prédit notamment une diminution de la protection contre les risques gravitationnels à basse altitude, à cause de l'augmentation de la mortalité et de la diminution de croissance de l'épicéa. Cette même étude prédit toutefois des effets plutôt positifs à moyenne et haute altitude, du fait de l'augmentation de la productivité et à la remontée de la forêt en altitude (colonisation des alpages), notamment en ce qui concerne la protection contre les chutes de blocs, grâce à la sécurisation des zones de départ de blocs (Briner et al. 2013) et d'avalanches (Lindner et al. 2010).

De nombreuses études prévoient une **modification de la composition et de la diversité spécifique des forêts** à plus ou moins long terme (Milad et al. 2011), avec notamment une remontée des feuillus en altitude (Briner et al. 2013; Lindner et al. 2010). Si on commence effectivement à observer une remontée des espèces en latitude (Bertrand et al. 2011) et en altitude (Lenoir et al. 2008) en réponse aux changements climatiques, ces études concernent en général les espèces de sous-bois et non les arbres. On s'attend également à ce que la migration des espèces soit en « retard » par rapport aux changements climatiques (Bertrand et al. 2011), en particulier chez les arbres, à cause de la longueur de leur cycle de régénération et de leur faible capacité de migration, mais également à cause de la forte empreinte anthropique, qui a fragmenté les paysages et a modifié les structure et compositions naturelles (Milad et al. 2011). Il existe donc un risque de réduction de l'aire de répartition des espèces voire même un risque d'extinction, en particulier en montagne, où l'amplitude des changements risque d'être forte.

Certains auteurs anticipent ainsi une **perte de biodiversité, liée à la réduction de la diversité spécifique des arbres et espèces de sous-bois ainsi qu'à la modification de la structure des forêts** (Milad et al. 2011), et notamment la perte de certaines structures liées aux vieilles forêts (gros bois, espèces de fin de succession) (cf. [Tableau 2](#)). Au contraire, d'autres auteurs estiment que **l'augmentation des perturbations pourrait augmenter l'hétérogénéité des peuplements et ainsi créer une diversité de niches et d'habitats favorables à de nombreuses espèces d'arbres** (Lexer et Seidl 2009; Temperli et al. 2012) ou de plantes de sous-bois (Dale et al. 2001; Milad et al. 2011), grâce à la diversité des conditions de lumière. Rasche et al. (2013) prédisent également une augmentation de la diversité en espèces en altitude, grâce à l'amélioration des conditions permettant à de nouvelles espèces de s'installer, et notamment les feuillus. De plus, les dégâts sur les arbres pourraient **augmenter la quantité de bois mort et ainsi favoriser les espèces saproxyliques** (Dale et al. 2001; Milad et al. 2011; Temperli et al. 2012), à condition de ne pas exploiter tout le bois mort pour compenser la perte de production (Lexer et Seidl 2009). Il est également possible que les changements climatiques modifient les patrons de diversité du bois mort, avec un effet de la dynamique des perturbations naturelles sur la proportion de bois mort debout, ainsi qu'un effet des conditions climatiques sur la cinétique de dégradation et donc sur la continuité des stades de décomposition du bois mort, qui est essentielle pour certaines espèces (Similä et al. 2003). **Comprendre la dynamique du bois mort** et en particulier l'effet des changements climatiques, en interaction avec la gestion, est un enjeu essentiel pour la mise en place de pratiques de gestion maintenant la biodiversité (Lexer et Seidl 2009; Milad et al. 2011).

1.2.3. Principe de précaution et renouvellement des pratiques de gestion

Il convient toutefois de relativiser ces prévisions, du fait des fortes incertitudes auxquelles sont confrontées scientifiques et gestionnaires (Puettmann 2011) : incertitudes liées aux modèles climatiques utilisés, aux prédictions de ces modèles et à l'incertitude (statistique) associée à chacune de ces prédictions ; incertitudes quant à la magnitude de l'exposition aux changements climatiques, à l'échelle de temps de la planification forestière (Seidl et Lexer 2013) ; incertitudes quant à la réponse des écosystèmes à ces modifications du climat, avec des effets positifs ou négatifs selon les régions et des sensibilités très différentes à petite échelle (Lindner et al. 2010), par exemple le long d'un gradient d'altitude dans les Alpes (voir également Seidl et al. (2011c) et Rasche et al. (2013)) ; enfin, une dernière inconnue réside dans la capacité des forêts à s'adapter. Le potentiel d'auto-adaptation des forêts est en effet plutôt faible, à cause de la longévité des arbres, et il est donc nécessaire de **mettre en place des stratégies d'adaptation proactives** pour assurer la **stabilité des peuplements** (Führer 2000) et la **fourniture des services écosystémiques** (Spiecker 2003).

Parmi les stratégies de gestion préconisées pour faire face aux changements climatiques, on peut lister un certain nombre de mesures de gestion spécifiques visant à **augmenter la résistance et la résilience des peuplements** (Jactel et al. 2009; Millar et al. 2007; Puettmann 2011; Seidl et al. 2011b) (Tableau 3). La plupart de ces mesures visent à modifier – de manière plus ou moins radicale – la structure et/ou la composition des peuplements existants, comme la **conversion en futaies irrégulières et/ou mixtes** (Hynynen et al. 2005; Kolstrom et al. 2011; Seidl et al. 2007b; Spiecker 2003; Temperli et al. 2012), considérées comme étant **plus résilientes**. Certains auteurs recommandent ainsi l'usage de **pratiques « proches de la nature »** (ENCADRÉ 3), qui favorisent **l'hétérogénéité des peuplements** (Millar et al. 2007; Puettmann 2011). Certains scientifiques et gestionnaires recommandent également de pratiquer une **sylviculture plus « dynamique »** (Kolstrom et al. 2011; Legay et al. 2007; Spiecker 2003); en raccourcissant les rotations/révolutions (réduction du diamètre d'exploitabilité) et/ou en diminuant le capital sur pied, grâce à des éclaircies plus intenses. Que ces pratiques visent à « rattraper » la structure de peuplements trop vulnérables car trop denses et/ou trop âgés, ou bien à mettre en place un nouvel équilibre à plus faible capital sur pied (Tableau 3), leur effet sur la structure et la composition est mal connu (Kolstrom et al. 2011).

Enfin, la plupart de ces mesures ont un coût, qui ne sera pas forcément compensé par la limitation des pertes lors des événements extrêmes ou les éventuels gains de productivité (Kolstrom et al. 2011) : coûts liés au suivi des peuplements, coûts de développement pour l'amélioration du matériel (y compris végétal), des pratiques, des infrastructures, mais également sacrifice d'exploitabilité ou perte de productivité dans certains cas. La mise en place de telles mesures dépend donc de nombreux facteurs (Lindner et al. 2010) : importance de la filière économique associée à la production de bois, disponibilité et qualification de la force de travail, type de propriété, accessibilité et difficultés techniques liées à l'exploitation – notamment en montagne. La capacité d'adaptation des écosystèmes forestiers s'avère donc assez inégale, y compris au sein de l'Europe, avec un gradient nord-sud lié aux fortes contraintes climatiques et à la moindre importance de la fonction de production de bois en zone méditerranéenne (Lindner et al. 2010).

Ainsi, si la vulnérabilité des écosystèmes aux changements climatiques dépend en partie de leur **capacité d'adaptation**, celle-ci doit être favorisée par des mesures de gestion spécifiques et adaptées au contexte et aux enjeux locaux. Deux recommandations semblent toutefois applicables à la majorité des situations : **limiter la vulnérabilité des peuplements** en réduisant les volumes exposés (stocks réduits) et les temps d'exposition (révolutions plus courtes) aux perturbations naturelles ; et **augmenter leur résilience en favorisant leur hétérogénéité** (structure et composition diversifiées).

Mesures de gestion	Détails et justifications	Références	
Structures irrégulières	Meilleure résilience, grâce à une régénération préexistante et abondante	Cordonnier et al. (2008); O'Hara et al. (2007)	
	Favoriser la diversité des dimensions	Conversion en futaie irrégulière Régénération naturelle par petites trouées, (diversité des structures horizontale et spatiale)	Hynnen et al. (2005); Temperli et al. (2012) Kolstrom et al. (2011) Cordonnier et al. (2008); O'Hara et al. (2007) Kolstrom et al. (2011); Spiecker (2003)
	Favoriser le maintien du couvert	Les structures irrégulières favorisent le maintien d'un couvert forestier continu	Kolstrom et al. (2011); von Gadow et al. (2002)
Composition diversifiée et adaptée localement	Favoriser les mélanges (résineux – feuillus) et la diversité des espèces	Vulnérabilité plus faible des peuplements mélangés: - À la sécheresse - Aux attaques d'insectes ... Grâce à la complémentarité des niches et aux compensations entre espèces Répartition des risques	Legay et al. (2007); Seidl et al. (2011b) Kolstrom et al. (2011); Spiecker (2003) DeClerck et al. (2006); Rasche et al. (2013) Jactel et al. (2008); Jactel et Brockerhoff (2007); Perot et al. (2013) Paillet et Gosselin (2011) Legay et al. (2008); Perot et al. (2013) Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2008)
	Favoriser les espèces adaptées	Remplacement des espèces sensibles (sécheresse) par des plus tolérantes Utiliser des provenances pré-adaptées, voire des plants améliorés	Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007); Puettmann (2011); Rasche et al. (2013); Spiecker (2003); Temperli et al. (2012) Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007); Millar et al. (2007)
	Favoriser la diversité génétique	Favoriser la régénération naturelle, éventuellement enrichir par semis/plantation ; mixer les provenances	Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007)
	Sylviculture dynamique	Augmenter les prélèvements	Pour décapitaliser certains peuplements Pour répondre à l'augmentation de la productivité (constatée et future)
Travailler avec un capital sur pied plus faible		Pour diminuer les pertes lors d'évènements extrêmes (volumes concernés)	Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007); Seidl et al. (2011d)
		Pour réduire la sensibilité aux perturbations liée aux peuplements denses ... et en particulier aux sécheresses, en diminuant la compétition pour l'eau	Kolstrom et al. (2011); Seidl et al. (2011b); Seidl et al. (2011d); Spiecker (2003) Breda et al. (1995); Courbaud et al. (2010); D'Amato et al. (2013); Kolstrom et al. (2011); Legay et al. (2007); Rasche et al. (2013); Sohn et al. (2012)
Raccourcir les rotations (réduire l'âge et/ou le diamètre d'exploitabilité)		Pour réduire la sensibilité aux perturbations liée aux peuplements âgés	Courbaud et al. (2010); Führer (2000); Seidl et al. (2011b); Seidl et al. (2011d)
		Pour diminuer la durée d'exposition des arbres aux perturbations et donc réduire le risque de pertes Pour favoriser la transition vers un autre système, plus adapté	Kolstrom et al. (2011); Puettmann (2011); Spiecker (2003); Thorsen et Helles (1998) Kolstrom et al. (2011)

Tableau 3 : Mesures de gestion recommandées pour l'adaptation des forêts aux changements climatiques à l'échelle du peuplement.

1.3. Bilan : une évolution des pratiques ... mais quels effets sur les SE ?

Nous avons vu que l'évolution du contexte forestier, que ce soit l'évolution de la demande sociale pour une meilleure prise en compte des SE dans la gestion des forêts, l'évolution de la demande industrielle ou l'anticipation des effets des changements climatiques, implique une évolution des pratiques de gestion. Parmi les mesures envisagées pour répondre à chacun de ces enjeux, on remarque en particulier **l'intérêt porté aux forêts hétérogènes**, considérées comme étant à la fois **favorables à la biodiversité et plus résilientes**, et donc intéressantes dans un contexte de changements climatiques. Ces avantages potentiels **doivent toutefois être confirmés par l'expérimentation, en comparant les modes de gestion** (ex. système régulier *versus* système irrégulier), mais également en analysant les différentes déclinaisons au sein de chaque système. Nous avons notamment pu constater l'intérêt porté à la « **dynamisation** » – ou **intensification** – **de la sylviculture**, la réduction du diamètre d'exploitabilité (raccourcissement des révolutions) et la diminution du stock étant à la fois envisagées comme mesure d'adaptation à la demande industrielle et aux changements climatiques. Il est donc également nécessaire d'étudier les effets de l'intensification de la gestion sur les SE, et en particulier sur la biodiversité. Nous allons donc, dans la suite de l'introduction, tenter de **mieux comprendre l'effet de la gestion forestière sur les SE en général, et sur la production et la biodiversité en particulier**.

2. Réponse des services écosystémiques à la gestion forestière

2.1. Tour d'horizon des expérimentations de gestion portant sur les SE

On assiste à une multiplication d'études visant à comparer différents scénarii de gestion des forêts et à évaluer leurs effets sur la fourniture de multiples services écosystémiques (Tableau 4). Ces études reposent en général sur des expériences par simulation comparant des scénarii tranchés : forêt non gérée, gérée en futaie régulière ou irrégulière (Duncker et al. 2012; Rasche et al. 2013; Rüger et al. 2007; Schwenk et al. 2012; Seidl et al. 2007b; Temperli et al. 2012). Certaines études comparent également des scénarii de conversion en futaie irrégulière (Temperli et al. 2012) et/ou mixte (Hynynen et al. 2005; Seidl et al. 2007b; Temperli et al. 2012), des scénarii impliquant des coupes partielles (Schwenk et al. 2012), ou encore des pratiques de gestion intensive pour produire de la biomasse (Duncker et al. 2012). Ces scénarii contrastés sont parfois présentés comme un gradient d'intensité – avec, par exemple, par ordre d'intensité croissante : l'absence de gestion, la futaie irrégulière, la futaie régulière, et des itinéraires dédiés à la production de biomasse (Duncker et al. 2012) – mais plus rares sont les études qui étudient réellement l'effet de l'intensification de la gestion au travers de petites variations de gestion (Bradford et D'Amato 2012; D'Amato et al. 2011; Rüger et al. 2007). Enfin, alors que la plupart de ces études comparent des scénarii de gestion à l'échelle du peuplement, d'autres s'intéressent à des combinaisons de scénarii à l'échelle du paysage répondant à des stratégies différentes (ex. production de bois versus multifonctionnalité ; voir Baskent et al. (2008)) ou visant à optimiser certains services (Baskent et Keleş 2009; Buongiorno et al. 2012).

Derrière ces expérimentations sylvicoles, on peut identifier plusieurs facteurs : un facteur « traitement », opposant scénarii avec gestion et scénarii « témoins » sans gestion (géré *versus* non géré) ; un facteur « type de traitement », comparant les grands systèmes de traitement, à savoir futaie régulière, futaie irrégulière, etc ; un facteur « intensité de gestion », qui peut être lié à la fréquence et/ou à l'intensité des interventions sylvicoles. Le facteur « mode de prélèvement », qui module la ventilation des prélèvements par classe de diamètre – et oppose par exemple éclaircies par le bas (prélèvement d'arbres de petit diamètre pour dégager les dominants) et par le haut (sélection essentiellement parmi les arbres dominants et co-dominants) –, est globalement peu testé dans ces études, mis à part lors de la comparaison entre futaie irrégulière (combinant récolte et éclaircie) et coupe au diamètre (récolte uniquement).

Ce n'est toutefois pas la comparaison de ces différents traitements qui nous intéresse ici, mais plutôt la réponse des services écosystémiques à la gestion en général, afin d'identifier les situations de synergie ou compromis⁴. Et c'est dans cette optique que nous poursuivrons l'analyse bibliographique.

⁴ Voir lexique.

Études	Gestion appliquée				SE étudiés							Analyse des compromis			
	Ø	FR	FI	Autre	Prod.	Biodiversité			Hétéro-généité	Stock. C	Autre	Fin.	Multi-Crit.	Optim.	Autre
						BM	GB	Autre							
Baskent et al. (2008)	(x)	(x)	(x)	Mass.	X					X	O ₂			X \$	
Baskent et Keleş (2009)	(x)	(x)	(x)	Mass.	X					X	H ₂ O			X \$	
Boscolo et Vincent (2003)				Mass.	X			Naturalité	X	X		X			
Bradford et D'Amato (2012)		X ?					X		X	X					RMSE
Buongiorno et al. (2012)			X		X				X	X				X	
Chikumbo et Nicholas (2011)		X			X							X ?			
Colombo et al. (2012)	X	X							X	X					-
D'Amato et al. (2011)		X ?					X ?		X	X					?
Duncker et al. (2012)	X	X	X	BioM.	X	X	X	RS Arbres, Habitats		X	H ₂ O, FS				ACP
Hynynen et al. (2005)	X	X		CF	X			RS org. sapro.		X		X			
Rasche et al. (2013)	X	X	X		X				X	X					X
Rüger et al. (2007)		X	X		X			Naturalité	X						Graph
Schwenk et al. (2012)	X	X	X	SW	X			RS Oiseaux		X			SP		
Seidl et al. (2007b)	X	X		CF CD	X	X		Naturalité	X			X			
Temperli et al. (2012)		X	X	CE	X	X	X	Maturité	X						

Tableau 4 : Exemples d'études des effets de la gestion forestière sur les compromis entre services.

Ce tableau présente un ensemble d'études – par simulation – de l'effet de la gestion forestière sur différents services écosystémiques.

Légende gestion : FR= futaie régulière, SW= « shelterwood »(coupe partielle), FI= futaie irrégulière, BioM= gestion pour la production de biomasse, CF = conversion feuillus, CD = coupe au diamètre, Mass.= définition d'une stratégie à l'échelle du massif, CE= changement espèces (tolérantes à la sécheresse);

Légende SE : BM= bois mort, GB= gros bois, RS= richesse spécifique, org. sapro. = organismes saproxyliques, C= carbone, FS= fertilité du sol;

Légende analyse : Fin. = analyse financière (coûts et bénéfices), Multicrit.= analyse multicritère, SP= somme pondérée, Optim.= optimisation, RMSE= «root mean square error », ACP= analyse en composante principale, Graph= analyse graphique (projection en 2D).

Les services les plus étudiés sont la **production de bois** et le **stockage de carbone** (Tableau 4), mais certaines études s'intéressent également à la **production d'oxygène** (Baskent et al. 2008), à l'**eau** (Baskent et Keleş 2009; Duncker et al. 2012) ou à la **fertilité du sol** (Duncker et al. 2012). On note toutefois le peu d'études portant sur la fonction de **protection** contre les risques naturels, pourtant essentielle dans les écosystèmes montagnards (O'Hara 2006), car les travaux sur le sujet ne regardent en général que l'effet de la gestion sur la protection, sans considérer d'autre SE (voir par exemple l'étude de Cordonnier et al. (2008))

La **biodiversité** est également souvent étudiée, mais de manière très variable d'une étude à l'autre. Les études portant sur la diversité des forêts se limitent en général à la richesse spécifique de la strate arborée (composition du peuplement), tandis que de rares études analysent l'effet de la gestion sur la diversité d'autres taxons, comme les oiseaux (Schwenk et al. 2012) ou certains organismes saproxyliques (Hynynen et al. 2005), grâce à l'intégration de modèles prédisant la diversité spécifique de ces taxons à partir de la structure et de la composition du peuplement. De plus en plus d'études s'intéressent à certains attributs structurels comme le bois mort (Duncker et al. 2012; Hynynen et al. 2005; Seidl et al. 2007b) ou la densité de gros ou très gros bois (Bradford et D'Amato 2012; D'Amato et al. 2011; Duncker et al. 2012), qui sont utilisés comme indicateurs indirects de biodiversité (Tableau 2). Temperli et al. (2012) combinent ainsi plusieurs de ces attributs du peuplement (l'âge médian, la hauteur médiane, l'écart type des hauteurs et la biomasse de bois mort) en un indice de « maturité ». Certains auteurs utilisent également la diversité structurelle et la composition des peuplements comme mesure de « **naturalité** » (Tableau 4), soit en comparant les caractéristiques du peuplement à celles d'un peuplement de référence (Boscolo et Vincent 2003; Colombo et al. 2012; Rüger et al. 2007; Seidl et al. 2007b), soit en considérant que les peuplements hétérogènes sont plus naturels et favorables à la biodiversité (Buongiorno et al. 2012).

L'**hétérogénéité** des peuplements est aussi parfois utilisée comme indicateur de service culturel (esthétique) (Rasche et al. 2013) ou comme mesure de résistance et de résilience dans le cadre de l'adaptation des forêts aux changements climatiques (Bradford et D'Amato 2012; D'Amato et al. 2011; Temperli et al. 2012).

De plus en plus d'études portent sur la comparaison – par simulation – de l'effet de la gestion sur plusieurs services écosystémiques, mais la prise en compte de la biodiversité dans ces études, i.e. la manière dont elle est modélisée, ne semble pas toujours satisfaisante et constitue aujourd'hui un enjeu de recherche important.

2.2. Effets de la gestion forestière sur les SE

2.2.1. Réponses différentielles à la gestion et compromis entre SE

L'analyse des effets de ces scénarii de gestion sur différents indicateurs de services révèle souvent des **situation de compromis entre services, en particulier entre production de bois et préservation de la biodiversité** (Boscolo et Vincent 2003; Duncker et al. 2012; Hynynen et al. 2005; Schwenk et al. 2012; Seidl et al. 2007b) ou entre production de bois et stockage de carbone (Baskent et Keleş 2009; Baskent et al. 2008; Buongiorno et al. 2012; Hynynen et al. 2005; Rasche et al. 2013; Schwenk et al. 2012; Seidl et al. 2007b). On observe également des compromis entre hétérogénéité (ou « naturalité ») du peuplement et stockage de carbone (Bradford et D'Amato 2012; Colombo et al. 2012; D'Amato et al. 2011) ou production (Rüger et al. 2007), production de bois et oxygène (Baskent et al. 2008), ou encore stockage de carbone et ressource en eau (Baskent et Keleş 2009). Enfin, certaines études relatent l'**existence de synergies entre services**, par exemple entre stockage de carbone et production d'oxygène (Baskent et al. 2008), entre production de bois et ressource en eau (Baskent et Keleş 2009), et même, dans certains cas particuliers (peuplement enrichi en espèces grâce à l'apport de lumière lié à l'intensité de gestion) entre production et diversité de la composition (Temperli et al. 2012).

L'existence de ces compromis et synergies s'explique par la diversité et la complexité des effets de la gestion sur les différents SE. En effet, si l'effet positif de la gestion sur la production de bois est généralement admis (Boscolo et Vincent 2003; Hynynen et al. 2005; Temperli et al. 2012), son effet sur le stockage de carbone est variable selon les études et des éléments pris en compte. La plupart des études ne considèrent que le stockage de carbone dans le peuplement, qui est maximal dans les forêts non gérées (Bradford et D'Amato 2012; Colombo et al. 2012; Duncker et al. 2012; Hynynen et al. 2005; Lasch et al. 2005; Schwenk et al. 2012; Seidl et al. 2007b), à cause d'un effet négatif de l'intensité des perturbations (naturelles ou anthropiques) sur le stock de carbone (Colombo et al. 2012; Hynynen et al. 2005). Le potentiel de stockage de carbone est toutefois limité, le système étant rapidement saturé à cause du vieillissement du peuplement (Bradford et D'Amato 2012; Colombo et al. 2012). La gestion des peuplements permet au contraire d'entretenir ce potentiel (Bradford et D'Amato 2012), grâce à une stimulation de l'accroissement de biomasse (Colombo et al. 2012; Rasche et al. 2013). De plus, les études prenant en compte le stockage de carbone dans les produits bois indiquent que, dans le long terme, les scénarii gérés permettent d'égaliser ou de dépasser les stocks de carbone atteint par les scénarii sans gestion (Colombo et al. 2012; Rasche et al. 2013), avec un effet positif de l'intensité de gestion (Duncker et al. 2012; Rasche et al. 2013; Seidl et al. 2007b).

L'effet de la gestion sur l'hétérogénéité du peuplement dépend des pratiques considérées et de la dynamique naturelle propre au peuplement. Aux États-Unis, D'Amato et al. (2011) constatent que la maximisation de la diversité structurale implique des modes de gestion différents en fonction de la composition du peuplement : pour le pin rouge (*Pinus resinosa*), elle est favorisée par une gestion intensive conduisant à des peuplements peu denses, grâce à l'installation d'une seconde cohorte ; au contraire, elle semble favorisée par une gestion extensive dans les peuplements de feuillus dominés par *Acer saccharum*, grâce à la rétention de gros bois et au maintien d'une certaine densité permettant la régénération d'essences d'ombre. Bradford et D'Amato (2012) révèlent également l'existence de compromis entre différentes composantes de l'hétérogénéité des peuplements : les éclaircies par le haut favorisent la régénération et augmentent la diversité des diamètres, tandis que les éclaircies par le bas favorisent le maintien des très gros bois. Enfin, la réponse de la « naturalité » d'un peuplement dépend fortement de la dynamique naturelle et des perturbations auxquelles est soumise la forêt utilisée comme référence (Colombo et al. 2012; Rüger et al. 2007). Elle n'est pas forcément maximisée par l'absence d'exploitation (Colombo et al. 2012) et les perturbations anthropiques, en ouvrant le couvert et en stimulant la régénération du peuplement et l'installation d'une plus grande diversité d'espèces (Colombo et al. 2012; Rüger et al. 2007; Temperli et al. 2012), peuvent favoriser l'hétérogénéité du peuplement.

Enfin, en ce qui concerne la préservation de la biodiversité, certaines expérimentations de gestion par simulation arrivent à la conclusion que **la biodiversité est maximisée par l'absence de gestion**, c'est-à-dire par une conservation stricte des forêts (Duncker et al. 2012; Hynynen et al. 2005; Seidl et al. 2007b). Mais **la réponse de la biodiversité à la gestion dépend en réalité des taxons et indicateurs considérés** : la plupart des études observent un effet négatif de l'intensité de gestion sur les attributs de biodiversité (Duncker et al. 2012; Temperli et al. 2012), et en particulier sur l'abondance de bois mort (Duncker et al. 2012; Seidl et al. 2007b); tandis que Schwenk et al. (2012) prédisent au contraire un effet positif de l'intensité de gestion sur la biodiversité aviaire.

2.2.2. *Le cas de la biodiversité : des compromis au sein d'un même SE ?*

Pour mieux comprendre et discuter ces résultats d'expériences par simulation, il est utile de se référer aux nombreuses observations de terrain fournies par la littérature. Dans leur méta-analyse, Paillet et al. (2010) recensent de nombreuses observations de terrain indiquant une richesse spécifique plus élevée dans les forêts non gérées et estiment que l'exploitation des forêts réduit la diversité spécifique de -6,8% en Europe. **La gestion modifie en effet la structure et la composition des forêts et peut affecter certains attributs naturels (ENCADRÉ 2, page suivante) comme le bois mort et les arbres porteurs de micro-habitats** (Martikainen et al. 2000; Müller et al. 2008), **considérés comme importants pour la biodiversité** (cf. Tableau 2). Le signe et la force de l'effet de la gestion sur la biodiversité (réelle) dépend toutefois des taxons et de leur dépendance à ces attributs naturels (Tableau 5, page 46). Paillet et al. (2010) constatent ainsi un effet globalement négatif de la gestion sur la diversité des espèces dépendant fortement d'un substrat (quantité et qualité du bois mort, gros bois mort debout ou couché, stades de décomposition du bois mort), qui souffrent de la perte des micro-habitats auxquels ils sont associés. Plusieurs études observent ainsi que la diversité spécifique des coléoptères saproxyliques est plus faible en forêt gérée (Martikainen et al. 2000; Paillet et al. 2010; Similä et al. 2003) et que les espèces menacées sont particulièrement affectées (Martikainen et al. 2000; Müller et al. 2008; Müller et al. 2007). On observe également un effet négatif sur les champignons lignicoles (Müller et al. 2008; Paillet et al. 2010; Pernot 2012).

Les espèces moins dépendantes de la présence d'un substrat particulier à l'échelle du peuplement sont moins affectées par la gestion. C'est le cas des coléoptères non saproxyliques et arthropodes (Martikainen et al. 2000; Paillet et al. 2010). La réponse des oiseaux à la gestion forestière dépend des assemblages d'espèces considérés : la gestion a un effet négatif sur les oiseaux nicheurs mais un effet positif sur les espèces affiliées aux milieux ouverts (Moning et Müller 2008; Müller et al. 2007). Les compensations entre espèces peuvent ainsi aboutir à un effet global nul (Müller et al. 2007; Paillet et al. 2010) de la gestion sur la diversité spécifique totale. Moning et Müller (2008) soulignent ainsi l'importance de l'ouverture du couvert sur la composition spécifique de l'avifaune, dont la diversité doit être favorisée par une diversité de degrés d'ouverture à l'échelle du paysage, mais également du peuplement, par exemple grâce à la présence de trouées. Ils reconnaissent également l'importance de la diversité structurale – et notamment de la stratification verticale du peuplement –, qui est liée à une augmentation de la diversité de substrats disponibles, et qui peut être favorisée par une gestion adaptée..

ENCADRÉ 2 – EFFET DE LA GESTION SUR LES ATTRIBUTS NATUREL : COMPARAISON GÉRÉ-NON GÉRÉ

L'effet de la gestion sur les micro-habitats dépend de la variable étudiée. Plusieurs études montrent un effet négatif de la gestion sur le nombre d'arbres porteurs de micro-habitats (Larrieu et al. 2013; Regnery et al. 2013b; Vuidot et al. 2011), à cause de la récolte des très gros bois et de la sélection dans les bois moyens. L'effet de la gestion sur le nombre de micro-habitats observés sur les arbres porteurs semble moins clair, avec des effets négatifs (Winter et Möller 2008) ou nuls (Vuidot et al. 2011) selon les études. L'effet sur le nombre total de micro-habitats à l'échelle du peuplement est également discuté, avec des effets négatifs (Regnery et al. 2013b; Winter et Möller 2008) ou nuls (Larrieu et Cabanettes 2012). Pour ces deux dernières variables, l'absence d'effet négatif de la gestion peut s'expliquer par des phénomènes de compensation entre destruction et création de micro-habitats liées aux opérations sylvicoles : la gestion affecte en particulier certains micro-habitats comme les fissures ou cavités (Bauhus et al. 2009; Larrieu et al. 2012; Müller et al. 2007; Regnery et al. 2013b), considérés comme des défauts de qualité des arbres et éliminés lors des éclaircies d'amélioration, tandis qu'elle peut avoir un effet positif sur certains micro-habitats comme les pertes d'écorce (Larrieu et al. 2012; Peng 2000; Pretzsch et al. 2008; Winter et Möller 2008) ou les dendrotelmes (chez le hêtre) (Larrieu et al. 2012). Néanmoins, malgré ces phénomènes de compensation en termes de nombres de micro-habitats, les auteurs s'accordent sur l'effet négatif de la gestion forestière, via la réduction de la diversité des micro-habitats (Larrieu et Cabanettes 2012; Winter et Möller 2008) et la perte de certains micro-habitats clefs (cavités) ou rares (fissures) (Larrieu et Cabanettes 2012).

En ce qui concerne le bois mort, la quasi-totalité des études s'accordent sur le fait que la gestion passée a diminué la présence de structures naturelles de type bois mort et dépérissant, en particulier en Europe (Lassauce et al. 2011; Martikainen et al. 2000; Müller et al. 2008; Paillet et al. 2010). De nombreuses études rapportent un effet négatif de la gestion sur le volume total de bois mort (Larrieu et al. 2012; Martikainen et al. 2000; Müller et al. 2007; Siitonen et al. 2000), à cause de la récolte des arbres arrivés à maturité ou dépérissant, ainsi que de la réduction de la mortalité liée à la compétition (densités plus faibles et éclaircies d'amélioration sélectionnant les arbres vigoureux). L'importance de la différence entre forêts gérées et non gérées dépend néanmoins du biome et du type de forêts : elle est plus grande (rapport de 1 à 10) en forêt boréale (Martikainen et al. 2000) qu'en forêt tempérée française (rapport de 1 à 3), et plus grande en plaine (rapport de 1 à 4) qu'en montagne (rapport de 1 à 2) (Pernot 2012). La gestion affecte également la diversité du bois mort, avec moins de bois mort debout (Lachat et Butler 2007; Larrieu et al. 2012; Pernot 2012; Similä et al. 2003), moins de gros bois mort (Martikainen et al. 2000) et une moins grande diversité (et donc continuité) des stades de décomposition (Larrieu et al. 2012; Siitonen et al. 2000; Similä et al. 2003).

Enfin, **la réduction de la surface terrière et les perturbations fréquentes** (ouverture canopée et retrait litière) associées à la gestion forestière sembleraient **modifier la diversité spécifique des plantes vasculaires**, en favorisant les espèces de lumière pionnières et rudérales, ainsi que les espèces d'ombre résistantes aux perturbations (Paillet et al. 2010). Ces derniers observent ainsi un plus grand nombre total d'espèces dans les forêts gérées que dans les forêts non gérées. Ce résultat se retrouve dans d'autres études indiquant un effet positif indirect de la réduction de la surface terrière du peuplement sur la diversité spécifique de la végétation de sous-bois (Barbier et al. 2009; Gosselin 2012; Pernot 2012), bien qu'une fréquence trop élevée de perturbations puisse avoir un effet négatif (Decocq et al. 2004).

Néanmoins, la synthèse de Duguid et Ashton (2013) tend à démontrer que ce n'est pas tant l'effet de la gestion qui affecte la diversité de la végétation, mais plutôt la manière dont elle modifie l'allocation et la répartition de la ressource (lumière). Si les auteurs n'observent pas d'effet général de la gestion forestière, ils distinguent toutefois des effets différents selon le type de gestion et le stade de développement du peuplement. Ils trouvent ainsi un **effet positif de la gestion en futaie irrégulière, qui permet la coexistence d'espèces de début et fin de succession grâce à la forte hétérogénéité des conditions locales qu'elle crée**. Bien qu'ils ne l'aient pas directement testé dans leur étude, ils indiquent également que cet **effet positif semblerait renforcé par la gestion irrégulière par groupes** – par rapport à la gestion pied à pied (Ares et al. 2009; Jenkins et Parker 1999) –, grâce à une hétérogénéité de ressource (lumière, nutriments) plus importante (Boyden et al. 2012). En ce qui concerne la gestion en futaie régulière, ils n'observent pas d'effet significatif de l'ensemble de l'itinéraire mais remarquent cependant un effet négatif en fin de rotation, la richesse spécifique de la végétation de sous-bois étant plus faible dans les peuplements réguliers de stades de développement avancés que dans les peuplements de même stade en non géré. Comme Bartels et Chen (2009), ils concluent ainsi que **la diversité de la végétation est fortement influencée par la disponibilité et l'hétérogénéité spatiales et temporelles de la ressource**, en interaction avec les perturbations (anthropiques ou naturelles) et le stade de développement du peuplement.

Ainsi, en plus de confirmer l'existence de **compromis entre services écosystémiques différents**, et notamment entre **production de bois et biodiversité**, certaines études révèlent l'existence de **compromis au sein d'un même service écosystémique**, en particulier entre les différents taxons et/ou indicateurs de **biodiversité**.

	Taxon	Effet de la gestion	Références
Organismes fortement dépendant du bois mort	Coléoptères saproxyliques	Réduit la diversité spécifique	Martikainen et al. (2000); Paillet et al. (2010); Similä et al. (2003)
		Affecte fortement les espèces menacées	Martikainen et al. (2000); Müller et al. (2008); Müller et al. (2007)
		Modifie les assemblages d'espèces	Müller et al. (2008); Similä et al. (2003)
	Insectes coléoptères carabiques	Réduit la diversité spécifique	Paillet et al. (2010)
	Champignons lignicoles	Réduit la diversité spécifique	Müller et al. (2008); Paillet et al. (2010); Pernot (2012)
Lichens	Réduit la diversité spécifique	Paillet et al. (2010)	
Organismes faiblement dépendant du bois mort	Coléoptères non saproxyliques	Effet nul ou non significatif	Martikainen et al. (2000); Paillet et al. (2010)
	Arthropodes	Effet nul	Martikainen et al. (2000); Paillet et al. (2010)
Végétation de sous-bois	Plantes vasculaires	Favorise les espèces : - pionnières (ouverture couvert) - rudérales (retrait litière) - sciaphiles résistantes aux perturbations	Paillet et al. (2010) Decocq et al. (2004)
		Affecte les espèces d'ombre, dont certaines espèces forestières	Decocq et al. (2004)
		Modifie indirectement la diversité spécifique en modifiant l'allocation de la ressource (lumière)	Duguid et Ashton (2013); Bartels et Chen (2009)
	Bryophytes	Réduit la diversité spécifique	Paillet et al. (2010)
	Total	Effet positif indirect via la réduction de surface terrière	Barbier et al. (2009); Gosselin (2012); Pernot (2012)
Oiseaux	Oiseaux nicheurs	Effet négatif	Müller et al. (2007)
	Oiseaux de milieux ouverts	Effet positif (ouverture du couvert)	Moning et Müller (2008)
	Total	Effet nul (compensation)	Müller et al. (2007); Paillet et al. (2010)

Tableau 5 : Effet de la gestion sur la biodiversité, en fonction des taxons (comparaison géré / non géré).

Ce tableau synthétise les résultats d'études portant sur l'effet de la gestion forestière sur la biodiversité, et fondées sur la comparaison des communautés observées en forêts gérées et non gérées, pour différents taxons.

2.3. Analyse du compromis production-biodiversité et pratiques recommandées

De ces études ressort un constat global : **peu de scénarii de gestion assurent un bon compromis à l'échelle du peuplement** (Duncker et al. 2012), à cause des effets divergents de la gestion sur les différents SE, qui se retrouvent en opposition (Boscolo et Vincent 2003; Bradford et D'Amato 2012). Dans le cas du **compromis production-biodiversité**, il est recommandé de **compenser les effets négatifs de la gestion par des mesures favorables à la biodiversité, comme la rétention de bois mort et d'arbres à micro-habitats** (Tableau 6). L'Office National des Forêts s'est par exemple engagé à créer des « îlots de vieux bois » sur au moins 3% de la surface des forêts domaniales (propriété de l'état français), répartis entre « îlots de vieillissement » (2%) et « îlots de sénescence » (1%)(ONF 2009). L'ONF incite également ses agents à laisser du bois mort au sol (rémanents d'exploitation, souches hautes et arbres entiers morts depuis plus de deux ans), ainsi qu'à constituer une trame d'arbres à haute valeur écologique en maintenant – par hectare – au moins 1 arbre mort ou sénéscent de plus de 35 cm et 2 arbres remarquables par leur âge, leur diamètre ou les micro-habitats qu'ils portent (notamment cavités). Bien qu'encourageantes, ces mesures semblent encore loin des recommandations de certains auteurs, notamment lorsqu'il s'agit de favoriser les oiseaux cavernicoles : maintien d'au moins 14 arbres morts debout par ha, de diamètre compris entre 28 et 108 cm (Schreiber et deCalesta 1992) ; minimum 5% d'arbres morts debout, soit une surface terrière de 1.3 m²/ha ou un volume de 15 m³/ha (fonction de la productivité du site) (Butler et al. 2004). Ces recommandations illustrent surtout la complexité inhérente à la formulation de recommandations pour la conservation de la biodiversité.

Certains auteurs, comme Bauhus et al. (2009), vont plus loin dans les recommandations, en insistant sur l'importance de favoriser activement les attributs favorables à la biodiversité, par une « sylviculture à objectif de biodiversité » (« *silviculture for old-growth attributes* »). Ils proposent notamment de ne pas exploiter les chablis, de rallonger les rotations, voire de créer – de manière directe ou indirecte – du bois mort et des micro-habitats (Tableau 6). Certaines de ces mesures semblent toutefois aller à l'encontre des objectifs économiques de production de bois de qualité, pouvant ainsi mener à tensions entre « naturalistes » et sylviculteurs (Michel et Winter 2009). Sans aller forcément jusqu'au conflit, ces tensions révèlent en réalité une forme d'incompréhension mutuelle. Bauhus et al. (2009) vont jusqu'à affirmer que, compte tenu de l'importance croissante donnée à l'objectif de préservation de la biodiversité, la création d'attributs naturels ne devrait plus être considérée comme une « bizarrerie » par les gestionnaires, mais bien comme une alternative possible, voire souhaitable. D'autres auteurs relativisent toutefois ce type de recommandations, en rappelant qu'il faut commencer par préserver les attributs existants avant de chercher à en créer (Siitonen et al. 2000), et se concentrer sur les taxons dont les habitats sont les plus menacés par la gestion, comme les organismes saproxyliques (Paillet et al. 2010).

	Objectifs	Mesures proposées	Références
Hétérogénéité	Créer et maintenir une diversité de structure	À l'échelle du peuplement, via la diversité des diamètres en futaie irrégulière, et l'hétérogénéité spatiale créée par les trouées	Bauhus et al. (2009); Ulyshen (2011); Duguid et Ashton (2013) Duguid et Ashton (2013); Jenkins et Parker (1999); Webster et Lorimer (2005); Moning et Müller (2008)
		À l'échelle du paysage, via une mosaïque de peuplements de différentes structures	Barbaro et al. (2007); Lindenmayer et Franklin (1997); Moning et Müller (2008)
	Favoriser la diversité des essences	Diversité des essences	Fan et al. (2003); Larrieu et Cabanettes (2012)
		Favoriser les feuillus	Michel et Winter (2009)
Maintien des attributs existants	Maintenir des gros bois et très gros bois	Maintenir des gros bois et très gros bois	Bauhus et al. (2009); Fan et al. (2003); Larrieu et Cabanettes (2012); Michel et Winter (2009); Regnery et al. (2013b); Siitonen et al. (2000); Vuidot et al. (2011)
		Surtout ceux porteurs de micro-habitats	Vuidot et al. (2011)
		Laisser des arbres dépérissant	Michel et Winter (2009)
	Maintenir une quantité et une diversité de bois mort élevées	Laisser du bois mort	Martikainen et al. (2000); Michel et Winter (2009)
		Et en particulier du bois mort debout	Butler et al. (2004); Fan et al. (2003); Regnery et al. (2013b); Siitonen et al. (2000); Vuidot et al. (2011)
		Et surtout du bois mort debout de grandes dimensions	Bouget et Gosselin (2012); Bouget et al. (2014); Schreiber et deCalesta (1992); Similä et al. (2003); Spiering et Knight (2005)
		Ne pas exploiter les chablis	Bauhus et al. (2009)
		Conserver des rémanents d'exploitation	Brin et al. (2009)
Création d'attributs	Créer du bois mort	Assurer une continuité des stades de décomposition du bois mort	Schreiber et deCalesta (1992); Siitonen et al. (2000); Similä et al. (2003)
		De manière directe, en « tuant » des arbres	Bauhus et al. (2009); Michel et Winter (2009)
	Favoriser le recrutement de très gros bois à micro-habitats	De manière indirecte, en augmentant la densité et donc la mortalité (autoéclaircie)	Bauhus et al. (2009); Siitonen et al. (2000)
		En n'éliminant pas les petits arbres mal conformés (porteurs de micro-habitats)	Bauhus et al. (2009)
		En augmentant les rotations, pour laisser vieillir les gros bois	Bauhus et al. (2009); Martikainen et al. (2000); Michel et Winter (2009); Moning et Müller (2008); Regnery et al. (2013b); Siitonen et al. (2000)

Tableau 6 : Mesures de maintien et de création des attributs favorables à la biodiversité.

Ce tableau dresse la liste des principales mesures recommandées pour favoriser la biodiversité ou les attributs qui y sont favorables. Ces mesures sont issues d'articles d'opinion ou tirées des conclusions d'études comparant les niveaux de biodiversité (réalisée ou potentielle) observés ou simulés pour différents scénarios de gestion.

Enfin, on observe un certain **consensus autour des modes de gestion en futaie irrégulière** (Boncina 2011; Gamborg et Larsen 2003; Schütz 1999), parfois qualifiés de « proches de la nature » (cf. **ENCADRÉ 3, page suivante**). Ce type de gestion permet en effet de produire du bois à haute valeur économique tout en étant propice aux attributs naturels favorables à la biodiversité comme la diversité des essences, l'hétérogénéité des structures et la présence de très gros bois (cf. **Tableau 2, page 30**). De nombreux auteurs recommandent ainsi de **favoriser l'hétérogénéité des peuplements (Tableau 6) en augmentant la diversité des diamètres et la diversité des essences** (Fan et al. 2003; Larrieu et Cabanettes 2012). Certains auteurs insistent en particulier sur l'importance de favoriser la mixité des peuplements (mélange feuillus-résineux) en travaillant en faveur des feuillus (Hynynen et al. 2005; Michel et Winter 2009; Moning et Müller 2008). Parmi les pratiques de gestion en futaie irrégulière, la récolte par groupes ou petites trouées apparaît comme une technique particulièrement intéressante pour favoriser la diversité structurale (Cordonnier et al. 2008) et spécifique. Elle permet en effet, en créant des ouvertures dans le couvert, d'augmenter l'hétérogénéité de la ressource (Boyden et al. 2012) et de favoriser ainsi la diversité des espèces des strates herbacée (Ares et al. 2009; Jenkins et Parker 1999) et arborée (Webster et Lorimer 2005) (effet sur la régénération) en permettant la coexistence d'espèces de début et fin de succession.

Mais la gestion en futaie irrégulière n'est pas forcément toujours souhaitable ou techniquement applicable, et de nombreux auteurs conseillent de raisonner à l'échelle du paysage, en combinant les pratiques de gestion, pour atteindre un compromis entre SE (Baskent et Keleş 2009; Baskent et al. 2008; Duncker et al. 2012; Schwenk et al. 2012). Néanmoins, même en raisonnant à une échelle plus large, les études révèlent toujours l'existence de compromis, notamment entre production et biodiversité, qui nécessitent des concessions et donc des choix difficiles en termes de gestion (McShane et al. 2011).

En ce qui concerne le compromis production-biodiversité, on note que la plupart des auteurs s'accordent sur un ensemble de mesures jugées favorables à la conservation de la biodiversité dans un contexte de forêts gérées à objectif de production de bois. D'une manière générale, ces mesures tendent à favoriser l'hétérogénéité des peuplements, avec des structures et compositions diversifiées, mais également à préserver certaines structures particulières comme le bois mort et les arbres de grandes dimensions, vivants ou morts. L'hétérogénéité spatiale semble également recherchée, que ce soit à l'échelle du peuplement, grâce à une diversité locale des structures et éventuellement une structure par bouquets ou trouées, ou à l'échelle du paysage, grâce à une mosaïque de peuplements.

3. Bilan de la partie I : enjeux de gestion et pistes de recherche privilégiées

3.1. Évolution de la gestion et recherche de compromis

L'évolution du contexte forestier (SE et changements climatiques) a induit une **évolution des enjeux de gestion des forêts**, avec la nécessité d'assurer la **fourniture de multiples services écosystémiques**, et en particulier de **concilier maintien – voire augmentation – de la production de bois et meilleure préservation de la biodiversité**, tout en favorisant **l'adaptation des forêts aux changements climatiques**. Cette évolution s'est accompagnée d'une remise en question des pratiques actuelles et de la prise de conscience de leur nécessaire évolution, voire du besoin de développer de nouvelles pratiques. Un nouvel enjeu majeur consiste donc à définir la ou les options de gestion adaptées à chaque situation, en tenant compte du contexte local et de son évolution future probable.

Cependant, nous avons vu que les **mesures de gestion envisagées** pour répondre à chaque enjeu (production, biodiversité, changements climatiques) **semblent parfois incompatibles**. On peut notamment citer la **dynamisation de la sylviculture** (réduction des stocks et/ou raccourcissement des révolutions par réduction du diamètre d'exploitabilité), envisagée à la fois afin d'assurer une meilleure adéquation de la production de bois à la demande (François et al. 2013) et comme mesure d'adaptation aux changements climatiques (Tableau 3, page 36). Cette mesure implique une réduction des diamètres d'exploitabilité et une exclusion des très gros bois par leur récolte prioritaire, en opposition avec les recommandations de conservation de la biodiversité, qui prônent au contraire de favoriser la présence de ces très gros bois, favorables aux micro-habitats (Tableau 2, page 30). Il semble dès lors nécessaire de trouver, au-delà de leur apparente opposition, des **mesures de gestion permettant de concilier ces différents objectifs de manière durable**, par exemple en maintenant quelques très gros bois et arbres morts (cf. conditions de certification PEFC (PEFC 2012)). Le nombre et la diversité d'attributs à maintenir *a minima* sont toutefois inconnus et nécessitent de mieux comprendre leur lien avec la biodiversité réelle pour mieux définir les valeurs seuils et les intégrer dans les recommandations de gestion.

3.2. Consensus autour des forêts hétérogènes ?

Un consensus semble se dégager autour **des forêts hétérogènes - mélangées et irrégulières** (Diaci et al. 2011; O'Hara et Ramage 2013; Spiecker 2003). Parfois associées à une gestion « proche de la nature » (ENCADRÉ 3), ces forêts sont également considérées **plus résistantes et résilientes aux**

perturbations (O'Hara et Ramage 2013; Spiecker 2003) et donc intéressantes dans un contexte de changements climatiques et de modification des régimes de perturbations. Ces forêts sont également jugées intéressantes pour la fourniture de multiples SE, à la fois parce qu'elles sont **directement favorables à plusieurs services et à leur maintien dans le temps, avec également une meilleure résilience face aux perturbations**, ce qui peut s'avérer essentiel dans certains cas (ex. fonction de protection en montagne). Nous avons déjà évoqué à plusieurs reprises l'intérêt de ces forêts pour la préservation de la biodiversité, grâce au potentiel offert par la diversité de la structure et de la composition du couvert (Spiecker 2003), mais également par le maintien de certains attributs structurels favorables (Tableau 2). Il faut rajouter à cela un effet positif potentiel sur la production de bois, plusieurs études révélant une meilleure productivité des peuplements mixtes (Perot et Picard 2012; Rasche et al. 2013; Vallet et Perot 2011). En ce qui concerne la production de bois, il ne semblerait pas y avoir de différence de productivité entre futaies régulières et irrégulières (O'Hara et Ramage 2013), tandis que de nombreuses études démontrent les avantages de la gestion en futaie irrégulière en termes de qualité et valeur du bois produit, bien que les fondements méthodologiques de ces études soient remis en question (Hanewinkel 2002).

ENCADRÉ 3 – PRATIQUES DE GESTION « PROCHES DE LA NATURE » ET FUTAIES IRRÉGULIÈRES.

En réponse aux enjeux de maintien des fonctions des écosystèmes, de nombreux auteurs recommandent l'usage de pratiques « proches de la nature ». Ces pratiques s'appuient sur les processus naturels (notamment la régénération naturelle du peuplement), favorisent les peuplements mixtes et irréguliers assurant le maintien d'un couvert continu, et recherchent un équilibre du stock productif (cf. méthodes de « stocking control » (O'Hara et Gersonde 2004)). Elles s'inspirent des travaux effectués dans les futaies jardinées d'Europe Centrale à la fin du XIX^{ème} siècle, par le français Antoine Gurnaund, le suisse Henry Biolley et l'allemand Karl Gayer.

Elles sont aujourd'hui de plus en plus répandues, à cause d'un changement de paradigme en forêt, pour une gestion plus « proche de la nature » (Gamborg et Larsen 2003; O'Hara et Gersonde 2004), mais également grâce à leur intérêt comme mesure d'adaptation aux changements climatiques (Millar et al. 2007; Puettmann 2011). Enfin, ces pratiques sont également intéressantes en réponse à l'évolution du contexte économique et à l'augmentation des coûts de main d'œuvre, car elles permettent, en s'appuyant sur les dynamiques naturelles, de réduire les interventions et donc les coûts associés (O'Hara 2006; Schütz 1997).

On les retrouve sous des dénominations variées (Gamborg et Larsen 2003; O'Hara et al. 2007) :

- "close to nature" (voir également Schütz (1999) et Boncina (2011))
- "back to nature" (voir également Gamborg et Larsen (2003))
- "near natural forestry"
- "nature-based"
- "diversity-oriented"
- "continuous cover forestry" (voir également von Gadow et al. (2002))
- "uneven-aged"
- "multi-aged"

3.3. Favoriser la réflexion grâce à l'expérimentation et les échanges recherche-gestion

Nous avons vu qu'il est aujourd'hui nécessaire de mieux comprendre les effets des différentes pratiques de gestion sur les SE et qu'il est nécessaire de mettre en place des expérimentations testant les nouvelles mesures de gestion envisagées et en les comparant aux itinéraires classiques. Il existe néanmoins une **incertitude quant à la pertinence future des options proposées actuellement** : d'une part parce que le contexte forestier (climatique, écologique, économique et social) évolue et peut fortement changer en un siècle (et donc pendant la durée d'une révolution), amenant à une évolution des objectifs de gestion ; d'autre part parce que les connaissances évoluent également, grâce aux retours d'expérience. Certains auteurs estiment même que l'incertitude sociale est du même ordre de grandeur que l'incertitude sur le climat et qu'il est nécessaire de **trouver un compromis entre les objectifs d'adaptation aux changements climatiques et d'adaptabilité du peuplement** (Seidl et Lexer 2013). L'adaptabilité des peuplements fait référence à leur capacité d'évolution en fonction de la modification des objectifs dans le temps (Schütz 1997), qui peut être favorisée par la gestion en considérant les forêts comme des systèmes complexes adaptatifs (Puettmann 2011), voire en mettant en place une « gestion adaptative » (Cordonnier et Gosselin 2009).

La gestion adaptative repose sur la collaboration étroite entre scientifiques et gestionnaires pour le partage des connaissances et la définition des objectifs et mesures de gestion. Elle est fondée sur l'observation et l'expérimentation en continue des écosystèmes, et vise à intégrer les nouvelles connaissances (qui en résultent) pour adapter les objectifs et pratiques de gestion en temps réel. Ce type d'approche semble ainsi très prometteur pour la gestion des systèmes biologiques en général (Westgate et al. 2013), et des forêts en particulier (Cordonnier et Gosselin 2009), la réponse des peuplements aux manipulations sylvicoles étant incertaine (Führer 2000; Puettmann 2011) et nécessitant des expérimentation et un suivi approfondis pour évaluer l'efficacité des mesures envisagées. Une telle approche est toutefois très complexe à mettre en place. Au-delà des différences de vocabulaire, de conceptions et connaissances de la forêt ou d'objectifs de gestion, une **grande difficulté consiste à trouver ou mettre en place un objet ou vecteur de réflexion, d'échanges et de transfert**. Ce vecteur peut être une « forêt modèle » ou « forêt école », la mise en place d'expérimentations terrain ou même **d'expérimentations virtuelles utilisant des modèles de simulation**.

Dans le cadre de cette thèse, nous chercherons à **analyser la réponse de la production et de la biodiversité à la gestion forestière**, en nous intéressant plus particulièrement au cas des **forêts mixtes et irrégulières** et en nous appuyant sur le modèle des **forêts hétérogènes de montagne**. Nous verrons ainsi, en IIème partie, en quoi ces forêts peuvent être perçues comme un modèle, quelles sont leurs spécificités et leur historique de gestion, afin de mieux comprendre quels sont leurs enjeux de gestion actuels. Nous reviendrons ensuite sur l'intérêt des **modèles de simulation comme outils d'expérimentation** et de développement des connaissances sur la dynamique naturelle des peuplements et leur réponse à la gestion. Nous verrons également qu'ils constituent un vecteur d'échanges avec les gestionnaires et permettent d'alimenter la réflexion sur les pratiques sylvicoles. Nous soulèverons enfin les questions liées à leur utilisation, notamment en ce qui concerne leur évaluation, leur couplage avec d'autres modèles (de gestion ou de SE).

II. Effet de la gestion sur la production et la biodiversité dans les forêts hétérogènes de montagne – une approche par simulation

1. Les sapinières-pessières irrégulières de montagne, intérêts et enjeux de gestion

1.1 Intérêt des sapinière-pessières irrégulières de montagne

Nous avons vu que l'évolution du contexte et des enjeux de gestion des forêts révèle un **intérêt croissant porté aux forêts mixtes et irrégulières**, que ce soit pour une meilleure prise en compte des SE ou pour l'adaptation aux changements climatiques. De plus, de nombreux auteurs considèrent ces forêts comme étant plus « naturelles » (**ENCADRÉ 3**). Or l'hétérogénéité n'est pas forcément une caractéristique des forêts naturelles en Europe (Schütz 1999; Schütz 2002), qui tendent parfois naturellement vers des structures régulières (accumulation de biomasse et fermeture de la canopée) et homogènes en composition (faible nombre d'espèces et forte de dominance de quelques-unes, ex. hêtre). Ainsi, l'hétérogénéité des forêts n'est en général observée de manière « naturelle » que de manière ponctuelle, lors des phases d'effondrement et de régénération des peuplements sur-matures ou après une perturbation (**Figure 1**). Les seules exceptions sont les peuplements de montagne (Schütz 2002), avec les forêts mixtes de l'étage montagnard à sapin, hêtre et épicéa (mélange naturel à cause des différences entre traits de vie des espèces) et les forêts irrégulières de l'étage subalpin (structure irrégulière maintenue à cause des perturbations fréquentes, qui ouvrent le couvert) (**Figure 1**). L'hétérogénéité de ces forêts est également favorisée par l'hétérogénéité des conditions environnementales, et en particulier du sol, qui module la dynamique du peuplement (croissance, régénération, mortalité) à un niveau très local et crée des microsites favorables à certaines espèces. **Les hêtraies-sapinières-pessières irrégulières de montagne figurent donc parmi les seules forêts naturellement hétérogènes** – du moins en Europe –, le maintien de leur complexité étant le résultat de l'interaction entre environnement local, processus naturels, perturbations et sylviculture.

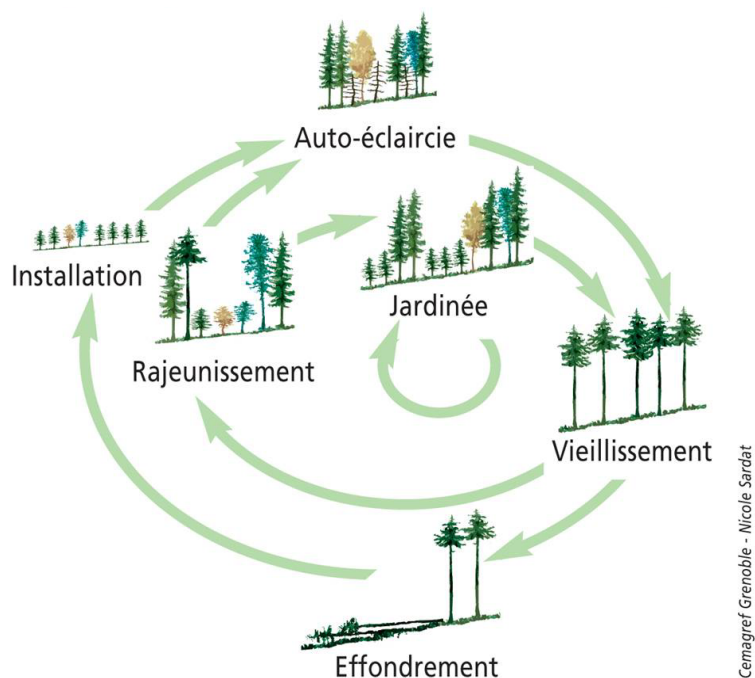


Figure 1 : Dynamique naturelle des forêts de montagne.

Ces forêts sont également représentatives des forêts de montagne européennes, où l'étage montagnard est dominé par le hêtre (*Fagus sylvatica* L.), le sapin (*Abies alba* Mill.) et l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) (Motta et al. 2011). Elles ont donc un **poinds important pour l'économie des régions de montagne**, grâce à la production combinée de gros bois pour la construction (charpente) et de petit bois de feu (O'Hara et Gersonde 2004). Elles sont toutefois soumises à des conditions de gestion et d'exploitation particulières (Gauquelin et Courbaud 2006), liées à des contraintes géophysiques fortes (pente) et à l'éloignement des routes, qui entraînent des difficultés d'exploitation et des coûts parfois élevés, qui peuvent être réduits en s'appuyant sur les dynamiques naturelles (automation biologique : cf Schütz 1999). Ensuite, les futaies irrégulières sont souvent **essentiels de par leur fonction de protection des infrastructures humaines** (en montagne ou dans les vallées) contre les risques naturels (érosion, avalanches, chutes de blocs...). Cette fonction devant absolument être maintenue dans le temps, ces peuplements doivent être résistant et résilient aux perturbations, grâce à une structure adaptée (au type de perturbation) et stable (O'Hara 2006). Enfin, les futaies jardinées à sapin et épicéa constituent **un modèle de référence pour la gestion** : elles ont été le lieu d'apparition et de développement des pratiques de sélection individuelle des tiges (« jardinage »⁵), appliquées en Europe Centrale⁶ depuis parfois près de 100

⁵ En anglais « *selection system* », « *plenter system* » ou « *plentering* ». En allemand, « Plenterwald ».

⁶ Appliquées dans les hêtraies-sapinière-pessières de France, de Suisse, d'Allemagne du sud et d'Autriche de l'Ouest, mais également dans les forêts de montagne de Slovénie et les hêtraies jardinées du centre de l'Allemagne (O'Hara et al. 2007)

ans, et qui ont inspiré le développement de pratiques « proches de la nature » (Motta et al. 2011; Schütz 1999; Schütz 2002) (**ENCADRÉ 3**).

En plus de l'intérêt de ces forêts comme modèle de référence pour la gestion des forêts hétérogènes, nous avons vu que les forêts de montagne figurent parmi les forêts à fort enjeu de multifonctionnalité (Führer 2000; Schütz 1999), du fait de l'importance de leur fonction de protection contre les risques naturels, et plus récemment à cause du développement du tourisme en montagne. Ces forêts sont également particulièrement menacées par les changements climatiques, malgré une forte hétérogénéité des effets attendus (Lindner et al. 2010).

Ainsi, la compréhension des effets de la gestion forestière sur la fourniture des SE et la résilience des forêts de montagne constitue actuellement un enjeu de recherche majeur.

1.2 Historique de gestion des sapinière-pessières irrégulières de montagne

1.2.1 Évolution des pratiques de gestion en futaie irrégulière

L'origine du jardinage remonte à la fin du XIX^{ème} siècle, avec les travaux de Gurnaud (1886) sur la « *méthode du contrôle* », méthode de gestion basée sur le suivi de la dynamique propre à chaque parcelle (grâce à des inventaires fréquents) et sur le contrôle des flux entre catégories de diamètre, pour définir et maintenir un état d'équilibre. Cette méthode a été reprise et appliquée en Suisse (Biolley 1887, 1901), où elle a évolué pendant près de 100 ans pour donner les pratiques de jardinage⁵ actuelles⁶ (Schütz 1999) (**ENCADRÉ 4**).

L'inconvénient majeur de cette « *méthode du contrôle* » réside dans sa difficulté de mise en œuvre, liée à la lourdeur du suivi (inventaires avant chaque coupe), à la (trop) grande liberté accordée au sylviculteur et à la difficulté de détermination de l'état d'équilibre propre à chaque parcelle. En réponse à cela, des travaux ont été menés afin de définir des « normes » de gestion, c'est-à-dire des distributions en diamètre de référence (considérées à l'équilibre), vers laquelle le gestionnaire doit faire tendre la structure du peuplement. Ces normes suivent en général une forme de distribution exponentielle négative (« *reverse J-shape* » (**Figure 2, page 59**), établie d'après les travaux de François de Liocourt (1898), et sont en général déclinées par contexte stationnel (ex. les normes pour les « sapinières » de Schaeffer et al. (1930)). La recherche de norme se justifiait par l'importance donnée à la structure du peuplement, qui était à l'époque le seul moyen d'évaluer la durabilité d'un système, sous l'hypothèse qu'une structure stable dans

le temps assurait la stabilité de la production (O'Hara et Gersonde 2004). Elles avaient toutefois l'inconvénient d'être très rigides et leur suivi a conduit dans de nombreux cas à des peuplements déséquilibrés et vieillissants (voire se régularisant). Des méthodes plus souples ont ensuite été développées, comme la méthode « BDq » (méthode la plus utilisée en Amérique du Nord), qui détermine une structure en diamètre idéale en fonction du stock, du diamètre max et de la forme de distribution recherchés (O'Hara et Gersonde 2004). Enfin, les pratiques actuelles sont encore plus flexibles, les gestionnaires ayant pris plus de distance par rapport aux normes, pour mieux tenir compte de l'état et de la productivité des peuplements (O'Hara et Gersonde 2004).

ENCADRÉ 4 – PRINCIPES DE GESTION EN FUTAIE JARDINÉE, D'APRÈS SCHÜTZ (1997).

- Concernant la production :
 - le prélèvement est égal à la production (à l'accroissement)
 - la productivité repose essentiellement sur les arbres de grosse dimension
- La structure doit permettre un renouvellement continu afin d'assurer la pérennité :
 - permanence du peuplement, sans à-coups
 - régénération continue mais réduite à la proportion juste suffisante
 - liberté des houppiers par espacement suffisant
 - étagement des houppiers, couvert bas du sol, gain en hauteur
- À chaque passage, on effectue une coupe de sélection individuelle (coupe d'amélioration) dans toutes les classes de grosseurs, de façon à combiner :
 - régénération
 - éducation et sélection
 - régulation de structure
 - récolte
 - interventions sanitaires et forcées
 - dépressage / nettoyage
- Principe central = le contrôle de la lumière
 - dosage de la lumière incidente = principe conducteur du système
 - concurrence = réponse à l'ombrage

Plus qu'une méthode de contrôle (du stock et des flux), **le jardinage est un cadre conceptuel pour la gestion, qui est encore en pleine évolution** (O'Hara et Gersonde 2004). Contrairement à ce que l'on pourrait penser (image d'état d'équilibre), **les systèmes jardinés sont des entités dynamiques** (O'Hara et al. 2007) qui évoluent en fonction des modifications de l'environnement, des modifications de gestion ou encore de la dynamique du système. **Plus que la stabilité dans le temps ou la naturalité, la force de ce système de gestion résiderait justement dans cette flexibilité** (O'Hara et al. 2007).

1.2.2 Héritage de la gestion passée et enjeux actuels

L'application du traitement en futaie irrégulière – parfois depuis plus d'un siècle – a été réalisée avec succès dans certaines forêts mais a également mené à des échecs : seules 8% des forêts suisses sont réellement irrégulières, malgré une application systématique des pratiques de jardinage (Schütz 1999). Un certain dogmatisme silvicultural a en effet poussé les gestionnaires à appliquer les mêmes méthodes de gestion dans tous les contextes, y compris lorsqu'ils allaient à l'inverse de la dynamique du peuplement (O'Hara et Gersonde 2004). Une autre cause de dérive du jardinage réside dans **l'application d'une gestion trop conservatrice, qui a conduit à une surcapitalisation de nombreuses forêts européennes** (Motta et Haudemand 2000; O'Hara et al. 2007).

De ce fait, de nombreuses forêts irrégulières de montagne sont aujourd'hui constituées de **peuplements « vieillissants »** (O'Hara et al. 2007; Schütz 1999), caractérisés par un **capital sur pied élevé**, une **forte densité de gros et très gros bois** et une **structure sujette à la « régularisation »** (Figure 2), voire une structure typique des forêts subnaturelles (« *Old growth* ») (Motta et al. 2011). La fermeture du couvert a un **effet négatif sur la régénération** (O'Hara et Gersonde 2004), qui est faible voire inexistante (cf. Photo 2, à droite), **en particulier pour les espèces de lumière** (Schütz 1999), dont l'épicéa (Diaci et Firm 2011). À long terme, cette modification de la structure pourrait avoir pour conséquence la **perte de la structure irrégulière du peuplement** (O'Hara et Gersonde 2004), ainsi qu'une **modification de la composition**, en favorisant les espèces d'ombres au détriment des espèces de lumière, avec une tendance à l'homogénéisation de la composition de certains peuplements (Schütz 1999) et en particulier au remplacement progressif de l'épicéa par le sapin (Diaci et Firm 2011). La gestion passée est également responsable de **l'augmentation des dégâts liées aux perturbations** en Europe, à cause de l'augmentation des volumes (et donc des dégâts potentiels) et d'une plus grande sensibilité aux perturbations des peuplements denses, âgés et peu diversifiés (O'Hara et Gersonde 2004; Seidl et al. 2011d).

Figure 2: Exemples de distributions en diamètre de futaies irrégulières.

Distributions en diamètre avant (noir) et après (rouge) coupe pour un peuplement de structure « jardinée » (« Reverse J-Shape ») – à gauche – (forêt de Saint-Pierre, Jura) et un peuplement de structure « régularisée bois moyens – gros bois » – à droite – (forêt de La Table, Belledonne). *Source : Rapport final du Projet GeForHet*

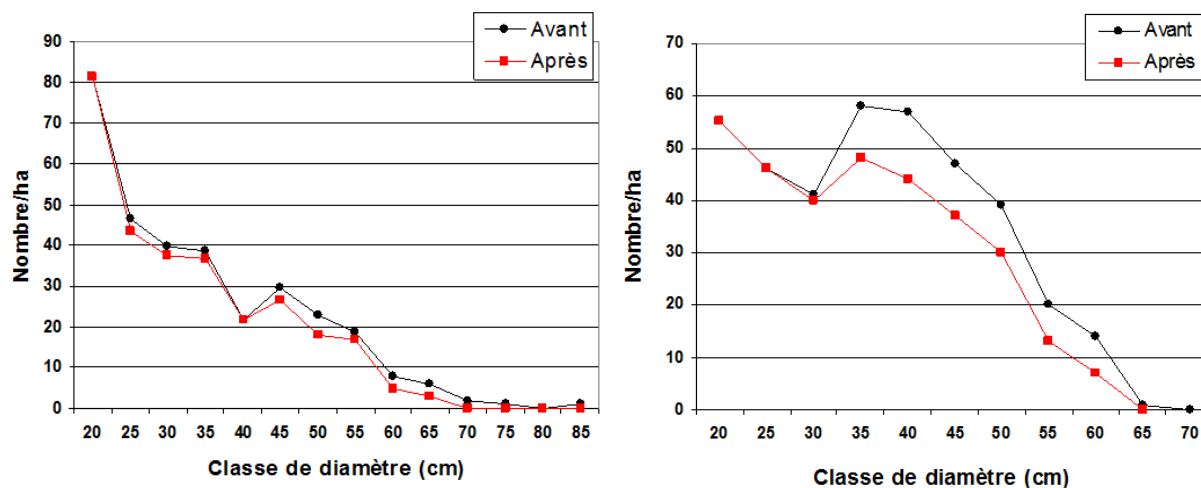


Photo 2 : Types de structures rencontrées dans les futaies irrégulières.

Comparaison d'un peuplement "jardiné" (à gauche) et d'un peuplement "régularisé dans les bois moyens - gros bois" (à droite). *Sources : Benoît Courbaud, forêt de Prénovel (à gauche) ; Valentine Lafond, forêt de La Table (à droite)*

Face à ce constat, certains gestionnaires et scientifiques (Courbaud et al. 2010; Legay et al. 2007; Seidl et al. 2011b) recommandent de pratiquer une **silviculture plus « dynamique »** afin de décapitaliser ces peuplements, d'améliorer leur stabilité et de réduire leur vulnérabilité aux perturbations naturelles (Tableau 3), ainsi que de relancer la dynamique de régénération (en particulier celle des essences de lumière). Afin de favoriser l'hétérogénéité des peuplements, d'autres auteurs recommandent de **préférer les prélèvements agrégés (par bouquets ou même trouées)** aux prélèvements pieds à pieds (Gauquelin et Courbaud 2006), ce qui stimulerait la régénération du peuplement – et en particulier celle des espèces

de lumière (ex. épicéa) (Diaci et Firm 2011; Grassi et al. 2004; Streit et al. 2009) –, augmenterait la diversité des dimensions et la diversité de la structure spatiale, qui sont toutes deux importantes en forêts de montagne (Cordonnier et al. 2008; Motta et Haudemand 2000; O'Hara 2006).



Photo 3: Régénération abondante dans un peuplement jardiné peu dense (gauche) et dans une trouée (droite)

Sources : Benoît Courbaud, Prénovel (à gauche) ; Valentine Lafond, Slovénie (à droite)

1.3 Enjeux actuels liés au « produire plus tout en préservant mieux »

Nous avons vu précédemment que les récentes politiques publiques en matière de gestion des forêts ont amené, en France, à la définition du double objectif de « produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité » (Grenelle de l'environnement 2007, Assises de la forêt 2006). Nous avons également vu que cet objectif répond à l'évolution du contexte forestier et à l'émergence de nouveaux enjeux de gestion: meilleure prise en compte de la multifonctionnalité des forêts et des services écosystémiques qu'elles produisent, adaptation des forêts face aux changements climatiques et mesures de correction pour pallier la surcapitalisation de certaines forêts. Ce double objectif soulève toutefois de nombreuses questions de gestion, que nous détaillons ici pour le cas des forêts hétérogènes de montagne.

1.3.1 « Produire plus », « produire mieux »... Vers une sylviculture plus « dynamique » ?

Si l'objectif d'augmentation de la production de bois repose en partie sur le constat que les forêts françaises sont sous-exploitées, cette sous-exploitation concerne en particulier les forêts de montagne, notamment à cause de problèmes d'accessibilité (Peyron et Hervé 2012). L'amélioration de la desserte et

l'exploitation des forêts difficiles d'accès (par exemple grâce à l'exploitation par câble) pourrait donc constituer une première réponse à cet objectif de gain de production. La valorisation plus importante du bois, et notamment l'utilisation des déchets ou sous-produits pour l'industrie ou la production de bois-énergie, sont également considérés comme des pistes importantes dans ce contexte. Enfin, nous avons surtout vu que cet objectif peut également être interprété comme un objectif d'augmentation des prélèvements et de « **dynamisation de la sylviculture** » dans les forêts exploitées, en réponse à :

- **La décapitalisation de certains peuplements** à trop fort capital sur pieds (Courbaud et al. 2010; Peyron et Bonhême 2012), vieillissants et à régénération déficitaire.

Nous avons vu que ce problème est très marqué dans les forêts irrégulières de montagne (cf II.1.2.2), où le blocage de la régénération naturelle met en péril le renouvellement du peuplement et le maintien de la structure irrégulière, en particulier pour les essences de lumière comme l'épicéa (Diaci et Firm 2011). Dans ce contexte, la **réduction du stock** sur pied devrait permettre, en augmentant l'apport de lumière au sol, de **relancer la régénération**. Cette réduction doit toutefois se faire progressivement, afin de ne pas déstabiliser le peuplement. La **création de trouées** pourrait pallier à ce problème, en créant des **puits de lumière favorisant la régénération du peuplement, et en particulier celle de l'épicéa** (Diaci et Firm 2011; Grassi et al. 2004; Streit et al. 2009).

- **L'adaptation aux changements climatiques** (cf. section I.1.2.3 et **Tableau 3**, page 36), en réduisant les volumes exposés aux perturbations et donc l'amplitude des dégâts potentiels (Legay et al. 2007; Seidl et al. 2011d), et en limitant la vulnérabilité des forêts – due à la forte sensibilité des peuplements denses et âgés – par un raccourcissement des rotations (Seidl et al. 2011b; Seidl et al. 2011d).

Outre la **réduction de la surface terrière** évoquée précédemment, cette adaptation impliquerait également de **réduire le diamètre d'exploitabilité** des arbres, ce qui s'avère plus compliqué en système irrégulier qu'en régulier, du fait de l'importance des gros et très gros bois pour la structuration horizontale du peuplement. Il existe en effet un **risque de déstabilisation du peuplement** par des éclaircies trop fortes ou de modification de la structure et de la composition (Kolstrom et al. 2011), notamment en cas de baisse du diamètre d'exploitabilité (moins de très gros bois) ou d'ouverture trop importante du peuplement (perte de la structure jardinée et basculement vers un système de cohorte).

- **L'évolution des marchés et de la demande industrielle**, avec une augmentation de la demande en bois de petites sections et la baisse de la demande en gros et très gros bois.

La forte demande pour des bois de petites et moyennes sections ne pose pas de problème en soi, en dehors d'un problème d'adéquation entre la ressource et la demande (Chopard et al. 2013a). Par contre, la baisse de la demande pour les gros diamètres est plus problématique, dans le sens où la production de gros bois et très gros bois de qualité est justement l'objectif de la gestion en futaie irrégulière, du moins jusqu'à maintenant. Adapter l'offre en bois à la demande des scieries impliquerait ainsi de **baisser le diamètre d'exploitabilité** afin de ne pas maintenir de résineux dans les peuplements au-delà de 50-55 cm de diamètre à 1.30 m (François et al. 2013). Or les diamètres d'exploitabilité actuels (55-60 cm, voire 65 cm si bonne qualité) ne sont déjà pas « respectés », dans le sens où les gestionnaires ont tendance à maintenir les arbres au-delà de ce diamètre et que les très gros bois constituent donc une partie non négligeable de la récolte.

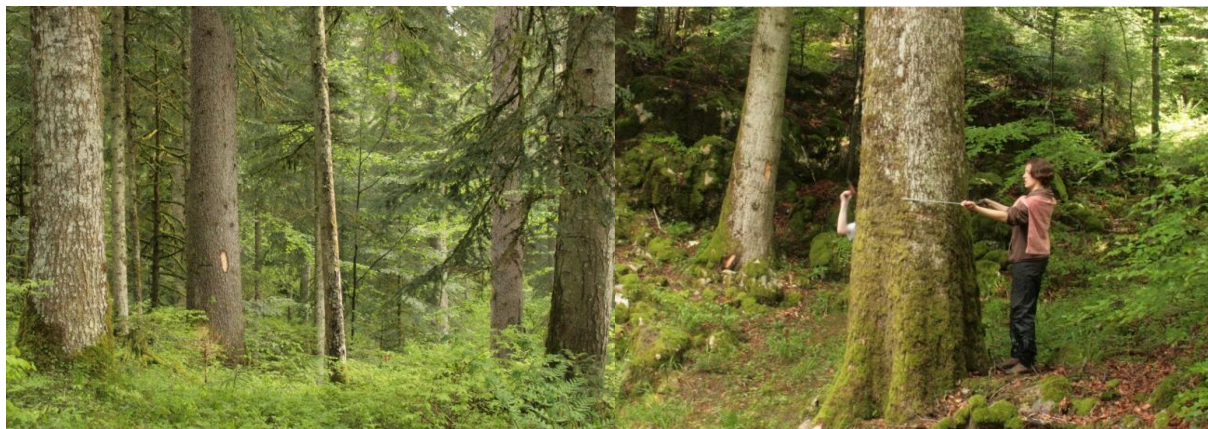


Photo 4: Exemple de forêt à très gros bois (forêt de Prénovel, Jura).

Ces photos illustrent le fait que les arbres sont actuellement maintenus au-delà de leur diamètre d'exploitabilité (exemple à gauche, avec un seul arbre marqué pour la coupe sur les trois arbres « mûrs »), ce qui amène à récolter des arbres de très grandes dimensions, ici plus de 110 cm de diamètre (droite). *Source : Benoît Courbaud, Prénovel.*

Ces différents aspects expliquent ainsi les recommandations de gestion actuelles pour la futaie résineuse irrégulière (voir par exemple le Guide Vosges de l'ONF (Sardin 2012)) : **réduction (et respect) du diamètre d'exploitabilité à 50-55 cm** – sauf qualité exceptionnelle et débouché local assuré *via* un marché de niche –, **récolte prioritaire des très gros bois** pour les éliminer rapidement du peuplement, **travail avec des surfaces terrières plus faibles** (jusqu'à 25 m²/ha après coupe). Or nous venons de voir que certaines de ces mesures soulèvent des questions vis-à-vis de la durabilité du système irrégulier, qui n'ont pas encore été étudiées à ce jour. Il semble donc nécessaire de mettre en place des expériences visant spécifiquement à étudier les effets de ces leviers de « dynamisation » de la gestion, en particulier la réduction du diamètre d'exploitabilité.

Dans le cadre de cette étude, l'objectif de « **produire plus de bois** » sera donc interprété comme une volonté de « **dynamiser la sylviculture** », impliquant les mesures de gestion suivantes :

- **réduction générale de la densité des peuplements**, et même réduction forte dans le cas des peuplements surcapitalisés
- **récolte prioritaire des très gros bois**
- **raccourcissement des rotations**, via une **réduction du diamètre d'exploitabilité**

De plus, cette dynamisation peut être menée en pieds à pied ou être éventuellement couplée à des prélèvements agrégés, par bouquets d'arbres ou trouées.

Nous veillerons donc à étudier explicitement l'effet de ces mesures – et de leur combinaison – sur la **structure** et la **composition** des peuplements hétérogènes de montagne, ainsi que sur la **production de bois** et la **préservation de la biodiversité**.

1.3.2 « *Mieux préserver la biodiversité* » ?

Nous avons vu que l'objectif de « mieux préserver la biodiversité » implique de modifier les pratiques de gestion pour explicitement prendre en compte la biodiversité et son maintien. Parmi les mesures de gestion ainsi proposées, certaines visent à préserver la biodiversité existante *via* des mesures de conservation strictes de zones particulières (zone protégée, réserve biologique intégrale), tandis que d'autres visent à **préserver la biodiversité de manière plus indirecte dans l'ensemble des peuplements, en favorisant les attributs structurels auxquels elle est rattachée**⁷ (Tableau 2, page 30 ; Tableau 6, page 48). De nombreux auteurs recommandent également de **favoriser l'hétérogénéité des peuplements**, associée à la fois à une meilleure « naturalité » des peuplements et jugée favorable à la biodiversité, grâce à des pratiques de gestion « *proches de la nature* » (**ENCADRÉ 3**) (Bauhus et al. 2009; Boncina 2011; Gamborg et Larsen 2003; Schütz 1999).

À la fois mixtes et fondées sur un système irrégulier, les forêts hétérogènes à hêtre, sapin et épicéa seraient donc potentiellement favorables à la biodiversité. Néanmoins, la sylviculture qui y est traditionnellement appliquée est orientée vers la production de gros bois de qualité et s'appuie sur l'amélioration continue du peuplement (Schütz 1997), **au détriment des arbres porteurs de micro-habitats et du bois mort** (Bauhus et al. 2009; Larrieu et al. 2013). Les pratiques de gestion en futaie

⁷ cf. Tableau 2 (page 30) pour un rappel de ces attributs et de leur lien avec la biodiversité

irrégulière doivent donc être adaptées pour compenser cette tendance et mieux favoriser les attributs naturels favorables à la biodiversité (Tableau 6, Tableau 2).

Une première mesure essentielle concerne le **bois mort**, dont la **quantité** et la **diversité** doit être favorisée en laissant plus de bois mort, plus de bois mort debout et surtout plus de gros bois morts debout (Bouget et Gosselin 2012; Butler et al. 2004; Vuidot et al. 2011).

Au-delà de l'importance des très gros bois pour la structuration horizontale du peuplement, le lien établi entre le diamètre des arbres et le nombre et la diversité des micro-habitats renforce l'importance de **maintenir des arbres au-delà du diamètre d'exploitabilité** (Vuidot et al. 2011), voire au-delà de 90 cm chez le hêtre et 100 cm chez le sapin (Larrieu et Cabanettes 2012).

De plus, en plus d'assurer le **maintien du mélange existant** (sapin, épicéa et/ou hêtre), il peut également s'avérer bénéfique de chercher à **enrichir ce mélange en préservant les espèces feuillues accompagnatrices** – comme les érables, l'alisier blanc, le sorbier des oiseleurs etc. – , afin de profiter de leur effet positif potentiel sur la biodiversité, que ce soit par un effet direct sur certains taxons comme les oiseaux, (Barbaro et al. 2007; Moning et Müller 2008) ou indirect *via* l'augmentation du nombre et de la diversité des micro-habitats (Fan et al. 2003; Larrieu et Cabanettes 2012; Vuidot et al. 2011). On notera toutefois que le sapin et l'épicéa sont également essentiels pour certains types de micro-habitats comme les fissures, décollement d'écorce ou coulures de résine (Larrieu et Cabanettes 2012; Vuidot et al. 2011).

Enfin, si la diversité des structures liée à la gestion en futaie irrégulière est favorable à un certain nombre de taxons comme les oiseaux (Moning et Müller 2008), les insectes (Ulyshen 2011) ou encore la végétation de sous-bois (Duguid et Ashton 2013), il semblerait également intéressant de **favoriser l'hétérogénéité spatiale grâce à la création de trouées**. En effet, en plus de favoriser le maintien du mélange en stimulant la **régénération de l'épicéa** (Diaci et Firm 2011; Grassi et al. 2004; Streit et al. 2009), ou en favorisant **l'installation de feuillus** (Webster et Lorimer 2005), les trouées auraient également un effet positif sur la **diversité de la végétation de sous-bois** (Ares et al. 2009; Jenkins et Parker 1999), grâce à une hétérogénéité de ressource (lumière, nutriments) plus importante (Boyden et al. 2012). Enfin, la création de trouées semblerait également favorable à la diversité aviaire, dont la composition est fortement influencée par le degré d'ouverture du couvert, en créant une hétérogénéité locale du couvert favorisant ainsi la coexistence d'espèces de milieux ouverts et fermés (Moning et Müller 2008).

On note donc l'importance donnée à **l'hétérogénéité** – y compris spatiale – du peuplement, à la présence de **très gros bois vivants et morts (debout)**, ainsi qu'à la **quantité et diversité du bois mort**. Dans le cadre de cette étude, l'objectif de « **mieux préserver la biodiversité** » sera donc interprété comme une **volonté de maintenir et – si possible – d'augmenter la diversité des niches et habitats potentiels pour la faune et la flore forestière en favorisant:**

- **La diversité spécifique des arbres (mélange équilibré)**
- **La diversité structurale (diversité des diamètres, hétérogénéité spatiale)**
- **La densité de gros et très gros bois**
- **Le volume de bois mort**
- **La diversité de bois mort**

1.3.3 *Compatibilité des objectifs et recherche de compromis ?*

De l'analyse de ces deux objectifs découlent des mesures de gestion différentes, voire parfois opposées : **raccourcissement des rotations et récolte prioritaire des très gros bois versus rallongement des rotations et préservation de très gros bois**. Se pose dès lors la question de la **compatibilité de ces deux objectifs** et de la faisabilité du double objectif affirmé lors du Grenelle de l'environnement (2007), qui oppose d'ailleurs production et biodiversité dans sa formulation même : « *produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité [...]* ». Il y a ainsi d'un côté une prise de conscience de l'importance du maintien des « attributs naturels » des peuplements pour la préservation de la biodiversité (Tableau 2); de l'autre, la convergence de plusieurs enjeux (évolution de la demande industrielle, surcapitalisation, vulnérabilité aux perturbations naturelles, adaptation aux changements climatiques) conduit tout droit vers une dynamisation de la gestion, avec une réduction des stocks et des diamètres d'exploitabilité.

Ce problème soulève plusieurs interrogations sur les **conséquences ou l'applicabilité d'une « dynamisation » ou « intensification » de la sylviculture** :

- Quel(s) impact(s) sur la **composition** à long terme, en particulier sur le maintien des espèces pionnières et post-pionnières?
- Quel(s) impact(s) sur la **structure** à long terme, en particulier sur l'irrégularité des peuplements ?
- Quel(s) impact(s) sur la **capacité de production** à long terme ? Et notamment sur les volumes, les dimensions des arbres récoltés et la régularité des récoltes ?
- Quel(s) impact(s) sur la **biodiversité** ? Et notamment la diversité des espèces des strates arborée et herbacée et le maintien des structures et attributs naturels tels que les très gros bois ou le bois mort ?

Répondre à ces questions nécessite aujourd'hui la **mise en place d'expérimentations** visant à étudier l'effet de la **réduction du diamètre d'exploitabilité et l'intensification de la récolte des gros bois**, en tant que leviers d'intensification ou de dynamisation de la gestion, ainsi que leur couplage avec les autres leviers de contrôle de la composition et structure – y compris spatiale – du peuplement. Or la mise en place de telles expérimentations est complexe et les délais d'obtention de résultats sont très longs. Nous allons donc nous pencher sur les perspectives offertes par **l'utilisation des modèles de simulation pour l'expérimentation sylvicole**.

2. Perspectives apportées par les modèles de simulation

2.1 Intérêt des modèles de simulation

2.1.1 *Les modèles comme support à l'expérimentation*

Les décisions de gestion doivent tenir compte des aspects (écologiques, économiques et techniques) de l'application des différentes pratiques envisagées (Führer 2000) et anticiper, dans un contexte de gestion durable, leurs conséquences d'un point de vue économique, écologique et social (Mäkelä et al. 2012). Or il existe de fortes incertitudes concernant les pratiques de gestion aujourd'hui « souhaitables » et la réponse des forêts aux manipulations sylvicoles (Puettmann 2011). Avant de modifier les pratiques actuelles, il semble donc nécessaire de vérifier, par la mise en place d'expérimentation, l'effet des pratiques de gestion envisagées sur les services écosystémiques et de vérifier que les itinéraires élaborés remplissent effectivement leurs objectifs.

Limites de l'expérimentation terrain

Face à un fort besoin de compréhension des effets de la gestion sur la dynamique des forêts, une première option consiste à analyser la gestion passée. Cette approche rétrospective est toutefois complexe et confrontée à un certain nombre de problèmes, l'historique de gestion des forêts étant en général mal connu. Les parcelles pour lesquelles l'on dispose d'un suivi fin des opérations sylvicoles sont très rares, et même dans ce cas, l'analyse rétrospective est complexe, la gestion n'étant pas constante dans le temps, surtout en futaie jardinée, où la gestion a en général été modifiée au fur et à mesure pour s'adapter à l'évolution de la structure et des dynamiques des peuplements (O'Hara et al. 2007).

De plus, et malgré un fort besoin d'expérimentation sylvicole, il existe très peu d'expériences passées, et les parcelles expérimentales en place actuellement sont rares ou trop récentes pour fournir assez de recul sur la gestion pratiquée (O'Hara et al. 2007). La mise en place d'expérimentations de terrain est en effet très complexe (Peng 2000; Pretzsch et al. 2008) : temps d'expérience très long du fait de la longueur des cycles de croissance et de régénération ; limitation du nombre de modalités et de répétitions du fait de la difficulté et du coût de mise en place et de suivi des expériences ; faible contrôle des conditions expérimentales (contexte écologique, aléas climatiques, évènements extrêmes), en particulier

en montagne, du fait de l'hétérogénéité des conditions pédologiques et climatiques (altitude, pente, exposition, microtopographie).

Enfin, les expérimentations mises en place par le passé n'ont pas testé les mesures de gestion et itinéraires sylvicoles qui nous intéressent aujourd'hui, notamment en ce qui concerne la réduction du diamètre d'exploitabilité et la recherche d'équilibre avec des stocks plus faibles. S'il est essentiel aujourd'hui de mettre en place des expérimentations terrain testant ces nouvelles mesures, il est surtout urgent d'utiliser tous les moyens à notre disposition, comme les modèles de simulation, pour obtenir des premiers résultats permettant d'orienter les choix de gestion ou du moins de recentrer la réflexion et l'expérimentation terrain sur les itinéraires potentiellement intéressants.

Apports de l'expérimentation par simulation

Le récent effort de développement de modèles de simulation ouvre aujourd'hui de nouvelles perspectives, grâce aux possibilités offertes par l'expérimentation par simulation (Peng 2000; Pretzsch et al. 2008). Les modèles de dynamique forestière permettent en effet de simuler l'évolution « naturelle » du peuplement, et leur couplage avec des modèles de gestion permet de réaliser des expériences sylvicoles sur le long terme (Söderbergh et Ledermann 2003), le tout pour un coût faible en temps de calcul, des simulations de plusieurs centaines d'années étant réalisées en quelques minutes seulement.

En permettant la simulation d'opérations sylvicoles de manière automatique et reproductible, les modèles de gestion (ou algorithmes de sylviculture) favorisent la mise en place de plans d'expérience ambitieux incluant de nombreuses répétitions et contrôlant – et donc testant – de nombreux paramètres (sylvicoles mais aussi démographiques...). Ceci est d'autant plus vrai que les progrès en informatique permettent de gagner en puissance de calcul et donc d'augmenter les possibilités en termes de taille des plans d'expérience, mais également de sophistication des modèles de dynamique ou de gestion (Muys et al. 2010) : développement de modèles individus centrés et spatialisés permettant de tester des variations plus fines de gestion (effets spatiaux : compétition, spatialisation des prélèvements) et de voir l'effet de la gestion sur la structure (hétérogénéité) ; développement d'interfaces utilisateurs plus agréables (interfaces graphiques, visualisation 3D). Ces avancées techniques offrent également de nouvelles perspectives d'analyse des résultats, en permettant par exemple l'utilisation de méthodes d'optimisation ou d'analyse multicritères, parfois directement intégrées dans les modèles de simulation (Peng 2000; Pretzsch et al. 2008; Wolfslehner et Seidl 2010).

2.1.2 Les modèles comme outils de transfert des connaissances et de médiation

Comblent le fossé entre chercheurs et gestionnaires

Le changement de paradigme observé en gestion forestière (gestion adaptative) nécessite une plus étroite collaboration entre chercheurs et gestionnaires, qui est rendue difficile par des problèmes de communication et un mauvais transfert des connaissances (Muys et al. 2010). Il existe en effet un fossé entre recherche et gestion, qui a pour conséquences un manque de transfert des résultats et outils produits par la recherche (Muys et al. 2010; Peng 2000), mais également un manque de prise en compte des connaissances des gestionnaires. Il est donc nécessaire d'impliquer les gestionnaires dans les processus de recherche pour intégrer leur « connaissance grise » (expertise – souvent insoupçonnée par les scientifiques), mais également afin d'augmenter la légitimité des recommandations de gestion formulées par les scientifiques (issues des études) et d'augmenter leur application sur le terrain (Muys et al. 2010).

Parmi les solutions envisagées pour « combler le fossé », l'implication des gestionnaires dans le processus de réflexion et d'analyse, via la mise en place de démarches participatives et le développement d'outils de support d'aide à la décision, est un réel changement de paradigme en Europe (Muys et al. 2010) comme en Amérique du Nord (Marcot et al. 2012). On peut citer par exemple les approches de gestion adaptative (Cordonnier et Gosselin 2009; Marcot et al. 2012; Westgate et al. 2013), qui visent à mettre en place un cadre de réflexion rassemblant scientifiques et gestionnaires autour de questions de gestion. Ce cadre intègre la définition d'objectifs et de pratiques à tester, mais également leur application et leur suivi sur le terrain, la réflexion étant sans cesse alimentée par la discussion autour des résultats de ces expérimentations « en temps réel ».

Un autre élément essentiel pour favoriser les échanges réside dans le transfert des outils de modélisation et d'aide à la décision développés par la recherche (Lexer et Brooks 2005; Peng 2000), qui peuvent être d'une grande utilité pour les gestionnaires, en permettant d'anticiper la réponse des forêts à la gestion – voire aux changements climatiques pour certains modèles – et donc les évolutions futures (probables) de la structure et de la composition des peuplements.

Des modèles pour le transfert des connaissances

En plus d'être un outil d'expérimentation, les modèles peuvent (doivent ?) appuyer le transfert de connaissances de la recherche vers la gestion (Peng 2000), comme outil de formalisation des connaissances, d'aide à la décision, mais également de médiation et de formation (Courbaud 2004). Si ce transfert se fait aujourd'hui difficilement, c'est que les modèles ont avant tout été développés pour la recherche et ne répondent pas toujours aux besoins et contraintes des gestionnaires, notamment à cause de leur complexité d'utilisation.

Pour répondre aux besoins des gestionnaires, les modèles doivent permettre la simulation des pratiques de gestion désirées et proposer des variables de sortie compréhensibles et adaptées aux critères d'évaluation utilisés par les gestionnaires (Peng 2000). Il est également nécessaire de les rendre plus abordables (Muys et al. 2010; Pretzsch et al. 2008), en facilitant leur obtention (par exemple en téléchargement sur internet), en proposant une interface graphique agréable (« *user friendly* », graphiques, visualisation 3D), en intégrant des méthodes d'aide à la décision, mais également en accompagnant leur utilisation (formations, support technique, notices d'aide / manuels utilisation). Enfin, il est essentiel de rassurer – ou du moins de renseigner – les gestionnaires sur la fiabilité des modèles proposés (Muys et al. 2010), grâce à une documentation fournie indiquant le domaine de calibration et d'utilisation, et proposant une évaluation quantitative (indiquant les biais de prédiction) et une analyse de sensibilité (indiquant les paramètres influents, la propagation de l'incertitude), afin d'indiquer de manière claire (et honnête) les atouts et limites du modèle.

En plus d'être le support d'expérimentations par simulation, les modèles de dynamique forestière ont un potentiel très intéressant en tant que vecteur de transfert des connaissances, d'échanges, de médiation et de formation. Ils sont ainsi un vecteur d'intégration des gestionnaires au processus d'évaluation des scénarii de gestion, bien qu'il reste un certain nombre de développements à faire pour améliorer leur utilisation et leur transférabilité, que nous passerons en revue ci-après (II-2.2). Nous verrons également que les modèles ont leurs limites et que leur utilisation requiert une approche préalable d'analyse et d'évaluation rigoureuse (II-2.3).

2.2 Nouveaux besoins de développement des modèles de simulation

2.2.1 Intégrer les approches basées sur un système de critères et d'indicateurs

Pour répondre aux attentes des gestionnaires, les modèles doivent proposer des variables de sortie correspondant aux critères utilisés par les gestionnaires, afin de rendre les résultats de simulation intelligibles. À cette fin, il est souhaitable de s'appuyer sur les approches basées sur un système de critères et d'indicateurs (Mäkelä et al. 2012), développées à la fin du XX^{ème} siècle lors de processus internationaux⁸ (cf. section 0) et recommandées pour la mise en place d'une gestion durable et multifonctionnelle des forêts (MCPFE 2003). Les critères doivent intégrer l'ensemble des informations complexes décrivant l'état des écosystèmes, tout en ayant un fort niveau d'agrégation (indicateurs synthétiques) (Führer 2000), par exemple (MCPFE 2003): maintien de la ressource forestière, maintien de la santé et de la vitalité des écosystèmes, maintien et augmentation de la diversité biologique (...). Les indicateurs doivent être fiables et facilement mesurables, par exemple (MCPFE 2003): stock, âge, distribution en diamètre, présence de structures-habitats (bois mort, cavités...)... Or la plupart des modèles ne prédisent qu'une partie de variables nécessaires (Mäkelä et al. 2012), et la prise en compte de l'ensemble des critères et indicateurs recommandés par le MCPFE requiert l'utilisation de modèles complexes, voire le couplage entre différents types de modèle (Tableau 7).

⁸ Approche proposée par le Canada pour répondre à des besoins exprimés lors du processus de Montréal (1992) et reprise lors de la 2^{ème} Conférence Ministérielle pour la Protection des Forêts en Europe (MCPFE,) à Helsinki en 1993, ce qui a abouti à la définition des critères et indicateurs recommandés par le MCPFE (Barthod 2012)

Stand-scale indicators of Category 1 (see Section 2) and “minimal” model types needed for their estimation. GYM = growth and yield model, PBM = process-based growth model, BGC = model of biogeochemical cycles, SOM = soil organic matter. This list of indicators is based on the indicators proposed by the Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe (MCPFE, 2002) (Appendix A), supplemented with other stand-scale indicators relevant for each criterion.

Criterion	Indicator	Model types
C1: Maintenance and appropriate enhancement of forest resources and their contribution to global carbon cycles	Growing stock	GYM
	Total volume	GYM
	Age structure and/or diameter distribution	GYM
	Carbon stocks	PBM
	GHG emissions	PBM
C2: Maintenance of forest ecosystem health and vitality	Soil condition	BGC
	Fire hazard	Models with explicit stand structure
	Wind hazard	Models with explicit stand structure
	Pest and disease hazard	Models with explicit stand structure
	Broadleaved tree mixture is maintained	Models with explicit stand structure
	Felling and skidding damage	BGC, models of soil physics
	Water use (of forest ecosystem)	BGC
	Forest resources/growing stock	GYM
	Forest biodiversity (delayed DCP)	Biodiversity models
C3: Maintenance and encouragement of productive functions of forests (wood and non-wood)	Wood products	Wood quality models
	Non-wood products	Non-wood products models
	Productivity of the principal forest production	GYM
	Value and quantity of marketed roundwood	GYM, wood quality
	Other productions	Non-wood products models
C4: Maintenance, conservation and appropriate enhancement of biological diversity in forest ecosystems	Understorey shrub diversity	Models with explicit stand structure
	Tree species composition/ structural diversity	Models with explicit stand structure
	Long-lived and cavernous trees	Models with explicit stand structure
	Volume of standing and lying deadwood	Models with explicit stand structure, models of SOM
C5: Maintenance and appropriate enhancement of protective functions in forest management (notably soil and water)	Evidence of erosion	BGC, models of soil physics
	Water quality	BGC, models of soil physics
C6: Maintenance of other socioeconomic functions and conditions	Recreational services	Non-woody products, models with explicit stand structure

Tableau 7 : Liste des critères et indicateurs proposés par le MCPFE et types de modèles nécessaires pour leur prédiction.

Table tirée de l'article de (Mäkelä et al. 2012).

2.2.2 *Vers des modèles de plus en plus complexes ?*

Il existe de nombreux types de modèles (ENCADRÉ 5), en fonction des données de calibration, des choix de modélisation (...), mais aussi selon des objectifs d'utilisation (Porté et Bartelink 2002). Le choix du type de modèle et du niveau de détail dépend de l'utilisation qu'on veut en faire. Dans le cadre d'une étude à large échelle (paysage) des effets des changements climatiques ou des perturbations naturelles, on préférera un modèle mécaniste capable de traiter l'information climatique, en réduisant l'information spatiale à la répartition des patches ou des peuplements au sein du paysage.

Au contraire, la simulation de la dynamique et de la sylviculture des peuplements hétérogènes, qui connaît un intérêt croissant de la part des scientifiques et gestionnaires, requiert le plus haut niveau de complexité. En effet, le besoin d'information sur la structure et la composition du peuplement, combiné à la nécessité de modéliser finement la sélection individuelle des tiges lors des coupes (en fonction du diamètre, de l'essence, de la distance entre les arbres) et de pouvoir contrôler l'agrégation spatiale des arbres coupés (gestion pied à pied, par groupes, bouquets ou trouées), impliquent de choisir des modèles individu-centrés et spatialisés. Ces modèles assurent le suivi individuel de tous les arbres du peuplement et de leurs caractéristiques (espèce, dimensions...), et modélisent les différents processus de la dynamique forestière (croissance, régénération, mortalité) à l'échelle de l'individu. La prise en compte de la structure spatiale du peuplement permet de modéliser la compétition des arbres pour la ressource (notamment la lumière, qui est le moteur de la dynamique en futaie irrégulière (Schütz 1997)), de pouvoir calculer des indices d'hétérogénéité spatiale, mais également de simuler la gestion en futaie irrégulière de manière réaliste, en tenant compte des aspects spatiaux.

Enfin, la prise en compte des critères de gestion durable (Tableau 7) requiert l'utilisation de modèles de croissance de plus en plus complexes (individus centrés et spatialement explicites), et couplés – si possible – à des modèles climatiques et des modèles capable de prédire les niveaux de services écosystémiques associés à un peuplement (ex. biodiversité). Ainsi, la dualité entre modèles empiriques et mécanistes s'estompe peu à peu, avec l'apparition d'approches hybrides alliant la fiabilité des prédictions des modèles empiriques aux possibilités offertes par les modèles mécanistes (Muys et al. 2010; Peng 2000), et répondant aux attentes des gestionnaires, qui veulent pouvoir prédire l'évolution future des caractéristiques et de la productivité des peuplements dans un contexte de changements climatiques.

ENCADRÉ 5 –DIFFÉRENTS TYPES DE MODÈLES

La multitude des modèles a donné lieu à de nombreuses tentatives de classifications (Porté et Bartelink 2002) :

○ *Classification selon le niveau de détail :*

- **Modèles « peuplement »**
 - Exemples : modèle arbre moyen, modèle distribution, modèle matriciel (Liang et Picard 2013)
 - Avantages : modèles simples, calculs rapides
 - Inconvénients : ne permet pas de simuler la sélection individuelle des tiges lors des processus de coupe
- **Modèles « arbre » (modèles individu-centrés, « gap model »)**
 - Modèles qui gardent la trace de chaque individu du peuplement
 - Avantages : plus flexibles, plus de possibilités (pour la gestion notamment)
 - Inconvénients : besoin de plus de données pour l'initialisation (inventaire détaillé)

○ *Classification selon le degré d'information spatiale:*

- **Modèles « indépendants des distances » :**
 - Avantages : calculs rapides, initialisation à partir d'une liste d'arbres
 - Inconvénients : ne tient pas compte de l'organisation spatiale du peuplement dans la dynamique naturelle et les processus de coupe, limite les types de gestion possibles
- **Modèles « dépendants des distances » (spatialement explicites)**
 - Avantages : la structure spatiale du peuplement est connue et utilisable pour les processus démographique (tâches de régénération, compétition pour les ressources) ou de coupe (distances entre arbres, trouées)
 - Inconvénients : lourdeur de l'initialisation (inventaire spatialisé) et des calculs

○ *Classification selon les données de calibration et la structure du modèle:*

- **Modèles empiriques**
 - Approche ancienne : descendent des tables de production
 - Basés sur des données d'observations, description statistique de la relation entre les données et la production (Peng 2000)
 - Avantages : bonne fiabilité des prédictions
 - Inconvénient : dépendant des données de calibration, domaine d'utilisation limité, extrapolation difficile.

2.2.3 *Couplage avec d'autres modèles*

Parmi les besoins de développements des modèles de simulation, un enjeu technique consiste à coupler les modèles de croissance – qui se suffisaient à eux-mêmes jusqu'ici – avec des modèles de gestion, pour pouvoir simuler la sylviculture de manière automatique, mais également avec des modèles de prédiction des services écosystémiques autres que la production de bois, comme la biodiversité ou le stockage de carbone.

Couplage avec des modèles de services écosystémiques

La plupart des modèles de croissance ont à l'origine été développés pour prédire la seule production de bois, mais la montée en puissance de la réflexion autour de la gestion durable des forêts nécessite l'intégration de nombreux indicateurs liés aux critères de gestion durable (économiques, écologiques et sociaux) (Mäkelä et al. 2012). Si ce défi a été identifié depuis quelques années déjà (Peng 2000), sa complexité technique et l'ampleur du travail à réaliser occupent les modélisateurs depuis plus de dix ans (Muys et al. 2010; Pretzsch et al. 2008) et font que ce challenge est encore d'actualité aujourd'hui, aucun modèle n'étant capable de prédire l'ensemble des indicateurs requis (Mäkelä et al. 2012).

Parallèlement au développement de modèles de croissance, des modèles ont été développés spécifiquement pour répondre à certaines questions précises ou pour prédire certains indicateurs de gestion durable, comme la fertilité du sol, le stockage de carbone, ou la qualité de l'eau (Tableau 7). Ainsi, plutôt que de reprendre le développement de « super modèles » de A à Z, un enjeu fort consiste à coupler ces modèles avec les modèles de croissance forestière (Mäkelä et al. 2012; Muys et al. 2010; Pretzsch et al. 2008). Les modélisateurs s'intéressent ainsi de plus en plus à l'intégration de compartiments supplémentaires comme le bois mort, les strates herbacée et arbustive, le compartiment sol (et ses flux de carbone et de nutriments) au sein des modèles de simulation (Mäkelä et al. 2012).

Cette approche a d'abord été effectuée dans les modèles de forêt régulière (et en général monospécifique), et elle est encore peu développée dans les modèles de forêts mixtes et irrégulières, qui sont plus complexes (Muys et al. 2010). De plus, un challenge considérable consiste à modéliser les interactions entre la gestion, le peuplement forestier, les autres compartiments (sol, bois mort, végétation), la biodiversité, le climat et les perturbations naturelles (...), ces interactions étant essentielles pour comprendre l'effet de la gestion sur la dynamique des écosystèmes forestiers.

Couplage avec des modèles de gestion

Les expériences de gestion sur le long terme requièrent l'utilisation de modèles de gestion permettant la simulation des opérations sylvicoles de manière automatique et reproductible, afin de pouvoir contrôler les paramètres régissant ces opérations et de faciliter la réalisation de répétitions. Or c'est ce qu'il manque à de nombreux modèles pour qu'ils puissent pleinement devenir des outils d'aide à la décision (Rasche et al. 2011). Il est donc essentiel de développer et d'intégrer ces modèles de gestion au sein des modèles de simulation, en général sous forme d'algorithmes de sylviculture (Söderbergh et Ledermann 2003). Ces algorithmes doivent être capables de simuler différentes stratégies de gestion – futaie régulière, futaie irrégulière, coupes partielles (Rasche et al. 2011) –, mais doivent également pouvoir simuler différentes pratiques et intensités au sein d'un même type de gestion, par exemple en modulant la fréquence et le volume des coupes ou encore en permettant la rétention – ou non – de très gros bois (Duncker et al. 2012; Rüger et al. 2007).

Si le développement d'algorithmes de gestion occupe les modélisateurs depuis quelques années déjà (voir la synthèse de Söderbergh et Ledermann (2003)), une grande partie d'entre eux sont des algorithmes plutôt simples, souvent fondés sur un tirage aléatoire d'arbres jusqu'à l'atteinte des objectifs de coupe définis à l'échelle du peuplement (surface terrière ou volume) ou par catégorie de taille (ENCADRÉ 6). Si ces algorithmes sont adaptés aux modèles de simulation ayant un faible niveau de complexité (modèles peuplement et/ou indépendant des distances) et requérant un niveau de détail plutôt faible dans la réalisation de la coupe, leur couplage avec des modèles individus centrés et spatialement explicites réduit le potentiel d'utilisation de ces derniers, en n'exploitant pas toute l'information disponible. Il devient dès lors nécessaire, dans ce cas, de développer des algorithmes plus élaborés, tenant compte de l'information à l'échelle de l'arbre et de la structure spatiale du peuplement, et capables de reproduire le processus de décision du gestionnaire (Daume et Robertson 2000). Si certains de ces algorithmes ont pour objectif de mettre en place une stratégie de gestion particulière, comme la conversion en futaie irrégulière (Hanewinkel et Pretzsch 2000), la plupart sont fondés sur des processus stochastiques de sélection individuelle des tiges. La probabilité de coupe est alors généralement dépendante des caractéristiques de l'arbre, comme son diamètre ou son essence, et de la distance aux arbres voisins (Söderbergh et Ledermann 2003). Certains algorithmes sont même majoritairement axés sur une logique de définition d'arbres élites et d'arbres compétiteurs (Daume et Robertson 2000). Enfin, certains algorithmes modélisent l'éclaircie comme un processus de contagion dans le peuplement, la probabilité de coupe étant soit pilotée par l'utilisateur en fonction des distances et caractéristiques des arbres, soit définies empiriquement d'après des observations de coupes (Arii et al. 2008).

ENCADRÉ 6 – DIFFÉRENTS TYPES D'ALGORITHMES DE SYLVICULTURE

Classification des algorithmes selon plusieurs critères (Söderbergh et Ledermann 2003) :

- *Algorithmes empiriques vs analytiques*
 - **Empiriques**
 - Principes : basés sur des données d'éclaircies réalisées
 - Objectif = reproduction d'interventions passées
 - Exemples :
 - Prélèvements selon la distribution en diamètre des arbres coupés
 - Modèles probabilistes d'éclaircies, calibrés à partir de l'historique de coupes
 - **Analytiques**
 - Principes : basés sur la théorie sous-jacente
 - Objectif = imiter le processus de décision des gestionnaires
 - Exemples
 - Approches heuristique reposant sur une logique d'arbres d'élite et d'arbres compétiteurs (Daume et Robertson 2000)
 - Simulation de la coupe comme un processus de contagion : la coupe d'un arbre affecte la probabilité de coupe de ses voisins (Arii et al. 2008)
- *Résolution spatiale*
 - **Modèles indépendants des distances**
 - Principe : sélection spatialement aléatoire des arbres dans le peuplement
 - Inconvénients : incapables de tenir compte de l'information spatiale dans le processus de sélection individuelle des tiges, ou de contrôler la répartition spatiale des prélèvements (ex. pieds à pieds versus trouées)
 - Exemple : définition des objectifs de prélèvement (en volume, % du stock total, % du stock par classe de diamètre et/ou par espèce) puis sélection aléatoire dans le peuplement ou les catégories considérées (voir plusieurs exemples dans (Söderbergh et Ledermann 2003))
 - **Modèles dépendants des distances (= spatialement explicites)**
 - Principe : prise en compte de la structure spatiale du peuplement
 - Exemples :
 - Sélection des arbres basée sur la compétition entre arbres (Daume et Robertson 2000)
 - Agrégation spatiale des coupes (Arii et al. 2008)

L'utilisation des modèles de dynamique forestière comme support à l'expérimentation nécessite aujourd'hui de nouveaux développements, afin de pouvoir répondre aux questions de gestion actuelles, et notamment d'étudier la réponse des services écosystémiques aux différentes pratiques envisagées aujourd'hui. Dans le cadre de l'étude du compromis production-biodiversité en futaie irrégulière, nous avons vu que la réflexion portant sur l'élaboration de nouvelles pratiques nécessite d'évaluer l'effet de la dynamisation de la gestion sur les SE, mais également d'étudier l'impact de l'agrégation spatiale des prélèvements (gestion pied à pied *versus* gestion par trouées) et d'évaluer l'efficacité des mesures de préservation des attributs favorables à la biodiversité. Ces études nécessitent donc le développement de modèles et indicateurs de biodiversité (bois mort, végétation de sous-bois...) et d'algorithmes de sylviculture adaptés, ainsi leur couplage avec les modèles de dynamique forestière.

2.3 Évaluer les modèles pour mieux les utiliser

L'évaluation des modèles est tout d'abord indispensable pour rassurer scientifiques et gestionnaires sur leur fiabilité (Muys et al. 2010). Pour la plupart des modèles de croissance forestière, les différents composants du modèle ont en effet été calibrés et validés séparément, et il apparaît dès lors nécessaire de **procéder à une évaluation globale testant la cohérence de l'ensemble du modèle**. Il est notamment important de **vérifier que la simulation des différents processus** (croissance, mortalité, régénération) **génère une dynamique cohérente du peuplement forestier**. Néanmoins, il ne suffit pas d'avoir une bonne cohérence entre prédictions et observations sur un site, et il est nécessaire de procéder à une évaluation poussée et à une analyse du comportement du modèle (Porté et Bartelink 2002; Soares et al. 1995) : bien plus qu'une simple « validation » visant à décider si un modèle est « bon » ou « mauvais », l'évaluation doit fournir le plus d'informations possibles à propos du comportement du modèle, de sa capacité de prédiction, de ses biais, de son domaine d'utilisation, afin que les potentiels utilisateurs puissent décider si le modèle est adapté à l'utilisation qu'ils veulent en faire.

De nombreux auteurs ont proposés des démarches d'évaluation (Pretzsch et al. 2002; Schmolke et al. 2010; Soares et al. 1995; Stage 2003), qui reprennent globalement les mêmes principes mais sont plus ou moins complètes. Or l'évaluation des modèles n'est pas une procédure simple et unique (Soares et al. 1995) mais repose sur différentes étapes inséparables et devant être menée ensemble dans le cadre d'une procédure d'évaluation complète : analyse approfondie du modèle et de ses composants, en termes de

logique et de réalisme des processus simulés (d'un point de vue biologique et écologique), de propriétés statistiques du modèle et de caractérisation de l'erreur ; validation empirique (quantification des biais de prédiction), par comparaison des prédictions du modèle avec des observations terrain (stock, composition, distribution en diamètre) ; analyse de sensibilité (détection des paramètres influents et des sources d'incertitude). Enfin, un « bon modèle » est avant tout un modèle répondant aux besoins des utilisateurs (y compris les gestionnaires forestiers), intelligible, parcimonieux, et pertinent d'un point de vue pratique (facilité de prise en main, souplesse d'utilisation, possibilités offertes par le modèle et liberté de l'utilisateur) (Vanclay et Skovsgaard 1997).

Nous chercherons donc, dans le cadre de cette étude, à suivre les « bonnes pratiques d'évaluation des modèles », afin d'améliorer notre connaissance des modèles utilisés, notre compréhension des processus simulés, et de prendre du recul par rapport à leurs prédictions.

III. Démarche générale de la thèse

1. Cadre de la thèse

Dans cette introduction, nous avons évoqué l'intérêt croissant accordé aux multiples services écosystémiques rendus par les forêts. En France, la politique forestière a notamment porté un intérêt particulier à la recherche de compromis entre production de bois et préservation de la biodiversité, avec le double objectif de « produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité » (Assises de la Forêt 2006, Grenelle de l'Environnement 2007). Or les effets de la gestion forestière sur l'état des forêts et leur capacité à rendre ces services sont complexes et leur compréhension est encore incomplète. Lors de l'élaboration de recommandations de gestion, gestionnaires forestiers, chercheurs ou politiques peuvent donc être confrontés à un manque de connaissances et compréhension du comportement des systèmes complexes que sont les écosystèmes forestiers, en particulier face à la menace des changements climatiques et aux incertitudes qui y sont associées. La collaboration entre ces différents acteurs semble donc nécessaire pour la définition et l'évaluation d'itinéraires sylvicoles assurant une gestion durable et multifonctionnelle des forêts. À cette fin, les modèles de simulations apparaissent comme un vecteur de réflexion, de discussion et de transfert intéressant. Cette thèse a participé à deux projets de recherche portant sur l'effet de la gestion sur les services écosystémiques dans les forêts de montagne françaises (projet GeForHet⁹) et européennes (projet ARANGE¹⁰), et impliquant la consultation des gestionnaires forestiers et l'utilisation de modèles comme support à l'expérimentation.

Bien qu'ouvrant le champ des possibles, les modèles de simulations ont également leurs propres limites, à savoir un domaine de calibration et donc d'application restreint, dont dépend la fiabilité des prédictions, ainsi qu'un comportement nécessairement simplifié par rapport à la réalité. Avant d'utiliser un modèle pour réaliser des expériences de simulation, il est donc nécessaire de s'assurer que l'on possède une bonne connaissance à la fois de sa capacité de prédiction et de son comportement. Ensuite, l'étude de la réponse des services écosystémiques à la gestion requiert la mise en place d'un système d'expérimentation par simulation, impliquant si nécessaire le développement d'outils spécifiques comme les algorithmes de sylviculture ou les modèles et indicateurs de services écosystémiques. Cette approche par simulation doit ainsi permettre d'analyser les effets des leviers de gestion sur un ensemble d'indicateurs de SE, ainsi que d'étudier les compromis entre indicateurs.

⁹ Projet portant sur l'analyse du compromis production-biodiversité en forêts hétérogènes de montagne et financé par le programme BGF 2010-2013 (Biodiversité et Gestion Forestière, GIP Ecofor). <http://bgf.gip-ecofor.org/>

¹⁰ Projet européen « Advanced multifonctionnal forest management in european mountain ranges » portant sur l'effet de la gestion sur les services écosystémiques dans les forêts de montagnes d'Europe. <http://www.arange-project.eu/>

2. Objectifs

Cette thèse s'intéresse plus particulièrement à la gestion des sapinières-pessières irrégulières des Alpes et à ses effets sur la production de bois, la préservation de la biodiversité, et le compromis entre ces deux services. Elle vise :

- (A) à étudier l'effet de la gestion en futaie irrégulière, et en particulier de certains leviers de gestion comme l'agrégation spatiale des prélèvements (trouées) et la dynamisation de la gestion, sur l'hétérogénéité des peuplements, la production de bois et la biodiversité..
- (B) à vérifier et illustrer en quoi une approche fondée sur l'expérimentation par simulation, et couplant modèles de dynamique naturelle, algorithme de sylviculture et modèles et indicateurs de biodiversité (Figure 3), peut permettre de mieux comprendre la réponse des indicateurs de structure, composition et SE à la gestion.

L'étude s'est appuyée sur Samsara2, un modèle individu centré¹¹ et spatialement explicite¹² simulant la dynamique forestière (croissance, mortalité, régénération) dans les sapinières-pessières irrégulières de montagne, et développé depuis quelques années à Irstea Grenoble. Fondé sur un modèle de transmission de la lumière dans le peuplement (Courbaud et al. 2003), il est – dans la lignée de ces précurseurs (Mountain, Samsara) – particulièrement adapté à l'étude des variations fines de sylviculture irrégulière (Cordonnier et al. 2008; Courbaud et al. 2001). Les autres outils (algorithmes de sylviculture et modèles de biodiversité) ont été développés dans le cadre de la thèse ou des projets associés.

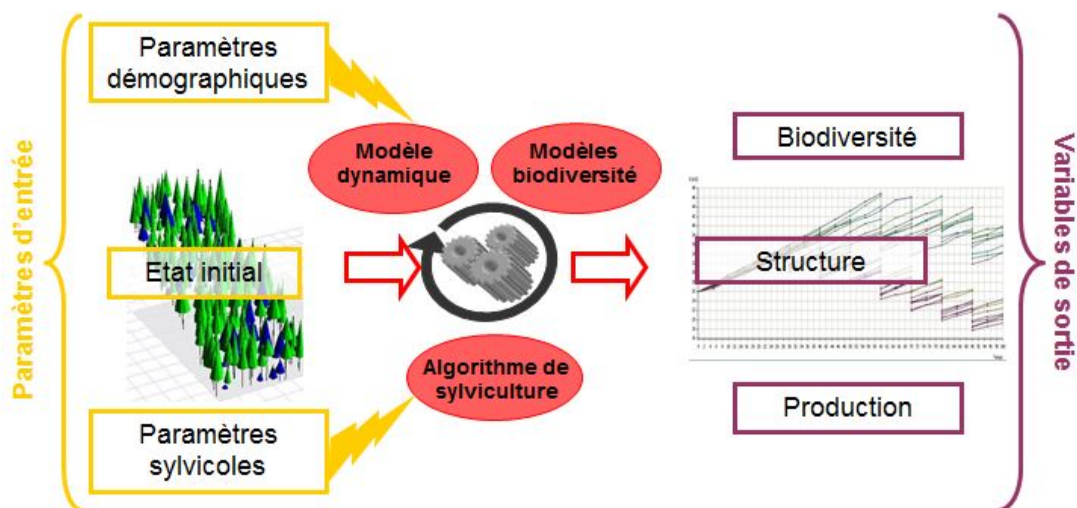


Figure 3: Une approche par simulation fondée sur le couplage de modèle.

¹¹ Les processus démographiques sont modélisés à l'échelle de l'individu (arbre).

¹² Les coordonnées spatiales (x, y, z) de tous les arbres sont connues.

2.1 Objectifs appliqués

Les principaux objectifs appliqués de cette thèse sont les suivants :

- (A.1) Étudier l'effet de la gestion irrégulière sur l'hétérogénéité du peuplement, la production de bois et la préservation de la biodiversité, en forêt irrégulière de montagne à sapin et épicéa :
 - (A.1.1) Étudier la réponse des indicateurs de structure, composition ou SE aux leviers d'intensification ou « dynamisation » de la sylviculture (réduction du diamètre d'exploitabilité et intensification des prélèvements), d'agrégation spatiale des arbres et de préservation de la biodiversité
 - (A.1.2) Établir les fonctions de réponse de ces indicateurs, aux différents leviers de gestion influents (paramètres de l'algorithme de sylviculture), en tenant compte des interactions possibles avec la dynamique du peuplement (paramètres démographiques) et l'état initial
- (A.2) Détecter les situations de compromis entre indicateurs de SE
 - (A.2.1) Entre indicateurs de production et de biodiversité
 - (A.2.2) Entre indicateurs d'un même SE

2.2 Objectifs méthodologiques

Cette thèse comporte un certain nombre d'objectifs méthodologiques liés à la mise en place de la démarche d'expérimentation par simulations. Ces objectifs sont les suivants :

- (B.1) Participer à l'amélioration de la compréhension du comportement du modèle Samsara2 en effectuant le travail d'évaluation :
 - (B.1.1) Analyser les patrons d'évolution du peuplement en scénarios géré et non géré
 - (B.1.2) Détecter et quantifier les éventuels biais de prédiction du modèle
 - (B.1.3) Analyser la sensibilité des prédictions aux variations des paramètres d'entrée et à l'incertitude sur ces paramètres

- (B.2) Développer les outils de simulation manquants et nécessaires à la conduite des expériences
 - (B.2.1) Développer deux algorithmes de sylviculture visant à :
 - (B.2.1-a) Reconstituer la gestion passée à partir des données historiques de gestion dans le cadre de simulations rétrospectives (approche empirique) (cf. Figure 4)
 - (B.2.1-b) Modéliser la gestion en futaie irrégulière en adoptant une approche analytique visant à reproduire la démarche du gestionnaire lors de la définition des objectifs de coupe et la sélection individuelle des tiges (cf. Figure 4)
 - (B.2.2) Implémenter des modèles et indicateurs de biodiversité
 - (B.2.2-a) Implémenter, à partir de la littérature, un compartiment dédié au stockage et à la décomposition du bois mort, ainsi que des indicateurs de quantité et qualité du bois mort
 - (B.2.2-b) Implémenter des indicateurs de richesse spécifique de la strate herbacée, à partir de modèles développés dans le projet GeForHet
- (B.3) Sélectionner les paramètres d'entrée et variables de sortie utilisées pour l'analyse de la réponse des services écosystémiques à la gestion :
 - (B.3.1) Réduire le nombre de paramètres étudiés en se concentrant sur les paramètres réellement influents
 - (B.3.2) Réduire le nombre de variables étudiées en étudiant les corrélations entre elles et en sélectionnant des indicateurs représentatifs des groupes identifiés

3 Hypothèses de travail

À l'issue du travail de bibliographie, nous avons pu identifier un certain nombre d'hypothèses concernant l'effet de la gestion sur la structure, composition, production de bois et biodiversité.

- (H1) En ce qui concerne les effets des deux principaux leviers de gestion considérés, on anticipe :
 - (H1.1) Des effets plutôt positifs de l'agrégation spatiale des prélèvements, avec l'hypothèse que la gestion par trouées :
 - (H1.1-a) Augmente l'hétérogénéité du peuplement, grâce à une plus grande diversité des structure et au maintien du mélange sapin-épicéa, et favorise ainsi sa résilience du peuplement
 - (H1.1-b) Est favorable à la biodiversité, en favorisant la diversité des espèces arborées, la rétention de gros et très gros bois isolés dans le peuplement, et en induisant une plus grande diversité de la strate herbacée
 - (H1.1-c) N'affecte que faiblement la capacité de production de bois du peuplement, avec des volumes identiques, mais des produits de dimensions plus variables
 - (H1.2) Des effets plus contrastés de l'intensification des prélèvements, avec :
 - (H1.2-a) Une modification de la structure et de la composition du peuplement, avec une diminution de la diversité structurale et une augmentation de la proportion d'épicéa
 - (H1.2-b) Des effets positifs à court terme sur la production par l'augmentation du volume de bois récolté lors des premières coupes, mais un risque de disparition voire d'inversion de la tendance à plus long terme
 - (H1.2-c) Des effets contrastés sur la biodiversité, avec des effets positifs sur la diversité spécifique arborée et sur la richesse spécifique des herbacées héliophiles, mais négatifs sur les attributs structurels favorables à la biodiversité que sont les très gros bois vivants et les gros bois morts et, de manière plus générale, une diminution de la quantité et de la diversité du bois mort

- (H2) De manière plus générale, en ce qui concerne la réponse des SE à la gestion, nous pensons observer :
 - (H2.1) Des réponses différentes entre indicateurs de production et de biodiversité, mais également entre indicateurs d'un même SE.
 - (H2.2) Des situations de compromis entre indicateurs de production et indicateurs de biodiversité, ou encore entre indicateurs d'un même SE, en particulier entre la richesse spécifique des héliophiles et les indicateurs liés au bois mort et très gros bois vivants.
 - (H2.3) Enfin, nous faisons l'hypothèse que des scénarii représentant une gamme intermédiaire d'intensité de gestion devraient permettre d'obtenir un compromis durable entre production de bois et conservation de la biodiversité.

4 Démarche méthodologique et plan de la thèse

La thèse a nécessité un important travail de développement, d'évaluation et d'amélioration d'outils nécessaires à la mise en place d'une démarche d'expérimentation par simulation couplant modèles de dynamique, de gestion et de biodiversité (Figure 4), le tout étant hébergé sur la plateforme de simulation Capsis4 (de Coligny 2007; de Coligny et al. 2004; Dufour-Kowalski et al. 2012).

Le premier chapitre présente le travail d'équipe effectué dans le cadre du développement du modèle *Samsara2*, à savoir les étapes de conception, calibration, évaluation, analyse de sensibilité et recalibration (Courbaud et al. in prep). Ces trois dernières étapes reposant sur des simulations rétrospectives à partir de données historiques de gestion, elles ont nécessité le développement d'un algorithme d'éclaircie capable de reproduire la gestion passée à partir des informations disponibles, à savoir le nombre d'arbres (N) et le volume total (V) coupés par intervention. Le développement et l'évaluation de cet algorithme ont été publiés dans un article présenté en première partie du chapitre (Lafond et al. 2012b).

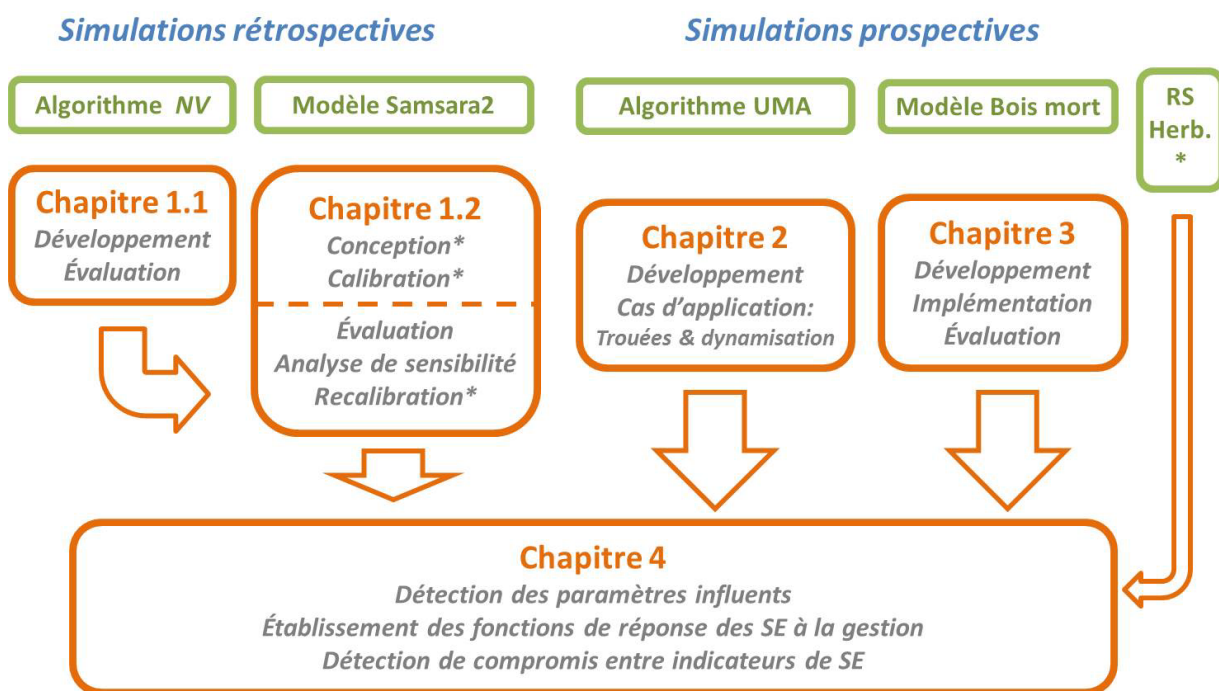


Figure 4: Démarche générale et plan de la thèse.

* Les outils et étapes indiquées ne relèvent pas du travail de thèse. Dans le cas de Samsara2, ces étapes sont incluses dans le manuscrit, ce qui n'est pas le cas du travail de développement du modèle de richesse spécifique (RS) de la strate herbacée.

Le Chapitre 2 présente l'approche de formalisation et modélisation de la gestion en futaie irrégulière, qui a abouti au développement d'un second algorithme de sylviculture : UMA (« *Uneven-aged Mananagement Algorithm* »). L'algorithme a été publié dans le cadre d'un article (Lafond et al. 2014) analysant la réponse de la production de bois et de l'hétérogénéité du peuplement à deux leviers de gestion jugés particulièrement intéressants dans le cadre des changements climatiques annoncés (i) l'agrégation spatiale des prélèvements, qui permet de comparer gestion pied à pied et gestions par groupes ou bouquets de taille croissante ; et (ii) l'intensification de la récolte, traduite par un diamètre d'exploitabilité réduit et l'augmentation de la proportion de bois « mûrs » (arbres de diamètre supérieur au diamètre d'exploitabilité) récoltés.

Le Chapitre 3 présente les indicateurs de biodiversité utilisés, ainsi que le modèle de bois mort implémenté pendant la thèse. En plus de variables dendrométriques telles que la densité de gros et très gros bois ou la diversité des espèces d'arbre, deux modèles de biodiversité issus de la littérature ont été implémentés et couplés avec le modèle Samsara2. Tout d'abord, un compartiment visant à stocker et dégrader le bois mort a été implémenté dans le cadre des travaux de thèse, avec l'aide de François de

Coligny¹³. Grâce à la modélisation de leur chute, leur transition entre classes de décomposition et la réduction de leur volume (modèles adaptés des travaux de Holeksa et al. (2008)), il est possible de connaître, à chaque instant, le volume et la diversité des pièces de bois mort présents dans le peuplement, qui sont des indicateurs indirects de biodiversité très utilisés (Bouget et Gosselin 2012; Lassauce et al. 2011; Similä et al. 2003). Ensuite, des modèles issus de l'étude de Zilliox et Gosselin (2013) permettent de prédire la richesse spécifique de la strate herbacée pour trois groupes écologiques (héliophiles, intermédiaires, sciaphiles) à partir de caractéristiques dendrométriques du peuplement, à l'échelle de sous-placettes d'inventaire (placettes de l'Inventaire Forestier National IFN-IGN) tirées aléatoirement dans la parcelle forestière. Ces modèles ont été implémentés par Benoît Courbaud, Frédéric Gosselin et François de Coligny dans le cadre de l'axe 2 du projet GeForHet du programme BGF. Ne faisant pas partie directement de la thèse, ce travail n'est pas présenté ici.

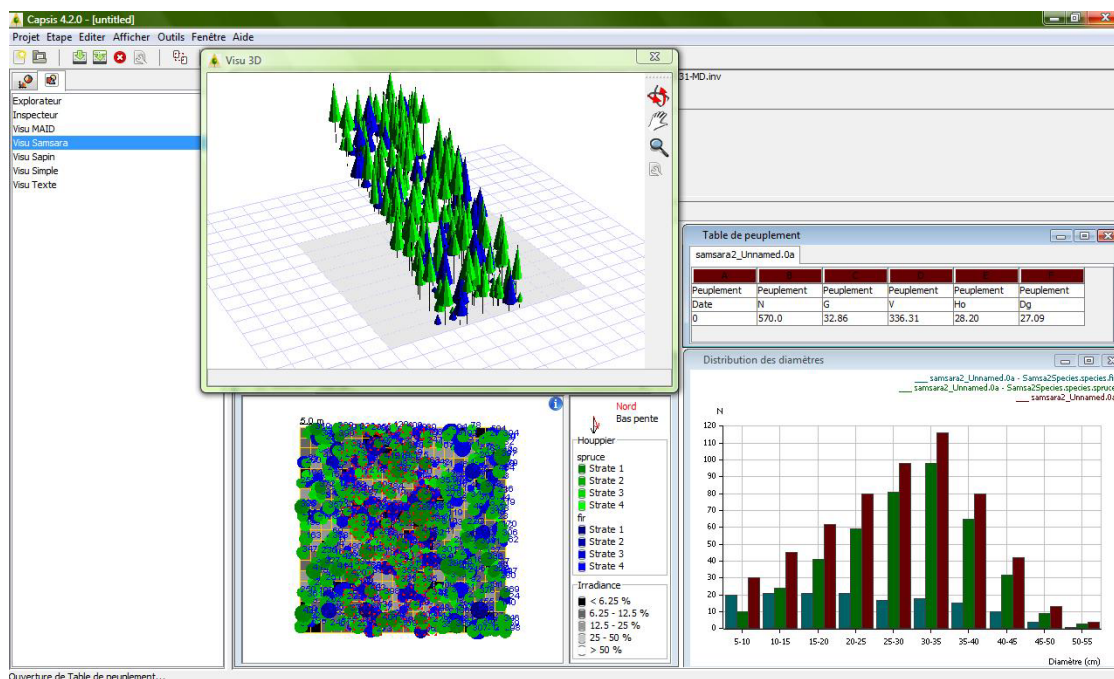
Le Chapitre 4 vise à étudier l'effet de la gestion sur la production de bois, la biodiversité, et le compromis entre ces deux SE, en interaction avec la dynamique du peuplement. Il présente une analyse de la réponse des indicateurs de durabilité (structure et composition), de production de bois et de biodiversité aux variations des paramètres d'entrée du modèle, à savoir les paramètres démographiques de Samsara2, les paramètres sylvicoles et l'état initial (Figure 3).

Compte tenu du grand nombre de paramètres d'entrée potentiellement influents – seuls ou en interactions –, une analyse de sensibilité a été conduite en première approche, afin d'explorer de manière globale la totalité de l'espace des paramètres de gestion et de déterminer la sensibilité des différentes variables de sortie aux paramètres d'entrée du modèle. L'analyse a ensuite été recentrée sur un nombre réduit de paramètres d'entrée influents afin de construire un plan d'expérience solide permettant d'analyser plus finement, grâce à une approche par régression, l'influence, le signe et la forme des effets des paramètres et de leurs interactions sur chacune des variables étudiées. Cette approche a ainsi permis d'établir la fonction de réponse (métamodèle) de chaque indicateur (de durabilité, production ou biodiversité) à la gestion, d'analyser les éventuelles interactions avec la dynamique du peuplement et l'état initial, d'avoir une idée des gammes de gestion favorables à chaque indicateur (gammes de valeurs des paramètres sylvicoles, en fonction des autres facteurs), et de détecter les situations de compromis ou synergies.

¹³ Développeur de la plateforme de simulation Capsis4. <http://capsis.cirad.fr/capsis/home>

CHAPITRE 1 – Évaluation du modèle Samsara2

Ce chapitre a pour objectif de présenter le travail d'évaluation du modèle de dynamique forestière Samsara2, afin de vérifier la cohérence et la fiabilité de ses prédictions avant son utilisation comme support à l'expérimentation par simulation.



Utilisation du modèle Samsara2 sur la plateforme de simulation Capsis4.

I. Introduction

1. Samsara2, un modèle de dynamique pour les sapinières-pessières irrégulières de montagne

Hébergé par la plateforme de simulation Capsis4 (de Coligny 2005, 2007; Dufour-Kowalski et al. 2012) (voir également la Figure 6), le modèle Samsara2 est un modèle individu centré¹⁴ et spatialement explicite¹⁵ simulant la dynamique forestière (croissance, mortalité, régénération naturelle) dans les sapinières-pessières irrégulières de montagne. Comme ses prédécesseurs (Courbaud 1995, 1997, 2004), il est fondé sur la compétition pour la lumière (Courbaud 2000; Courbaud et al. 2003), ce qui le rend particulièrement adapté à l'étude des effets de la sylviculture irrégulière sur la dynamique des peuplements, au travers du dosage de la lumière (Cordonnier et al. 2008; Courbaud et al. 2001; Lafond et al. 2014). Le développement du modèle Samsara2 a été initié lors de la thèse de Ghislain Vieilledent, avec la calibration empirique des modèles de croissance, régénération (Vieilledent 2009) et mortalité (Vieilledent et al. 2010b; Vieilledent et al. 2009), ainsi que des relations allométriques (e.g. hauteur-diamètre, diamètre-dimensions du houppier) (Vieilledent et al. 2010a). Bien que chacun de ces sous-modèles ait été évalué indépendamment lors de son développement, il restait à vérifier que leur combinaison, et donc la modélisation des différents processus à l'échelle de l'individu (arbre), aboutisse à un comportement global cohérent du modèle Samsara2 à l'échelle de la communauté (peuplement forestier). Il semblait donc nécessaire, avant d'utiliser le modèle comme support à l'expérimentation par simulation, de procéder à son évaluation.

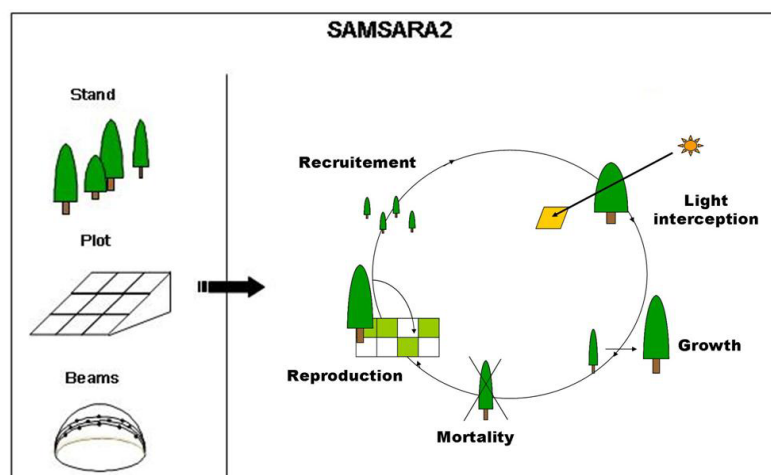


Figure 5: Fonctionnement du modèle Samsara2. Source: Benoît Courbaud.

¹⁴ Les processus démographiques (croissance, mortalité, recrutement) et relations allométriques (ex. hauteur de l'arbre et rayon du houppier dépendant du diamètre de l'arbre) sont modélisés à l'échelle de l'individu (arbre).

¹⁵ Les coordonnées spatiales (x, y, z) de tous les arbres sont connues.

2. Démarche d'évaluation

La première étape incontournable de ce travail de thèse était donc de mettre en place une démarche d'évaluation, afin de vérifier la cohérence du modèle (fonctionnement, effets des paramètres) et des dynamiques simulées (évolution du stock, de la régénération, de la composition ...), ainsi que d'évaluer la capacité prédictive du modèle (détection et quantification de biais de prédiction).

L'évaluation du modèle s'est en partie appuyée sur l'analyse des patrons d'évolution de la structure et de la composition, observés sur des simulations à long terme pour différents types de gestion (non géré, gestion pied à pied, gestion par trouées...), ce que l'on désignera par la suite sous le terme d'« évaluation qualitative ». Bien qu'apportant des informations très intéressantes sur le comportement global à long terme du modèle, et notamment la réponse à la gestion, ce type d'évaluation ne permettait toutefois pas d'évaluer la capacité prédictive du modèle.

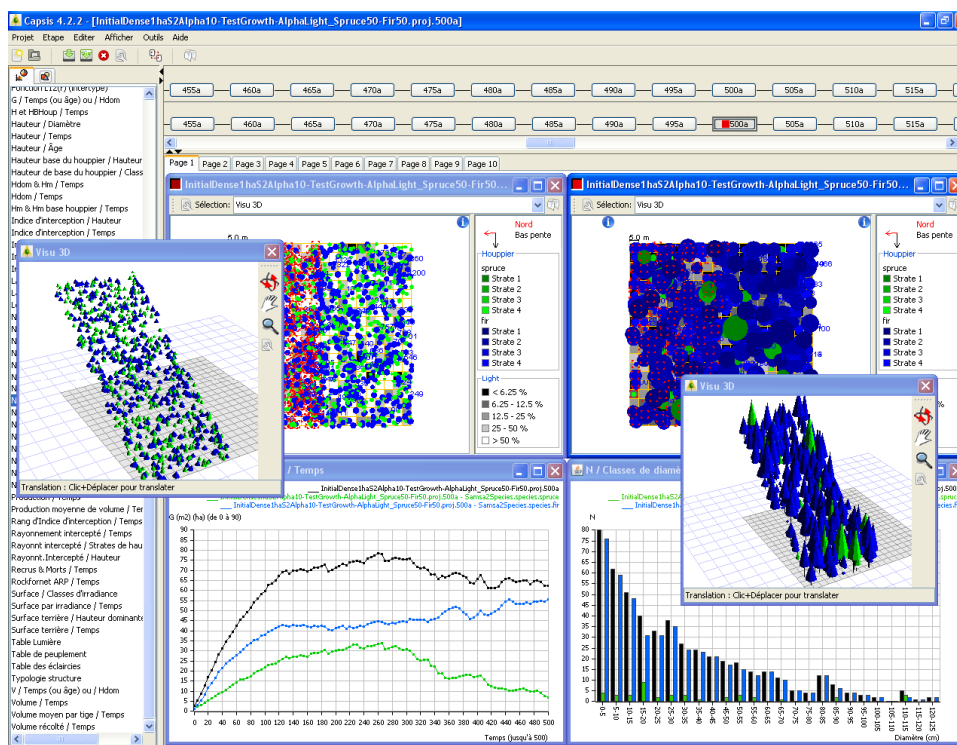


Figure 6: Analyse des patrons d'évolution du peuplement sur le long terme, ici pour un scénario sans gestion – évaluation qualitative.

Cette figure présente l'interface graphique de Capsis4 (Dufour-Kowalski et al. 2012) et illustre le type d'analyses menées dans le cadre de l'évaluation qualitative du modèle Samsara2, ici un travail exploratoire présenté à la conférence Ecoveg7 (Lafond et al. 2012a). Ce travail consistait à simuler l'évolution sur 500 ans – sans gestion – d'une placette après perturbation (régénération dense dans une trouée) et à analyser le stock (surface terrière, en bas à gauche), la distribution spatiale (en haut) et en diamètre (en bas à droite) pour le sapin (en bleu), l'épicéa (en vert) et l'ensemble du peuplement (en noir).

La détection et quantification des biais de prédiction du modèle a ainsi nécessité la mise en place d'une démarche d'« évaluation quantitative », s'appuyant sur des simulations rétrospectives de la dynamique et de la gestion forestière. Nous avons utilisé les données historiques de gestion d'une vingtaine de peuplements¹⁶ de la forêt de Queige (Massif du Beaufortain, en Savoie, Alpes du Nord françaises), qui donnent des informations sur l'état du peuplement à différentes dates (3 inventaires) et le suivi des coupes sur une période de 50 ans (1931-1980). La démarche consistait alors à reconstituer un peuplement initial à partir du premier inventaire (1931), à simuler son évolution sur la période, et à comparer les caractéristiques du peuplement (stock, structure, composition) prédites par le modèle avec celles observées sur le terrain lors des inventaires.

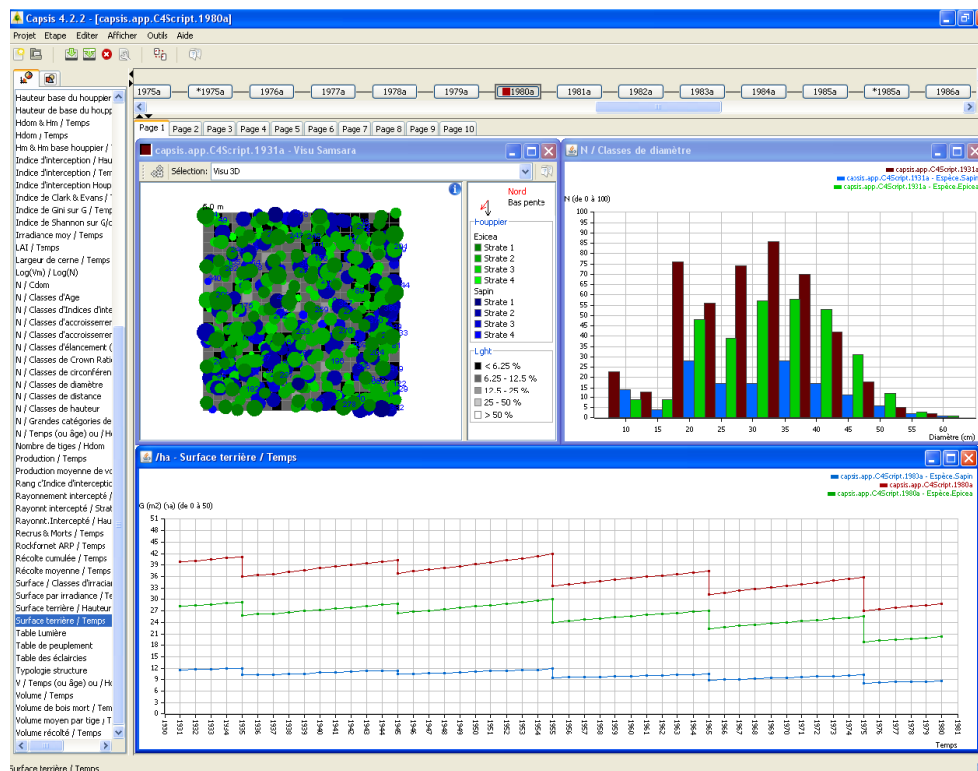


Figure 7: Exemple de simulation rétrospective – évaluation quantitative.

Cette figure présente un exemple de simulation rétrospective effectuée avec Capsis4 dans le cadre de l'évaluation quantitative du modèle Samsara2. La distribution spatiale et la distribution en diamètre du peuplement initial (inventaire de 1931) sont présentées respectivement en haut à gauche et en haut à droite. Le sapin est représenté en bleu, l'épicéa en vert, et le rouge représente l'ensemble du peuplement. Les courbes du bas présentent l'évolution de la surface terrière dans le temps, les décrochages correspondant aux coupes.

¹⁶ Peuplements localisés en Savoie (forêt de Queige) qui diffèrent spatialement et temporellement des données de calibration.

Enfin, une analyse de sensibilité a été menée afin de vérifier la cohérence interne du modèle, d'étudier la réponse des variables de sortie aux variations des paramètres d'entrée, et de détecter les paramètres dont l'incertitude – sur la valeur moyenne estimée lors de la calibration – influence fortement les prédictions du modèle.

Ce travail s'est inséré dans une démarche plus générale d'équipe autour du développement du modèle Samsara2, qui inclut des étapes de conception, calibration, évaluation, analyse de sensibilité et recalibration du modèle, décrites dans un article soumis à *Ecological Modelling* (Courbaud et al. in prep). En menant à plusieurs reprises les travaux d'évaluation et d'analyse de sensibilité de Samsara2 (Lafond 2010a; Lafond et al. 2011), ce travail de thèse a contribué au processus de développement du modèle, en apportant des éléments utiles à la compréhension de son comportement et en guidant les améliorations et la recalibration du modèle (Lagarrigues et al. submitted).

3. Modélisation de la gestion lors des simulations d'évaluation quantitative

L'évaluation quantitative et l'analyse de sensibilité reposent toutes deux sur des simulations rétrospectives visant à reconstituer la dynamique passée des peuplements, à partir de données historiques de suivi – annuel – des coupes (nombre de tiges et volume total). Or, compte tenu du faible niveau d'information disponible dans ces données, il était compliqué – et laborieux – de simuler la gestion passée avec les outils existants dans Capsis4 (ex. prélèvements manuels par classes de diamètre). Il a donc été décidé de développer un algorithme de coupe visant à reproduire les opérations sylvicoles passées à partir de la distribution du peuplement avant coupe et des données de gestion disponibles, à savoir le nombre total d'arbres coupés (N) à chaque date d'intervention et le volume total correspondant (V).

Le fonctionnement de cet algorithme « *NV Thinner* » est relativement simple (Figure 8) : l'algorithme commence par sélectionner aléatoirement N arbres dans le peuplement et calcule le volume total V_1 correspondant à cette première sélection ; il sélectionne ensuite aléatoirement un arbre dans chacune des deux populations d'arbres (« arbres à récolter » et « arbres restants »), calcule le nouveau volume V_2 obtenu en cas d'échange des deux arbres, et procède à l'échange si cela permet de converger vers le volume cible V .

La capacité de l'algorithme à reconstituer des coupes ayant une distribution en diamètre cohérente, à partir de la distribution avant coupe et des N et V coupés, a été vérifiée dans plusieurs cas théoriques croisant trois types de coupe (éclaircies par le haut, par le bas, et aléatoire) et trois types de

structure de peuplement (irrégulier, bimodal et régulier). Une validation empirique a également été menée sur un jeu de données indépendant, en comparant les distributions des coupes prédites par l'algorithme à celles réellement effectuées dans une forêt du réseau du WSL¹⁷. Un article présentant le développement et l'évaluation de cet algorithme a été publié dans *Annals of Forest Science* (Lafond et al. 2012b) et figure en première partie du Chapitre 1.

L'algorithme a été implémenté dans la plateforme de simulation Capsis4 (de Coligny 2005, 2007; Dufour-Kowalski et al. 2012). Il peut donc être couplé à Samsara2 (ou n'importe quel autre modèle individu-centré hébergé dans Capsis4) et reproduire, à une date donnée, une coupe aux caractéristiques connues (N, V). Un paramètre permet également de définir le nombre d'exécutions de l'algorithme pour la réalisation de chaque coupe, permettant ainsi de choisir si l'on veut appliquer la liste d'arbres à couper (et donc la distribution en diamètre associée) obtenue par une unique exécution de l'algorithme ou si l'on veut appliquer la distribution moyenne obtenue sur R répétitions du processus. Dans le second cas, l'algorithme recherche la réalisation la plus proche de la distribution moyenne, en mesurant la distance à cette distribution de référence par le calcul du χ^2 (Reynolds et al. 1988). Enfin, une modification récente de l'algorithme permet d'inclure les arbres fraîchement morts dans le processus et de les sélectionner en priorité lors du tirage de la première liste.

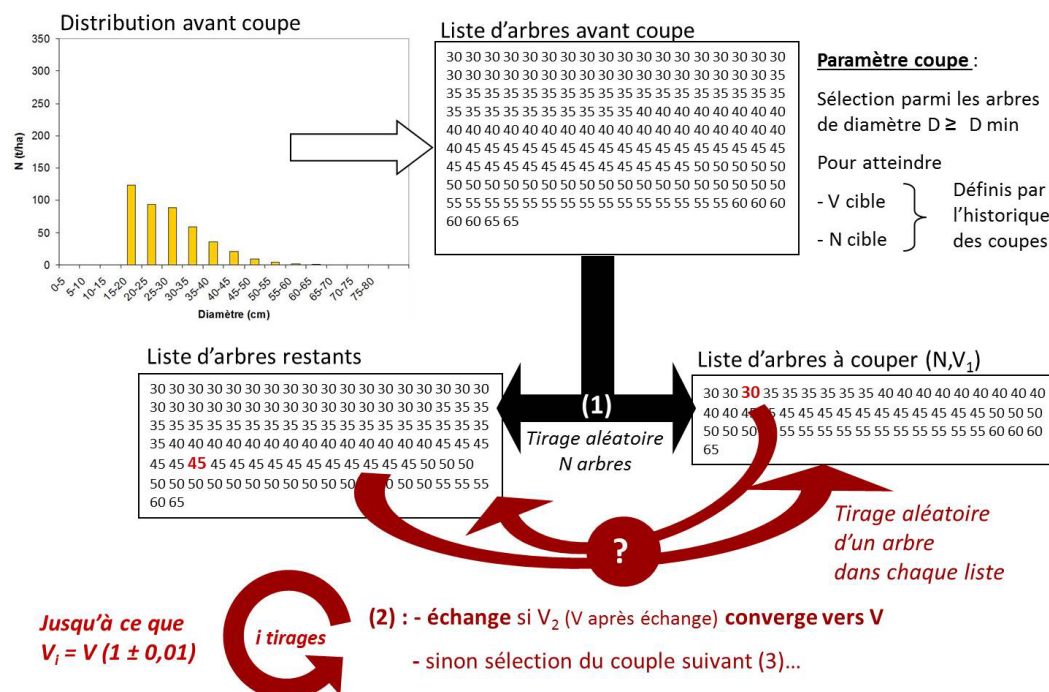


Figure 8: Fonctionnement de l'algorithme NV Thinner.

¹⁷ Données fournies par Andréas Zingg du WSL, Institut Fédéral (Suisse) de Recherches sur la Forêt, la Neige et le Paysage (Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft).

4. Plan du chapitre

Ce chapitre est donc organisé en deux parties, répondant à deux objectifs de la thèse :

- (i) Développer et évaluer un algorithme capable de simuler la gestion passée lors de simulations rétrospectives nécessaires à l'évaluation de modèle.*
- (ii) Améliorer la connaissance du modèle Samsara2, la compréhension des processus simulés, et évaluer sa capacité prédictive.*

On commencera par présenter l'algorithme *NV Thinner* et son évaluation, avant d'aborder le travail d'évaluation de Samsara2. Nous ne présenterons toutefois que les résultats d'évaluation de la dernière version du modèle, sur laquelle est fondée la suite du travail de thèse. On notera cependant que les simulations présentées au Chapitre 2, ont été conduites avec deux versions du modèle : l'avant dernière version du modèle, qui a été utilisée pour les expériences de simulation menées en 2012 et 2013, et notamment celles de l'article présenté au Chapitre 2 (Lafond et al. 2014); et la dernière version du modèle, suite à une modification du modèle de régénération en décembre 2013.

II. Développement et évaluation de l'algorithme « *NV Thinner* »

Article 1 – Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data

Status: Article published in Annals of Forest Science in 2012, in the special issue on “Modelling tree growth and forest production: an update” related to the CAQ network in France.

Title:

Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data.

Authors :

V.Lafond * (1) - T.Cordonnier (1) - F.de Coligny (2) - B.Courbaud (1)

*Corresponding author

(1) Irstea, Mountain Ecosystems Research Unit, 2 rue de la Papeterie, BP 76, 38402 Saint Martin d'Hères, France.

(2) INRA, UMR AMAP, F-34000 Montpellier, France.

KeyWords:

Silviculture;

Uneven-aged selection forest;

Thinning and harvesting algorithm;

Diameter distribution;

Forest dynamics modeling.

Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data

Valentine Lafond · Thomas Cordonnier ·
François De Coligny · Benoît Courbaud

Received: 12 October 2011 / Accepted: 25 October 2011 / Published online: 1 December 2011
© INRA / Springer-Verlag France 2011

Abstract

• **Context** Distribution of removed trees among species and diameter classes is usually used to characterize selection harvesting. This information is, however, rarely available when analysing past time series. The challenge is then to determine the minimal level of information required to characterize harvests.

• **Aims** We tested in this work whether an algorithm based on the total number of trees and volume to be removed enabled the reconstruction of harvesting diameter distributions, when combined with stand diameter distribution before harvest.

• **Methods** We tested the algorithm against empirical data in the case of selection system, comparing distributions by χ^2 tests, and extended its evaluation to more diversified theoretical situations.

• **Results** Observed harvesting distributions were well-reconstructed in most empirical cases, with better results when considering mean simulated distributions. The algorithm was also effective for other thinning and harvesting strategies: low

thinning, thinning of dominants, and mechanical thinning, whatever the structure of the stand before being cut.

• **Conclusion** Total number of trees and volume harvested appeared thus sufficient to reconstruct DBH distribution of removed trees in diverse situations, provided that the distribution before harvest was known. This algorithm, therefore, enables the simulation of complex harvesting operations with minimal information.

Keywords Silviculture · Uneven-aged selection forest · Thinning and harvesting algorithm · Diameter distribution · Forest dynamics modeling

Handling Editor: Daniel Auclair

Contribution of the co-authors V. Lafond carried out the study and wrote this paper, under supervision of T. Cordonnier and B. Courbaud (who is also the coordinator of the BGF project). They contributed to experiment designs, writing, and multiple revisions. F. de Coligny helped to program the algorithm, and implemented it in the Capsis4 simulation platform.

V. Lafond (✉) · T. Cordonnier · B. Courbaud
Cemagref-EMGR,
2 rue de la Papeterie, BP 76,
38402 Saint-Martin-d'Hères Cedex, France
e-mail: valentine.lafond@cemagref.fr

B. Courbaud
e-mail: benoit.courbaud@cemagref.fr

F. De Coligny
INRA, UMR AMAP,
TA40/PS2, Boulevard de la Lironde,
34398 Montpellier Cedex 5, France

1 Introduction

Greater social expectations in relation to sustainable management and protection of biodiversity require evaluation of forest management practices and development of new silviculture strategies. Simulation experiments using forest dynamics models then have a key role to play, as they do not require long time periods, as field experimentation does (Peng, 2000; Goreaud et al. 2005; Pretzsch et al. 2008). Accurate characterization of thinning and harvesting operations is critical to the analysis and reproduction of silviculture strategies in the context of silviculture evaluation (Söderbergh and Ledermann, 2003), whether it is based on past silviculture analysis, field or simulation experiments, as well as for management guidelines and instructions (Gauquelin and Courbaud, 2006). In uneven-aged selection harvesting, the number of trees to remove per species and their distribution per category of diameter at breast height (DBH) give a rather accurate description of harvesting operations at the stand scale. It may be completed by a description of the spatial pattern of harvests. Many recent thinning and harvesting algorithms use this information to accurately formalise and automate management operations within simulation models

(Daume and Robertson, 2000; Söderbergh and Ledermann, 2003; Arii et al. 2008). Characterizing cutting operations with such details is nevertheless not always possible or even appropriate in practice. In the context of silviculture guidelines, excessively complex instructions lead to multiple variants which are difficult to adapt to the real nature of the field. Moreover, practical feasibility limits the number of modalities one can test during field or simulation experiments. The challenge is then to characterize uneven-aged selection harvesting simply enough for practical use, but with enough detail to ensure its reproducibility: repeated applications of an instruction should lead to similar harvests, and have similar effects on residual stand structure.

Furthermore, one step of forest dynamics simulation model evaluation relies on confronting model prediction to empirical data (Vanclay and Skovsgaard, 1997; Busing and Mailly, 2004; Mette et al. 2009). One possible way is to simulate the dynamics of a forest, whose initial state and management history are known, and then compare predicted stand structure and composition to field observations. Yet, when reconstructing past management, long-term records are often restricted to aggregate harvesting characteristics, for instance total number of trees and volume harvested per hectare. These two attributes have been recorded at the compartment scale for about 1 century in most forests managed by the French Forest National Office (ONF). These management data are less informative than the detail of the number of trees harvested per DBH class, information generally recorded on permanent observation plots only, but management time series are usually longer than permanent plot data and cover wider ecological and management situations. Management data would then be extremely valuable to analyse past silviculture and test simulation models, provided that they are sufficient to describe unambiguously thinning and harvesting strategies. In the particular context of the evaluation of a mountain forests simulation model developed by Cemagref (Courbaud et al. 2001; Cordonnier et al. 2008), few permanent plots were available for French northern Alps, and using ONF's records to reconstruct past management operations appeared to be a necessary issue.

Our objective in this study was to test whether a very simple description of harvest, given by the total number of trees and volume to be removed, was sufficient to mimic different harvesting operations, especially in an uneven-aged selection harvesting system. We hypothesised that combining a total number of trees to be removed, a corresponding total volume, and a DBH distribution before harvest would lead to a small number of possible DBH distributions of trees to be removed. We formalised the marking process into a silviculture algorithm, and tested its ability to reconstruct DBH distribution of thinning and harvesting operations in both empirical and theoretical cases. We first tested this algorithm against empirical data,

using a method based on multiple Pearson χ^2 tests (Pearson 1900) to compare predicted and observed harvesting DBH distributions, and thus to study its adaptability, variability, and performance. We then extended its evaluation to more diversified cases by controlling both stand DBH distribution before cut and thinning and/or harvesting strategy.

2 Materials and methods

2.1 Presentation of the algorithm

We developed a simple algorithm to reconstruct diameter distribution of selection harvesting from an initial ("before cut") diameter distribution and aggregate information on the harvest to be reproduced, namely the number of trees (N , t/ha) and the total volume (V , m³/ha) to be removed. A list of trees is created from the initial diameter distribution, and contains only trees with DBH larger than a given threshold (10 cm here). The algorithm consist in randomly exchanging the target number of trees (N) from the initial list of trees, then iteratively exchanging random pairs of "selected" vs "unselected" trees to converge towards the target volume (V) to be removed. At each step, the exchange is done only if the new volume gets closer to the target one; otherwise, the algorithm selects another pair. The algorithm stops when the predicted volume equals the target volume, more or less 1 percent.

2.2 Algorithm evaluation against empirical data

2.2.1 Empirical data

We first evaluated the capacity of the algorithm to reconstruct empirical DBH distribution of selection harvesting in an uneven-aged stand. Our validation set of data consisted in individual tree monitoring of a spruce-fir permanent forest plot located in the Rougemont forest in Switzerland, monitored by the Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL). This stand of about 2 hectares is managed as uneven-aged selection forest, and belongs to *Aceri-Fagetum rumicetosum* and *–prenanthesum* and to *Asplenio-Piceetum* (Wehrli et al. 2005). The dataset reports twelve harvests from 1932 to 2003, covering a wide range of characteristics with regard to the number of trees and volume removed (Table 1) or the shape of the harvesting DBH distribution (Fig. 1).

2.2.2 Evaluation method

We based our evaluation on three complementary criteria: first the ability for the algorithm to converge, second the variability among replications, and third the similarity between predicted

Table 1 Global characteristics and DBH distribution of observed and predicted harvests. The observed number of trees (N_o) and total volume (V_o) removed for each of the twelve empirical harvests to be simulated were used as inputs for the algorithm. N_o was rounded because the algorithm only accepts integers as target number of trees. For each harvest, the algorithm removed $N_s=N_o$ trees and $V_s=V_o$ (1 ± 0.01) for each of the 5,000 runs. Similarity between simulated and

observed harvesting DBH distributions was assessed by Pearson's χ^2 test, through mean χ^2 and percentage of simulated distributions replications deemed similar to the observed one. Distances between observed and mean predicted distributions were also assessed by χ^2 . Observed and predicted DBH distributions were deemed “identical” for mean χ^2 below 7.81 and at least 75% of identical distributions

Date	Before cut		Observed cut		Simulated cut		Pearson's χ^2		
	N_b (t/ha)	V_b (m ³ /ha)	N_o (t/ha)	V_o (m ³ /ha)	V_s (m ³ /ha)		Mean χ^2	% similar distributions	χ^2 of mean distribution
					Mean	Sd			
1932	491	347.73	55	34.16	34.17	0.20	3.64	90.68%	1.70
1937	497	351.45	35	34.28	34.26	0.20	4.63	82.46%	2.38
1942	513	362.78	36	39.11	39.08	0.22	4.91	79.94%	2.56
1947	553	356.53	56	41.06	41.05	0.24	2.62	96.40%	0.66
1952	548	362.96	55	34.02	34.02	0.20	2.52	96.98%	0.60
1957	539	352.76	50	39.25	39.23	0.24	2.18	97.58%	0.09
1963	522	361.96	43	20.41	20.41	0.13	4.93	80.26%	2.17
1969	600	402.19	58	83.49	83.39	0.49	24.57	8.46%	20.73
1978	652	388.17	69	78.52	78.44	0.47	3.25	94.90%	1.04
1987	668	387.28	82	95.66	95.54	0.57	9.28	48.44%	6.74
1995	674	359.48	53	91.71	91.58	0.54	100.10	0.00%	93.25
2003	677	349.5	114	96.56	96.40	0.59	5.78	74.84%	3.37

and observed harvesting DBH distributions. The first criterion was necessary for practical use, whereas the second and third criteria were intended to assess whether the number of trees and volume to remove are sufficient to reconstruct DBH distribution of selection harvests.

For each harvest, mean predicted distributions of removed trees and their 95% confidence interval (Fig. 1) were obtained from 5,000 runs of the algorithm. We then calculated Pearson's χ^2 , which is based on the comparison of predicted and expected (i.e., observed in our case) frequencies for all size classes of a distribution [E1]. Pearson's χ^2 could be used to test the equality between two distributions, as well as a measure of proximity (Reynolds et al. 1988). To avoid biased χ^2 estimation for low “expected frequencies” (an inferior limit of 5 is broadly acknowledged), we grouped the initial 5-cm classes into four size classes matching the classical size categories “Poles” (diameters of [7.5;17.5[cm), “Small” trees (diameters of [17.5;27.5[cm), “Medium” trees (diameters of [27.5;42.5[cm) and “Large” trees (diameters ≥ 42.5 cm).

Pearson's chi – square (1900)

For each size class i :

P_i , predicted number of trees

E_i , expected number of trees

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(P_i - E_i)^2}{E_i} \quad (E1)$$

A predicted DBH distribution was judged “identical” to the observed one if the χ^2 value was less than 7.81. This threshold corresponds, for 3 degrees of freedom (4 size classes – 1), to a

risk $\alpha=0.05$ of rejecting the hypothesis that the simulated distribution represents a random variable following the same law than the observed distribution, when it does.

The test was applied for each predicted distribution and a percentage of “identical distributions” was thus obtained from the 5,000 replications for each selection harvest (Table 1), as well as a mean χ^2 value. The test was also applied to the mean predicted DBH distribution obtained from the 5,000 replications, as a measure of its proximity to the observed one.

2.3 Extending evaluation to theoretical cases

Though the previous empirical evaluation aimed at giving quantitative assessment of the algorithm in the case of selection harvesting, we extended the evaluation to more diversified cases in theoretical stands. We controlled both the stand DBH distribution before cut and the type of thinning and/or harvesting operation simulated. The choice was made to test the algorithm for low-thinning (or thinning from below), mechanical thinning and selection thinning (or thinning of dominants), in even-aged, two-layer and uneven-aged stands.

2.3.1 DBH distribution of stand before harvest

Three theoretical initial stands were simulated, characterized by the same volume (400 m³/ha) but different DBH distributions. The even-aged stand was defined by

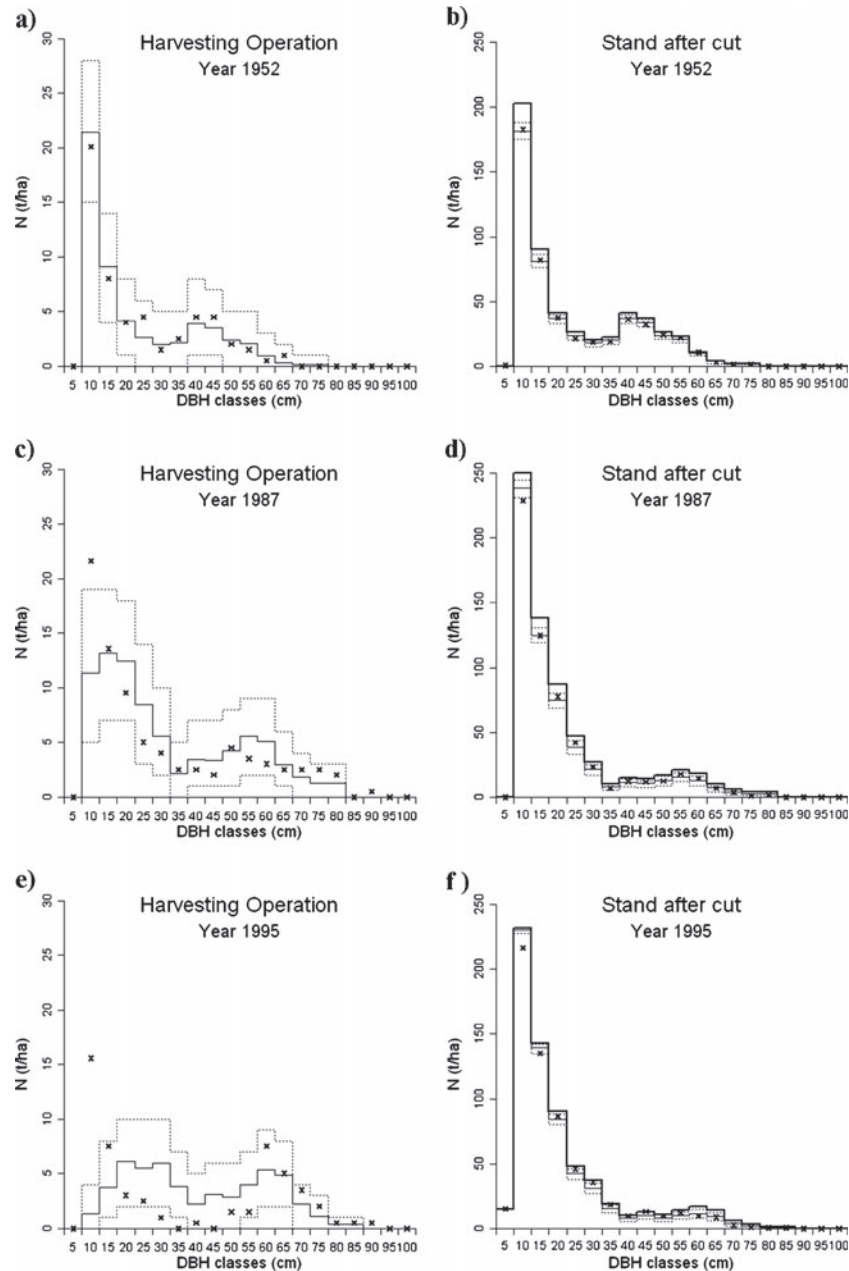


Fig. 1 Graphical comparisons of predicted and observed (x) diameter distributions of removed trees and residual stand for three uneven-aged selection harvests, with DBH distributions of the stand before cut

(bold solid lines), mean predicted harvesting DBH distributions (normal solid lines) and 95% confidence intervals (dotted lines) calculated on 5,000 runs

the rounded mean distribution obtained by 10,000 simulations of random truncated normal distributions of 400 individuals (t/ha), with a mean diameter of 35cm and a standard deviation of 10cm. The two-layer stand was obtained the same way, with two normal distributions of 365 and 155 individuals, mean diameters of 15 and 50cm and standard deviations of 7 and 10 cm respectively. The DBH distribution simulated for the uneven-aged stand was an reverse J-shape distribution obtained by Liocourt's law (de Liocourt 1898) [E2], with $N_1=350$ t/ha and $K=1,5$.

Liocourt's law (1898)

For each DBH class i :

N_1 , number of trees of first class $N_i = N_1 \times K^{1-i}$ (E2)

N_i , number of trees of the i^{th} class

K , Liocourt's coefficient

2.3.2 Thinning and harvesting strategies

We assessed the algorithm's ability to simulate three different and contrasted strategies for each of the initial

stands. Usually called “thinning strategies”, they could imply thinning of small trees and/or harvesting of large ones. We will use “thinning” to designate strategies and “harvesting” for their implementation and results, as in “harvesting DBH distribution”.

Low thinning, or thinning from below, is characterized by the removal of the lower crown classes, i.e., dominated trees. Selection thinning, also called “thinning of dominants”, consists in removing trees amongst the largest. No size selection is made for mechanical thinning, sometimes called geometric thinning, as the systematic selection of trees often follows geometric designs. These three thinning methods might be quantitatively characterized by the ratio $D_{q\text{Cut}}/D_{q\text{Before}}$, where $D_{q\text{Cut}}$ is the quadratic mean diameter of removed trees and $D_{q\text{Before}}$ is the quadratic mean diameter of trees before cut. The ratio is then exactly 1 for mechanical thinning, higher than 1 for selection thinning and lower than 1 for low thinning (Smith et al. 1997).

For each of the three initial stands, we simulated these three thinning methods by setting the target volume at 100 m³/ha (25% of volume before cut) but varying the target number of trees from 5% to 95% of the total number of trees before harvest. We selected the three cases whose D_q ratio was the most consistent with previous definitions, namely 15%, 25% and 45% of the total number of trees for selection, mechanical and low thinnings respectively (Table 2). For each of these nine cases, we studied the shape of the mean DBH distribution of removed trees and its variability, obtained through 5,000 runs of the algorithm (Fig. 2).

3 Results

3.1 Algorithm behaviour

The algorithm showed a good adaptability to different harvest characteristics. It always converged and cut the exact target

number of trees and target volume with a 1% precision. For each harvest, variability of removed volume among replications was thus very low (Table 1). More importantly, relative variability of predicted DBH distributions was reasonably low for removed trees and very low for residual stand after harvest, as shown by 95% confidence intervals (Figs. 1 and 2). In the empirical evaluation case, variability of the number of trees removed in each DBH class was usually less than five trees around the mean for small to large trees, and less than ten trees around the mean for poles (Fig. 1).

3.2 Reconstruction of empirical DBH distributions in uneven-aged selection system

Graphical comparisons of predicted and observed distributions showed that most harvesting DBH distributions were well-reconstructed (Fig. 1a,c,e), with mean predicted distributions close to observed ones and 95% simulation confidence intervals including observed values for all diameter classes. Pearson’s χ^2 tests confirmed this result (Table 1), with 9 out of 12 harvests presenting both a mean χ^2 below the 7.81 similarity threshold and at least 75 % of predicted distributions considered as “identical” to observed ones. 5 of them even reached 90% of identical distributions (1932, 1947, 1952, 1957, and 1978). Finally, these results improved when applying the χ^2 test on the mean DBH distribution obtained from 5,000 runs of the algorithm, for each simulated harvest. The χ^2 of each mean predicted distribution was indeed lower than the mean of the 5,000 χ^2 values. Only two mean predicted distributions could not be considered as “identical” to the observed ones (Table 1).

The similarity between predicted and observed DBH distribution was shape-dependent. Predicted DBH distributions were smoother than observed ones (Fig. 1). As a consequence, smooth observed diameter distributions of removed trees (1947, 1952 and 1957) were better simulated than uneven

Table 2 Characteristics of the nine theoretical harvests simulated. This table presents mean value (first line) and standard deviation (second line, in italics) obtained for the total number of trees (t/ha) and volume (m³/ha) removed by each of the nine theoretical harvests simulated, as well as

for D_q ratio ($D_{q\text{Cut}}/D_{q\text{Before}}$). The three thinning methods are based on the same target volume (100 m³/ha) but differs in the percentage of total number of trees to be removed (15, 25 or 45% of N_{tot})

Thinning method		Selection thinning			Mechanical thinning			Low thinning		
N target (% N_{tot})		15% N_{tot}			25% N_{tot}			45% N_{tot}		
Variable		N_{cut} (t/ha)	V_{cut} (m ³ /ha)	D_q ratio	N_{cut} (t/ha)	V_{cut} (m ³ /ha)	D_q ratio	N_{cut} (t/ha)	V_{cut} (m ³ /ha)	D_q ratio
DBH distribution of initial stand	Even-aged	60.00	99.44	1.24	100.00	100.03	1.00	180.00	100.72	0.79
		<i>0.00</i>	<i>0.42</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.62</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.28</i>	<i>0.00</i>
	Two-layer	78.00	99.81	1.26	130.00	100.00	1.00	234.00	100.20	0.77
		<i>0.00</i>	<i>0.57</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.60</i>	<i>0.00</i>	<i>0.00</i>	<i>0.58</i>	<i>0.00</i>
	Uneven-aged	158.00	99.71	1.25	262.00	99.99	1.00	472.00	100.35	0.77
		<i>0.00</i>	<i>0.60</i>	<i>0.01</i>	<i>0.00</i>	<i>0.66</i>	<i>0.01</i>	<i>0.00</i>	<i>0.59</i>	<i>0.00</i>

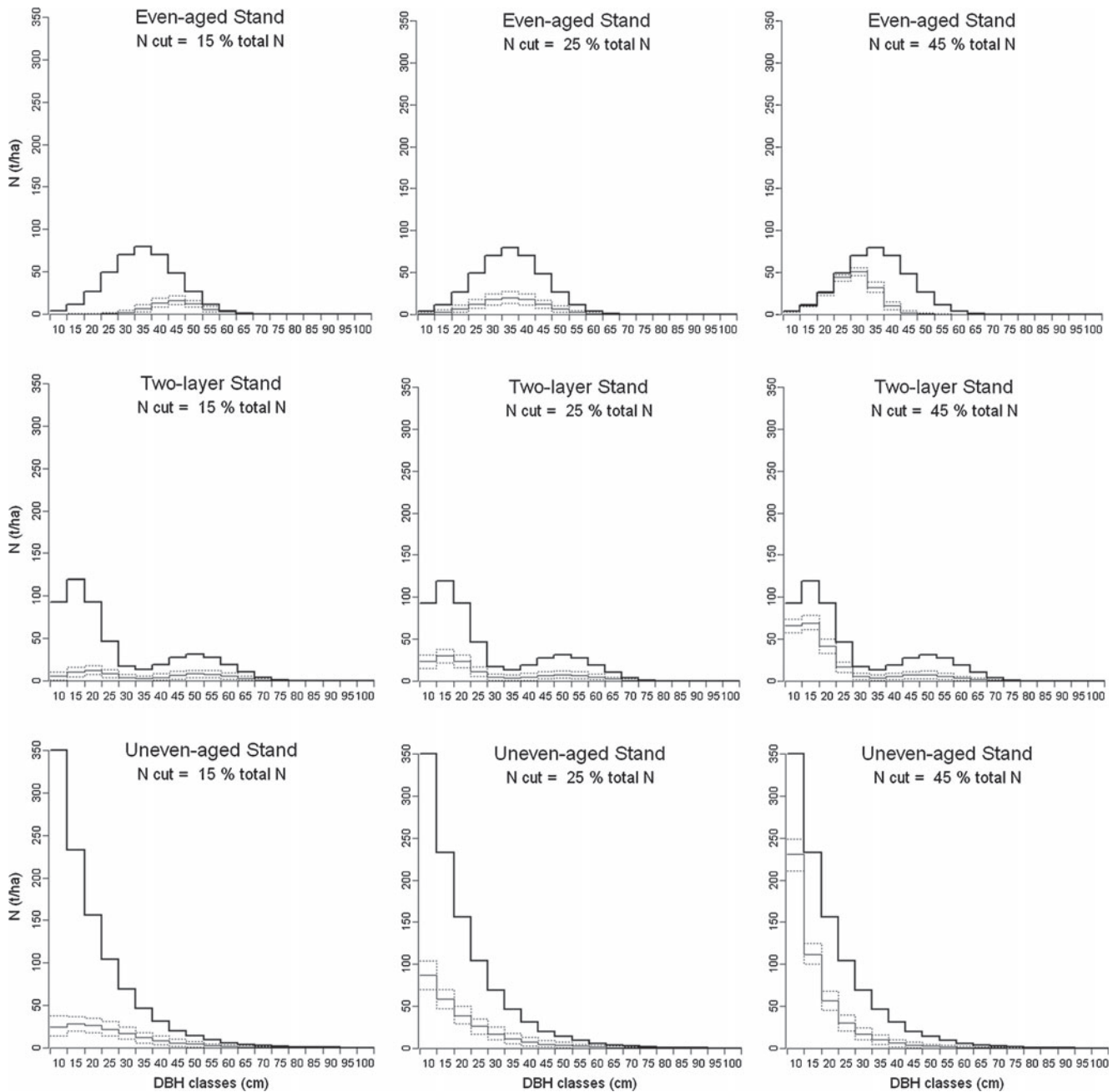


Fig. 2 Contrasted thinning strategies simulated in even-aged, two-layer and uneven-aged stands. Initial stands (*bold solid lines*) had a same volume ($400 \text{ m}^3/\text{ha}$) but different densities ($N=400, 520$ and $1,050$ trees/ha respectively). Results of the simulation of selection thinning (15% of

total N), mechanical thinning (25% of total N) and low thinning (45% of total N) are presented through mean harvesting DBH distributions (*normal solid lines*) and 95% confidence intervals (*dotted lines*)

ones (Fig. 1, Table 1), with the highest discrepancy for bimodal and very uneven DBH distributions (1969 and 1995).

Nevertheless, differences between simulated and observed stands after harvest remained relatively small, and prediction variability remained low (Fig. 1b,d,f), with highest absolute discrepancies and variability obtained for small trees. In the case of 1995 for instance, the algorithm made an underestimate of the number of trees to be removed in the 10cm DBH class of about 14 trees

(Fig. 1e), which had however limited consequences on the residual stand, as this discrepancy affected only about 6.5% of residual trees of the class (Fig. 1f).

3.3 Algorithm behaviour in more diversified theoretical cases

The algorithm proved able to reproduce selection, mechanical and low thinnings, whatever the DBH

distribution before cut. DBH distribution shapes of removed trees (Fig. 2) and D_q ratios (Table 2) were consistent with the objectives of these different strategies, which were to target either poles, small, medium, or large trees during harvesting operations.

Variability of simulated DBH distributions of removed trees depended both on DBH distribution of initial stand and on thinning strategy. It was low (more or less five trees around the mean) when few possible DBH distributions lead to the target volume, as for selection thinnings, high (more or less 15 trees around the mean) for mechanical thinnings, and variable for low thinnings (Fig. 2). Nevertheless, confidence interval bands always highlighted unambiguously which diameter categories (poles, small, medium and large trees) were targeted by the algorithm.

4 Discussion

4.1 Evaluation method

The method we proposed to evaluate the algorithm against empirical data was based on an original application of Pearson's chi-square test (1900). In most studies, similarity between distributions is assessed only graphically (Arii et al. 2008). Some authors use χ^2 values as measures of distance between distributions but similarity between distributions is rarely evaluated statistically, as this test is very strict (Reynolds et al. 1988). When used, this test is usually performed on a single pair of distributions (Wehrli et al. 2005), thereby leading to a success/failure dichotomy. Here, we applied this test on numerous runs of the algorithm, thereby obtaining a percentage of success for each harvest and a mean χ^2 . This strategy enables the algorithm to be evaluated in a more quantitative way in the context of uneven-aged selection forests.

Unfortunately, this method was not applicable to the nine theoretical cases because of lack of reference DBH distributions for the different thinning and harvesting operations simulated. Indeed, thinning strategies are usually defined in a qualitative way, through the type and size of target trees, and occasionally by a general and imprecise distribution shape of trees to be removed. Quantitative characterizations of those methods are then based on ratios like $D_{qCut}/D_{qBefore}$ (Smith et al. 1997; Montero et al. 2001) or D_{qCut}/D_{qAfter} (Schütz, 1990; Karlsson, 2006; Bradford and Palik, 2009), the latter being based on quadratic mean diameters of trees after thinning. These two ratios lead to similar ratio values, around 0.7 and 0.8 for low thinning (Schütz, 1990; Montero et al. 2001) and from 1.0 to 1.2 or more for thinning of dominants (Schütz, 1990; Smith et al. 1997; Bradford and Palik, 2009), which are very close to the values obtained for the theoretical thinning operations simulated by the algorithm.

4.2 Algorithm performance

The algorithm we developed proved simple but effective in this case study. It always converged, and reached the target volume (with a 1% precision) in less than 5 seconds (computer's characteristics: 1.73 GHz, 3.24 GB RAM). It was thus possible to reconstruct harvesting DBH distributions from aggregate data, such as number of trees and total volume, provided that the DBH distribution before cut was known. These three variables restricted the number of potential DBH distributions of removed trees, first by limiting the potential number of trees to be removed per diameter class, then by forcing the choice of trees to be harvested so as to reach the target volume.

In the case of the empirical evaluation, reconstructions of harvesting DBH distribution appeared acceptable in most cases, although discrepancies were sometimes observed between predicted and observed distributions, especially for heterogeneous and bimodal ones. However, consequences of these discrepancies on the structure of residual stands were limited (Fig. 1b-d-f). The highest absolute discrepancies were observed for small trees, but remained relatively low. Indeed, the algorithm removed the right number of poles for two harvests; 60% of discrepancies were due to underestimations of tree removal by the algorithm, and overestimations were related to small differences of three poles maximum. Nevertheless, in the case of simulation studies, the consequences of these discrepancies on stand dynamics might depend on the simulation model used and on its sensitivity to varying number of poles.

With regard to its adaptability, the algorithm performed well in the nine different cases tested through the theoretical evaluation (Table 2). It was able to simulate different thinning strategies, from low thinning to thinning of dominants, whatever the initial stand structure. It was even able to reproduce harvests with bimodal DBH distribution (Fig. 2), combining thinning of small trees and harvesting of large ones. However, the evaluation against empirical data pointed out that the algorithm seemed to reproduce smooth harvesting distributions better than heterogeneous ones. It thus appears effective in balanced selection forests, but might be less appropriate for simulating silvicultural operations that aim at deeply modifying stand structure.

4.3 Algorithm relevance

Several thinning simulation tools have been proposed in the literature (Daume and Robertson, 2000; Söderbergh and Ledermann, 2003; Arii et al. 2008), but they usually require very detailed information on the thinning and/or harvesting strategy. Here, we proposed an original and intermediate approach. The relevance of this algorithm lies

in its ability to simulate different operations by removing the required target number of trees and volume while simulating cutting DBH distributions consistent with the relevant strategy. The algorithm thus meets the researchers' needs when no detailed data is available to reconstruct past management of forest, for example in the case of simulation experiments.

Nevertheless, using this algorithm might appear unnecessary in the case of mechanical thinning, or when harvesting DBH distribution strictly follows the stand distribution before harvest, as random selection could hypothetically lead to similar results. Complementary analyses were conducted on that point, and demonstrated that although DBH distributions appeared to be close when comparing algorithm results to random distributions in the cases in question, the algorithm had the advantage of removing the exact target volume and simulating DBH distributions closer to the observed ones. The exchanging trees step is therefore the algorithm's cornerstone, as it makes it possible to reach the target volume almost exactly while forcing the DBH distribution of removed trees.

4.4 Perspectives of applications

When coupled with a simulation model, this algorithm enables past forest dynamics to be simulated. Past management can indeed be characterized from time series of number of trees and volume removed per operation, which are available in many current management documents. If a forest inventory indicates the distribution of diameters at the beginning of a time series, and a model simulates how this distribution evolves between two harvests, then the algorithm is sufficient to simulate tree removal due to management. Our algorithm has been implemented in the simulation platform Capsis4 (de Coligny, 2005; de Coligny, 2007), and is available for retrospective forest dynamics simulation analyses as well as for prospective simulations. It has been used to reconstruct and simulate management from ONF's records in the context of the evaluation of a mountain forest simulation model against empirical data.

As the algorithm leads to some variability in the distribution of removed trees, we can consider two possible ways of applying it in a simulation context. A first option consist in performing the algorithm only once each time we want to simulate a harvest, and applying the result directly. In that case, the variability between replications of forest dynamics simulations will encompass both the variability linked to demographic processes stochasticity and the variability linked to the distribution of removed trees among size classes. A second option is to replicate several times the algorithm as a preliminary task each time we want

to simulate a harvest, and apply only the mean predicted distribution. This second option would have the advantage of reducing the variability of forest dynamics simulations by eliminating the part linked to the algorithm. In addition, our results proved that mean predicted DBH distributions were often very close to observed ones. We therefore recommend this way to use the algorithm.

4.5 Possible improvements

The speed of convergence could probably be increased by taking into account diameter ranks when selecting pairs of trees to be tested for potential exchange. For instance, if the harvested volume is lower than the target one, the algorithm could test only exchanges for bigger trees. This would decrease the rate of exchange rejections. However, it would not change the solution, and convergence time did not appear a limiting factor in our simple algorithm, as it never exceeded 5 seconds.

Inclusion of two important additional variables in this algorithm should nevertheless be considered. It might be possible to implement the distribution of removed trees among species in mixed stands by adding priority order, taking diameter and species identity into account (Pierrat, 2004). However, this would have required detailed empirical data and information about management strategies in relation to species, which were not available in our case study.

Adding spatial pattern parameters appears more complicated. Several algorithms have been developed for individual tree models to imitate individual selection of trees by a forest manager. The selection process is usually based on criteria such as distance between trees, (Söderbergh and Ledermann, 2003), identification of elite-trees and competitors (Daume and Robertson, 2000; Söderbergh and Ledermann, 2003) or simulation of harvest as a contagious process from target trees to neighbouring trees (Arii et al. 2008).

However, a trade-off exists between the applicability of the algorithm to numerous situations and the precision of the prescription it provides. In many cases, detailed information on silviculture strategies is not available. Complex algorithms then require default parameter values to be provided, so as to enable simulations to be conducted even when information is lacking.

Acknowledgments We are grateful to Andreas Zingg, from the Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL), who supplied us with the dataset used for the empirical evaluation. We also thank two anonymous reviewers for their valuable comments.

Funding This work was financially supported both by the French Forest National Office (ONF), through a Cemagref-ONF contract (2009 contract endorsement of 2007 09 9 058 U), and by the research program Biodiversity, Forest Management and Public Policy (BGF, n°E23/2010).

References

- Arii K, Caspersen JP, Trevor AJ, Sean CT (2008) A selection harvesting algorithm for use in spatially explicit individual-based forest simulation models. *Ecol Model* 211:251–266
- Bradford JB, Palik BJ (2009) A comparison of thinning methods in red pine: consequences for stand-level growth and tree diameter. *Can J For Res* 39:489–496
- Busing RT, Mailly D (2004) Advances in spatial, individual-based modelling of forest dynamics. *J Veg Sci* 15:831–842
- Cordonnier T, Courbaud B, Berger F, Franc A (2008) Permanence of resilience and protection efficiency in mountain Norway spruce forest stands: a simulation study. *For Ecol Manage* 256:8
- Courbaud B, Goreaud F, Dreyfus P, Bonnet F (2001) Evaluating thinning strategies using a tree distance dependent growth model: some examples based on the CAPSIS software "uneven-aged spruce forests" module. *For Ecol Manage* 145:15–28
- Daume S, Robertson D (2000) A heuristic approach to modelling thinnings. *Silva Fenn* 34:237–249
- de Coligny F (2005) CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies in Silviculture, a software platform for forestry modellers. Workshop on Information Science for Agriculture and Environment (ISAE). Guizhou Normal University, GuiYang, P.R. China
- de Coligny F (2007) Efficient building of forestry modelling software with the Capsis methodology. In: Fourcaud T, Zhang XP (Eds) PMA 2006: Second International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, Proceedings. IEEE Computer Soc., Los Alamitos, pp. 216–222
- de Liocourt F (1898) De l'aménagement des sapinières. *Bulletin de la société forestière de Franche Comté et de Belfort* 4:396–409
- Gauquelin X, Courbaud B (2006) Guide des sylvicultures de montagne - Alpes du Nord françaises. Cemagref, CRPF Rhône-Alpes, ONF, France
- Goreaud F, De Coligny F, Courbaud B, Dhôte JF, Dreyfus P, Perot T (2005) La modélisation: un outil pour la gestion et l'aménagement en forêt. *Vertigo* 6:12
- Karlsson K (2006) Impact of the thinning regime on the mean diameter of the largest stems by diameter at breast height in even-aged *Picea abies* stands. *Scand J Forest Res* 21:20–31
- Mette T, Albrecht A, Ammer C, Biber P, Kohnle U, Pretzsch H (2009) Evaluation of the forest growth simulator SILVA on dominant trees in mature mixed Silver fir–Norway spruce stands in South-West Germany. *Ecol Model* 220:1670–1680
- Montero G, Cañellas I, Ortega C, Del Rio M (2001) Results from a thinning experiment in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) natural regeneration stand in the Sistema Ibérico Mountain Range (Spain). *For Ecol Manage* 145:151–161
- Pearson K (1900) On the criterion that a given system of deviation from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. *Philosophical Magazine Series 5*:157–175
- Peng C (2000) Understanding the role of forest simulation models in sustainable forest management. *Environ Impact Assess Rev* 20:481–501
- Pierrat JC (2004) Local rules optimization in a mixed stand. *Ann For Sci* 61:179–190
- Pretzsch H, Grote R, Reineking B, Rotzer T, Seifert S (2008) Models for forest ecosystem management: A European perspective. *Ann Bot* 101:1065–1087
- Reynolds MR, Burk TE, Huang WC (1988) Goodness-of-Fit tests and model selection procedures for diameter distribution models. *For Sci* 34:373–399
- Schütz JP (ed) (1990) *Sylviculture 1, Principes d'éducation des forêts*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne
- Smith DM, Larson BC, Kelty MJ, Ashton PM (1997) Methods and application of thinning. In: Stano E (ed) *The practice of silviculture — applied forest ecology*. John Wiley & Sons, New York, pp 99–129
- Söderbergh I, Ledermann T (2003) Algorithms for simulating thinning and harvesting in five European individual-tree growth simulators: a review. *Comput Electron Agric* 39:115–140
- Vanclay JK, Skovsgaard JP (1997) Evaluating forest growth models. *Ecol Model* 98:1–12
- Wehrli A, Zingg A, Bugmann H, Huth A (2005) Using a forest patch model to predict the dynamics of stand structure in Swiss mountain forests. *For Ecol Manage* 205:149–167

III. Évaluation du modèle Samsara2

**Article 2 – How to go through the modelling process in forest ecology?
An example with the calibration, evaluation and sensitivity analysis of
the Samsara.2 forest dynamics model.**

Status: Article in preparation, to be submitted to Ecological Modelling.

Title:

How to go through the modelling process in forest ecology? An example with the calibration, evaluation and sensitivity analysis of the Samsara.2 forest dynamics model.

Authors: B.Courbaud (1) - V.Lafond (1) - G.Lagarrigues (1) - G.Vieilledent (2) - T.Cordonnier (1) - F.Jabot (3) - F.de Coligny (4)

Corresponding author: Benoit COURBAUD - benoit [courbaud@irstea.fr](mailto:benoit.courbaud@irstea.fr) - (33) 4 76 76 27 62

(3) Irstea, Mountain Ecosystems Research Unit, 2 rue de la Papeterie, BP 76, 38402 Saint Martin d'Hères, France.

(4) CIRAD, UPR BSEF, F-34398 Montpellier, France.

(5) Irstea , Complex Systems Engineering Laboratory, 9 av. Blaise Pascal, CS 20085, 63178 Aubière, France.

(6) INRA, UMR AMAP, F-34000 Montpellier, France.

KeyWords:

Evaluation; sensitivity analysis, individual-based model, inverse calibration, uneven-aged forests, mixed spruce-fir forests; mountain forests

Highlights (3 to 5, max 85 characters each, including spaces):

- We illustrate a comprehensive forest model development, evaluation and analysis process
- We present the individual-based forest dynamics model Samsara.2
- Integrating the different analyses in a development cycle increased their input
- We gained step back on ecological processes, model capacities and identified improvement avenues

Abstract

The reliability of ecological model predictions becomes a key issue as they are increasingly used as decision support tools. However, the sophistication of model development and analysis techniques has given rise to a relative compartmentalization of model evaluation tasks, with a risk of losing the stepping back offered by their combination. The objective of this paper is to illustrate the interest of a comprehensive model development, evaluation and analysis process, based on the example of the spatially-explicit individual-based forest dynamic model Samsara2. We implemented the six steps of model design, process level calibration, qualitative evaluation, quantitative evaluation, global sensitivity analysis, and partial recalibration by inverse modelling. We show how each step relied on the previous ones and brought a new perspective on model potential and limits. More specifically, the model, based on a detailed calculation of light interception by canopy trees, appeared relatively efficient in predicting qualitatively and quantitatively the effects of uneven-aged management on forest stand dynamics. The sensitivity analysis step showed that the uncertainty about only three parameters per species affected strongly model predictions. A recalibration by inverse modelling of these influential parameters for each stand of our data set improved model predictions and pointed out avenues for future model improvements.

1. Introduction

The reliability of ecological model predictions becomes a key issue as they are increasingly used to support decision (Schmolke *et al.*, 2010; Bennett *et al.*, 2013; Larocque *et al.*, 2011; Pretzsch *et al.*, 2008; Clark *et al.*, 2001). This is typically the case for forest dynamic models, as vegetation dynamics is one of the largest sources of uncertainty in earth system models (Purves and Pacala, 2008) and forest managers often remain sceptical before model predictions.

Several guidelines of good modelling practice have been published (Schmolke *et al.*, 2010; Grimm *et al.*, 2010; Vanclay and Skovsgaard, 1997; Prisley and Mortimer, 2004; Soares *et al.*, 1995; Grimm and Railsback, 2005; Shaeffer, 1980; Rykiel, 1996; Augusiak *et al.*, 2013; Augusiak *et al.*, 2014 (in press); Grimm *et al.*, 2104 (in press)), and the idea has progressively emerged that credibility on a model could be built only gradually by following a structured approach of model development and analysis. Recently, Augusiak *et al.* (2013) have proposed the term "evaluation" to designate the entire process of establishing model quality and credibility throughout all stages of model development, analysis and application. Schmolke *et al.* (2010) have described the different steps of this process as problem formulation; model design and formulation; implementation; parameterization

and calibration; verification and sensitivity analysis; validation; quantification of uncertainties; results and recommendations that occur often cyclically in a process of model improvement.

Most subtasks of this process have benefited recently from methodological improvements. For parameterization and calibration, approaches such as maximum likelihood and Bayesian statistics make possible to build complex models with a great flexibility in response variable types, hierarchical structures, time and space dependencies (Hilborn and Mangel, 1997; Clark, 2005; Clark, 2007). Inverse modelling, that use observed patterns to infer model structure and parameters, have developed in ecology in the context of pattern oriented modelling (Grimm *et al.*, 1996; Grimm and Railsback, 2005; Grimm and Railsback, 2012) and can now build on rigorous statistical tools such as Approximate Bayesian Computation (Hartig *et al.*, 2011; Jabot and Chave, 2011a). In addition, model performance can be quantified using a variety of metrics to compare predictions to observed data (Bennett *et al.*, 2013). In uncertainty and sensitivity analysis, a major shift has occurred from local techniques that tested the effect of independent elementary input variations around their reference value toward global techniques that analyse the combined effect of input variations within their full range of uncertainty on multiple model outputs (Saltelli *et al.*, 2008; Pappas *et al.*, 2013; Cariboni *et al.*, 2007). Unfortunately, few worked examples that integrate these recent advances are available for ecologists. Moreover, technical sophistication pushes to a relative focalization of scientific papers on some specific subtasks, whereas they often gain strength when carried in association through a cycle of model improvement (Schmolke *et al.*, 2010). For instance, sensitivity analysis may reveal the lack of robustness of previous modelling results (Jabot and Chave, 2009) and ease the calibration step (Lagarrigues *et al.*, (submitted)). The lack of an adequate model checking achievement may prevent ecologists from detecting model failure and the associated need for model improvement (e.g.,(Jabot and Chave, 2011b)).

The objective of this paper is to illustrate different techniques of calibration, sensitivity analysis and model evaluation on a case study, the spatially-explicit individual-based forest dynamics model Samsara.2, and to show how they are complementary and become more powerful when carried within a comprehensive and cycling process. Interesting evaluation analyses have been conducted on individual-based forest models this last decade. A first set of approaches has been to compare equilibrium tree species compositions obtained after long term simulations (over 1000 years) to observed compositions in old-growth forests (Pacala *et al.*, 1996; Ruger *et al.*, 2007; Hanson *et al.*, 2011; Seidl *et al.*, 2012) and species distribution along environmental gradients (Botkin, 1993; Bugmann, 1996b; Lexer and Honninger, 2001). When long term experimental plot data with inventories on different dates were available, model ability to predict precise species composition and tree diameter distributions of the last inventory have been also tested (Rasche *et al.*, 2011; Risch *et al.*, 2005; Wehrli *et al.*, 2005; Schmid *et al.*, 2006), as well as volume, diameter or height increments

between inventories (Mette *et al.*, 2009; Pretzsch *et al.*, 2002; Fortin *et al.*, 2009). Other approaches have consisted in comparing model predictions to chronosequences made from observations of stands of different ages (Purves *et al.*, 2008) or to observations of individual trees sampled in old growth forests (Hanson *et al.*, 2011; Ruger *et al.*, 2007). Qualitative evaluations have also been done on model ability to reproduce classical dynamic patterns such as self-thinning (Pretzsch *et al.*, 2002; Seidl *et al.*, 2012). Sometimes comparisons among models have also been done (Didion *et al.*, 2009a; Papaik *et al.*, 2010). Surprisingly, very few sensitivity analyses have been done and they have been very little exploited to improve the models or discuss their behaviours (Kunstler *et al.*, 2013; Menard *et al.*, 2002; Pacala *et al.*, 1996; Ruger *et al.*, 2007). Inverse modelling has been almost never used for forest models (Rademacher *et al.*, 2004; Hartig *et al.*, 2014). Approaches have then been multiple but heterogeneous. Moreover, the strategy of model development and improvement unifying these different analyses has rarely been made explicit.

To develop, analyse and improve the model Samsara.2, we followed the strategy described in (Schmolke *et al.*, 2010) and performed six main steps that are detailed below. First, we designed the general structure of the model by selecting the processes that should be included, and the way they should be modelled. Second we calibrated the model, testing at the same time whether the relations we had hypothesised in the design step were supported by observations made at the scale of the processes themselves. Third, we followed a qualitative evaluation step to test whether the aggregation of tree individual behaviours and individual processes could produce coherent population level patterns, and whether populations responded adequately to changes in harvesting quantities and spatial distribution. Fourth, we followed a quantitative evaluation step based on retrospective simulations and historical management records to test whether the model supplied reliable predictions of stand structure, composition and productivity. Fifth, we followed a sensitivity and uncertainty analysis step to test whether every process participated in a comparable way to model uncertainty or whether some of them could limit model reliability. Sixth, we followed an inverse calibration step of the most influential parameters detected previously to test whether this could improve model predictions and highlight areas for improvement of the model itself.

When then revisited the whole process in a discussion leading to a synthetic table recalling the type of awareness provided by each of these steps and the interest of following them in an integrated approach.

2. Method

2.1 Model design

The model Samsara2 has been designed to help understand how forest management can influence the dynamics of uneven-aged mixed mountain forest stands. Stand heterogeneity in tree sizes, ages, species and spatial distribution, favours a diversity of forest functions like timber production (Vallet and Perot, 2011), protection against natural hazards (Cordonnier *et al.*, 2008; O'Hara, 2006; Dorren *et al.*, 2004) and biodiversity conservation (Spiecker, 2003; Moning and Müller, 2008; Larrieu and Cabanettes, 2012) as well as their maintenance over time thanks to improved resistance and resilience, a strong advantage to face climate change (Brang *et al.*, 2013; Puettmann, 2011; Seidl *et al.*, 2011; O'Hara and Ramage, 2013). Maintaining and regulating this heterogeneity requires high forestry skill because the different operations of harvesting, thinning and regeneration tending are made in combination (O'Hara *et al.*, 2007; Smith *et al.*, 1997; Schütz, 1997; Schütz, 2002). Models could be of great interest in this context by making possible to experiment the effect of many management parameters in combination, avoiding the limits of field experimentation related to long time scales, large spatial scales and heterogeneous environments.

During the conception of Samsara.2, we made several hypotheses about the processes that were necessary and sufficient to simulate the dynamics of mountain uneven-aged mixed forest stands. We also based this work on the experience and tools gained from previous model versions (Dufour-Kowalski *et al.*, 2012; Gauquelin *et al.*, 2008; Cordonnier *et al.*, 2008; Goreaud *et al.*, 2006; Goreaud *et al.*, 2005).

A first requirement was to represent adequately variations of stand structure and management. Gap models, that analyse a forest as a collection of small patches in which individual trees are described, have been extensively used in heterogeneous forests. Simple gap models consider independent patches replicated in a forest (Botkin, 1993; Bugmann, 2001b; Bugmann, 1996c) while more complex ones take into account their arrangement on a spatial grid (Lexer and Honninger, 2001; Scheller *et al.*, 2007; Rüger *et al.*, 2007). However, the lack of tree location within a patch limits the accuracy of these models regarding competitive interactions between trees and tree selection strategies by forest managers. In contrast, spatially-explicit individual-based models make possible a detailed and completely flexible representation of stand structure and management (Pacala *et al.*, 1996; Pretzsch *et al.*, 2002; Kunstler *et al.*, 2013; Coates *et al.*, 2003; Yasuda *et al.*, 2013). We therefore privileged the use of a spatially-explicit individual-based approach. This enabled a more satisfactory modelling of the impact of thinning and harvesting options regarding individual tree selection, based on species and sizes, as well as spatial arrangement of selected trees.

A second requirement was to represent adequately competition among adult trees and between adult trees and regeneration stages (poles and seedlings) to give the forest stand a coherent collective behaviour. We hypothesized that light constituted the main resource that was structuring the asymmetric competition between trees, due to the strong vertical heterogeneity in uneven-aged stands (Schütz, 1997). The effects of other environmental variables on competition between trees were not modelled explicitly. They entered indirectly in the model through the modelling of demographic processes. To model competition for light, we rejected indexes based on simple combinations of size and distance to neighbouring trees (Uriarte *et al.*, 2004; Kunstler *et al.*, 2011; Gourlet-Fleury *et al.*, 2005; Biging and Dobbertin, 1995; Dreyfus, 2012) because we thought they were unlikely to deal correctly with the strong variations of slope, aspect, neighbour size and aggregation that characterise mountain forests. Various models represent explicitly competition for light with different levels of detail (Wyckoff and Clark, 2005; Groot, 2004; Bartelink, 2000; Ligot *et al.*, 2014 (in press)) while other models have adopted a mixed approach combining light above seedlings and competition indexes for adult trees (Canham *et al.*, 2004; Coates *et al.*, 2003; Kunstler *et al.*, 2013). We used a 3D sub-model of competition for light that calculated simultaneously individual tree light interception and light under canopy (Courbaud *et al.* 2003). This sub-model enabled to deal correctly with stand heterogeneity and to treat both competition among adult trees and competition between adult trees and younger stages consistently. It further enabled to analyse the impact of management on the spatial distribution of the light resource.

A third requirement was to represent adequately the different demographic processes that take place simultaneously in uneven-aged stands: growth, regeneration, and mortality. Several models decompose individual tree growth in detailed physiological processes (Fontes *et al.*, 2010) or modulate light-dependent growth by climate and soil effects (Lexer and Honninger, 2001; Pretzsch *et al.*, 2002; Kimmins *et al.*, 2008; Bugmann, 2001b). As we were interested primarily in understanding the relations between stand structure and dynamics, we decided to rely on simple empirical functions and to hide environmental effects in demographic process parameters. We hypothesised that a simple relation to radiation interception would be sufficient to represent adequately the response of individual tree growth to variations of ontogeny (size and age) and to variations of local competition (Groot, 2004). But we also hypothesised that individual effects would be necessary to represent the huge heterogeneity of tree shapes and the variability of tree response to light (Clark *et al.*, 2010; Clark *et al.*, 2011). To avoid complications in regeneration stages, several authors model directly the apparition of small tree recruits (Shuman *et al.*, 2013 (in press); Bugmann, 2001b; Rüger *et al.*, 2007). However, this approach seemed over-simplistic in our case as it neglects all the events that can occur between the times of seed production and small tree recruitment, often separated by several decades in mountain conditions. Complex models of seed production and seedling development have proved very

interesting to understand the dynamics of unmanaged or uneven-aged forests but require huge data sets (Pacala *et al.*, 1994; Clark *et al.*, 2004). We hypothesised that an intermediate approach based on a combination of simple relations describing the response of seed production, seedling survival and sapling growth to adult tree cover and irradiance under canopy would be sufficient to represent adequately the response of regeneration to variations of management. Mortality was the third demographic process that was required in the model for three reasons. First, the simulation of unmanaged forests gives interesting reference points of forest dynamics. Second, minor natural disturbance events frequently disturb management schemes in mountain forests. Third, some dead trees are not harvested and should be taken into account specifically in simulations, for example when there is an interest for the preservation of biodiversity. Many models relate a probability of mortality to tree size and increment, as proxies of ontogeny and tree vitality (Vieilledent *et al.*, 2010a). However we lacked data of dead tree past growth, and we hypothesised that a model of mortality based on tree size and local competition would be an efficient alternative.

2.2 Initial Calibration using tree and patch level data

The equations of the different processes of the model were calibrated separately through several studies based on data sets coming from mixed spruce-fir forests located in the upper montane elevation belt in the Alps.

The allometric equations were calibrated on six plots located in the French, Italian and Swiss Alps (800 -- 1800 m), measured twice at several years of interval (Vieilledent *et al.*, 2010b) (for a total of 450 to 800 trees for each data set, depending on the species and allometry studied). The default parameter values retained for the simulation model were those corresponding to a plot located in the forest of Queige (1358 m, Savoy region, Northern French Alps) representing especially well a natural balanced mixture of spruce and fir.

The radiation interception model was calibrated on a plot located in the forest of Les Arcs (1580 m, French Alps) over field estimates of irradiance at the ground, based on 24 hemispherical photographs sampling a variety of light conditions (dense canopy, clear canopy, gap edge, gap centre)(Courbaud *et al.*, 2003).

The growth equation was also calibrated on the Queige forest plot (Vieilledent, 2009). 85 spruce trees and 77 fir trees were cored to reconstruct individual annual increments over 25 years, from 1977 to 2001. The allometric equations and the radiation interception model were used to reconstruct the 3D structure of the stand and the radiation intercepted by each tree for each of these 25 years. A random individual and temporal effects model was then calibrated on the radiation-increment data series.

The calibration of the mortality model required a larger data set, to include a sufficient number of dead trees. We used data from the French National Inventory (IFN), representing 1875 living and 213 dead trees scattered among 15 m radius plots spread in the Savoy department in the French Alps. Past increment could not be used as a mortality predictor as it was not recorded for dead trees in IFN data. In addition, the IFN plots were too small to calculate reliably individual tree light interception. We then modelled mortality as a function of tree dbh and of a simple competition index: the basal area of trees larger than the subject within the 15m radius plot.

Regeneration data were also difficult to collect because several decades usually occur between seed production and recruitment of trees of a significant size (recruitment size is usually set at a height corresponding to a dbh of 7.5 cm in the model). Strong seedling mortality occurs during this long time, making the links between the different regeneration sub-processes - seed production and dispersion, seedling growth and survival- hard to disentangle. It is however important to keep track of these sub-processes in a simulation model to properly reproduce the dependencies and delays between changes of stand structures produced for example by silvicultural operations, and the recruitment of adult trees several years later. Data from a long term observation device conducted in Bavaria, Germany (Burschel *et al.*, 1992) from 1976 to 1986 were used to analyse separately, first the relation between adult tree basal area and seedling production and, second, the relation between irradiance on the ground and seedling survival. The relation between sapling growth and irradiance was modelled based on a data set from (Stancioiu and O'Hara, 2006) in central Europe. As regeneration density depends on environmental conditions, we corrected the “Bavarian” model predictions using 10 years-records of the number of trees recruited in 8 mixed spruce-fir plots located in the Northern French Alps montane elevation belt.

In the end, despite the heterogeneity of the different data sets we used, every process in the model was calibrated empirically with data coming from spruce-fir mixed stands of the upper montane level in the Northern French Alps.

2.3. Qualitative evaluation of the model ability to simulate population patterns

The simulation model Samsara2 has been implemented in the simulation platform Capsis (Coligny (de) *et al.*, 2003; Dufour-Kowalski *et al.*, 2012), that provides many tools making possible the simulation of stand evolution over time, the description of management schemes and the visualization of simulation results.

We qualitatively evaluated the ability of the model to make coherent stand patterns emerge from individual tree interactions by testing three contrasted management scenarios on our reference plot (Queige forest) during 500 years. In the first one, we simulated the development of a stand without any management or disturbance. The objective of this scenario was to check that the

aggregation of individual tree behaviours produced a reasonable forest stand development. We verified that global stand characteristics, such as basal area, density and diameter distributions remained within reasonable orders of magnitude compared to observations in natural spruce-fir forests (Motta *et al.*, 2011; Korpel, 1982; Leibundgut, 1982; Ott *et al.*, 1997). We simulated the two other scenarios using the uneven-aged management algorithm presented in Lafond *et al.* (2014). In the second scenario, we simulated individual tree selection every 10 years. Harvested trees were selected randomly within the subpopulation of trees of dbh larger than 52.5 cm in order to reach a harvested basal area of 6 m²/ha at each intervention. The objective was to check that the model simulated well the differences of response of spruce and fir to changes of stand density. In the third scenario, we simulated group selection cuttings every 10 years. Harvested trees were selected as groups of 1000 m² within a 1 ha stand, targeted on areas with the highest densities of large trees. All the trees of a group were harvested, independently of their size. The number of groups was adjusted by the selection process in order to reach the target harvested basal area (6 m²/ha). The objective of this third simulation was to test whether the model represented correctly the spatial dynamics that arises from group selection and the effect of spots of high light within a stand on spruce and fir populations.

2.4. Quantitative evaluation or corroboration

A quantitative evaluation was conducted to assess the ability of the model to make reliable quantitative predictions. We used historical data to simulate retrospectively the development of 22 forest stands over 50 years and compared predicted final stand characteristics to field observations. For the Queige forest, the French National Forest Office provided stand inventories (number of trees per species and dbh class, above 17.5 cm) in 1931, 1949 and 1980, and annual records of tree removals. These data were especially interesting because data providing information on stand stocking and structure on such long periods are scarce (Csillery *et al.*, 2013). However, management interventions were described only by the total stem numbers and volumes marked either as salvage or fresh wood cuts, for each stand and year, but without information on the sizes of cut trees. Inventories did neither include information on regeneration (saplings and poles) nor spatial distribution of adult trees. All adult trees were measured in 1931 and 1949 but data provide only their distribution by species and dbh class. The 1980 inventory was statistical, based on one sampling plot of 5 acres per ha. We had thus to make complementary hypotheses to generate initial stands and simulate harvests with all the details required by the model.

We generated initial stands in 1931 by creating a list of trees of dbh larger than 17.5 cm corresponding to observed distributions. Tree coordinates were simulated so that stand spatial structure mimicked the spatial pattern of a reference experimental plot. Having no information about saplings in the forest inventories, we hypothesized that they were in balance with the adult stands. At

the beginning of a simulation, the regeneration sub-model was run during 100 annual iterations without any evolution of the adult stand. The processes of fecundity, seedling survival and sapling growth produced progressively seedling and saplings in all size classes with a spatial distribution in agreement with the irradiance map calculated under adult canopy. Saplings passing the adult recruitment size were simply eliminated during this phase. After about 100 years, the number of seedlings and saplings stabilised and we considered this preliminary phase as finished. The full simulation process, including adult stand evolution was then launched.

We used the “NV Thinner algorithm” described in (Lafond *et al.*, 2012) to select individual trees to harvest, in agreement with the total number and total volume of harvested trees reported in the historical records and the predicted diameter distribution before harvest. (Lafond *et al.*, 2012) have demonstrated that tree selection is efficiently constrained by these three conditions and that the algorithm simulates consistent harvesting diameter distributions.

A command program was developed on the Capsis software platform (Coligny (de) *et al.*, 2003; Dufour-Kowalski *et al.*, 2012) to run automatically the simulations. We ran all simulations with demographic parameters set to their mean estimated value. Parameters were then identical for every stands and uncertainties were not taken into account. 100 replications were done for each stand, in order to take into account the stochasticity of different processes in the model (mortality, seedling survival, individual effects in allometries and growth).

We assessed the predictive capacity of the model by comparing different characteristics of predicted vs. observed stands after 50 years of simulation: basal area (G, m²/ha), density (N, t/ha), quadratic mean diameter (Dg, cm), composition (MixR, % of spruce over total basal area), size diversity (GiniG, Gini index on individual basal areas (Duduman, 2011)). We also compared diameter distributions using Chi-square values as a measure of the distance between distributions (Reynolds *et al.*, 1988). We calculated Chi-squares grouping trees in only three size categories (small, medium and large trees) to avoid biased estimations due to low frequency classes. We made the test using either the distribution averaged over 100 simulation replicates or each replicate distribution. In the first case the test gave a binary result: whether the average predicted distribution could be considered similar to the data or not. In the second case, we calculated the percentage of predicted distribution replicates that could be considered similar to the data. In both cases we compared the predicted distributions to the mean observed distribution calculated from the field statistical inventory sample plots.

2.5. Sensitivity to parameter uncertainty

Sensitivity and uncertainty analysis techniques consist in studying the impact of variations of input parameters on output variables (Saltelli *et al.*, 2008). They are commonly used to detect influential parameters, assess the effect of input parameters uncertainties on model predictions, detect potential interactions between parameters and check the global consistency of a model. These analyses can be conducted in many different ways and their results depend heavily on the parameter ranges and simulation conditions explored. Here, we decided to analyse the effect of the demographic parameters uncertainties on retrospective simulation predictions including past management history.

We assessed the sensitivity of 7 output variables (describing stand stock, structure and composition) to 42 demographic parameters (21 per species) and initial state (2 factors, 4 initial stands). We sampled demographic parameters within their 95% calibration confidence intervals, except for allometric and growth individual effects, which took only two levels (with/without individual effect). We chose four initial stands to represent variations along 2 axes (cf. Appendix C for more detail) : an axis of stand heterogeneity (IS_F1), opposing mixed uneven-aged stands (P36 and P38) to spruce dominated relatively even-aged stands (P26 and P28); and a second axis representing density (IS_F2), opposing high density stands (P28 and P39, basal area around 40 m²/ha) to low density stands (P26 and P36, basal area = 30 m²/ha). In the experiment design, each of these four stands was associated with its own management history.

Several global sensitivity techniques are available (cf. Appendix C), differing greatly on the number of simulations required. As each of our simulations took several minutes of computing time, we chose a method requiring a limited number of simulations: the Morris method (Morris, 1991; Campolongo *et al.*, 2007). This screening technique samples large factorial spaces efficiently by moving from one combination of parameters to another making one-at-a-time (OAT) discrete jumps (i.e. only one parameter is changed at each jump). The factorial space is explored along r trajectories of $(p+1)$ steps, p being the number of parameters. A number of trajectories $r=100$ appeared a good compromise given model's stochasticity and computation time (see Appendix C), with an experiment design of $r*(p+1) = 4500$ combinations of parameter values. The number of levels was set to 4 for demographic parameters and 2 for individual variability and initial state factors. We used the *morris()* function of the R package “*sensitivity*” (Pujol *et al.*, 2012; R Core Team, 2012) to generate the experiment design and analyse simulation outputs. For each trajectory, the impact of the variation of a parameter on a given output is called an “elementary effect”. The elementary effects calculated on the different trajectories are synthesised by the mean of their absolute values μ^* , and their standard deviation σ . High values of σ indicate either that the parameter has a non-linear effect on the output or act in interaction with other parameters. We combined these two indices into a single sensitivity index,

as suggested by (Ciric *et al.*, 2012a), that enabled to rank the factors by order of influence on each output variable. The analysis was performed for the seven response variables used in the quantitative evaluation, and the sum of the ranks obtained for all output variables was used to define the global rank of each input parameter (see Table 1). Moreover, complementary graphical analyses of the distribution of the effects in the μ^* - σ space (see Appendix C) enabled groups of factors to be identified, from very influential to low or non-influential.

2.6 Partial recalibration by inverse modelling

We used Approximate Bayesian Computation (ABC) (Beaumont *et al.*, 2002) to recalibrate the model using the historical data collected for the 22 stands of the Queige forest. We used the sensitivity analysis results to select the most influential parameters and the initial calibration results to define prior distributions. We centred prior distributions on mean parameter initial calibration estimates, but chose rather wide distribution widths (± 5 SE of the initial calibration estimates) in order to let the ABC process explore largely the parameter space. The ABC built parameter posterior distributions, based on the distance between predicted and targeted summary statistics in the multidimensional space consisting of tree densities in 5 cm dbh classes after 18 and 50 years of simulation (years 1949 and 1980).

Our ABC calibration procedure relied on 4 steps: we sampled randomly 5,000 parameter values in their prior distribution; we ran retrospective simulations of the stand dynamics (as in the quantitative evaluation) for each parameter set; we selected the 5% simulations which fit best inventory data collected both in 1949 and 1980; we then extracted the parameter values of these simulations to compute posterior distributions. More details about this recalibration method, in particular the selection of the most influential parameters and the number of simulations runs, as well as methodological refinements for parameter sampling and posterior estimation are available in (Lagarrigues *et al.*, (submitted)). Once this recalibration was done, we ran 100 new retrospective simulations using the median values of the posterior distributions. We then compared the results of these simulations to those obtained in the quantitative evaluation.

3. Results

3.1. Initial calibration using tree and patch level data

Equations representing the different processes of the model as well as parameter estimates are presented in Appendix A and on Figure 1. The list of parameters and their estimates is also presented in Table 1.

Allometries

A specific work on allometric relations has been presented in (Vieilledent *et al.*, 2010b). The relation between tree height and dbh appeared as a sigmoid relation (Figure 1a). As measures were repeated twice for each tree, we could include individual effects in the model, i.e. separate the variability in tree height unexplained by dbh but consistent for an individual tree from the residual unstructured variability. The maximum height mean estimate was significantly higher for spruce (95% confidence interval of 33-36 m), than for fir (25-29 m). However, the variance of individual effects was high, indicating strong variations among individual trees of a same species. 95% of individual maximum heights were thus comprised between 28 and 42 m for spruce trees and between 19 and 38 m for fir trees. Both species participated to the upper canopy in mixture.

Crown base height increased linearly with height and the slope of this relation was not significantly different among species (Figure 1b). The self-pruning process appeared comparable for both species in these stands. Individual effects produced large variations within a species and a large overlap among species.

Crown radius increased with dbh as a convex power function (Figure 1c). The mean relations obtained for both species were not significantly different. Individual effects once again produced large variations within a species and a large overlap among species. For a dbh of 60 cm, 95% of individual crown radii were thus comprised between 2.27 m and 6.70 m for spruce and between 2.48 m and 7.61 m for fir.

Radiation interception

Following (Courbaud *et al.*, 2003) we fixed the transmission coefficient within tree crowns to 20% for both species. (Ligot *et al.*, 2014 (in press)) have shown that in uneven-aged stands local irradiance is much less sensitive to this parameter than to the spatial distribution and size of trees and we did not recalibrate this parameter for the present study. In the plot of Queige, used to calibrate the growth equation, the mean radiation intercepted by a tree was 50 098 MJ/yr but the distribution of

interceptions was highly skewed, with many trees intercepting small radiation amounts and few trees intercepting high radiation amounts, up to 300 000 MJ/yr. For both species, both the mean and the variability of intercepted light increased exponentially with tree dbh. Small differences appeared among species in this relation, despite the differences of crown allometries. In this stand, the distribution of irradiance, calculated on a plane surface under canopy, was bell shaped with a mean of 9.77 % of above canopy light and a standard deviation of 3.90 %. This is coherent with the fact that the plot was fully stocked with no gap larger than 100 m².

Growth

Individual tree growth in basal area (tree section at height 1.30 m) appeared simpler to model than growth in dbh (tree diameter at height 1.30 m) and we focused on the former as both variables are directly related (Vieilledent, 2009). Individual tree annual basal area increments, deduced from increment cores in the Queige forest plot, increased as a power function of the radiation interception calculated for the corresponding years (Figure 1d). The convexity of the response indicates that trees intercepting more light, (i.e; trees with larger crowns or suffering from less competition) were less sensitive to changes in light environment than trees intercepting little light. Mean responses were rather close for both species, but spruce tended to grow a little slower than fir at low levels of radiation interception and faster than fir at high levels of interception. The crossing of the responses was at 60 000 MJ/yr, corresponding to trees of dbh about 40 cm. However, individual effects were very high for both species, leading to a very large overlap of individual tree responses among species. For an annual radiation interception of 150 000 MJ/yr (corresponding to trees of dbh about 60 cm), 95% of individual basal area increments were thus comprised between 3.80 and 120.65 cm²/year for spruce and between 4.53 and 75.12 cm²/year for fir. Not only some exceptional trees could grow much faster than the others at comparable light levels, but these trees also responded much more to variations of light environments. In contrast, some trees also displayed very small increments and little response to variations of light environment.

Regeneration

On the regeneration data coming from the Bavarian experiment, we observed that the production of viable seeds increased with the basal area of adult trees of the same species. As few data were available, we assumed the simplest relation as possible, namely a linear relation with a null intercept. For a similar basal area, spruce produced significantly more seeds than fir, despite the high uncertainty of the relationships.

Seedling survival during the first ten years of the Bavarian experiment showed a maximum at intermediate light levels, around 60% full light for both species (Figure 1f). At high light levels, seedling survival diminished, probably for various reasons directly or indirectly correlated to light (vegetation competition, browsing ...). Seedling survival was much higher for fir than spruce at all levels of lights in the Bavarian conditions. The uncertainty of the mean responses appeared very small, and was probably underestimated because of the small number of data points and of their large scale (mean stand responses) in the data set.

To adapt the model to the Alps, we compared observed tree recruitment at dbh 17.5 cm in mixed observation plots in the Alps to predictions made when using the seed production and seedling survival models calibrated in Bavaria. The relation appeared quite linear, indicating that it was possible to convert one into the other through a correction factor. However, this correction was strong: the flux of tree recruits in the Alps was about 100 times smaller than the flux of 10yr seedling predicted for Bavarian conditions. The correction included both the change of environmental context and the mortality between seedling and recruitment stages, making the modelling of sapling survival unnecessary. The correction was more severe for fir than for spruce, implying that the survival advantage of fir that had been detected in the Bavarian data was reduced when considering tree recruitment in the Alps, in agreement with a higher altitude favouring spruce in the Alps. Applying this correction factor directly to the seed production process, we obtained a relation between sapling production in the Alps and conspecific basal area (before the sapling survival process) (Figure 1e).

We needed a sapling growth model to simulate the time lag between seed production and recruitment of small trees. On the data provided by (Stancioiu and O'Hara, 2006), seedling relative height increment increased with light as a convex response (Figure 1g). Spruce and fir had about the same relative height growth at full light, around 15%/year. However, for lights lower than 50%, mean fir relative increment was significantly higher than mean spruce relative increment.

Adult Survival

We observed on the mortality records coming from the National Forest Inventory plots that the annual probability of survival responded to tree dbh and to local competition. In the data set, adult annual survival probability was always very high: more than 99% for both species. Survival increased with dbh and decreased with competition. At comparable conditions of dbh and competition, differences of survival among species were usually not significant. Large dead trees were extremely rare in the data set, which led to an unrealistic asymptote of 100% survival for very large trees. To avoid simulation problems due to trees that could remain by chance endlessly in the simulation, we set empirically a survival limit curve that diminished rapidly for large trees. Literature data reporting

maximum dbh observed for spruce and fir (Bugmann, 1996b) were used to estimate a range for realistic maximum dbh defined by a minimum D_{max} , a mean D_{max} and a maximum D_{max} . The survival limit curve was defined as to limit the survival probability to 90% when tree dbh reached the minimum D_{max} (150 cm for fir, 100 cm for spruce), to 40% tree dbh reached the mean D_{max} (183 cm for fir, 166 cm for spruce) and 0% when tree dbh exceeded the maximum D_{max} (250 cm for fir and spruce). We combined the models by using a survival probability corresponding to the minimum between the model fit on data and the survival limit curve (Figure 1h). However, in simulations of managed forest stands, most trees either die or are harvested before they are concerned by the survival limit curve.

Process level synthesis

We calibrated a total of 21 parameters per species to describe the different allometric relations and demographic processes implemented in Samsara2 (Table 1). As hypothesised in the model design step, the different processes could be clearly related to tree size and to the distribution of the radiation resource among trees and between the canopy and the regeneration strata. However, uncertainty was high on most parameters (Table 1). Moreover, strong individual effects in allometries and growth showed that tree species, size and access to resources explained only a small proportion of the variability found in a forest stand. This questioned the predictive power of a model combining the different processes.

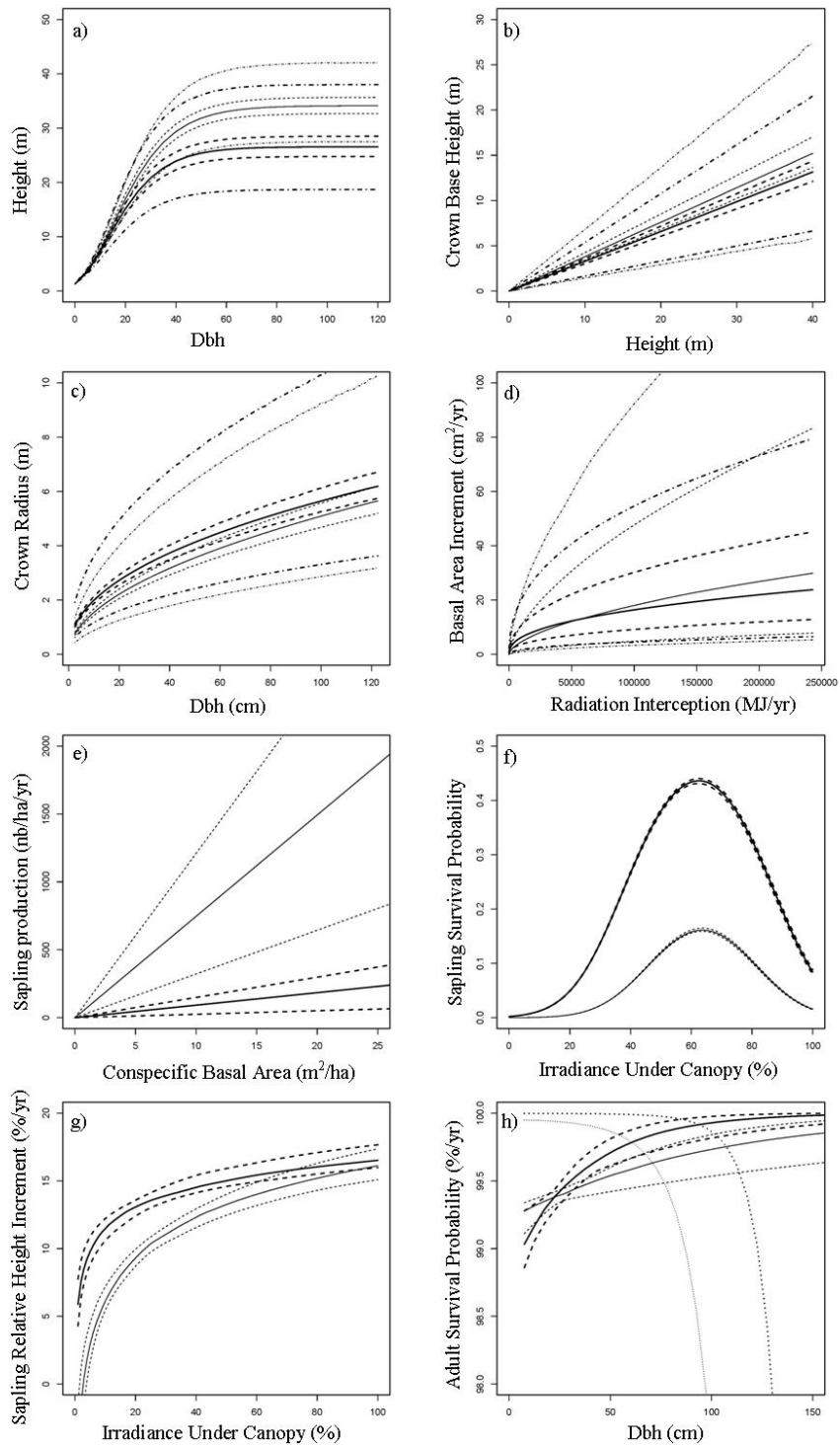


Fig. 1 Demographic processes simulated in the model Samsara2.

This Figure represents height demographic and allometric relations: a) Allometry between dbh and total tree height; b) Allometry between crown base height and total tree height; c) Allometry between crown radius and dbh; d) Relation between individual tree annual basal increment and radiation interception during the vegetation season; e) Relation between sapling production and conspecific basal area, adapted to the Alpine context; f) Relation between sapling survival probability and irradiance under canopy; g) Relation between sapling annual relative height increment and irradiance under canopy; h) Relation between adult survival probability and dbh. Thin lines represent Spruce and thick lines represent Fir. Plain lines represent the mean relation, while dashed lines represent the 95% confidence interval of the mean, and dotted-dashed lines the 95% confidence intervals of individual effects.

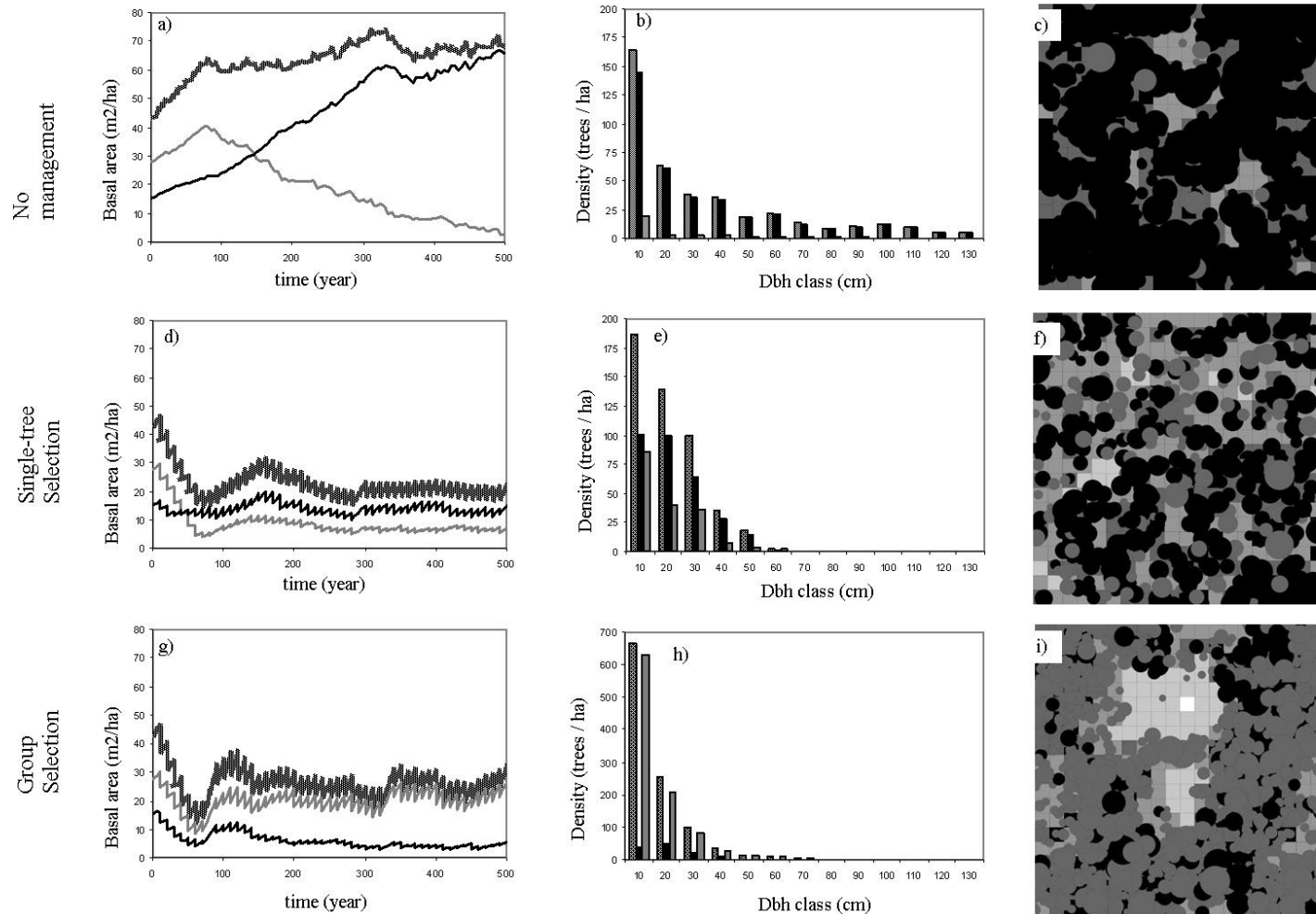


Fig. 2 Evolution of the reference plot of Queige during 500 years, for three management scenarios.

The left part of this Figure shows the evolution of stand basal area over time without management (a), with individual tree selection (d) and with gap selection (g). The middle part presents the distribution of trees per dbh class at year 500 for the scenarios without management (b), with individual tree selection (e) and with gap selection (h). For these two series of graphics, thick grey dotted lines or bars represent all species, while black lines and bars represent fir and grey lines or bars represent spruce. Note that the scale is different among Graphs because of the high effect of group selection on pole density. The right part of this Figure reveals crown projections and irradiance under canopy at year 500 without management (c), with individual tree selection (f) and with gap selection (i). Black disks represent Fir trees, and grey disks represent Spruce trees. The background grey squares represent levels of irradiance under canopy, which lighten when irradiance increases.

3.2. Qualitative evaluation

The three test simulations made with contrasting management scenarios produced contrasted stand dynamic patterns.

In the first scenario, representing stand development without management, stand basal area (sum of tree sections at breast height, a measure combining stand density and tree size) increased to reach 60-70 m²/ha after about 100 years (Figure 2a). This value is higher than the 45-50 m²/ha usually observed in balanced natural spruce-fir forests but less than the maximum reported by several authors which is up to 70-110 m²/ha (Motta *et al.*, 2011; Assmann, 1970; Korpel, 1982; Leibundgut, 1982; Mayer and Ott, 1991). The relative stabilization of basal area indicates that a reasonable balance between demographic rates was reached. The differences of demographic parameters among species translated in their respective behaviour. Spruce increased only during 75 years before decreasing steadily whereas Fir basal area increased steadily over 500 years before stabilising (verified on 1,000 years simulations, not shown). A succession process among species occurred, logical with the higher shade tolerance of fir than spruce. The final state of the stand was a rather closed canopy under which only fir seedlings could survive. The dbh distribution after 150 years took a reverse J-shape (Figure 2b), as expected in a balanced natural forest (Motta *et al.*, 2011; Assmann, 1970; Korpel, 1982; Leibundgut, 1982; Mayer and Ott, 1991). The spatial distribution of trees was also in agreement to observations made in natural stands: large trees were distributed rather randomly in the stand, whereas seedlings were preferentially clumped in gaps where light was available (Figure 2c).

In the second scenario, single-tree selection, harvests every 10 year produced a decrease of basal area that stabilized around 20-25 m²/ha after 300 years (Figure 2d). This value is reasonable as balanced uneven-aged managed stands are usually around 20-30 m²/ha, depending on the harvest regime (Schütz, 1997). The canopy, frequently opened by harvests, did not intercept as much radiation as in the previous scenario. As a consequence, irradiance under canopy stabilised at intermediate levels, compatible with the survival of seedlings of both species. The higher fecundity of spruce was balanced by the higher sapling survival of fir in these conditions. The dbh distribution after stabilization took a steep decreasing shape, in relation to the absence of trees larger than 60 cm compensated by the development of intermediate size trees (Figure 2e). The spatial distribution of trees was random (Figure 2f).

In the third scenario, group selection, basal area stabilised around values of 25 m² (Figure 2g), close to recommendations for mountain forests (Gauquelin and Courbaud, 2006). A balance between species was still set up, but this time spruce dominated fir largely. The model simulated efficiently spots of high light under canopy gaps, and spruce benefitted directly from these spots, in agreement with its higher fecundity and survival at high light. The number of poles (smaller trees of dbh between

7.5cm and 17.5 cm) in the stand was much higher than in the previous scenarios as a consequence of high sapling survival in gaps (Figure 2h). The spatial structure appeared clearly clamped with dense areas opposed to gaps (Figure 2i).

In these three simulations, the model produced community patterns that appeared both logical and qualitatively reasonable. Interactions among trees regulated the development of the stand. Differences of species responses to light translated coherently in community patterns. This result underlined a potential for interesting model applications. However at this step, we still did not know to what extent time scales and simulated stand structures were quantitatively realistic.

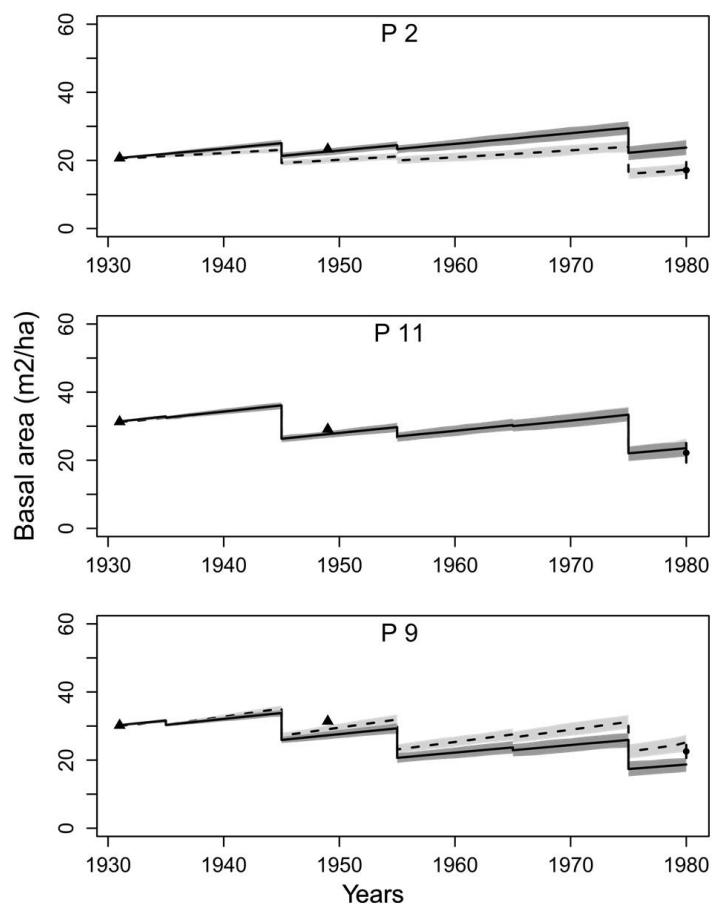


Fig. 3 Evolution of predicted stand stocking during retrospective simulations and comparison to observed stocks, for a selection of plots.

This figure presents the evolution of the mean predicted basal areas and its 95% confidence interval over time, in retrospective simulations. These values are compared to observations coming from two “full inventories” (all trees measured within a stand - *triangles*; 1931 and 1949) and one “statistical” inventory (trees measured only on stand subplots - *circle*; 1980), associated with the related standard errors of the mean (*vertical black ticks*). Plain lines and dark grey areas correspond to the quantitative evaluation after initial calibration, while dotted lines and light grey areas correspond to evaluation after recalibration by inverse modeling (see §3.5)

3.2. Quantitative Evaluation

The simulations of past management scenarios and their comparison to stand level observations provided more quantitative indications on model performance. The predicted dynamics of stand basal area remained within the neighborhood of the values estimated by field inventories in 1949 and 1980 for most stands (Figure 3). Model predictions underestimated basal areas in 1949 for almost all stands (- 3.1 m²/ha in average), but this tendency disappeared in 1980. After 50 years of simulation, the mean difference between predicted and observed basal area was + 0.96 m²/ha, corresponding to a bias of 6.9%. (Figure 4-c), but the difference was non-significant for 19 stands over 22 (t-test with 5% confidence, Appendix B).

The average predicted yield (4.3 m³/ha/year), was close to the average observed yield, calculated from inventories and harvest reports (4.1 m³/ha/year). However, differences of predicted yields among stands (3.8 to 4.9 m³/ha/year) were much smaller than differences among observed yields (2.3 to 5.6 m³/ha/year) (Figure 4a), in agreement with the fact that we used the same parameter values for every stands despite slight differences of environment conditions (altitude, soil, aspect).

After 50 years, the model overestimated stem density slightly in average (+5.4 tree/ha ~ +8.8%) (Figure 4-b). The difference was not significant for 18 stands over 22 (Appendix B), but a significant underestimation occurred for 3 stands (Stands n°27, 28 and 36).

The mean difference between predicted and observed quadratic mean tree diameter D_g after 50 years was rather low (- 0.2 cm), but significant bias appeared in either one direction or the other for half of the stands (Figure 4-d). Overestimations were usually linked to an excess of large trees, as revealed by the analysis of diameter distributions (e.g. P2, Figure 5), while underestimations were due to a lack of large trees (Stand n°9 in Figure 5) and/or an excess of small and medium trees. These biases may thus be caused by a bias in individual tree growth, a bias in large tree mortality (often compensated by the influence of large trees on density of small tree density) or to an inadequate selection of harvested trees, with a possible under-selection of large trees in some case.

The model either over- or under- estimated the Gini diversity index for all stands (GiniG, Figure 4-e), with a mean bias of + 4.9 % (mean difference of + 0.07). Higher Gini values could be linked to higher density of large trees (e.g. stand n°2, Figure 5) or an excess of small trees (e.g. P11, Figure 5), highlighting either excessive recruitment, slow small tree growth or insufficient small tree mortality.

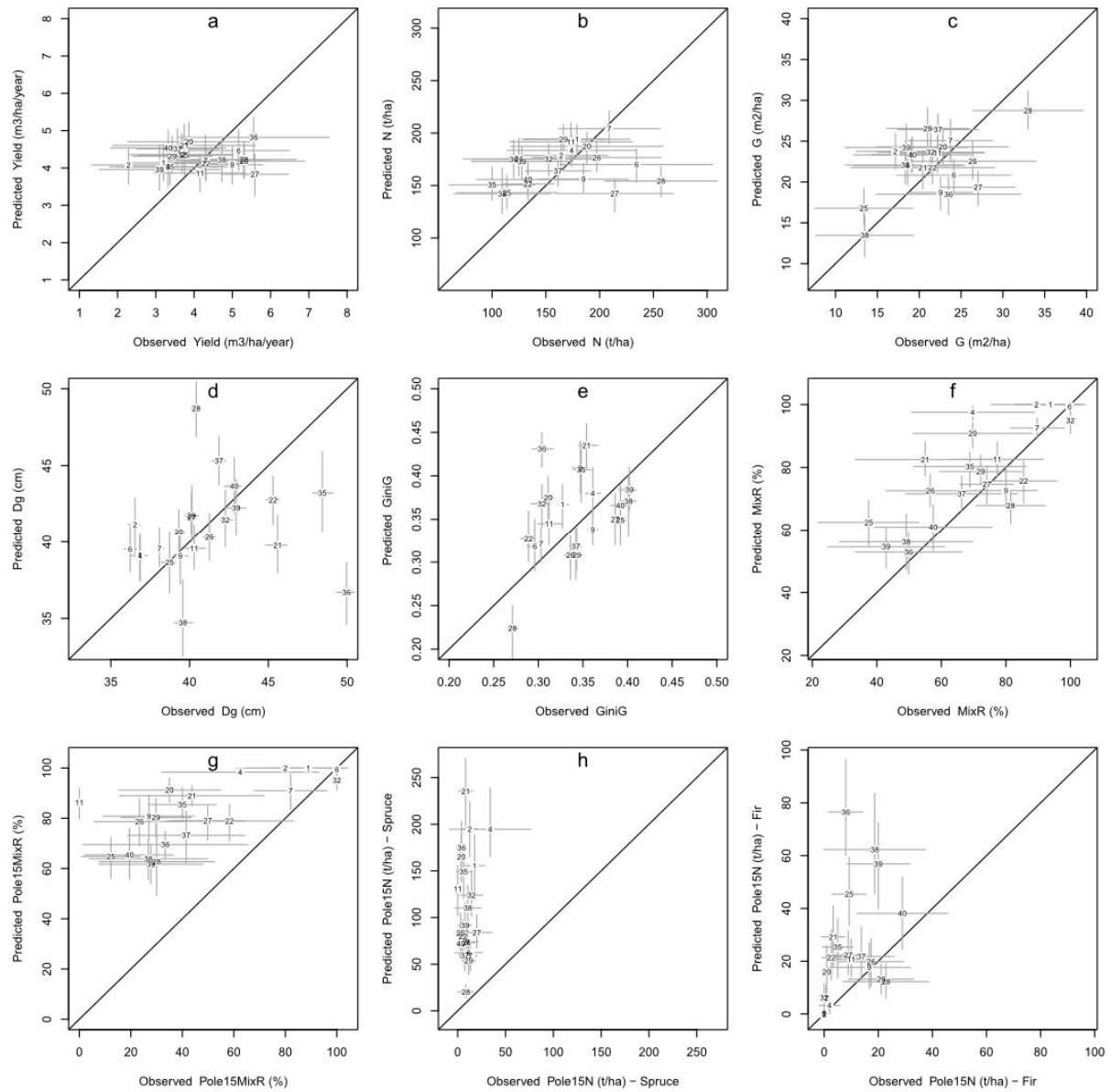


Fig. 4 Comparison of predicted vs observed stand yield and final structure.

This figure compares predicted (y) vs observed (x) values for stand volume increment (Yield, in $\text{m}^3/\text{ha}/\text{year}$ between 1931 and 1980) and eight final stand structure characteristics (in 1980): stem number (N , trees/ha); basal area (G , m^2/ha); quadratic mean diameter (D_g , cm); diameter diversity, estimated by the Gini index on individual basal areas (GiniG, no unit); spruce proportion over total basal area (MixR, %), Spruce proportion over total high pole numbers (i.e. trees of dbh class 15cm) (Pole15MixR, %); and high pole density for spruce and fir (Pole15N-Spruce and Pole15N-Fir, trees/ha). Values are indicated for each stand, with *stand number* positioned at coordinates corresponding to the mean observed (x) and mean predicted (y) values. Grey bars indicate 95% confidence intervals of predictions (*vertical bars*) and observations (*horizontal bars*).

The comparison of the species mixing ratio (MixR) revealed a slight overestimation of the proportion of total basal area made of spruce (+7.1% in average), which was however significant for 5 stands only, although we also observed a significant underestimation for 2 stands (stand n°28 and 32, Figure 4-f). The strongest biases were observed for stands having very low initial fir proportions (e.g. stand n°4, with < 2% of fir over total initial basal area) that were not compensated by fir immigration in the simulations.

Regarding regeneration, we detected a systematic overestimation of the total number of high poles (dbh class 15cm; +113.8 t/ha for Pole15N, see Appendix B), but the predicted numbers of poles still remained in ranges that seem reasonable (50-350 poles/ha) compared to what is usually reported in uneven-aged stands (Gauquelin and Courbaud, 2006). This prediction bias was most likely due to an overestimation of spruce regeneration: Spruce high poles were indeed over-estimated in all stands but P28 (Pole15N-Spruce, Figure 4-h), with a mean difference of +101.1 trees/ha; while model predictions were better for Fir (Pole15N-Fir, Figure 4-i), with a mean difference of +13.8 trees/ha only, and non-significant differences for 10 stands. This strong Spruce regeneration resulted in a pole strata mostly composed of spruce and thus a quasi-systematic overestimation of the Spruce proportion (+35.6% in mean), as revealed by Figure 4-g.

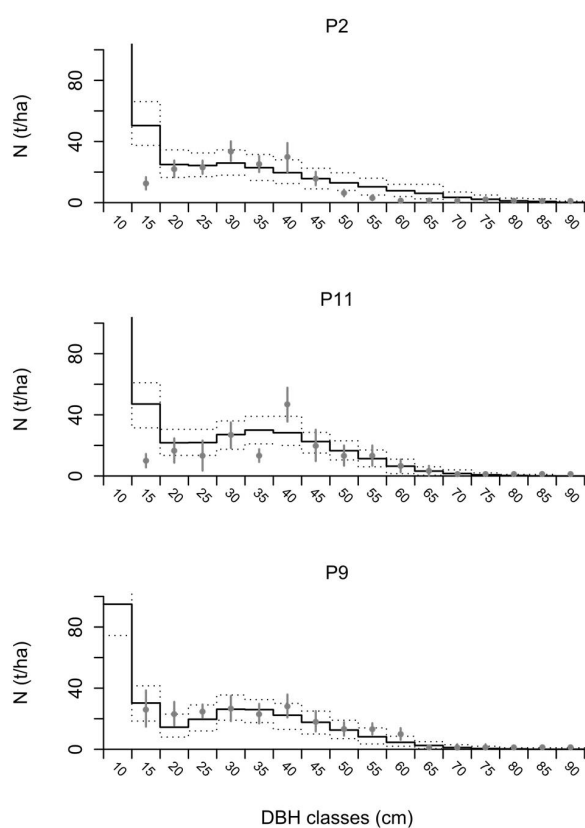


Fig. 5 Comparison of predicted and observed diameter distributions, for a selection of plots.

This figure presents a selection of final diameter distributions (in 1980) -same stand selection than in Figure 3-. It compares the mean predicted distribution (*solid line*) and 95% confidence intervals (*dotted lines*) to the mean observed distribution estimated from the 1980 inventory (*grey circles*) and the related standard errors of the mean (*vertical grey bars*).

Finally we used Chi-square tests to compare for each stand either the predicted size distributions averaged over 100 simulation replicates or each replicate distribution to the observed distributions in 1980 (Appendix B). The average predicted distribution could be considered as identical to the observed one for only 7 stands (Stand n°1, 4, 7, 9, 11, 20 and 32). For these 7 stands, more than 42% of the predicted replicates could be considered as identical to the observed one, and this percentage reached 74-80% for 3 of them (Stands n°7, 9, and 20). The type of discrepancies found in the other stands was very variable from one stand to another and the only recurring result seemed to be an overestimation of medium sized trees (in 11 stands), which partly explained the underestimation of the quadratic mean diameter D_g detected for some stands (e.g. Stand n°21, 22, 35, 36, 38). The most extreme cases were stands n°28 and n°36, the first one due to a very strong underestimation of small and medium trees and an overestimation of large trees, which resulted in a high predicted D_g , while stand n°36 presented the opposite pattern.

This quantitative evaluation step indicated that the model provided reasonable quantitative predictions of average stand dynamics. However, it outlined a diversity of dynamics among stands underestimated by the model. Moreover, it showed that the model had difficulties in some cases to predict correctly the details of stand structure after 50 years, such as the relative proportions of small, medium and large trees. The sensitivity analysis in the next step appeared necessary to go further in the identification of the processes in the model that could be responsible of the discrepancies between predictions and observations.

3.4. Sensitivity to parameter uncertainty

Table 1 indicates the results of the sensitivity analysis, for each of seven predicted stand variable, expressed by the rank of each factor, from the most influential to the least influential, and a classification in three groups, from very influential (dark grey) to low or non-influential (white). A global rank was also calculated, as the sum of the ranks calculated for the seven different variables.

The initial state (variations in initial stand density and heterogeneity) had a very strong and persistent effect on adult tree density (N), pole density (PoleQty), pole mixing ratio (PoleMixR) and diameter diversity (Gini). The influence was more limited on basal area, probably because of the regulation effect of competition that smoothed the impact of variations of density and heterogeneity on stand production.

Three demographic parameters per species (six in total) appeared as having a high or very high influence on several stand structure variables: the two parameters controlling growth (respectively the scale parameter G_A and the shape parameter G_b), and the parameter driving seed production (S_A). Variations of the growth parameters G_A and G_b strongly affected all output variables, whereas variations of the regeneration parameters S_A had a strong effect only on stand density (N), pole density (PoleQty) and pole mixing ratio (PoleMixR, % of spruce poles) but little influence on basal area (G), stand diameter diversity (Gini) and composition (MixR). The effect of regeneration parameters were smaller than the effect of growth parameters, probably because of the short simulation time that was not long enough for new recruited trees to strongly impact the population of adult trees. The influence of these six demographic parameters was sufficient to affect strongly the dynamics: extreme parameter values led to simulated basal areas ranging from 2 to 80 m²/ha and total tree density ranging from 50 to 250-300t/ha, whatever the initial stand.

We also detected parameters with a lower but non-negligible influence for at least one variable. Among these parameters, we identified two mortality parameters for both species (M_{P1} and M_{P2}), that affected the total number of trees. Four other parameters were only influential for spruce : two allometric parameters affecting crown base radius (CBR_b) and height (H_{mK}), and thus modulating light interception by crowns; and two parameters controlling spruce sapling height increment (S_{R1} and S_{R2}) and thus the delay before tree recruitment.

Finally, we noticed the systematic low influence of the parameters related to individual variability in allometries and growth (G_{sB} , CBH_{sK} , CBR_{sK} , H_{sK}). These parameters were always ranked among the less influential factors, and were then globally ranked as the less influential factors.

Not surprisingly, the sensitivity analysis step indicated that both growth and regeneration processes were decisive on model predictions. However, this step pointed out the new fact that effort to improve the model could be targeted specifically on three key parameters per species.

Samsara2 parameters initial calibration					Parameter rank regarding output sensitivity to variations within +/- 1.96 SE around the mean*										
		Factors	Definition	Mean	SE	N	G	Dg	GiniG	Pole Qty	MixR	Pole MixR	Rank Sum	Global Rank	
Growth		G_A_0	Spruce growth potential	-3.97E+00	4.25E-01	2	1	1	3	4	1	5	17	1	
		G_A_1	Fir growth potential	-2.02E+00	2.02E-01	7	4	7	6	8	5	7	44	6	
		G_b_0	Light effect on Spruce	5.88E-01	3.80E-02	3	2	2	1	6	2	9	25	2	
		G_b_1	Light effect on Fir	4.16E-01	1.90E-02	8	5	5	5	11	4	27	65	8	
		G_sB_0	SD of Spruce log indiv. Effects	6.00E-01	4.92E-02 *	38	36	35	35	43	36	42	265	37	
		G_sB_1	SD of Fir log indiv. Effects	6.02E-01	5.39E-02 *	39	44	36	39	39	40	40	277	40	
		G_sL_0	SD of Spruce temp. effects	1.05E-01	1.91E-02 *	43	33	38	36	36	39	39	264	36	
		G_sL_1	SD of Fir temp. effects	1.84E-01	2.98E-02 *	41	42	41	40	38	38	30	270	38	
Crown B. Height		CBH_mK_0	Spruce Log slope parameter	4.88E-01	8.45E-02	30	21	33	34	14	31	24	187	32	
		CBH_mK_1	Fir Log slope parameter	7.14E-01	6.16E-02	31	35	32	24	21	25	26	194	34	
		CBH_sK_0	SD of Spruce Log indiv. effect	6.16E-01	4.14E-02 *	37	40	37	43	40	37	37	271	39	
		CBH_sK_1	SD of Fir Log indiv. effect	4.62E-01	3.73E-02 *	35	43	43	42	44	44	36	287	42	
Crown B. Radius		CBR_b_0	Spruce shape parameter	5.25E-01	1.20E-02	17	12	20	29	9	22	31	140	20	
		CBR_b_1	Fir shape parameter	4.54E-01	1.33E-02	18	27	26	17	15	12	35	150	21	
		CBR_mK_0	Spruce Log scale parameter	-7.74E-01	4.48E-02	24	34	17	13	12	33	28	161	23	
		CBR_mK_1	Fir mean Log scale parameter	-3.54E-01	4.30E-02	22	28	15	9	33	17	15	139	19	
		CBR_sK_0	SD of Spruce Log indiv. effect	1.58E-01	1.34E-02 *	36	39	40	38	35	35	38	261	35	
		CBR_sK_1	SD of Fir Log indiv. effect	1.22E-01	1.14E-02 *	44	37	39	37	42	42	41	282	41	
Height		H_mK_0	Spruce log max height	3.53E+00	2.84E-02	23	20	21	22	13	7	21	127	13	
		H_mK_1	Fir log max height	3.28E+00	3.59E-02	26	29	22	15	27	26	23	168	25	
		H_r_0	Spruce shape parameter	7.67E-02	1.45E-03	33	25	23	27	32	8	29	177	29	
		H_r_1	Fir shape parameter	8.46E-02	1.55E-03	32	26	13	21	24	15	33	164	24	
		H_sK_0	SD of Spruce log indiv. Effects	1.04E-01	1.12E-02 *	42	41	44	41	41	41	44	294	44	
		H_sK_1	SD of Fir log indiv. Effects	1.77E-01	2.10E-02 *	40	38	42	44	37	43	43	287	42	
Regeneration (Saplings)		S_A_0	Spruce basal area effect	7.68E+01	2.62E+01	4	6	8	7	2	9	2	38	5	
		S_A_1	Fir basal area effect	8.91E+00	3.72E+00	1	8	6	8	5	6	1	35	4	
		S_B1_0	Spruce sapl. survival constant	-9.28E+00	3.15E-02	29	15	25	31	29	28	32	189	33	
		S_B1_1	Fir sapl. survival constant	-6.11E+00	2.67E-02	21	32	18	19	16	11	34	151	22	
		S_B2_0	Spruce light effect on sapl. survival	2.40E-01	1.41E-03	34	22	34	25	19	32	12	178	31	
		S_B2_1	Fir light effect on sapl. survival	1.87E-01	1.26E-03	28	31	29	20	25	19	19	171	27	
		S_B3_0	Spruce sq-light effect on sapl. survival	-1.89E-03	1.23E-05	25	16	30	28	30	27	18	174	28	
		S_B3_1	Fir square light effect on sapl. survival	-1.50E-03	1.15E-05	20	19	16	18	20	16	22	131	15	
		S_R1_0	Spruce sapling growth constant	4.65E+00	1.51E-02	11	10	12	32	7	20	4	96	10	
		S_R1_1	Spruce sapling growth constant	4.55E+00	1.32E-02	27	24	31	33	17	23	14	169	26	
		S_R2_0	Spruce light effect on sapl. growth	4.92E-02	4.46E-03	10	18	9	10	10	18	3	78	9	
		S_R2_1	Fir light effect on sapl. growth	2.70E-02	3.71E-03	15	23	10	11	18	30	20	127	13	
	Mortality		M_P1_0	Spruce mortality constant	-3.60E+00	1.35E-01	9	13	24	23	31	24	11	135	17
			M_P1_1	Fir mortality constant	-3.21E+00	2.54E-01	12	14	19	14	22	13	17	111	11
		M_P2_0	Spruce dbh effect on adult mortality	-1.25E-02	4.02E-03	13	9	28	16	23	21	25	135	17	
		M_P2_1	Fir dbh effect on adult mortality	-3.01E-02	7.76E-03	14	17	11	12	34	29	16	133	16	
		M_P3_0	Spruce comp. effect on adult mortality	2.20E-02	2.73E-03	19	30	27	26	28	34	13	177	29	
		M_P3_1	Fir comp. effect on adult mortality	2.28E-02	5.36E-03	16	11	14	30	26	10	10	117	12	
Ini. State		IS_F1	Stand heterogeneity factor			5	3	3	2	1	3	8	25	2	
		IS_F2	Stand density factor			6	7	4	4	3	14	6	44	6	

Table 1 Samsara2 parameters calibration and effect on outputs.

This table indicates in the left part, for each demographic and allometric parameter, the mean value and associated SE (standard error of the mean) estimated by the initial calibration process. The right part gives, for each output variables (*in columns*), the rank obtained by each input factor (*in lines*), based on the comparison of the sensitivity indices proposed by (Ciric *et al.*, 2012b), which considers both Morris indices (μ^* and σ). The last column indicates the global order, based on the sum of the ranks obtained by each factor for all output variables. Besides factors' rank, groups of factors have been identified depending on their relative degree of influence (determined graphically based on Morris indices): very high (*dark grey*), high (*grey*), medium (*light grey*) and low or inexistent (*white*). Tested factors encompass demographic and allometric parameters for each species (0 for spruce and 1 for fir), as well as the two "initial state" factors (IS_F1 and IS_F2, respectively representing a heterogeneity and a density gradient). Demographic parameters were varied within four levels covering its uncertainty range (defined as +/- 1.96 SE around the mean values), except (*) for the individual variability parameters (in grey), which took only two levels: with (mean value) or without (set to 0) individual variability. Studied output variables included stand density (N, t/ha) and basal area (G, m²/ha), tree mean quadratic diameter (Dg, cm), stand diameter diversity (GiniG, no unit) and composition (MixR, % of spruce over total basal area), total pole density (PoleQty, t/ha) and pole mixing ratio (PoleMixR, % of spruce poles over total pole density).

3.5. Partial recalibration by inverse modelling

As the sensitivity analysis step had shown that model predictions were influenced mostly by three key parameters per species, G_A , G_b and S_A , an inverse calibration step focussed on these parameters appeared as an interesting avenue of model improvement. However, given a strong interaction between the two growth parameters G_A and G_b , we decided to limit the recalibration to one growth parameter: G_A , and one regeneration parameter: S_A . Figure 6, presents the resulting parameter estimates for each tree species and forest stand, and compares them to the estimates of the initial calibration. Stand level recalibrated estimates appeared rather well distributed around initial estimates, highlighting the coherence of the two approaches, despite contrasting types of data : individual tree growth measures and short term recruitment observations in a single small plot for initial calibration ; stand level adult tree inventories and management records over 50 years for inverse recalibration. Differences of parameter values among stands showed a huge heterogeneity within the forest both of regeneration conditions (recruitment proportional to S_A that varied from 4 to 300 for spruce) and growth conditions (increment proportional to the exponential of G_A that varied from -5 to -3 for spruce). However the recalibration produced unrealistic posterior distributions in four cases, with median values outside the prior distribution range. In those cases, we considered that the recalibration process had failed. Parameters were not recalibrated for fir in stands 1 and 2 that did not contain this species.

We made new predictions of stand development between 1949 and 1980 using the recalibrated parameter estimates and these predictions appeared more consistent (Figure 3 for basal area). However, as the recalibration process took into account both the 1949 and 1980 inventories, the improvement appeared mostly in the fact that the new trajectories remained close to both points, but the final prediction in 1980 was not always improved much. Prediction bias in 1980 diminished however in most cases. This was especially true for the pole mixing ratio, which improved greatly in 11 stands with a bias divided by two.

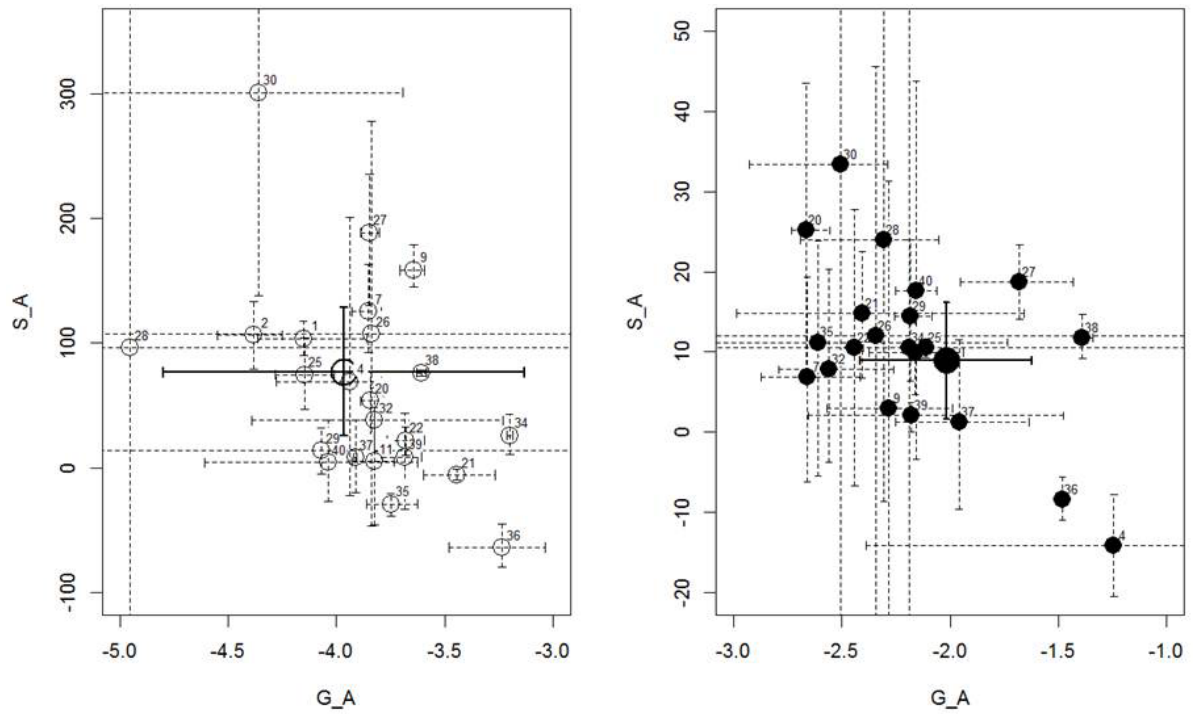


Fig. 6 G_A and S_A parameter estimates after inverse recalibration and comparison to initial calibration. Dotted segments represent 95% parameter credible intervals after recalibration for each stand, indicated by its label. Black segments and circle represent 95% parameter confidence intervals after the initial calibration.

4. Discussion

The comprehensive model calibration and evaluation process we followed in this work produced a nuanced perception of the reliability of stand dynamic predictions made with the model Samsara2, especially regarding the dynamic balance between spruce and fir in uneven-aged forest stands and highlighted interesting avenues of model improvement.

4.1. Knowledge gained at each step of the model development process

Initial calibration

In the initial calibration step, we identified and quantified the effects of tree size and radiation interception on individual tree demographic processes in uneven-aged forest stands. The differences of allometries and growth between spruce and fir appeared much smaller than the differences among trees within a species, as already shown in (Vieilledent *et al.*, 2010b). Similarly, differences of adult mortality between species remained small. As tree growth and mortality appeared responsive to competition, we could expect a collective response to variations of light distribution in the stand, despite strong differences among individuals. However, it was difficult at this stage to evaluate the strength of the regulation process associated with competition for light within a stand. As discussed by several authors (Grassi *et al.*, 2004; Stancioiu and O'Hara, 2006; Diaci and Firm, 2011), differences between these species appeared mostly in the regeneration stage processes of seed production, seedling survival and sapling growth. However, a trade-off between fecundity and seedling survival complicated the comparison between species. At the end of the calibration, it was indeed difficult to hypothesise whether cumulating these processes would lead to coherent collective patterns and adequate responses to forest management.

Qualitative evaluation

The qualitative evaluation step showed that consistent stand dynamic patterns emerged from tree interactions. In the three scenarios, the stock of trees (basal area), stabilized after a few hundred years at values consistent either with natural or managed forests. The reverse J-shape distributions of tree sizes at equilibrium were also in agreement with the observations made in natural forests and balanced uneven-aged managed forests (Motta *et al.*, 2011; Assmann, 1970; Korpel, 1982; Leibundgut, 1982; Mayer and Ott, 1991; Schütz, 1997). Despite the fact that species growth and mortality parameters were rather similar, the populations of the two species responded differently to variations of density and spatial structure, because of differences in regeneration parameters. The

relative success of the two species changed among scenarios in agreement with field observation studies that usually describe fir as shade tolerant with a capacity to regenerate under closed canopies, and spruce as intermediate shade tolerant, favoured by canopy gaps created by group/gap management, (Diaci and Firm, 2011; Diaci *et al.*, 2005; Grassi *et al.*, 2004). However, the very strong regeneration dynamics of spruce in the gap scenario was probably excessive. In this scenario, spruce clearly dominated the stand after 500 years, whereas field studies describe this type of management as favouring a balance of species. The qualitative consistency of the patterns produced by the model made us confident about the interest of this tool to illustrate the long term impact of contrasted management strategies. However, at this stage we had only an imprecise idea of the reliability of the time scales, amounts and structures produced by the simulations. Moreover, the strong dominance of spruce in gap management scenario raised questions about the consistency of young spruce tree (poles) densities, a point to keep in mind in the following quantitative evaluation step.

Quantitative evaluation

The quantitative evaluation step enabled us to evaluate more precisely the reliability of the model and to detect and quantify prediction bias. The average predicted yield was close to the yield calculated from management documents over 50 years. A good estimation of this variable, which is an indicator of tree fluxes in the forest, is seen by forest managers as a key to the design of sustainable forest management plans. The fact that the model predicted an average yield close to the observation was thus a good point for model application. After 50 years of simulation, differences between simulated and observed stands were less than 10% for most structure variables, and given a high observation uncertainty, these differences were not significant in many cases. As regards stand regeneration, this evaluation confirmed the fact that the model tended to overestimate pole densities, especially for spruce. The reliability of field measures of pole densities can also be questioned, considering the fact that foresters tend to neglect poles that have no future and often do not count them in field inventories. Moreover, the model simulated neither pole damages (e.g. poles broken by the logging, game or snow damages), nor tending operations that are sometimes practiced by forest managers to reduce competition among poles. This had however a limited impact on the distribution of trees larger than 17.5 cm. The model seemed thus able to self-regulate the density of small trees, perhaps through higher competition and mortality in dbh 20, 25 and 30cm. More important in the long run, the disproportionate representation of spruce among poles translated in an overestimation of the spruce/fir ratio in adult trees a few decades later. This point seems however difficult to correct in the model as it depends not only on the simulation model itself, but also on the assumptions we made on initial stands. Because of the lack of data about seedlings and saplings in the old inventories, we had to suppose that they were in balance with the adult stands, an assumption probably over-simplistic in many cases. Another important limit of this quantitative evaluation step was that it was conducted on a

specific forest and explored only the limited range of management strategies followed in the past. The extrapolation power to other forests or to other management types (ex: even-aged management) remains then an open question. Despite these limitations, this quantitative evaluation step made us definitely progress on the apprehension of the global prediction reliability of the model. It also began to point out strengths and weaknesses in the model, a point reinforced by the following step.

Sensitivity to input parameter uncertainties

Most stand structure outputs appeared highly sensitive to the uncertainty we had about two growth parameters and one regeneration parameter. The high impact of growth and regeneration processes was not surprising as it is usually the case in uneven-aged forest dynamic models (Didion *et al.*, 2009b; Wehrli *et al.*, 2007). It means that a precise calibration of these processes is necessary to reduce prediction uncertainty, which is particularly difficult for the regeneration process because of its high variability in space and time. It also incites to be cautious about model predictions extrapolated to different ecological contexts without a recalibration of growth and regeneration processes. Uncertainty on mortality parameters did not have a strong influence on model outputs in this analysis. This can be explained by the fact that forest management reduced competition and harvested large trees, limiting natural mortality. Moreover, in our simulations, we combined the harvest of dead and living trees to reach the observed harvest volumes, but our data did not allow a very precise analysis of the share of salvage harvests. Surprisingly, taking into account individual tree variability on allometries and growth had little influence on stand outputs. This could mean that in highly structured uneven-aged forests, the differentiation among trees related to size and radiation interception is sufficient to produce a variety of individual tree trajectories, overlooking the smaller differences of tree potentials expressed in individual effects. The sensitivity analysis highlighted also a difference between species as model predictions were more sensitive to spruce than fir parameter uncertainty. This may be explained by stronger responses to adult density and irradiance under canopy in the regeneration stage for spruce. In the end, the sensitivity analysis pointed out the fact that only few parameters were highly influential on model outputs, giving hope that a partial recalibration of the model would be enough to widen its conditions of applicability.

Partial recalibration

The fact that a small number of parameters influenced highly model predictions motivated their recalibration by Approximate Bayesian Calibration (ABC) using our historical management data. Thanks to this approach, model parameters could be adapted to each stand, expressing the environmental heterogeneity found in a forest. In the forest of Queige, model predictions were only slightly improved by this recalibration, in relation to the fact that the heterogeneity of environmental

conditions was limited. However, this approach could reveal powerful to adapt the model to other forests. Moreover, when evaluating management scenarios, having different sets of parameter values will make possible to simulate different stand conditions, which should increase the robustness of the results. Furthermore, applying such a recalibration process in a large number of forests along ecological gradients, we have the project of refining the model by linking parameters values to environmental variables such as temperature or precipitation. Although the effects of climatic variables on tree growth are rather well known, the approach should be especially interesting regarding the regeneration process for which long-term observations are scarce and models usually rather simple (Bugmann, 1996a; Lexer and Honninger, 2001; Bugmann, 2001a; Porte and Bartelink, 2002). In addition, with our recalibration method, we expect to recalibrate regeneration and growth processes jointly, so that potential interactions between these two processes can be considered.

4.2. Model application potential

Model predictions in a context of uneven-aged management revealed quite reliable, which allows its use as a decision support tool for forest managers. Moreover, the usual projection length of management plans is about 20-25 years in France, about half our evaluation period, and we can then be confident that bias should remain limited in management time scales. The qualitative evaluations showed that the model responded quite well to different management strategies. The uneven-aged management algorithm used for the qualitative evaluation step has been developed - and already used - to run simulation experiments comparing the effect of different management strategies on stand structure, composition and ecosystem services provision (Lafond *et al.*, 2014). Several applications have also already been made with precursors of this model for tree marking exercises (Gauquelin *et al.*, 2008), teaching uneven-aged silviculture to students, helping the writing of management guidelines (Gauquelin and Courbaud, 2006; Goreaud *et al.*, 2005), analysing trade-offs among ecosystem services such as production and protection against natural hazards (Cordonnier *et al.*, 2008) or analyse more theoretically the relations between stand structure and dynamics (Goreaud *et al.*, 2006). All these applications have been made possible by the development of the model on the platform Capsis (Coligny (de) *et al.*, 2003; Dufour-Kowalski *et al.*, 2012), which provides numerous development and simulation tools for interactive simulations (graphs, stand maps, step by step scenario, interactive harvesting tools) as well as for automatic simulations (command file mode describing completely the management scenario and the outputs required).

The analysis made in this study showed that we should remain cautious when using the model for long term simulations. The model tended to overestimate spruce regeneration with the default parameters, and this could be a limit to the use of the model to analyse spruce-fir coexistence patterns.

However, the recalibration step gave a precise method to fit the model on long term data, increasing model reliability for long term simulations. Climate change remains a strong limit to the application of empirical models for long term for predictions, although this should not prevent the use of the model as a tool to explore the relations between demographic processes and stand dynamic patterns, an interesting perspective for the ecologist.

4.3. Conclusion: Perspectives on the model development and analysis process

We summarised in Table 2 the different model development and analysis steps we followed in this work, in line with Schmolke *et al.* (2010). We also indicated the choices we had to make and the awareness we gained from each of these steps.

Good modelling practice schemes seem to define rather well the different ingredients that are required for model evaluation. However we faced rapidly the fact that there is a large range of tools and options for each analysis step. The results we obtained surely depended on these choices. For example, changing the ranges of parameter values explored in the sensitivity analysis, from +/- 1.96 SE to +/-20% around mean parameter values, led to substantially different results (Appendix C). As a perspective, we intend to assess model sensitivity to variations of parameter values across the Alps, in combination with recalibration in different forests. Model improvement and evaluation is then to be continued in parallel with model applications. Moreover, multiplying model applications, and discussing the results with other scientists and end-users will be also a way to gain empirical knowledge on possibilities and limits of a model. In the end, combining simulation results with other types of knowledge will always remain necessary.

Modelling step	Key choices to make	Awareness gained from the step
Model objectives	Scientific and applied research questions Model end-users Generality of the response	No model can answer every question There are tradeoffs between precision/robustness/generality
Model conception	Elementary process selection Links among processes	The model is a caricature of a complex reality Model applications are conditioned by the selected processes
Direct process calibration	Data type and range Equation shapes	Each sub-model is conditioned by previous knowledge and data Uncertainty may be high on some parameters
Qualitative evaluation	Output variables Experimental plan Simulation length	Patterns emerging from the model Regulations among individuals and processes Discrepancies between simulated patterns and empirical knowledge
Quantitative evaluation	Output variables Data type and range Statistical method of data/model comparison	Bias and uncertainties for the different outputs Reliability of model prediction (on the considered time step)
Sensitivity analysis	Outputs variables Input parameters and variation ranges Sensitivity analysis method	Influential parameters for each output Sign of the effects Interactions between parameters
Inverse global calibration	Data type, range and conditions Selection of parameters to calibrate Selection of outputs on which to calibrate Inverse calibration method	Variability of parameter values between stands Potential effect of the ecological context Interactions/compensations among processes and parameters
Application	Scientific/applied research question Response variables / indicators Experimental plan Treatment of uncertainties Panel of experts to discuss the result	Gap between the questions that interest people and those that the model can answer Enlarged range of scenarios, outputs and patterns produced by the model Discrepancies between model predictions and empirical knowledge of experts

Table 2 Summary of the structured model development and analysis process followed in this article and how each step expanded the step back on a model.

Acknowledgements

This work was supported by the project GeForHet, from the French research program “Biodiversity, Forest Management and Public Policy” (BGF, n°E23/2010) and by the FP7 European project “Advanced multifunctional forest management in European mountain ranges” (ARANGE, n°289437).

References

- Assmann, E. (1970). *The principles of forest yield study*. Oxford: Pergamon Press.
- Augusiak, J., Van den Brink, P. J. & Grimm, V. (2013 (in press)). merging validation and evaluation of ecological models to 'evaluation': a review of terminology and a practical approach. *Ecological Modelling*.
- Augusiak, J., Van den Brink, P. J. & Grimm, V. (2014 (in press)). merging validation and evaluation of ecological models to 'evaluation': a review of terminology and a practical approach. *Ecological Modelling*.
- Bartelink, H. H. (2000). A growth model for mixed forest stands. *Forest Ecology and Management* 134: 29-43.
- Beaumont, M. A., Zhang, W. Y. & Balding, D. J. (2002). Approximate Bayesian computation in population genetics. *Genetics* 162(4): 2025-2035.
- Bennett, N. D., Croke, B. F. W., Guariso, G., Guillaume, J. H. A., Hamilton, S. H., Jakeman, A. J., Marsili-Libelli, S., Newham, L. T. H., Norton, J. P., Perrin, C., Pierce, S. A., Robson, B., Seppelt, R., Voinov, A. A., Fath, B. D. & Andreassian, V. (2013). Characterising performance of environmental models. *Environmental Modelling & Software* 40: 1-20.
- Biging, G. S. & Dobbertin, M. (1995). Evaluation of Competition Indices in Individual Tree Growth Models. *Forest Science* 41(2): 360-377.
- Botkin, D. B. (1993). *Forest Dynamics. An Ecological Model*. New York: Oxford University Press.
- Brang, P., Breznikar, A., Hanewinkel, M., Jandl, R. & Maier, B. (2013). Managing alpine forests in a changing climate. In *Management strategies to adapt alpine space forests to climate change risks* (Eds G. A. Cerbu and M. Heanewinkel).
- Bugmann, H. (2001a). A review of forest gap models. *Climatic Change* 51(3-4): 259-305.
- Bugmann, H. (2001b). A review of forest gap models. *Climatic Change* 51: 259-305.
- Bugmann, H. K. (1996a). A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology* 77(7): 2055-2074.
- Bugmann, H. K. M. (1996b). A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology* 77(7): 2055-2074.
- Bugmann, H. K. M. (1996c). A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology* 77(7): 2055-2074.
- Burschel, P., El Kateb, H. & Mosandl, R. (1992). Experiments in mixed mountain forests in Bavaria. In *The ecology and silviculture of mixed-species forests*, 183-215 (Eds M. J. Kelty, B. C. Larson and C. D. Oliver). Kluwer.
- Campolongo, F., Cariboni, J. & Saltelli, A. (2007). An effective screening design for sensitivity analysis of large models. *Environmental Modelling & Software* 22(10): 1509-1518.
- Canham, C. D., LePage, P. T. & Coates, K. D. (2004). A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 778-787.
- Cariboni, J., Gatelli, D., Liska, R. & Saltelli, A. (2007). The role of sensitivity analysis in ecological modelling. *Ecological Modelling* 203(1-2): 167-182.
- Ciric, C., Ciffroy, P. & Charles, S. (2012a). Use of sensitivity analysis to identify influential and non-influential parameters within an aquatic ecosystem model. *Ecological Modelling* 246(0): 119-130.
- Ciric, C., Ciffroy, P. & Charles, S. (2012b). Use of sensitivity analysis to identify influential and non-influential parameters within an aquatic ecosystem model. *Ecological Modelling* 246: 119-130.

- Clark, J. S. (2005). Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecology Letters* 8(1): 2-14.
- Clark, J. S. (2007). *Models for ecological data : statistical computation for classical and Bayesian approaches*. Princeton University Press.
- Clark, J. S., Bell, D., Chu, C. J., Courbaud, B., Dietze, M., Hersh, M., HilleRisLambers, J., Ibanez, I., LaDeau, S., McMahon, S., Metcalf, J., Mohan, J., Moran, E., Pangle, L., Pearson, S., Salk, C., Shen, Z. H., Valle, D. &Wyckoff, P. (2010). High-dimensional coexistence based on individual variation: a synthesis of evidence. *Ecological Monographs* 80(4): 569-608.
- Clark, J. S., Bell, D. M., Hersh, M. H., Kwit, M. C., Moran, E., Salk, C., Stine, A., Valle, D. &Zhu, K. (2011). Individual-scale variation, species-scale differences: inference needed to understand diversity. *Ecology Letters* 14(12): 1273-1287.
- Clark, J. S., Carpenter, S. R., Barber, M., Collins, S., Dobson, A., Foley, J. A., Lodge, D. M., Pascual, M., Pielke, R., Pizer, W., Pringle, C., Reid, W. V., Rose, K. A., Sala, O., Schlesinger, W. H., Wall, D. H. &Wear, D. (2001). Ecological forecasts: An emerging imperative. *Science* 293(5530): 657-660.
- Clark, J. S., LaDeau, S. &Ibanez, I. (2004). Fecundity of trees and the colonization-competition hypothesis. *Ecological Monographs* 74(3): 415-442.
- Coates, K. D., Canham, C. D., Beaudet, M., Sachs, D. L. &Messier, C. (2003). Use of a spatially explicit individual-tree model (SORTIE/BC) to explore the implications of patchiness in structurally complex forests. *Forest Ecology and Management* 186: 297-310.
- Coligny (de), F., Ancelin, P., Cornu, G., Courbaud, B., Dreyfus, P., Goreaud, F., Gourlet-Fleury, S., Meredieu, C. &Saint-André, L. (2003).CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies in Silviculture: advantages of a shared forest modelling platform. In *Modelling forest systems*, 319-323 (Eds A. Amaro, D. Reed and P. Soares). Wallingford, UK: CABI publishing.
- Cordonnier, T., Courbaud, B., Berger, F. &Franc, A. (2008). Permanence of resilience and protection efficiency in mountain Norway spruce forest stands: a simulation study. *Forest Ecology and Management* 256: 347-354.
- Courbaud, B., de Coligny, F. &Cordonnier, T. (2003). Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology* 116: 1-18.
- Csillery, K., Seignobosc, M., Lafond, V., Kunstler, G. &Courbaud, B. (2013). Estimating long-term tree mortality rate time series by combining data from periodic inventories and harvest reports in a Bayesian state-space model. *Forest Ecology and Management* 292: 64-74.
- Diaci, J. &Firm, D. (2011). Long-term dynamics of a mixed conifer stand in Slovenia managed with a farmer selection system. *Forest Ecology and Management* 262(6): 931-939.
- Diaci, J., Pisek, R. &Boncina, A. (2005). Regeneration in experimental gaps of subalpine *Picea abies* forest in the Slovenian Alps. *European Journal of Forest Research* 124(1): 29-36.
- Didion, M., Kupferschmid, A. D., Lexer, M. J., Rammer, W., Seidl, R. &Bugmann, H. (2009a). Potentials and limitations of using large-scale forest inventory data for evaluating forest succession models. *Ecological Modelling* 220(2): 133-147.
- Didion, M., Kupferschmid, A. D., Zingg, A., Fahse, L. &Bugmann, H. (2009b). Gaining local accuracy while not losing generality - extending the range of gap model applications. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 39(6): 1092-1107.
- Dorren, L. K. A., Berger, F., Imeson, A. C., Maier, B. &Rey, F. (2004). Integrity, stability and management of protection forests in the European Alps. *Forest Ecology and Management* 195: 165-176.
- Dreyfus, P. (2012). Joint simulation of stand dynamics and landscape evolution using a tree-level model for mixed uneven-aged forests. *Annals of Forest Science* 69(2): 283-303.
- Duduman, G. (2011). A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry* 84: 301-314.
- Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C. &de Coligny, F. (2012). Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science* 69(2): 221-233.
- Fontes, L., Bontemps, J. D., Bugmann, H., Van Oijen, M., Gracia, C., Kramer, K., Lindner, M., Roetzer, T. &Skovsgaard, J. P. (2010). Models for supporting forest management in a changing environment. *Forest Systems* 19: 8-29.

- Fortin, M., Bedard, S., DeBlois, J. & Meunier, S. (2009). Assessing and testing prediction uncertainty for single tree-based models: A case study applied to northern hardwood stands in southern Quebec, Canada. *Ecological Modelling* 220(20): 2770-2781.
- Gauquelin, X. & Courbaud, B. (Eds) (2006). *Guide de sylviculture des forêts de montagne - Alpes du Nord françaises*. Cemagref - CRPF Rhône-Alpes - Office National des Forêts.
- Gauquelin, X., Courbaud, B., Fay, J., Berger, F. & Mermin, E. (2008). Conduite de peuplements mélangés en forêt de montagne : exemple d'un transfert chercheurs-gestionnaires. *Revue Forestière Française* LX(2): 207-214.
- Goreaud, F., Alvarez, I., Courbaud, B. & Coligny (de), F. (2006). Long-term influence of the spatial structure of an initial state on the dynamics of a forest growth model: A simulation study using the Capsis platform. *Simulation* 82: 475-495.
- Goreaud, F., Coligny (de), F., Courbaud, B., Dhôte, J. F., Dreyfus, P. & Pérot, T. (2005). La modélisation : un outil pour la gestion et l'aménagement en forêt. *VertigO* 6(2): 1-12.
- Gourlet-Fleury, S., Cornu, G., Jéssel, S., Dessard, H., Jourget, J.-G., Blanc, L. & Picard, N. (2005). Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests: a case study from French Guiana. *Forest Ecology and Management* 209: 69-86.
- Grassi, G., Minotta, G., Tonon, G. & Bagnaresi, U. (2004). Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Canadian Journal of Forest Research - Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 34(1): 141-149.
- Grimm, V., Augusiak, J., Focks, A., Frank, B. M., Gabsi, F., Johnston, A. S. A., Liu, C., Martin, B. T., Meli, M., Radchuk, V., Thorbek, P. & Railsback, S. F. (2104 (in press)). Towards better modelling and decision support: Documenting model development, testing, and analysis using TRACE. *Ecological Modelling*.
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D. L., Polhill, J. G., Giske, J. & Railsback, S. F. (2010). The ODD protocol A review and first update. *Ecological Modelling* 221(23): 2760-2768.
- Grimm, V., Frank, K., Jeltsch, F., Brandl, R., Uchmanski, J. & Wissel, C. (1996). Pattern-oriented modelling in population ecology. *The Science of the Total Environment* 183: 151-166.
- Grimm, V. & Railsback, S. F. (2005). *Individual-based modeling and ecology*. Princeton: Princeton U.P.
- Grimm, V. & Railsback, S. F. (2012). Pattern-oriented modelling: a 'multi-scope' for predictive systems ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 367(1586): 298-310.
- Groot, A. (2004). A model to estimate light interception by tree crowns, applied to black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 788-799.
- Hanson, J. J., Lorimer, C. G. & Halpin, C. R. (2011). Predicting long-term sapling dynamics and canopy recruitment in northern hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research - Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 41(5): 903-919.
- Hartig, F., Calabrese, J. M., Reineking, B., Wiegand, T. & Huth, A. (2011). Statistical inference for stochastic simulation models - theory and application. *Ecology Letters* 14(8): 816-827.
- Hartig, F., Dislich, C., Wiegand, T. & Huth, A. (2014). Technical note: approximate bayesian parameterization of a process-based tropical forest model. *Biogosciences* 11: 1261-1272.
- Hilborn, R. & Mangel, M. (1997). *The Ecological Detective. Confronting models with data*. Princeton: Princeton University Press.
- Jabot, F. & Chave, J. (2009). Inferring the parameters of the neutral theory of biodiversity using phylogenetic information and implications for tropical forests. *Ecology Letters* 12(3): 239-248.
- Jabot, F. & Chave, J. (2011a). Analyzing tropical forest tree species abundance distributions using a non-neutral model and through approximate Bayesian inference. *American Naturalist* 178: E37-E47.
- Jabot, F. & Chave, J. (2011b). Analyzing Tropical Forest Tree Species Abundance Distributions Using a Nonneutral Model and through Approximate Bayesian Inference. *American Naturalist* 178(2): E37-E47.
- Kimmins, J. P., Blanco, J. A., Seely, B., Welham, C. & Scoullar, K. (2008). Complexity in modelling forest ecosystems: How much is enough? *Forest Ecology and Management* 256(10): 1646-1658.
- Korpel, S. (1982). Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia. *Acta facultatis forestalis, Zvolen - Czechoslovakia* XXIV: 9-31.
- Kunstler, G., Albert, C. H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N. E. & Coomes, D. A. (2011). Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *Journal of Ecology* 99(1): 300-312.

- Kunstler, G., Allen, R. B., Coomes, D. A., Canham, C. D. & Wright, E. F. (2013). Sustainable management, earthquake disturbances, and transient dynamics: modelling timber harvesting impacts in mixed-species forests. *Annals of Forest Science* 70(3): 287-298.
- Lafond, V., Cordonnier, T., De Coligny, F. & Courbaud, B. (2012). Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data. *Annals of Forest Science* 69: 235-243.
- Lafond, V., Lagarrigues, G., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2014). Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Annals of Forest Science* 71(2): 173-186.
- Lagarrigues, G., Jabot, F. & Courbaud, B. ((submitted)). Calibrating process-based models using several data sources and Approximate Bayesian Computation: illustration with a forest simulation model. *Ecological Modelling*.
- Larocque, G. R., Bhatti, J. S., Ascough, J. C., Liu, J., Luckai, N., Mailly, D., Archambault, L. & Gordon, A. M. (2011). An analytical framework to assist decision makers in the use of forest ecosystem model predictions. *Environmental Modelling & Software* 26(3): 280-288.
- Larrieu, L. & Cabanettes, A. (2012). Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* 42(8): 1433-1445.
- Leibundgut (1982). *Europäische Urwälder der Bergstufe*. Bern: Haupt.
- Lexer, M. J. & Honninger, K. (2001). A modified 3D-patch model for spatially explicit simulation of vegetation composition in heterogeneous landscapes. *Forest Ecology and Management* 144(1-3): 43-65.
- Ligot, G., Balandier, P., Courbaud, B. & Claessens, H. (2014 (in press)). Forest radiative transfer models: which approach for which application? *Canadian Journal of Forest Research*.
- Mayer, H. & Ott, E. (1991). *Gebirgswaldbau, Schutzwaldpflege; Ein waldbaulicher Beitrag zur Landschaftsökologie und zum Umweltschutz. 2. Auflage*. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag.
- Menard, A., Dube, P., Bouchard, A., Canham, C. D. & Marceau, D. J. (2002). Evaluating the potential of the SORTIE forest succession model for spatio-temporal analysis of small-scale disturbances. *Ecological Modelling* 153(1-2): 81-96.
- Mette, T., Albrecht, A., Ammer, C., Biber, P., Kohnle, U. & Pretzsch, H. (2009). Evaluation of the forest growth simulator SILVA on dominant trees in mature mixed Silver fir-Norway spruce stands in South-West Germany. *Ecological Modelling* 220(13-14): 1670-1680.
- Moning, C. & Müller, J. (2008). Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *Forest Ecology and Management* 256(5): 1198-1208.
- Morris, M. D. (1991). Factorial Sampling Plans for Preliminary Computational Experiments. *Technometrics* 33(2): 161-174.
- Motta, R., Berretti, R., Castagneri, D., Dukic, V., Garbarino, M., Govedar, Z., Lingua, E., Maunaga, Z. & Meloni, F. (2011). Toward a definition of the range of variability of central European mixed Fagus-Abies-Picea forests: the nearly steady-state forest of Lom (Bosnia and Herzegovina). *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 41(9): 1871-1884.
- O'Hara, K. L. (2006). Multiaged forest stands for protection forests: concepts and applications. *Forest Snow and Landscape Research* 80: 45-55.
- O'Hara, K. L., Hasenauer, H. & Kindermann, G. (2007). Sustainability in multi-aged stands: an analysis of long-term plenter systems. *Forestry* 80(2): 163-181.
- O'Hara, K. L. & Ramage, B. S. (2013). Silviculture in an uncertain world: utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance. *Forestry* 86(4): 401-410.
- Ott, E., Frehner, M., Frey, H.-U. & Lüscher, P. (1997). *Gebirgnadelwälder. Ein praxisorientierter Leitfaden für eine standortgerechte Waldbehandlung*. Berne: Verlag Paul Haupt.
- Pacala, S., Canham, C. D., Silander, J. A. & Kobe, R. K. (1994). Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 2172-2183.
- Pacala, S. W., Canham, C. D., Saponara, J., Silander, J. A., Kobe, R. K. & Ribbens, E. (1996). Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66(1): 1-43.
- Papaik, M. J., Fall, A., Sturtevant, B., Kneeshaw, D., Messier, C., Fortin, M. J. & Simon, N. (2010). Forest processes from stands to landscapes: exploring model forecast uncertainties using cross-scale model

- comparison. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 40(12): 2345-2359.
- Pappas, C., Faticchi, S., Leuzinger, S., Wolf, A. & Burlando, P. (2013). Sensitivity analysis of a process-based ecosystem model: Pinpointing parameterization and structural issues. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* 118(2): 505-528.
- Porte, A. & Bartelink, H. H. (2002). Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling* 150(1-2): 141-188.
- Pretzsch, H., Biber, P. & Dursky, J. (2002). The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *Forest Ecology and Management* 162(1): 3-21.
- Pretzsch, H., Grote, R., Reineking, B., Rotzer, T. & Seifert, S. (2008). Models for forest ecosystem management: A European perspective. *Annals of Botany* 101(8): 1065-1087.
- Prisley, S. P. & Mortimer, M. J. (2004). A synthesis of literature on evaluation of models for policy applications, with implications for forest carbon accounting. *Forest Ecology and Management* 198(1-3): 89-103.
- Puettmann, K. J. (2011). Silvicultural challenges and options in the context of global change: "simple" fixes and opportunities for new management approaches. *Journal of Forestry* 109(6): 321-331.
- Pujol, G., Iooss, B. & Janon, A. (2012). sensitivity: Sensitivity Analysis.
- Purves, D. & Pacala, S. (2008). Predictive models of forest dynamics. *Science* 320: 1452-1453.
- Purves, D. W., Lichstein, J. W., Strigul, N. & Pacala, S. W. (2008). Predicting and understanding forest dynamics using a simple tractable model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(44): 17018-17022.
- R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rademacher, C., Neuert, C., Grundmann, V., Wissel, C. & Grimm, V. (2004). Reconstructing spatiotemporal dynamics of Central European natural beech forests: the rule-based forest model BEFORE. *Forest Ecology and Management* 194: 349-368.
- Rasche, L., Fahse, L., Zingg, A. & Bugmann, H. (2011). Getting a virtual forester fit for the challenge of climatic change. *Journal of Applied Ecology* 48(5): 1174-1186.
- Reynolds, M. R., Burk, T. E. & Huang, W. C. (1988). Goodness-of-Fit tests and Model Selection Procedures for Diameter Distribution Models. *Forest Science* 34(2): 373-399.
- Risch, A. C., Heiri, C. & Bugmann, H. (2005). Simulating structural forest patterns with a forest gap model: a model evaluation. *Ecological Modelling* 181: 161-172.
- Ruger, N., Gutierrez, A. G., Kissling, W. D., Armesto, J. J. & Huth, A. (2007). Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern Chile - A simulation experiment. *Forest Ecology and Management* 252(1-3): 52-66.
- Rüger, N., Gutiérrez, A. G., Kissling, W. D., Armesto, J. J. & Huth, A. (2007). Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern Chile - A simulation experiment. *Forest Ecology and Management* 252(1-3): 52-66.
- Rykiel, E. J. (1996). Testing ecological models: The meaning of validation. *Ecological Modelling* 90(3): 229-244.
- Saltelli, A., Ratto, M., Andres, T., Campolongo, F., Cariboni, J., Gatelli, D., Saisana, M. & Tarantola, S. (2008). *Global sensitivity analysis - the primer*. Wiley.
- Scheller, R. M., Domingo, J. B., Sturtevant, B. R., Williams, J. S., Rudy, A., Gustafson, E. J. & Mladenoff, D. J. (2007). Design, development, and application of LANDIS-II, a spatial landscape simulation model with flexible temporal and spatial resolution. *Ecological Modelling* 201(3-4): 409-419.
- Schmid, S., Zingg, A., Biber, P. & Bugmann, H. (2006). Evaluation of the forest growth model SILVA along an elevational gradient in Switzerland. *European journal of Forest Research* 125(1): 43-55.
- Schmolke, A., Thorbek, P., DeAngelis, D. L. & Grimm, V. (2010). Ecological models supporting environmental decision making: a strategy for the future. *Trends in ecology & evolution* 25(8): 479-486.
- Schütz, J. P. (1997). *Sylviculture 2. La gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Lausanne: Presses Polytechniques et Universitaires Romandes.
- Schütz, J. P. (2002). Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry* 75(4): 329-337.

- Seidl, R., Rammer, W. & Lexer, M. J. (2011). Adaptation options to reduce climate change vulnerability of sustainable forest management in the Austrian Alps. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 41(4): 694-706.
- Seidl, R., Rammer, W., Scheller, R. M. & Spies, T. A. (2012). An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics. *Ecological Modelling* 231: 87-100.
- Shaeffer, D. L. (1980). A model evaluation methodology applicable to environmental assessment models. *Ecological Modelling* 8: 275-295.
- Shuman, J. K., Shugart, H. H. & Krankina, O. N. (2013 (in press)). Testing individual-based models of forest dynamics: Issues and an example from the boreal forests of Russia. *Ecological Modelling*.
- Smith, D. M., Larson, B. C., Kelty, M. J. & Ashton, P. M. S. (1997). *The practice of silviculture. Applied forest ecology*. New York: John Wiley & sons.
- Soares, P., Tomé, M., Skovsgaard, J. P. & Vanclay, J. K. (1995). Evaluating a growth model for forest management using continuous forest inventory data. *Forest Ecology and Management* 71: 251-265.
- Spiecker, H. (2003). Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *Journal of Environmental Management* 67(1): 55-65.
- Stancioiu, P. T. & O'Hara, K. L. (2006). Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forests of Romania. *European journal of Forest Research* 125: 151-162.
- Uriarte, M., Canham, C. D., Thompson, J. & Zimmerman, J. K. (2004). A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecological Monographs* 74(4): 591-614.
- Vallet, P. & Perot, T. (2011). Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science* 22(5): 932-942.
- Vanclay, J. K. & Skovsgaard, J. P. (1997). Evaluating forest growth models. *Ecological Modelling* 98: 1-12.
- Vieilledent, G. (2009). Structurer l'incertitude et la variabilité dans les modèles de dynamique forestière. Application à la coexistence du Sapin et de l'Epicéa en forêt de montagne., Vol. Thèse de doctorat: AgroParisTech.
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G. & Dhôte, J. F. (2010a). Mortality of Silver fir and Norway spruce in the western Alps - a semi-parametric approach combining size-dependent and growth-dependent mortality. *Annals of Forest Sciences* 67(3).
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhôte, J. F. & Clark, J. S. (2010b). Individual variability in tree allometries determines light resource allocation in forest ecosystems - A hierarchical Bayes approach. *Oecologia* 163: 759-773.
- Wehrli, A., Weisberg, P. J., Schoenenberger, W., Brang, P. & Bugmann, H. (2007). Improving the establishment submodel of a forest patch model to assess the long-term protective effect of mountain forests. *European journal of Forest Research* 126(1): 131-145.
- Wehrli, A., Zingg, A., Bugmann, H. & Huth, A. (2005). Using a forest patch model to predict the dynamics of stand structure in Swiss mountain forests. *Forest Ecology and Management* 205(1-3): 149-167.
- Wyckoff, P. H. & Clark, J. S. (2005). Tree growth prediction using size and exposed crown area. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 13-20.
- Yasuda, A., Yoshida, T., Miya, H. & Harvey, B. D. (2013). An alternative management regime of selection cutting for sustaining stand structure of mixed forests of northern Japan: a simulation study. *Journal of Forest Research* 18(5): 398-406.

Appendix A – Demographic processes modelled in Samsara2 and initialization

1. Generalities

The spatially explicit, individual based model Samsara2 is designed to simulate in detail the relations between stand structure and dynamics in uneven-aged forest stands and the impact of alternative management strategies. It provides the possibility to analyse the development of trees within a stand and the resulting collective dynamics and to vary the types of trees harvested (species, size, additional individual characteristics) and their spatial distribution.

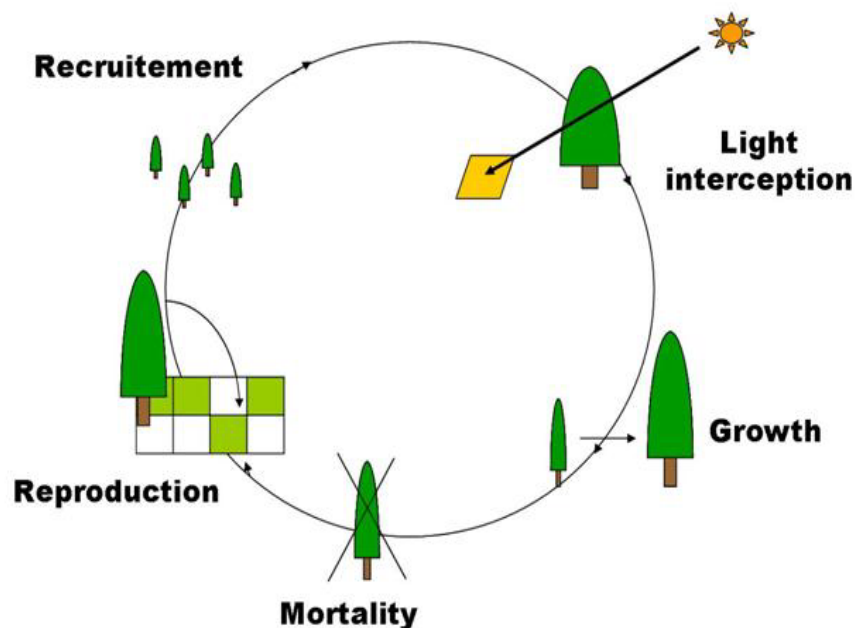


Figure A1: the succession of processes in the model Samsara2

A forest stand simulated in Samsara2 relies on a list of trees and saplings, which have explicit 3D coordinates on a plot. This plot is attributed a slope and an exposition, and is sub-divided in ground cells. Light conditions drive stand dynamics. Allometries are used to calculate tree crown dimensions based on diameter at breast height (dbh). Irradiance under canopy on each ground cell and the amount of radiation intercepted by each adult tree throughout a vegetation season are calculated together in an integrated approach based on light ray interception by crowns (Courbaud *et al.*, 2003). Individual tree annual increments are calculated based on the radiation they intercept. Tree mortality is the result of a

Bernoulli test with a probability that depends on tree size and competition environment. Seeds are dispersed in the surrounding of adult trees. Seeds germinate and seedlings survive and grow depending on ground cell irradiance. When saplings overpass a critical height, they are recruited as adult trees.

Harvests can also be simulated using specific algorithms (Dufour-Kowalski *et al.*, 2012; Lafond *et al.*, 2012; Lafond *et al.*, 2013)

Typically, plot area is one hectare (100m x 100m) and ground cell area is 25m² (5m x 5m). As real stands generally have areas larger than one hectare, historical management data have to be scaled prior to their use with Samsara2.

2. Allometries

Allometries used in Samsara2 have been presented in Vieilledent *et al.* (2010). They were calibrated on trees coming from 9 plots in the Alps of size ranging from 0.25 to 1ha. Six plots were located in the French Alps, two in the Italian Alps and one in the Swiss Alps. Stands were uneven-aged with *Abies alba* and *Picea abies* as dominant species. Allometries were calibrated using a hierarchical Bayesian approach. Plot effects were used in the model. We report here parameter values for the plot Queige, which represents well conditions of the montane level in the French Northern Alps.

2.1. Height-DBH allometry

H_{it} (height of tree i at time t), follows a Gompertz function of D_{it} with a multiplicative residual $\exp(\varepsilon_{it})$. This model ensures that H_{it} is strictly positive.

$$H_{it} = k_i \exp\left[-\text{Ln}(k_i / 1.3) \exp(-r \cdot D_{it})\right] \cdot \exp(\varepsilon_{it})$$

Linearized as:

$$\text{Ln}(H_{it}) = \text{Ln}(k_i) - \left[\text{Ln}(k_i) - \text{Ln}(1.3)\right] \exp(-r \cdot D_{it}) + \varepsilon_{it}$$

$$\text{Ln}(k_i) \sim N(mk, sk^2)$$

$$\varepsilon_{it} \sim N(0, \sigma^2)$$

k_i is the maximum potential height of tree i. Individual effects are represented by drawing $Ln(k_i)$ in a Normal distribution when new trees are recruited.

Parameter	Definition	Fir		Spruce	
		Mean	SE	Mean	SE
mk	Mean of the logarithms of max individual heights	3.28E+00	3.59E-02	3.53E+00	2.84E-02
sk^2	Variance of the logarithms of max individual heights	3.12E-02	7.42E-03	1.08E-02	2.33E-03
r	Shape parameter	8.46E-02	1.55E-03	7.67E-02	1.45E-03
σ^2	Residual variance	2.94E-02	3.61E-03	4.03E-02	2.45E-03
Transforma- tion sk	SD of the logarithms of max individual heights	1.77E-01	2.10E-02	1.04E-01	1.12E-02

2.2. Crown Base Height – Height allometry

Crown base height of tree i at time t CBH_{it} , follows a linear function of height H_{it} with a multiplicative residual $\exp(\varepsilon_{it})$. This model ensures that CBH_{it} is strictly positive.

$$CBH_{it} = \left[\frac{1}{1+k_i} \right] H_{it} \cdot \exp(\varepsilon_{it})$$

Linearised as:

$$Ln(CBH_{it}) = -Ln(1+k_i) + Ln(H_{it}) + \varepsilon_{it}$$

$$Ln(k_i) \sim N(mk, sk^2)$$

$$\varepsilon_{it} \sim N(0, \sigma^2)$$

k_i is a slope parameter for tree i. Individual effects are represented by drawing $Ln(k_i)$ in a Normal distribution when new trees are recruited.

		Fir		Spruce	
Parameter	def	Mean	SE	Mean	SE
mk	mean of the logarithm of individual effect	7.14E-01	6.16E-02	4.88E-01	8.45E-02
sk^2	Variance of the logarithms of individual effects	2.13E-01	3.44E-02	3.80E-01	5.10E-02
σ^2	Variance of log-residuals	1.78E-02	5.36E-03	4.48E-02	1.16E-02
Transformation					
sk	SD of the logarithms of individual effects	4.62E-01	3.73E-02	6.16E-01	4.14E-02

2.3. Crown Radius – DBH allometry

Crown radius of tree i at time t R_{it} , follows a power function of dbh D_{it} with a multiplicative residual $\exp(\varepsilon_{it})$. This model ensures that R_{it} is strictly positive.

$$R_{it} = k_i (D_{it})^b \cdot \exp(\varepsilon_{it})$$

Linearised as:

$$\ln(R_{it}) = \ln(k_i) + b \cdot \ln(D_{it}) + \varepsilon_{it}$$

$$\ln(k_i) \sim N(mk, sk^2)$$

$$\varepsilon_{it} \sim N(0, \sigma^2)$$

k_i is a scale parameter for tree i . Individual effects are represented by drawing $\ln(k_i)$ in a Normal distribution when new trees are recruited.

Parameter	def	Fir		Spruce	
		Mean	SE	Mean	SE
mk	mean of the logarithm of individual effect	-3.54E-01	4.30E-02	-7.74E-01	4.48E-02
sk^2	Variance of the logarithms of individual effects	1.48E-02	2.78E-03	2.49E-02	4.23E-03
b	Shape parameter	4.54E-01	1.33E-02	5.25E-01	1.20E-02
σ^2	Variance of log-residuals	1.34E-02	2.70E-03	1.48E-02	3.35E-03
Transformation					
sk	SD of the logarithms of individual effects	1.22E-01	1.14E-02	1.58E-01	1.34E-02

3. Growth

The growth model and its calibration are presented in Vieilledent (2009). The model was calibrated on the observation plot of Queige, located in the French Northern Alps (45°41'57''N – 6°27'30''E) at 1358 m of elevation. The plot surface is 0.5 ha, with a slope of 27° oriented to 23° (North). The stand was constituted of 77 *Abies alba* and 85 *Picea abies* trees of dbh > 10 cm that were measured and mapped. Increment cores were made to obtain 25 measures of radial increment from 1977 to 2001 for each tree. The model Samsara2 was used to calculate the radiation intercepted by each tree during each growing season. We use a Random Individual and Temporal Effects model (RITES) that relates individual basal area increment to individual light interception.

ΔG_{it} , the basal area increment of tree i at time t , follows a power function of the radiation intercepted by tree i during vegetation season t E_{it} with a multiplicative residual $\exp(\varepsilon_{it})$. This model ensures that ΔG_{it} is strictly positive.

$$\Delta G_{it} = a_{it} E_{it}^b \cdot \exp(\varepsilon_{it})$$

Linearised as:

$$\ln(\Delta G_{it}) = \ln(a_{it}) + b \cdot \ln(E_{it}) + \varepsilon_{it}$$

$$\ln(a_{it}) = \alpha + \beta_i + \lambda_t$$

$$\beta_i \sim N(0, sb^2)$$

$$\lambda_t \sim N(0, sl^2)$$

$$\varepsilon_{it} \sim N(0, \sigma^2)$$

ΔG_{it} : basal area increment of tree i during year t

E_{it} : radiation intercepted by tree I during vegetation season t

a_{it} : scale parameter, that depends on a constant α an individual effect β_i and a temporal effect λ_t

b : shape parameter of growth response to light interception

$light_{it}$: radiation intercepted by tree i during vegetation season t

ε_{it} : residual

Individual effects are represented by drawing β_i in a Normal distribution when new trees are recruited, and temporal effects are represented by drawing λ_t in a Normal distribution each year.

Diameter at breast height annual increment ΔD is related to basal area increment ΔG by:

$$\Delta D = \frac{2 \cdot \Delta G}{\pi \cdot D}$$

Parameter	def	Fir		Spruce	
		Mean	SE	Mean	SE
a	growth potential	-2.02E+00	2.02E-01	-3.97E+00	4.25E-01
b	light effect	4.16E-01	1.90E-02	5.88E-01	3.80E-02
sb^2	Variance of individual effects	3.63E-01	6.50E-02	3.60E-01	5.90E-02
sl^2	Variance of temporal effects	3.40E-02	1.10E-02	1.10E-02	4.00E-03
σ^2	Variance of log-residuals	1.70E-01	6.00E-03	1.62E-01	5.00E-03
Transformation					
sb	SD of individual effects	6.02E-01	5.39E-02	6.00E-01	4.92E-02
sl	SD of individual effects	1.84E-01	2.98E-02	1.05E-01	1.91E-02

4. Mortality

4.1 Basic Mortality

We model the probability of dying within a 5 year period with a logistic model using to covariables: DBH and BAL, the basal area of all trees larger than the subject in the 15 m radius IFN plot (in m²/ha).

The sub-model can be written as:

$$y_i \sim \text{Bernouilli}(Pm_i)$$

$$Pm_i = \frac{1}{1 + e^{-z_i}}$$

$$z_i = p_1 + p_2 D_i + p_3 BAL_i$$

With

$y_i = 1$ if the tree is dead and 0 if the tree is alive

Pm_i : Probability for tree i to dye within a 5year period

D_i : Dbh of tree i

BAL_i : Basal area of trees larger than tree I on the 15m radius surrounding plot

Coefficient estimates

Species	Coefficient	Estimate	SE	Pvalue
Fir	p_1	-3.207913	2.54E-01	<2e-16
	p_2	-0.030081	7.76E-03	0.000106
	p_3	2.28E-02	5.36E-03	2.01E-05
Spruce	p_1	-3.597711	1.35E-01	<2e-16
	p_2	-1.25E-02	4.02E-03	0.00182
	p_3	2.20E-02	2.73E-03	7.39E-16

Variance-Covariance matrixes

Fir	beta_1	beta_2	beta_3	Spruce	beta_1	beta_2	beta_3
p_1	6.46E-02			p_1	1.82E-02		
p_2	-1.47E-03	6.02E-05		p_2	-4.17E-04	1.62E-05	
p_3	-1.15E-03	1.58E-05	2.87E-05	p_3	-2.93E-04	3.86E-06	7.46E-06

4.2. Mortality of very big trees

As nearly all French forests are managed, these trees are very rare in the data set. We then added an empirical probability of mortality law to force the death of trees when they approach the maximum size encountered in the literature.

The empirical rule is:

$$z_i' = p_4 + p_5 D_i^2$$

$$P' m_i = \frac{1}{1 + e^{-z_i'}}$$

Species	Nb ref	Dmax min	Dmax moy	Dmax max
Fir	7	150	183	250
Spruce	6	100	166	250

Parameters were chosen empirically that the probability of dying was close to 0.1 for Dmax_min, close to 0.6 for Dmax_moy and close to 1 for Dmax_max

Species	Coefficient	Value
Fir	P_4	-9
	P_5	0.0004
Spruce	P_4	-6
	P_5	0.0004

The two mortality processes are combined by using the highest of the two probabilities:

$$\max(P m_i, P' m_i)$$

Converting 5 year mortality in annual mortality

The probability of surviving 5 years can be written as a function of the annual probability of mortality p or as a function of the probability of dying during a 5-year period P through:

$$1 - P = (1 - p)^5$$

$$p = 1 - (1 - P)^{1/5}$$

5. Regeneration

Natural regeneration is composed of several sub-processes described below: seed production, seedling installation and survival, sapling growth and tree recruitment (= end of sapling stage).

Our permanent plots in uneven-aged stands of the Alps were not diversified enough to provide good data for regeneration modelling because the number of plots was too low and the conditions of light and conspecific adult densities were not diversified enough. Correlation between conspecific density and total canopy tree density was high, and we could not separate correctly the process of seed production from the process of survival.

We used data from an experiment in Bavaria with very contrasting situations, from clear cuts to dense canopies (Burschel *et al.*, 1992) at the stand scale (0.5 ha). Seeds were trapped during 10 years and seedling survival were recorded during ten years after the exceptional masting years of 1977 and 1978.

These data are very interesting because

- They come from very contrasting competition situations
- They allow analyse separately seed production and survival

Unfortunately, the data available are aggregated at the stand scales for only 5 stands.

We estimated radiation under canopy in Bavarian stands using the relation:

$$L_j = 100e^{-0.028 \cdot Cover_j}$$

In this part, index j refers to a stand in the Bavarian data and small ground patches in Samsara.

5.1. Seed production

We modelled the number of viable seeds N_j on a plot for an average year as a Quasi Poisson distribution, with mean parameter λ depending on conspecific basal area around the plot G_j , and dispersion parameter ϕ allowing an overdispersion compared to a Poisson distribution.

$$N_j \sim QuasiPoisson(\lambda_j, \phi)$$

$$\lambda_j = \alpha_1 \cdot G_j$$

Species	Coefficient	Estimate	SE	Pvalue
Spruce	α_1	7726	2043	0.0324
	phi	26664.29	Not Available	
Fir	α_1	2548	1004	0.0848
	phi	53244	Not Available	

5.2. Seedling survival

The Bavarian data allow estimate a seedling survival during the 10 first years.

The sub-model can be written with a logistic model as:

$$N'_j \sim \text{Binomial}(N_j, p_j)$$

$$p_j = \frac{1}{1 + e^{-z_j}}$$

$$z_j = b_1 + b_2 L_j + b_3 L_j^2$$

With:

N'_j : Number of seedlings after 10 years on plot j

N_j : Number of seeds on plot j

p_j : Probability of seedling survival during the 10 first years

L_j : Irradiance under canopy on plot j

The coordinates of each sapling within the ground cell are drawn in uniform distributions.

Coefficient estimates

Species	Coefficient	Estimate	SE	Pvalue
Spruce	b_1	-9.276	3.15E-02	<2e-16
	b_2	0.24	1.41E-03	<2e-16
	b_3	-1.89E-03	1.23E-05	<2e-16
Fir	b_1	-6.109	2.67E-02	<2e-16
	b_2	1.87E-01	1.26E-03	<2e-16
	b_3	-1.50E-03	1.15E-05	<2e-16

Variance-Covariance matrixes

Spruce	beta_1	beta_2	beta_3	Fir	beta_1	beta_2	beta_3
b_1	9.94E-04			b_1	7.10E-04		
b_2	-4.30E-05	1.98E-06		b_2	-3.22E-05	1.58E-06	
b_3	3.44E-07	-1.66E-08	1.52E-10	b_3	2.64E-07	1.37E-08	1.33E-10

5.3. Adaptation to the Alps

The model calibrated on the Bavarian data must be adapted to make predictions of recruits in the observation plot of the Alps for two reasons

- We need to predict the number of recruits reaching a DBH of 7.5 cm instead of 10 year-old seedlings
- The ecological context is different and both the number of seedlings and the relative fitness of the species may be different.

We calculated for 8 plots in the Alps with both species and no recent harvest the irradiance using the basal area- irradiance relation, the seed production using the linear model calibrated in Bavaria, the seedling survival using the survival model calibrated in Bavaria.

We then analysed the relation between observed recruits in the 8 plots and predicted seedlings. The linear regression coefficient is the coefficient factor to apply to predict recruits in the Alps.

$$N_j'' = \alpha_2 \cdot N_j' + \varepsilon_j$$

$$\varepsilon_j \sim N(0, \sigma^2)$$

Species	Coefficient	Estimate	SE	Pvalue	ResidualSE	AdjustedR2
Spruce	Alpha_2	0.009942	0.002073	0.00197	0.9671	0.7334
Fir	Alpha_2	0.0034971	0.0004536	0.000115	0.8946	0.8796

The three processes are combined as $\alpha = \alpha_1 \alpha_2$

$$N_j \sim \text{QuasiPoisson}(\alpha G_j p_j, \varphi)$$

5.4. Sapling growth

To estimate the time span between seed production and tree recruitment we need to model sapling growth. As growth data on Burschel plot are only for very small seedlings, we use another published data set obtained from (Stancioiu and O'Hara, 2006).

We model annual relative height growth $\frac{\Delta H_i}{H_i}$ using a model depending on L_j , the irradiance under canopy on plot j with horizontal asymptote at 100.

$$\frac{\Delta H_i}{H_i} = 100 - \exp[p_1 + p_2 \text{Ln}(L_j)] \exp(\varepsilon_i)$$

This model can be linearised as

$$\text{Ln}\left(100 - \frac{\Delta H_i}{H_i}\right) \sim N(\mu_j, \sigma^2)$$

$$\mu_j = p_1 + p_2 \text{Ln}(L_j)$$

Coefficient estimates

Species	Coefficient	Estimate	SE	Pvalue	AdjustedR2
Spruce	p1	4.654416	0.015114	<2e-16	0.7562
	p2	-0.049239	0.004459	2.02E-13	
Fir	p1	4.545857	0.013231	<2e-16	0.5141
	p2	-0.026963	0.003709	2.84E-09	

Variance-Covariance matrixes

Spruce	alpha	beta	Fir	alpha	beta
alpha	2.28E-04		alpha	1.75E-04	
beta	-6.37E-05	1.99E-05	beta	-4.58E-05	1.38E-05

5.5. Tree recruitment

When saplings reach a recruitment height of 3.8m for *Picea abies* and of 4.6m for *Abies alba*, they are recruited as trees in the stand. These recruitment heights correspond to a dbh of 7.5cm (which is the minimal dbh recorded in adult tree data).

6. Initialization of tree spatial positions

Trees are first assigned random coordinates within the stand. Then, an algorithm adapted from (Goreaud *et al.*, 2004) is used to modify tree positions within the simulated stand until they fit the spatial organisation of a reference plot. A tree is randomly selected in the stand and is assigned new random coordinates each algorithm iteration. Then, Ripley functions (Ripley, 1977) are used to quantify several spatial patterns of the simulated stand and of the reference plot, namely, the attraction/repulsion between all trees without species or dbh distinctions, within species (fir vs fir and spruce vs spruce) and within dbh categories (medium vs medium (<42.5cm), large vs large (>42.5cm) and medium vs large). A cost function is defined to summarize the difference between the simulated stand and the reference plot (Goreaud *et al.*, 2004). The new tree position is accepted if the cost function decreases in the new configuration compared to the previous one. Typically, 10,000 iterations are performed, which is largely sufficient to reach the minimum cost function value.

7. Initialization of the sapling layer

Initial sapling composition, abundance and locations were simulated using Samsara2 regeneration process: a 100-year long demographical dynamics was simulated, applying only the sapling installation and sapling growth processes with no change in the adult stand. Saplings reaching the recruitment height threshold during that phase were not recruited as adult trees but simply removed. Adult trees (dbh > 17,5cm) were thus not impacted by this initialization step. We found that 100 years were sufficient to obtain quasi-equilibrium between sapling installation and removal and thus a sapling population in balance with the adult stand.

REFERENCES

- Burschel, P., El Kateb, H. & Mosandl, R. (1992). Experiments in mixed mountain forests in Bavaria. In *The ecology and silviculture of mixed-species forests*, 183-215 (Eds M. J. Kelty, B. C. Larson and C. D. Oliver). Kluwer.
- Courbaud, B., de Coligny, F. & Cordonnier, T. (2003). Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology* 116(1-2): 1-18.
- Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C. & de Coligny, F. (2012). Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science* 69(2): 221-233.
- Goreaud, F., Loussier, B., M.A., N. B. & R., A. (2004). Simulating realistic spatial structure for forest stands : a mimetic point process. In *Actes des Journées Interdisciplinaires de Statistiques Spatiales*, 22p Paris.
- Lafond, V., Cordonnier, T., De Coligny, F. & Courbaud, B. (2012). Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data. *Annals of Forest Science* 69: 235-243.
- Lafond, V., Lagarrigues, G., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2013). Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Annals of Forest Science*.
- Ripley, B. D. (1977). Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*: 172-212.
- Stancioiu, P. T. & O'Hara, K. L. (2006). Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forests of Romania. *European journal of Forest Research* 125: 151-162.
- Vieilledent, G. (2009). Structurer l'incertitude et la variabilité dans les modèles de dynamique forestière. Application à la coexistence du Sapin et de l'Epicéa en forêt de montagne., Vol. Thèse de doctorat: AgroParisTech.
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhôte, J. F. & Clark, J. S. (2010). Individual variability in tree allometries determines light resource allocation in forest ecosystems - A hierarchical Bayes approach. *Oecologia* 163: 759-773.

Appendix B – Results of Samsara2 evaluation process

This appendix aims at supplying detailed results tables for the quantitative evaluation step. The first part deals with global stand characteristics, whereas the second part focuses on diameter distribution comparison.

COMPARISON OF GLOBAL STAND CHARACTERISTICS

Indices used for the comparison

We based Samsara2's quantitative evaluation on ten variables supplying complementary information on stands' characteristics:

- Stand volume increment on the simulation period (1931-1980) (Yield, m³/ha/year)
- Stand stocking in 1980, encompassing stem density (N, t/ha), basal area (m²/ha) and volume (m³/ha)
- Stand structure in 1980, including quadratic mean diameter (Dg, cm) and the Gini index on individual basal areas (GiniG, no unit), used as a diameter diversity index.
- NB: See part II for more detailed results regarding stand structure, with the comparison of predicted and observed diameter distributions. Regeneration density in 1980, including the total density of poles of diameter class 15cm (Pole15N, t/ha) and detailed densities per species (Pole15N-Spruce and Pole15N-Fir, t/ha).
- Stand composition in 1980, with adult and pole mixing ratios respectively calculated as the proportion of spruce basal area over total basal area (MixR, %) and the proportion of spruce pole density over total pole density in diameter class 15cm (Pole15MixR, %).

Except for pole density and pole mixing ratio, which rely on trees with diameter within [12.5, 17.5[cm, all predicted and observed values have been calculated on trees with diameter $d \geq 17.5$ cm. For all variables, we calculated the **mean difference** (Eq. (B.2)) between predicted and observed values and judged its significance by applying the Student' t test. This test was applied on all predicted (R=100 repetition) and observed (n observations per plot, about 1 observation per ha) values, using the R function *t.test()* (R Core Team, 2012). We also calculated several indices classically used for model evaluation prediction like the **bias** (Eq. (B.3)), **precision** (Eq. (B.4)) and **accuracy** (Eq. (B.5)) of model predictions (Soares *et al.*, 1995; Vanclay and Skovsgaard, 1997; Pretzsch *et al.*, 2002):

$$Eq. (B.1) \Delta Y_i (Y \text{ unit}) = Y_{Pred_i} - Y_{Obs_i}$$

$$Eq. (B.2) mDiff (Y \text{ unit}) = \frac{1}{n} \sum_i^n \Delta Y_i$$

$$Eq. (B.3) Bias (\%) = \frac{1}{n} \sum_i^n \frac{\Delta Y_i}{Y_{Obs_i}} \times 100$$

$$Eq. (B.4) Precision (\%) = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_i^n (\Delta Y_i - \overline{\Delta Y})^2}$$

$$Eq. (B.5) Accuracy (\%) = \sqrt{Bias^2 + Precision^2}$$

Stand volume increment – Yield

Plot	Predicted values			Observed values		Comparison				
	Mean	Inf 95%CI	Sup 95%CI	Mean	SE	mDiff	t.test	Bias	Precision	Accuracy
P1	4.14	3.66	4.64	3.20	0.47	0.94	*	29.29	7.74	30.3
P2	3.86	3.36	4.37	2.29	0.50	1.58	***	68.93	11.92	69.95
P4	4.08	3.56	4.54	3.32	0.68	0.76	no	23.04	8.26	24.48
P6	4.70	4.28	5.21	5.16	0.68	-0.46	no	-8.94	4.69	10.1
P7	4.60	4.00	5.17	4.30	0.52	0.31	no	7.13	6.71	9.79
P9	4.12	3.65	4.54	5.00	0.41	-0.87	*	-17.46	5.05	18.18
P11	4.35	3.79	4.86	4.15	0.61	0.19	no	4.65	6.49	7.98
P20	4.18	3.71	4.65	3.86	0.81	0.32	no	8.26	6.41	10.46
P21	3.83	3.25	4.37	3.74	0.96	0.09	no	2.45	6.98	7.4
P22	4.23	3.76	4.70	4.31	0.44	-0.08	no	-1.93	6.51	6.79
P25	4.32	3.86	4.85	3.75	0.62	0.56	no	15.02	7.32	16.71
P26	4.36	3.90	4.92	5.30	0.81	-0.95	no	-17.83	5.13	18.55
P27	4.03	3.55	4.50	5.59	0.45	-1.56	***	-27.89	4.5	28.25
P28	4.82	4.25	5.36	5.31	0.69	-0.49	no	-9.15	5.85	10.86
P29	4.51	4.02	5.05	3.43	0.52	1.08	*	31.63	8.27	32.69
P32	4.22	3.63	4.73	3.68	0.69	0.54	no	14.7	7.92	16.7
P35	3.96	3.40	4.63	3.37	0.81	0.59	no	17.41	8.94	19.57
P36	4.03	3.47	4.53	5.56	1.01	-1.53	no	-27.46	5.11	27.93
P37	4.54	3.94	5.02	3.57	0.55	0.97	*	27.16	8.33	28.41
P38	4.47	3.94	5.02	4.73	0.64	-0.26	no	-5.51	5.78	7.99
P39	4.20	3.71	4.88	3.09	0.80	1.10	no	35.63	9.3	36.82
P40	4.09	3.57	4.58	3.32	0.77	0.76	no	22.96	8.79	24.59
Mean	4.26			4.09		0.16		8.73	7.09	21.11

Table B1: Comparison of predicted and observed volume increments (Yield, m3/ha/year)

Statistical significance of differences between predicted and observed values (Student' t test) : non-significant ($\alpha = 0.05$) for p-value ≥ 0.1 (no) and p-value $\in [0.05, 0.1[$ (*), significant for p-value $\in [0.01, 0.05[$ (**) and very significant for p-value < 0.01 (***)

Stand stocking

Plot	Predicted values				Observed values		Comparison				
	Mean	SD	Inf 95%CI	Sup 95%CI	Mean	SE	mDiff	t.test	Bias	Precision	Accuracy
P1	194.03	7.81	178.00	208.52	178.89	25.18	15.14	no	8.46	4.37	9.52
P2	178.63	8.20	163.95	194.52	164.21	22.25	14.42	no	8.78	4.99	10.1
P4	183.48	8.13	168.48	198.52	174.00	30.56	9.48	no	5.45	4.67	7.18
P6	169.97	8.24	152.95	185.00	234.29	36.18	-64.32	no	-27.45	3.52	27.67
P7	204.15	8.93	190.00	221.52	208.89	24.12	-4.74	no	-2.27	4.28	4.84
P9	156.02	7.26	143.00	171.00	185.00	21.62	-28.98	no	-15.66	3.93	16.15
P11	191.64	9.31	176.47	210.05	173.33	29.06	18.31	no	10.56	5.37	11.85
P20	187.27	9.07	171.00	201.00	188.18	36.10	-0.91	no	-0.48	4.82	4.84
P21	175.33	9.53	159.00	195.20	125.00	26.76	50.33	*	40.26	7.62	40.97
P22	151.46	7.97	136.00	168.05	133.33	12.29	18.13	no	13.6	5.98	14.86
P25	143.07	9.00	127.47	160.05	113.85	23.92	29.22	no	25.67	7.91	26.86
P26	176.63	7.58	163.00	191.57	197.33	30.60	-20.70	no	-10.49	3.84	11.17
P27	142.30	8.17	124.48	156.05	214.07	27.83	-71.77	**	-33.53	3.81	33.75
P28	154.29	8.23	139.00	168.00	257.14	26.67	-102.85	***	-40	3.2	40.13
P29	194.04	7.55	181.00	208.05	166.32	19.89	27.72	no	16.67	4.54	17.28
P32	175.11	8.04	158.90	190.00	152.73	23.40	22.38	no	14.65	5.26	15.57
P35	150.61	8.58	136.00	168.05	100.00	20.33	50.61	**	50.61	8.58	51.33
P36	174.89	9.63	157.00	193.57	120.00	20.00	54.89	**	45.74	8.03	46.44
P37	163.88	7.56	149.00	179.52	161.25	15.65	2.63	no	1.63	4.69	4.97
P38	142.17	10.89	123.00	166.52	109.33	22.92	32.84	no	30.04	9.96	31.65
P39	172.91	8.32	156.00	186.00	127.69	24.02	45.22	*	35.41	6.51	36
P40	155.73	7.34	141.90	172.00	133.33	24.47	22.40	no	16.8	5.51	17.68
Mean	169.89				164.46		5.43		8.84	5.52	21.86

Table B2: Comparison of predicted and observed stem density (N, t/ha).

Statistical significance of differences between predicted and observed values (Student' t test) : non-significant ($\alpha = 0.05$) for p-value ≥ 0.1 (no) and p-value $\in [0.05, 0.1[$ (*), significant for p-value $\in [0.01, 0.05[$ (**) and very significant for p-value < 0.01 (***)

Plot	Predicted values				Observed values		Comparison				
	Mean	SD	Inf 95%CI	Sup 95%CI	Mean	SE	mDiff	t.test	Bias	Precision	Accuracy
P1	23.33	1.10	21.23	25.25	19.04	2.41	4.29	*	22.55	5.78	23.28
P2	23.76	1.17	21.56	25.97	17.15	2.38	6.61	**	38.54	6.8	39.14
P4	22.01	1.23	19.67	23.91	18.63	3.28	3.38	no	18.17	6.58	19.32
P6	20.84	1.08	18.74	22.79	24.14	3.47	-3.30	no	-13.69	4.47	14.4
P7	25.07	1.33	22.36	27.71	23.74	2.60	1.33	no	5.6	5.6	7.92
P9	18.70	1.13	16.59	20.59	22.55	1.95	-3.85	*	-17.05	5.01	17.77
P11	23.55	1.20	21.11	25.52	22.18	2.88	1.37	no	6.2	5.43	8.24
P20	24.30	1.10	22.19	26.43	22.82	4.01	1.48	no	6.5	4.83	8.1
P21	21.76	1.14	19.14	23.87	20.43	4.39	1.33	no	6.51	5.57	8.57
P22	21.76	1.24	19.76	23.83	21.59	1.98	0.17	no	0.8	5.74	5.8
P25	16.79	1.25	14.70	19.19	13.39	3.00	3.40	no	25.36	9.35	27.03
P26	22.54	1.18	20.32	25.09	26.39	3.87	-3.85	no	-14.58	4.48	15.25
P27	19.36	1.09	17.13	21.27	27.04	2.25	-7.68	***	-28.4	4.05	28.69
P28	28.75	1.38	26.47	31.10	33.00	3.36	-4.25	no	-12.87	4.17	13.53
P29	26.55	1.24	24.45	29.07	21.00	2.52	5.55	**	26.44	5.89	27.09
P32	23.64	1.30	21.06	25.93	21.38	3.25	2.26	no	10.56	6.06	12.18
P35	22.07	1.27	19.77	24.89	18.34	3.65	3.73	no	20.35	6.92	21.49
P36	18.50	1.27	15.99	20.58	23.50	4.41	-5.00	no	-21.28	5.39	21.95
P37	26.41	1.28	23.98	28.34	22.24	2.46	4.17	no	18.77	5.74	19.63
P38	13.46	1.27	10.81	15.89	13.49	2.99	-0.03	no	-0.2	9.4	9.4
P39	24.22	1.24	22.20	27.12	18.45	3.73	5.77	no	31.3	6.72	32.01
P40	23.32	1.25	21.19	25.56	19.19	3.57	4.13	no	21.51	6.53	22.48
Mean	22.30				21.35		0.96		6.87	5.93	18.33

Table B3: Comparison of predicted and observed basal areas (G, m²/ha).

Statistical significance of differences between predicted and observed values (Student' t test) : non-significant ($\alpha = 0.05$) for p-value ≥ 0.1 (no) and p-value $\in [0.05, 0.1[$ (*), significant for p-value $\in [0.01, 0.05[$ (**) and very significant for p-value < 0.01 (***)).

Plot	Predicted values				Observed values		Comparison				
	Mean	SD	Inf 95%CI	Sup 95%CI	Mean	SE	mDiff	t.test	Bias	Precision	Accuracy
P1	234.29	12.20	210.95	258.09	184.00	23.08	50.29	**	27.33	6.63	28.12
P2	244.68	13.45	219.77	269.51	165.89	24.36	78.79	***	47.5	8.11	48.19
P4	221.29	13.50	194.96	243.93	181.40	33.22	39.89	no	21.99	7.44	23.21
P6	208.06	11.95	186.50	231.88	230.57	33.14	-22.51	no	-9.76	5.18	11.05
P7	250.10	14.30	219.61	277.51	231.78	25.61	18.32	no	7.91	6.17	10.03
P9	186.53	12.31	163.69	207.45	225.83	19.96	-39.30	*	-17.4	5.45	18.23
P11	236.47	13.09	209.47	262.00	221.33	29.83	15.14	no	6.84	5.91	9.04
P20	247.59	12.20	224.80	270.28	226.18	39.85	21.41	no	9.46	5.4	10.89
P21	223.01	12.80	194.60	248.41	216.50	46.80	6.52	no	3.01	5.91	6.63
P22	223.85	13.74	201.28	246.84	226.13	21.41	-2.28	no	-1.01	6.08	6.16
P25	166.96	13.52	144.30	193.64	133.92	30.26	33.04	no	24.67	10.1	26.66
P26	225.98	13.29	203.95	253.52	268.13	39.67	-42.15	no	-15.72	4.96	16.48
P27	198.11	12.21	174.95	221.77	274.37	21.88	-76.26	***	-27.79	4.45	28.14
P28	305.44	15.36	277.49	332.58	328.29	33.87	-22.85	no	-6.96	4.68	8.39
P29	269.85	13.90	245.69	296.82	211.26	25.71	58.59	**	27.73	6.58	28.5
P32	242.13	14.35	212.22	267.09	217.27	34.04	24.86	no	11.44	6.6	13.21
P35	231.28	14.70	204.40	263.86	197.50	39.62	33.78	no	17.1	7.45	18.65
P36	184.39	14.13	158.23	209.36	254.80	49.46	-70.41	no	-27.63	5.55	28.18
P37	276.76	14.38	248.50	300.18	228.00	26.92	48.76	*	21.38	6.31	22.29
P38	129.43	13.59	101.25	156.44	136.80	31.29	-7.37	no	-5.39	9.94	11.31
P39	250.79	14.08	228.15	284.77	192.31	39.39	58.48	no	30.41	7.32	31.28
P40	243.64	14.44	219.15	267.82	199.33	37.57	44.31	no	22.23	7.24	23.38
Mean	227.30				215.98		11.32		7.61	6.52	19.46

Table B4: Comparison of predicted and observed volumes (V, m³/ha).

Statistical significance of differences between predicted and observed values (Student' t test) : non-significant ($\alpha = 0.05$) for p-value ≥ 0.1 (no) and p-value $\in [0.05, 0.1[$ (*), significant for p-value $\in [0.01, 0.05[$ (**) and very significant for p-value < 0.01 (***)).

Stand structure

Plot	Predicted values				Observed values		Comparison				
	Mean	SD	Inf 95%CI	Sup 95%CI	Mean	SE	mDiff	t.test	Bias	Precision	Accuracy
P1	39.13	0.80	37.41	40.36	36.83	1.51	2.30	no	6.24	2.18	6.61
P2	41.16	0.88	39.23	42.90	36.53	1.40	4.62	***	12.66	2.4	12.89
P4	39.08	0.81	37.44	40.54	36.86	2.88	2.22	no	6.02	2.19	6.41
P6	39.51	0.81	38.03	41.00	36.23	1.00	3.29	**	9.08	2.23	9.35
P7	39.54	0.73	38.36	40.96	38.08	1.17	1.46	no	3.83	1.91	4.28
P9	39.07	0.96	37.23	40.76	39.41	1.96	-0.34	no	-0.87	2.44	2.59
P11	39.56	0.78	38.18	41.11	40.29	2.43	-0.73	no	-1.81	1.92	2.64
P20	40.66	0.79	39.07	42.13	39.32	1.04	1.34	no	3.41	2.01	3.96
P21	39.77	0.97	37.97	41.77	45.59	2.10	-5.82	**	-12.77	2.12	12.94
P22	42.78	0.86	41.16	44.33	45.30	1.43	-2.52	*	-5.56	1.89	5.87
P25	38.65	1.13	36.66	40.65	38.73	2.09	-0.08	no	-0.2	2.93	2.94
P26	40.31	0.88	38.80	41.88	41.26	1.50	-0.95	no	-2.29	2.14	3.13
P27	41.63	1.05	40.01	43.73	40.14	1.43	1.49	no	3.71	2.61	4.54
P28	48.73	0.93	46.90	50.45	40.42	0.99	8.31	***	20.55	2.29	20.68
P29	41.74	0.70	40.49	43.15	40.11	1.08	1.63	no	4.06	1.76	4.43
P32	41.46	0.90	39.66	43.40	42.27	1.61	-0.81	no	-1.93	2.12	2.87
P35	43.21	1.27	40.71	45.91	48.43	2.71	-5.21	*	-10.76	2.62	11.07
P36	36.70	1.12	34.61	38.65	49.96	2.43	-13.26	***	-26.55	2.25	26.65
P37	45.31	0.86	43.75	46.90	41.87	2.19	3.44	no	8.22	2.05	8.47
P38	34.72	1.33	32.55	37.52	39.57	2.79	-4.85	no	-12.25	3.36	12.7
P39	42.24	0.93	40.41	44.10	42.95	2.08	-0.71	no	-1.65	2.16	2.72
P40	43.67	1.01	41.88	45.53	42.84	2.89	0.83	no	1.93	2.37	3.06
Mean	40.85				41.04		-0.20		0.14	2.27	7.76

Table B5: Comparison of predicted and observed quadratic mean diameters (Dg, cm).

Statistical significance of differences between predicted and observed values (Student' t test) : non-significant ($\alpha = 0.05$) for p-value ≥ 0.1 (no) and p-value $\in [0.05, 0.1[$ (*), significant for p-value $\in [0.01, 0.05[$ (**) and very significant for p-value < 0.01 (***)

Plot	Predicted values				Observed values		Comparison				
	Mean	SD	Inf 95%CI	Sup 95%CI	Mean	SE	mDiff	t.test	Bias	Precision	Accuracy
P1	0.37	0.01	0.34	0.39	0.33	0.02	0.08	***	12.36	4.37	13.11
P2	0.41	0.02	0.38	0.44	0.35	0.02	0.13	***	18	4.35	18.52
P4	0.38	0.01	0.35	0.41	0.36	0.04	0.12	**	5.36	3.88	6.62
P6	0.32	0.01	0.29	0.35	0.30	0.02	0.04	*	7.55	4.52	8.8
P7	0.32	0.01	0.30	0.34	0.30	0.02	0.06	***	5.78	3.48	6.75
P9	0.34	0.01	0.32	0.36	0.36	0.02	0.03	no	-6.24	3.19	7.01
P11	0.34	0.01	0.32	0.37	0.31	0.04	0.09	*	10.57	4.34	11.43
P20	0.38	0.01	0.35	0.40	0.31	0.01	0.12	***	20.7	4.34	21.15
P21	0.43	0.01	0.41	0.46	0.35	0.04	0.13	**	22.75	3.57	23.03
P22	0.33	0.02	0.30	0.36	0.29	0.03	0.08	***	13.08	5.71	14.27
P25	0.35	0.01	0.32	0.37	0.39	0.02	0.01	no	-10.85	3.35	11.36
P26	0.31	0.01	0.28	0.33	0.34	0.02	0.02	no	-8.27	4.27	9.31
P27	0.35	0.01	0.32	0.38	0.39	0.02	0.03	no	-9.38	3.67	10.07
P28	0.22	0.02	0.19	0.25	0.27	0.02	-0.03	no	-17.35	5.6	18.23
P29	0.31	0.01	0.29	0.34	0.34	0.02	0.00	no	-10.16	3.97	10.91
P32	0.37	0.01	0.34	0.39	0.30	0.03	0.11	***	21.16	4.07	21.55
P35	0.41	0.02	0.37	0.43	0.35	0.03	0.11	**	17	4.43	17.57
P36	0.43	0.01	0.41	0.45	0.30	0.03	0.18	***	41.7	3.92	41.88
P37	0.32	0.01	0.28	0.34	0.34	0.02	0.07	***	-7.16	4.25	8.33
P38	0.37	0.02	0.33	0.40	0.40	0.03	0.08	*	-7.44	4.16	8.52
P39	0.38	0.01	0.36	0.41	0.40	0.03	0.03	no	-4.38	3.37	5.53
P40	0.37	0.01	0.34	0.39	0.39	0.03	0.12	***	-6.51	3.2	7.25
Mean	0.36				0.34		0.07		4.92	4.09	13.69

Table B6: Comparison of predicted and observed Gini indices, calculated on individual basal areas (GiniG, no unit).

Statistical significance of differences between predicted and observed values (Student' t test) : non-significant ($\alpha = 0.05$) for p-value ≥ 0.1 (no) and p-value $\in [0.05, 0.1[$ (*), significant for p-value $\in [0.01, 0.05[$ (**) and very significant for p-value < 0.01 (***)

Regeneration

Plot	Predicted values				Observed values		Comparison				
	Mean	SD	Inf 95%CI	Sup 95%CI	Mean	SE	mDiff	t.test	Bias	Precision	Accuracy
P1	155.64	17.77	119.00	188.52	17.78	5.34	137.86	***	775.37	99.92	781.78
P2	195.00	16.52	165.00	224.00	12.63	4.11	182.37	***	1443.94	130.83	1449.85
P4	197.81	17.72	170.00	243.05	38.00	21.80	159.81	***	420.55	46.63	423.13
P6	62.73	8.74	48.00	78.52	11.43	7.38	51.30	***	448.82	76.45	455.28
P7	64.86	8.84	48.42	80.00	14.81	3.79	50.05	***	337.95	59.69	343.18
P9	91.66	10.28	70.42	111.52	26.67	11.89	64.99	***	243.68	38.54	246.71
P11	151.48	15.03	122.47	177.00	10.00	4.47	141.48	***	1414.8	150.28	1422.76
P20	180.90	14.42	152.47	207.52	4.55	2.25	176.35	***	3875.82	316.93	3888.76
P21	264.66	21.89	219.38	303.00	11.67	4.58	252.99	***	2167.87	187.54	2175.97
P22	101.18	10.44	81.47	123.05	9.33	3.30	91.85	***	984.46	111.92	990.8
P25	129.05	14.89	105.00	159.10	13.08	4.43	115.97	***	886.62	113.84	893.9
P26	92.92	9.94	74.47	111.00	28.00	8.90	64.92	***	231.86	35.51	234.56
P27	106.43	11.46	84.95	128.00	32.59	10.63	73.84	***	226.57	35.15	229.28
P28	32.55	5.97	22.48	45.00	32.86	8.01	-0.31	no	-0.94	18.16	18.18
P29	66.98	8.97	50.00	86.57	35.79	8.99	31.19	***	87.15	25.06	90.68
P32	130.16	12.93	108.00	158.05	14.55	6.08	115.61	***	794.57	88.85	799.52
P35	174.52	15.52	147.47	202.05	11.25	6.82	163.27	***	1451.29	137.98	1457.83
P36	251.20	19.10	218.00	291.05	12.00	3.27	239.20	***	1993.33	159.18	1999.68
P37	81.17	10.15	64.00	97.05	22.50	7.72	58.67	***	260.76	45.13	264.64
P38	172.46	16.90	139.48	205.05	29.33	11.69	143.13	***	488	57.62	491.39
P39	148.51	15.85	117.43	178.62	29.23	6.65	119.28	***	408.07	54.24	411.66
P40	110.11	11.68	87.90	133.10	38.89	9.49	71.22	***	183.13	30.02	185.57
Mean	134.64				20.77		113.87		869.26	91.79	875.23

Table B7: Comparison of predicted and observed pole density (PoleQty, t/ha).

Statistical significance of differences between predicted and observed values (Student' t test) : non-significant ($\alpha = 0.05$) for p-value ≥ 0.1 (no) and p-value $\in [0.05, 0.1[$ (*), significant for p-value $\in [0.01, 0.05[$ (**), and very significant for p-value < 0.01 (***)

Plot	Predicted values				Observed values		Comparison				
	Mean	SD	Inf 95%CI	Sup 95%CI	Mean	SE	mDiff	t.test	Bias	Precision	Accuracy
P1	155.64	17.77	119.00	188.52	17.78	5.34	137.86	***	775.37	99.92	781.78
P2	195.00	16.52	165.00	224.00	12.63	4.11	182.37	***	1443.94	130.83	1449.85
P4	194.57	17.55	165.47	238.67	34.00	21.72	160.57	***	472.26	51.63	475.07
P6	62.37	8.68	48.00	78.52	11.43	7.38	50.94	***	445.67	75.95	452.1
P7	58.98	8.07	42.95	74.52	13.33	3.54	45.65	***	342.46	60.56	347.77
P9	74.02	8.46	59.48	91.52	10.00	5.77	64.02	***	640.2	84.59	645.76
P11	130.80	14.01	101.95	156.00	0.00	0.00	130.80	***	NA	NA	NA
P20	164.96	13.19	138.00	187.52	3.64	1.68	161.32	***	4431.87	362.36	4446.66
P21	235.44	19.85	196.47	270.52	8.33	3.86	227.11	***	2726.41	238.24	2736.8
P22	79.81	8.76	63.90	97.52	5.33	2.36	74.48	***	1397.37	164.44	1407.01
P25	83.66	11.23	65.95	105.00	3.08	2.40	80.58	***	2616.23	364.66	2641.52
P26	73.10	8.82	55.95	91.52	9.33	4.31	63.77	***	683.49	94.48	689.99
P27	84.04	9.74	67.47	102.52	20.00	7.99	64.04	***	320.2	48.72	323.89
P28	20.31	4.01	14.00	28.00	8.57	4.04	11.74	**	136.99	46.78	144.76
P29	53.82	8.19	39.00	73.05	11.58	3.53	42.24	***	364.77	70.74	371.57
P32	123.95	13.04	101.47	150.52	14.55	6.08	109.40	***	751.89	89.64	757.21
P35	149.16	15.12	120.95	176.00	6.25	3.97	142.91	***	2286.56	241.85	2299.31
P36	174.67	14.93	147.95	203.52	4.00	2.67	170.67	***	4266.75	373.17	4283.04
P37	59.39	8.22	43.00	74.05	7.50	3.10	51.89	***	691.87	109.57	700.49
P38	110.18	13.22	83.47	135.10	10.67	7.00	99.51	***	932.61	123.91	940.81
P39	91.64	11.76	70.00	116.05	7.69	3.61	83.95	***	1091.68	152.96	1102.34
P40	72.00	9.51	56.42	93.00	3.33	1.81	68.67	***	2062.16	285.62	2081.85
Mean	111.25				10.14		101.11		1375.27	155.74	1384.74

Table B8: Comparison of predicted and observed pole density (PoleQty, t/ha) for spruce.

Statistical significance of differences between predicted and observed values (Student' t test) : non-significant ($\alpha = 0.05$) for p-value ≥ 0.1 (no) and p-value $\in [0.05, 0.1[$ (*), significant for p-value $\in [0.01,0.05[$ (**) and very significant for p-value <0.01 (***)

Plot	Predicted values				Observed values		Comparison				
	Mean	SD	Inf 95%CI	Sup 95%CI	Mean	SE	mDiff	t.test	Bias	Precision	Accuracy
P1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	no	NA	NA	NA
P2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	no	NA	NA	NA
P4	3.24	1.82	0.00	7.00	2.00	2.00	1.24	no	62	90.77	109.92
P6	0.36	0.58	0.00	2.00	0.00	0.00	0.36	***	NA	NA	NA
P7	5.88	2.44	1.48	10.52	0.74	0.74	5.14	***	694.59	329.49	768.78
P9	17.64	4.75	9.48	27.00	16.67	7.72	0.97	no	5.82	28.49	29.08
P11	20.68	4.57	14.00	28.52	10.00	4.47	10.68	*	106.8	45.72	116.17
P20	15.94	4.71	7.00	26.00	0.91	0.91	15.03	***	1651.65	517.04	1730.69
P21	29.22	6.23	18.00	41.00	3.33	2.25	25.89	***	777.48	187.01	799.65
P22	21.37	4.82	13.00	32.00	2.67	1.82	18.70	***	700.37	180.42	723.24
P25	45.39	7.09	33.47	59.52	9.23	3.18	36.16	***	391.77	76.86	399.24
P26	19.82	4.45	10.48	28.52	17.33	6.13	2.49	no	14.37	25.71	29.45
P27	22.39	5.07	15.00	31.52	8.89	3.26	13.50	***	151.86	56.97	162.19
P28	12.24	3.62	6.00	19.00	22.86	8.08	-10.62	no	-46.46	15.82	49.08
P29	13.16	3.29	7.47	19.00	21.05	6.21	-7.89	no	-37.48	15.63	40.61
P32	6.21	2.60	2.00	11.52	0.00	0.00	6.21	***	NA	NA	NA
P35	25.36	5.38	13.48	36.00	5.00	2.89	20.36	***	407.2	107.55	421.16
P36	76.53	9.76	60.00	96.52	8.00	3.27	68.53	***	856.62	121.95	865.26
P37	21.78	5.13	13.00	33.00	13.75	6.25	8.03	no	58.4	37.29	69.29
P38	62.28	9.15	45.48	83.52	18.67	9.65	43.61	***	233.58	49.01	238.67
P39	56.87	8.91	40.00	72.52	20.00	5.99	36.87	***	184.35	44.53	189.65
P40	38.11	7.21	24.48	52.00	28.89	8.59	9.22	no	31.91	24.97	40.52
Mean	23.39				9.55		13.84		346.94	108.62	376.81

Table B9 : Comparison of predicted and observed pole density (PoleQty, t/ha) for fir.

Statistical significance of differences between predicted and observed values (Student' t test) : non-significant ($\alpha = 0.05$) for p-value ≥ 0.1 (no) and p-value $\in [0.05, 0.1[$ (*), significant for p-value $\in [0.01,0.05[$ (**) and very significant for p-value <0.01 (***)

Stand composition

Plot	Predicted values				Observed values		Comparison				
	Mean	SD	Inf 95%CI	Sup 95%CI	Mean	SE	mDiff	t.test	Bias	Precision	Accuracy
P1	100.00	0.00	100.00	100.00	93.73	5.53	6.27	no	6.69	0	6.69
P2	100.00	0.00	100.00	100.00	89.47	7.23	10.53	no	11.77	0	11.77
P4	97.52	1.06	94.94	99.50	69.69	9.76	27.83	**	39.94	1.51	39.97
P6	99.33	0.59	98.04	100.00	99.76	0.24	-0.43	no	-0.43	0.59	0.73
P7	92.53	1.70	89.27	95.78	89.68	4.27	2.85	no	3.18	1.9	3.7
P9	72.65	3.50	67.28	79.85	80.01	4.96	-7.36	no	-9.2	4.37	10.19
P11	82.58	2.92	76.90	88.16	77.32	7.29	5.26	no	6.81	3.77	7.78
P20	90.81	2.03	86.20	94.35	69.71	9.43	21.10	**	30.26	2.91	30.4
P21	82.54	2.81	77.33	88.21	54.96	11.04	27.58	**	50.18	5.11	50.44
P22	75.71	3.54	68.77	82.15	85.50	5.30	-9.79	*	-11.45	4.14	12.18
P25	62.52	4.31	54.78	69.54	37.46	7.99	25.06	***	66.89	11.52	67.87
P26	72.59	2.73	67.48	78.00	56.53	7.01	16.06	**	28.41	4.82	28.82
P27	74.66	3.34	68.38	80.53	74.08	4.24	0.58	no	0.78	4.51	4.58
P28	67.88	2.74	62.16	72.72	81.50	5.47	-13.62	**	-16.71	3.37	17.05
P29	78.72	2.67	74.62	83.98	72.16	6.53	6.56	no	9.09	3.7	9.81
P32	94.90	1.83	90.77	97.95	100.00	0.00	-5.10	***	-5.1	1.83	5.42
P35	80.32	3.10	73.73	84.79	68.82	8.94	11.50	no	16.71	4.51	17.31
P36	52.87	3.86	45.91	59.16	49.85	8.45	3.02	no	6.06	7.75	9.84
P37	71.63	2.97	65.99	77.27	66.31	8.88	5.32	no	8.03	4.47	9.19
P38	56.16	4.85	47.29	65.11	49.10	10.49	7.06	no	14.39	9.89	17.46
P39	54.55	3.69	47.79	60.88	42.87	9.21	11.68	no	27.24	8.61	28.57
P40	61.01	3.99	53.36	68.15	57.48	9.27	3.53	no	6.14	6.94	9.27
Mean	78.25				71.18		7.07		13.17	4.37	18.14

Table B10: Comparison of predicted and observed mixing ratio (MixR, % spruce).

NB: stand mixing ratio is calculated as spruce proportion over total basal area (m²/ha).

Statistical significance of differences between predicted and observed values (Student' t test) : non-significant ($\alpha = 0.05$) for p-value ≥ 0.1 (no) and p-value $\in [0.05, 0.1[$ (*), significant for p-value $\in [0.01, 0.05[$ (**) and very significant for p-value < 0.01 (***)

Plot	Predicted values				Observed values		Comparison				
	Mean	SD	Inf 95%CI	Sup 95%CI	Mean	SE	mDiff	t.test	Bias	Precision	Accuracy
P1	100.00	0.00	100.00	100.00	88.89	7.86	11.11	no	12.5	0	12.5
P2	100.00	0.00	100.00	100.00	80.00	9.67	20.00	no	25	0	25
P4	98.36	0.91	96.90	100.00	62.50	15.61	35.86	no	57.38	1.46	57.4
P6	99.43	0.89	97.26	100.00	100.00	0.00	-0.57	***	-0.57	0.89	1.06
P7	90.99	3.50	83.59	97.51	82.05	7.23	8.94	no	10.9	4.27	11.71
P9	80.87	4.39	71.43	89.28	27.00	9.11	53.87	**	199.5	16.27	200.16
P11	86.32	2.81	79.91	91.75	0.00	0.00	86.32	***	NA	NA	NA
P20	91.22	2.40	86.48	96.15	35.00	10.11	56.22	***	160.62	6.86	160.77
P21	88.97	2.13	84.99	93.00	43.75	14.30	45.22	**	103.37	4.88	103.49
P22	78.93	3.94	70.74	85.65	58.33	12.69	20.60	no	35.31	6.76	35.95
P25	64.80	4.00	56.16	72.40	12.25	5.84	52.55	***	428.95	32.66	430.19
P26	78.67	4.40	69.01	87.98	23.33	8.89	55.34	***	237.19	18.87	237.94
P27	78.99	4.06	71.28	84.96	49.86	7.34	29.13	**	58.42	8.14	58.98
P28	62.72	7.73	49.25	77.11	30.00	11.46	32.72	**	109.05	25.77	112.05
P29	80.28	4.58	72.34	87.79	29.74	6.98	50.54	***	169.96	15.4	170.66
P32	95.19	2.02	91.29	98.42	100.00	0.00	-4.81	***	-4.81	2.02	5.22
P35	85.42	3.01	79.84	92.27	40.00	6.77	45.42	**	113.55	7.53	113.8
P36	69.54	2.99	63.94	74.83	33.33	16.33	36.21	no	108.65	8.97	109.02
P37	73.21	5.31	62.16	82.87	41.48	11.60	31.73	*	76.49	12.79	77.55
P38	63.86	4.16	55.58	71.54	26.79	11.74	37.07	*	138.38	15.54	139.25
P39	61.72	4.39	53.94	69.38	27.78	10.34	33.94	**	122.16	15.81	123.18
P40	65.42	5.30	55.85	76.07	19.51	8.74	45.91	***	235.31	27.16	236.87
Mean	81.59				45.98		35.61		114.16	11.05	115.37

Table B11: Comparison of predicted and observed pole mixing ratio (PoleMixR, % spruce).

NB: pole mixing ratio is calculated as spruce proportion over total pole density (t/ha).

Statistical significance of differences between predicted and observed values (Student' t test) : non-significant ($\alpha = 0.05$) for p-value ≥ 0.1 (no) and p-value $\in [0.05, 0.1[$ (*), significant for p-value $\in [0.01, 0.05[$ (**) and very significant for p-value < 0.01 (***)

COMPARISON OF PREDICTED AND OBSERVED DIAMETER DISTRIBUTIONS

Qualitative comparison

We graphically assessed the consistency of predicted *versus* observed diameter distributions. However, as results were very variable among stands, it appeared difficult to draw general results from this qualitative comparison. We therefore needed a method to quantify the distance between distributions, as detailed in the following section.

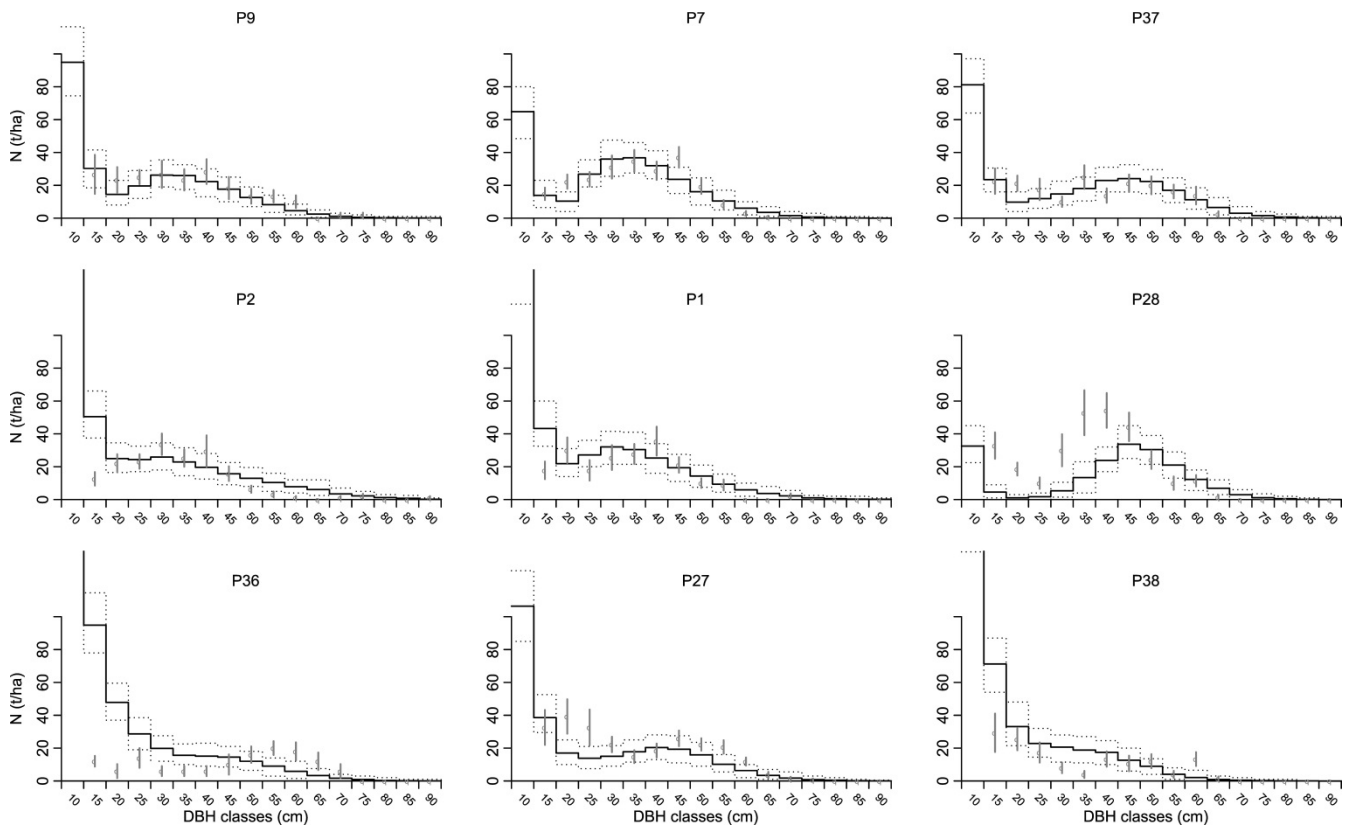


Figure B1: Qualitative comparison of stand diameter distribution, for a selection of stands.

This figure compares predicted and observed diameter distributions at the end of the simulation for a selection of stands. It shows the mean predicted distribution (*solid line*) and 95% confidence intervals (*dotted lines*) to the mean distribution observed in 1980 (*grey circles*) and the related standard errors of the mean (*grey bars*). The first line presents three cases with good adequacy between predicted and observed simulations, while the second and third lines respectively present cases with an over- or under-estimation of large trees.

Quantitative comparison

We first assessed the differences between distributions by comparing the numbers of trees per size category (**Table B12**). However, as these results were affected by potential prediction bias of the total number of trees, we looked for a method to compare the frequencies per class in a simple way, and thus quantify differences between diameter distributions.

We then quantified the discrepancies between predicted and observed diameter distributions using Pearson’s Chi-square test (Pearson, 1900), as recommended by Reynolds *et al.* (1988). This test assesses the equality of distributions of individuals among k classes based on the frequency per class, i.e. irrespectively of the total number of individuals. It is classically based on the comparison between an “observed” (linked to an “observation”) and an “expected” distribution (cf. Eq. (B.6)). Here, our “observation” is, in fact, a “prediction” made by the model, while the reference distribution is estimated from the “observed” distribution (field inventory). We thus changed the formula to Eq. (B.6’) to better fit our glossary. Thus, for each class i , the test compare the “predicted” number of individuals in i (P_i) to the “expected” number of individuals in i (E_i) (cf. Eq. (B.6’)). The latter is calculated from the total number of predicted individuals (n_p) and the observed frequency for class i , i.e. the ratio of observed individuals in class i (O_i) over the total number of “observed” individuals (n_o) (cf. Eq. (B.7)).

The estimated χ^2 is then compared to a threshold (maximum) χ^2 value to determine whether both predicted and observed distributions are equal – or not. This threshold χ^2 depend on the α risk and number of degree of freedom (df) and thus on the number of classes k (Eq. (B.8)). With $\alpha = 0.05$, we have $\chi^2 = 5.99$ for $df= 2$ (test based on three size categories: small, medium and large trees; cf. Table B13).

$$Eq.(B.6) \chi^2 = \sum_i^k \frac{(O_i - E_i)^2}{E_i}$$

$$Eq.(B.6') \chi^2 = \sum_i^k \frac{(P_i - E_i)^2}{E_i}$$

$$Eq.(B.7) E_i = \frac{O_i}{n_o} \times n_p$$

$$Eq.(B.8) df = k - 1$$

Chi-square tests have been automatically conducted with the *chisq.test()* R function (R Core Team, 2012) in two ways. The first way compared the mean predicted distribution (on the R=100 repetitions) to the mean observed one (estimated after several different inventory sampling plots). The results are presented in the first set of columns of Table B13. The second way consisted in comparing all predicted distributions (all repetitions) to the mean observed distribution. The results are presented in the second set of columns of Table 13.

Stand	Small	Medium	Large	Mean Difference
1	2.62	-1.21	35.45	12.29
2	8.79	-22.64	99.79	28.65
4	-18.75	19.87	19.08	6.73
6	-50.90	-26.39	-2.59	-26.63
7	-19.02	10.34	-8.52	-5.73
9	-29.49	-4.96	-18.59	-17.68
11	45.23	-1.51	10.66	18.13
20	15.86	-12.86	6.65	3.22
21	98.33	140.15	-14.62	74.62
22	15.72	90.91	-14.88	30.58
25	0.80	67.00	10.48	26.09
26	-36.54	35.42	-28.28	-9.80
27	-57.05	-4.28	-32.78	-31.37
28	-90.20	-68.96	19.13	-46.68
29	-40.29	58.05	18.58	12.11
32	48.74	25.14	-6.73	22.38
35	100.99	121.87	10.50	77.78
36	282.05	181.17	-41.62	140.53
37	-44.13	14.34	17.27	-4.17
38	31.18	124.25	-28.90	42.18
39	10.74	113.20	20.95	48.30
40	-14.43	48.28	20.63	18.16
Mean	11.83	41.24	4.17	19.08

Table B12: Comparison of the predicted and observed number of trees per size category class (t/ha).

This table presents results of the comparison of predicted versus observed number of trees per size category class (in t/ha), i.e. for small (diameter \in [17.5, 27.5[cm), medium (diameter \in [27.5, 42.5[cm) and large (diameter \geq 42.5 cm) trees.

Plot	Mean predicted VS mean observed distributions			All predicted VS mean observed distributions		
	Chi2	p-value	Equality	Mean Chi2	Mean p-value	%equal distributions
1	3.75	1.53E-01	yes	5.39	2.04E-01	65%
2	31.27	1.62E-07	no	32.77	1.30E-05	0%
4	5.62	6.01E-02	yes	7.30	9.70E-02	42%
6	9.41	9.05E-03	no	10.96	3.73E-02	19%
7	3.13	2.09E-01	yes	4.41	2.28E-01	74%
9	2.22	3.30E-01	yes	3.95	2.99E-01	80%
11	4.40	1.11E-01	yes	6.00	1.71E-01	56%
20	2.71	2.58E-01	yes	4.23	2.64E-01	78%
21	37.63	6.74E-09	no	39.67	2.98E-06	0%
22	21.25	2.43E-05	no	22.90	1.75E-03	2%
25	7.57	2.27E-02	no	9.34	5.95E-02	28%
26	21.20	2.49E-05	no	22.75	1.41E-03	1%
27	13.14	1.40E-03	no	14.79	1.48E-02	7%
28	NA	NA	NA	NA	NA	0%
29	20.81	3.03E-05	no	22.51	1.10E-03	1%
32	5.89	5.25E-02	yes	7.29	1.18E-01	45%
35	16.31	2.87E-04	no	18.12	7.39E-03	3%
36	142.22	1.31E-31	no	144.38	1.70E-22	0%
37	10.53	5.16E-03	no	11.78	1.55E-02	7%
38	28.34	7.03E-07	no	30.40	8.49E-04	0%
39	13.82	9.99E-04	no	15.27	1.18E-02	7%
40	6.15	4.62E-02	no	7.62	9.94E-02	45%
Mean	19.40			21.04		25.45%

Table B13: Chi-square test results at the stand level.

This table presents the results of chi-square tests conducted between the mean observed distribution and the mean predicted distribution (left set of columns) or all predicted distributions (right set of columns). The initial 5cm diameter distributions were grouped into three size categories representing small (diameter \in [17.5, 27.5[cm), medium (diameter \in [27.5, 42.5[cm) and large (diameter \geq 42.5 cm) trees. The number of degree of freedom for the test was thus $df = 2$, and $\chi^2 < 5.99$ indicated equal distributions. The chi-square test could not be applied for P28 because one of the class was empty (category “small”).

REFERENCES

- Pearson, K. (1900). On the criterion that a given system of deviation from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. *Philosophical Magazine Series 5* 50: 157-175.
- Pretzsch, H., Biber, P. & Dursky, J. (2002). The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *Forest Ecology and Management* 162(1): 3-21.
- R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Reynolds, M. R., Burk, T. E. & Huang, W. C. (1988). Goodness-of-Fit tests and Model Selection Procedures for Diameter Distribution Models. *Forest Science* 34(2): 373-399.
- Soares, P., Tomé, M., Skovsgaard, J. P. & Vanclay, J. K. (1995). Evaluating a growth model for forest management using continuous forest inventory data. *Forest Ecology and Management* 71(3): 251-265.
- Vanclay, J. K. & Skovsgaard, J. P. (1997). Evaluating forest growth models. *Ecological Modelling* 98(1): 1-12.

Appendix C – Sensitivity analysis process and presentation of the Morris’ screening method

This appendix aims at describing the different steps of this analysis and highlight key questions and decisions.

OBJECTIVES AND GLOBAL FRAME

Sensitivity and uncertainty analysis techniques (SA and UA) consist in studying the impact of variations of input parameters on output variables (Saltelli 2008). There are commonly used to deal with complementary objectives and the related questions:

- Detect influential parameters
Question: Which parameters are really influential on model outputs? Which are not influential and could be fixed to their default value? Is the model over-parameterized (numerous non-influential parameters) and could some process be simplified?
- Assess the effect of uncertainties regarding input parameters values on model predictions
Question: For which parameters do the uncertainty regarding the mean value has important – and potentially problematic – effects on model predictions? On which parameters should we focus a future recalibration effort?
- Check the consistency of model’s behaviour
Question: Are the results consistent with theoretical knowledge regarding key demographic processes? Are model predictions influenced by the expected parameters?
- Detect potential interactions between parameters
Question: Do the different parameters - and related processes - interact and in a consistent and expected way?

Besides the variety of questions that these techniques can answer, there also exist numerous possible ways to conduct these analyses, depending on the objectives, the integration of such analyses within a global approach, and knowledge and questions about the variation range of each input parameters. In our case, we had the possibility to conduct this analysis on the short (50 years, like for the quantitative evaluation simulations) or long run (500 years, like for the qualitative evaluation simulations), using no-management, prospective management or historical management scenarios, and varying input parameters within their “natural range” or using an empirical 10 or 20% variation. Among all these possibilities, we decided to apply this approach on the retrospective/historical simulations used for the quantitative evaluation step, as it enabled to control simulated management, to

assess the effect of uncertainties regarding demographic parameters on model predictions and detect priority parameters for the future recalibration process – also based on these historical simulations.

INPUT FACTORS AND VARIATION RANGE

We analysed conjointly the sensitivity of output variables to 42 demographic parameters (21 per species), combined with the effect of two “initial state” factors. As regard demographic processes, we decided to vary parameters within their expected natural variation, approached by the 95% confidence interval of calibration data, i.e. +/- 1.96 standard deviations around the mean value. We only tested two options for individual effects in allometric and growth equations: with/without individual effects, so as to assess the impact of the consideration of individual variability on model predictions. The input parameters related to stand structure and topography were not varied separately, but conjointly through an “initial state” factor encompassing several stand characteristics. Indeed, the structure and composition of the initial stand appeared to us as an important component of this analysis, as we hypothesised that the influence of demographic processes on stand development dynamics would depend on its maturation state. A Principal Component Analysis (PCA) of initial stand characteristics showed that Queige’s stands highly differed regarding their initial density and their “heterogeneity”, which encompassed both diameter diversity and composition. Apart from pure stands, we indeed observed a group of well mixed and uneven-aged stands on the one hand, and a group of spruce-dominant stands with a more even-aged structure on the other hand. Pure or quasi-pure spruce were set apart to ensure a minimum proportion of 20% of fir (over total basal area), to be sure to have enough firs to detect the effect of fir demographic parameters on model predictions at the stand scale. We then selected four stands to represent this diversity, combining two levels of heterogeneity (P36 and P39 for mixed and uneven-aged stands, P26 and P28 for spruce-dominant even-aged stands) and two levels of density (P26 and P36 for low density ~30 m²/ha, P28 and P39 for high density ~40 m²/ha) . These two axes were synthesised as two factors in the sensitivity analysis, respectively IS_F1 and IS_F2. In the experiment design, each of the four selected stands was associated with the management history that had effectively been applied on that stand, so as to control management and detect only demographic parameters’ effects.

CHOICE OF THE SENSITIVITY ANALYSIS TECHNIQUE: THE MORRIS’ SCREENING METHOD

Numerous sensitivity/uncertainty analysis techniques exist (Saltelli 2008), differing from the way the input parameters are varied, the necessity – or not – of repetitions, the sensitivity indices calculated etc. The choice of a given technique depends on several criteria, one of the most important being the maximum number of simulations conceivable – i.e. the size of the experiment design –

considering simulation constraints, which highly depend on several factors: the type of model (stochastic or deterministic), the number of parameters tested, the model's computing speed and the length of simulations. In our case, this choice was highly constrained by the computation speed, due to the time consuming light interception model. This, added to a non-negligible number of input parameters and the presence of stochastic processes, led us to select the Morris' method (Figure C1).

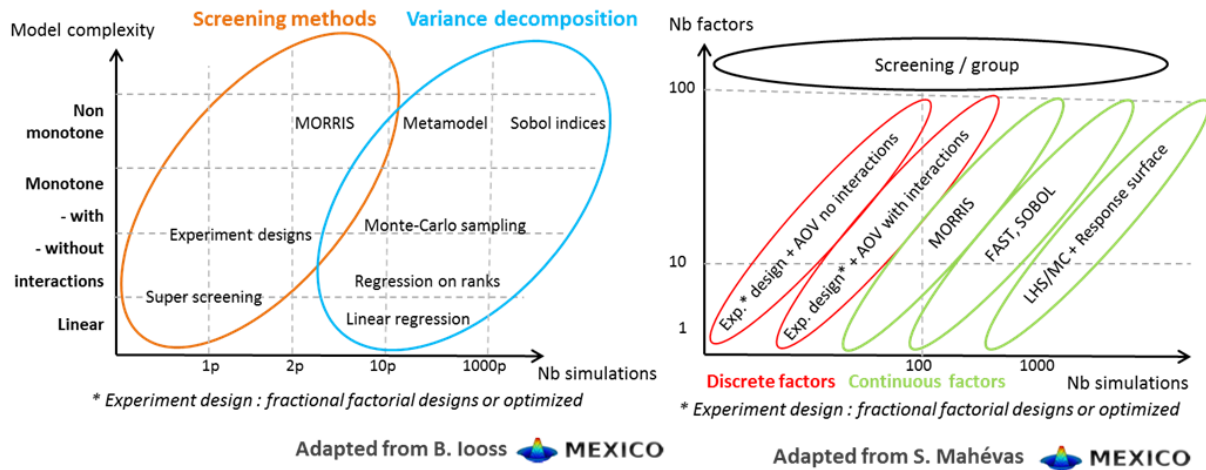


Figure C1: Grids for sensitivity analysis techniques selection, depending on several criterion.

These two grids are adapted from those presented by Stéphanie Mahévas and Bertrand Iooss at the Mexico sensitivity analysis summer-school 2012 (<http://reseau-mexico.fr>).

The Morris' method is a screening technique designed to sample large factorial spaces in an efficient way, following several trajectories based on one-at-a-time (OAT) discrete jumps within parameter levels (Figure C2). The method ensures that, provided a sufficient number of trajectories, the set of simulations made at the different points in the parameter space detect efficiently influential and non-influential parameters at a low simulation cost – i.e. with a lower required number of simulations than other methods. The size of a Morris' experiment design is indeed defined by $r \cdot (p+1)$, for r trajectories and p parameters, whereas a complete plan would involve n^p combinations of p parameters with n levels. No rules exist regarding the definition of the “sufficient” number of trajectories. However, so as to ensure sufficient screening intensity of factorial space, the total number of trajectories (r) should be chosen while considering the numbers of tested parameters (p), the number of levels per parameters, model's stochasticity and computation speed, therefore involving a trade-off between computation cost and accuracy of the sensitivity indices. The number of levels (modalities) tested per factor should be pair (C. Bruchou, personal communication) but depends on the variation range of each parameter and on the maximum number of simulations conceivable. A higher number of levels per factor would require a higher number of trajectories – and thus a larger simulation design – to ensure sufficient and balanced sampling of all levels of a given factor.

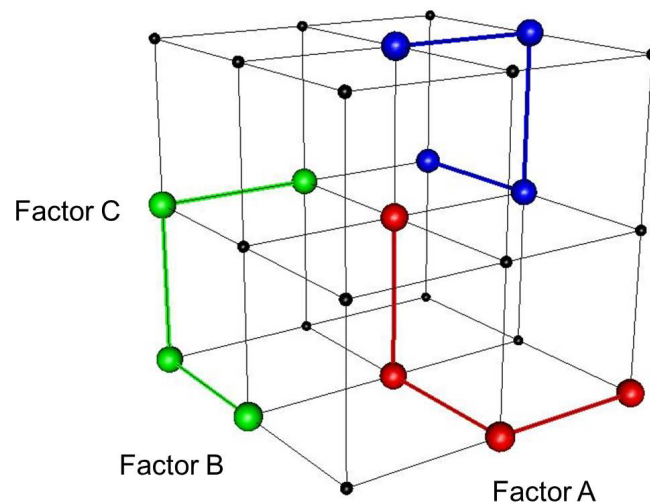


Figure C2: Illustration of Morris' screening method of factorial space.

This figure illustrates the sampling strategy used by the Morris' screening method. It is based on the definition of r trajectories (here $r = 3$) screening the factorial space, defined by p factors (here $p = 3$) with several modalities per factor (here 3). Each trajectory starts at a random coordinate of the factorial space, defined by a combination of modalities of all factors (points). The trajectory is then determined step by step by a One At a Time (OAT) process, involving successive variations of factors' modalities. Each trajectory is thus defined by $p+1$ different combinations of factors modalities (here 4). This plots have been realized with the R function *plot3d()* of the "rgl" R package (Adler and Murdoch, 2012; R Core Team, 2012).

EXPERIMENT DESIGN DEFINITION

In this study, given the high computation cost (2-3 minutes per simulation) but the possibility to run simulations on a cluster (~10 hours per bloc of 250 simulations), we estimated that we could run up to a few thousands simulations. With $p=44$ factors, we could thus use from 20 to 200 trajectories. We finally used $r=100$ trajectories, which appeared as a good compromise, but decided to limit the number of levels to 4 in the case of demographic parameters, while the number of levels had already been set to 2 for other factors (individual variability parameters and initial state). We thus obtained an experiment design, of $r*(p+1) = 4500$ different combinations of parameter values. We used the *morris()* R function from package "sensitivity" (Pujol *et al.*, 2012; R Core Team, 2012) to generate the experiment design. An adaptation of this method by Campolongo *et al.* (2007) select the r best trajectories among m tested trajectories, so as to optimize the exploration of factorial space. The experiment design was run externally with Capsis4 on a cluster and the simulation outputs were then uploaded and transferred to the *morris()* R function to conduct the sensitivity analysis.

SENSITIVITY INDICES AND RELATIVE FACTORS' INFLUENCE

The Morris' method is based on the calculation of the elementary effect (EE) –for a given output variable – associated with each single variation (jump) of each input parameter. Then, for each input factor, the mean of absolute values of all EE (μ^*) is considered as a good proxy of its elementary effect on the selected output variable, whereas the standard deviation of all EE (σ) assess the variability of its effect, indicating either a non-linear effect or potential interactions with other parameters. Morris' results are often presented graphically by $\sigma = f(\mu^*)$ (Figure C3), and both indices are used to interpret factor's absolute and relative influence.

However, besides analysing both indices separately, we chose to use the index proposed by Ciric *et al.* (2012), which combines both Morris' indices into a unique sensitivity index (SI), also interpreted as the Euclidian distance between the “sensitivity coordinates” (μ^* , σ) of the factor and the origin (0,0) of the Morris' plot (Figure C3):

$$SI = \sqrt{\mu^{*2} + \sigma^2}$$

By taking both main and second order effects – interactions or nonlinear effects – into account, this index gives an estimation of the total effect of each input factor on a given output variable (Figure C4). It therefore enabled the relative influence of input factors to be assessed and factors' rank to be established for each output variable (Table C2). It also enabled groups of different degree of influence to be detected (Figure C5), so as to put factors' ranks into perspective (Table C2). The analysis was performed for seven response variables, i.e. final stand structure characteristics (density, basal area, quadratic mean dbh, basal area Gini index, pole quantity, species mixture, and pole tree species mixture). A global rank was then obtained for each factor, based on the sum of the ranks obtained for all output variables (Table C2). This step allowed us to detect non-influential and influential factors, as well as to assess the impact of uncertainties regarding input parameters on model's predictions.

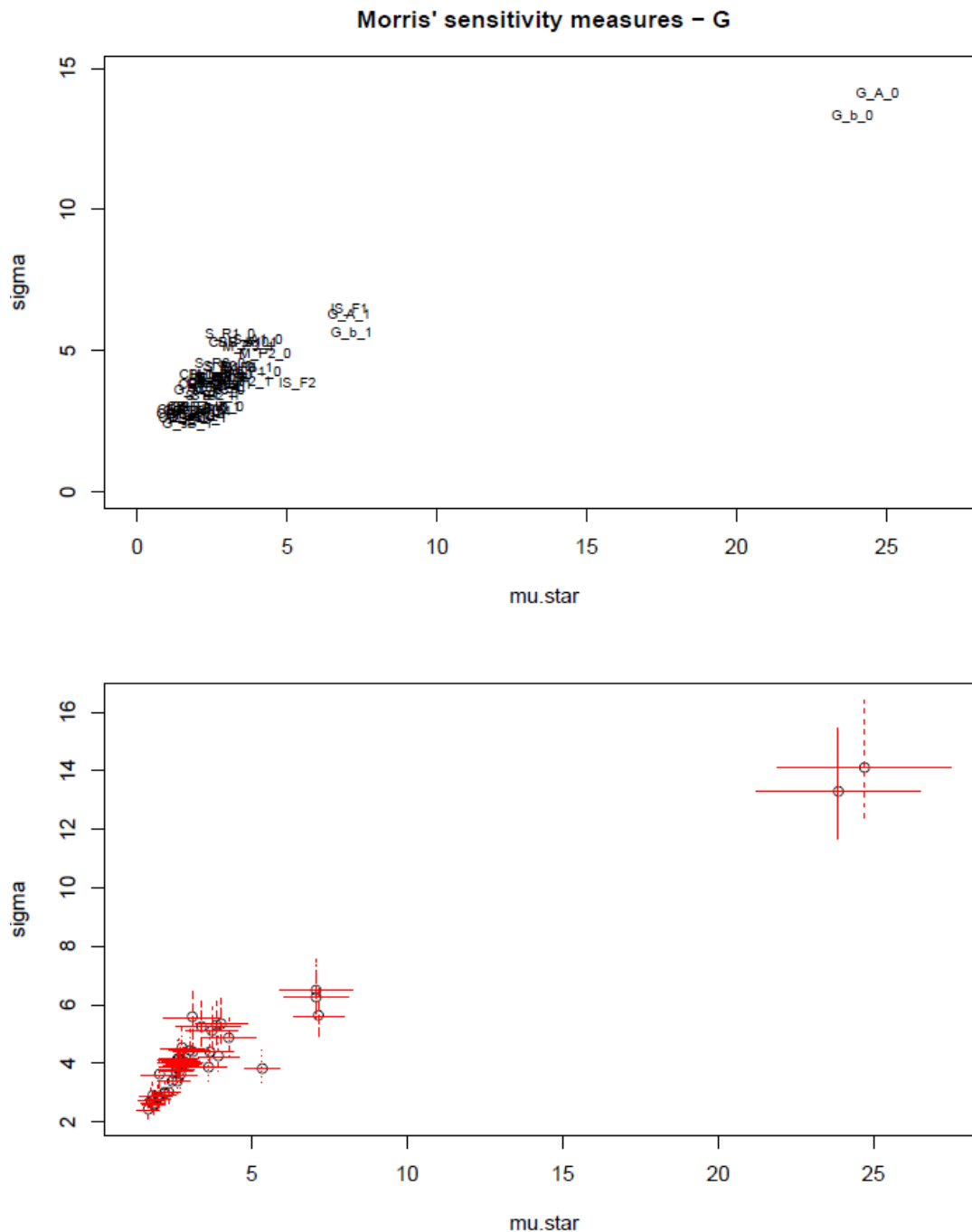


Figure C3: Graphical representation of Morris' sensitivity results.

The first plot (above) is the classical representation of Morris' sensitivity indices results and has been obtained with the *morris()* function of the R package "sensitivity" (Pujol *et al.*, 2012; R Core Team, 2012). It enables the conjoint analysis of both Morris' indices values for each input factor, i.e. their main effect (μ^* = mu.star) and the variability of this effect (σ = sigma) on a given output variable (here G= stand basal area, m²/ha). The values obtained for each factor are referred to by the factor code name (cf. Table for the entire factor name and signification). A high μ^* value indicates that the output variable is highly sensitive to this input factor, while a high σ value indicates that the effect of this factor is either nonlinear or act in interaction with other parameters (NB : the method does not allow to separate both sources of variability). The second plot comes from a package diffused by the MEXICO scientific network (<http://reseau-mexico.fr>) during summer schools on sensitivity analysis. It enables the computation of 95% confidence intervals associated with each index (based on bootstrap selection among individual effects of each factor). The sensitivity indices are in the same unit as the considered output variable (here m²/ha).

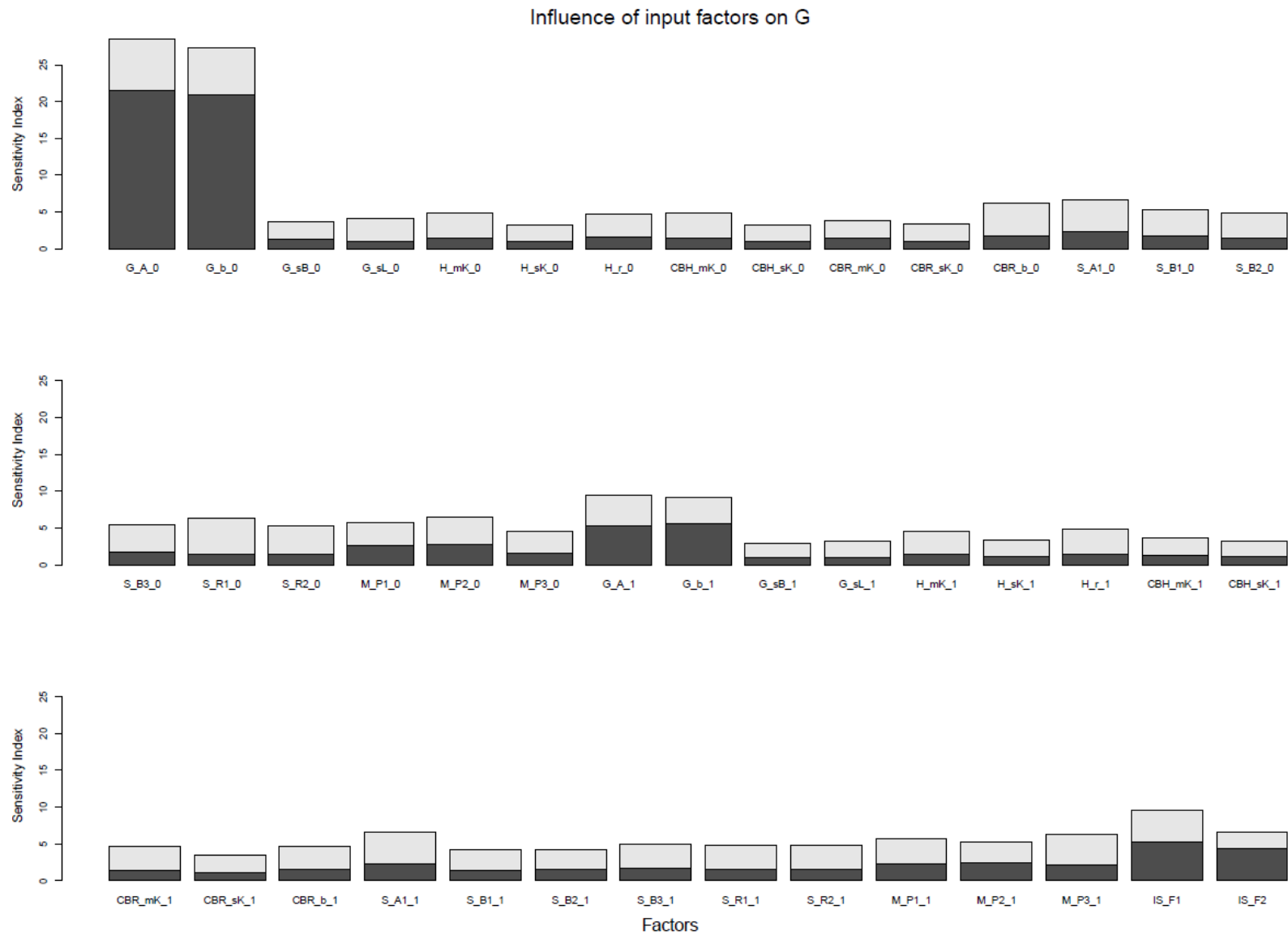


Figure C4 : Representation of Morris' results using the combined sensitivity index.

This graphic is a personal and alternative representation of Morris' results based on the sensitivity index proposed by Ciric *et al.* (2012) and combining both Morris indices. Each bar thus represents the value of this combined index for an input factor and a given output variable (here G, stand basal area, m²/ha), with the dark grey part corresponding to the main effect of the factor (Morris' μ^*) and the light grey part corresponding to the variability component (Morris' σ). The sensitivity index is in the same unit as the considered output variable (here m²/ha)

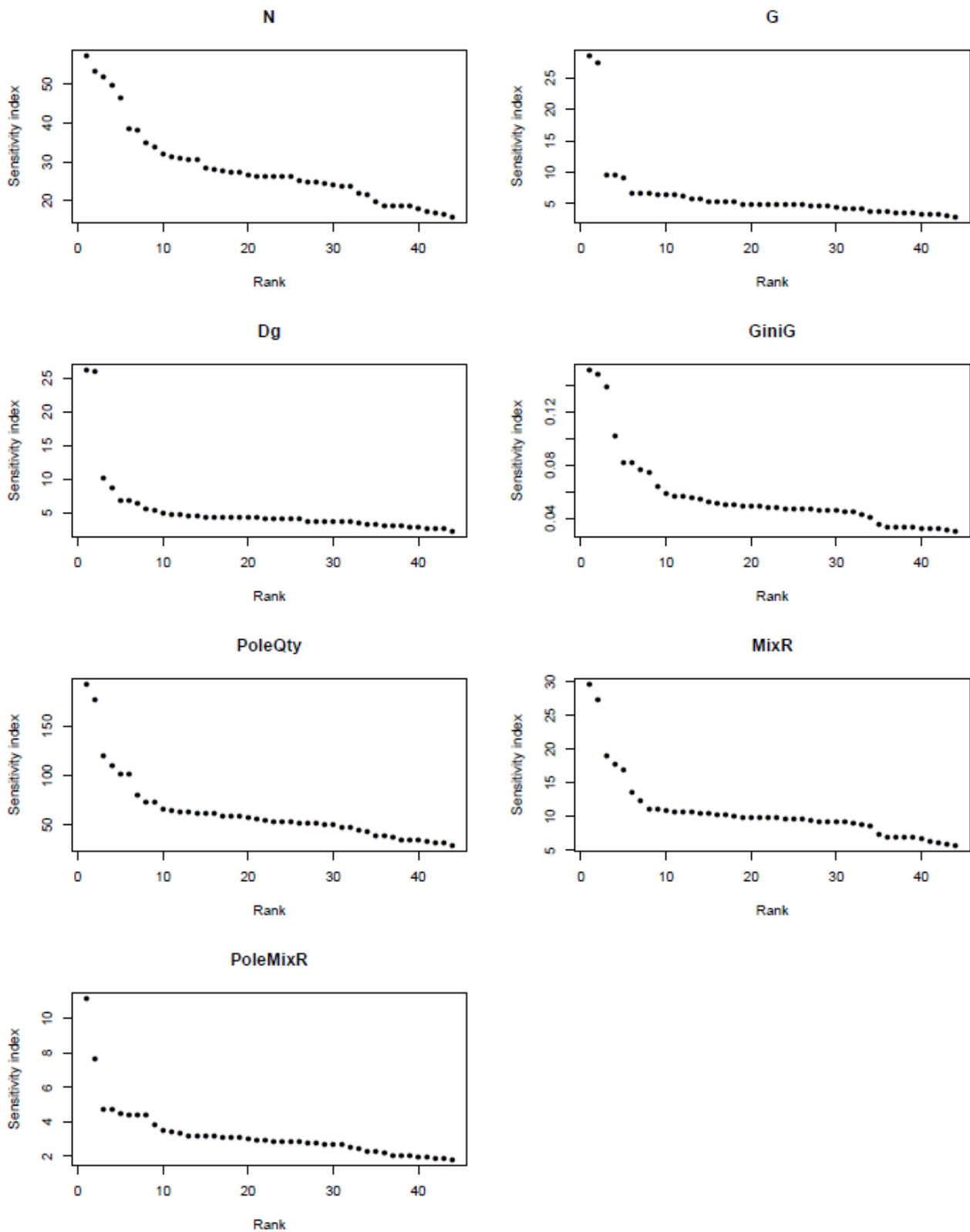


Figure C5 : Detection on influence group for each output variable, based on the combined sensitivity index.

Each of this plots represent the sensitivity index (SI) values obtained by each input factor (sorted by decreasing SI value) for a given output variable. This enabled groups of very influential, influential, moderately influential and few or low influential factors to be graphically detected. Factors' names are not indicated, for a better readability, but were given by crossed analysis with table of factors' ranks. The sensitivity index is in the same unit as the considered output variable: t/ha for the total stem density (N), m²/ha for stand basal area (G), cm for the quadrtaic mean diameter (Dg), no unit for the Gini index based on individual basal areas (GiniG), t/ha for pole density (PoleQty), % of spruce basal area over total basal area for the mixong ratio (MixR), % of spruce pole number over the total pole numer for the pole mixing ratio (PoleMixR).

SENSITIVITY OF SA RESULTS TO INPUT FACTORS' VARIATION RANGE

The original sensitivity analysis have been conducted by varying demographic parameters within their uncertainty range, approached by ± 1.96 standard deviation around their mean (Table C1). This choice was driven by the idea that this would approach the “natural variation range” of demographic parameters, and thus avoid extreme parameters values, possibly leading to unrealistic situations. This assumptions however led to very uneven variation ranges between parameters, corresponding to variations from $\sim 0.6\%$ to $\sim 80\%$ around the mean.

Yet, it is acknowledged that the range explored for a given parameter might affect the results of sensitivity/uncertainty analysis techniques: a narrow variation range might reduce the ability of the SA technique to detect the influence of a “very influential” parameter, whereas a large variation range might artificially increase the influence of a “moderately influential” one. This might explain some of our results, but not all of them. Indeed, although the high influence of the regeneration parameter might be partly explained by its wide variation range (± 1.96 SE corresponded to a variation of ± 66.9 and 81.8% of the mean value, for spruce and fir respectively), the variation range of the two growth parameters (approximately $\pm 20\%$ for growth alpha and $\pm 10\%$ for growth beta) was close to the mean variation range calculated on all parameters ($\pm 18\%$), whereas parameters with the same order of variations were not detected as influential (ex. CHR_mK, CBH_mK). Moreover, we also detected the non-negligible influence of “low uncertainty parameters”, despite their reduced variation range ($\pm 0.64\%$ for S_R1_0, $\pm 1.24\%$ for H_mK_0, $\pm 4.48\%$ for CBR_b0).

Considering the possible high sensitivity of SA results to the size of input factors' variation range, we decided to conduct another sensitivity analysis to check the sensitivity of SA results to parameters' variation range. This second SA was based on a fixed $\pm 20\%$ variation range for all demographic parameters (corresponding to the mean % of variation for the first SA), whereas other parameters we varied as in the previous SA.

<i>Parameters description</i>			<i>Calibration</i>		<i>Variation range - 1st SA</i>			<i>Variation range 2nd SA</i>	
<i>Equation</i>	<i>Parameter</i>	<i>Code</i>	<i>mean</i>	<i>SE</i>	<i>mean +1.96 SE</i>	<i>mean - 1.96 SE</i>	<i>% variation</i>	<i>mean + 20%</i>	<i>mean - 20%</i>
Growth	Alpha	G_A_0	-3.97E+00	4.25E-01	-3.13E+00	-4.80E+00	2.10E+01	-3.17E+00	-4.76E+00
		G_A_1	-2.02E+00	2.02E-01	-1.62E+00	-2.41E+00	1.96E+01	-1.61E+00	-2.42E+00
	Beta	G_b_0	5.88E-01	3.80E-02	6.62E-01	5.14E-01	1.27E+01	7.06E-01	4.70E-01
		G_b_1	4.16E-01	1.90E-02	4.53E-01	3.79E-01	8.95E+00	4.99E-01	3.33E-01
	sigmaBeta*	G_sB_0	6.00E-01	2.40E-03	na	na	na	na	na
		G_sB_1	6.02E-01	2.91E-03	na	na	na	na	na
sigmaLambda*	G_sL_0	1.05E-01	4.00E-04	na	na	na	na	na	
	G_sL_1	1.84E-01	8.90E-04	na	na	na	na	na	
Crown Base Height	muK	CBH_mK_0	4.88E-01	8.45E-02	6.54E-01	3.22E-01	3.39E+01	5.86E-01	3.90E-01
		CBH_mK_1	7.14E-01	6.16E-02	8.35E-01	5.93E-01	1.69E+01	8.57E-01	5.71E-01
	sigmaK*	CBH_sK_0	6.16E-01	0.00E+00	na	na	na	na	na
		CBH_sK_1	4.62E-01	0.00E+00	na	na	na	na	na
Crown Base Radius	Beta	CBR_b_0	5.25E-01	1.20E-02	5.49E-01	5.01E-01	4.48E+00	6.30E-01	4.20E-01
		CBR_b_1	4.54E-01	1.33E-02	4.80E-01	4.28E-01	5.74E+00	5.45E-01	3.63E-01
	muK	CBR_mK_0	-7.74E-01	4.48E-02	-6.86E-01	-8.62E-01	1.13E+01	-6.19E-01	-9.29E-01
		CBR_mK_1	-3.54E-01	4.30E-02	-2.70E-01	-4.38E-01	2.38E+01	-2.83E-01	-4.25E-01
sigmaK*	CBR_sK_0	1.58E-01	1.00E-04	na	na	na	na	na	
	CBR_sK_1	1.22E-01	2.15E-04	na	na	na	na	na	
Height	muK	H_mK_0	3.53E+00	2.24E-02	3.57E+00	3.49E+00	1.24E+00	4.24E+00	2.82E+00
		H_mK_1	3.28E+00	3.59E-02	3.35E+00	3.21E+00	2.15E+00	3.94E+00	2.62E+00
	r	H_r_0	7.67E-02	1.50E-03	7.96E-02	7.38E-02	3.83E+00	9.20E-02	6.14E-02
		H_r_1	8.46E-02	1.55E-03	8.76E-02	8.16E-02	3.59E+00	1.02E-01	6.77E-02
	sigmaK*	H_sK_0	1.04E-01	1.00E-04	na	na	na	na	na
		H_sK_1	1.77E-01	8.94E-05	na	na	na	na	na
Regeneration (Saplings)	Alpha1	S_A1_0	7.68E+01	2.62E+01	1.28E+02	2.54E+01	6.69E+01	9.22E+01	6.14E+01
		S_A1_1	8.91E+00	3.72E+00	1.62E+01	1.62E+00	8.18E+01	1.07E+01	7.13E+00
	Beta1	S_B1_0	-9.28E+00	3.15E-02	-9.22E+00	-9.34E+00	6.65E-01	-7.42E+00	-1.11E+01
		S_B1_1	-6.11E+00	2.67E-02	-6.06E+00	-6.16E+00	8.55E-01	-4.89E+00	-7.33E+00
	Beta2	S_B2_0	2.40E-01	1.40E-03	2.43E-01	2.37E-01	1.14E+00	2.88E-01	1.92E-01
		S_B2_1	1.88E-01	1.26E-03	1.90E-01	1.85E-01	1.31E+00	2.25E-01	1.50E-01
	Beta3	S_B3_0	-1.90E-03	1.23E-05	-1.88E-03	-1.92E-03	1.27E+00	-1.52E-03	-2.28E-03
		S_B3_1	-1.50E-03	1.15E-05	-1.48E-03	-1.52E-03	1.50E+00	-1.20E-03	-1.80E-03
	Rhg1	S_R1_0	4.65E+00	1.51E-02	4.68E+00	4.62E+00	6.36E-01	5.59E+00	3.72E+00
		S_R1_1	4.55E+00	1.32E-02	4.57E+00	4.52E+00	5.70E-01	5.46E+00	3.64E+00
	Rhg2	S_R2_0	-4.92E-02	4.50E-03	-4.04E-02	-5.80E-02	1.79E+01	-3.94E-02	-5.90E-02
		S_R2_1	-2.70E-02	3.71E-03	-1.97E-02	-3.42E-02	2.70E+01	-2.16E-02	-3.24E-02
Mortality	P1	M_P1_0	-3.60E+00	1.35E-01	-3.33E+00	-3.86E+00	7.34E+00	-2.88E+00	-4.32E+00
		M_P1_1	-3.21E+00	2.54E-01	-2.71E+00	-3.71E+00	1.55E+01	-2.57E+00	-3.85E+00
	P2	M_P2_0	-1.25E-02	4.00E-03	-4.66E-03	-2.03E-02	6.27E+01	-1.00E-02	-1.50E-02
		M_P2_1	-3.01E-02	7.80E-03	-1.48E-02	-4.54E-02	5.08E+01	-2.41E-02	-3.61E-02
	P3	M_P3_0	2.20E-02	2.70E-03	2.73E-02	1.67E-02	2.41E+01	2.64E-02	1.76E-02
		M_P3_1	2.28E-02	5.40E-03	3.34E-02	1.22E-02	4.64E+01	2.74E-02	1.82E-02

Table C1 : Description of parameters' values and variation ranges for the two sensitivity analysis.

This table indicates, for demographic and allometrics parameters, the mean values and variations ranges for the two successive sensitivity analysis (SA), respectively +/- 1.96 SE and +/-20% around mean value, except for the individual variability parameters (in grey *), which had two modalities (mean value or null).

The comparison of SA results revealed several differences regarding parameters' influence and relative order (Table C2). Although we also detected the influence of the two initial state factors, their impact was less important than for the first SA and many demographic parameters had similar or higher influence, with sometimes very high sensitivity indices values, due to larger variations of model predictions. We even reached unrealistically high densities for adult trees (N up to 600-800 t/ha and G up to 100-150 m²/ha; Figure C7 a-b) and poles (up to 2000-4000 t/ha depending on initial stands; Figure C7 e), as well as for tree sizes (Dg up to 150 cm; Figure C7 c), leading to stands with very large trees (which affected GiniG index with values up to 0.8; Figure C7 d). These values question the realism of the variation ranges tested, which led to unrealistic situations.

The two growth parameters were still among those parameters, but their relative influence changed, with a higher influence of growth beta than growth alpha, probably due to the increase of its variation range (~20% against ~10% previously for growth beta; ~20% for growth alpha in both SA). In the same way, a smaller variation range strongly reduced the influence of the two seed production parameters (SA_1), while the increased variation range revealed the potentially high influence of other regeneration parameters like light survival parameters (especially S_B1 and S_B2) or sapling height growth, with SR_1 being among the most influential parameters (n° 1 and 4 for spruce and fir). Higher sapling/seed survival would explain the very high pole densities obtained for these simulations (Figure C7 e).

Contrary to the first SA, we detected here the influence of allometric parameters affecting tree height (H_mK and H_r) and crown radius (CBR_b), as well as the associated individual effect (CBR_sK and H_sK). These parameters highly influenced tree diameter growth (Dg) due to their effect on crown dimensions and thus potential light interception. Crown radius also influenced regeneration and stem number, through competition for light with saplings and smaller trees. These parameters are also potentially responsible for the unrealistically high tree sizes and density values obtained for these simulations (Figure C7).

Finally, we also detected a high influence of mortality parameters linked to dbh-related mortality for fir (M_P2_1) and competition-related mortality for spruce (M_P3_0), though their variation range was lower than for the first SA (50.79% and 24.05% respectively). This reveals the regulation role of the mortality process when density is high and not regulated by management (harvesting quantities were fixed to the historical recorded values and thus not adapted to higher simulated productivity).

This SA results comparison revealed the high sensitivity of SA results to parameters' variation range, as well as the risks associated with variation range disconnected from realistic variation ranges and possibly leading to unrealistic situations. This thus confirmed our initial assumption regarding the choice of the variation range, which should be as realistic as possible, and the fact that variation within +/- 1.96 SE enabled us to limit these risks compared to a fixed +/- 20% range, as we had no information about the "natural variation range". We hope that future recalibration results conducted on different ecological conditions would help us define this "natural variation range" and thus refine the SA process.

		Variation of demographic parameters within +/- 1.96 SE around the mean							Variation of demographic parameters within +/- 20% around the mean										
Factors		N	G	Dg	GiniG	Pole Qty	MixR	Pole MixR	Rank Sum	Global Rank	N	G	Dg	GiniG	Pole Qty	MixR	Pole MixR	Rank Sum	Global Rank
Growth	G_A_0	2	1	1	3	4	1	5	17	1	2	2	5	14	5	4	25	57	7
	G_A_1	7	4	7	6	8	5	7	44	6	11	6	9	24	14	7	27	98	11
	G_b_0	3	2	2	1	6	2	9	25	2	4	1	1	1	7	1	8	23	2
	G_b_1	8	5	5	5	11	4	27	65	8	6	4	8	10	10	2	10	50	5
	G_sB_0	38	36	35	35	43	36	42	265	37	31	33	41	41	34	42	29	251	40
	G_sB_1	39	44	36	39	39	40	40	277	40	38	44	18	13	43	23	37	216	32
	G_sL_0	43	33	38	36	36	39	39	264	36	44	36	21	40	44	26	39	250	39
	G_sL_1	41	42	41	40	38	38	30	270	38	36	39	39	12	40	39	36	241	38
Crown B. Height	CBH_mK_0	30	21	33	34	14	31	24	187	32	26	24	37	37	26	34	38	222	35
	CBH_mK_1	31	35	32	24	21	25	26	194	34	29	31	31	39	37	36	35	238	37
	CBH_sK_0	37	40	37	43	40	37	37	271	39	42	41	42	43	30	43	12	253	41
	CBH_sK_1	35	43	43	42	44	44	36	287	42	41	38	43	42	42	44	34	284	44
Crown B. Radius	CBR_b_0	17	12	20	29	9	22	31	140	20	3	8	2	19	2	6	15	55	6
	CBR_b_1	18	27	26	17	15	12	35	150	21	10	18	13	7	6	17	6	77	9
	CBR_mK_0	24	34	17	13	12	33	28	161	23	17	25	34	33	12	29	22	172	25
	CBR_mK_1	22	28	15	9	33	17	15	139	19	22	20	33	16	25	27	20	163	21
	CBR_sK_0	36	39	40	38	35	35	38	261	35	43	42	40	44	36	38	33	276	43
	CBR_sK_1	44	37	39	37	42	42	41	282	41	40	40	19	9	41	40	43	232	36
Height	H_mK_0	23	20	21	22	13	7	21	127	13	20	15	17	31	19	16	28	146	19
	H_mK_1	26	29	22	15	27	26	23	168	25	24	34	38	34	23	37	21	211	31
	H_r_0	33	25	23	27	32	8	29	177	29	19	16	11	38	16	13	17	130	17
	H_r_1	32	26	13	21	24	15	33	164	24	30	12	7	26	38	10	44	167	24
	H_sK_0	42	41	44	41	41	41	44	294	44	39	37	20	18	33	20	41	208	30
	H_sK_1	40	38	42	44	37	43	43	287	42	37	43	44	22	35	41	42	264	42
Regeneration (Saplings)	S_A1_0	4	6	8	7	2	9	2	38	5	32	23	28	35	18	30	31	197	29
	S_A1_1	1	8	6	8	5	6	1	35	4	18	21	29	36	28	28	23	183	27
	S_B1_0	29	15	25	31	29	28	32	189	33	5	5	12	5	3	11	3	44	3
	S_B1_1	21	32	18	19	16	11	34	151	22	13	14	27	27	15	24	5	125	14
	S_B2_0	34	22	34	25	19	32	12	178	31	9	11	25	21	4	18	4	92	10
	S_B2_1	28	31	29	20	25	19	19	171	27	15	29	14	2	17	14	7	98	11
	S_B3_0	25	16	30	28	30	27	18	174	28	21	27	30	17	13	32	26	166	23
	S_B3_1	20	19	16	18	20	16	22	131	15	28	35	22	20	29	22	9	165	22
	S_R1_0	11	10	12	32	7	20	4	96	10	1	3	3	4	1	5	1	18	1
	S_R1_1	27	24	31	33	17	23	14	169	26	7	9	4	11	8	3	2	44	3
	S_R2_0	10	18	9	10	10	18	3	78	9	35	30	35	15	39	25	40	219	33
	S_R2_1	15	23	10	11	18	30	20	127	13	34	28	36	32	31	35	24	220	34
Mortality	M_P1_0	9	13	24	23	31	24	11	135	17	12	10	26	25	21	19	16	129	16
	M_P1_1	12	14	19	14	22	13	17	111	11	16	19	23	29	22	21	19	149	20
	M_P2_0	13	9	28	16	23	21	25	135	17	25	22	32	30	24	33	30	196	28
	M_P2_1	14	17	11	12	34	29	16	133	16	27	26	6	8	20	8	32	127	15
	M_P3_0	19	30	27	26	28	34	13	177	29	23	32	16	6	27	15	18	137	18
	M_P3_1	16	11	14	30	26	10	10	117	12	33	17	24	28	32	31	11	176	26
Ini. State	IS_F1	5	3	3	2	1	3	8	25	2	8	7	10	3	9	9	14	60	8
	IS_F2	6	7	4	4	3	14	6	44	6	14	13	15	23	11	12	13	101	13

Table C2: Comparison of sensitivity analysis results depending on factors' variation ranges.

This table compares the results obtained for the first (+/- 1.96 SE, left) and second (+/- 20%, right) sensitivity analysis (SA). Each sub-table indicates, for each output variables (in columns), the rank obtained by each input factor (in lines), based on the comparison of the sensitivity indices proposed by Ciric *et al.* (2012) and considering both Morris' indices (μ^* and σ). The last column indicates the global order, based on the sum of the ranks obtained by each factor. Besides factors' rank, groups of factors have been identified depending on their relative degree of influence (determined graphically based on Morris' indices): very high (dark grey), high (grey), medium (light grey) and low (white). Tested factors encompass demographic and allometric parameters for each species (0 for spruce and 1 for fir), as well as the two "initial state" factors (IS_F1 and IS_F2). Studied output variables included stand density (N, t/ha) and basal area (G, m²/ha), tree mean quadratic diameter (Dg, cm), stand diameter diversity (GiniG, no unit) and composition (MixR, % of spruce basal area), total pole density (PoleQty, t/ha) and pole mixing ratio (PoleMixR, % of spruce poles).

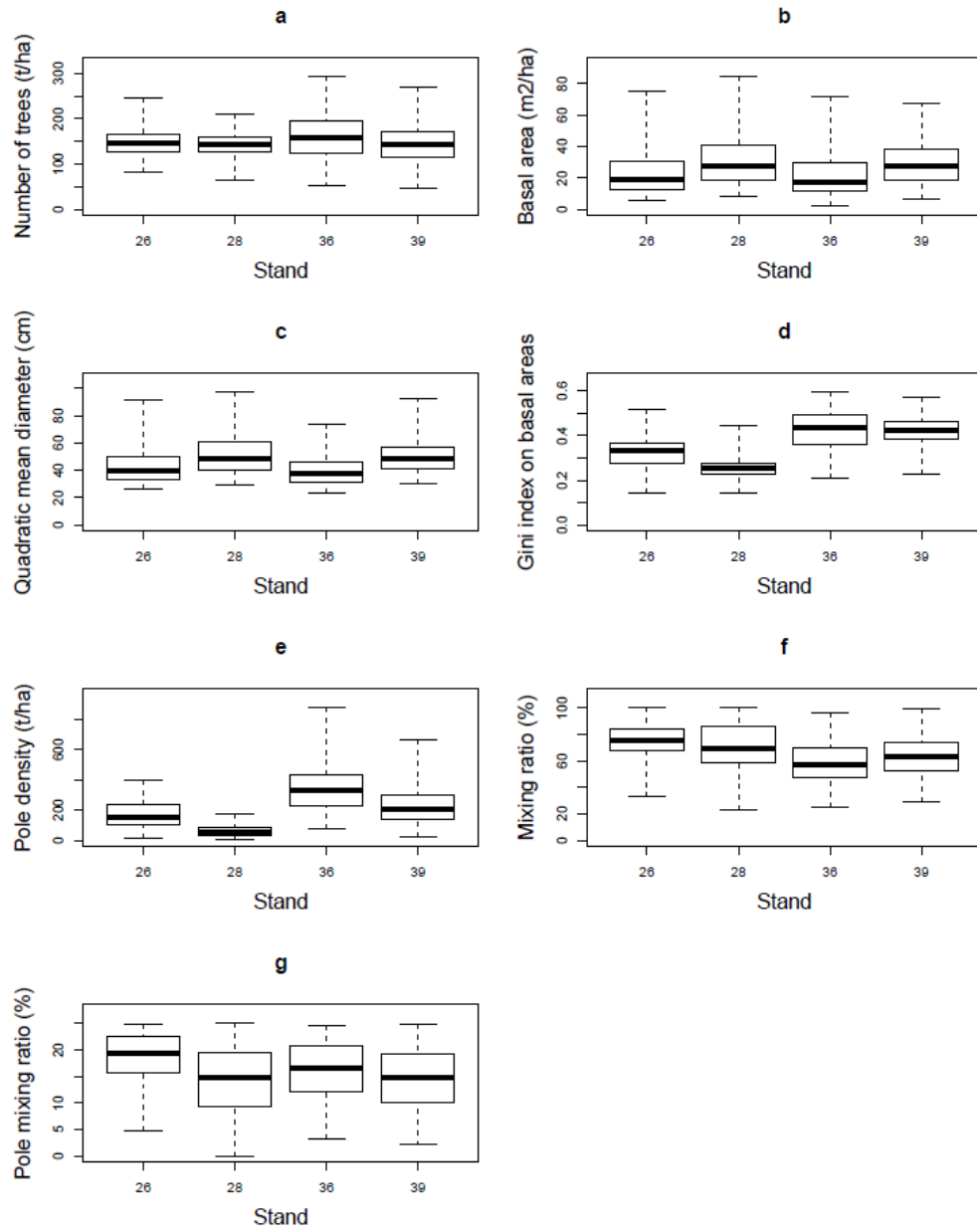


Figure C6: Values and variability of final stand characteristics, for the first SA.

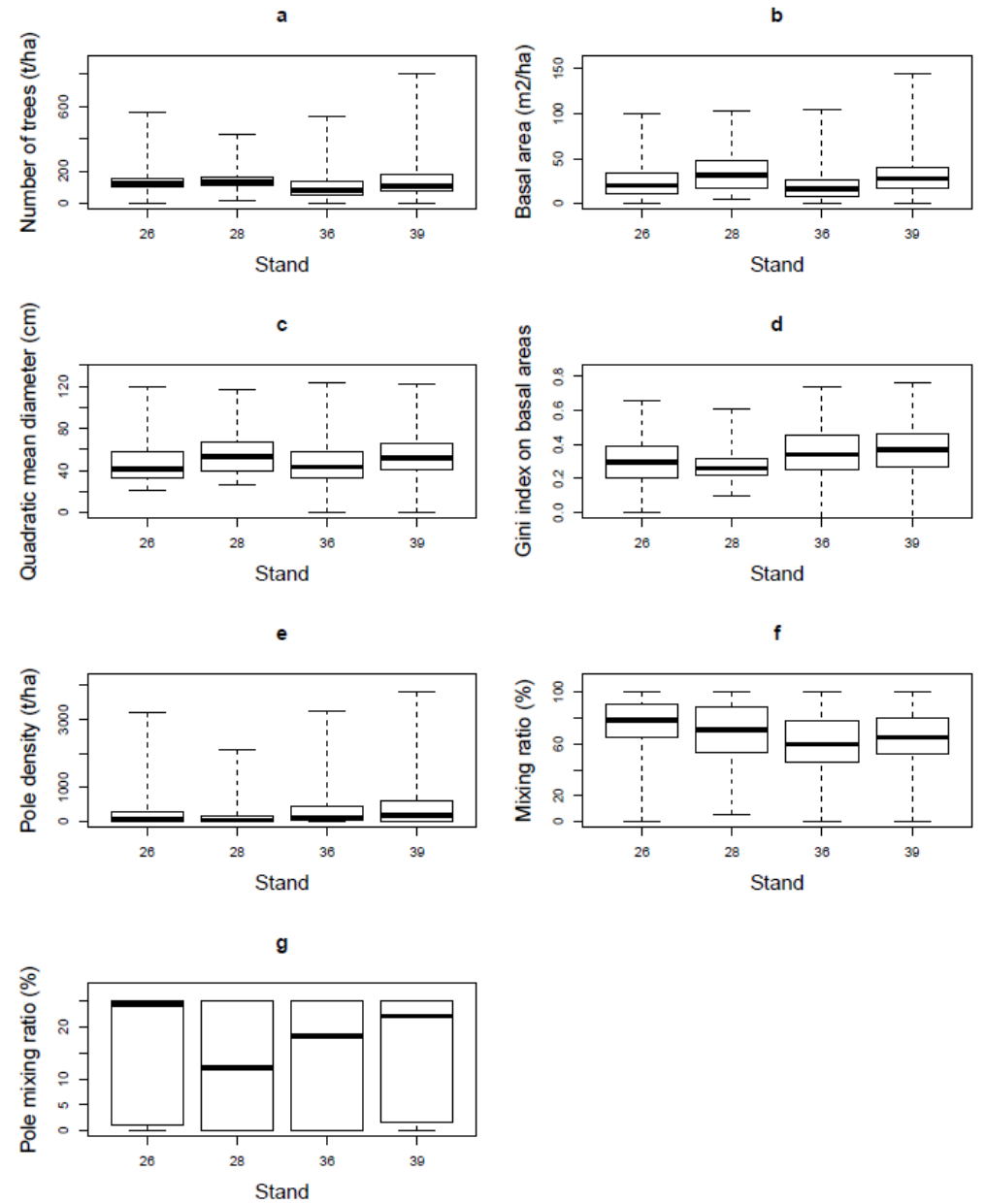


Figure C7: Values and variability of final stand characteristics, for the second SA.
NB: scales are different from Figure C6.

TRADE-OFF NUMBER OF TRAJECTORIES/ ACCURACY OF SENSITIVITY MEASURES

Successive SA test showed that SA results were sensitive to the number of trajectories. Previous analysis with $r = 30$ trajectories led to very high uncertainties regarding sensitivity indices (large confidence intervals) and we expected important variations between replications of the same experiment design and thus non-robustness of the SA results. These uncertainties were reduced with $r=100$ trajectories, but the confidence intervals of some factors were still overlapping, thus questioning the confidence given to factor ranks. The comparison between two realisations of the same experiment design enabled us to detect small differences regarding factors' ranks, especially among the moderately influential parameters, although the affiliation to the groups of very influential and influential factors and general conclusions were identical. We however detected higher variations regarding factors affiliation to the group of "moderately influential parameters", first because this third group did not always appeared clearly when analysing eDist values, second because we observed more differences between different run for this group. It was also very difficult to set a limit between low and non-influential parameters based on the graphical visualization of different groups. These results underlined the necessity to keep the confidence intervals in mind while analysing eDist values and factors ranks. As regard the limit between low and non-influential factors, we finally concluded that using a threshold on the sensitivity index values would probably facilitate the analysis, with however high uncertainty regarding the value to use for such thresholds.

REFERENCES

- Adler, D. & Murdoch, D. (2012). rgl: 3D visualization device system (OpenGL).
- Campolongo, F., Cariboni, J. & Saltelli, A. (2007). An effective screening design for sensitivity analysis of large models. *Environmental Modelling & Software* 22(10): 1509-1518.
- Ciric, C., Ciffroy, P. & Charles, S. (2012). Use of sensitivity analysis to identify influential and non-influential parameters within an aquatic ecosystem model. *Ecological Modelling* 246(0): 119-130.
- Pujol, G., Iooss, B. & Janon, A. (2012). sensitivity: Sensitivity Analysis.
- R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Saltelli A, Ratto M, Andres F, Campolongo F, Cariboni J, Gatelli D, Saisana M, Tarantola S (2008) Global sensitivity analysis. The primer. John Wiley and Sons.

IV. Discussion et Conclusion

1. Modélisation de la gestion

L'évaluation de l'algorithme d'éclaircie *NV Thinner* développé dans ce Chapitre a montré qu'il était capable de simuler différents types de coupes (par le haut, par le bas...) dans différents types de peuplements (réguliers, irréguliers, bimodaux) et de reproduire des coupes cohérentes en termes de distribution en diamètre des arbres exploités. Il a ainsi pu être utilisé pour simuler la gestion passée dans le cadre de l'évaluation quantitative, de l'analyse de sensibilité et de la recalibration du modèle Samsara2. Il est également actuellement utilisé pour évaluer le modèle sur une forêt de Slovénie, dans le cadre d'un travail de comparaison de modèles conduit dans le projet ARANGE. De plus, bien que les données de gestion slovènes soient plus détaillées que les données disponibles ici, avec l'information sur la distribution en diamètre des arbres prélevés, les premiers résultats ont confirmé que l'utilisation de cet algorithme avec les données synthétiques (N et V) permet d'obtenir d'aussi bons résultats que des algorithmes prélevant directement le bon nombre d'arbres par classe de diamètre. Il présente, de plus, l'avantage d'être plus souple et d'adapter le prélèvement à la distribution en diamètre du peuplement avant coupe.

L'application de cet algorithme est toutefois limitée au cas de simulations rétrospectives où l'on cherche à simuler la gestion passée en reconstituant la distribution en diamètre des coupes à partir de données agrégées sur le nombre de tiges N et le volume total V coupés à chaque intervention, ces paramètres n'étant pas considérés comme des leviers de contrôle de la gestion. Nous avons vu en introduction que les pistes de réflexion actuelles, autour de la gestion forêts hétérogènes de montagne, portent principalement sur l'agrégation des prélèvements (gestion pieds à pieds *versus* trouées) et la dynamisation de la gestion, qui passe par la réduction du diamètre d'exploitabilité et l'intensification de la récolte des bois mûrs. Un second algorithme de sylviculture a donc été développé afin d'aborder ces questions grâce à des leviers de contrôle adaptés. Le développement et l'illustration des potentialités de cet algorithme sont présentés au Chapitre suivant, bien que celui-ci ait déjà été utilisé dans le cadre de l'évaluation qualitative présentée dans l'article de Courbaud et al. (in prep).

2. Potentiel d'utilisation de Samsara

Ce premier Chapitre a permis de présenter le modèle Samsara2, d'analyser sa cohérence interne et celle des dynamiques simulées, et d'illustrer les possibilités offertes par ce modèle en termes de prédiction :

- De la production et des futures caractéristiques du peuplement à moyen terme (50 ans)
- Des effets d'une ou plusieurs opérations sylvicoles (itinéraire sylvicole)
- De l'évolution du peuplement à plus long terme, sous un régime de gestion donné

L'évaluation quantitative a confirmé que le modèle peut être utilisé comme outil de prédiction, de diagnostic et d'aide à la décision, sous réserve qu'il soit utilisé dans son domaine de validité, c'est-à-dire pour des conditions proches son domaine de calibration en termes d'environnement (climat, sol, topographie...), mais également de gestion (densités et structures cohérentes avec la gestion en futaie irrégulière). Avant une utilisation du modèle sur un site différent de Queige, il peut ainsi s'avérer nécessaire de vérifier sa capacité prédictive en amont, par exemple en mettant en place une démarche d'évaluation quantitative si des données historiques sont disponibles pour la forêt considérée. Ensuite, l'évaluation du modèle n'a été faite que dans le cadre d'une gestion irrégulière de type « sélection individuelle pied à pied » et sa capacité prédictive – i.e. détection et quantification des biais de prédiction – reste encore à vérifier pour des types de gestion différents, comme la gestion par trouées. Enfin, la question de la temporalité de l'évaluation est dépendante des données historiques et de la longueur des séries temporelles reconstituées, ici 50 ans. Bien qu'encourageante, cette évaluation ne peut donc pas conclure quant à l'évolution des biais des prédictions pour des durées de simulation supérieures à 50 ans.

L'évaluation qualitative apporte toutefois quelques éléments concernant ces deux derniers points. En ce qui concerne la question de la temporalité, l'évaluation a montré que les patrons d'évolution du peuplement et les caractéristiques prédites sur le long terme (500 ans dans l'article Courbaud et al. (in prep), 1000 ans dans d'autres travaux (Lafond et al. 2011) – voir aussi Chapitre 3) sont cohérents avec les connaissances concernant la dynamique des peuplements – gérés ou non. Ces simulations ont également permis de vérifier que le modèle simule de manière cohérente la réponse du peuplement à différents types de gestion, que ce soit au niveau des dynamiques simulées (effets sur la régénération et la mortalité), que des caractéristiques globales du peuplement (stock, structure, composition). Cette évaluation qualitative confirme que le modèle peut donc être utilisé pour la comparaison de scénarii de gestion sur le long terme et présente ainsi un fort potentiel d'utilisation comme outil d'expérimentation.

Enfin, en testant les hypothèses sous-jacentes du modèle, l'évaluation continue du modèle – et ses améliorations successives – ont montré que ce modèle peut également être vu comme un outil de formalisation des connaissances, pour une meilleure compréhension des dynamiques naturelles. Ainsi, et comme son prédécesseur Samsara (Courbaud 2004), il peut être utilisé comme outil de médiation et de formation, favorisant les échanges et entre chercheurs et gestionnaires (cf. projet GeForHet) et servant de support de discussion et de transfert des connaissances dans le cadre de la formation d'élèves ingénieurs forestiers ou d'élèves de Master Recherche (cours et TP), ainsi que lors de formations pratiques des agents pratiques (*via* des exercices sur des martelosopes¹⁸).

3. Une meilleure connaissance du modèle

En plus de permettre l'amélioration continue du modèle, le processus d'évaluation a apporté un certain nombre d'informations utiles à une meilleure connaissance du modèle, de ses forces, ses limites, sa capacité prédictive, ainsi qu'une meilleure compréhension de la manière dont sont simulés les différents processus de la dynamique naturelle d'une forêt. En étudiant l'influence relative des paramètres du modèle sur un ensemble de variables de sortie, l'analyse de sensibilité (cf. analyse de sensibilité +/-20% décrite dans l'Appendice C) a permis de mieux comprendre le comportement du modèle. Elle a notamment révélé la forte influence des paramètres liés à la compétition pour la lumière (réponse de la croissance et de la régénération à la lumière, dimensions du houppier) sur la plupart des caractéristiques du peuplement et notamment le stock, comme dans l'étude de Rüger et al. (2007). Ensuite, en détectant les paramètres pour lesquels l'incertitude (sur la valeur moyenne estimée par le processus de calibration) a une forte influence sur les prédictions, l'analyse d'incertitude (décrite dans l'article) a mis en évidence les paramètres et processus et clefs pour l'amélioration du modèle. Ce sont en effet sur ces paramètres que les efforts de recalibration doivent porter en priorité, que ce soit *via* une approche de calibration empirique classique, grâce à l'acquisition de nouvelles données, ou par une approche de recalibration par simulation, telle que celle mise en œuvre ici.

4. Limites du modèle : la question de la régénération

Cette analyse a notamment révélé la forte incertitude associée à la calibration du modèle de régénération. Bien que les paramètres de régénération mis en évidence par ces deux approches (d'AS et AI, cf. Appendice C) ne soient pas les mêmes, la forte influence des uns et la forte influence de l'incertitude sur la calibration des autres mènent toutes deux à penser que le modèle de régénération

¹⁸ Voir lexique.

est à la fois une des clefs de voûte du modèle et son talon d'Achille, comme c'est le cas de nombreux modèles (Porté et Bartelink 2002). La synthèse de Porté et Bartelink (2002) montre en effet que le modèle de régénération est très souvent une des faiblesses des modèles de dynamique forestière, notamment parce que les différents processus (dispersion des graines, germination, survie/mortalité, croissance et recrutement) sont souvent agrégés en un processus unique (ou du moins calibrés en bloc). Nous nous sommes en effet confrontés à ces questions lors des modifications successives du modèle de régénération de Samsara2, en modélisant indépendamment les différents processus à partir des données de Burschel et al. (1992) – pour la Bavière – et en recalibrant l'ensemble pour correspondre aux densités de perches recrutées dans les placettes Irstea des Alpes. De plus, les améliorations successives du modèle de régénération ont révélé la forte sensibilité des résultats de simulation aux hypothèses de modélisation (structure du modèle) et données utilisées, comme nous le verrons dans le Chapitre suivant¹⁹.

D'après Porté et Bartelink (2002), l'amélioration des modèles de dynamique passe par la modélisation des jeunes stades de régénération, la différenciation des différents processus entrant en jeu, et la modélisation des interactions avec les conditions locales (micro-site), environnementales (sol, climat) et les perturbations (neige, ravageurs, gibier). Néanmoins, les données nécessaires à un tel travail de modélisation sont à la fois très rares, difficiles et longues à acquérir. De plus, dans le cas du modèle Samsara2, il serait nécessaire de mesurer explicitement la lumière au sol dans les expérimentations terrain, afin d'exploiter au maximum le potentiel du modèle. Bien que de telles données existent pour les tous premiers stades de développement de la régénération (thèse d'Emmanuel Defossez (Defossez 2012), il existe toujours un vide entre ces stades et les données de suivi du recrutement des perches issues de placettes Irstea. La mise en place d'un protocole de suivi de la régénération basse dans l'ensemble des placettes Irstea permettrait de pallier en partie un tel déficit.

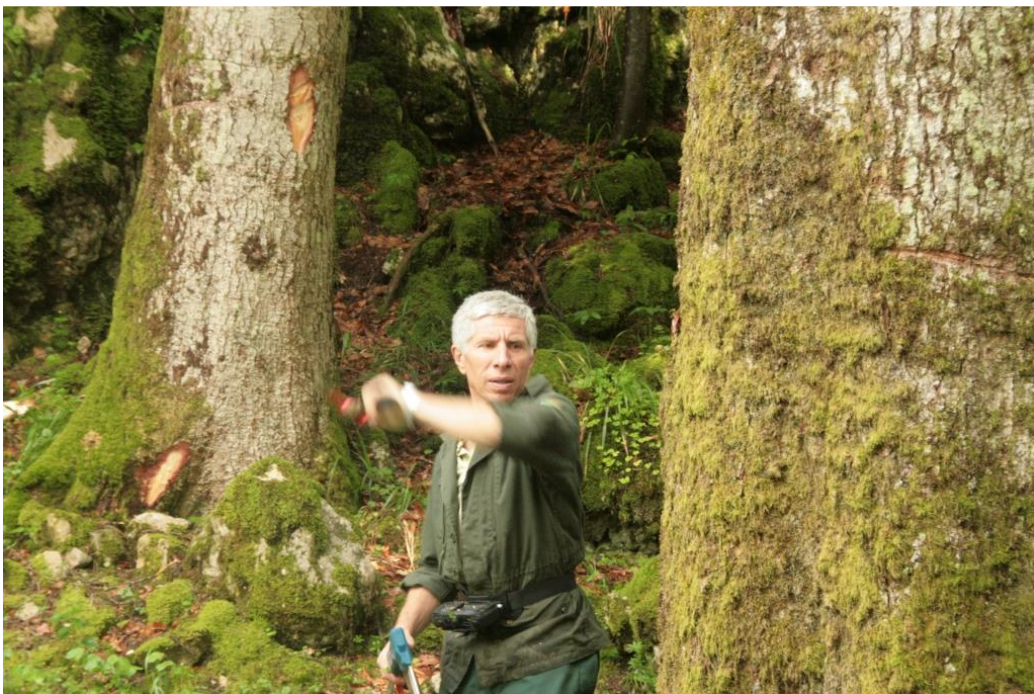
¹⁹ Le modèle de régénération a en effet été modifié après la publication de l'article central du Chapitre 2 (Lafond et al. 2014) et il nous a semblé intéressant – et nécessaire – de comparer les résultats obtenus avec les deux versions, afin de remettre en perspectives certaines conclusions de l'article (notamment concernant l'effet des pratiques de gestion sur la composition du peuplement).

5. Amélioration du modèle : perspectives apportées par la méthode de recalibration

En attendant l'acquisition de nouvelles données, la recalibration des paramètres à partir de données de gestion constitue une bonne solution à court terme. En effet, en permettant de recalibrer rapidement et à faible coût (pas besoin d'acquérir de nouvelles données) les principaux paramètres du modèle pour des parcelles et des sites différents, la technique de recalibration s'appuyant sur la méthode ABC semble tout particulièrement prometteuse (Lagarrigues et al. submitted). Au-delà de la simple amélioration des prédictions et de la compréhension de l'origine des biais initialement constatés (e.g. effet de l'altitude), l'application de cette méthode de recalibration sur un grand nombre de sites permet en effet d'étudier le lien entre les valeurs des paramètres du modèle et les conditions environnementales locales (thèse en cours de Guillaume Lagarrigues). Elle ouvre ainsi de nouvelles perspectives intéressantes en termes de développement et d'amélioration du modèle, avec à terme la possibilité d'intégrer le climat dans le modèle et donc de conduire des simulations dans des conditions écologiques variées, voire sous forçage climatique.

CHAPITRE 2 – Modélisation de la gestion en futaie irrégulière

Ce chapitre présente l’algorithme de sylviculture développé pour modéliser la gestion en futaie irrégulière, ainsi qu’un premier cas d’application visant à la fois à vérifier la capacité de l’algorithme à simuler les pratiques de gestion désirées et à évaluer leur effet à long terme.



Opération de martelage menée par l’ONF dans la Forêt de Prénovel, Jura.

Source : Benoît Courbaud.

I. Introduction

1. Intérêt des algorithmes de sylviculture

Après une phase importante de développement de modèles de dynamique forestière, il est aujourd'hui essentiel d'y coupler des modèles – ou algorithmes – de sylviculture, afin qu'ils puissent devenir de réels outils d'aide à la décision (Pretzsch et al. 2008; Rasche et al. 2011; Söderbergh et Ledermann 2003). De tels algorithmes permettent en effet de simuler la gestion de manière automatique et contrôlée et démultiplient dès lors les possibilités d'expérimentation par simulation. Certains de ces outils présentent une grande flexibilité, simulant des stratégies de gestion fort contrastées (Rasche et al. 2011) allant des éclaircies et coupes à blanc du système de futaie régulière à la sélection individuelle ou par groupe (système irrégulier), en passant par les coupes partielles (« *shelterwood* ») ou la coupe au diamètre (« *diameter limit* »). Une certaine souplesse de ces outils est également nécessaire pour envisager la simulation de différentes modalités de gestion au sein d'un même grand type de gestion (voir par exemple Rüger et al. (2007)). Il est également essentiel de tester ces algorithmes afin de vérifier que leur comportement est cohérent et qu'ils reproduisent correctement les différentes pratiques de gestion désirées.

2. Évolution et enjeux actuels de la gestion en futaie irrégulière

Nous avons vu en introduction que les modes de gestion en futaie irrégulière fondés sur l'application de normes visant à atteindre une structure d'équilibre se sont avérés trop rigides et souvent en désaccord avec la dynamique propre à chaque peuplement. S'ajoutant à une gestion souvent trop conservatrice, ces pratiques ont souvent conduit à une perte de l'irrégularité de nombreux peuplements, avec un vieillissement et une augmentation du stock (phénomène de capitalisation), ainsi qu'un déficit de régénération, en particulier des espèces de lumière (O'Hara et Gersonde 2004; O'Hara et al. 2007; Schütz 1999). La gestion en futaie irrégulière tend aujourd'hui à s'éloigner de la recherche de structures d'équilibres et reconnaît de plus en plus le caractère dynamique des systèmes jardinés, qui sont encore en pleine évolution, ainsi que l'importance de la recherche de liberté et de flexibilité de la gestion irrégulière (O'Hara et Gersonde 2004; O'Hara et al. 2007; Schütz 1999; Schütz 1997).

De plus, le risque croissant de tempêtes et de sécheresses liées aux changements climatiques, associé au constat que les forêts européennes sont vieillissantes et trop capitalisées à cause d'une

gestion passée trop conservatrice, amène gestionnaires et scientifiques à envisager une dynamisation de la sylviculture, avec des rotations plus courtes, des diamètres d'exploitabilité plus faibles et une réduction des stocks. Les recommandations de gestion actuelles des guides de gestion français vont dans ce sens (voir par exemple le Guide de gestion des Vosges (Sardin 2012)), avec une recherche de surface terrière « objectif » autour de 25-30 m²/ha, une volonté de décapitaliser les peuplements jugés trop denses (> 35 m²/ha) et une priorité donnée à la récolte des bois mûrs, qui doivent représenter 80% du prélèvement à l'équilibre (équilibre dynamique du stock). La recherche de structure d'équilibre n'est plus un objectif car elle est vue comme une pratique risquant de maintenir des gros bois dans le peuplement et donner trop d'importance à l'éclaircie, les prélèvements de bois moyens n'étant préconisés qu'en cas de surnombre et de carence en gros bois.

Enfin, les pratiques recommandées doivent s'adapter aux objectifs de production, protection, préservation de la biodiversité ou du paysage, ainsi qu'aux contraintes géographiques, topographiques et économiques locales. Le jardinage pied à pied (sélection individuelle des tiges) est ainsi favorisé dans les zones ayant une bonne accessibilité, pour lesquelles il est possible de travailler de manière diffuse grâce à des passages fréquents et à des interventions légères à modérées affectant moins la stabilité du peuplement. Au contraire, les coupes par trouées (de quelques centaines à quelques milliers de m²) sont recommandées dans les zones peu accessibles (éloignement géographique, topographie ou pente), grâce à une exploitation plus facile, moins coûteuse et demandant des passages moins fréquents (Gauquelin et Courbaud 2006). Tout un gradient d'agrégation spatiale des arbres prélevés existe ainsi, allant de la coupe par groupes ou bouquets d'arbres à la création de plus grosses trouées. Le choix de l'essence objectif peut également intervenir dans le choix de la méthode de prélèvement, les essences de lumière comme l'épicéa étant favorisées par ces ouvertures du couvert (Diaci et Firm 2011; Grassi et al. 2004; Streit et al. 2009), grâce à l'apport de lumière et de chaleur au sol, tandis que les essences d'ombre sont favorisées en gestion pied à pied.

3. Une formalisation difficile des règles de gestion en futaie irrégulière

La diversité des approches de gestion en futaie irrégulière, et leur évolution vers plus de flexibilité, souligne la complexité de ce type de gestion et illustre le défi associé à la formalisation (simple) des règles de sylviculture, en particulier dans une optique de modélisation de la gestion en futaie irrégulière. Les systèmes les plus simples, basés sur des normes, ont révélé leurs limites, et les règles actuelles sont assez « floues », variables en fonction des guides et des contextes, et laissant une part importante à leur interprétation et au libre-arbitre du gestionnaire. Les marteloscopes²⁰, sites-

²⁰ Les marteloscopes sont des peuplements forestiers servant de support à la formation continue des agents forestiers, dans lesquels tous les arbres sont identifiés par un numéro et référencés dans une base de données. L'exercice consiste à effectuer un martelage fictif (en notant les numéros des arbres à couper), puis à analyser et comparer les martelages des différents participants, en échangeant sur les choix effectués.

écoles servant à la formation et aux échanges entre gestionnaires, illustrent bien ce problème en révélant la grande diversité des comportements et pratiques des gestionnaires. Il n'est en effet pas rare d'obtenir des résultats de martelage très différents à partir de consignes de martelage identiques. Et on constate des comportements très différents entre praticiens, notamment en ce qui concerne l'attitude face aux très gros bois, aux essences minoritaires ou au bois mort. Dès lors, comment formaliser les règles de gestion, tout en tenant compte du libre-arbitre du gestionnaire ?

Nous avons finalement décidé d'adopter une approche « analytique » pour le développement de l'algorithme de sylviculture, visant à analyser les critères « aménagement » indiqués dans les guides de gestion, c'est-à-dire les critères utilisés pour la définition des objectifs de gestion à l'échelle du peuplement. Nous avons toutefois essayé d'apporter le maximum de flexibilité dans les leviers de contrôles et pratiques simulables, et de conférer à l'algorithme une certaine adaptabilité, c'est-à-dire la capacité à adapter les consignes de coupe à la structure du peuplement. Nous avons également adopté une approche compréhensible par les gestionnaires, avec des paramètres faisant écho aux recommandations des guides de gestion et donc faciles à renseigner, de manière à faciliter la mise en place d'expérimentations sylvicoles et l'interprétation des résultats.

Le développement de l'algorithme s'est ainsi appuyé sur la documentation existante (Schütz 1997), en particulier les guides de gestion (Gauquelin et Courbaud 2006; Sardin 2012), sur les observations faites lors des martelosopes et sur les échanges avec les gestionnaires et experts en sylviculture de l'Office National des Forêts, en particulier Thierry Sardin (ONF, Direction Technique et Commerciale Bois). Nous avons cherché à tenir compte à la fois des règles ou recommandations de gestion (diamètre d'exploitabilité, proportions prélevées), des objectifs ou contraintes de prélèvement (rentabilité économique, accessibilité et fréquence de passage) et des tendances plus ou moins conscientes en ce qui concerne la gestion du mélange (préférence pour une espèce, conservation ou non des essences accompagnatrices), le comportement vis-à-vis des gros bois (récolte systématique ou rétention) et aux arbres morts (exploitation ou rétention), ainsi que l'agrégation spatiale des prélèvements (récoltes pied à pied, par groupes, bouquets ou trouées).

4. Objectifs et plan du chapitre

Ce chapitre présente l'algorithme de sylviculture développé et les choix de modélisation effectués, ainsi qu'un exemple d'application de l'algorithme publié dans Lafond et al. (2014). Les objectifs de cet article étaient multiples :

- (i) Présenter l'algorithme de sylviculture développé pour modéliser la sylviculture en futaie irrégulière.
- (ii) Vérifier la capacité de l'algorithme à simuler différents scénarii de gestion et, en particulier, à contrôler les axes d'intensification et d'agrégation des prélèvements grâce aux leviers disponibles (i.e. paramètres de l'algorithme).
- (iii) Évaluer les conséquences, sur la production de bois et le maintien de l'hétérogénéité des forêts, de l'intensification de la gestion et de l'agrégation spatiale des prélèvements.

Enfin, le modèle de régénération de Samsara2 ayant été amélioré après publication de l'article, une nouvelle analyse a été menée afin de vérifier les conséquences de ce changement de modèle et d'affiner les résultats et principales conclusions de cette étude.

Ce chapitre est donc centré autour de l'article publié dans *Annals of Forest Science* (Lafond et al. 2014), tout en présentant et discutant de modifications ultérieures à sa publication. Pour plus de clarté, les différentes étapes et sections concernées sont indiquées ci-dessous :

	Étapes clefs		Éléments associés		Sections correspondantes
1	Formalisation de la gestion en futaie irrégulière et développement de l'algorithme de sylviculture	→	Présentation des choix de modélisation et du fonctionnement global de l'algorithme	→	Partie 2
		→	Description détaillée du fonctionnement de l'algorithme	→	Partie 3 (Annexe 1)
2	Test de l'algorithme sur un cas d'application	→	Analyse du comportement de l'algorithme, de la cohérence des scénarii simulés	→	Partie 3 (Article)
		→	Analyse des effets de la gestion sur la récolte de bois et la structure et la composition du peuplement	→	Partie 3 (Article et Annexe 2)
3	Modifications de l'algorithme	→	Ajustements effectués après publication de l'article	→	Partie 3 (Annexe 1, cf. notes)
4	Amélioration du modèle de régénération	→	Vérification des conséquences sur les résultats des expérimentations menées dans le cadre de l'article	→	Partie 4 (Annexe 3)
		→	Discussion des résultats de ces expérimentations et des principales conclusions de l'article	→	Partie 4 Partie 5 (Discussion)

II. Présentation de l'algorithme

1. Description générale et choix de modélisation

Une première version de l'algorithme a été développée (par Thierry Sardin, Benoît Courbaud et François de Coligny) et testée lors de mon stage de Master 2 (Lafond 2010b). La première étape de cet algorithme consistait à estimer le prélèvement objectif (en surface terrière) à partir de trois ensemble de paramètres :

- les diamètres d'exploitabilité (dH , « *harvesting diameter* ») et d'éclaircie (dT , « *Thinning diameter* »), qui déterminent les arbres sujets à la récolte (gH) ou à l'éclaircie (gT) (Figure 9)
- les proportions maximales prélevables en récolte (hRx) et éclaircie (tRx) (Figure 10), qui définissent les quantités maximales prélevables en récolte ($hRx \times gH$) et éclaircie ($tRx \times gT$)
- la fourchette de prélèvements minimum (gCn), standard (gCs) et maximum (gCx).

La somme des quantités maximales sujettes à la récolte et l'éclaircie est comparée à ces trois niveaux de prélèvements pour définir, en fonction des quantités disponibles, le prélèvement objectif pour la coupe (gCn , gCs ou gCx) et la répartition entre récolte et éclaircie (Figure 10). L'intervention n'est ainsi déclenchée que si on peut récolter la quantité minimale, sinon elle est reportée.

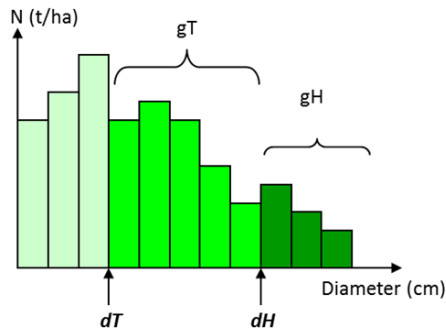


Figure 9 : Analyse de la structure par l'algorithme.

Cette figure illustre la manière dont l'algorithme détermine les stocks sujets à la récolte (gH , vert foncé) et à l'éclaircie (gT , vert clair) à partir des diamètres d'exploitabilité (dH , « *Harvesting diameter* ») et d'éclaircie (dT , « *Thinning diameter* ») et de l'analyse de la structure et du stock du peuplement.

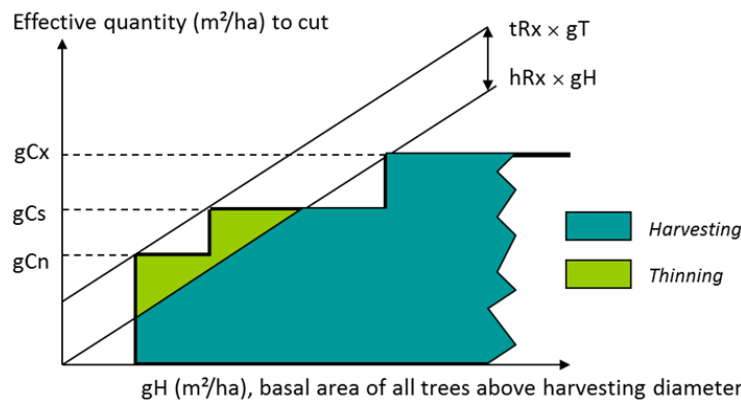


Figure 10: Définition du prélèvement objectif en fonction des paramètres de l'algorithme.

Cette figure illustre la manière dont l'algorithme détermine la quantité à prélever, en comparant les quantités prélevables en récolte ($hRx \times gH$) et en éclaircie ($tRx \times gT$) aux trois niveaux de prélèvement possibles.

La seconde étape consistait ensuite à prélever aléatoirement des arbres dans le peuplement pour atteindre ce prélèvement objectif, avec une probabilité de sélection pondérée par le diamètre de l'arbre (D/D_{max}). L'algorithme commençait ainsi par récolter les gros bois – jusqu'à atteindre la proportion maximale récoltable-, puis en complétait éventuellement avec des bois moyens (Figure 10).

Une seconde version de l'algorithme a ensuite été développée en 2012, dans le cadre du stage de Master 1 de Guillaume Lagarrigues. L'objectif était alors d'améliorer la sélection individuelle des tiges en permettant de contrôler la répartition spatiale des arbres coupés (sélection individuelle ou par groupes – de taille contrôlable, distance minimale entre arbres coupés), l'importance donnée aux dimensions (sélection aléatoire ou récolte prioritaire des plus gros bois) et à l'essence (possibilité de préserver l'essence minoritaire). Cette seconde version a également été l'occasion d'intégrer des paramètres liés à la préservation de la biodiversité, avec la possibilité de préserver des très gros bois et de moduler la récolte des arbres fraîchement morts (récolte indirecte des arbres dépérissants).

Le fonctionnement de l'algorithme de sylviculture est présenté en détail en annexe (*Electronic Supplementary Materials n° 1*) de l'article (Lafond et al. 2014). Cette annexe est présentée dans ce Chapitre (Annexe 1), en incluant les modifications de l'algorithme effectuées après publication de l'article – sous forme de notes de bas de page. La principale modification a consisté à scinder l'unique paramètre de « pondération diamètre » en deux paramètres « pondération diamètre pour la récolte » et « pondération diamètre pour l'éclaircie » (Tableau 8).

2. Paramètres de l'algorithme de sylviculture

L'algorithme comporte actuellement quinze paramètres (Tableau 8) visant à contrôler les quantités prélevées à chaque passage, la répartition entre récolte et éclaircie, ainsi que les critères de sélection des arbres :

- diamètres d'exploitabilité (dH) et d'éclaircie (dT), en cm
- proportion maximale de gros bois à récolter (hRx) et de bois moyens à éclaircir (tRx), respectivement définies comme la proportion maximale de la surface terrière des arbres de diamètre supérieur au diamètre d'exploitabilité ou au diamètre d'éclaircie que l'on s'autorise à couper
- fourchette des prélèvements autorisés, définie par les surfaces terrières minimale (gCn), standard (gCs) et maximale (gCx) à prélever (en m^2)
- surface maximale des trouées créées par le prélèvement des individus (aaM , en m^2), définissant la structure spatiale des prélèvements (pied à pied, par groupe, par bouquet...)

- distance minimale entre deux arbres ou deux groupes d'arbres prélevés (***dB***, en m)
- pondération sur le diamètre des arbres pour la récolte (***hdWP***) et l'éclaircie (***tdWP***), définissant la priorité accordée à la récolte des plus gros bois
- pondération sur l'espèce (***sWP***), définissant la priorité accordée à la récolte de l'espèce majoritaire (préservation de l'espèce minoritaire)
- seuil minimum pour le maintien de l'espèce minoritaire (***mrC***), en proportion de la surface terrière totale, sous lequel l'espèce est strictement conservée
- nombre de gros bois conservés pour la biodiversité (***nbT***, nb/ha)
- proportion maximale d'arbres fraîchement morts à prélever (***dwpH***), en proportion de la surface terrière totale des arbres morts frais, qui simule la récolte des produits accidentels

Type	Parameter	Name in Capsis	Code	Short description	Unit	Values		
						Default	Min.	Max.
Diameter limits	<i>Harvesting diameter</i>	<i>dHarvest</i>	<i>dH</i>	Lower limit for target trees harvesting Upper limit for thinning	cm	52,5	42,5	62,5
	<i>Thinning diameter</i>	<i>dThin</i>	<i>dT</i>	Lower limit for aggregates harvesting, thinning and dead trees harvesting	cm	27,5	17,5	27,5
Cuttings quantities	<i>Minimum quantity to cut</i>	<i>gCutMin</i>	<i>gCn</i>	Lower basal area to cut (profitability limit)	m ² /ha	4	0	4
	<i>Standard quantity to cut</i>	<i>gCutStandard</i>	<i>gCs</i>	Standard basal area to cut (mean increment)	m ² /ha	6	4	8
	<i>Maximum quantity to cut</i>	<i>gCutMax</i>	<i>gCx</i>	Upper basal area to cut (for destocking)	m ² /ha	8	8	12
Cuttings proportions	<i>Harvesting proportion</i>	<i>harvestRatioMax</i>	<i>hRx</i>	Maximum ratio of basal area to cut, over total basal area designed for harvesting operation	-	0.5	0.3	1.0
	<i>Thinning proportion</i>	<i>thinRatioMax</i>	<i>tRx</i>	Maximum ratio of basal area to cut, over total basal area designed for thinning operation	-	0.3	0.2	0.2
Probability weightings	<i>Species proportion power</i>	<i>speciesWeightPower</i>	<i>sWP</i>	Probability weighting power for species proportion	-	0	0	100
	<i>Local density power ** for trees with diameter ≥ dH</i>	<i>harvestingDensityWeightPower</i>	<i>hdWP</i>	Probability weighting power for local density	-	10	0	100
	<i>Local density power ** for trees with diameter ≥ dT & < dH</i>	<i>thinningDensityWeightPower</i>	<i>tdWP</i>	Probability weighting power for local density	-	1	0	100
Spatialization	<i>Aggregation area</i>	<i>aAggregateMax</i>	<i>aaM</i>	Maximum cutting agregation area for harvesting operation	m ²	0	0	5000*
	<i>Buffer distance</i>	<i>distBuffer</i>	<i>dB</i>	Minimum distance between 2 cut trees	m	0	0	15
Biodiversity conservation	<i>Minimum species proportion</i>	<i>mixRatioCrit</i>	<i>mrC</i>	Threshold to allow cut of the species, as a proportion of total basal area	-	0.0	0.0	0.5
	<i>Large trees preserved</i>	<i>nBioTrees</i>	<i>nbT</i>	Number of large trees preserved for biodiversity	nb/ha	0	0	10
	<i>Dead trees harvesting proportion</i>	<i>deadWoodProportionHarvested</i>	<i>dwpH</i>	Maximum proportion of dead trees allowed to be cut, over total basal area of fresh dead wood	-	0.0	0.0	1.0

Tableau 8: Description of current parameters of the uneven-aged management algorithm.

This table gives the list of the current algorithm's parameters, with their names as defined in the article (Lafond et al. 2014) and in Capsis4, as well as the short code generally used in following studies. The default values are the one implemented in Capsis and may differ from the default values presented in Lafond et al. (2012b), the maximum and minimum values are given to have an idea of variation range, but are these limits are not fixed.

* the maximum aggregation area depend on the area of the simulated stand, on rotation length and cutting frequency (here 4 ha with cut every 10 years over 150 years).

** These parameters come from the division of the *Local density power*, which was used for all trees, into two parameters respectively regarding trees over and below *dH*.

III. Cas d'application : effet de l'intensification de la récolte et de l'agrégation spatiale des prélèvements sur la production de bois et l'hétérogénéité des peuplements

Article 3 – Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity.

Status: Article published in Annals of Forest Science in 2014, in the special issue related to the IUFRO Conference on “Tackling climate change—the contribution of scientific knowledge in forestry” (May 2012, Tours, France).

Title:

Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity.

Authors :

V.Lafond *# (1) - G.Lagarrigues # (1) - T.Cordonnier (1) - B.Courbaud (1)

*Corresponding author

Both authors contributed equally to the study.

(1) Irstea, Mountain Ecosystems Research Unit, 2 rue de la Papeterie, BP 76, 38402 Saint Martin d'Hères, France.

KeyWords:

Forest resilience;

Climate change adaptation;

Uneven-aged selection forest;

Thinning and harvesting algorithm;

Forest dynamics modeling.

Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity

Valentine Lafond · Guillaume Lagarrigues ·
Thomas Cordonnier · Benoît Courbaud

Received: 4 November 2012 / Accepted: 15 April 2013 / Published online: 16 May 2013
© INRA and Springer-Verlag France 2013

Abstract

• **Context** Climate change is expected to increase forest vulnerability through disturbances such as windstorms and droughts. Forest managers are therefore investigating strategies to increase forest resistance and resilience, especially by promoting uneven-aged and mixed forests through group selection, and by reducing stand stocking and large trees proportion. However, there is little information on the long-term impacts of these two practices.

• **Aims** The objectives of this study were (1) to develop an original silviculture algorithm designed for uneven-aged management and (2) to use it to assess the effects of the above-mentioned management methods in long-term simulations.

• **Methods** We simulated individual and group selection techniques in order to study the effects of group size, harvesting intensity and their interactions on wood production, stand heterogeneity, and regeneration in mountain spruce–fir forests. We used the spatially explicit individual-based forest model Samsara2 to simulate forest dynamics.

• **Results** Our simulation results confirmed the positive effect of group selection practices on structure diversity and regeneration but not on spruce maintenance. Increasing harvesting intensity enabled forest destocking but decreased structure diversity and led to non-sustained yields for the most intensive scenarios.

• **Conclusion** As adaptation measure, we thus recommend moderate group selection harvesting creating 500 m² gaps.

Keywords Forest resilience · Climate change adaptation · Uneven-aged selection forest · Thinning and harvesting algorithm · Forest dynamics modeling

Handling Editor: Gilbert Aussenac

Contribution of the co-authors V. Lafond and G. Lagarrigues both carried out the study and wrote this paper. G. Lagarrigues developed the latest version of the algorithm and implemented it on the Capsis4 platform during his Master training period, under supervision of V. Lafond. The whole work has been conducted under supervision of T. Cordonnier and B. Courbaud, who contributed to algorithm development, to experiment design, and revised the manuscript.

Valentine LAFOND and Guillaume LAGARRIGUES contributed equally to the study.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s13595-013-0291-y) contains supplementary material, which is available to authorized users.

V. Lafond (✉) · G. Lagarrigues · T. Cordonnier · B. Courbaud
Irstea–EMGR, 2 rue de la Papeterie, BP 76,
38402 Saint-Martin-d’Hères Cedex, France
e-mail: valentine.lafond@irstea.fr

1 Introduction

Climate change is expected to increase the vulnerability of forest ecosystems in the Alps (Seidl et al. 2011b), through higher exposure to natural disturbances and stresses, especially storms and droughts (Beniston et al. 2007). Uncertainty regarding the natural adaptation capacity of forests to changing environment requires the development of specific measures in forest management (Jactel et al. 2009; Seidl et al. 2011a), so as to improve forest resistance and resilience. The promotion of mixed stands, the research of complex stand structure, and the increase of management intensity are currently considered as effective management options to reduce forest vulnerability (Puetzmann 2011; Seidl et al. 2011a). Indeed, heterogeneous forests are expected to be more resilient, thanks to uneven-aged structures allowing the permanence of high regeneration cover in the stand (O’Hara 2006; Cordonnier et al. 2008) and to complementarities in species sensitivity or response to disturbance (DeClerck et al. 2006; Jactel and Brockerhoff 2007). Moreover, growing stock, old median age, and presence of large trees are expected to increase the vulnerability of

European forests to wind, fire, and bark beetles (Seidl et al. 2011c). Limiting forest stocking through more intensive management (e.g., increasing harvested volumes, increasing cutting frequency, or lowering harvesting diameter) is currently considered as an adaptation measure to reduce forest vulnerability (Legay et al. 2007; Puettman 2011) by limiting competition for water (Sohn et al. 2012) and exposure time to risk (Loisel 2011).

Uneven-aged management of heterogeneous forests has long been applied to maintain continuous cover in European mountain forests dominated by Norway spruce, European fir, and European beech (Schütz 1997; O'Hara et al. 2007). However, this type of silviculture is difficult to carry out because managers shall combine harvesting, thinning, and stand renewal in a single operation. Past management of montane forests has often been too conservative and has led to high stocking levels (O'Hara et al. 2007), to a loss of uneven-aged structures and, in the case of spruce–fir forests, to the replacement of spruce by fir when available light was not sufficient for spruce seedlings (Diaci and Firm 2011). Forest managers are therefore looking for effective management practices that combine lower stock levels, higher spruce regeneration, and long-term persistence of the complex stand structure.

Two management options are currently considered to reach these objectives: (1) increasing harvesting intensity; (2) creating gaps through group selection harvesting. However, if conducted dramatically, these options can have adverse effects: by modifying stand structure and the amount of light reaching the soil, they may disturb the regeneration process. A quantified approach of the effects of these management options on forest dynamics is then necessary to help managers defining silviculture guidelines.

Dealing with management issues requires long-term experiments to assess the effects of different silvicultural practices on forest functions. Field experiments are however long and complex in forest (Ganio and Puettmann 2008), due to long revolution periods, to difficult control of environmental parameters, and to laborious monitoring work. Current experimental stakes thus consist in using forest simulation models as experimental support (Peng 2000; Pretzsch et al. 2008) to assess and compare different management strategies (Söderbergh and Ledermann 2003; Andersson et al. 2005). Indeed, it enables long-term simulation experiments testing several parameters, with good control of fixed factors and the ability to do numerous repetitions.

We used Samsara2, an individual-based and spatially explicit forest dynamics model developed for spruce–fir mountain forests and implemented in the Capsis4 simulation platform (Dufour-Kowalski et al. 2012). Moreover, the simulation of uneven-aged management in an automatic way during long-term experiments required the use of a management model. In such cases, the rules for harvesting and

thinning operations are often formulated through a silviculture algorithm (Söderbergh and Ledermann 2003). Among existing silviculture algorithms adapted to uneven-aged management, few are spatially explicit and we found none allowing the simultaneous assessment of the relative effects of varying group sizes and harvesting intensities (Arii et al. 2008; Bohn et al. 2011). Besides, this study was the opportunity to develop an original and multi-objective algorithm, which can be used to simulate a large variety of uneven-aged management strategies.

Our objectives in this paper were to present this management model and then to apply it in the case of an uneven-aged spruce–fir forest, to assess the effects of group selection and harvesting intensity on stand heterogeneity and wood production. We hypothesized that increasing the size of gaps created by group selection practices would enhance natural regeneration ($H_{1,1}$), increase size diversity ($H_{1,2}$), and promote spruce maintenance ($H_{1,3}$). As regards harvesting intensity, we hypothesized that tree size diversity would be reduced when increasing the proportion of large trees harvested ($H_{2,1}$). By allowing more light to reach the soil, it would also enhance global natural regeneration ($H_{2,2}$), and especially spruce's, which would be better maintained in the stand ($H_{2,3}$).

2 Material and methods

2.1 Samsara2 forest dynamics model

Samsara2 is an individual-based and spatially explicit simulation model, developed to simulate forest dynamics (regeneration, growth, and mortality) in mixed and uneven-aged mountain forests. Competition for light is calculated within a stand, based on light ray interception by tree crowns (Courbaud et al. 2003). Total height, crown base height, and crown base radius depend on diameter at breast height (dbh) by allometric equations (Vieilledent et al. 2010). Annual diameter increments of individual trees depend on their size and on the amount of light intercepted by their crown during the growing season. Individual effects modulate tree growth to represent the variability of individual tree response to light (Vieilledent et al. 2010). Natural mortality depends on tree dbh and on a competition index defined as the basal area of neighboring trees larger than the subject tree within a radius of 15 m. Seeds are produced by adult trees in relation to their basal area and dispersed randomly within the stand. Seedling germination, growth, and survival depend on the light reaching the ground, calculated in the center of 25 m² cells. Seedling survival probability increases with light up to an optimum at intermediate levels of light, then decreases for higher levels of light to consider the competition by understory vegetation. Seedlings are transformed into trees, with a crown participating to light interception, when they

reach the dbh thresholds of 7.5 cm. Every process in the model have been calibrated empirically for silver fir (*Abies alba*) and Norway spruce (*Picea abies*) stands, within the montane elevation belt of the Northern French Alps, using a combination of permanent plots located in the Savoy region (for light, allometries, growth, and recruitment (Vieilledent et al. 2010)), French National Forest Inventory data (mortality) and experimental data (seedling response to light, adapted from Burschel et al. (1992)).

The key process of Samsara2 is competition for light, which is considered as the main driver of uneven-aged forest dynamics (Schütz 1997). Other environmental factors are taken into account only indirectly, through the values of model parameters. This approach is consistent with the main goal of the model: assess the effects of management on stand dynamics in a given ecological context (for which the model is specifically calibrated). Samsara2 has indeed been designed for ecological engineering purposes, from fundamental or applied research to management training and discussion support. The model is currently used by the French National Forest Office in training courses on coniferous mountain forest silviculture. Samsara2 is implemented in the simulation platform Capsis4 (Dufour-Kowalski et al. 2012), which enables long-term simulation of management scenarios (Courbaud et al. 2001; Cordonnier et al. 2008).

The reliability of the predictions made with Samsara2 in the ecological context of this study has been evaluated against historical data of Queige forest (Savoy; Courbaud et al., in preparation). The initial state of several stands has been reconstructed from old inventories. Samsara2 was then used to simulate stand dynamics, while past management of each stand was reconstructed using the NVthinner algorithm (Lafond et al. 2012). After about 50 years, the predicted stand structures and compositions were compared to those observed in the field by inventories. The prediction bias have been discussed with French forest managers and judged acceptable considering the incertitude on field inventories data used in management planning (e.g., for basal area: the mean bias equaled $+4.4 \text{ m}^2/\text{ha}$, while the mean standard error of observed values was $3.2 \text{ m}^2/\text{ha}$).

2.2 Uneven-aged management algorithm

The uneven-aged management algorithm (UMA) is a management model designed to simulate the complex decision process required in uneven-aged forest management, i.e., the simultaneous combination, at each rotation period, of multiple silvicultural operations including harvesting of mature trees, thinning of small and medium trees, enhancement of natural regeneration, and control of stand structure and composition. The UMA can be combined to individual-based and spatially explicit forest dynamics models and is currently implemented on the simulation platform Capsis4.

It has been developed in collaboration with the French Forest National Office (ONF) and partly based on a silviculture guide (Gauquelin and Courbaud 2006), so as to fit the criteria and decision process used by managers during the thinning and harvesting operations. It requires the definition of 14 parameters (Table 1) related to practical management drivers. The UMA operations are briefly described in the following paragraphs and more details are given in the electronic supplementary materials (Online resource 1).

Starting from the list of all trees present in the stand at the cutting date, the UMA creates two selection lists (one for harvesting, one for thinning), using the diameter limits and biodiversity conservation parameters defined by the user (Table 1). With the default parameters values, the “thinning list” contains trees whose dbh is between 27.5 and 52.5 cm, and the “harvesting list” contains trees whose dbh is larger than 52.5 cm (parameters *Thinning diameter* and *Harvesting diameter*). A relative cutting probability is attributed to each tree depending on individual properties and weights accorded by the user to species mix (at stand scale), tree size, and local density around the tree (parameters *Species proportion power* and *Local density power*, see Online resource 1). With the default parameter values, higher cutting probabilities are assigned to the largest trees. In the case of group selection (non-null *Aggregation area*), the trees located in the densest circle-shaped areas (of size corresponding to the parameter *Aggregation area*) within the stand are assigned the highest cutting probabilities. If the *Species proportion power* has a positive non-null value, the trees of the dominant species are assigned higher cutting probabilities. This option can be interesting to drive the species composition balance, but was not used in this study. These probabilities are finally used to rank the two selection lists using a weighted random selection.

At each rotation period in a simulation, the decision to launch the cutting process depends on whether basal areas in the two selection lists are sufficient to make profitable interventions without destabilizing the stand. Maximum quantities allowed to be cut in each list are regulated by two parameters (*Harvesting proportion* and *Thinning proportion*). The UMA algorithm computes the quantities available for harvest (*Harvesting proportion* \times basal area in the harvesting list) and for thinning (*Thinning proportion* \times basal area in the thinning list). If these quantities are sufficient, trees are cut first in the harvesting list and then in the thinning list, to reach one of the three possible quantities (parameters *Minimum*, *Standard*, and *Maximal quantities to cut*; see Table 1), which define three different cutting intensities.

After these preliminaries, the UMA finally launches the harvesting and thinning operations, using the two selection lists, the quantity to cut determined before and spatialization parameters (cf. Table 1). With the default values, an individual

Table 1 Overview of the input parameters for the uneven-aged management algorithm (UMA)

Type	Parameter	Default value	Short description
Diameter limits	<i>Harvesting diameter</i>	52.5 cm	Lower limit for target trees harvesting, upper limit for thinning
	<i>Thinning diameter</i>	27.5 cm	Lower limit for aggregates harvesting, thinning, and dead trees harvesting
Cutting quantities	<i>Minimum quantity to cut</i>	4 m ² /ha	Lower basal area to cut (profitability limit)
	<i>Standard quantity to cut</i>	6 m ² /ha	Standard basal area to cut (mean increment)
	<i>Maximum quantity to cut</i>	8 m ² /ha	Upper basal area to cut (for destocking)
Cuttings proportions	<i>Harvesting proportion</i>	33 %	Maximum ratio of basal area to cut, over total basal area designed for harvesting operation
	<i>Thinning proportion</i>	10 %	Maximum ratio of basal area to cut, over total basal area designed for thinning operation
Probability weightings	<i>Species proportion power</i>	0	Probability weighting power for species proportion
	<i>Local density power</i>	10	Probability weighting power for local density
Spatialization	<i>Aggregation area</i>	0 m ²	Maximum cutting aggregation area for harvesting operation
	<i>Buffer distance</i>	5 m	Minimum distance between 2 cut trees
Biodiversity conservation	<i>Minimum species proportion</i>	0 %	Threshold to allow cut of the species, in % of total basal area
	<i>Large trees preserved</i>	0	Number of large trees preserved for biodiversity
	<i>Dead trees harvesting proportion</i>	0 %	Maximum proportion of dead trees allowed to be harvested, over total fresh dead wood basal area

Default values are based on recommendations from the Mountain silviculture guide designed for Northern French Alps (Gauquelin and Courbaud 2006) or on views exchanged with managers (except for biodiversity conservation parameters, which are not used in this study). These values are those used for the fixed parameters (all excepted *Aggregation area* and *Harvesting proportion*) in our simulations

selection harvesting is applied in the harvesting list, respecting a 5-m buffer distance between cut trees (cf. Fig. 1a, c). Gaps of different sizes can be simulated by selecting all trees around a target tree within the area defined by the parameter *Aggregation area*. The groups are chosen so as to avoid overlapping, and the UMA respects the *Buffer distance* between groups of cut trees as much as possible (cf. Fig. 1b, d). If the quantity to cut is not reached while respecting these latter constraints, the UMA is allowed to select other trees to complete the cutting. If a thinning is also applied, an individual selection of medium trees is made among trees of the thinning list.

2.3 Stand initialization

Before every simulation run, the initialization of Samsara2 requires the user to load a file containing information on the initial stand, including a list of all trees characterized by their species, dbh, and spatial coordinates. As initial stand structure strongly influences simulation results in the short- and long-term (Goreaud et al. 2006), it is important to initialize forest models using realistic stands regarding their composition, size, and spatial structure. We based our simulation study on three stands reconstituted from inventories done in the forest of Queige (45.7° N–6.5° E, mean altitude 1,400 m, located on a north-west facing slope of about 30°; compartments n° 30, 38, and 39). These three stands were chosen to represent three different diameter structures of uneven-aged forests: two balanced stands

enriched either in medium (n° 38) or large (n° 39) trees and an unbalanced stand with a near-even-aged structure characterized by a dense cohort of small and medium trees (n° 30). The simulation results were however very similar for compartments n° 38 and n° 39, and compartment n° 30 quickly converged to similar results too. We therefore decided to present only the simulation results obtained for compartment n° 38. This stand is dense (basal area=37.6 m²), with a high proportion of medium-sized trees (mean quadratic diameter=36 cm) and a balanced spruce–fir composition (54 % of spruce, in basal area) (Fig. 2a), which is common in the Northern French Alps. The spatial position of trees and the regeneration compartment (saplings and poles, i.e., trees with dbh below 17.5 cm) were reconstructed using simulations.

2.4 Simulations experiments

We ran three successive simulation experiments: the first one (Exp1) was designed to assess the effect of cutting aggregation, testing a range of values for the parameter *Aggregation area*; the second and the third ones were designed to assess the effects of harvesting intensity for individual (Exp2) and group selection (Exp3), via the parameter *Harvesting proportion*. All other parameters of the UMA algorithm were fixed to their default value (Table 1). For both experiments, we studied model responses regarding wood production, stand heterogeneity, and stand regeneration.

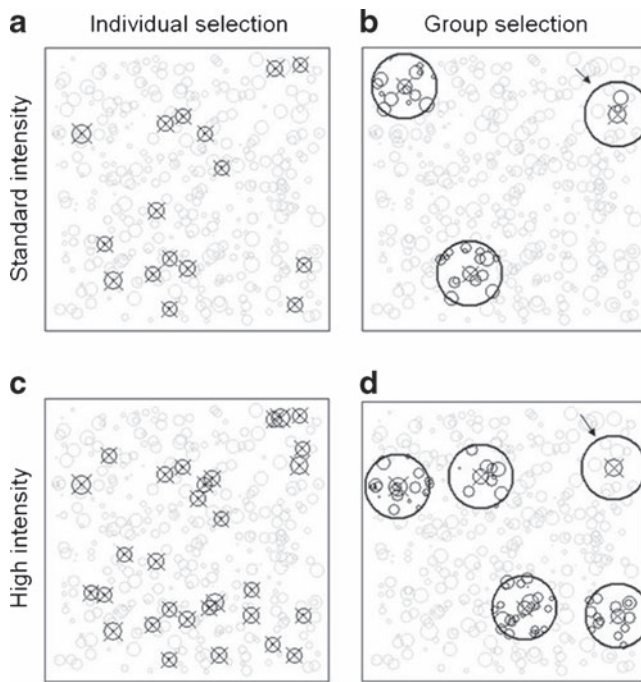


Fig. 1 Examples of cuttings for two different spatial selection types (*Aggregation area*=0 m² (a–c) and 500 m² (b–d)) and for two different harvesting intensities (*Harvesting proportion*=33 % (a–b) and 100 % (c–d)). Trees are represented as grey circles of size proportional to their diameter at breast height (dbh). Cut trees appears in black and a cross highlights every target tree: all cut trees are target trees in the case of individual selection (and have been targeted because they were among the largest trees of the stand); whereas for group selection, only the trees which are in the center of a group are target trees (and have been targeted because they were surrounded by large trees). The large circles with a wider line in (b) and (d) symbolize the *Aggregation area* where all trees are cut around a target tree. The arrows in (b) and (d) point out the final groups cut: the harvesting operation was stopped during the formation of these groups because the target quantity to cut had already been reached

2.4.1 Cutting aggregation experiment (Exp1)

We varied the *Aggregation area* parameter among seven modalities: 0, 20, and 50 m² for individual and small group selection; 100, 500, and 1,000 m² for group selection; and 5,000 m² for large gaps. We thus tested the whole range recommended by the silviculture guide, except for the modality 5,000 m², which is above the maximum value recommended. We used this last modality to assess a management strategy based on large openings, which are potentially favorable to spruce regeneration (Coates 2002; Grassi et al. 2004).

2.4.2 Harvesting intensity experiments (Exp2 and Exp3)

In these experiments, we tested four modalities of the parameter *Harvesting proportion*, which defined the maximal proportion of trees above 52.5 cm that could be harvested per rotation: 33, 50, 75, and 100 %. The modalities 33 and

50 % gave low and standard harvesting intensities, while 75 and 100 % simulated medium and strong harvesting intensities, respectively. With the strongest modality, the harvesting of large trees (dbh>52.5 cm) was thus only limited by the parameter *Maximal quantity to cut* (see Table 1 and Online Resource 1). The *Aggregation area* parameter was fixed to 0 m² for individual selection (Exp2) and to 500 m² group selection (Exp3).

2.4.3 Other simulation characteristics

Simulation length was set to 150 years in order to study the long-term effects of a given treatment (approximate length of the revolution period in such forests). We extracted data each 50 years to analyze the temporal evolution, referenced further as t_{50} , t_{100} , and t_{150} .

For both simulations, the rate of natural mortality for trees with dbh ≥ 27.5 cm was set to zero, in order to avoid random noise caused by the disappearance of trees other than those selected by the UMA algorithm. This choice restricts the results to the context of intensive forest management: small trees died because of individual competition (self-thinning) but large trees were considered to be systematically harvested before their natural death.

Stand area was 4 ha, which was a compromise between the size required to simulate large openings and computing time (25 min for each 150 years simulation). Five repetitions were done for each combination of modalities in the three simulation experiments (seven modalities for the first one and four for the second and third ones).

We fixed parameter values using management recommendations from the Northern Alps silviculture guide (Gauquelin and Courbaud 2006). Following this guide, we also set the intervention frequency to 10 years. Thus, except for the cases of high harvesting intensity and large openings (maximal *Harvesting proportion*=75 and 100 % and *Aggregation area*=5,000 m²), we simulated the type of management which is currently recommended for fir–spruce production forests in the French Alps: priority to harvest of large trees, low level of thinning in medium size trees, and 15–30 % of total basal area cut per rotation.

2.4.4 Output variables

We used several indices to describe stand heterogeneity at different temporal scales:

- Basal area (alive G, m²/ha), as a measure of stand density and living stock
- Proportion of large trees (dbh>42.5 cm) after cutting (large tree proportion, % of total basal area)

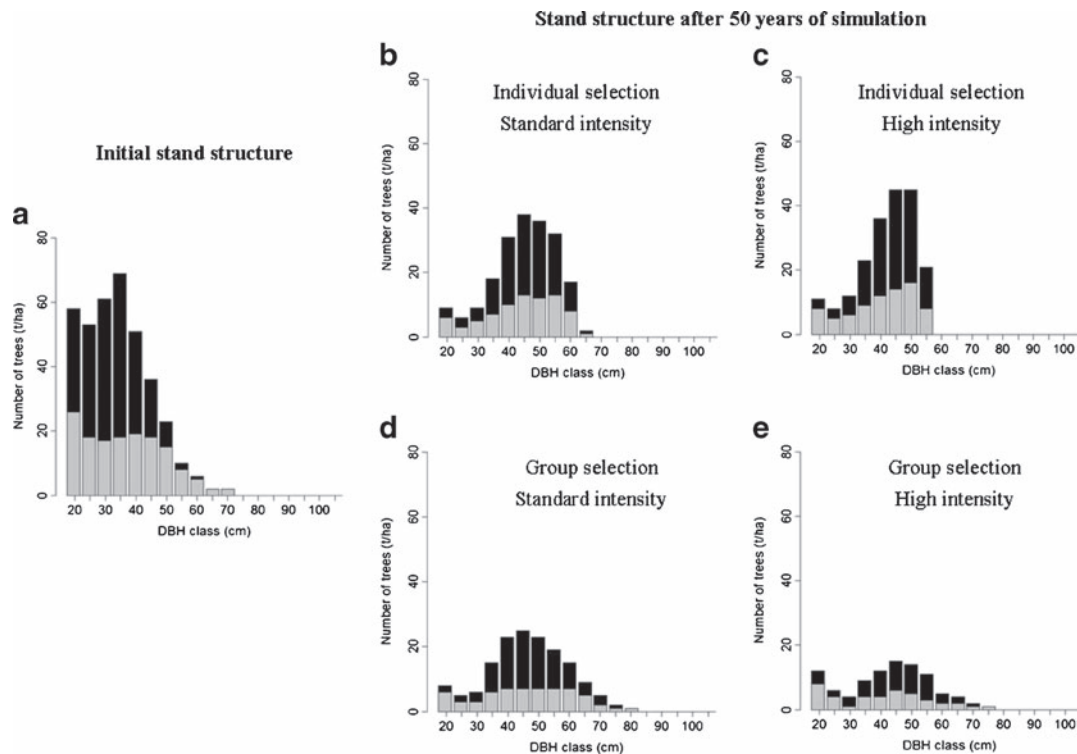


Fig. 2 Evolution of stand diameter distribution under different management scenarios. This figure shows the initial diameter distribution (a) and its state after 50 years of simulation under four different management scenarios (b to e) mixing two cutting aggregation

modalities (0 and 500 m², respectively for individual and group selection) and two harvesting intensity modalities (33 and 100 %, respectively for standard and high intensity). The number of trees per 5 cm diameter class appears in *black* for fir and in *grey* for spruce

- Density of poles (pole density, number of stems/ha), trees with dbh in the range 7.5–17.5 cm
- Gini index, computed on basal area (alive Gini G, no unit):

$$G = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N |g_j - g_i|}{2 \times \sum_{i=1}^N g_i}$$

Where g_i is the basal area of the tree i and N is the total number of trees. This index was used to assess the diversity of tree size in the stand. It is often used to classify forest structure (O'Hara et al. 2007; Duduman 2011). It is generally strongly correlated with the coefficient of variation of diameters (Duduman 2011) but it was proven to have better performances than other diversity indices to describe forest structure (Valbuena et al. 2012).

- Clark–Evans aggregation index (Clark Evans Index (CE), no unit):

$$CE = \frac{\bar{r}}{0.5 \times \sqrt{\frac{A}{N}}}$$

Where \bar{r} is the mean distance to nearest neighbor, A is the stand area, and N is the total number of trees. This index gives information about spatial distribution of trees. Regular distributions have an index higher than 1, aggregated distributions are characterized by values lower than 1 and random distributions will have an index close to 1 (Clark and Evans 1954).

- Spruce ratio among adult trees (tree spruce ratio, % of total basal area)
- Spruce ratio among poles (pole spruce ratio, % of pole density)

Except for indices computed on poles, only adult trees (DBH ≥ 17.5 cm) were considered for index calculation. Terms between brackets correspond to variable name in graphics (Figs. 3 to 5) and unit used.

We described the characteristics of harvests resulting from the different scenarios by:

- Mean total volume cut per rotation (cut volume, m³/ha): gives the mean volume cut per decade, which is a common measure used by forest managers to assess timber production.

- Quadratic mean diameter of harvested trees (cut Dg, cm): a measure of the size of harvested products (timbers).

The harvesting indices are computed on all cut trees, without distinction between thinning and harvesting, and correspond to the average cut made from the beginning of the simulation (e.g., for date t_{100} , indices values are the means computed on the ten first cuttings).

2.4.5 Result analysis

The main objective was to compare management modalities among themselves (group selection vs individual selection; high intensity vs standard intensity) and their relative effects on the nine output variables. The temporal analysis aimed at checking the results at different time scales, and was of secondary importance compared to the management modalities in this study. All results are therefore presented with the management modalities in abscises (*Aggregation area gradient* for Exp1; *Harvesting proportion* for Exp2 and Exp3) and the temporal evolution is shown with different symbols in the graphics. Although we had only five repetitions, we assumed a normal distribution for output variable values and we used Tukey's test to carry out multi-comparison between the mean values obtained for each management modalities and detect significant differences (confidence level=0.05) at a same date (data with the results of these tests are available in the Online Resource 2).

3 Results

3.1 Cutting aggregation experiment (Exp1)

3.1.1 Effect on living stock

We observed a decrease of basal area for all management scenarios (Fig. 3a): the initial stand was dense and was automatically destocked by the UMA algorithm. The destocking phenomenon was slightly faster as we increased the size of the cutting aggregation areas. However, the basal area remained in the range 20–35 m²/ha throughout the simulation and was close to 30 m²/ha for all aggregation modalities at t_{150} .

The proportion of large trees in the stand increased from 40 % to more than 60 % between t_0 and t_{50} for all modalities, as the numerous medium trees of the initial stand reached maturity. This tendency was amplified by group selection (Fig. 3b) in the short-term (more than 70 % for group sizes above 500 m²), as more large trees were left in the stand (Fig. 2b and d). This effect then gradually disappeared and the proportion of large trees tended to stabilize in the range 50–60 % for all modalities at the end of the simulation.

3.1.2 Effect on regeneration

There was a significant effect of cutting aggregation on regeneration efficiency, detected after 100 years of simulation (Fig. 3c): group selection cutting enhanced pole abundance. Maximum pole abundance was obtained for the aggregation modality 500 m² (around 800 stems/ha at t_{150}). We observed significant lower values for the modality 5,000 m², though pole density was still high (560 stems/ha on average).

3.1.3 Effect on heterogeneity

Cutting aggregation had a significant effect on stand structure diversity (Fig. 3d and e). The Gini index increased with the size of cutting aggregation areas (Fig. 3d), from 0.38 for individual selection to 0.5 for large openings (at date t_{100}). The temporal analysis (not shown) indicated that, in all cases, the value of the Gini index remained almost constant after approximately 100 years. Because of the preservation of large trees during long periods in the case of group selection, the Gini index may have been highly impacted by the presence of very large trees, leading to a potential overestimation of group selection benefits. We therefore checked the diameter distributions at the end of the simulations and found few very large trees (dbh 90–190 cm). Moreover, we computed the relative difference between the Gini index value calculated on all trees and the one calculated on a restricted list excluding very large trees (data not shown). It appeared that this relative difference was always less than 5 %, which is low compared to the relative difference between Gini index obtained for group and individual selection (about 25 %). We concluded that the differences observed between individual and group selection systems was really significant.

Group selection practices also modified spatial structure (Fig. 3e), with the creation of aggregated structures resulting from cohorts of trees initialized by canopy openings (Clark–Evans index <1).

Group selection had few effects on composition. Although spruce was well represented in the short-term (around 53–60 % of total basal area), its ratio strongly decreased over time, to reach 25 % at the end of the simulations for all modalities (Fig. 3f). Group selection had no effect on the proportion of spruce within the regeneration (Fig. 3g): we observed the same low spruce ratio in poles (21–24 % at date t_{150}) whatever the size of cutting aggregation areas.

3.1.4 Effect on wood production

The global mean harvested volume was not much impacted by the aggregation areas (Fig. 3h). The only significant difference was observed for modality 5,000 m² but was related to a very slight decrease of mean cut volume (max 3 m³/ha).

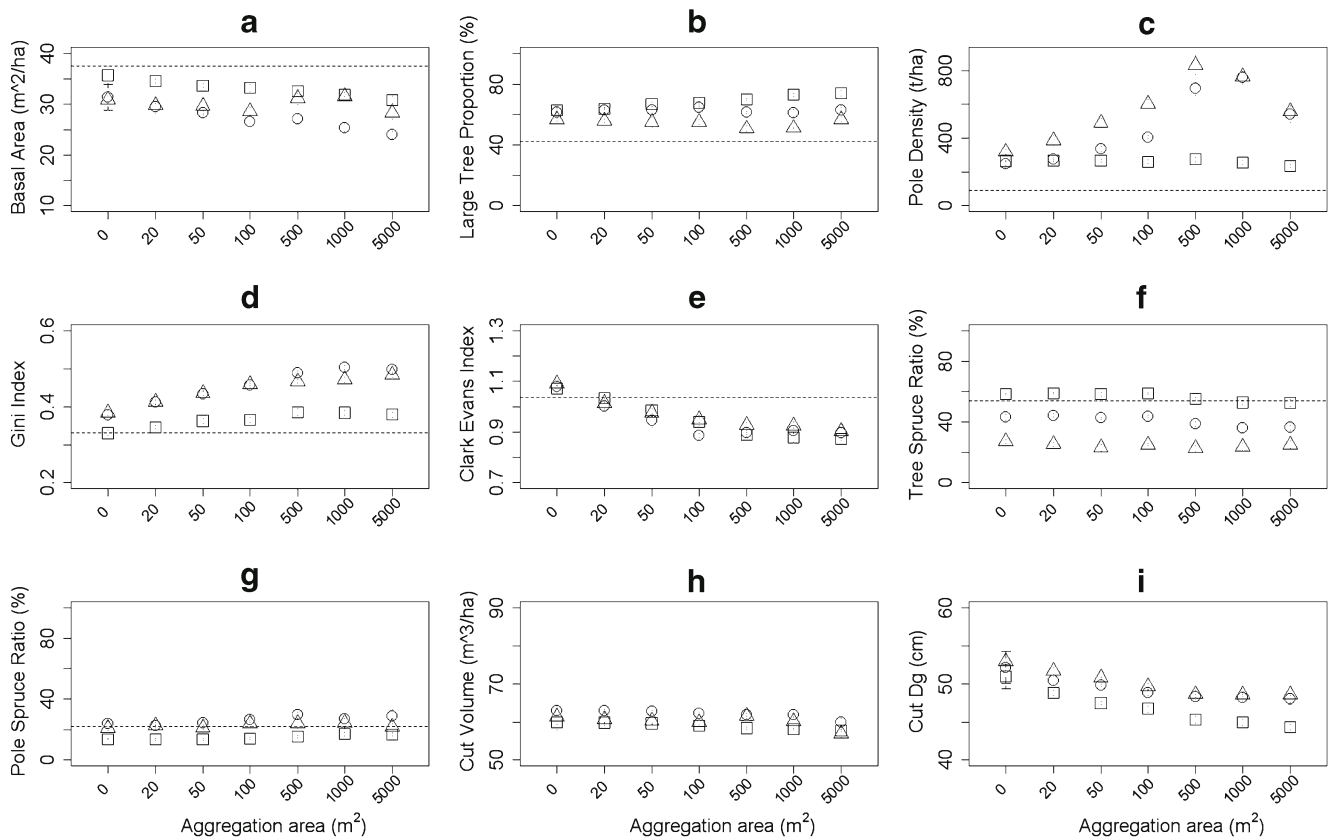


Fig. 3 Effect of group size on stand production and heterogeneity, at different time scales. Here are presented nine indicators describing the simulation results obtained for the cutting aggregation experiment (Exp1). Each plot gives the relation between the *Aggregation area* parameter modalities (*x* axis) and one stand indicator (y axis), as observed after 50 years (*squares*), 100 years (*circles*), and 150 years

(*triangles*), compared to initial values (*dotted lines*). **a** and **b** give information about living stock, **c** about regeneration, **d** to **g** about heterogeneity, and **h** and **i** about wood production. Each *point* represents the mean value calculated on the five simulations done for the given silvicultural modality, and *error bars* represents one standard deviation

Group selection practices had however a significant effect on the type of product harvested, as indicated by lower quadratic mean diameters of cut trees (Fig. 3i). This is especially true at t_{50} , where individual selection cutting targeted the largest trees of the stand ($Dg=50$ cm), whereas trees harvested by group selection were significantly smaller ($Dg=45$ cm). Indeed, although groups were established in the densest zones (i.e., containing numerous large trees), these aggregated cuts also included some medium and small trees, which led to more diverse products than for individual selection, thus reducing the quadratic mean diameter of cut trees. The long-term effect was smaller but still significant.

3.2 Harvesting intensity experiments (Exp2 and Exp3)

3.2.1 Effect on living stock

As for the cutting aggregation experiment, we observed a destocking phenomenon, which was here reinforced by higher management intensities. Stand basal areas

decreased with harvesting proportion, but the speed and intensity of this destocking effect depended on cutting aggregation. For individual selection cutting (Exp2, *Aggregation area*=0 m^2), differences between extensive management (*Harvesting proportion*=33 %) and other modalities were low (about 2.5–3.5 m^2/ha) but significant (Fig. 4a). Differences between “intensive” modalities were not significant. For group selection cutting (Exp3, *Aggregation area*=500 m^2), differences between intensity treatments (Fig. 5a) were stronger than for individual selection (from 3 to 7 m^2/ha higher) and generally significant. Basal areas oscillated over time: for each modality, values were very close at t_{50} and t_{150} , but lower at t_{100} .

As for Exp1, the proportion of large trees increased in the short-term for both Exp2 and Exp3 (Figs. 4b and 5b). However, this increase was limited by harvesting intensity in the case of individual selection (Exp2, Fig. 4b), with values close to the recommendations made by Gauquelin and Courbaud (2006) for production forests (40–50 % of large trees in the stand after

cut). In the case of group selection (Exp3, Fig. 5b), harvesting intensity had no effect on the initial increase of large tree proportion, but had strong effects at t_{100} : the proportion of large trees fell to 35 and 27 % for the two most intensive modalities. This effect was however punctual, as the proportion of large trees increased above 40 % at t_{150} and was then not significantly different from the value obtained with a maximum harvesting proportion of 50 %.

3.2.2 Effect on regeneration

Harvesting intensity had no significant effect on regeneration in individual selection scenarios (Exp2, Fig. 4c): pole density increased over time for all harvesting intensities and reached 340–360 stems/ha in the long-term. For group selection scenarios (Exp3, Fig. 5c), we observed a low but significant positive effect of harvesting intensity in the short-term. This effect was reversed in the long-term, with a strong negative effect of harvesting intensity on regeneration. Though, the final pole density was still important for all

modalities and larger than for individual selection scenarios (500–850 stems/ha against a maximum of 360 stems/ha for individual selection).

3.2.3 Effect on stand heterogeneity

Harvesting intensity had contrasted effects on stand structure. On one hand, it lowered diameter diversity, with a slight but significant negative effect of harvesting intensity in the case of individual selection (Exp2, Fig. 4d). For group selection scenarios, harvesting intensity had a greater negative effect after 100 years of simulation (Fig. 5d), with Gini index around 0.4 for intensive managements whereas it was almost 0.5 for the modality 33 %. However, group selection had more influence than intensity on this size diversity index, as all values in the Exp3 are higher than in the Exp2, whatever the intensity modality.

Harvesting intensity had a null effect on spatial structure in the case of individual selection (Exp2, Fig. 4e) but the two most intensive modalities increased the spatial aggregation of trees when combined to group selection (Exp2, Fig. 5d), especially at t_{50} .

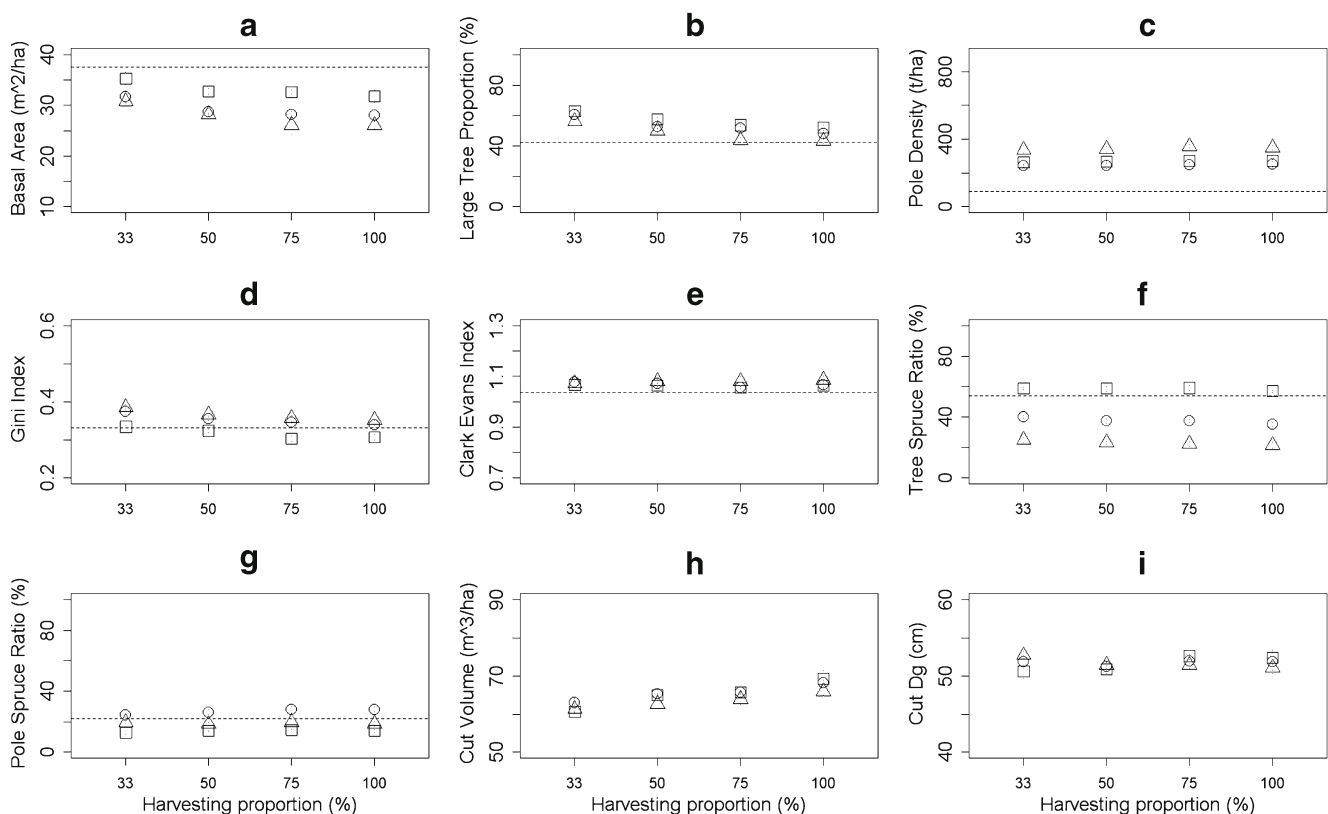


Fig. 4 Effect of harvesting intensity on stand production and heterogeneity at different time scales, in the case of individual selection cutting (group size=0 m²). Here are presented nine indicators describing the results obtained for the harvesting intensity experiment in the case of individual selection cutting (Exp2). Each plot gives the relation between the *Harvesting proportion* parameter modalities (*x* axis) and one stand

indicator (*y* axis), as observed after 50 years (*squares*), 100 years (*circles*), and 150 years (*triangles*), compared to initial values (*dotted lines*). **a** and **b** give information about living stock, **c** about regeneration, **d** to **g** about heterogeneity, and **h** and **i** about wood production. Each *point* represents the mean value calculated on the five simulations done for the given silvicultural modality, and *error bars* represents one standard deviation

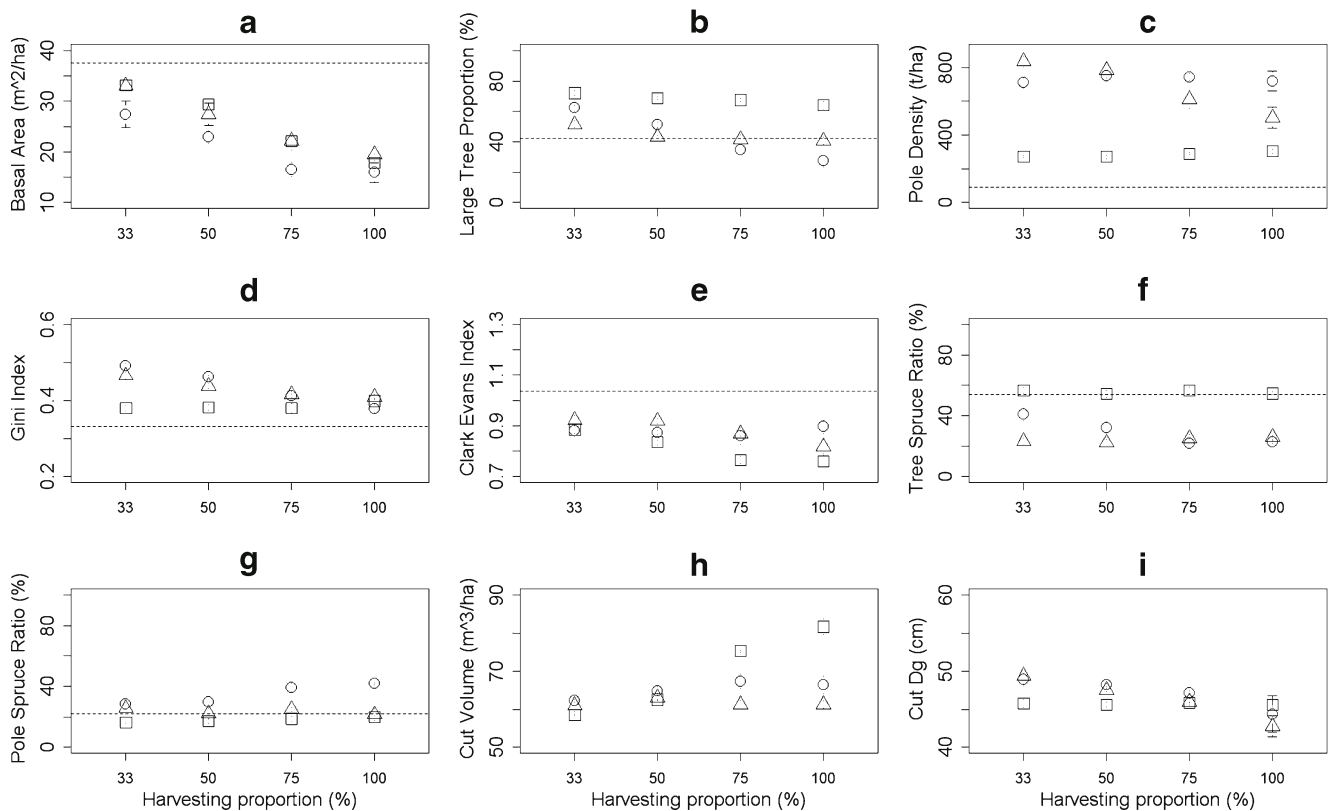


Fig. 5 Effect of harvesting intensity on stand production and heterogeneity at different time scales, in the case of group selection cutting (group size = 500 m²). Here are presented nine indicators describing the results obtained for the harvesting intensity experiment in the case of group selection cutting based on aggregation areas of 500 m² (Exp3). Each plot gives the relation between the *Harvesting proportion* parameter modalities (*x* axis) and one

stand indicator (*y* axis), as observed after 50 years (*squares*), 100 years (*circles*), and 150 years (*triangles*), compared to initial values (*dotted lines*). **a** and **b** give information about living stock, **c** about regeneration, **d** to **g** about heterogeneity, and **h** and **i** about wood production. Each *point* represents the mean value calculated on the five simulations done for the given silvicultural modality, and *error bars* represents one standard deviation

Spruce proportion decreased over time for all management scenarios (Figs. 4f and 5f) from almost 60 % to less than 25 %. Overall, harvesting intensity had little effect on stand composition. In the case of individual selection (Exp2), harvesting intensity had only slight effects on adult spruce proportion (Fig. 4f) and on pole spruce ratio (Fig. 4g). The latter oscillated between 13 and 28 % over time. In the case of group selection (Exp3), we observed that the transition between the dates t_{50} and t_{150} was accelerated by harvesting intensity, as showed by the significant differences at t_{100} between the two most intensive modalities (about 22 %) and classical management (41 %). Spruce regeneration (Fig. 5g) was however significantly enhanced by the two most intensive modalities during 100 years (about 40 % of poles, against 29 % for standard management at this date), due to low basal areas (Fig. 5a) and numerous canopy openings. This effect was however not maintained in the long-term (25 % in all cases at t_{150}), as there were less harvests after 100 years (Fig. 5h) and therefore higher living stocks (Fig. 5a).

3.2.4 Effect on wood production

As expected, the mean volume cut per rotation was higher for intensive managements in the short-term for individual selection (+8.5 m³/ha, Fig. 4h), and more especially for group selection cutting (+23 m³/ha, Fig. 5h). However, this positive effect disappeared over time: indeed, with intensive modalities, large trees were quickly harvested and became too scarce to allow regular cutting operations (each 10 years). Therefore, there was no harvesting at all during some rotations, leading to a decrease of the mean cut volume, which returned to levels close to those obtained with classical management (60–65 m³/ha).

The type of products highly depended on the cutting aggregation strategy. For individual selection cutting, harvesting intensity had little effect on the quadratic mean diameter of cut trees (Fig. 4i), which stayed stable between modalities and over time (50–53 cm). In the case of group selection harvesting, intensifying management allowed the algorithm to create a higher number of gaps and thus to cut a higher proportion of large trees. It had little effect on product

diversity in the short-term (Fig. 5i), as a high proportion of large trees was still available (Fig. 5b). It however gradually led to the harvest of smaller trees, especially for the most intensive modality ($D_g=42.8$ cm, against 49.4 cm for modality 33 %), as large trees rarefied after 100 years of simulation (Fig. 5b).

4 Discussion

4.1 Effects of group selection practices on structure diversity

Our results confirmed that group selection cutting enhances size diversity, as found by Cordonnier et al. (2008). The large array of group sizes tested allowed us to detect small but significant variations of the size diversity indicator. Using the classification realized by Duduman (2011) for the Gini index, we noticed two main trends: for individual selection and small groups, we obtained low irregularity of size structure; on the contrary, medium to large groups selection led to a more diversified size structure with true uneven-sized stands (Duduman 2011). We also observed a threshold around 500 m², as the Gini index reached a plateau (around 0.5). It seems therefore not necessary to create gaps larger than 500 m² to increase structure irregularity. The positive effect of group selection on diameter diversity was reduced when increasing harvesting intensity. However, in the long-term, stands were still more structurally complex for intensive group selection scenarios than for standard individual selection cutting.

Group selection practices are also interesting for spatial structure, analyzed here by the Clark–Evans index. Individual selection led to random or regular structures ($CE>1$), whereas group selection enabled the creation of a more aggregated spatial structure. Such pattern is interesting in our case study, as uneven-aged stands with a small-group horizontal structure are judged well suited to fulfill protection function against natural hazards (Motta and Haudemand 2000; Gauquelin and Courbaud 2006; O'Hara 2006), which is a very important topic in mountain forests. However, the link between spatial structure and resilience has not been clearly demonstrated yet and it is therefore difficult to judge this aspect of the heterogeneity within the context of adaptation to climate change.

4.2 Effects of forest management on species mix

Although spruce and fir were equally represented in the initial stand, fir systematically dominated the stand at the end of the simulation, whatever the size of cutting groups or harvesting intensities. In the case of individual or small group selection cutting, this result is consistent with field observations: silver fir is a more shade-tolerant species than

Norway spruce and is therefore favored by conservative management (Diaci and Firm 2011). Nevertheless, in the case of group selection, our results do not support our hypothesis ($H_{1,3}$): aggregated cuttings were not sufficient to efficiently regenerate spruce and maintain a well-balanced mix in this experiment. Likewise, intensification did not improve spruce regeneration, contrary to our hypothesis ($H_{2,3}$). These results are in contradiction with some field observations done in the Alps (Grassi et al. 2004; Streit et al. 2009; Diaci and Firm 2011), where group selection practices and reduced stocking have proved efficient to enhance spruce regeneration. However, other field studies have shown that gaps are not always sufficient to maintain mid-tolerant species and must be coupled with additional practices, like soil preparation or dead wood conservation in order to create favorable microsites (Webster and Lorimer 2005; Bolton and D'Amato 2011).

This raises the question of the ecological context and modeling options considered in such simulation experiments. We designed this study to deal with management issues encountered in the Northern French Alps, where the question of spruce regeneration is problematical because of very active fir regeneration, especially in north-facing slopes (Gauquelin and Courbaud 2006). As the Samsara2 regeneration module has been calibrated on permanent plots representing this context, our results should not be extrapolated to ecological contexts where spruce is more advantaged (south facing slopes, higher altitude with a colder climate...). Another limit of these simulation experiments is the absence of seed supply from neighboring stands, especially as Norway spruce seeds can spread easily at large distances. This simplification was done to study the effects of management on forest dynamics at stand scale. However, this assumption induced a negative retroaction leading to a gradual disappearance of spruce. In order to further explore the effect of management on the long-term species balance, it may be necessary to reconsider this approximation by introducing a seeds supply from neighboring stands. This would however be more relevant with a landscape approach (Dreyfus 2012).

Since the variations of ground light produced by the different management strategies tested in this study were not sufficient to maintain a well-balanced species mix, it may be interesting to assess other silvicultural operations, such as preservation of spruce seed bearers, more intensive thinnings in young and medium stages or harvesting preferentially the dominant species (Schütz 1997). Three parameters of the UMA algorithm could be used for that purpose (Table 1): the *Species proportion power* parameter, which gives a higher cutting probability to trees of the dominant species; the *Minimum species proportion* parameter, which forbids the harvest of trees of the minority species when its relative proportion is below the threshold defined by this

parameter; and the *Thinning proportion* parameter, which determines the maximum amount of medium size trees to cut (see Online Resource 1 for more details). By using these parameters, more complex uneven-aged management strategies could be tested in order to better regulate species composition.

4.3 Sustainable management to adapt forests to climate change

The initial stand was dense (37.6 m²/ha), with a high proportion of medium size trees and active fir regeneration. So as to ensure a better adaptation of this stand to climate change, the management objectives were (1) to improve and maintain the complex stand structure, (2) to reduce living stock, while preserving timber production, and (3) to enhance natural regeneration. The uneven-aged silvicultural practices tested in this study (group selection and intensified harvesting) were expected to be efficient management options to meet these objectives (Puetzman 2011; Seidl et al. 2011a).

For moderate harvesting intensities (harvest ratio from 33 to 50 %), basal area values were effectively lowered in the optimal range (20–35 m²/ha) recommended by Gauquelin and Courbaud (2006) in this context. Considering the initial stand structure, group selection cutting were here particularly well adapted to quickly obtain irregular structures, because more medium size trees were harvested than in individual selection cutting. Besides, increasing harvesting intensity enabled quick stand destocking by decreasing basal area and large tree proportion, but led to too low basal areas in some cases, especially for the most intensive group selection scenarios (about 15 m²/ha).

Intensifying management strongly increased harvested volumes at t_{50} , especially for group selection cutting; but these short-term advantages revealed non-sustainable and gradually disappeared. This loss in production was due to the decrease of basal area and large tree proportion, which were insufficient to allow harvesting operations at some dates. Yield was thus very variable over time, which goes against sustainable management objectives.

Natural regeneration was particularly sensitive to group selection, and the creation of medium-size gaps (500 m²) already supplied enough light to efficiently promote regeneration. The values observed for pole abundance are consistent with field observations in the Northern French Alps (Fuhr et al. 2012). The fact that pole density was lower for modality 5,000 m² is also consistent with observations done in mixed forests of British Columbia (Coates 2002), where the density of seedlings and recruits was lower in large gaps (1,001–5,000 m²), compared to medium ones (301–1,000 m²). In the case of the Samsara2 regeneration model, the establishment of fir and spruce saplings is optimum for intermediate light conditions (60 % of full light) but

decreases in full light. This is consistent with the natural dynamics observed in montane forests of the intermediate Northern French Alps, where herbaceous or shrubs layers (like blueberry, *Vaccinium myrtillus*) tend to strongly compete with saplings in large gaps (Grassi et al. 2004; Motta and Haudemand 2000).

4.4 General management considerations for adaptation to climate change

Explicit consideration of climate change in simulation experiments is a major challenge, due to the complexity and uncertainties related to climate scenarios and to tree responses (Puetzman 2011). Moreover, long-term responses of forests to current management options are hard to foresee, even apart from climate change. Understanding forest responses to alternative management scenarios under constant environmental conditions is thus a first but necessary step, before considering the impact of climate change on forests in interaction with management. This was the aim of this study.

Our simulation results demonstrated the positive impacts of group selection harvesting on diameter diversity. However, without specific management measures such as tending operations, group selection harvesting was not sufficient to maintain a balanced species mix. If the main objective is to reduce living stocks to diminish exposure to climate hazards, an efficient strategy is to increase the proportion of large trees harvested. Cutting groups of large trees even accelerate the process. However, managers should avoid reducing basal area below a critical threshold, around 20 m² in our ecological context (Gauquelin and Courbaud 2006), in order to maintain a continuous forest cover. For this purpose, it seems judicious to harvest maximum 50 % of the large trees of a stand in a single intervention. Moreover, considering the fact that forest complexity must be maintained to enhance its resilience, managers should be aware that increasing harvesting intensity reduces stand structure diversity, especially in the case of individual selection harvesting.

In conclusion, whenever forests need to be destocked to limit their sensitivity to natural hazards, forest managers should implement group selection practices, for instance with groups of size around 500 m², with a moderate harvesting intensity (no more than 50 % of large trees harvested per rotation).

Acknowledgments We are grateful to François de Coligny, who gave us some helpful knowledge about the Java language and helped us with the programming work. We also thank Christine Deleuze, Thierry Sardin, Didier François, and Bruno Chopard from the French National Forest Office (ONF) for their collaboration during the algorithm development. Finally, we thank two anonymous reviewers for their valuable comments.

Funding This work was financially supported by both the GeForHet project (n° E23/2010), from the French research program “Biodiversity, Forest Management and Public Policy” (BGF), and by the European Research project “Advanced multifunctional forest management in European mountain ranges” (ARANGE, n° 289437).

References

- Andersson M, Dahlin B, Mossberg M (2005) The forest time machine—a multi-purpose forest management decision-support system. *Comput Electron Agric* 49:114–128
- Arii K, Caspersen JP, Trevor AJ, Sean CT (2008) A selection harvesting algorithm for use in spatially explicit individual-based forest simulation models. *Ecol Model* 211:251–266
- Beniston M, Stephenson DB, Christensen OB, Ferro CAT, Frei C, Goyette S, Halsnaes K, Holt T, Jylha K, Koffi B, Palutikof J, Scholl R, Semmler T, Woth K (2007) Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climate Change* 81:71–95
- Bohn KK, Nyland RD, Yanai RD (2011) Comparing selection system and diameter-limit cutting in uneven-aged northern hardwoods using computer simulation. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 41:963–973
- Bolton NW, D'Amato AW (2011) Regeneration responses to gap size and coarse woody debris within natural disturbance-based silvicultural systems in northeastern Minnesota, USA. *For Ecol Manag* 262:1215–1222
- Burschel P, El Kateb H, Mosandl R (1992) Experiments in mixed mountain forests in Bavaria. In: Kelly MJ, Larson BC, Oliver CD (eds) *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer, New York, pp 183–215
- Clark PJ, Evans FC (1954) Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35:445–453
- Coates KD (2002) Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *For Ecol Manag* 155:387–398
- Cordonnier T, Courbaud B, Berger F, Franc A (2008) Permanence of resilience and protection efficiency in mountain Norway spruce forest stands: a simulation study. *For Ecol Manag* 256:347–354
- Courbaud B, Goreaud F, Dreyfus P, Bonnet F (2001) Evaluating thinning strategies using a tree distance dependent growth model: some examples based on the CAPSIS software “uneven-aged spruce forests” module. *For Ecol Manag* 145:15–28
- Courbaud B, De Coligny F, Cordonnier T (2003) Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agri For Meteo* 116:1–18
- DeClerck FAJ, Barbour MG, Sawyer JO (2006) Species richness and stand stability in conifer forests of the Sierra Nevada. *Ecology* 87:2787–2799
- Diaci J, Firm D (2011) Long-term dynamics of a mixed conifer stand in Slovenia managed with a farmer selection system. *For Ecol Manag* 262:931–939
- Dreyfus P (2012) Joint simulation of stand dynamics and landscape evolution using a tree-level model for mixed uneven-aged forests. *Ann For Sci* 69:283–303
- Duduman G (2011) A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry* 84:301–314
- Dufour-Kowalski S, Courbaud B, Dreyfus P, Meredieu C, de Coligny F (2012) Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Ann For Sci* 69:221–233
- Fuhr M, Gatel JF, Weyant J, Durand N, Breton V, Favier G (2012) Large gaps dynamics in mountain forests (Northern Alps)—dynamique des grandes trouées en forêt de montagne (Alpes du Nord). *Projet INTERREG IV Franco-Suisse FORETS DE PROTECTION/Action n° 3.2.7*. Irstea
- Ganio LM, Puettmann KJ (2008) Designing long-term, large-scale forestry experiments with research objectives at multiple scales. *J Sustain For* 26:1–18
- Gauquelin X, Courbaud B (2006) *Guide des sylvicultures de montagne—Alpes du Nord françaises*. Cemagref, CRPF Rhône-Alpes, ONF
- Goreaud F, Alvarez I, Courbaud B, De Coligny F (2006) Long-term influence of the spatial structure of an initial state on the dynamics of a forest growth model: a simulation study using the Capsis platform. *Simulation* 82:475–495
- Grassi G, Minotta G, Tonon G, Bagnaresi U (2004) Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 34:141–149
- Jactel H, Brockerhoff EG (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecol Lett* 10:835–848
- Jactel H, Nicoll BC, Branco M, Gonzalez-Olabarria JR, Grodzki W, Langstrom B, Moreira F, Netherer S, Orazio C, Piou D, Santos H, Schelhaas MJ, Tojic K, Vodde F (2009) The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Ann For Sci* 66:701–719
- Lafond V, Cordonnier T, De Coligny F, Courbaud B (2012) Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data. *Ann For Sci* 69:235–243
- Legay M, Mortier F, Mengin-Lecreux P, Cordonnier T (2007) La gestion forestière face aux changements climatiques : tirons les premiers enseignements. *Rendez-vous techniques de l'ONF*:95–102
- Loisel P (2011) Faustmann rotation and population dynamics in the presence of a risk of destructive events. *J For Econ* 17:235–247
- Motta R, Haudemand J-C (2000) Protective forests and silvicultural stability. *Mt Res Dev* 20:180–187
- O'Hara KL (2006) Multiaged forest stands for protection forests: concepts and applications. *For Snow Landsc Res* 80:45–55
- O'Hara KL, Hasenauer H, Kindermann G (2007) Sustainability in multi-aged stands: an analysis of long-term plenter systems. *Forestry* 80:163–181
- Peng C (2000) Understanding the role of forest simulation models in sustainable forest management. *Environ Impact Assess Rev* 20:481–501
- Pretzsch H, Grote R, Reineking B, Rotzer T, Seifert S (2008) Models for forest ecosystem management: a European perspective. *Ann Bot* 101:1065–1087
- Puettmann KJ (2011) Silvicultural challenges and options in the context of global change: “simple” fixes and opportunities for new management approaches. *J For* 109:321–331
- Schütz JP (1997) *Sylviculture 2. Management of irregular and mixed stands—sylviculture 2. La gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Gérer l'environnement. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, Switzerland
- Seidl R, Rammer W, Lexer MJ (2011a) Adaptation options to reduce climate change vulnerability of sustainable forest management in the Austrian Alps. *Can J For Res* 41:694–706
- Seidl R, Rammer W, Lexer MJ (2011b) Climate change vulnerability of sustainable forest management in the Eastern Alps. *Climate Change* 106:225–254
- Seidl R, Schelhaas MJ, Lexer MJ (2011c) Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Glob Chang Biol* 17:2842–2852
- Söderbergh I, Ledermann T (2003) Algorithms for simulating thinning and harvesting in five European individual-tree growth simulators: a review. *Comput Electron Agric* 39:115–140
- Sohn JA, Kohler M, Gessler A, Bauhus J (2012) Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiol* 32:1199–1213

- Streit K, Wunder J, Brang P (2009) Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. For Ecol Manag 257:1902–1909
- Valbuena R, Packalen P, Martin-Fernandez S, Maltamo M (2012) Diversity and equitability ordering profiles applied to study forest structure. For Ecol Manage 276:185–195
- Vieilledent G, Courbaud B, Kunstler G, Dhote J-F, Clark JS (2010) Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: a hierarchical Bayesian approach. Oecologia 163:759–773
- Webster CR, Lorimer CG (2005) Minimum opening sizes for canopy recruitment of midtolerant tree species: a retrospective approach. Ecol Appl 15:1245–1262

Annexe 1 - Fonctionnement de l'algorithme de sylviculture

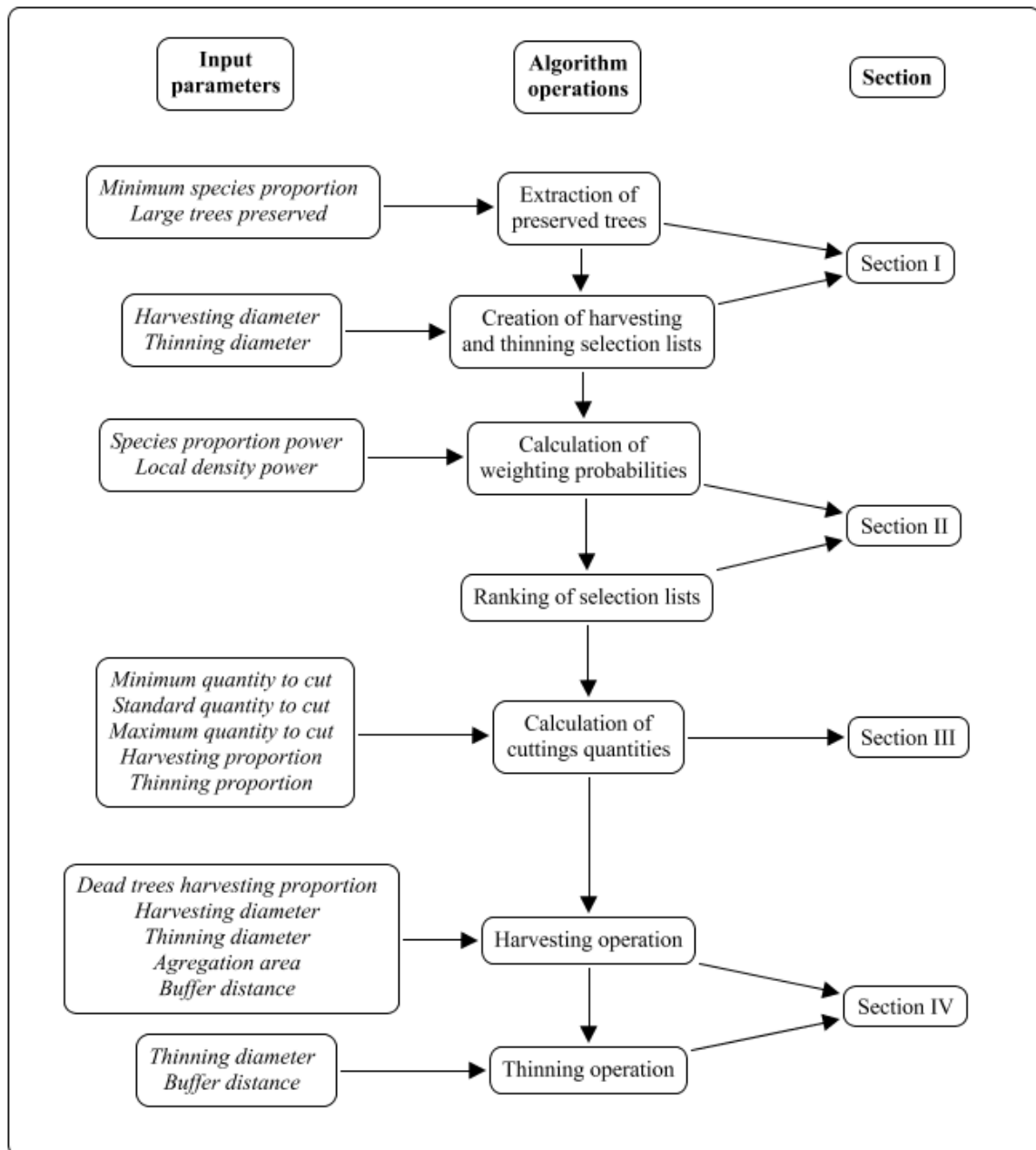


Figure S1-1 : Overview of the UMA parameters and operations

This figure shows the chronology of the operations done by the UMA (central column). The left column indicates which input parameters²¹ are used for an operation (see Table 1 in the article for a detailed description of these parameters). The right column indicates the section of this document where details are given for each operation. In the text, Italics form will be systematically used to indicate input parameters.

²¹ Update: the “Local density power” parameter has then been separated into two parameters to control this parameter for the harvesting and thinning list separately (cf. Tableau 8)

2.1 Section I - Creation of selection lists

First, the UMA selects the trees allowed to be cut (i.e. with a diameter larger than a given dbh). The harvesting selection list contains individuals whose dbh is larger than *harvesting diameter*; the thinning selection list contains individuals with a dbh between *thinning diameter* and *harvesting diameter*. A defined number of the biggest trees (*large trees preserved* parameter) and all trees whose species proportion is below the minimum thresholds (*minimum species proportion* parameter) are preserved and so not included in these lists.

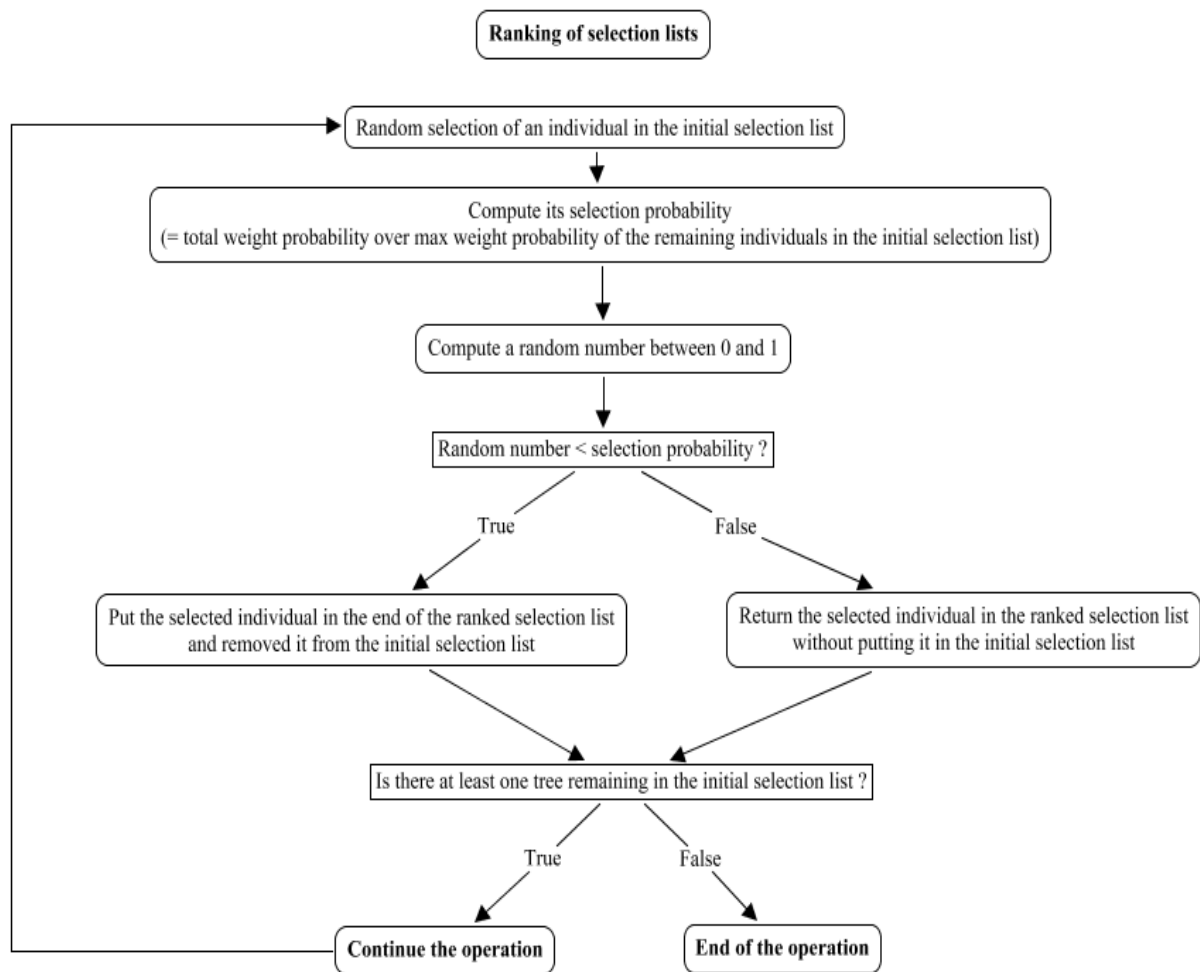


Figure S1-2 : Diagram of the weighted random selection process

The curved-corners boxes contains the different steps, the right-angle-corners boxes contains tests.

2.2 Section II - Allocation of cut weight probabilities and ranking of selection lists

This operation is carried out in two steps: firstly for the harvesting selection list; secondly for the thinning selection list. The aim is to assign a cut weight probability in the range [0; 1] to each individual tree. This probability will affect the rank of the individual tree in the selection list: the trees with the highest probability will be more likely in the top of the selection list and will have therefore more chance to be cut. Cut weight probabilities make it possible to focus cutting on individual trees of the most abundant species and on trees located in the densest areas.

This cut weight probability is computed in several steps:

- first, the UMA calculates a species proportion cut weight probability (P_{sp}), defined as the ratio of the tree species in the stand over the ratio of the majority species. For example, in the simple case where we have two species A and B whose proportion are 0.6 / 0.4 respectively, the trees from species A will be assigned a P_{sp} value = $0.6 / 0.6 = 1$, while the trees from species B will be assigned a P_{sp} value = $0.4 / 0.6 = 0.67$.
- then, the local density cut weight probability (P_{loc}) is computed. The definition of the local density is different for the harvesting selection list and for the thinning selection list²² :
 - o Harvesting: the local density is the average basal area computed in the trees which are included in a circle centred on the individual to weight and whose area equals the parameter *Aggregation area*. In the specific case where this latter parameter equals 0, the local density is the basal area of the individual to weight.
 - o Thinning: the local density is the sum of the basal areas of the trees within a circle centred on the individual to weight and whose area equals 100m². With that latter value, the thinning operation focuses on trees which are located in small dense areas.

The local density weight probability is then computed in the same way than for the species proportion: it equals the local density around the tree to weight over the maximal local density computed around all individuals in the considered selection list.

- the total cut weight probability (P_{tot}) is computed, using the two previous cut weight probabilities and the parameters *species proportion power* (X_{sp}) and *local density power* (X_{loc}):

$$P_{tot} = P_{sp}^{X_{sp}} \times P_{loc}^{X_{loc}}$$

Once this is done, the selection lists are ranked using the total cut weight probabilities and a weighted random selection (Figure S1-2). This type of selection has been chosen to consider other criteria (e.g. vigour, quality), which have not been modelled in the UMA and therefore are considered as a random effect on tree selection. Hierarchy between these three weightings (random selection, local density and species proportion) can be set using the cut weight probability powers (Table S1-1).

²² Update: The process is now run for the Harvesting and Thinning lists independently, as the “Local density power” parameter has then been separated into two parameters (cf. Tableau 8).

Weight probability power values		Hierarchy of management drivers			Management type
Species proportion	Local density	Species proportion	Local density	Stochasticity	
0	0	-	-	1	Pure random selection
0	1	-	2	1	Random selection with a large trees orientation
0	10	-	1	2	Focus on large trees with possible exceptions
0	100	-	1	3	Priority on large trees harvesting almost no exception
1	0	2	-	1	Random selection with a major species orientation
1	1	2	2	1	Random selection with a major species large trees orientation
1	10	2	1	2	Focus on large trees harvesting species proportion orientation, with possible exceptions
1	100	3	1	3	Priority on large trees harvesting species proportion orientation, almost no exception
10	0	1	-	2	Focus on major species harvesting with possible exceptions
10	1	1	2	2	Focus on major species harvesting large trees orientation, with possible exceptions
10	10	1	1	2	Focus on major species large trees harvesting with possible exceptions
10	100	2	1	3	Priority on large trees harvesting Focus on major species harvesting, almost no exception
100	0	1	-	3	Priority on major species harvesting almost no exception
100	1	1	3	3	Priority on major species harvesting large trees orientation, almost no exception
100	10	1	2	3	Priority on major species harvesting focus on large trees, almost no exception
100	100	1	1	3	Priority on major species large trees harvesting almost no exception

Table S1-1: Relations between weight probability power values, hierarchy of management drivers and management types

Hierarchy legend	
Hierarchy	Importance
1	Predominance
2	Secondary
3	Minimum
-	No effect

The two first columns indicate examples of values that the user may set for the parameters *species proportion power* and *local density power*. The three central columns show the hierarchy of management drivers resulting from the combination of the above-mentioned parameters. Stochasticity is introduced by the weighted random selection process (Figure S1-1), which is applied to rank the trees according to their individual cut weight probabilities: the more the cut weight probability power is, the more the ranking will be determined by the criterion associated with this power, leading to less random effects. The “Management type” column gives a short description of the management resulting from the drivers’ hierarchy. It is thus possible to read that table backwards, considering the management type wanted by the user as an input and the parameter values as an output. **NB – Update: this table is still valid with the two local density parameters.**

2.3 Section III - Definition of cutting quantity objectives

The cumulated basal areas of trees to cut in a single cutting operation are defined by the user: *minimum*, *standard* and *maximal quantities to cut*. These parameters have been introduced considering that forest managers do not conduct harvesting operations if the potential volume to harvest is too low (except for harvest of damaged and blown down individual trees). In a context of uneven-aged management, the managers also do not exceed a maximum harvest for a single operation. If the living stock is very high, they rather spread harvests on several operations to avoid stand destabilization. The UMA also considers the *harvesting proportion* and *thinning proportion* parameters (which represent the maximum proportion to cut in the harvesting and thinning list, respectively), as well as the stand structure, to determine if a cutting operation is possible and which one of the three allowed quantities will be targeted (Figure S1-3). Usually, the *standard quantity to cut* corresponds to the average stand basal area increment for the desired cutting rotation; the *maximal quantity to cut* enables the algorithm to harvest more large trees when stand stocking is too high; and the *minimum quantity to cut* enables soft cutting to readjust stand structure.

There is also an option allowing the harvest of dead trees, to simulate the fact that dying or fresh dead trees are annually harvested in some forests. The user defines a dead trees proportion to harvest; then the harvesting operation will consider first the dead trees that died during the last 10 years before the intervention (using the *dead trees harvesting proportion*) and second the living trees, to reach the harvesting target basal area (Figure S1-3). It is thus possible to assess the management option which consists in completely or partially harvesting trees that died during the previous rotation before cutting living trees.

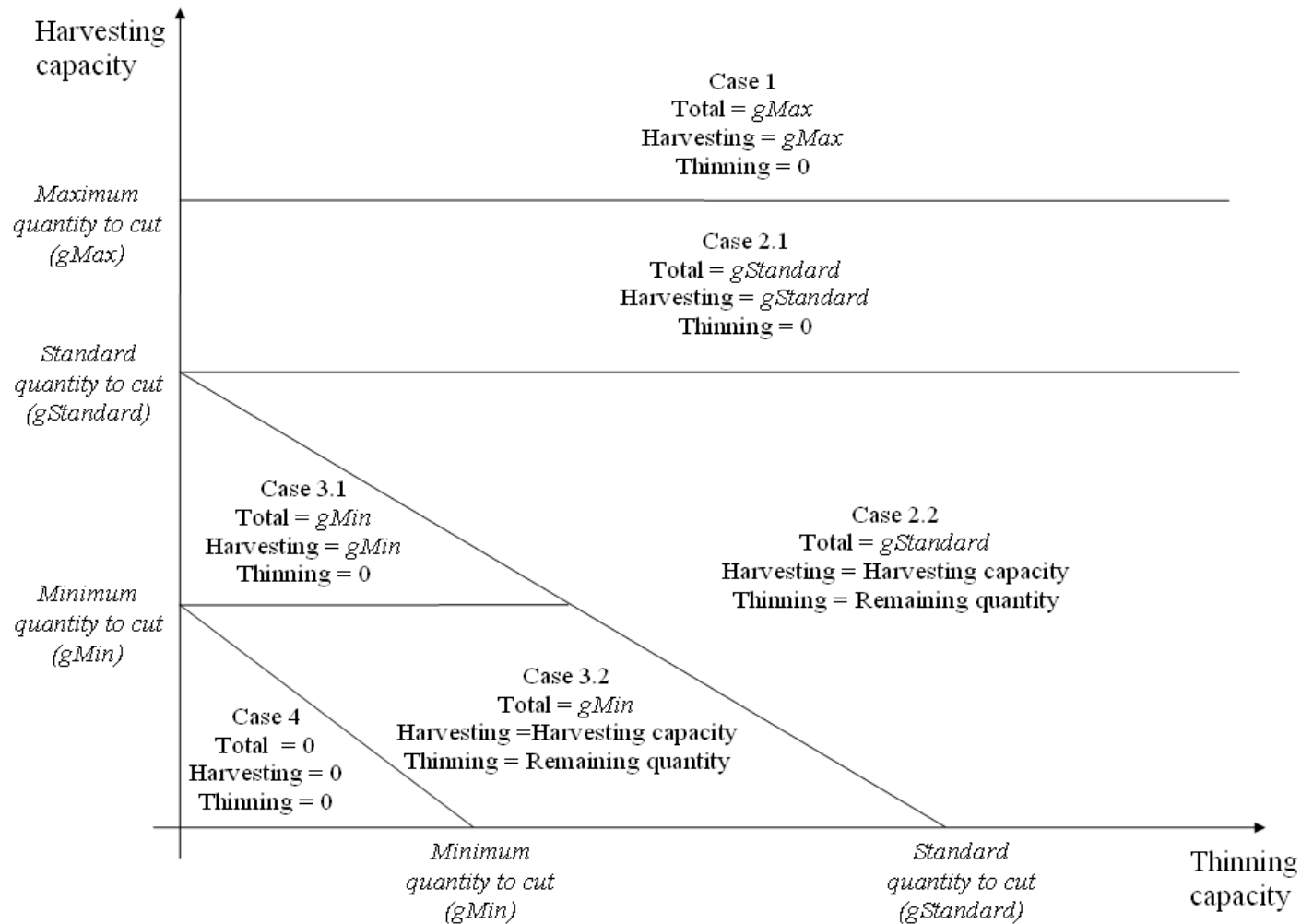


Figure S1-3: Explanatory diagram for the cut quantities calculation process

The harvesting capacity equals G (Dead Trees) \times *dead trees harvesting proportion* + G (Harvesting list) \times *harvesting proportion*, where G (Dead Trees) is the basal area of the trees that died during the 10 years before the intervention and G (Harvesting list) is the basal area of the trees in the harvesting selection list; the thinning capacity equals G (Thinning list) \times *thinning proportion*, where G (Thinning list) is the basal area of the trees in the thinning selection list. The remaining quantity of the cases 2.2 and 3.2 equals the total value of the case ($g_{Standard}$ or g_{Min} respectively) minus the harvesting capacity. The quantities “Harvesting” and “Thinning” are the target cut quantities for the harvesting and thinning operations, respectively.

2.4 Section IV - Cutting operations

The harvesting operation begins with the removal of fresh dead trees: among all dead trees whose diameter is above the parameter *thinning diameter*, the largest are removed from the stand and counted up in the harvesting quantity until either the *dead trees harvesting proportion* or the quantity to cut is reached.

After this preliminary, the cutting operations are launched, beginning with the harvesting operation: the UMA selects trees following the order defined in the harvesting selection list. In addition to the probability weights defined previously, two parameters can be used to regulate the spatial distribution of the harvest. If both spatialization parameters equal 0, the selection list order is strictly respected and target trees are cut until the objective basal area is reached. If the *aggregation area* is not null, once a target tree is selected, the algorithm cuts all neighbouring trees included in a circle centred on the target tree and whose area equals the *aggregation area*. Then the UMA cuts a new group (next target tree selected in the harvesting list and its neighbours), and this operation goes on until the target basal area is reached (Figure S1-4). The selection of the target trees is defined so that there is no overlapping between the groups of cut trees. The thinning operation²³ is similar, but there is no aggregation in this case: the trees to cut are individually selected, following the thinning selection list (Figure S1-5) **.

A non-null value for the *buffer distance* defines a minimum circular zone around individual cut trees or groups of cut trees, where cutting of supplementary trees is forbidden. Thus, the spatial distribution of harvested trees is a set of circles separated by buffer areas in the case of group selection (see Figure 1 c-d in the article); or a quasi-random distribution in the case of individual selection, where trees are separated by at least this *buffer distance*. During the thinning operation, the spatial distribution of trees cut during the harvesting operation is also considered to build buffer areas: a buffer area is set around all cut trees or groups of cut trees. However, if the objective basal area is not reached while respecting the buffer distance, the UMA finally selects trees within buffer zones to achieve cutting objectives (Figures S1-4 & 5).

The openings realized in previous rotations are not considered, so gaps created by successive cuttings (during different rotations) may overlap. However, this effect can be limited by the use of a high *local density power* value: the UMA will then focus on dense areas and the previous cut areas will be avoided as much as possible.

²³ *Update concerning the thinning operation process in case of group selection. The thinning operation was improved after the publication: when group selection is used, the “harvesting operation” also select trees from the “thinning selection list” that are included in the group, and the basal area corresponding to those trees is then deducted from the “thinning capacity”. In the initial version of the algorithm, if the operation was in the case 2.2 or 3.2 as defined in Figure S1-3, the algorithm selected trees within the thinning selection list until reaching the global quantity to cut. In the new version, this thinning operation is slightly different: the algorithm first selects trees within the thinning selection list until it reaches the thinning capacity (if this capacity has not already been reached during the harvesting operation - by the cut of medium trees located in harvested groups) and then completes the operation by selecting some of the trees remaining in the harvesting selection list, following the order of the list (i.e. without applying group selection). That modification had two advantages: first, the algorithm better respect the harvesting and thinning proportions defined by the user; second, the result is more realistic, since the forest managers may more likely choose trees above harvesting diameter to reach the target quantity after applying group selection.*

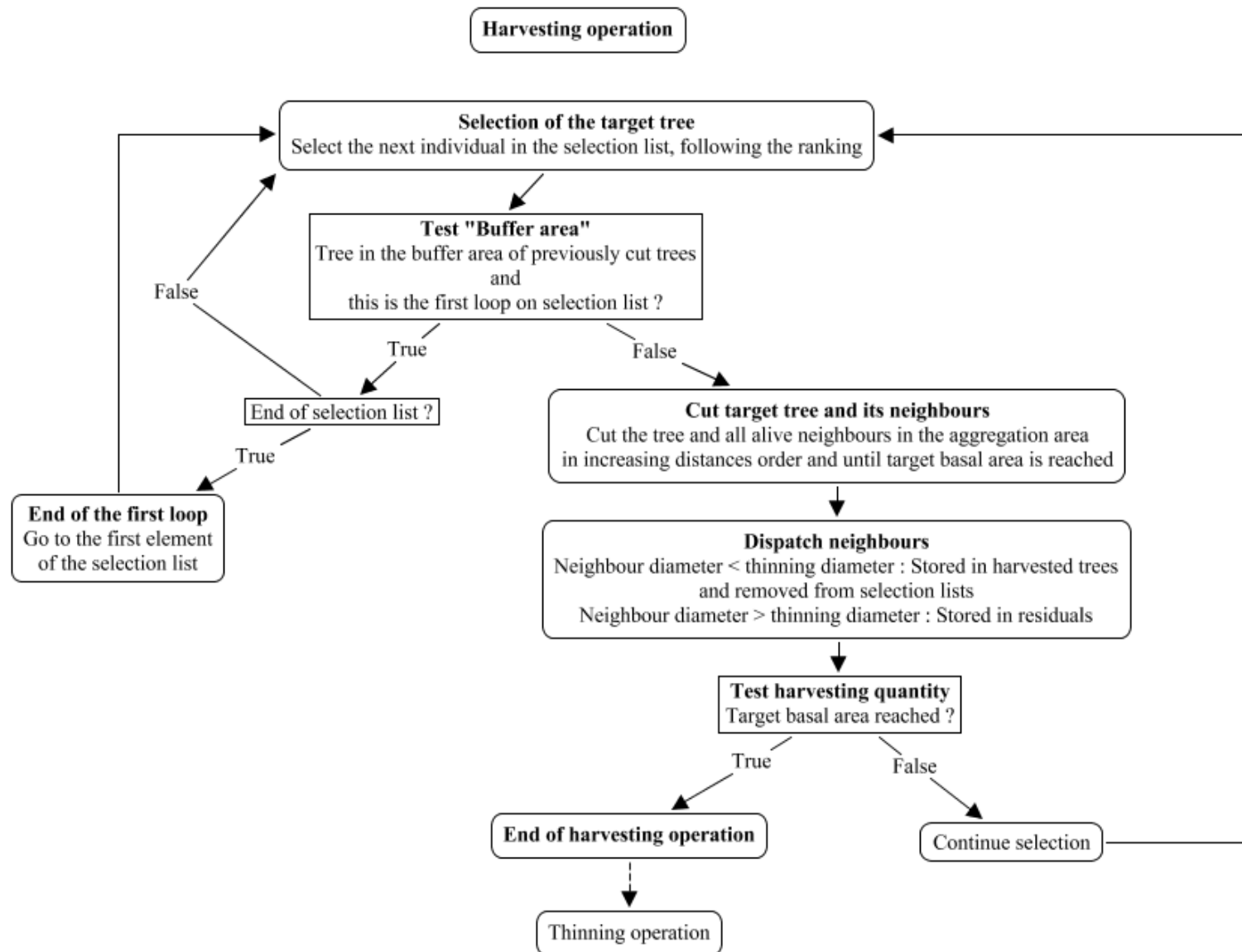


Figure S1-4: Diagram of the harvesting operation

The curved-corners boxes contains the different steps, the right-angle-corners boxes contains tests. Bold letters are used to indicate the main action of the step.

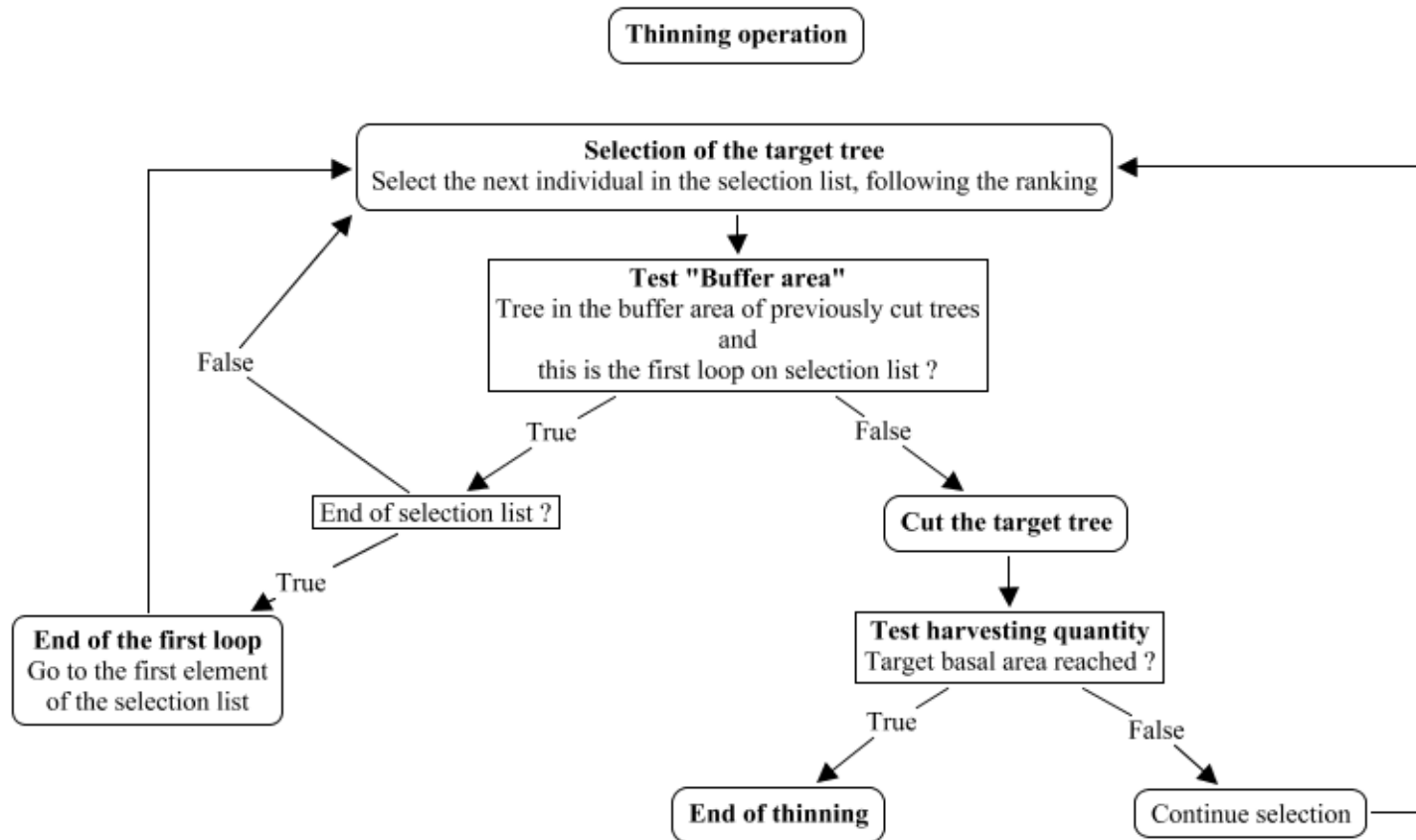


Figure S1-5: Diagram of the thinning operation

The curved-corners boxes contains the different steps, the right-angle-corners boxes contains tests. Bold letters are used to indicate the main action of the step.

Annexe 2- Summary tables of the simulation experiment results

This annex contains one table per simulation experiment (Exp1, Exp2 and Exp3). Each table consists in nine lines: one for each output variable. For each line, the three sub-lines correspond to the three dates considered to analyze the results. The columns represent the different modalities used for each experiment (Aggregation area for Exp1, Harvesting proportion for Exp2 and Exp3). For each modality, the results are detailed within three sub-columns: Mean, SD (mean value and associated standard deviation, computed on the five repetitions for each experiment modality), and Tukey (letters determined by Tukey's tests). The Tukey's tests were realized to compare the values obtained for the different modalities and give information on significant differences; they were therefore independently computed, for each output variable, between the different values observed at a given date.

Table of contents:

- Table S2-1: Detailed results of the cutting aggregation experiment (Exp1).
- Table S2-2: Detailed results of the cutting harvesting intensity experiment, in the case of individual selection cutting (Exp2, Aggregation area = 0m²).
- Table S2-3: Detailed results of the cutting harvesting intensity experiment, in the case of group selection cutting (Exp3, Aggregation area = 500m²).

		<i>Aggregation area</i>																				
Index	Date	0 m²			20 m²			50 m²			100 m²			500 m²			1 000 m²			5 000 m²		
		<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>
Basal Area (m²/ha)	50	35.77	1.64	a	34.64	0.45	ab	33.73	0.36	bc	33.24	0.71	bd	32.63	0.42	cd	31.98	0.42	de	30.88	0.73	e
	100	31.38	2.55	e	29.50	0.75	be	28.33	0.38	ab	26.60	1.03	ac	27.16	0.90	bc	25.41	0.75	cd	24.01	0.73	d
	150	30.95	0.69	bc	29.81	1.51	ab	29.66	1.47	ab	28.68	0.73	ac	31.20	1.22	b	31.59	0.79	b	28.33	1.28	a
Large Tree Proportion (%)	50	62.80	1.65	a	63.90	0.48	a	66.84	1.32	b	67.83	1.00	bc	70.13	0.54	c	73.07	1.05	d	73.93	1.72	d
	100	61.62	1.99	ab	62.76	1.73	ab	62.94	2.04	ab	64.72	0.95	a	61.44	0.62	ab	61.14	2.18	b	62.89	1.72	ab
	150	56.65	1.04	a	55.93	1.20	a	54.97	3.47	a	55.12	1.59	a	50.67	1.68	b	51.14	0.40	b	56.71	1.46	a
Pole Density (t/ha)	50	265.60	2.30	a	267.40	3.85	a	268.20	7.50	a	260.20	10.40	a	274.60	14.77	a	255.80	13.54	a	235.20	8.90	b
	100	249.20	9.73	f	275.00	10.54	f	337.00	15.26	a	406.20	11.76	b	692.60	37.60	c	760.60	34.72	d	541.80	47.55	e
	150	319.40	13.87	a	386.00	28.64	a	490.80	25.35	b	604.20	26.94	c	833.60	53.71	d	765.80	47.87	d	557.80	34.04	bc
Gini Index	50	0.33	0.01	d	0.35	0.00	a	0.36	0.01	b	0.37	0.01	b	0.38	0.01	c	0.38	0.01	c	0.38	0.01	c
	100	0.38	0.01	d	0.41	0.01	e	0.43	0.01	a	0.46	0.01	b	0.49	0.00	c	0.50	0.01	c	0.50	0.01	c
	150	0.38	0.01	e	0.41	0.01	a	0.44	0.01	b	0.46	0.00	c	0.47	0.01	c	0.47	0.01	c	0.48	0.01	d
Clark Evans Index	50	1.07	0.01	e	1.03	0.02	a	0.99	0.02	b	0.94	0.02	c	0.89	0.01	d	0.88	0.02	d	0.87	0.00	d
	100	1.08	0.02	c	1.00	0.01	d	0.95	0.03	a	0.89	0.01	b	0.90	0.01	b	0.90	0.01	b	0.90	0.02	b
	150	1.09	0.01	e	1.01	0.02	a	0.98	0.02	b	0.95	0.01	bc	0.93	0.01	cd	0.92	0.02	cd	0.90	0.03	d
Tree Spruce Ratio (%)	50	58.42	0.45	a	58.85	0.63	a	58.23	0.99	a	58.70	0.52	a	55.36	0.98	b	52.78	1.45	c	52.58	2.42	c
	100	42.96	1.89	a	44.24	1.26	a	42.56	0.80	a	43.75	0.83	a	38.49	1.46	b	36.18	3.10	b	36.39	1.57	b
	150	27.05	1.41	a	25.31	1.46	ab	23.01	2.02	b	24.99	0.73	ab	22.58	1.96	b	23.61	2.51	ab	24.88	2.39	ab
Pole Spruce Ratio (%)	50	13.78	0.39	ab	13.47	0.77	a	13.43	0.83	a	14.14	0.75	ab	15.32	0.99	bc	17.08	1.23	c	16.82	1.05	c
	100	23.87	1.64	ab	22.69	0.28	b	24.37	1.17	ab	26.55	1.84	bc	29.56	2.11	c	27.13	3.22	bc	28.66	4.57	ac
	150	20.84	1.46	a	22.84	1.75	a	21.31	0.84	a	24.07	1.80	a	23.93	3.03	a	24.33	3.27	a	21.77	4.20	a
Cut Volume (m³/ha)	50	59.87	2.01	a	59.82	0.09	a	59.65	0.19	ab	58.99	0.20	ac	58.39	0.34	ac	58.11	0.18	bc	57.82	0.36	c
	100	62.96	1.19	a	62.97	0.29	a	62.72	0.20	a	62.24	0.20	a	61.90	0.33	a	61.82	0.24	a	59.99	1.03	b
	150	61.45	2.08	a	60.68	1.58	a	60.37	0.76	a	59.90	0.77	a	61.59	0.65	a	60.16	1.06	a	56.94	1.02	b
Cut Dg (cm)	50	50.96	1.57	d	48.79	0.36	a	47.49	0.16	ab	46.72	0.38	b	45.33	0.42	c	44.93	0.43	c	44.33	0.33	c
	100	52.15	2.08	d	50.46	0.49	ad	49.77	0.20	ab	48.85	0.40	ac	48.25	0.35	bc	48.18	0.44	bc	48.02	0.48	c
	150	52.98	1.25	d	51.70	0.44	a	50.77	0.14	ab	49.65	0.44	bc	48.62	0.44	c	48.57	0.23	c	48.59	0.15	c

Table S2-1: Detailed results of the cutting aggregation experiment (Exp1).

This table gives the mean values and standard deviations calculated on five simulation repetitions, as well as the results from Tukey's test of multiple comparisons of means (applied on the mean values obtained for the different modalities, for each date).

		<i>Harvesting proportion</i>											
Index	Date	33%			50%			75%			100%		
		Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey
Basal Area (m ² /ha)	50	35.34	1.19	b	32.74	0.57	a	32.65	0.4	a	31.82	1.21	a
	100	31.71	1.15	b	28.76	0.6	a	28.16	0.64	a	28.03	1.07	a
	150	30.77	0.42	c	28.19	0.23	a	26.08	1.85	b	26.1	0.76	b
Large Tree Proportion (%)	50	62.8	0.73	c	57.63	1.17	a	53.64	0.57	b	51.99	1.9	b
	100	60.57	1.45	c	52.46	1.18	a	51.57	1.62	a	48.11	2.09	b
	150	56.43	2.88	c	50.15	1.41	a	43.84	1.76	b	43.21	1.42	b
Pole Density (t/ha)	50	262.8	12.99	a	267.4	5.81	a	272	6.52	a	273	5.34	a
	100	243.2	6.06	a	241.6	12.54	a	248.8	10.78	a	251.8	17.63	a
	150	339.2	19.16	a	341	17.13	a	358.2	11.08	a	348.2	12.68	a
Gini Index	50	0.33	0	c	0.32	0.01	a	0.3	0.01	b	0.31	0.01	b
	100	0.37	0.01	c	0.36	0	a	0.35	0	b	0.34	0	b
	150	0.38	0.01	c	0.37	0	a	0.36	0.01	ab	0.35	0	b
Clark Evans Index	50	1.07	0.01	a	1.06	0.01	a	1.05	0	a	1.06	0.01	a
	100	1.08	0.02	a	1.07	0.01	a	1.06	0.01	a	1.07	0.01	a
	150	1.07	0.02	a	1.08	0.01	a	1.08	0.02	a	1.09	0.02	a
Tree Spruce Ratio (%)	50	58.77	1	a	58.73	1.57	a	59.03	1.43	a	57.01	0.68	a
	100	40.02	0.97	c	37.29	1.35	a	37.41	0.94	a	35.01	1.29	b
	150	24.83	1.76	a	22.98	0.82	ab	22.19	1.28	ab	21.49	1.92	b
Pole Spruce Ratio (%)	50	12.87	0.86	a	13.98	0.5	ab	14.41	0.67	b	14.07	0.92	ab
	100	24.26	1.13	a	26.2	1.61	ab	28.03	2.31	b	28.13	1.68	b
	150	19.6	0.75	a	18.48	0.98	a	19.65	1.56	a	18.69	1.48	a
Cut Volume (m ³ /ha)	50	60.59	0.21	c	64.91	0.23	a	65.66	0.16	a	69.17	2.22	b
	100	62.89	1.13	c	65.2	0.23	a	65.7	0.21	a	68.09	0.86	b
	150	61.33	1.19	a	62.67	1.09	ab	63.85	1.19	b	65.9	1.02	c
Cut Dg (cm)	50	50.61	0.9	a	50.84	0.49	a	52.62	0.19	b	52.41	0.96	b
	100	51.89	0.85	a	51.22	0.51	a	51.97	0.27	a	51.88	1.13	a
	150	52.74	0.44	b	51.43	0.43	a	51.4	0.45	a	51.07	0.78	a

Table S2-2: Detailed results of the cutting harvesting intensity experiment, in the case of individual selection cutting (Exp2, Aggregation area = 0m²).

This table gives the mean values and standard deviations calculated on five simulation repetitions, as well as the results from Tukey's test of multiple comparisons of means (applied on the mean values obtained for the different modalities, for each date).

		<i>Harvesting proportion</i>											
Index	Date	33%			50%			75%			100%		
		Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey
Basal Area (m ² /ha)	50	33.2	1.51	d	29.44	0.28	a	22.16	0.88	b	17.87	1.69	c
	100	27.44	2.61	c	22.96	1.21	a	16.56	1.46	b	15.91	1.92	b
	150	33.01	0.97	c	27.41	2.23	a	22.2	1.77	b	19.45	1.21	b
Large Tree Proportion (%)	50	72.03	1.67	c	68.74	0.97	a	67.56	1.21	a	64.03	2.53	b
	100	62.29	1.98	d	51.2	1.79	a	34.83	3.25	b	27.41	3.75	c
	150	51.55	2.19	b	43.2	1.03	a	41.46	3.16	a	40.56	2.39	a
Pole Density (t/ha)	50	272	5.87	a	270.6	10.78	a	288.6	6.07	b	302.8	12.15	b
	100	709.8	30	a	750.6	33.76	a	743	22.2	a	719.4	59.04	a
	150	836.4	31.33	a	785.2	47.04	a	612	52.56	b	503.2	63.11	c
Gini Index	50	0.38	0.01	a	0.38	0.01	a	0.38	0.01	a	0.4	0.01	b
	100	0.49	0.01	d	0.46	0	a	0.41	0.01	b	0.38	0.01	c
	150	0.47	0.01	c	0.44	0.01	a	0.42	0.01	b	0.41	0.01	b
Clark Evans Index	50	0.88	0.01	c	0.84	0.01	a	0.77	0.01	b	0.76	0.02	b
	100	0.88	0.02	a	0.87	0.01	a	0.86	0.03	a	0.9	0.03	a
	150	0.92	0.02	a	0.92	0.01	a	0.87	0.01	b	0.82	0.03	c
Tree Spruce Ratio (%)	50	56.64	1.82	a	54.38	2.11	a	56.55	2.36	a	54.59	0.88	a
	100	40.84	4.11	c	32	4.04	a	21.56	3.03	b	22.57	0.77	b
	150	23.23	2.23	a	22.03	2.44	a	24.82	2.55	a	25.82	1.34	a
Pole Spruce Ratio (%)	50	16.41	0.7	a	17.02	1.27	ab	18.73	1.6	bc	19.96	0.84	c
	100	28.6	3.57	a	29.54	3.91	a	39.18	2.79	b	41.71	0.61	b
	150	25.61	3.77	a	22.46	3.32	a	24.89	1.27	a	21.59	4.06	a
Cut Volume (m ³ /ha)	50	58.48	0.26	d	62.52	0.15	a	75.28	0.25	b	81.67	1.98	c
	100	62.2	0.33	a	64.82	1.21	ab	67.33	1.83	b	66.37	2.41	b
	150	61.04	1.61	a	62.98	0.66	a	61.26	1.19	a	61.28	1.01	a
Cut Dg (cm)	50	45.77	0.55	a	45.61	0.29	a	45.89	0.04	a	45.61	0.27	a
	100	48.86	0.88	a	48.15	0.24	a	47.14	0.24	a	44.34	2.37	b
	150	49.4	1.22	c	47.52	0.21	a	45.98	0.42	a	42.78	1.42	b

Table S2-3: Detailed results of the cutting harvesting intensity experiment, in the case of group selection cutting (Exp3, Aggregation area = 500m²).

This table gives the mean values and standard deviations calculated on five simulation repetitions, as well as the results from Tukey's test of multiple comparisons of means (applied on the mean values obtained for the different modalities, for each date).

IV. Amélioration du modèle de régénération et conséquences sur les résultats des expériences de simulation

1. Modification du modèle

L'analyse des expériences de simulation faite dans l'article, et notamment le constat de la dominance du sapin quel que soit le scénario de gestion, a conduit à reconsidérer le modèle de régénération de Samsara2. L'amélioration du modèle a consisté d'abord à simplifier la relation entre la production de graines et la surface terrière des arbres conspécifiques environnants (relation linéaire plus robuste), afin d'améliorer la précision de la calibration de la régénération naturelle. Nous avons ensuite calibré les paramètres de ce processus en utilisant l'ensemble des placettes Irstea situées dans des sapinière-pessières – au lieu de ne considérer que la placette située en forêt de Queige, de manière à simuler une dynamique de régénération plus représentative des Alpes du Nord, ce qui a permis notamment de rehausser le taux de recrutement de l'épicéa dans le modèle. On rappelle que c'est bien cette nouvelle version du modèle qui a été évaluée au Chapitre 1.

2. Nouvelles expériences de simulation

Des simulations ont été conduites avec le nouveau modèle de régénération (modèle B), en reprenant les trois plans d'expérience décrits dans Lafond et al. (2014). La comparaison des nouveaux résultats avec ceux de l'article (modèle A) permet ainsi d'évaluer l'impact de de l'amélioration du modèle sur les résultats et les conclusions de l'article. On s'attendait en particulier à observer des effets importants sur la densité et la composition de la régénération, liée à une régénération plus dynamique de l'épicéa que dans les anciennes simulations, ce qui affecterait à long terme la structure et la composition du peuplement.

Les résultats détaillés des nouvelles simulations figurent en annexe (cf. Annexe 3, page 241), tandis qu'on s'attachera plutôt ici à illustrer les principales différences observées entre les deux modèles.

3. Effets sur les indicateurs autres que la régénération et la composition

Après comparaison des résultats obtenus avec les deux modèles (Figures S3-1 à S3-3 *versus* Figures 3 à 5 de Lafond et al. (2014)), il semblerait que le changement de modèle ne modifie pas les résultats qualitatifs de l'article pour les variables autres que la composition : on observe globalement la même réponse des différents indicateurs aux deux leviers de gestion testés (agrégation des arbres coupés et intensification de la récolte).

4. Effets sur la régénération et la composition

4.1 Expérience portant sur la surface d'agrégation (Exp1)

La réponse de la densité de perches à l'augmentation de la surface des trouées est similaire à celle de l'article (Figure 4, page 215), avec un net effet positif jusqu'à un optimum atteint pour des trouées de 500 m² et 1000 m², puis un effet négatif pour les trouées de 5000m². On observe simplement des densités de perches prédites supérieures de 10 à 35% pour des trouées de 500-1000 m² dans les nouvelles expériences.

En ce qui concerne la proportion d'épicéas dans le peuplement adulte, on remarque qu'elle est maintenue autour de 50-60% avec le nouveau modèle, alors qu'elle diminuait progressivement jusqu'à 20-30% avec l'ancien modèle. Contrairement à l'article, on observe également un effet positif – mais faible – de la taille des trouées sur la proportion d'épicéas adultes à long terme, qui est supérieure à 50% pour des trouées de 500m² à 5000m² dans le long terme (Table S3-1). L'effet de la taille des trouées sur la composition des perches est plus net, avec une proportion d'épicéa trois à quatre fois supérieure avec le nouveau modèle (de 55 à 80% contre seulement 15-30% dans Lafond et al. (2014)). On note également un effet positif significatif de la taille des trouées sur la proportion de perches d'épicéa, les seuils de 60%, 70% et 75% d'épicéa étant franchis pour des trouées de 500m² après respectivement 50, 100 et 150 ans. Cet effet doit toutefois être relativisé au regard de la forte proportion d'épicéa observée pour toutes les modalités dès l'état initial (rappel : la régénération initiale est établie grâce au modèle de régénération), l'augmentation de la proportion d'épicéa (environ +10% d'épicéas) pouvant être alors perçue comme néfaste à la régénération du sapin et donc à la conservation du mélange, contrairement aux hypothèses initiales, qui postulaient un effet positif des trouées sur le maintien de l'épicéa et donc du mélange dans un contexte plutôt favorable au sapin.

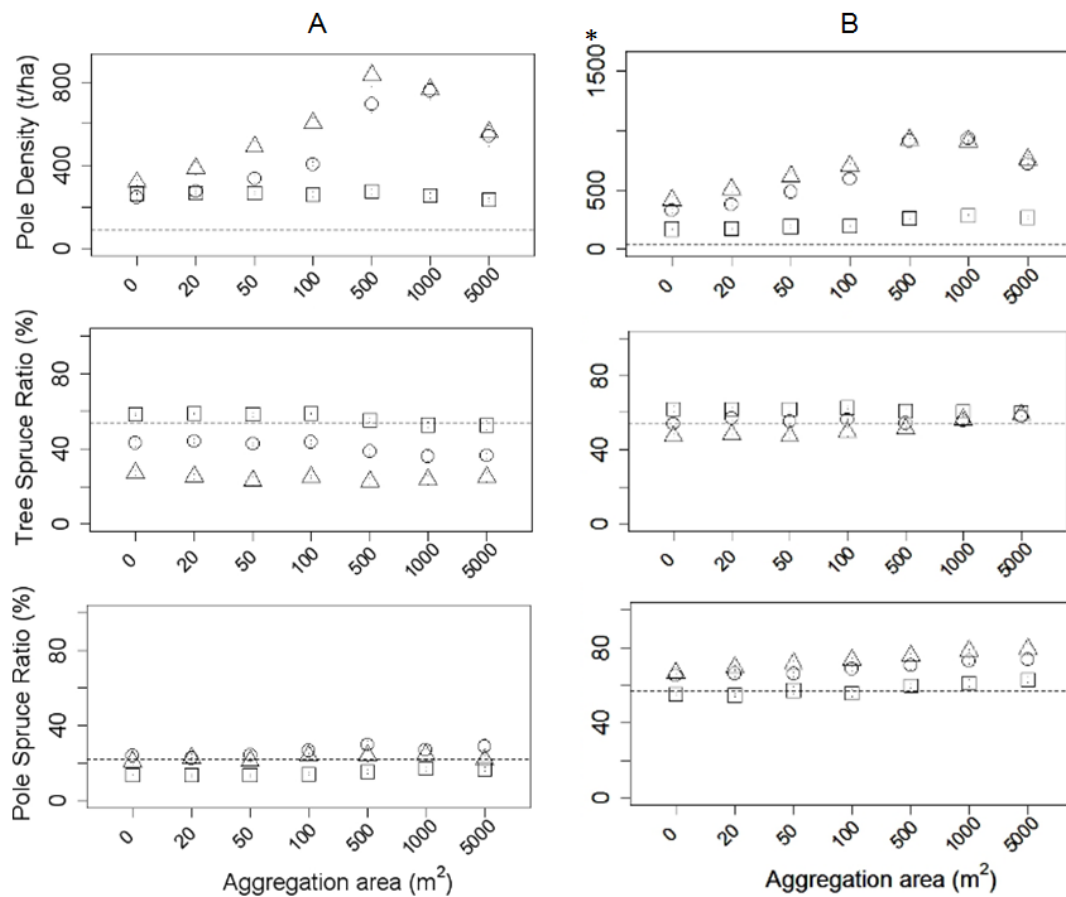


Figure 11: Effets de l'amélioration du modèle sur la réponse de la régénération et de la composition à l'agrégation spatiale des prélèvements (expérience 1).

Cette figure compare les résultats obtenus avec la version du modèle utilisée dans l'article de Lafond et al. (2014) (modèle A, à gauche) et ceux obtenus avec les valeurs par défaut du nouveau modèle de régénération (modèle B, à droite). Elle présente les prédictions du modèle pour la densité de perches (en haut, * attention à l'échelle), la proportion d'épicéas dans le peuplement adulte (au milieu) et dans le perchis (en bas) en fonction de l'agrégation des prélèvements (taille maximale des trouées créées par le prélèvement de bouquets d'arbres). Les valeurs indiquées sont les valeurs à t=50 ans, (*carrés*), t=100 ans (*cercles*) et t=150 ans (*triangles*), moyennées sur les cinq répétitions. On notera que les échelles des ordonnées sont identiques pour les variables de composition mais différentes pour les densités de perches (en haut).

4.2 Expériences portant sur l'intensification des prélèvements (Exp 2 et 3)

Le changement de modèle a également un effet très net sur la composition dans les deux expériences suivantes (Figure 12 et Figure 13), avec à long terme 50-60% d'épicéas dans les nouvelles simulations (45-50% en pied-à-pied, 50-65% avec des trouées de 500m², cf. Tables S3-2 et S3-3) contre 20-25% dans Lafond et al. (2014). On observe également une régénération beaucoup plus dynamique de l'épicéa pour le modèle B, qui représente 55 à 85% des perches sur l'ensemble des prédictions (Tables S3-2 et S3-3) contre 15 à 40% avec le modèle A (Tables S2.1-2 et S2.1-3).

Contrairement aux simulations de l'article, pour lesquelles on n'observait peu ou pas d'effet de l'intensification de la récolte sur la régénération de l'épicéa, on observe ici un effet positif sur la proportion d'épicéa dans les perches, plus marqué avec des trouées de 500 m² (environ + 10% d'épicéa, Table S3-3) qu'en pied-à-pied (environ + 5% d'épicéa, Table S3-2).

De même, l'absence d'effet de l'intensité de récolte sur la densité totale de perches en pied-à-pied (Lafond et al. 2014) est ici remplacée par un effet légèrement positif (Figure 12 ; voir également. Tables S2-2 et S3-2), tandis que l'inversion d'effet détectée pour la gestion par trouées dans l'article (positif à t_{50} et t_{100} puis négatif à t_{150}) est confirmée et même renforcée dans les nouvelles simulations, avec des densités de perche dépassant parfois les 1000 tiges/ha (Figure 13 – attention à l'échelle ; voir également. Tables S2-3 et S3-3).

Ainsi, le changement de modèle ne contredit pas les conclusions de l'article concernant l'effet de l'intensification sur la régénération : l'intensification de la récolte a bien un effet faible sur la régénération et la composition lorsqu'elle est menée en gestion pied à pied (Figure 12), et un effet plus marqué lorsqu'elle est couplée avec une gestion par petites trouées (Figure 13).

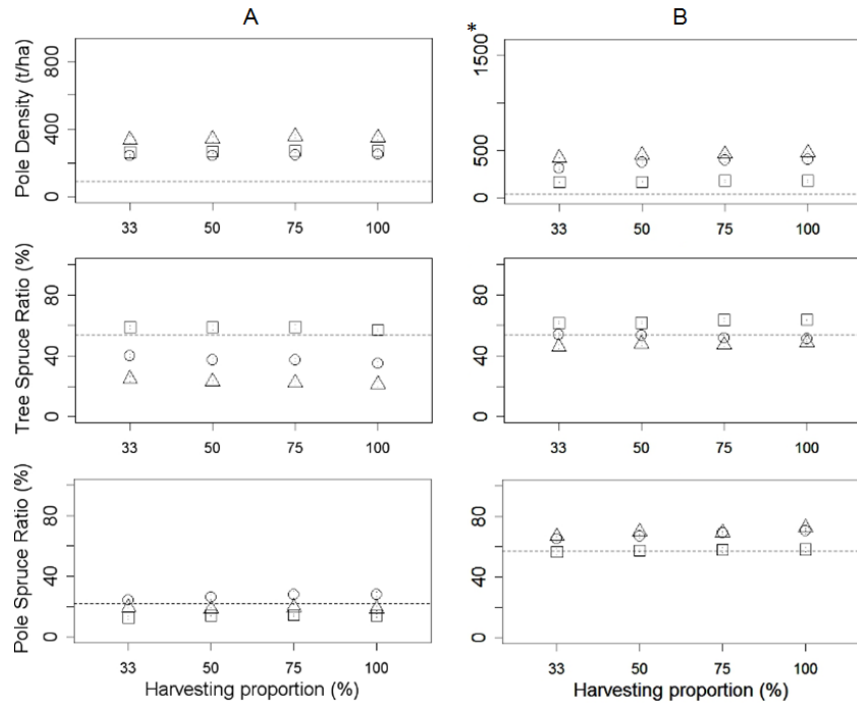


Figure 12 : Effets de l'amélioration du modèle sur la réponse de la régénération et de la composition à l'intensification des prélèvements en pied (Exp 2).

Cette figure compare les résultats obtenus avec la version du modèle utilisée dans l'article de Lafond et al. (2014) (modèle A, à gauche) et ceux obtenus avec les valeurs par défaut du nouveau modèle de régénération (modèle B, à droite). Elle présente les prédictions du modèle pour la densité de perches (en haut, * attention à l'échelle), la proportion d'épicéas dans le peuplement adulte (au milieu) et dans le perchis (en bas) en fonction de l'intensité de la récolte (proportion de la surface terrière récoltée parmi les arbres de diamètre supérieur au diamètre d'exploitabilité). La ligne en pointillés indique la valeur initiale tandis que les points indiquent les valeurs après coupe à t=50 ans, (carrés), t=100 ans (cercles) et t=150 ans (triangles), moyennées sur les cinq répétitions. Les écarts-types sont représentés par des segments verticaux, mais sont généralement trop faibles pour se démarquer du point représentant la valeur moyenne. On notera que les échelles des ordonnées sont identiques pour les variables de composition mais différentes pour les densités de perches (en haut).

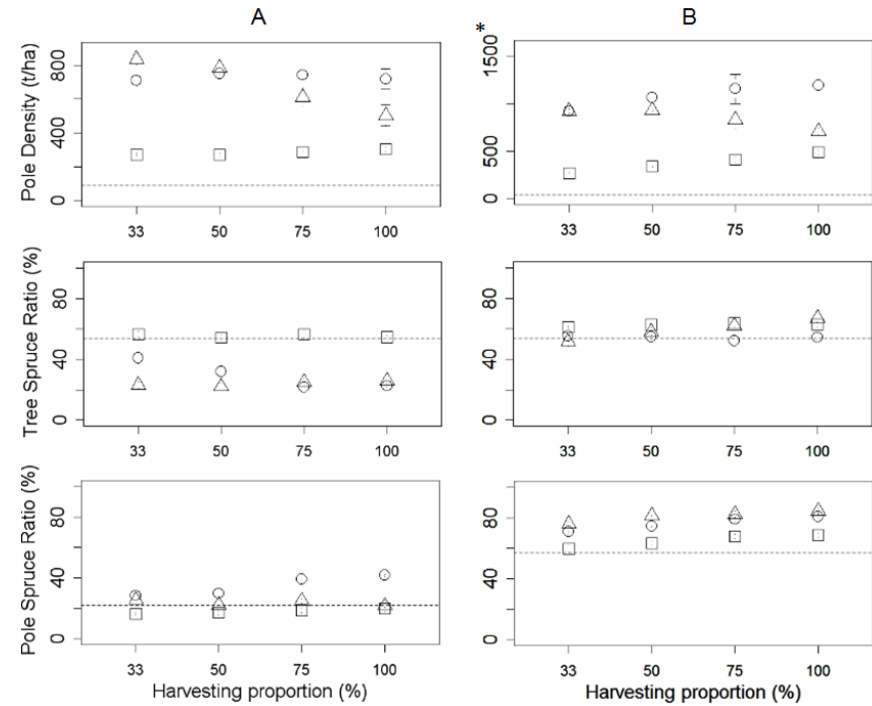


Figure 13 : Effets de l'amélioration du modèle sur la réponse de la régénération et de la composition à l'intensification des prélèvements en gestion par trouées de 500m² (Exp 3).

Cette figure compare les résultats obtenus avec la version du modèle utilisée dans l'article de Lafond et al. (2014) (modèle A, à gauche) et ceux obtenus avec les valeurs par défaut du nouveau modèle de régénération (modèle B, à droite). Elle présente les prédictions du modèle pour la densité de perches (en haut, * attention à l'échelle), la proportion d'épicéas dans le peuplement adulte (au milieu) et dans le perchis (en bas) en fonction de l'intensité de la récolte (proportion de la surface terrière récoltée parmi les arbres de diamètre supérieur au diamètre d'exploitabilité). La ligne en pointillés indique la valeur initiale tandis que les points indiquent les valeurs après coupe à t=50 ans, (carrés), t=100 ans (cercles) et t=150 ans (triangles), moyennées sur les cinq répétitions. Les écarts-types sont représentés par des segments verticaux, mais sont généralement trop faibles pour se démarquer du point représentant la valeur moyenne. On notera que les échelles des ordonnées sont identiques pour les variables de composition mais différentes pour les densités de perches (en haut).

5. Bilan

Conformément à nos hypothèses, la comparaison des résultats de simulation pour les trois expériences révèle le fort impact du changement de modèle de régénération sur la composition du peuplement. Tandis qu'on constatait une disparition progressive de l'épicéa dans les simulations présentées dans Lafond et al. (2014), due à une régénération insuffisante de l'épicéa et à l'absence d'effet positif des mesures testées, on constate que le nouveau modèle de régénération permet le maintien de la proportion d'épicéa dans le peuplement adulte autour de 45-65% sur les 150 années de simulation, grâce à une proportion d'épicéa beaucoup plus importante dans la régénération (60-80% avec B contre 20-30% avec A). De plus, contrairement aux résultats de l'article, on observe ici que la proportion d'épicéa dans la régénération et le peuplement adulte augmente avec la taille des trouées (surface des agrégats d'arbres coupés) et l'intensification de la récolte d'arbres mûrs.

La très forte dynamique de régénération de l'épicéa, et ce dans tous les scénarii de gestion testés, conduit toutefois à s'interroger sur la possibilité de maintenir le mélange sur le long terme, l'espèce minoritaire n'étant plus l'épicéa mais le sapin. Ces nouveaux résultats soulèvent surtout la question de la sensibilité des prédictions aux variations des paramètres d'entrée, qu'il convient d'étudier au travers d'une analyse de sensibilité globale. Ils montrent également la nécessité d'apporter une attention toute particulière à la calibration des processus clefs de la dynamique naturelle des forêts, ainsi que la difficulté d'obtenir une calibration « générale » d'un modèle. Enfin, ils illustrent la difficulté de tirer des conclusions générales à partir de résultats d'expériences de simulations, qui sont fortement dépendants des données utilisés pour la calibration et du domaine de validité du modèle.

6. Annexe3 – Résultats détaillés des simulations conduites avec le modèle B.

This annex contains present the detailed simulation results obtained with the new regeneration model for the three simulation experiment (Exp1, Exp2 and Exp3) presented in Lafond et al. (2014). Figures S3-1, S3-2 et S3-3 correspond to Figures 3, 4 et 5 in Lafond et al. (2014), while Tables S3-1, S3-2 and S3-3 contain the same elements than the three Tables presented in the Electronic Supplementary Materials n°2, here presented in Annex 2 (Tables S2-1, S2-2 and S2-3).

Each figure contains nine plots (one plot per studied indicators), which compares the mean values (over five repetitions) obtained for each management modalities (in abscise), at different time scales (illustrated by different symbols).

Each table consists in nine lines: one for each output variable. For each line, the three sub-lines correspond to the three dates considered to analyze the results. The columns represent the different modalities used for each experiment (Aggregation area for Exp1, Harvesting proportion for Exp2 and Exp3). For each modality, the results are detailed within three sub-columns: Mean, SD (mean value and associated standard deviation “after cut” at the considered date, computed on the five repetitions for each experiment modality), and Tukey (letters determined by Tukey’s tests). The Tukey’s tests were realized to compare the values obtained for the different modalities and give information on significant differences; they were therefore independently computed, for each output variable, between the different values observed at a given date.

Table of contents:

- Figure S3-1: Graphical results of the cutting aggregation experiment (Exp1).
- Figure S3-2: Graphical results of the cutting harvesting intensity experiment, in the case of individual selection cutting (Exp2, Aggregation area = 0m²).
- Figure S3-3: Graphical results of the cutting harvesting intensity experiment, in the case of group selection cutting (Exp3, Aggregation area = 500m²).
- Table S3-1: Detailed values obtained for the cutting aggregation experiment (Exp1).
- Table S3-2: Detailed values obtained for the cutting harvesting intensity experiment, in the case of individual selection cutting (Exp2, Aggregation area = 0m²).
- Table S3-3: Detailed values obtained for the cutting harvesting intensity experiment, in the case of group selection cutting (Exp3, Aggregation area = 500m²).

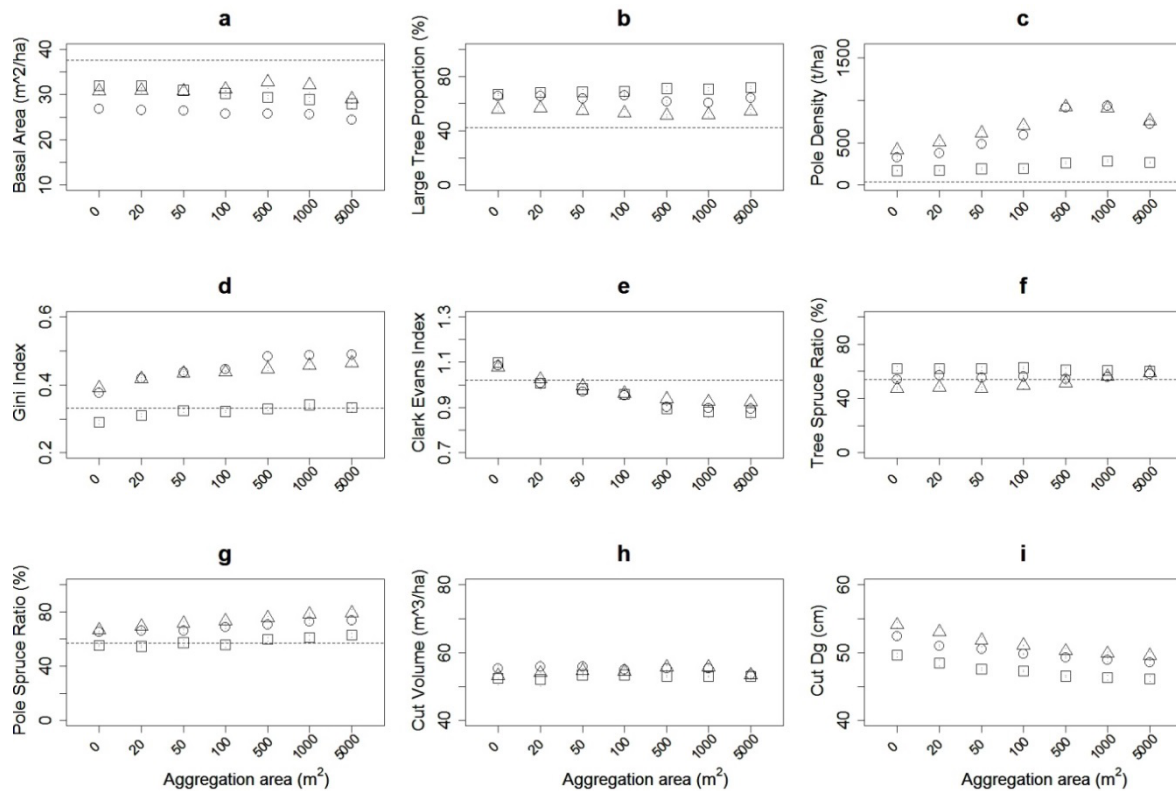


Figure S3-1: Effect of group size on stand production and heterogeneity at different time scales – model B. Here are presented nine indicators describing the simulation results obtained for the cutting aggregation experiment (Exp1). Each plot gives the relation between the *Aggregation area* parameter modalities (*x* axis) and one stand indicator (*y* axis), as observed after 50 years (squares), 100 years (circles) and 150 years (triangles), compared to initial values (dotted lines). The figures a and b give information about living stock, the figure c about regeneration, the figures d to g about heterogeneity and the figures h and i about wood production. Each point represents the mean “after cut” value at the considered date, calculated on the five simulations done for the given silvicultural modality, and error bars represents one standard deviation.

NB: This figure presents results obtained with the new regeneration model and should be compared to Figure 3 in Lafond et al. (2014), which gives results for the old regeneration model (model A).

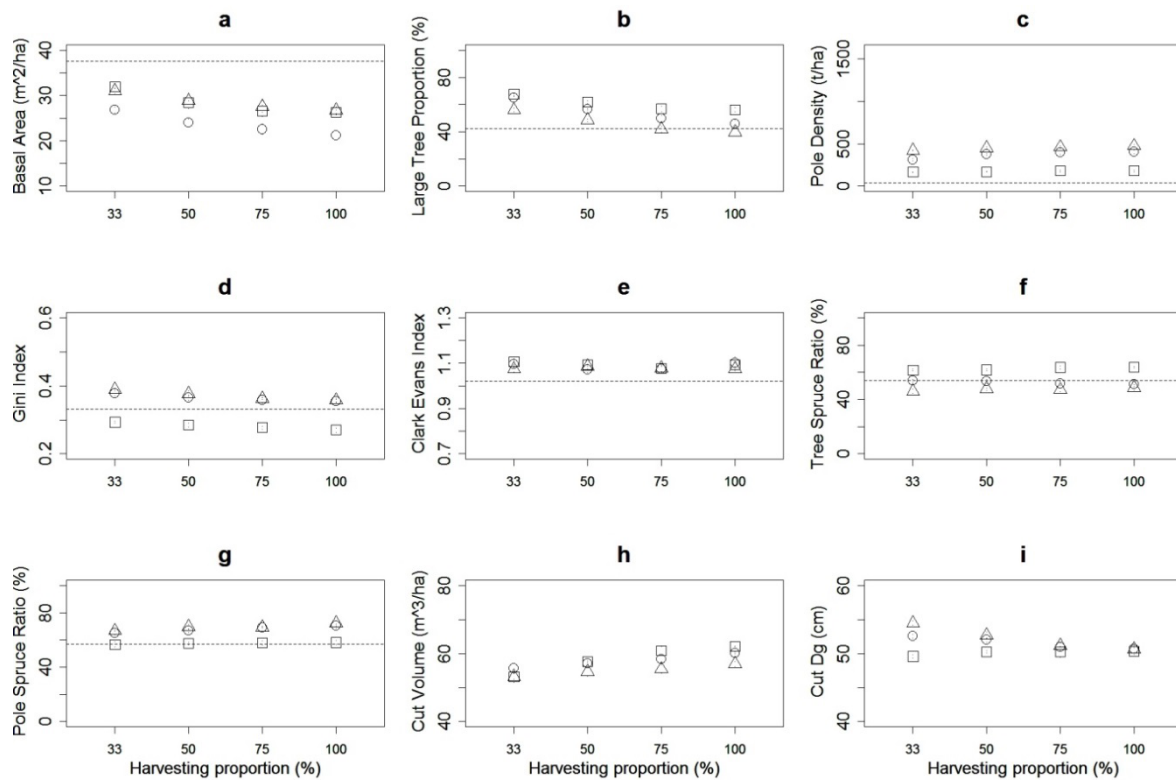


Figure S3-2: Effect of harvesting intensity on stand production and heterogeneity at different time scales, in the case of individual selection cutting (group size = 0m²) – model B.

Here are presented nine indicators describing the results obtained for the harvesting intensity experiment in the case of individual selection cutting (Exp2). Each plot gives the relation between the *Harvesting proportion* parameter modalities (*x* axis) and one stand indicator (*y* axis), as observed after 50 years (squares), 100 years (circles) and 150 years (triangles), compared to initial values (dotted lines). The figures a and b give information about living stock, the figure c about regeneration, the figures d to g about heterogeneity and the figures h and i about wood production. Each point represents the mean “after cut” value at the considered date, calculated on the five simulations done for the given silvicultural modality, and error bars represents one standard deviation

NB: This figure presents results obtained with the new regeneration model and should be compared to Figure 4 in Lafond et al. (2014), which gives results for the old regeneration model (model A).

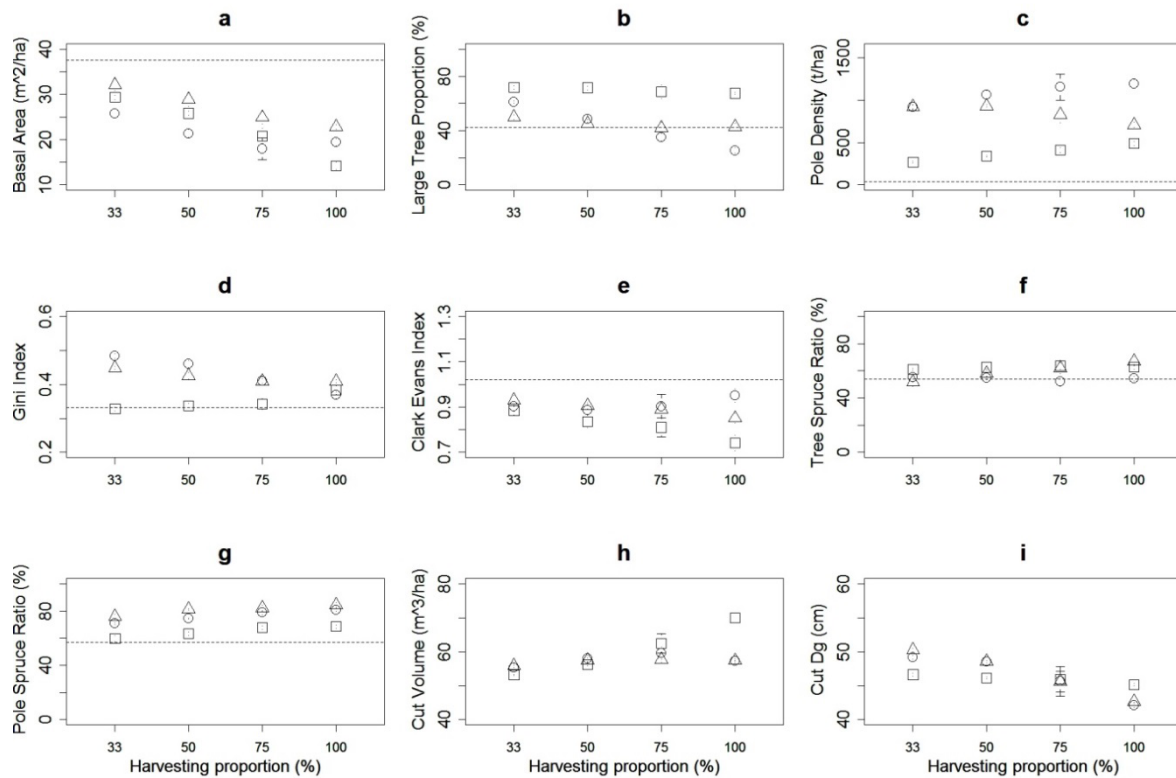


Figure 3-3: Effect of harvesting intensity on stand production and heterogeneity at different time scales, in the case of group selection cutting (group size = 500m²) – model B.

Here are presented nine indicators describing the results obtained for the harvesting intensity experiment in the case of group selection cutting based on aggregation areas of 500m² (Exp3). Each plot gives the relation between the *Harvesting proportion* parameter modalities (*x* axis) and one stand indicator (*y* axis), as observed after 50 years (squares), 100 years (circles) and 150 years (triangles), compared to initial values (dotted lines). The figures a and b give information about living stock, the figure c about regeneration, the figures d to g about heterogeneity and the figures h and i about wood production. Each point represents the mean “after cut” value at the considered date, calculated on the five simulations done for the given silvicultural modality, and error bars represents one standard deviation

NB: This figure presents results obtained with the new regeneration model and should be compared to Figure 5 in Lafond et al. (2014), which gives results for the old regeneration model (model A).

		<i>Aggregation area</i>																				
Index	Date	0 m²			20 m²			50 m²			100 m²			500 m²			1 000 m²			5 000 m²		
		<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Tukey</i>
Basal Area (m²/ha)	50	31,92	0,93	d	31,93	0,71	d	30,94	0,91	cd	30,25	0,5	bc	29,43	0,36	ab	28,93	0,47	ab	27,98	0,94	a
	100	26,81	0,84	b	26,56	1,12	b	26,39	0,69	b	25,73	0,84	ab	25,78	0,89	ab	25,61	0,49	ab	24,49	0,7	a
	150	30,76	0,67	ab	30,97	0,52	ac	30,73	0,79	ab	31,24	0,36	bc	32,84	1,42	c	32,08	1,67	bc	29,01	0,99	a
Large Tree Proportion (%)	50	66,8	0,9	a	68,1	2,18	ab	68,59	1,65	ac	68,99	1,02	ad	71,14	1,64	cd	70,72	1,28	bcd	71,72	0,77	d
	100	65,34	2,11	b	65,56	1,22	b	63,66	1,38	ab	65,81	0,81	b	61,45	0,92	a	60,77	2,8	a	63,98	1,44	ab
	150	56,01	1,38	b	56,64	2,69	b	54,82	2,42	ab	53,15	2,54	ab	51,22	0,83	a	51,99	1,56	a	54,49	1,41	ab
Pole Density (t/ha)	50	170,6	4,88	a	175,6	6,23	ab	192,00	9,87	bc	198,00	11,85	c	263,4	10,26	d	283,6	11,46	e	266,8	6,94	de
	100	323,2	18,13	a	378,2	10,83	a	480,4	30,02	b	592,6	53,66	c	912,00	21,05	e	934,6	19,93	e	716,4	40,16	d
	150	415,00	24,21	a	507,6	27,7	b	612,2	37,6	c	699,00	20,01	d	919,8	43,7	e	909,6	18,93	e	757,00	41,42	d
Gini Index	50	0,29	0,01	a	0,31	0,00	b	0,32	0,01	c	0,32	0,00	bc	0,33	0,00	cd	0,34	0,00	d	0,33	0,01	cd
	100	0,38	0,00	a	0,42	0,01	b	0,44	0,01	c	0,45	0,01	c	0,48	0,01	d	0,49	0,01	d	0,49	0,01	d
	150	0,39	0,00	a	0,42	0,00	b	0,43	0,01	c	0,44	0,00	cd	0,45	0,00	de	0,46	0,01	ef	0,46	0,01	f
Clark Evans Index	50	1,1	0,01	d	1,01	0,02	c	0,98	0,02	bc	0,96	0,02	b	0,89	0,01	a	0,88	0,02	a	0,88	0,03	a
	100	1,09	0,01	d	1,01	0,03	c	0,97	0,01	bc	0,95	0,01	b	0,9	0,02	a	0,9	0,02	a	0,89	0,03	a
	150	1,08	0,02	d	1,03	0,02	c	1,00	0,01	bc	0,96	0,02	ab	0,94	0,03	a	0,93	0,02	a	0,92	0,02	a
Tree Spruce Ratio (%)	50	62,12	1,45	a	61,96	1,07	a	62,06	1,29	a	62,67	0,82	a	60,87	1,61	a	60,53	1,25	a	59,92	2,04	a
	100	54,05	2,02	a	56,94	1,3	a	55,41	2,12	a	56,05	0,32	a	54,22	1,98	a	55,89	2,04	a	57,78	3,99	a
	150	47,47	0,85	a	48,33	0,69	a	47,43	1,15	a	49,67	2,3	a	51,26	1,1	a	56,48	3,26	b	59,12	2,92	b
Pole Spruce Ratio (%)	50	55,32	0,62	a	54,55	0,84	a	57,24	1,82	ab	55,8	2,01	a	59,69	1,47	bc	61,09	1,95	cd	62,95	1,24	d
	100	65,27	0,85	a	66,19	1,62	ab	65,94	1,1	ab	68,7	0,78	bc	70,35	2,26	cd	72,75	1,25	de	73,78	2,75	e
	150	66,49	3,72	a	69,31	1,21	ab	71,33	1,54	b	73,22	1,31	bc	75,6	1,02	cd	78,27	0,81	d	79,19	2,37	d
Cut Volume (m³/ha)	50	52,46	2,00	a	52,12	1,98	a	53,39	0,17	a	53,4	0,12	a	53,05	0,24	a	52,93	0,2	a	52,92	0,29	a
	100	55,26	0,87	a	55,86	1,74	a	55,77	1,73	a	54,89	0,94	a	55,35	0,88	a	55,23	0,95	a	53,52	1,08	a
	150	53,13	0,73	a	54,01	0,54	ab	54,57	0,68	ab	54,44	1,11	ab	55,64	0,89	b	55,74	1,2	b	53,31	1,22	a
Cut Dg (cm)	50	49,59	0,28	d	48,42	0,45	c	47,58	0,18	b	47,28	0,11	b	46,53	0,17	a	46,32	0,38	a	46,14	0,35	a
	100	52,42	0,47	e	50,99	0,15	d	50,49	0,38	d	49,79	0,09	c	49,28	0,12	bc	48,91	0,24	ab	48,51	0,29	a
	150	54,08	0,39	d	53,05	0,56	c	51,77	0,57	b	51,06	0,11	b	50,23	0,37	a	49,87	0,18	a	49,58	0,44	a

Table S3-1: Detailed results of the cutting aggregation experiment (Exp1) – model B.

This table gives the mean values and standard deviations calculated on five simulation repetitions, as well as the results from Tukey's test of multiple comparisons of means (applied on the mean values obtained for the different modalities, for each date).

<i>Harvesting proportion</i>													
Index	Date	33%			50%			75%			100%		
		Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey
Basal Area (m ² /ha)	50	31,92	0,36	c	28,45	0,44	b	26,61	1,25	a	26,35	0,53	a
	100	26,8	0,68	c	24,01	0,87	b	22,58	1,12	ab	21,23	1,03	a
	150	31,08	0,56	b	28,83	1,74	a	27,58	1,28	a	26,8	0,73	a
Large Tree Proportion (%)	50	67,63	0,54	c	62,09	0,96	b	56,86	2,14	a	56,23	1,53	a
	100	65,17	0,89	d	56,64	0,59	c	49,84	2,47	b	45,8	2,71	a
	150	56,07	1,25	c	48,53	1,04	b	41,85	2,1	a	39,69	2,65	a
Pole Density (t/ha)	50	165	3,39	a	170,2	6,14	ab	180,2	9,15	b	180	10,17	b
	100	311,6	16,26	a	374,2	11,03	b	397,6	20,09	bc	407	21,58	c
	150	421,6	3,44	a	449,4	11,63	b	460	12,06	bc	474,8	11,65	c
Gini Index	50	0,29	0	c	0,28	0	bc	0,28	0	ab	0,27	0,01	a
	100	0,38	0,01	b	0,37	0,01	ab	0,36	0,01	a	0,36	0	a
	150	0,39	0	c	0,38	0,01	b	0,36	0	a	0,36	0,01	a
Clark Evans Index	50	1,11	0,01	b	1,09	0,02	ab	1,08	0,01	a	1,09	0,01	ab
	100	1,1	0,01	a	1,07	0,01	a	1,07	0,01	a	1,1	0,03	a
	150	1,07	0,01	a	1,08	0,01	a	1,08	0,02	a	1,08	0,01	a
Tree Spruce Ratio (%)	50	61,65	0,66	a	61,76	0,68	a	63,52	0,98	b	63,65	0,44	b
	100	53,7	1,17	a	53,31	1,49	a	51,73	1,56	a	51,24	1,68	a
	150	45,97	1,52	a	47,78	0,91	a	47,1	1,29	a	48,59	1,97	a
Pole Spruce Ratio (%)	50	56,73	1,99	a	57,6	0,84	a	57,81	1,67	a	58,12	1,4	a
	100	65,12	1,21	a	66,72	1,25	a	69,08	0,44	b	70,43	1,57	b
	150	66,79	0,5	a	69,8	1,72	b	69,3	0,58	b	72,2	1,66	c
Cut Volume (m ³ /ha)	50	53,16	1,55	a	57,59	0,15	b	60,82	1,33	c	62,12	0,2	c
	100	55,7	1,36	a	57,05	0,82	ab	58,34	1,04	b	60,18	0,22	c
	150	53,27	0,79	a	54,64	1,26	ab	55,45	1,24	bc	56,89	0,7	c
Cut Dg (cm)	50	49,57	0,22	a	50,23	0,18	a	50,22	0,82	a	50,34	0,5	a
	100	52,55	0,28	b	52,01	0,33	b	50,99	0,59	a	50,66	0,52	a
	150	54,46	0,31	c	52,71	0,51	b	51,14	0,5	a	50,65	0,53	a

Table S3-2: Detailed results of the cutting harvesting intensity experiment, in the case of individual selection cutting (Exp2, Aggregation area = 0m²) – model B.

This table gives the mean values and standard deviations calculated on five simulation repetitions, as well as the results from Tukey's test of multiple comparisons of means (applied on the mean values obtained for the different modalities, for each date).

<i>Harvesting proportion</i>													
Index	Date	33%			50%			75%			100%		
		Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey	Mean	SD	Tukey
Basal Area (m ² /ha)	50	29,34	0,51	d	25,83	0,41	c	20,84	1,66	b	14,24	0,81	a
	100	25,8	0,98	c	21,39	0,86	b	17,98	2,43	a	19,41	0,81	ab
	150	32,17	1,24	c	28,85	1,44	b	24,93	1,43	a	22,82	0,58	a
Large Tree Proportion (%)	50	71,75	1,38	a	71,54	1,36	a	68,79	4,99	a	67,54	0,78	a
	100	61,03	1,07	d	48,66	2,36	c	35,26	2,68	b	25,45	2,2	a
	150	50,01	1,73	b	45,07	2,93	ab	42	4,16	a	42,7	2,58	a
Pole Density (t/ha)	50	270	11,66	a	338,8	9,09	b	410,4	30,58	c	488	25,08	d
	100	922,2	28,47	a	1063,2	50,99	ab	1153,6	154,58	b	1190	51,63	b
	150	920,8	21,57	c	931,4	14,03	c	827,4	92,1	b	708,2	32,14	a
Gini Index	50	0,33	0,01	a	0,34	0,01	a	0,34	0,02	a	0,38	0,01	b
	100	0,48	0,01	d	0,46	0,01	c	0,41	0,01	b	0,37	0,01	a
	150	0,45	0	c	0,43	0,01	b	0,41	0,01	a	0,41	0	a
Clark Evans Index	50	0,88	0,02	c	0,83	0,03	bc	0,81	0,04	b	0,74	0,03	a
	100	0,9	0,02	ab	0,89	0,02	a	0,9	0,05	ab	0,95	0,03	b
	150	0,93	0,02	b	0,9	0,01	b	0,89	0,03	ab	0,85	0,02	a
Tree Spruce Ratio (%)	50	61,2	0,62	a	62,61	1,24	a	63,59	2,34	a	62,77	1,85	a
	100	55,2	3,51	a	54,91	1,35	a	51,99	3,64	a	54,28	1,86	a
	150	51,98	3,55	a	58,15	2,47	ab	62,16	4,13	bc	67,09	3,42	c
Pole Spruce Ratio (%)	50	59,66	2,16	a	63,42	1,29	b	67,91	1,41	c	68,52	1,22	c
	100	70,79	0,56	a	74,34	0,41	b	78,8	1,61	c	80,88	1,03	d
	150	75,92	1,86	a	81,21	0,3	b	82,29	2,24	bc	84,66	1,49	c
Cut Volume (m ³ /ha)	50	53,16	0,23	a	56,19	0,28	b	62,4	2,87	c	69,99	1,48	d
	100	55,36	0,74	a	58,05	0,91	bc	59,58	1,73	c	57,35	0,16	b
	150	55,9	0,57	a	57,46	0,64	b	57,65	0,68	b	57,41	0,62	b
Cut Dg (cm)	50	46,62	0,27	b	46,15	0,15	b	45,97	0,67	b	45,16	0,18	a
	100	49,2	0,27	c	48,55	0,21	c	45,64	2,19	b	42,11	0,25	a
	150	50,23	0,26	d	48,55	0,17	c	45,59	1,5	b	42,66	0,14	a

Table S3-3: Detailed results of the cutting harvesting intensity experiment, in the case of group selection cutting (Exp3, Aggregation area = 500m²) – model B.

This table gives the mean values and standard deviations calculated on five simulation repetitions, as well as the results from Tukey's test of multiple comparisons of means (applied on the mean values obtained for the different modalities, for each date).

V. Conclusion

Les deux objectifs majeurs de ce chapitre étaient de présenter l’algorithme de sylviculture développé afin de modéliser la gestion en futaie irrégulière et de tester sa capacité à simuler différents scénarii de gestion, et notamment à contrôler l’agrégation des prélèvements et la proportion de bois mûrs récoltés (Lafond et al. 2014). Le troisième objectif portait sur l’étude des conséquences à long terme de l’application de différentes modalités de ces deux leviers de gestion, en se concentrant sur la production de bois et l’hétérogénéité du peuplement, l’implémentation des modèles et indicateurs de biodiversité n’étant terminée au moment de l’étude²⁴.

1. Effets de l’intensification de la récolte et de l’agrégation des prélèvements

Les résultats de simulations présentés dans ce chapitre ont mis en évidence l’effet positif de la gestion par petites trouées sur l’hétérogénéité du peuplement. En stimulant l’installation de la régénération et en préservant indirectement les gros bois isolés – du moins dans un premier temps, les trouées induisent en effet une plus grande diversité des diamètres à l’échelle du peuplement et favorisent ainsi la résilience du peuplement (Cordonnier et al. 2008). L’effet sur la composition du peuplement est plus nuancé et semble fortement dépendant du modèle de régénération. Si la première série de simulations aboutissaient systématiquement à un envahissement du sapin, sans réponse de la régénération d’épicéa aux mesures censées la favoriser (Diaci et Firm 2011; Grassi et al. 2004; Streit et al. 2009), la seconde série a au contraire montré des effets positifs significatifs de la création des trouées sur la régénération de l’épicéa. Néanmoins, la forte dynamique de régénération de l’épicéa dans ces simulations, y compris dans les scénarios avec des couverts fermés, semble renverser le problème du maintien du mélange, désormais dépendant de la régénération du sapin. Toutefois, le sapin étant moins sensible que l’épicéa à la compétition dans le jeune âge, il est plus à même de se maintenir en mélange dans des conditions de régénération dominée. Des simulations à plus long terme sont donc nécessaires pour vérifier la capacité du sapin à se maintenir dans le temps. Les simulations conduites dans le cadre de l’évaluation qualitative du modèle Samsara2 (Chapitre 1), et effectuées avec la nouvelle version du modèle de régénération, confirment ainsi que le sapin arrive à se maintenir dans le cadre d’une gestion par trouées de 1000 m², bien que le peuplement soit très fortement dominé par l’épicéa. Au contraire, le sapin domine le mélange dans le cas d’une gestion pied à pied. Les paramètres de l’algorithme contrôlant le mélange devraient pouvoir assurer un meilleur maintien de l’espèce minoritaire, en favorisant la sélection des tiges de l’espèce dominante et en interdisant le

prélèvement de l'espèce dominée lorsqu'elle est trop rare. Enfin, en ce qui concerne la production de bois, la gestion par trouées ne semble pas avoir d'effet clair sur le volume moyen récolté par intervention, mais réduit fortement les dimensions moyennes des arbres récoltés, du fait de la récolte d'arbres de faible diamètre lors de la création des trouées.

L'intensification de la récolte, modélisée par l'augmentation de la proportion maximale de bois mûrs récoltés, se traduit par une réduction du stock (surface terrière), de la proportion de gros bois, et de la diversité des diamètres, ainsi que par une augmentation de la proportion d'épicéa dans le peuplement, grâce à l'ouverture du couvert. Elle s'accompagne d'une forte augmentation à court terme du volume de bois récolté, qui s'atténue dans le temps pour revenir à des volumes comparables aux autres scénarii de gestion (volume moyen calculé sur l'ensemble de la simulation). Elle permet ainsi de récolter les arbres au diamètre d'exploitabilité, avec un diamètre moyen des arbres coupés constant et proche de 50 cm. Les effets de cette augmentation des prélèvements sont fortement accentués lorsqu'ils sont couplés à une gestion par petites trouées (création d'un plus grand nombre de trouées), induisant des périodes avec un stock très faible (proche de 15 m²/ha), très peu de gros bois (25%), et une forte réduction des dimensions moyennes des arbres récoltés ($D_g \leq 45$ cm). Ces résultats sont cohérents avec ceux de l'étude de Rüger et al. (2007), dans laquelle l'augmentation de l'intensité de gestion permet d'augmenter la récolte de bois mais affecte la structure du peuplement en éliminant les très gros bois et en induisant à un fort rajeunissement du peuplement, ainsi qu'un envahissement des espèces de lumière, au détriment des espèces d'ombre.

L'effet de ces deux mesures sur la conservation de la biodiversité n'a pas été étudiée dans cette partie, d'une part parce que la plupart des indicateurs n'étaient pas implémentés au moment de la rédaction de l'article²⁴, d'autre part parce que la mortalité – et donc la production de bois mort – avait été désactivée afin d'assurer un meilleur contrôle de la répartition spatiale des prélèvements. On peut toutefois considérer que l'effet de ces deux mesures sur la proportion de gros bois dans le peuplement donne quelques indices quant à leur effet sur la densité de très gros bois vivants et de gros bois morts debout, avec un effet potentiellement positif de la gestion par trouées – du moins à court terme – et un effet négatif de l'intensification de la récolte. De plus, la création de trouées, en induisant une plus grande hétérogénéité des conditions de lumière au sol, pourrait être également favorable à la biodiversité de la strate herbacée, en favorisant la cohabitation – à l'échelle du peuplement- de différents groupes écologiques de la strate herbacée. Ces hypothèses seront testées au Chapitre 4.

²⁴ Au moment de l'étude (été 2012), le modèle de bois mort était en cours d'implémentation et de test, tandis que le modèle de diversité floristique (modèle de prédiction de la richesse spécifique de la strate herbacée) était en cours de développement et n'a été implémenté que l'année suivante.

2. Performance de l'algorithme de gestion et améliorations possibles

Ces simulations ont ainsi permis de vérifier que le paramètre contrôlant la proportion maximale de bois mûrs récoltés (hRx) constituait bien un levier d'intensification de la gestion et induisait, lorsque combiné avec un diamètre d'exploitabilité plutôt bas (ici 52.5 cm), un « effet déstockage » important et concentré sur les gros bois. Elles ont également confirmé la capacité de l'algorithme à simuler différents niveaux d'agrégation spatiale des coupes, à savoir des prélèvements pied-à-pied, par groupes (≥ 2 ares) ou bouquets (≥ 10 ares), jusqu'à des trouées de dimensions plus importantes, comme le montre l'évolution de la structure spatiale du peuplement (cf. indice de Clark-Evans, ICE).

Néanmoins, on peut supposer qu'on aboutit dans tous les cas à une certaine homogénéisation de la structure spatiale à long terme, avec une maille dépendant de la surface d'agrégation des coupes : distribution spatiale plus ou moins régulière des arbres en gestion pied à pied (en fonction de la distance tampon utilisée, dB), de groupes d'arbres pour des prélèvements agrégés, ou mosaïque de patch d'arbres de même âge dans le cas d'une gestion par trouées. Ainsi, une gestion visant à maximiser l'hétérogénéité des forêts ne devrait pas reposer sur une unique taille de trouées mais plutôt combiner des trouées de dimensions variables, comme le suggèrent Rüger et al. (2007), voire combiner trouées, prélèvements par groupes et pied-à-pied, en s'adaptant localement à la structure du peuplement. Cette option semble toutefois plutôt complexe à modéliser et dépasse le cadre de cette thèse, où l'on cherche d'abord à comprendre l'effet de chaque levier de gestion sur la structure du peuplement les indicateurs de services écosystémiques, plutôt que de chercher à maximiser un critère.

En ce qui concerne la conservation de la biodiversité, les leviers de l'algorithme contrôlant la rétention de gros bois vivants et de bois mort pourraient être améliorés, notamment en considérant la présence de micro-habitats sur les arbres vivants et morts. Un modèle de prédiction de la densité et de la diversité des micro-habitats portés par les arbres vivants et morts est en effet en cours de développement dans le cadre du stage de Master2 de Cyrille Pupin, à partir de données récoltées dans les Pyrénées (Larrieu et al. 2013). Le développement et la calibration de ce modèle sur des données récoltées dans les Alpes est également prévue dans le cadre d'un projet de recherche déposé pour l'appel à projets 2014 du programme « Biodiversité et Gestion Forestière » porté par le GIP ECOFOR. De même que l'algorithme pourrait être modifié pour conserver en priorité les arbres porteurs d'un grand nombre de micro-habitats ou de micro-habitats rares, au lieu de conserver par défaut les arbres de plus gros diamètre, on pourrait également cibler les opérations d'éclaircies sur les bois moyens porteurs de micro-habitats non « cibles », alors considérés comme des défauts à éliminer pour améliorer la qualité du peuplement.

3. Limites du modèle et sensibilité aux paramètres de régénération

Les résultats de simulations portant sur la régénération ont révélé certaines limites du modèle, et notamment du sous-modèle de régénération. D'une part, les résultats observés pour les trouées de 5000 m² ont soulevé la question de la capacité du modèle de régénération à simuler le processus de « cicatrisation » des trouées (installation de régénération et fermeture du couvert dans la trouée), qui serait ici limité et ralenti au centre des trouées à cause de la distance aux arbres adultes les plus proches. Bien que cette cicatrisation centripète soit plutôt cohérente avec ce qui est constaté sur le terrain (Valkonen et al. 2011), une analyse plus approfondie des délais d'apparition des semis au centre des trouées devrait permettre de vérifier que la manière dont est modélisée l'installation de la régénération, et notamment le rayon de dissémination des graines, ne sont pas limitant. Une manière de pallier cette limitation serait d'introduire un apport de graines extérieures, sous forme de pluie de graines affectant chaque cellule du sol, indépendamment du peuplement environnant. Cette solution est à l'étude mais n'a pas été implémentée dans le cadre de cette étude, afin de pouvoir étudier l'effet des paramètres de contrôle du mélange (paramètres *sWP* et *mrC* implémentés dans l'algorithme ;Tableau 8) sur la composition du peuplement. Nous avons donc décidé de réduire l'effet « temps de cicatrisation » en réduisant la taille maximale des trouées à 2500 m² dans la suite des expérimentations menées dans cette thèse.

D'autre part, la faible réactivité de la régénération de l'épicéa aux deux leviers de gestion testés, et notamment l'absence d'effet de la création de trouées, a soulevé quelques interrogations quant à la calibration du modèle de régénération de Samsara2. En effet, le choix initial de calibrer le modèle de régénération sur une unique placette située à Queige, bien que cohérent avec le fait que le modèle de croissance est lui aussi calibré sur ce site, a conduit à la simulation d'une dynamique de régénération dominée par le sapin, telle qu'observée dans cette placette. Bien que cette situation ne soit pas rare dans les forêts à exposition Nord de l'étage montagnard, cette dynamique peut être jugée trop spécifique dans le cadre de cette étude et trop dépendante de cette unique observation. Ce constat a donc amené à modifier la calibration du modèle de régénération, en utilisant un plus grand nombre de placettes afin d'améliorer la robustesse de la calibration (cf. Chapitre 1). La comparaison des résultats obtenus avec les deux versions du modèle de régénération et les différences importantes observées en termes de régénération et composition du peuplement confirment la grande sensibilité des prédictions du modèle aux variations des paramètres de régénération du peuplement, déjà détectée dans l'analyse de sensibilité du modèle présentée au Chapitre 1.

Toutefois, cette première analyse de sensibilité ayant été conduite sur des simulations de 50 ans, il est probable qu'on obtienne des résultats différents pour des simulations plus longues,

l'influence relative des différents paramètres étant susceptible de changer au cours du temps, notamment celle de l'état initial. De plus, cette première analyse de sensibilité ne contrôlant réellement que les paramètres démographiques, elle ne permet pas de détecter d'éventuelles interactions entre paramètres démographiques, gestion et caractéristiques de l'état initial (car les facteurs de l'état initial n'étaient pas contrôlés mais constatés, avec des confusions entre facteurs). Il semblait donc intéressant d'approfondir la compréhension du comportement du modèle en conduisant une seconde analyse de sensibilité visant à étudier, à différentes dates, les effets conjugués de variations des paramètres démographiques et sylvicoles, tout en ayant un meilleur contrôle de l'état initial. Cette approche est développée dans le Chapitre 4.

CHAPITRE 3 – Bois mort et indicateurs de biodiversité

Ce chapitre présente les différents indicateurs de biodiversité retenus pour l'étude et leur implémentation dans Samsara2, avec un focus sur le bois mort.



Arbre mort debout. Source : photo personnelle

I. Introduction

Dans l'introduction générale de la thèse, nous avons vu que la plupart des études portant sur l'effet de la gestion sur la biodiversité utilisent des indicateurs indirects de biodiversité (cf. [Tableau 3](#) de l'introduction générale), dont la plupart sont reliés à la structure ou composition du peuplement, comme la diversité des tailles des arbres, la densité de gros ou très gros bois vivants ou morts. Dans le cadre de cette étude, nous avons dans un premier temps cherché à intégrer le maximum d'indicateurs, afin d'étudier leur réponse à la gestion en futaie irrégulière. La liste des indicateurs est présentée en première partie de ce Chapitre ([Tableau 9](#)). Certains de ces indicateurs étaient déjà disponibles ou faciles obtenir avec Samsara2 (ex. indice de Gini, densité de très gros bois vivants), tandis que d'autres nécessitaient l'implémentation de modèles spécifiques, comme les indicateurs « bois mort ».

Deux modèles ont ainsi été implémentés dans Samsara2 dans le cadre du projet GeForHet du programme BGF : un modèle de prédiction de la richesse spécifique des plantes vasculaires à partir des caractéristiques dendrométriques du peuplement, développé au centre Irstea de Nogent-Sur-Vernisson par Zilliox et Gosselin (2013) ; et un modèle de dynamique (stockage et décomposition) du bois mort. L'implémentation du premier modèle, effectuée par Benoît Courbaud, Frédéric Gosselin et François de Coligny, est présentée succinctement dans l'ANNEXE 1 de la thèse. La réflexion autour de la modélisation et de l'implémentation du bois mort dans Samsara2 faisant partie intégrante de la thèse, elle est présentée en détail dans cette partie.

Ce chapitre revient tout d'abord, sous la forme d'une synthèse bibliographique (deuxième partie) – et de manière plus détaillée - sur les raisons de cet intérêt vis-à-vis du bois mort et sur son lien avec les dendro-micro-habitats et taxons associés. Cette synthèse met également en évidence l'intérêt d'utiliser des indicateurs complémentaires, basés sur la quantité et la qualité (position debout/couchée, dimensions, stade de décomposition) du bois mort, afin de tenir compte de l'ensemble des besoins de la biodiversité qui y est associée. Elle présente enfin les différentes approches de modélisation du bois mort et leur implémentation dans les modèles de dynamique forestière.

Ces différents points fournissent des arguments justifiant l'importance d'intégrer un modèle de stockage et de décomposition du bois mort dans Samsara2. Toutefois, le développement d'un modèle de décomposition du bois mort étant trop ambitieux pour être réalisé dans le cadre de cette thèse, la recherche bibliographique menée pour analyser les manières de modéliser le bois mort et les modèles de décomposition existants a donc également servi de support à l'identification d'un modèle – publié – pouvant être implémenté dans Samsara2.

La quatrième partie de ce chapitre présente donc le travail d'implémentation d'un module « bois mort » dans Samsara2, qui a impliqué la création d'un compartiment dédié au stockage des arbres morts, l'adaptation d'un modèle de décomposition du bois mort et le codage d'indicateurs indirects de biodiversité.

Enfin, une cinquième partie présente les résultats d'un travail d'évaluation du modèle de bois mort, à savoir la comparaison des volumes et densités de bois mort prédites à des valeurs observées dans la littérature. Ce travail a également permis de choisir entre deux versions du modèle de chute des arbres morts debout.

II. Indicateurs de biodiversité

Le Tableau 9 présente la liste des indicateurs – directs ou indirects – de biodiversité retenus dans le cadre de l'approche d'expérimentation par simulation mise en place dans cette thèse. Ce tableau présente également des éléments de justification du choix de ces indicateurs, ainsi que leur implémentation dans Samsara2. On se référera également à la Partie 3 pour la justification des indicateurs de quantité et qualité du bois mort, et le détail de leur implémentation ; ainsi qu'à l'ANNEXE 1 pour le détail de l'implémentation du modèle de diversité de la strate herbacée. Le nombre important d'indicateurs s'explique par la volonté d'implémenter le maximum d'indicateurs dans un premier temps, pour ensuite pouvoir étudier leur réponse à la gestion, établir les corrélations entre indicateurs, et ainsi en choisir *a posteriori* un ensemble d'indicateurs complémentaires (cf. Chapitre 4).

Attribut	Indicateur	Relation avec la biodiversité	Références ayant établi la relation	Indicateurs implémentés dans le modèle
Composition	Taux de mélange	Les feuillus portent plus de micro-habitats que les résineux	Larrieu et Cabanettes (2012); Larrieu et al. (2013); Regnery et al. (2013b); Vuidot et al. (2011)	Taux de mélange = % d'épicéa : surface terrière de l'épicéa (gi) rapportée à la surface terrière totale G
		Les feuillus sont favorables à certains taxons, en particulier les oiseaux	Barbaro et al. (2007); Moning et Müller (2008)	$\text{MixRatio} = 100 \times \frac{g_i}{G}$ Indice de diversité des espèces, basé sur l'indice de Shannon sur les surfaces terrières des S espèces (gi) $D = \exp(H) \text{ et } \begin{cases} H = -\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i) \\ p_i = \frac{g_i}{G} \end{cases}$
Diversité structurale	Diversité des tailles	Effet positif via la diversité de niches	Buongiorno et al. (2012); Ishii et al. (2004); Moning et Müller (2008); Ulyshen (2011)	Indices de Gini, estimateur de la diversité des diamètres (surfaces terrière gi) et permettant de caractériser la structure horizontale du peuplement (Duduman 2011)
		Stratification verticale	Ishii et al. (2004); Moning et Müller (2008); North et al. (1999); Ulyshen (2011)	$\text{Gini} = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N g_j - g_i }{2 N \sum_{i=1}^N g_i}$ Possibilité de prendre en compte le diamètre et la hauteur avec l'indice de Shannon sur les tailles (Size), en considérant NDBH classes de diamètre et NH classes de hauteur. $\begin{cases} H_{size} = \frac{H_{DBH} + H_H}{2} \\ H_{DBH} = -\sum_{i=1}^{N_{DBH}} \frac{g_i}{G} \ln\left(\frac{g_i}{G}\right) \\ H_H = -\sum_{i=1}^{N_H} \frac{g_i}{G} \ln\left(\frac{g_i}{G}\right) \end{cases}$
Très gros bois vivant	Densité de très gros bois vivants	Effet positif du diamètre sur le nombre de micro-habitats portés par les arbres vivants, avec un seuil vers 60 -70cm	Fan et al. (2003); Lachat et Butler (2007); Larrieu et Cabanettes (2012); Larrieu et al. (2013); Michel et Winter (2009); Michel et al. (2011); Regnery et al. (2013b); Vuidot et al. (2011); Winter et Möller (2008)	Densité de très gros bois vivants (dmin≥70cm) : $\text{LTN} = \sum_{i=1}^N k_i \begin{cases} k_i = 0 \text{ si } d < d_{\min} \\ k_i = 1 \text{ si } d \geq d_{\min} \end{cases}$
Bois mort	Volume total	Effet positif de la quantité de ressource	Brin et al. (2009); Lassauce et al. (2011);	Volume de bois mort grossier (diamètre ≥ 7cm), sommes des

	disponible sur le nombre et la diversité des organismes saproxyliques	Martikainen et al. (2000); Müller et Butler (2010); Similä et al. (2003)	volumes V_i des NCWD pièces de bois mort contenues dans le compartiment CWD (« Coarse Woody Debris »): $DWV = \sum_{i=1}^{N_{CWD}} V_i$ Volume de bois mort fin (diamètre < 7cm), état du stock total de bois mort fin (pas de suivi individuel des pièces)
Diversité des pièces de bois mort	La diversité de la ressource est également (voire plus) importante	Bouget et Gosselin (2012); Bouget et al. (2013); Brin et al. (2009); Similä et al. (2003)	Indice de diversité du bois mort, nombre de catégories représentées parmi les combinaisons des S espèces, P positions, D classes de décomposition et C catégories de tailles $DWDI = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^P \sum_{k=1}^D \sum_{l=1}^C p_{i,j,k,l}$ avec $p_{i,j,k,l} = \begin{cases} 0 & \text{si } n_{i,j,k,l} = 0 \\ 1 & \text{si } n_{i,j,k,l} \geq 1 \end{cases}$ et $n_{i,j,k,l}$ le nombre de pièces de bois mort de la catégorie
Densité d'arbres morts debout	Les arbres morts debout portent plus de micro-habitats que les arbres vivants, avec un effet positif de leur diamètre	Fan et al. (2003); Bouget et al. (2014); Schreiber and deCalesta (1992); Spiering and Knight (2005); Bouget and Gosselin (2012)	Densité d'arbres morts debout de diamètre supérieur à 30 cm (taille minimale pour les cavités; (Schreiber et deCalesta 1992)) ou 50 cm (seuil): $LSDTN = \sum_{i=1}^S \sum_{k=1}^D \sum_{l=l_{min}}^C n_{i,1,k,l}$
	Ces arbres sont importants pour certains types de micro-habitats (ex. cavités)	Bouget et al. (2014); Butler et al. (2004); Fan et al. (2003); North et al. (1999); Vuidot et al. (2011)	Avec j et l tels quel qu'on ne considère que le bois mort debout ($j=1$) de diamètre $\geq d_{min}$ ($l \geq l_{min}$)
	...et pour la faune qui en dépend	Bouget et al. (2014); Bouget et al. (2012); Butler et al. (2004); North et al. (1999); Regnery et al. (2013a)	
Strate herbacée	Richesse spécifique Modèle prédisant la richesse spécifique de trois groupes écologiques : herbacées héliophiles, intermédiaires et sciaphiles.	Modèles tirés de l'étude de Zilliox et Gosselin (2013), prédisant la richesse spécifique (pour chaque groupe écologique) de la strate herbacée à partir de caractéristiques dendrométriques du peuplement (pour des conditions climatiques données).	Utilisation des modèles dendrométriques issus de l'étude de Zilliox et Gosselin (2013) pour estimer la richesse spécifique de chaque groupe écologique dans n placettes IFN ($n = 5/ha$) puis estimation de la richesse moyenne, de l'écart type et de divers quantiles.

Tableau 9 : Liste des indicateurs de biodiversité retenus pour l'étude.

III. Modéliser le bois mort – état de l’art

1. État de l’art : le bois mort comme indicateur indirect de biodiversité

1.1. Importance des organismes saproxyliques

Une part importante de la biodiversité des forêts dépend directement du bois mort, attribut clef pour les organismes saproxyliques (Müller et Butler 2010), qui représentent 25% des espèces forestières (Stokland et al. 2004). Ces organismes sont en effet dépendants, pendant au moins une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou déperissant, de champignons du bois mort, ou de la présence d'autres organismes associés au bois mort (Speight 1989). Les coléoptères saproxyliques figurent parmi les organismes les plus étudiés, car ils représentent une grande part des coléoptères forestiers (30 à 40%) et ont une grande importance écologique en tant que groupe fonctionnel très diversifié (Gossner et al. 2013). Ils sont en effet impliqués dans la régulation de nombreux processus de base comme la décomposition du bois mort (de manière directe par leur alimentation ou comme vecteur d'entrée d'autres espèces), le recyclage des nutriments et la régulation des autres populations d'insectes. Ils sont, de plus, sensibles à la gestion forestière (Martikainen et al. 2000) et peuvent être utilisés comme indicateurs de l'état de conservation des forêts (Lachat et al. 2012; Müller et al. 2008).

1.2. Le volume de bois mort comme indicateur indirect de biodiversité

Le volume total de bois mort présent en forêt représente une mesure de la quantité d'habitats et de ressources disponible pour les organismes saproxyliques. La théorie de la concentration des ressources (« resource concentration hypothesis ») stipule que les peuplements forestiers à forte densité de bois mort abritent une diversité potentielle plus importante, grâce à une forte probabilité d'immigration (détection et colonisation facilitées) et une faible probabilité d'extinction (la forte concentration de conspécifiques facilite la reproduction et assure une plus grande longévité de la population)(Bouget et Gosselin 2012).

Des études ont ainsi montré un effet positif du volume de bois mort sur la diversité des organismes saproxyliques (Brin et al. 2009; Grove 2001; Lassauce et al. 2011; Martikainen et al. 2000; Müller et al. 2008; Müller et Butler 2010). La force de cette relation semble toutefois sujet à débat, avec des relations plus forte en forêt boréale qu'en forêt tempérée (Lassauce et al. 2011), et plus forte pour les résineux (Brin et al. 2009; Martikainen et al. 2000) que pour les feuillus (Martikainen et al. 2000; Müller et al. 2008). Lassauce et al. (2011) expliquent la faible significativité de la relation en forêt tempérée par les différences importantes existant entre biomes en termes d'historique de gestion et de fragmentation du paysage. L'empreinte humaine est en effet plus forte dans les forêts tempérées d'Europe de l'ouest, et pourrait avoir provoqué une

rupture de la continuité spatio-temporelle des habitats, amenant à des extinctions d'espèces à cause de l'isolement et de la réduction des habitats à certaines périodes de fort déboisement. Cette hypothèse pourrait expliquer l'absence de certaines espèces dans des conditions pourtant favorables. On mesure ici toute la différence existant entre les notions de « biodiversité potentielle » et de « biodiversité réalisée ». Une autre hypothèse repose sur des questions d'échelle, liées à l'importance de la taille des placettes de mesure sur la détection des effets du bois mort sur les coléoptères saproxyliques. Dans leur article, Brin et al. (2009) référencent ainsi un ensemble d'études sur le sujet, et signalent que seules les études fondées sur des placettes de taille intermédiaires (de 0,5 à 1ha) ont détecté un effet significatif du bois mort. Enfin, en plus de la continuité spatiale et temporelle des habitats (Lassauce et al. 2011) et de la composition du paysage environnant (Brin et al. 2009), d'autres études évoquent une forte influence du climat (Lachat et al. 2012), parfois jugée plus importante que le volume de bois mort (Gossner et al. 2013), de même que certaines caractéristiques structurales comme le degré d'ouverture du peuplement (Bouget et al. 2013), les différentes essences ou strates représentées (Gossner et al. 2013).

Des études visant à définir les volumes de bois mort minimum nécessaires pour assurer la présence de certaines espèces ont montré que les valeurs seuils dépendent non seulement des taxons et espèces considérés mais aussi du biome et du type d'habitat (Müller et Butler 2010). Il semble possible de définir un niveau minimum au-dessus duquel la majorité des espèces est présente, tel que le montrent Muller et Butler (2010) dans leur méta-analyse, avec un seuil autour de 30-50 m³/ha pour les forêts de feuillus et 20-30 m³/ha pour les forêts boréales et alpines. Néanmoins, il y a débat autour de la définition et de l'utilisation d'un seuil unique pour l'ensemble des espèces (Ranius et Jonsson 2007), qui impliquerait que la survie d'une partie non négligeable des espèces (parmi les plus menacées) ne serait pas assurée (ex. 27% pour un seuil de 30 m³/ha de bois mort dans l'étude de Ranius et Jonsson (2007), 40% pour 20 m³/ha de bois mort dans l'étude de (Martikainen et al. 2000)). En effet, certaines espèces requièrent des volumes de bois mort très élevés (>100 m³/ha) (Müller et Butler 2010), qui nécessitent le maintien d'îlots de vieillissement et donc une réflexion sur l'aménagement à l'échelle du paysage.

1.3. La diversité du bois mort : un indicateur plus performant ?

D'après la théorie de la gamme des ressources (« resource-range hypothesis »), la diversité du bois mort favorise la biodiversité potentielle grâce à une plus grande hétérogénéité des micro-habitats (Bouget et Gosselin 2012): une plus grande diversité des types de ressources permet à l'écosystème forestier d'accueillir un plus grand nombre d'espèces spécialistes. Ainsi, d'après certains auteurs, la diversité du bois mort est aussi –voire plus– importante que sa quantité (Bouget et al. 2013; Brin et al. 2009; Lassauce et al. 2011; Ranius et Jonsson 2007; Similä et al. 2003). Elle semble avoir une forte influence sur l'abondance et la diversité spécifique des organismes saproxyliques, certaines espèces étant affiliées à des (et dépendantes de) structures particulières du bois mort, comme les cavités, la présence de bois mort frais ou très décomposé (Müller et al. 2008) ou la taille des pièces de bois (Brin et al. 2011).

Tout d'abord, la position du bois mort²⁵ (arbres morts debout ou couchés, respectivement « snags » ou « logs » en anglais) semble avoir un effet sur la biodiversité potentielle. D'après Lassauce et al. (2011), l'effet positif du volume de bois mort sur la diversité des organismes saproxyliques (coléoptères et champignons) serait plus fort pour les arbres couchés que les arbres debout. Au contraire, l'effet de la densité de gros bois sur les assemblages de coléoptères saproxyliques est à la fois plus fort et plus significatif pour les arbres debout que les arbres couchés dans l'étude de Bouget et al. (2014), en particulier dans les sapinières-pessières (effet positif sur la richesse spécifique) et hêtraies (effet positif sur la richesse spécifique et la richesse en espèces rares) de montagne. La présence d'arbres morts debout est, de plus, essentielle pour certaines espèces, en particulier celles rattachées à la présence de cavités, tels que les oiseaux nicheurs, les chauves-souris ou encore les petits mammifères terrestres. Butler et al. (2004) observent ainsi que la quantité de bois mort debout a un effet positif sur la présence de pics. Les arbres morts debout portent en effet deux fois plus de micro-habitats (Vuidot et al. 2011) que les arbres vivants, ont deux fois plus de chance d'être porteurs de cavités et en portent une densité une fois et demi supérieure (Fan et al. 2003). Les arbres morts debout sont donc un bon indicateur de la ressource en micro-habitats d'un peuplement, en particulier en ce qui concerne la présence de cavités dans les forêts résineuses car, contrairement aux feuillus, les conifères vivants portent peu de cavités (Fan et al. 2003).

Ensuite, de nombreuses études démontrent l'influence de la taille des pièces de bois mort debout sur la biodiversité potentielle. L'étude de Bouget et al. (2014) montre l'effet positif de la densité de gros bois (diamètre supérieur à 40cm) au sol et debout, ce dernier étant un des principaux facteurs explicatifs²⁶ de la richesse spécifique (pour les hêtraies et sapinière-pessières de montagne) et de la composition (hêtraies de montagne) des communautés de coléoptères saproxyliques dans les forêts tempérées françaises. De plus, la probabilité qu'un arbre mort debout porte une cavité augmenterait avec son diamètre (Fan et al. 2003; Spiering et Knight 2005; Schreiber et deCalesta 1992). Spiering et Knight (2005) observent en effet que la proportion des arbres sondés (par les pics) passe de 51% pour les arbres de diamètre inférieur à 23 cm à 86% pour les arbres de diamètre supérieur à 48cm. Schreiber and deCalesta (1992) observent quant à eux que les oiseaux nicheurs sélectionnent préférentiellement des gros arbres morts de gros diamètre (> à 78 cm) et ayant une hauteur suffisante (>6.4 m), tandis qu'ils évitent les arbres de diamètre inférieur à 28cm. On notera que cette corrélation positive entre diamètre et présence de micro-habitats a également été observée pour les arbres vivants des forêts résineuses (Michel et Winter 2009; Schreiber et deCalesta 1992), feuillues (Vuidot et al. 2011; Winter et Möller 2008) ou mixtes (Lachat et Butler 2007; Larrieu et Cabanettes 2012; Spiering et Knight 2005; Vuidot et al. 2011). La probabilité de présence de cavités est très faible pour les arbres de moins de 30 cm de diamètre (Fan et al. 2003; Larrieu et al. 2012; Schreiber et deCalesta 1992) et augmente fortement au-dessus d'un seuil situé vers 60-70 cm (Lachat et Butler 2007; Larrieu et al. 2012; Michel et

²⁵ Selon les études, on parle de « position », « statut vertical » ou « type » de bois mort.

²⁶ D'après Bouget et al. (2014), les principaux facteurs explicatifs de la richesse spécifique et de la composition des communautés de coléoptères saproxyliques dans les forêts tempérées françaises sont : la densité de gros arbres morts debout, d'arbres à cavités, d'arbres porteurs de champignons, et le degré d'ouverture du peuplement.

Winter 2009). Ce seuil dépend de l'essence et de l'étude : il est de 70 cm pour le Douglas (Michel et Winter 2009; Schreiber et deCalesta 1992), se situe autour de 70 cm également pour le sapin et le hêtre (68 et 72 cm) dans les Pyrénées (Larrieu et al. 2012), mais peut être plus faible pour les feuillus, avec respectivement de 50 et 70cm pour les feuillus et résineux dans le Jura Suisse (Lachat et Butler 2007). Toutefois, ce seuil peut être plus élevé si on s'intéresse à l'ensemble des micro-habitats potentiels, comme l'observent Larrieu et Cabanettes (2012) pour le hêtre (90 cm) et le sapin (100 cm) dans les Pyrénées. La taille des pièces de bois mort a également une influence sur la diversité des organismes saproxyliques. Brin et al. (2011) observent ainsi un effet positif du diamètre des arbres morts couchés (pin maritime) sur la diversité trophique et la taille de coléoptères saproxyliques. Ils remarquent également que la composition spécifique de la communauté dépend de la taille des pièces de bois mort, comme cela a été observé en Scandinavie (Jonsell et al. 2007; Stokland et al. 2004), certaines espèces étant associées aux petits bois et petites branches.

La composition des communautés de coléoptères saproxyliques dépend également du stade de décomposition du bois mort, comme le montrent Müller et al. (2008) et Gossner et al. (2013). De même, la probabilité qu'un arbre mort debout porte une cavité augmente avec son stade de décomposition, du moins jusqu'à un certain stade. En effet, bien que Fan et al. (2003) observent une augmentation de la présence de cavités avec le stade de décomposition, Spiering et Knight (2005) observent quant à eux que les arbres trop décomposés ne sont plus utilisés par les oiseaux, et il semblerait donc que l'optimum d'utilisation des arbres par les oiseaux se situe au niveau des classes de décomposition intermédiaires, comme dans l'étude de Schreiber et deCalesta (1992).

Ainsi, afin de tenir compte de l'ensemble des composantes de la diversité de pièces de bois mort, certains auteurs utilisent un indicateur de diversité basé sur le nombre de catégories de bois mort représentées dans le peuplement, ces catégories étant définies comme des combinaisons de l'espèce, du type, du stade de décomposition et de la classe de diamètre des pièces de bois mort (Bouget et al. 2013; Brin et al. 2009; Siitonen et al. 2000; Similä et al. 2003).

1.4. Indicateurs retenus

Pour finir, parmi les indicateurs indirects de biodiversité liés au bois mort, nous avons décidé de retenir :

- Le volume de bois mort
- La diversité du bois mort (espèces × positions × stades de décomposition × dimensions)
- La densité de gros - très gros bois morts debout (en plus de celle de bois vivants)

2. La modélisation du bois mort dans les modèles de dynamique forestière

Les modèles de bois mort sont très peu documentés dans les études analysant les compromis entre SE – notamment celles citées en introduction –, les auteurs faisant généralement simplement référence à l'indicateur utilisé : abondance de bois mort grossier (Duncker et al. 2012), densité d'arbres morts debout (Seidl et al. 2007b) ou biomasse de bois mort (Temperli et al. 2012). Il faut en fait s'intéresser à des études dédiées à la modélisation du bois mort (*e.g.* Holeksa et al. (2008); Ranius et al. (2003); Vanderwel et al. (2006)) pour avoir un aperçu des différentes approches mises en place pour tracer et traiter les arbres morts dans les modèles. Or l'approche utilisée peut fortement varier d'une étude à l'autre, en fonction des hypothèses de modélisation et données disponibles, et ces choix peuvent avoir des répercussions fortes sur les valeurs des indicateurs de bois mort.

La manière la plus simple de suivre le bois mort est d'instaurer un simple traçage et comptage du volume des arbres morts. Bien que cette méthode permette de calculer le flux annuel du volume de bois mort, elle ne permet pas d'estimer le volume de bois mort présent à un instant t dans le peuplement, $V(t)$. Ce calcul nécessite en effet de modéliser la réduction du volume associée au processus de décomposition, et/ou *a minima* leur disparition après un certain temps (sortie du système).

2.1. Approches centrées sur le temps de résidence

Certains modèles abordent cette question par une approche centrée sur le temps de résidence des pièces de bois mort, qui contrôle leur sortie du système. C'est par exemple le cas du modèle développé par Ranius et al. (2003) pour étudier l'effet de la gestion sur les peuplements d'épicéas en Suède. Les auteurs utilisent en effet des données de datations des pièces de bois morts pour estimer leur temps de résidence et donc leur date de sortie du système. Cette approche ne tient toutefois pas compte de la réduction du volume associée au processus de décomposition et surestime de fait les volumes des arbres morts des classes de décomposition avancées (Ranius et al. 2003). Un second modèle, développé cette fois-ci pour prédire les volumes de bois mort dans les forêts subnaturelles (Ranius et al. 2004), surmonte cette limitation en réduisant arbitrairement le volume des pièces de bois mort en fonction du temps, sous l'hypothèse que le volume d'une pièce de bois mort est égal à 100% de son volume initial pendant le premier quart de son temps de résidence, diminue à 80% au second quart et à 60% lorsque la moitié de son temps de résidence est écoulé. On notera toutefois qu'en plus de reposer sur des paliers et pourcentages de réduction arbitraires, ce système implique une réduction irrégulière du volume (par « seuils »), contrairement à ce qui est généralement admis dans la plupart des études portant sur le processus de décomposition du bois mort (voir ci-dessous).

2.2. Approches centrées sur les taux annuels de décomposition

De nombreux modèles de décomposition du bois mort reposent sur l'hypothèse d'un taux annuel de réduction du volume et/ou de la biomasse (voir par exemple (Hynynen et al. 2005)), le temps de résidence étant alors constaté *a posteriori*. Ces taux annuels sont généralement supposés constants (sauf (Makinen et al. 2006)), et sont issus d'études de suivi du processus de décomposition du bois mort en forêt, dont la plupart des références européennes concernent les milieux boréaux (Harmon et al. 2000; Holeksa et al. 2008; Lohmus et al. 2013; Naesset 1999; Palviainen et al. 2004; Rock et al. 2008; Vavrova et al. 2009). Bien que ces approches permettent de modéliser la réduction du volume et/ou de la masse de bois mort de manière continue – et donc cohérente – dans le temps, ils ne permettent pas de connaître le stade de décomposition d'une pièce de bois mort donnée à t , et il n'existe pas – à notre connaissance – d'étude faisant directement le lien entre taux et classes de décomposition.

2.3. Modélisation avec information sur l'état de décomposition

Les classifications des stades de décomposition du bois mort sont de plus en plus utilisées dans les études de suivi de la biodiversité, d'une part parce que le stade de décomposition influence fortement les communautés d'organismes associés au bois mort (Gossner et al. 2013; Müller et al. 2008), d'autre part parce que ces classifications, fondées sur la description qualitative des pièces de bois mort, permettent une caractérisation rapide et peu coûteuse de l'état du bois mort (contrairement à des mesures de cernes ou de densité). La prédiction des stades de décomposition du bois mort présents dans un peuplement forestier à une date t est donc un enjeu fort des modèles de bois mort (Holeksa et al. 2008; Kruys et al. 2002; Vanderwel et al. 2006).

Une première possibilité consiste à utiliser des données de datations des pièces de bois morts pour estimer les temps de résidence par classe de décomposition, et ainsi prédire le stade de décomposition d'une pièce donnée en fonction de la date de sa mort (voir par exemple Ranius et al. (2003)). Ce type d'approche dendrochronologique comporte toutefois un certain nombre de limites. En effet, il est très difficile de dater une pièce de bois mort ayant un stade de décomposition avancé, et ces études tendent donc naturellement à sous-échantillonner les derniers stades de décomposition (Kruys et al. 2002). De plus, ce type d'approche tend également à préférer les arbres ayant leurs cernes extérieurs bien conservés et donc à sur-échantillonner les arbres ayant une vitesse de décomposition lente (Holeksa et al. 2008), ce qui est encore plus marqué dans les stades de décomposition avancés et amplifié par le faible nombre d'échantillons. Face à ces limites, certains auteurs ont utilisé une approche fondée non plus sur la prédiction de l'état de décomposition en fonction l'âge des pièces de bois mort, mais sur l'estimation de leur probabilité de transition entre classes de décomposition sur une période donnée (Holeksa et al. 2008; Vanderwel et al. 2006).

2.4. Facteurs influant sur la décomposition du bois mort

Enfin, de nombreux facteurs influent sur la vitesse de décomposition du bois mort. En effet, bien que la plupart des études des taux de décomposition du bois mort citées précédemment portent sur les milieux boréaux, leur comparaison révèle une forte variabilité entre sites (Tableau 10). Cette variabilité semble en premier lieu liée aux conditions climatiques, avec un fort gradient nord-sud lié à la diminution du taux de dégradation avec la latitude. Les taux de dégradation varient également en fonction de la taille des pièces de bois mort suivies. La seule étude comparant les taux de décomposition des débris fins (FWD, « Fine Woody Debris ») et grossiers (« *Coarse Woody Debris* », CWD) mesurés sur un même site révèle que, contrairement à leurs attentes, la vitesse de décomposition est plus lente pour les débris fins. Les auteurs expliquent toutefois ces résultats par une différence de traitement des pièces : la vitesse de décomposition des débris fins aurait été ralentie par la présence de branches fines empêchant le contact avec le sol, tandis que les pièces de plus gros diamètres ont été ébranchées et que le meilleur contact avec le sol (et donc la faune saproxylique) a favorisé une décomposition plus rapide. Bien que liés à des sites différents, la comparaison des taux de décomposition estimés par les autres études (Tableau 10) tendrait au contraire à confirmer l'hypothèse d'une décomposition plus lente des pièces de plus gros diamètres. Ces résultats sont confirmés par l'étude d'Holeksa et al. (2008), qui analysent l'effet du diamètre sur la décomposition de débris grossiers et observent une diminution de la vitesse de décomposition avec le diamètre.

D'après la littérature, on observe ainsi des temps de résidence de 50 ans environ, variant selon le diamètre et le site : en Europe centrale, Holeksa et al. (2008) prédisent des temps de résidence de 47, 49 et 63 ans pour les petits ($d < 23\text{cm}$) moyens (23-35cm) et gros ($d > 35\text{cm}$) billons d'épicéas (arbres morts couchés, « *logs* » en anglais) ; en Scandinavie, Ranius et al. (2004) ont observé des temps de résidence de respectivement 60 ans, 80 et 120 ans pour l'épicéa du sud, centre et nord de la Suède. Enfin, le bois mort est également affecté par des facteurs encore très peu étudiés ou du moins peu modélisés, tels que les perturbations naturelles (ex. feux de forêts) ou anthropiques (ex. destruction du bois mort lors de l'exploitation ; voir par exemple (Ranius et al. 2003)), ou encore des facteurs biotiques comme les communautés de champignons et d'insectes saproxyliques colonisant le bois mort.

Référence	Zone géographique	Dimensions	Essence	Taux annuel de réduction	
				Volume	Masse
Rock et al. (2008)	Méta-analyse sur toute l'Europe	<i>CWD</i>	Epicéa		0.052
Harmon et al. (2000)	Boréal (Russie)	<i>CWD</i>	Epicéa Pin sylv.	0.024 ^(a) 0.017 ^(a)	0.048 ^(a) 0.036 ^(a)
Holeksa et al. (2008)	Montagnes Europe Centrale (Carpatés)	<i>CWD</i> D < 23 cm	Epicéa	0.027	
Naesset (1999)	Boréal (Norvège Sud)	<i>FWD</i> d ≤ 10 cm <i>CWD</i>	Epicéa		0.0275 Entre 0.0342 et 0.0435
Palviainen et al. (2004)	Boréal (Finlande)	<i>FWD</i>			
		Branches (d ≤ 1 cm)	Epicéa Pin sylv.		0.077 ^(b) 0.100 ^(b)
		Racines fines (d ≤ 2mm)	Epicéa Pin sylv.		0.100 0.177
Vavrova et al. (2009)	Boréal (Finlande Nord)				0.096
	Boréal (Finlande Sud)	<i>FWD</i>	Pin sylv.		0.140
	Hémi-boréal (Estonie)				0.159 ^(b)
Lohmus et al. (2013)	Hémi-boréal (Estonie)	<i>FWD</i>	Epicéa	0.066*	
Taux retenus	(Hémi-boréal)	<i>FWD</i>	Epicéa	0.066	[0.132 **]

Tableau 10: Taux de décomposition annuels du volume et de la masse relevés dans des études Européennes.

Ce tableau rassemble des taux de décomposition des débris fins (*FWD*) et grossiers (*CWD*) trouvés dans la littérature, définis comme des taux de réduction annuelle du volume et de la masse.

* Valeur moyenne observée par Lohmus et al. (2013) sur l'ensemble des types de forêt et des classe de diamètre.

** Valeur extrapolée en utilisant le rapport du taux réduction de la masse sur le taux de réduction du volume, qui est proche de 2 d'après les valeurs indiquées par ^(a) et issues de l'étude d'Harmon et al. (2000) ($0.066 \times 2 = 0.132$). Cette valeur est, de plus, assez proche de celle obtenue en utilisant le rapport des taux entre espèces (pin sylvestre et épicéa) établi en boréal et en l'appliquant en hémi-boréal, grâce au produit en croix des taux indiqués par ^(b) ($0.077 \times 0.159 / 0.100 = 0.122$).

IV. Implémentation d'un compartiment bois mort dans Samsara2

Aucun stockage des arbres morts n'était implémenté dans les versions précédentes de Samsara2 : les arbres étaient simplement stockés sous un statut « *dead* » l'année de leur mort puis disparaissaient l'année suivante. Il était donc nécessaire de créer un compartiment pour les stocker et d'implémenter un modèle de décomposition du bois mort. Enfin, il semblait judicieux de séparer les débris fins²⁷ (*FWD*, « *Fine Woody Debris* ») des débris grossiers (*CWD*, « *Coarse Woody Debris* »), les premiers étant alimentés à la fois par les arbres morts et par les résidus d'exploitation (branches, petites tiges).

1. Identification d'un modèle de bois mort dans la littérature

Le développement d'un modèle de bois mort étant trop ambitieux pour être réalisé dans le cadre de cette thèse, une recherche bibliographique a été menée afin d'identifier – si possible – un modèle de décomposition du bois mort :

- intégrant explicitement le processus de transition entre stades de décomposition
- intégrant la réduction du volume (et si possible de masse) associée à la décomposition
- calibré pour des conditions écologiques et des essences proches de celles de notre étude

Aucun modèle de décomposition du bois de sapin n'a été identifié lors de cette étude bibliographique, et la plupart des modèles publiés sur l'épicéa ont été développés en forêt boréale scandinave (Aakala 2010; Kruys et al. 2002; Makinen et al. 2006; Ranius et al. 2003). De plus, aucun de ces modèles ne remplissait l'ensemble des conditions : Makinen et al. (2006) ne modélisent pas la transition entre classes de décomposition, tandis que Ranius et al. (2003) modélisent la transition entre classes mais ne modélisent pas la réduction du volume, et que le dernier modèle ne tenait pas compte des classes de décomposition avancées (Aakala 2010; Kruys et al. 2002). Au final, une seule publication répondait à l'ensemble de ces critères: Holeksa J., T. Zielonka and M. Zywiec (2008). Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland. *Can. J. For. Res.* 38(3): 415-428.

Holeksa et al. (2008) ont en effet suivi la décomposition du bois mort d'épicéa dans les montagnes d'Europe Centrale (Carpathes) sur 10 ans. Ils proposent ainsi un modèle de décomposition du bois mort au sol, fondé sur une matrice de transition entre classes de décomposition, à laquelle est associée une matrice de coefficients de réduction du volume associés aux différentes transitions entre classes possibles. Enfin, cet article donne également des informations sur la proportion de bois mort debout dans les différentes classes de décomposition et leur taux de chute, ce qui peut être intégré au modèle de bois mort au sol pour élaborer un modèle complet de stockage et décomposition du bois mort.

²⁷ Les débris fins désignent les pièces de bois de faible diamètre, à savoir les branches et portions de tiges de moins de 7cm de diamètre. Les débris grossiers incluent donc toutes les pièces de diamètre ≥ 7 cm.

2. Description générale du compartiment bois mort implémenté dans Samsara2

Un compartiment bois mort a été créé dans Samsara2, afin de stocker les arbres morts (Figure 14). Il comprend deux sous-compartiments : un pour le bois mort grossier (*CWD*, « *Coarse Woody Debris* »), et un pour le bois mort fin (*FWD*, « *Fine Woody Debris* »).

Le sous-compartiment *CWD* contient les arbres morts (mort naturelle) ou coupés mais non récoltés. Ces arbres sont stockés sous forme de « *Decayed Tree* » de volume et masse initiaux (à la date de mort) égal à :

$$V_{ini} = V_{stem7}$$
$$M_{ini} = V_{ini} \times D$$

Avec V_{stem7} le volume de la tige entière jusqu'à un diamètre de 7cm (sans les branches) et D la densité du bois en tonnes de matière sèche par mètre cube de bois (les valeurs utilisées sont celle définies par l'IPCC (2006): $D = 0.41 \text{ t.m}^{-3}$ pour l'épicéa et $D = 0.40 \text{ t.m}^{-3}$ pour le sapin).

La position affectée aux « *Decayed Trees* » dépend de leur origine : les arbres coupés mais non récoltés sont couchés (« *logs* »), tandis que les arbres morts de manière naturelle sont d'abord considérés comme étant debout (« *snags* ») et ont ensuite une probabilité annuelle de tomber (« *Annual snag falling probability* »).

Le reste de l'arbre (branches et tige $dbh < 7\text{cm}$) rejoint le sous-compartiment *FWD*, auquel on ajoute donc des « *input* » de volume et de masse correspondant à :

$$V_{input} = V_{tot} - V_{stem7}$$
$$M_{input} = V_{input} \times D$$

Avec V_{tot} , le volume total de l'arbre (tige et branches). Les rémanents d'exploitation (branches et tige $d < 7 \text{ cm}$ des arbres coupés et récoltés) sont ajoutés au sous-compartiment *FWD* de la même manière. Ce sous-compartiment est donc caractérisé par un « pool de volume » et un « pool de masse » agrégeant l'ensemble des tiges et branches stockées dans le compartiment bois mort.

En plus d'ajouter des pièces de bois mort aux sous-compartiments *CWD* et *FWD*, le processus de coupe affecte également le sous-compartiment *CWD* en permettant la récolte d'une partie des arbres fraîchement morts²⁸ (stockés dans « *freshDead* » et la classe I.1). Cette option vise à simuler la récolte annuelle des arbres morts ou déperissant, telle que pratiquée sur le terrain, mais en regroupant tous les prélèvements en fin de décade, afin d'effectuer l'ensemble des opérations de coupe en une seule fois.

Le processus de décomposition du bois mort dépend du sous-compartiment considéré. Le modèle de décomposition du bois mort fin (*FWD*) est un modèle simple, uniquement basé sur la dégradation annuelle

²⁸ Note technique – développement dans Capsis4 : les « *decayed trees* » récoltés sont désormais retirés du compartiment bois mort et replacés dans le *Stand* (sous forme de *Samsa2Tree*) avec un statut « *deadCut* » (au lieu de « *cut* »), afin d'éviter de comptabiliser leurs rémanents une deuxième fois (lors de la récupération des rémanents de tous les arbres « *cut* »).

des « pools » de volume et de masse du sous-compartiment *FWD* (« *Annual decomposition rate* »). Ces deux variables subissent un taux de dégradation annuel. Le modèle de décomposition du bois mort grossier (*CWD*) est un modèle adapté de celui de Holeska et al. (2008). Il simule la transition individuelle des pièces de bois mort entre les classes de décomposition (« *10 year transition process between decay class* ») et la réduction de leur volume, en fonction de leur position, de leur état de décomposition et de leur diamètre. La masse des pièces de bois mort est également recalculée, à partir du volume et de la densité du bois, qui dépend du stade de décomposition.

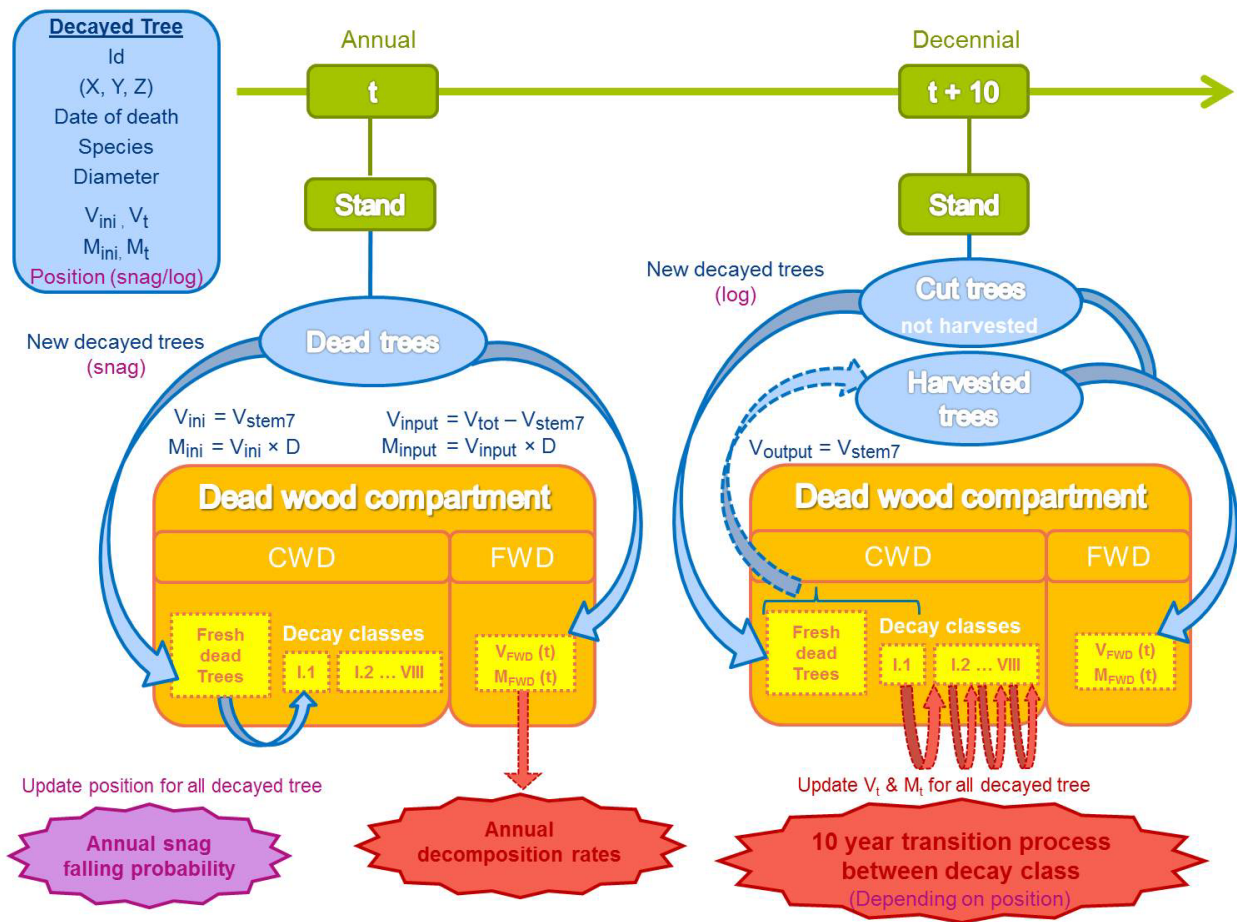


Figure 14 : Implémentation du compartiment bois mort dans Samsara2.

Ce schéma décrit la structure du compartiment bois mort et de ses deux sous-compartiments. Le compartiment *CWD* (« *Coarse Woody Debris* ») contient la tige principale des arbres (jusqu'à 7 cm de diamètre) et le compartiment *FWD* (« *Fine Woody Debris* ») contient leurs branches et tiges fines (diamètre < 7cm). Plusieurs processus affectent le compartiment et son fonctionnement général est illustré avec le suivi des flux de volume et de masse (entrées, sorties et décomposition).

3. Description et implémentation du modèle de décomposition pour le compartiment FWD

Simuler les débris fins de la même manière que les débris grossier aurait nécessité d'individualiser les différentes pièces (ou différents input) et de modéliser leur transition entre les classes de diamètre, ainsi que la réduction de volume et de masse associée au processus de décomposition. Or aucun modèle de transition des débris fins entre classes de décomposition n'a été identifié dans la littérature. La plupart des études indiquent uniquement des taux annuels de dégradation du volume et/ou de la masse, dont une liste non exhaustive est proposée dans le [Tableau 10](#). On remarque que les vitesses de dégradation dépendent du contexte écologique, avec un net gradient Nord-Sud (taux plus faibles en boréal qu'en héli-boréal). On remarque également que les taux de décomposition semblent deux fois plus élevés pour les débris fins que pour les débris grossiers (pour la masse : 0.07-0.16 contre 0.03-0.05, respectivement), ce qui justifie d'autant plus la nécessité de modéliser séparément la décomposition des deux sous-compartiments *CWD* et *FWD*. Seule l'étude de Naesset (1999) contredit ce constat, avec un taux de dégradation des débris fins (branches du houppier) plus faible que celui des débris grossiers, ce que l'auteur explique par le fait que les branches fines et les aiguilles empêchent dans un premier temps le contact entre le sol et les grosses sections des branches, retardant ainsi le début de la décomposition.

L'option retenue pour le modèle de décomposition du sous-compartiment *FWD* repose donc sur la dégradation annuelle du « pool » de volume et du « pool » de masse, mais le choix des taux à appliquer a toutefois posé problème. Tout d'abord, aucune étude ne propose les deux taux à la fois, Lohmus et al. (2013) étant la seule étude à présenter un taux de réduction du volume pour les débris fins. Ensuite, aucun taux de décomposition n'a été identifié pour les forêts tempérées de montagne, et les taux de réduction de la masse proposés pour l'épicéa en Boréal sont très faibles (Naesset 1999) ou concernent de très petites pièces (Palviainen et al. 2004). Restent alors les valeurs observées en héli-boréal, dont les conditions écologiques sont plus proches. Si le taux de réduction du volume proposé par Lohmus et al. (2013) est valable pour l'épicéa, la seule étude proposant un taux de réduction de la masse en héli-boréal concerne le Pin sylvestre (Vavrova et al. 2009). La valeur retenue pour le taux de réduction de la masse ([Tableau 10](#)) a finalement été extrapolée à partir des valeurs observées dans la littérature, en utilisant deux méthodes concordantes (voir commentaires du [Tableau 10](#)).

Ainsi, à chaque date, le pool de volume est égal à :

$$V_{(t)} = V_{(t-1)} \times (1 - k_V) + \sum_{i=0}^n V_{input_i}$$

Avec k_V , le taux annuel de réduction du volume (= 0.066), et V_{input_i} , le volume de rémanents de chaque arbre i (fraichement mort ou coupé). Soit :

$$V_{(t)} = V_{(t-1)} \times (1 - k_V) + \sum_{i=0}^n (V_{tot_i} - V_{stem7_i})$$

Avec V_{tot_i} , le volume total de l'arbre i (tige et branches) et V_{stem7_i} , le volume de la tige entière jusqu'à un diamètre de 7 cm.

De même, le pool de masse est égal à :

$$M_{(t)} = M_{(t-1)} \times (1 - k_M) + \sum_{i=0}^n M_{input_i}$$

Avec k_M , le taux annuel de réduction de la masse (= 0.132), et M_{input_i} , la masse correspondant au produit du volume de rémanents de chaque arbre i (fraichement mort ou coupé) par le densité du bois D ($D = 0.41 \text{ t.m}^{-3}$ pour l'épicéa et $D = 0.40 \text{ t.m}^{-3}$ pour le sapin, tel que défini par l'IPCC (2006)). Soit :

$$M_{(t)} = M_{(t-1)} \times (1 - k_M) + D \times \sum_{i=0}^n (V_{tot_i} - V_{stem7_i})$$

4. Description et implémentation du modèle de décomposition pour le compartiment CWD

Cette partie décrit le modèle publié par Holeksa et al. (2008), les corrections ou adaptations effectuées et son implémentation dans le modèle Samsara2, sous la plateforme de simulation Capsis4.

4.1. Site d'étude et données de calibration

Le modèle de Holeksa et al. (2008) a été calibré à partir de données récoltées à Babia Góra, une vieille forêt d'épicéas non gérée (abandon de la gestion depuis 70 ans) située dans les montagnes des Carpates. Les conditions écologiques de cette forêt sont relativement proches de celles rencontrées dans les Alpes du Nord, comme le montre la comparaison avec la forêt de Queige, qui est le site de référence de notre étude (Tableau 11). On notera toutefois que bien que l'altitude et l'exposition soient similaires, les conditions sont légèrement plus froides et moins humides qu'à Queige.

		Babia Góra	Queige
Situation géographique		Europe centrale	Europe de l'ouest
Massif		Carpates	Alpes
Étage		Montagnard-subalpin	Montagnard-subalpin
Altitude	Forêt	1150-1400m	760-1870m, moyenne 1400m
	Parcelle(s) considérée(s)	1190-1300	1100-1550m, moyenne 1350
Exposition		Nord/Nord-Est	Nord-Ouest à Nord-Est
Pente	Moyenne	5 à 15°	25 à 35°, 26° en moyenne
	Extrêmes	max 35°	min 13°, max 34°
Températures		2-4°C	Température moyenne 5.9°C
Précipitations		1500 mm	1763 mm
Nombre de mois sans neige		7 mois	4 à 7 mois

Tableau 11 : Comparaison des conditions écologiques de calibration (Babia Gora) et d'utilisation (Queige) du modèle de décomposition du bois mort (d'après Holeksa et al. 2008).

Tableau 12 : Caractéristiques dendrométriques de la forêt de Babia Góra (Holeksa et al. 2008).

Stand variables	1993	2003
Number of trees with DBH \geq 10 cm (no. \cdot ha $^{-1}$)*	261	237
Basal area (m 2 ·ha $^{-1}$)*	37	36
Volume of living trees (m 3 ·ha $^{-1}$)*	484	476
Number of snags (no. \cdot ha $^{-1}$) [†]	82	82
Volume of snags (m 3 ·ha $^{-1}$) [†]	56	65
Number of logs (no. \cdot ha $^{-1}$) [†]	117	159
Volume of logs (m 3 ·ha $^{-1}$) [†]	77	107

Note: Diameter at breast height, DBH.

*Living trees were measured in 100 circular plots of 0.01 ha.

[†]Coarse woody debris (CWD) was measured over the whole 14.4 ha study area.

Une placette de près de 15 ha a été délimitée en 1993 et des mesures dendrométriques ont été faites pour estimer l'état du peuplement et les caractéristiques des arbres morts. La placette a ensuite été ré-inventoriée dix ans plus tard (2003). La forêt de Babia Góra est moyennement dense (Tableau 12), avec une surface terrière inférieure à 40 m²/ha, mais comporte une quantité élevée de bois mort (volume total de 140 m³/ha en 1993, 170 m³/ha en 2003), qui présente l'avantage de ne plus avoir été affecté par les activités humaines (exploitation forestière notamment) depuis 70 ans.

Lors de ces deux inventaires successifs, l'ensemble des arbres morts debout (« snags ») et au sol (« logs ») ont été identifiés, cartographiés et mesurés, afin de déterminer leur diamètre, volume et état de décomposition (Tableau 13). Des mesures dendrochronologiques ont également été effectuées sur un échantillon d'arbres morts de chaque classe de décomposition, afin de déterminer le temps écoulé depuis leur mort (afin de valider le modèle de décomposition *a posteriori*). La comparaison des deux inventaires, a ainsi permis de suivre l'évolution des arbres morts dans la placette, qui se traduit à la fois par la transition des arbres dans les classes de décomposition successives et par la réduction de leur volume. Le suivi des arbres morts debout a également permis d'estimer leur taux de chute et d'observer que leur vitesse de décomposition était sensiblement plus lente que celle des billons au sol.

Tableau 13 : Classes de décomposition définies par Holeksa et al. (2008).

Decay class	Definition
I	Trunk round, smooth, and hard, covered mostly with bark; small twigs <5 mm in diameter present; divided into sub-classes I.1 and I.2 according to the presence of small twigs of the highest branching order (<2 mm in diameter)
II	Trunk round and smooth with the surface buckling under finger pressure; bark, if present, tears off underneath
II	Trunk round and covered with crevices several mm deep; bark occasionally present on the upper surface
IV	Trunk round and covered with crevices about 1 cm deep; stubs of several cm thickness present; small remnants of bark can be present
V	Trunk round and covered with crevices several cm deep; coarse pieces of wood lost underneath; remnants of branches mostly absent; bark absent
VI	Coarse pieces of wood lost from sides and trunk outline deformed; core hard
VII	Trunk flattened, outline deformed but the size can be determined, and only small fragments of hard wood present
VIII	Wood totally soft with outline and size of trunk difficult to determine

4.2. Modèle de décomposition du bois mort au sol

À partir de ces observations, les auteurs ont élaboré un modèle matriciel indiquant les probabilités de transition entre classes de décomposition pour le bois mort au sol, en fonction de la classe d'origine et du diamètre des billons (Tableau 14). Ils ont également estimé les coefficients de réduction du volume associés à ces transitions entre classes (Tableau 15). Enfin, ils ont modélisé la réduction de la masse d'après les coefficients de réduction établis par Naesset (1999), présentés dans le Tableau 16. La Figure 15 présente les résultats de simulation obtenus par Holeksa et al. (2008) et illustre ainsi les différents processus modélisés. Ainsi, d'après leur modèle, le temps de résidence moyen (ou temps de demi-vie, correspondant à une réduction de 50% de la valeur originale) des petits, moyens et gros billons est respectivement de 47, 49 et 63 ans pour le volume et 34, 41 et 41 ans pour la masse.

Les différents éléments du modèle ont été implémentés sous Samsara2, afin de simuler la décomposition des arbres morts tombés au sol, avec quelques modifications. Pour commencer, les arbres morts sont considérés d'un seul tenant dans Samsara2 (tige principale jusqu'à $d=7$ cm), tandis qu'Holeksa et al. (2008) ont modélisé la décomposition de billons, c'est-à-dire des sections de tige. Ensuite, Holeksa et al. (2008) ont observé que les arbres entrant dans la classe de décomposition I.1 étaient âgés de 0 à 8 ans et ont donc fait l'hypothèse, dans leur modèle, que les arbres restaient « frais » pendant une durée moyenne de 4 ans. Cette hypothèse a toutefois soulevé de nombreuses remarques lors de la présentation du modèle au « séminaire bois mort » organisé au centre Irstea de Nogent-sur-Vernisson (27-28/11/2012). Certains spécialistes²⁹ du bois mort présents à ce séminaire ont en effet jugé que ce délai de 4 ans était trop long par rapport à ce qu'ils observent généralement sur le terrain. De plus, ce délais semble redondant avec le fait que les arbres sont d'abord stockés dans une première classe de décomposition correspondant à du bois « peu dégradé » (classe I.1, cf Tableau 13), et ce pour une période allant de 1 à 10 ans (puisque le processus de transition n'est appliqué que tous les 10 ans). Nous avons donc finalement raccourci ce délai de 4 à 1 an, afin de simuler une entrée en décomposition l'année suivant la mort des arbres. Enfin, une dernière modification concerne les coefficients de réduction du volume, qui ont été modifiés de manière à tenir compte de l'aplatissement des billons (Tableau 15, Figure 16) -non pris en compte dans le modèle d'Holeksa et al. (2008).

²⁹ Notamment Christophe Bouget, Laurent Larrieu, Frédéric Gosselin, Antoine Brin...

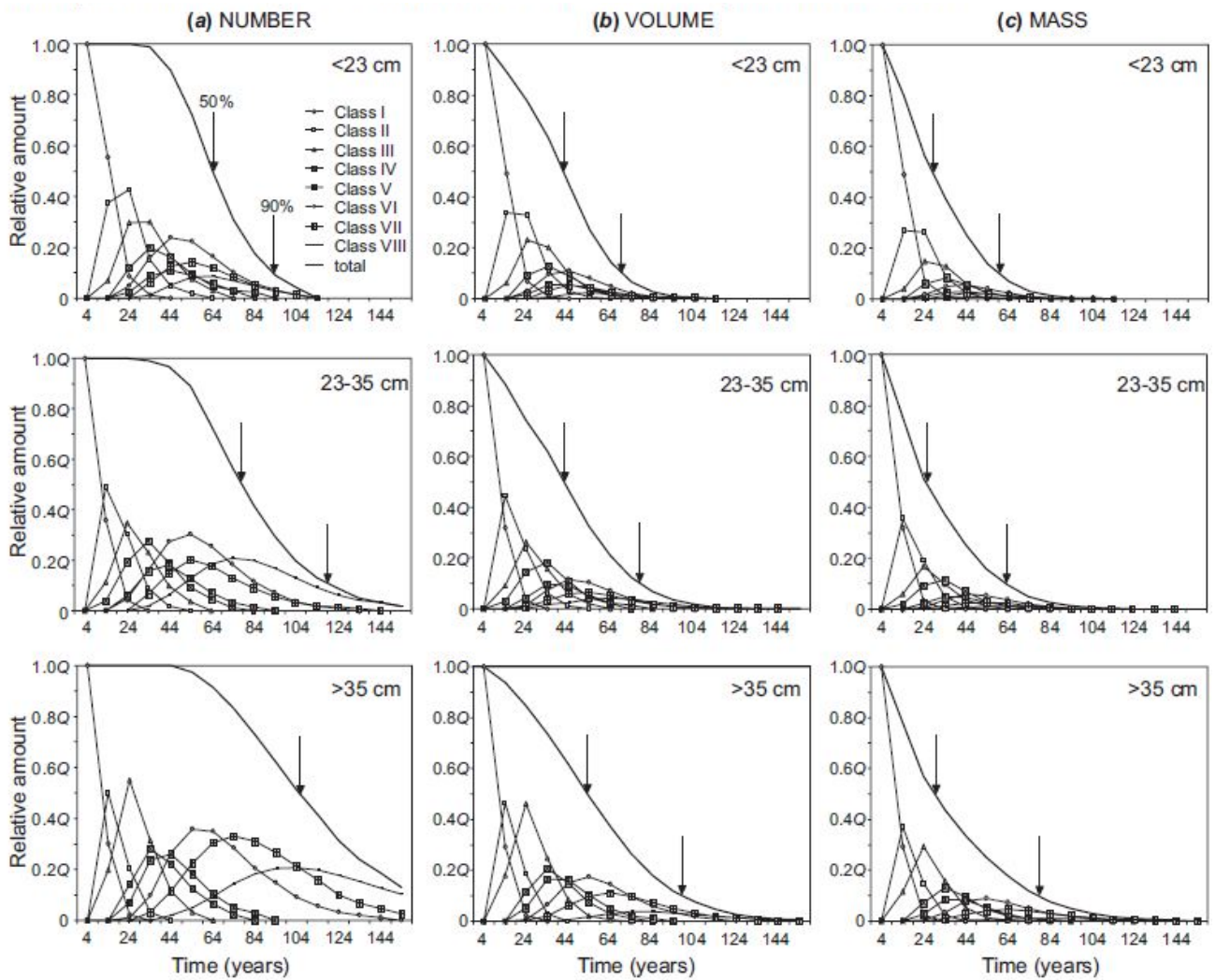


Figure 15 : Décomposition des pièces de bois mort simulée par Holeksa et al. (2008) à partir de leur modèle.

Ces neuf graphiques présentent l'évolution (par rapport à la quantité initiale Q) du nombre (a), du volume (b) et de la masse (c) des pièces de bois mort, en fonction du diamètre. Les différentes lignes présentent les quantités totales et détaillées par classe de décomposition. Les flèches indiquent la perte de 50% et 90% de la quantité initiale.

4.2.1. Modèle de transition entre classes de décomposition

Le tableau ci-dessous présente le modèle matriciel de transition entre classes de décomposition proposé par Holeksa et al. (2008), d'après leurs observations faites en 1993 et 2003. Cette matrice indique les probabilités décennales de transition d'une classe à l'autre, en fonction de la classe d'origine et du diamètre des arbres morts couchés.

Decay classes in 1993	Decay classes in 2003										Number of logs measured in 1993
	I.1	I.2	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Vanished	
I.1		0.56	0.38	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	72
		0.36	0.49	0.11	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	53
		0.30	0.50	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	66
I.2		0.15	0.61	0.19	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	84
		0.12	0.57	0.30	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	60
		0.08	0.52	0.38	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	64
II			0.24	0.45	0.20	0.05	0.07	0.00	0.00	0.00	85
			0.20	0.43	0.26	0.06	0.06	0.00	0.00	0.00	54
			0.10	0.76	0.12	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	42
III				0.32	0.26	0.11	0.21	0.10	0.00	0.00	72
				0.26	0.44	0.17	0.09	0.04	0.00	0.00	54
				0.27	0.37	0.29	0.04	0.02	0.00	0.00	51
IV					0.25	0.23	0.35	0.13	0.04	0.00	110
					0.23	0.36	0.28	0.12	0.02	0.00	130
					0.36	0.38	0.24	0.02	0.00	0.00	102
V					0.28	0.48	0.11	0.04	0.09	0.00	46
					0.24	0.54	0.19	0.03	0.00	0.00	72
					0.25	0.53	0.20	0.02	0.00	0.00	60
VI						0.32	0.34	0.13	0.21	0.00	38
						0.52	0.32	0.10	0.05	0.00	77
						0.61	0.36	0.01	0.01	0.00	72
VII							0.11	0.29	0.61	0.00	28
							0.36	0.40	0.23	0.00	47
							0.60	0.23	0.17	0.00	30
VIII								0.10	0.90	0.00	10
								0.52	0.48	0.00	31
								0.70	0.30	0.00	27

Tableau 14: Matrice de transition décennale entre classes de décomposition pour les billons (Holeksa et al. 2008).

Cette matrice indique les probabilités décennales ($\Delta t = 10$ ans) de transition d'une classe de décomposition à l'autre, pour les billons (« logs » en anglais), en fonction de leur classe d'origine (pas de temps précédent) et de leur diamètre maximal (1 ligne par catégorie : <23 cm, 23-35 cm ou >35 cm).

Implémentation dans Samsara2 :

Une probabilité p est tirée aléatoirement dans $[0,1]$ pour chaque arbre, puis comparée successivement aux probabilités de rester dans la classe actuelle (c), de passer dans les classes suivantes ($c+1$ puis $c+2...$), ou de sortir du système, telles que définies par la matrice. Les arbres sont considérés entiers (ils ne sont pas séparés en billons), et l'affectation à une classe de diamètre se fait à partir du diamètre à hauteur de poitrine (diamètre maximal du billon dans l'étude).

Illustration :

Soit un arbre de diamètre 20 cm dont le stade de décomposition à t est I.2. Les probabilités de transition de cet arbre sont définies à la quatrième ligne (classe d'origine I.2, deuxième catégorie de diamètre). A $t+10$, cet arbre aura 15% de chance de rester dans la classe I.2, 61% de chance de passer dans la classe suivante (II), 19% de chance de passer directement à la classe III et seulement 5% d'atteindre la classe IV. Disons que le tirage aléatoire donne $p = 0.65$. L'arbre ne reste pas dans la classe I.2 (car $p > 0.15$) mais passe dans la classe II, car p est inférieur à la somme des probabilités des classes I.2 et II ($p \leq 0.76 = 0.15 + 0.61$). Une valeur de p comprise entre 0.76 et 0.95 ($=0.15 + 0.61 + 0.19$) lui aurait permis de passer directement dans la classe III, et $p > 0.95$ l'aurait fait passer dans la classe IV (on retrouve la probabilité de 5%).

4.2.2. Réduction du volume

Le tableau ci-dessous présente le modèle matriciel de réduction du volume proposé par Holeksa et al. (2008), et établi d'après leurs observations faites en 1993 et 2003. Il indique le coefficient de réduction du volume associé à la transition entre classes de décomposition, en fonction du diamètre de l'arbre. Des corrections ont été apportées et sont détaillées ci-après.

Decay classes in 1993	Decay classes in 2003								
	I.1	I.2	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
I.1		0.88 0.89	0.90 0.90	0.90 0.80					
I.2		0.96 0.89 0.86	0.93 0.86	0.92 0.81	0.88 0.81				
II		0.98	0.95 0.90 0.91	0.90 0.88 0.87	0.90 0.87 0.87	0.87 0.87	0.87 0.87	0.87 0.87	
III			0.93	0.90 0.82 0.89	0.87 0.80 0.88	0.87 0.79 0.87	0.87 0.80 0.83	0.83 0.80 0.83	0.83 0.80 0.83
IV				0.91	0.87 0.82 0.78 0.87	0.83 0.77 0.77 0.86	0.83 0.68 0.79 0.83	0.83 0.70 0.76 0.83	0.83 0.70 0.76 0.83
V					0.87	0.86 0.70 0.70	0.83 0.71 0.70	0.81 0.63 0.66	0.81 0.63 0.66
VI						0.82	0.83 0.66 0.70	0.81 0.60 0.72	0.81 0.60 0.72
VII							0.77	0.77 0.62 0.67	0.77 0.62 0.69
VIII								0.73	0.65
									0.62 0.72 0.75

Tableau 15: Matrice des coefficients de réduction du volume (CRV), modifiée d'après Holeksa et al. (2008).

Cette matrice indique le coefficient de réduction du volume associé à chaque transition d'une classe d'origine i (ligne) à une classe de destination j (colonne), en fonction du diamètre (maximal) du billon (1 ligne par catégorie : < 23 cm, 23-35 cm ou > 35 cm). Les cases grisées indiquent les cas pour lesquels les coefficients ne pouvaient pas être estimés à cause du trop faible d'observations. Les valeurs ont alors été extrapolées par les auteurs à partir du cas précédent, c'est-à-dire en utilisant une valeur identique à celle de la case voisine (à gauche).

Modifications apportées: un oubli a été corrigé (0.87) et un coefficient de réduction supplémentaire ($k = 0.64$) a été ajouté pour tenir compte de la déformation du billon à partir de la classe VI. Ce coefficient est appliqué une, deux ou trois fois selon le nombre de classes sautées par le billon (voir explication ci-après).

Implémentation dans Samsara2 :

A chaque fois que le processus de transition entre classes est simulé pour un arbre, son volume est recalculé comme suit :

$$V(t)_j = V(t - 10)_i \times CRV_{ijk}$$

CRV_{ij} étant le coefficient de réduction du volume correspondant à la transition de la classe i à la classe j, pour un arbre appartenant à la catégorie de diamètre k (d'après son diamètre à hauteur de poitrine).

Illustration :

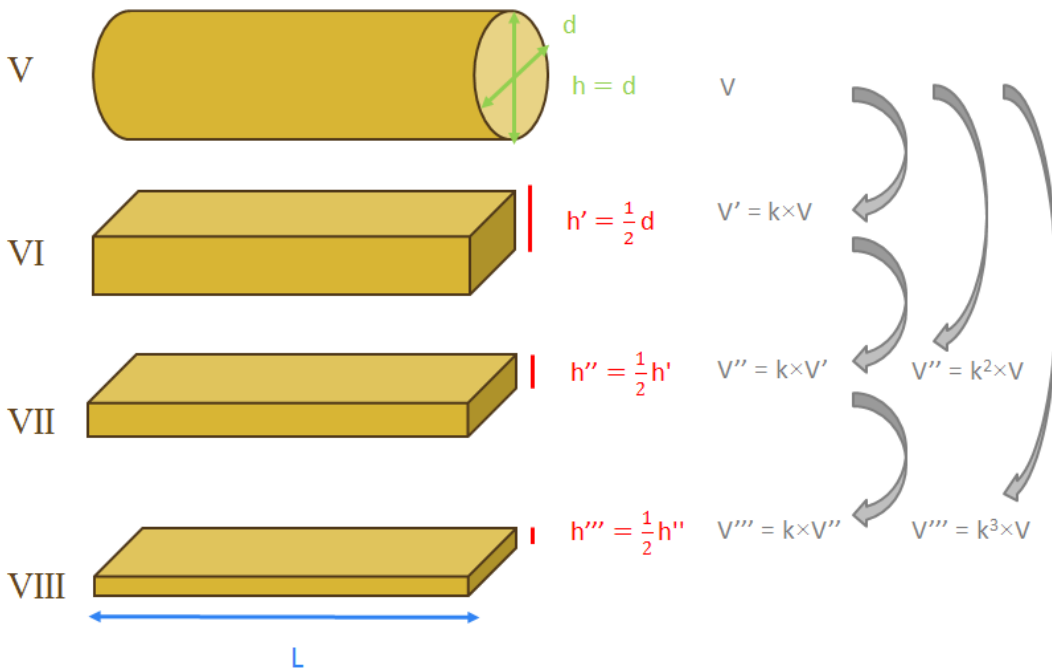
Soit un arbre de diamètre 20 cm passant de la classe I.2 à la classe II. La valeur du coefficient CRV est indiquée à l'intersection de la 4^{ème} ligne (classe d'origine = I.2, première catégorie de diamètre) et de la 3^{ème} colonne (classe de destination = II), soit CRV = 0.86. L'arbre subit donc une réduction de volume de 14%.

Modifications du modèle :

Une valeur a été ajoutée ([0.87](#)) suite à un oubli de la part des auteurs, qui n'indiquaient pas de coefficient de réduction pour la transition II-VI (de la classe II à la classe VI) des billons de diamètre < 23cm (dont la probabilité est pourtant non nulle d'après la matrice de transition ; cf. [Tableau 14](#)). Cet oubli a été corrigé en suivant le principe d'extrapolation utilisé par les auteurs pour les cases grisées.

De plus, les coefficients de réduction du volume proposés par Holeksa et al. (2008) ont été jugés trop faibles pour les catégories de diamètre les plus avancées (VI à VIII), car les auteurs n'ont pas tenu compte de la déformation du billon lors du calcul du volume. Or cette déformation, qui commence à la classe de décomposition VI, se traduit par un aplatissement progressif du billon ([Tableau 13](#)). Un coefficient de réduction supplémentaire (*k*) a été ajouté, afin de corriger le volume en tenant compte de cette déformation ([Figure 16](#), [Tableau 15](#)). L'application de ce coefficient dépend de la transition entre classes effectuée : il n'est pas appliqué si l'arbre ne change pas de classe, est appliqué une fois ($\times k$) si l'arbre passe à la classe suivante, deux fois ($\times k^2$) s'il saute deux classes, trois fois ($\times k^3$) s'il en saute trois.

Figure 16: Correction du volume pour tenir compte de l'aplatissement des billons.



On a :

$$\left[\begin{array}{l} V_{\text{cylindre}} = L \times \pi \times \left(\frac{d}{2}\right)^2 \\ V_{\text{pavé}} = L \times d \times h \end{array} \right.$$

Si $h = \frac{1}{2}d$ alors :

$$\left[\begin{array}{l} V_{\text{cylindre}} = L \times d^2 \times \frac{\pi}{4} \\ V_{\text{pavé}} = L \times d^2 \times \frac{1}{2} \end{array} \right.$$

Et on a donc :

$$\left[\begin{array}{l} V_{\text{pavé}} = V_{\text{cylindre}} \times k \\ k = \frac{2}{\pi} \cong 0.64 \end{array} \right.$$

4.2.3. Réduction de la masse

Le **Tableau 16** (ci-dessous) indique les coefficients de densité relative (*RWD*, « *Relative Wood Density* ») utilisés par Holeksa et al. (2008) pour modéliser la perte de biomasse du bois mort. Ces coefficients sont utilisés pour recalculer (tous les 10 ans) la densité du bois de chaque arbre mort du sous-compartiment *CWD* (« *Decayed Tree* »), en fonction de sa densité d'origine D_0 et de la classe de décomposition j dans laquelle il a été transféré :

$$D_{(t)} = D_0 \times RWD_j$$

Les densités de bois ainsi calculées pour le sapin et l'épicéa (**Tableau 16**) sont cohérentes avec celles indiquées par Aakala (2010) pour la zone boréale nord-européenne (Finlande et Russie), qui vont de 0.47 à 0.14 pour l'épicéa. Elles sont également cohérentes avec celles mesurées par Paletto et Tosi (2010) dans les Alpes italiennes, qui vont de 0.36 pour le bois frais d'épicéa à 0.14 pour le bois presque totalement décomposé (correspondant à la classe VII), et de 0.40 à 0.16 pour le sapin.

Enfin, en connaissant le volume $V_{(t)}$ d'un arbre et la densité $D_{(t)}$ de son bois, on peut estimer sa masse (biomasse, en t/ha) :

$$M_{(t)} = V_{(t)} \times D_{(t)}$$

Decay Class	Relative Wood Density <i>RWD</i>	Spruce Wood Density (kg/m ³)	Fir Wood Density (kg/m ³)
Fresh	1.00	0.410	0.400
I.1	0.90	0.369	0.360
I.2	0.90	0.369	0.360
II	0.72	0.295	0.288
III	0.57	0.234	0.228
IV	0.57	0.234	0.228
V	0.46	0.189	0.184
VI	0.46	0.189	0.184
VII	0.37	0.152	0.148
VIII	0.24	0.098	0.096

Tableau 16: Coefficients de réduction de la masse (table modifiée depuis Holeksa et al. (2008)).

Ces coefficients (*RWD*, Relative Wood Density) ont été adaptés par les auteurs depuis l'étude de Næsset (1999). Les premières colonnes sont issues de l'étude de Holeksa et al. (2008). Les deux dernières colonnes ont été ajoutées et indiquent la densité du bois de chaque espèce pour chaque classe de décomposition, calculée comme produit de la densité initiale (égale à 0.41 pour l'épicéa et 0.40 pour le sapin d'après l'IPCC (2006)) et du coefficient de densité relative (*RWD*) défini par Holeksa et al. (2008).

4.3. Modèle de décomposition du bois mort debout

4.3.1. *Éléments issus du modèle d'Holeksa et al. (2008)*

Le cas des arbres morts debout ne peut être ignoré, étant donné leur importance pour la biodiversité (Butler et al. 2004; Fan et al. 2003; Vuidot et al. 2011). De plus, ils représentent une part importante du bois mort peu décomposé : plus de la moitié (Figure 17) dans le cas de l'étude d'Holeksa et al. (2008). Malgré cela, le modèle de décomposition du bois mort proposé par Holeksa et al. (2008) ne concerne que le bois mort au sol et ne peut pas être appliqué au bois mort debout, dont la cinétique de décomposition est plus lente. Les auteurs observent en effet que plus de 90% des arbres morts debout des classes I.2 et II sont restés dans la même classe de décomposition après 10 ans (Figure 18), contre moins de 20% pour les arbres morts couchés (cf. Fig. 3 dans Holeksa et al. (2008)). Ces observations sont cohérentes avec d'autres études, dont celle de Makinen et al. (2006), qui observent également que le bois mort debout reste généralement la première catégorie de décomposition (sur cinq).

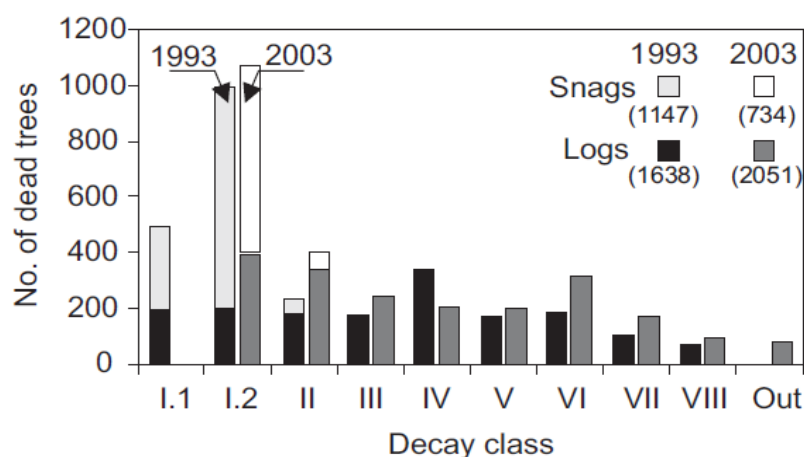


Figure 17: Distribution des arbres morts par type et classe de décomposition (Holeksa et al. 2008).

Cette figure indique le nombre d'arbres morts debout (« snags ») et couchés (« logs ») observés dans chaque classe de décomposition aux dates d'inventaire de l'étude.

Bien que les auteurs n'aient pas explicitement présenté de modèle de décomposition pour le bois mort debout, de nombreuses informations relatives au bois mort debout sont disséminées dans l'article et permettent, une fois compilées, de construire un modèle spécifique en adaptant le modèle présenté pour le bois mort au sol. Le Tableau 17 donne ainsi la part de bois mort debout ayant chuté en 10 ans (entre les deux inventaires), en fonction de la classe de décomposition et du diamètre.

La Figure 18 donne ensuite des informations sur la transition entre classes de décomposition, en fonction de la position de l'arbre. Si on s'intéresse uniquement aux arbres morts debout qui ne sont pas tombés dans la période (barres blanches), on remarque que :

- Tous les arbres de la classe I.1 sont passés dans la classe I.2 à t+10.
- 90 % des arbres de la classe I.2 sont restés dans cette classe à t+10, et seulement 10 % sont passés dans la classe II.
- 95% des arbres de la classe II sont restés dans cette classe à t+10, et seulement 5% des arbres sont passés dans la classe III.

On peut donc en déduire la matrice de transition entre classes de décompositions présentée dans le Tableau 18.

Snag DBH	Subclass I.1	Subclass I.2	Class II
<23 cm	0.14aA	0.32bA	0.55c
23–35 cm	0.38aB	0.31aA	nd
>35 cm	0.52aC	0.57aB	nd
All snags	0.38a	0.34a	0.57b

Tableau 17: Taux de chute des arbres morts debout, sur la période de 10 ans (Holeksa et al. 2008). Les lettres indiquent la significativité des différences entre classes de diamètre (en majuscules) et entre classes de décomposition (en minuscules).

Orig.\ Dest.	I.1	I.2	II	III
I.1	0	1	0	0
I.2	-	0.9	0.1	0
II	-	-	0.95	0.05
III	-	-	-	1

Tableau 18 : Matrice de transition entre classes de décomposition pour le bois mort debout.

Cette matrice indique les probabilités de transition des arbres, en fonction des classes d'origine (en ligne) et des classes de destination (en colonne), adaptées depuis Holeksa et al. (2008).

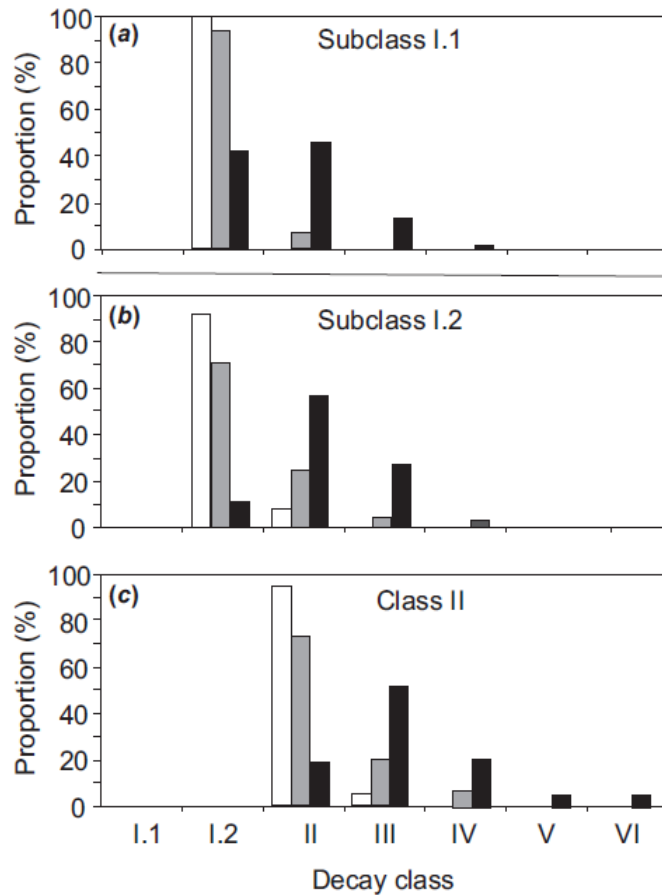


Figure 18 : Transition décennale entre classes de décomposition, en fonction de la position et de la classe de décomposition des arbres (Holeksa et al. 2008).

Les classes d'origine figurent sur trois graphiques différents (a, b et c), avec en abscisse les différentes classes de destination. Les arbres morts couchés sont indiqués en noir, les arbres qui sont tombés entre les deux inventaires figurent en gris, et les arbres qui sont restés debout sont en blanc.

4.3.2. Choix du modèle de chute des arbres morts debout ?

L'utilisation des taux de chute déterminés dans l'étude d'Holeksa et al. (2008) a été sujette à débat. Les auteurs estiment en effet que ces taux de chute sont faibles, probablement parce que les arbres morts debout sont à l'abri du vent (forêt peu exposée au vent et protection par la densité du couvert). Ces valeurs sont donc à utiliser avec précautions dans le cas de forêts ouvertes ou naturellement sujettes aux dégâts de tempête. En plus des taux de chute détaillés par classe de diamètre et de décomposition (Tableau 17), les auteurs indiquent une probabilité de chute annuelle de 0.045 –tous arbres confondus. Cette valeur est effectivement deux fois plus faible que la valeur de référence proposée pour le projet ARANGE³⁰, qui est une probabilité de chute annuelle (p_1) issue du modèle PICUS³¹ et utilisée dans l'étude de Seidl et al. (2007a) :

$$p_1 = 0.103 \text{ pour le sapin, l'épicéa et le hêtre}$$

En transformant cette probabilité annuelle en probabilité décennale (p_{10} , définie comme la probabilité que l'arbre soit tombé dans la période de 10 ans), on obtient :

$$p_{10} = 1 - (1 - p_1)^{10} = 0.663$$

On remarque alors que cette probabilité décennale est plus élevée que les plus haut taux de chute estimés par Holeksa et al. (2008) pour les gros arbres (Tableau 17), et que les valeurs indiquées pour les petits arbres semblent alors très faibles.

Se pose dès lors la question de la valeur à utiliser. D'un côté, utiliser la valeur de référence du projet ARANGE assure une meilleure comparabilité avec les autres modèles utilisés dans le projet et réduit le risque de voir le bois mort debout s'accumuler à cause de taux de chute trop faibles. D'un autre côté, utiliser les taux de chute publiés par Holeksa et al. (2008) assure une meilleure cohérence du compartiment bois mort (*CWD*), l'ensemble des processus de décomposition étant issus de la même étude, avec ses qualités et ses défauts. De plus, le fait que le taux de chute dépende du diamètre et du stade de décomposition est plus cohérent avec les observations faites par d'autres études, pour lesquelles le taux de chute dépendait du diamètre (Makinen et al. 2006) ou du stade de décomposition (Vanderwel et al. 2006).

Des simulations test ont donc été menées, avec pour objectif de comparer les résultats obtenus avec les deux types de taux de chute. Les résultats sont présentés ci-après.

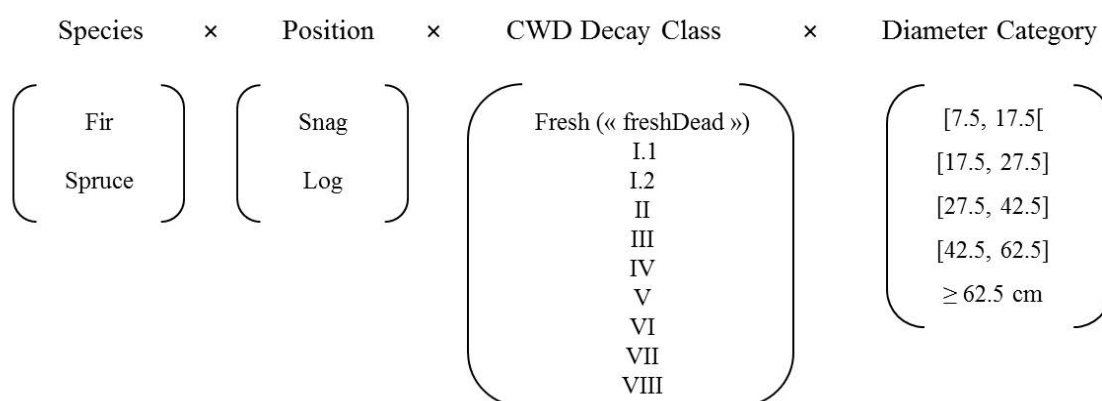
³⁰ Le projet européen ARANGE (Advanced multifunctional management of European mountain forests) est un des deux projets finançant la thèse. <http://www.arange-project.eu/>

³¹ Le modèle PICUS est développé par l'Institut de Sylviculture l'Université de Sciences naturelles de Vienne (BOKU), qui coordonne le projet ARANGE.

5. Définition et implémentation des indicateurs de biodiversité liés au bois mort

Comme vu précédemment, de nombreuses études recommandent l'utilisation d'indicateurs de quantité -volume- (Brin et al. 2009; Lassauce et al. 2011; Martikainen et al. 2000; Müller et Butler 2010; Similä et al. 2003) et de qualité -diversité- (Bouget et Gosselin 2012; Bouget et al. 2013; Brin et al. 2009; Similä et al. 2003) du bois mort comme indicateurs indirects de biodiversité. En plus du volume total de bois mort, pour lequel les valeurs recommandées (20-30 m³/ha) ont été discutées précédemment, on s'intéressera également au volume et à la densité de bois mort debout. Les arbres morts debout sont en effet plus favorables au développement de certains micro habitats - notamment les cavités- (Butler et al. 2004; Fan et al. 2003; North et al. 1999; Vuidot et al. 2011), et on s'intéressera en particulier aux arbres de gros diamètre, le nombre de micro-habitats portés par arbre augmentant avec leur diamètre (Bouget et Gosselin 2012; Bouget et al. 2014; Fan et al. 2003; Schreiber et deCalesta 1992; Spiering et Knight 2005). À titre d'exemple, Schreiber et deCalesta (1992) recommandent la présence d'un minimum de 14 arbres morts debout /ha, de diamètre compris entre 28 et 108 cm et majoritairement situés dans les classes de décomposition intermédiaires. Butler et al. (2004) recommandent quant à eux de laisser au minimum 5% d'arbres morts debout dans les peuplements, ce qui correspond dans leur étude à une surface terrière de 1.3 m²/ha pour un volume de 15 m³/ha (mais dépend évidemment de la productivité du site).

Nous avons enfin calculé l'indice de diversité du bois mort basé sur le nombre de catégories de bois mort représentées dans le peuplement (Bouget et al. 2013; Brin et al. 2009; Siitonen et al. 2000; Similä et al. 2003). Dans notre étude, nous utilisons les informations issues du modèle de bois mort et définissons ces catégories de la manière suivante :



Cette catégorisation est assez cohérente avec celles utilisées dans les autres études : Bouget et al. (2013) utilisent 9 classes de décomposition du bois mort (croisant 3 classes de présence d'écorce et 3 classes de décomposition du bois de cœur) et 6 catégories de diamètre définies de manière à séparer « bas perchis » (classe 5cm), « haut perchis » (classe 10 cm), « petits bois » (classes 15-25 cm), « bois moyens » (classes 30-45 cm), « gros bois » (classes 50-65 cm), « très gros bois » (classes ≥70 cm). Brin et al. (2009), utilisent aussi 6 classes de diamètres (de 5cm), mais centrées sur les faibles diamètres (allant de « ≤2.5cm » à

« >20cm »). On note également qu'ils ne s'intéressent qu'à une seule espèce (le pin maritime), ne distinguent que trois classes de décomposition (« frais », « décomposé », « très décomposé », et incluent les souches comme troisième « type » de pièces de bois mort (en plus de « debout » et « couché »).

L'indice de diversité du bois mort est calculé en comptant le nombre de pièces par catégorie de bois mort. D'un point de vue technique, le bois mort est classé selon les $2 \times 2 \times 9 \times 5 = 180$ catégories définies précédemment, et on attribue respectivement un score de 0/1 aux catégories vides/non vides. La somme des scores donne une note globale (rapportée au score maximal, ici 180), qui a montré une bonne corrélation avec la diversité spécifique des coléoptères saproxyliques dans les études menées par Bouget et Gosselin (2012) sur plusieurs forêts feuillues et résineuses françaises, et Brin et al. (2009) dans les Landes. La relation entre cet indicateur et la biodiversité réelle a été vérifiée sur des coléoptères saproxyliques dans plusieurs études (Bouget et al. 2013; Brin et al. 2009; Siitonen et al. 2000; Similä et al. 2003) et sa performance a été comparée à celle d'autres indicateurs comme l'indice de Shannon sur le volume par catégorie de bois mort (Antoine Brin, communication personnelle) ou sur la densité par catégorie de bois mort (Bouget et al. 2013). A performances égales, cet indicateur présente l'avantage d'être facilement interprétable et a donc été retenu dans cette étude.

V. Vérification du modèle de bois mort

1. Objectifs

L'objectif principal de cette partie est de tester l'implémentation du compartiment bois mort –c'est-à-dire son couplage avec le modèle Samsara2 et l'algorithme de gestion UMA (cf. Chapitre 2)-, et la modélisation des processus associés –chute des arbres morts, décomposition du bois, réduction du volume–, en vérifiant la cohérence des patrons reproduits et des valeurs prédites. Le second objectif est de comparer les résultats obtenus avec les deux types de taux de chute (des arbres morts) implémentés dans le modèle (l'un étant tiré de l'étude de Holeksa et al. (2008) et l'autre du projet Arange), afin de choisir celui qui sera utilisé pour la suite de l'étude.

2. Méthodologie

Plusieurs séries de simulations ont été réalisées au fur et à mesure des ajustements du modèle et de l'implémentation de nouvelles variables de sortie. Les résultats présentés ci-dessous concernent les dernières simulations, conduites sur 1000 ans, mais il semble utile de préciser que la stabilité à long terme des patrons observés avait été vérifiée auparavant, lors d'une série de simulations sur 2000 ans. Ces simulations ont été conduites sur un seul peuplement « type » de 1ha (représentatif de la parcelle 39 de la forêt communale de

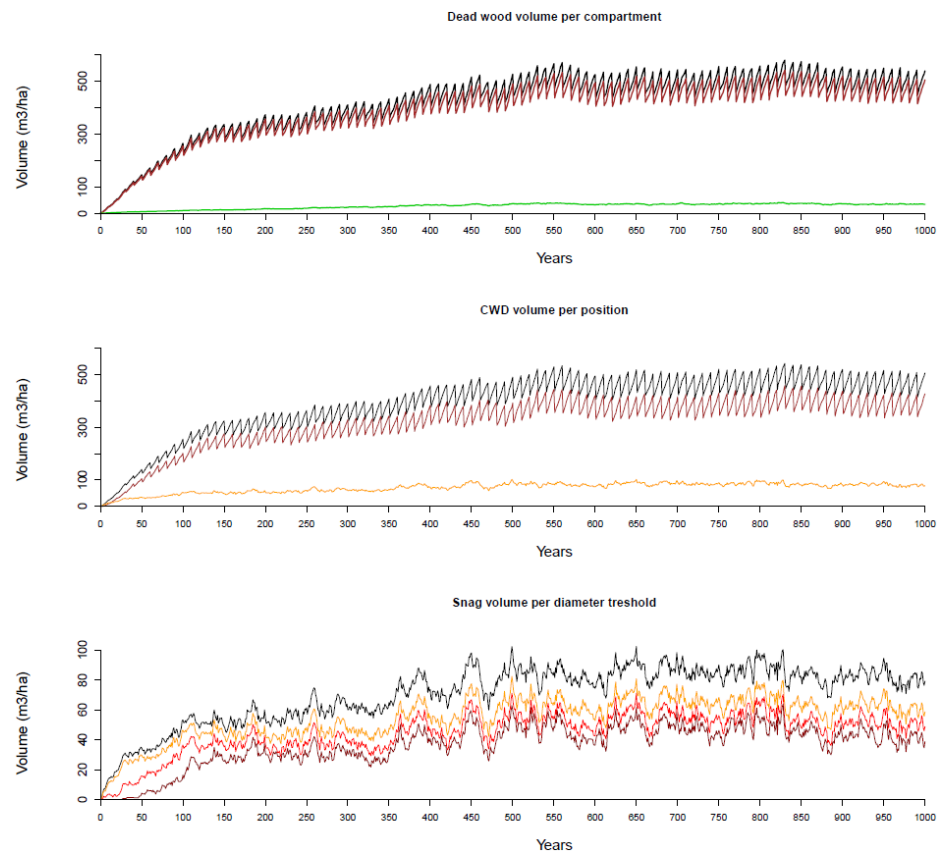
Queige). Ce peuplement est toutefois considéré comme représentatif des forêts irrégulières denses et chargées en bois moyens et gros bois (surface terrière de 39.1 m²/ha, diamètre quadratique moyen de 38.9 cm, les gros bois représentant 55% de la surface terrière), fréquentes dans les Alpes françaises. Enfin, ce peuplement a également été choisi pour son fort potentiel de production de bois mort, dans l'idée qu'il permettrait d'avoir une idée de la « fourchette haute » des quantités de bois mort produites par le modèle.

Cette étude par simulation se base sur le couplage entre le modèle de bois mort et l'algorithme de gestion UMA (*Uneven-aged Management Algorithm* ; cf. Lafond et al. (2014)). Les évolutions du peuplement et du compartiment bois mort ont été simulées pour deux scénarios de gestion (géré et non géré), l'objectif étant d'avoir une estimation des valeurs minimales (en géré) et maximales (non géré) de bois mort prédites par le modèle. Les paramètres sylvicoles pour le scénario « géré » ont donc été définis de manière à simuler une gestion pieds à pieds (groupes < 50m²) plutôt dynamique, avec un diamètre d'exploitabilité de 52.5cm et un diamètre minimal pour l'éclaircie de 17.5cm, des prélèvements minimum, standard et maximum de 4, 6 et 10 m²/ha (respectivement), exploitant au maximum 90% de la surface terrière sujette à la récolte (arbres au-dessus du diamètre d'exploitabilité) et 40% de celle sujette à l'éclaircie. Enfin, la récolte du bois mort³² est autorisée à hauteur de 90% (de la surface terrière des arbres fraîchement morts), en sélectionnant les arbres par ordre décroissant des diamètres. Dix répétitions ont été effectuées pour chaque scénario, de manière à obtenir une série temporelle moyenne.

Les résultats de simulation sont présentés pour chaque variable sous forme de quatre valeurs moyennes, calculées sur les fenêtres 50-100 ans, 100-150 ans, 150-250 ans, et 250-1000 ans. Ce découpage en fenêtre temporelles vise à représenter les différentes phases dynamiques observées sur les graphiques. Il permet également de comparer les valeurs prédites à l'équilibre par le modèle (après 500 ans) avec celles observées « à l'équilibre » dans la littérature, par exemple en forêt subnaturelle (ex. Motta et al. (2011) ; [Tableau 20](#)) ; ou bien au contraire de comparer les valeurs prédites après 50-100 ans de simulations avec celles observées en période transitoire, moins d'un siècle après l'arrêt de la gestion (ex. Holeksa et al. (2008) ; cf. [Tableau 20](#)). La fenêtre 0-50 ans est ignorée, pour réduire l'effet « état initial ». Enfin, la fenêtre 100-150 ans correspond a priori à la période sur laquelle seront par la suite étudiées les variables de sortie du modèle (études sur 150 ans, voir Lafond et al. (2014)).

³² Rappel : la récolte du bois mort vise en réalité à simuler la récolte des arbres dépérissants ou fraîchement morts. Bien que cette récolte soit effectuée annuellement sur le terrain par les gestionnaires, elle est ici regroupée en fin de période et simulée en même temps que la coupe, en prélevant des arbres morts parmi les arbres fraîchement morts (« freshdead ») ou situés dans la première classe de décomposition (I.1) du compartiment bois mort ([Figure 14](#)).

a. Without management



b. With management

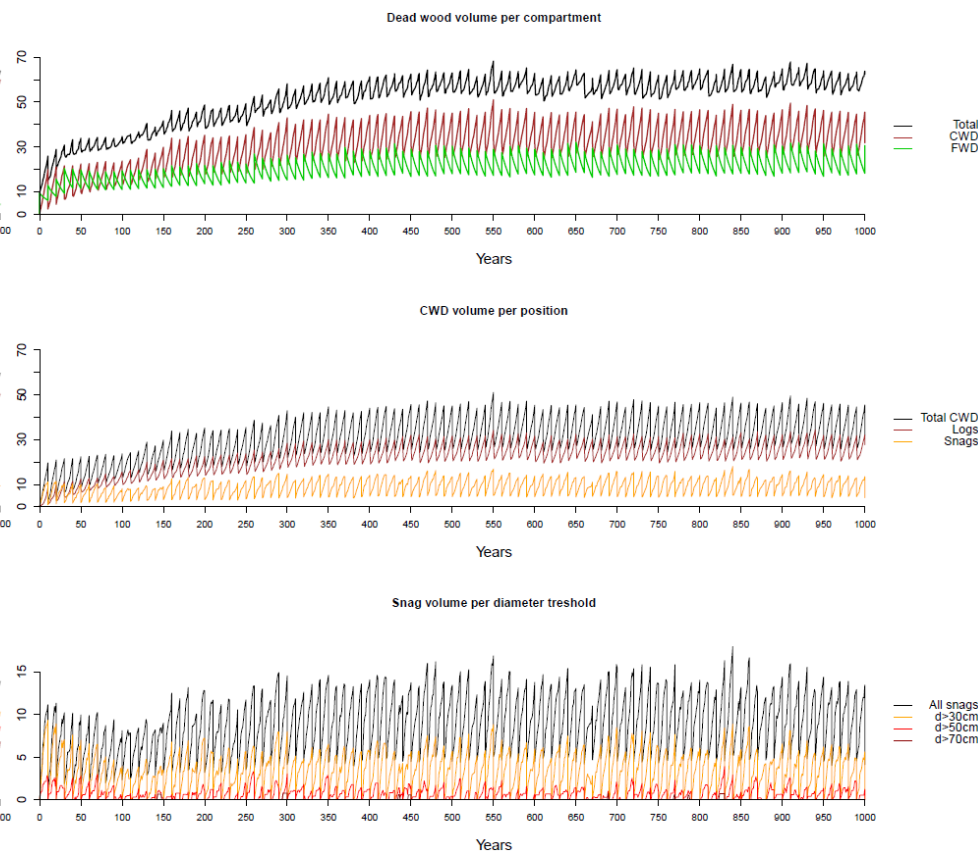
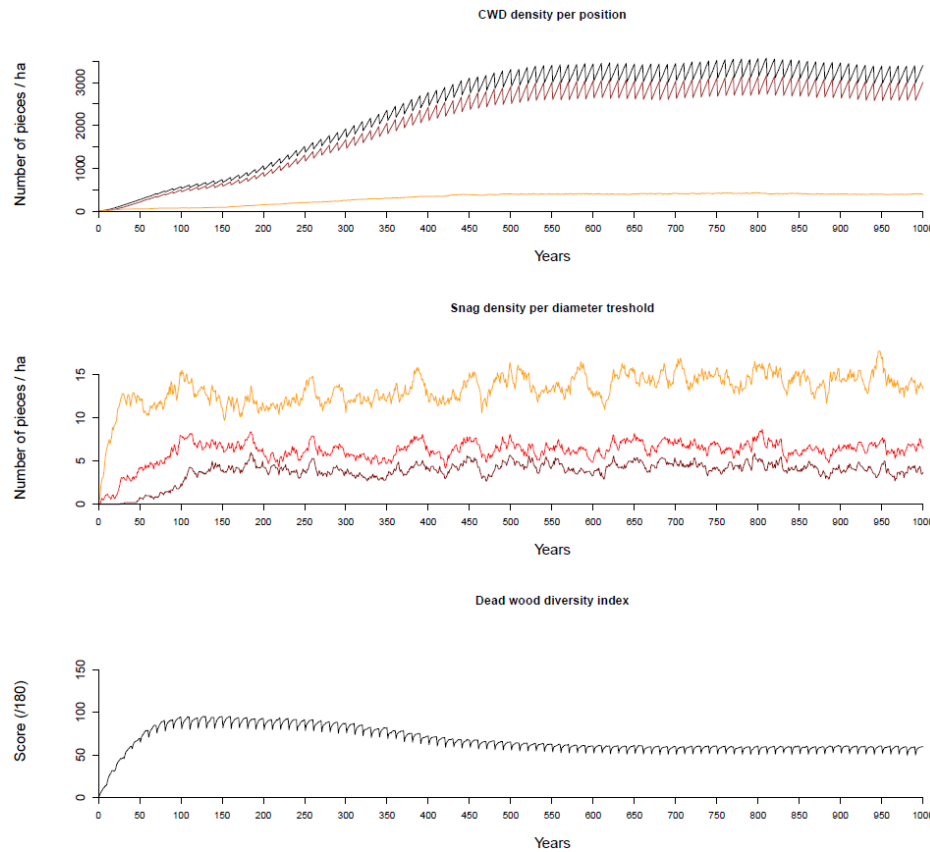


Figure 19 : Évolution du volume de bois mort pour les scénarii sans (gauche) et avec (droite) gestion forestière.

Ces graphiques présentent l'évolution du volume de bois mort pour les scénarii sans gestion (à gauche) et avec gestion (à droite) [Attention, les échelles ne sont pas les mêmes !]. Dans les deux cas, le graphique du haut présente l'évolution du volume de bois mort total, du volume de bois mort « fin » contenu dans le sous compartiment FWD (« Fine Woody Debris ») et du volume de bois mort grossier contenu dans le compartiment CWD (« Coarse Woody Debris»). Le graphique du milieu indique le volume de bois mort grossier en fonction de la position verticale des pièces de bois mort (debout/couché, i.e. « snags »/ « logs »). Le graphique du bas détaille le volume de bois mort debout selon les dimensions (diamètre à hauteur de poitrine) des arbres.

a. Without management



b. With management



Figure 20 : Évolution du nombre et de la diversité des pièces de bois mort – pour les scénarii sans (gauche) et avec (droite) gestion forestière.

Ces graphiques présentent l'évolution du nombre et de la diversité des pièces de bois mort pour les scénarii sans gestion (à gauche) et avec gestion (à droite) [Attention, les échelles ne sont pas les mêmes !]. Dans les deux cas, le graphique du haut présente l'évolution du nombre total de pièces de bois mort grossier (CWD, « Coarse Woody Debris »), ainsi que le détail en fonction de la position verticale des pièces de bois mort (debout/couché, i.e. « snags »/ « logs »). Le graphique du milieu indique le nombre d'arbres morts debout pour trois seuils de diamètres (≥ 30 , ≥ 50 et ≥ 70 cm). Enfin, le graphique du bas indique le score obtenu pour l'indice de diversité du bois mort (score /180), qui comptabilise le nombre de catégories (espèce \times position \times stade de décomposition \times diamètre) représentées (par au moins une pièce).

3. Résultats

3.1. Analyse des patterns généraux

Les résultats de simulation (Figure 19, Figure 20) montrent que le stock de bois mort, qui est nul en début de simulation, augmente progressivement pendant une longue phase de transition, avant d'atteindre un équilibre après 500 ans de simulation environ. Cette tendance se retrouve que l'on s'intéresse au volume (Figure 19) ou au nombre de pièces de bois mort (Figure 20), et quel que soit le compartiment (bois mort fin –*FWD*– ou grossier –*CWD*–) ou la catégorie (bois mort debout –« *snags* »– ou couché –« *logs* »–) considérés. Ainsi, de manière générale, la quantité de bois mort augmente rapidement dans un premier temps (de 0 à 100-150 ans dans la plupart des cas), avant d'atteindre un « pallier » (marqué par une augmentation moins forte) et de finalement se stabiliser après 500 ans. Dans tous les cas, l'équilibre atteint sur la période 500-1000 ans est durable, sa stabilité ayant été vérifiée sur des simulations de 2000 ans.

On observe toutefois des différences notables entre les scénarii géré et non géré. Tout d'abord, les stocks atteints en non géré sont beaucoup plus importants, que ce soit en termes de volume (Figure 19) ou de densité (Figure 20), et la phase d'augmentation initiale est donc plus forte et plus longue. Le « pallier » est atteint beaucoup plus rapidement en scénario géré, en particulier si on s'intéresse au volume de bois mort. Enfin, le volume de débris fins (*FWD*) se stabilise très rapidement (dès 50 ans) et il semble en être de même pour le volume de bois mort debout, quels que soit le diamètre des arbres.

3.2. Comparaison des valeurs prédites avec les valeurs observées dans la littérature

Le Tableau 19 renseigne les valeurs prédites pour plusieurs variables relatives au stock de bois mort (en lignes), en géré ou non géré (indiqué sur deux lignes), en fonction de la fenêtre temporelle et du taux de chute (des arbres morts debout) considérés (en colonnes). Les sources des valeurs observées sont renseignées par des lettres et les conditions de chaque étude sont précisées dans le Tableau 20.

3.2.1. *Remarques générales*

On remarque que le nombre de pièces de bois mort, qui semblait élevé à première vue (Figure 20), avec de plusieurs centaines à plusieurs milliers de pièces, est effectivement largement supérieur aux valeurs observées dans la littérature, qui sont plutôt de l'ordre de la centaine de pièces. De plus, si le rapport entre valeurs prédites et observées est déjà important en début de simulation (de l'ordre de 1 à 3 pour les valeurs maximales), il augmente très fortement par la suite, les valeurs prédites étant alors plus de dix fois supérieures aux valeurs observées. On notera toutefois que l'écart semble moins important si on s'intéresse au nombre de pièces de bois mort debout, en particulier avec le « modèle Arange », que lorsque on compare le nombre de pièces au sol.

Au contraire, les volumes de bois mort simulés semblent cohérents avec la littérature, avec des prédictions de l'ordre de 15-40 m³/ha en géré et 180-500 m³/ha en non géré (valeurs en début-fin de simulation) pour le bois mort grossier (*CWD*), tandis que la littérature référence des volumes de 10 à 60 m³/ha en forêts gérées et des valeurs maximales de 100-200 à près de 400 m³/ha en forêts non gérées (et même localement près de 580 m³/ha).

Si le modèle prédit mieux le volume que le nombre de pièces de bois mort, c'est principalement parce que arbres morts sont comptabilisés jusqu'à leur sortie définitive du compartiment bois mort, quel que soient leur volume et état de décomposition. Il est donc possible que des arbres restent plusieurs dizaines d'années dans les dernières classes décomposition avant de sortir du système. Ils sont alors comptabilisés au même titre que les autres, même si leur volume est proche de zéro, ce qui conduit *in fine* à une surestimation du nombre de pièces réellement présentes dans le peuplement. Au contraire, étant donné que le volume de chaque arbre mort diminue au cours du processus de décomposition, l'impact des arbres décomposés sur le volume total diminue avec le temps. Holeksa et al. (2008) indiquent ainsi que le temps de résidence moyen (ou demi-vie) simulé par leur modèle est de 71 ans à 113 ans (pour les petites et grandes pièces, respectivement) lorsqu'on considère le nombre de pièces de bois mort, tandis qu'il n'est que de 43 à 63 ans si on s'intéresse au volume des pièces. Il faut également rappeler que la réduction du volume lors du processus de décomposition, qui avait été jugée biaisée par les auteurs eux-mêmes, a été corrigée de manière à tenir compte de l'aplatissement des pièces de bois mort (Figure 16). Cette correction a probablement diminué le temps de résidence du volume des pièces de bois mort, ce qui est d'autant plus justifié qu'il est probable que la vitesse de décomposition du bois mort soit plus rapide pour nos sites d'étude (étage montagnard des Alpes et du Jura) que pour celui de Holeksa et al. (2008), dont les conditions écologiques sont plus proches de l'étage subalpin (Tableau 11).

Nous estimons donc que le modèle prédit mieux le volume que la densité de bois mort, en particulier en ce qui concerne le bois mort au sol. Dans la suite de l'étude, on ne s'intéressera donc plus au nombre de pièces de bois mort (à part pour les arbres morts debout) mais bien au volume de bois mort.

3.2.2. *Volume de bois mort fin (FWD)*

Comme vu précédemment, le stock de bois mort fin (FWD) se stabilise très vite en forêt gérée, avec des volumes autour de 15-20 m³/ha, ce qui semble être du même ordre de grandeur que les valeurs observées dans la littérature, qui doivent toutefois fortement dépendre de la sylviculture appliquée et de la gestion des rémanents d'exploitation. L'apport de rémanents au compartiment FWD lors des récoltes explique d'ailleurs pourquoi le volume de bois mort fin est plus important en géré qu'en non géré, du moins en début de simulation. Le rapport s'inverse à l'équilibre, à cause du volume important d'arbres morts en non géré.

3.2.3. Volume de bois mort grossier (CWD)

L'analyse de l'évolution du volume de bois mort grossier dans le scénario avec gestion révèle l'existence d'un premier palier autour de 15-20 m³/ha après 50-100 ans de simulation, puis d'un second à 25 m³/ha (fenêtre 150-250 ans), pour finir avec des volumes à l'équilibre autour de 35-40 m³/ha. Ces valeurs sont cohérentes avec les volumes observés dans la littérature, en particulier en forêt de montagne, avec entre 10 et 60 m³/ha selon la gestion (Larrieu et al. 2012), pour une valeur moyenne estimée à 36 m³/ha en France (Pernot 2012). La majorité du bois mort est au sol, le volume de « logs » allant de 10 m³/ha en début de simulation à 20-25 m³/ha en fin de simulation, soit 50 ou 70 % du volume total selon le modèle de chute des arbres morts utilisé (respectivement « modèle Holeksa » et « modèle Arange »), ce qui est proches des valeurs indiquées par Pernot (2012) en forêt de montagne (58%) et de plaine (74%).

Pour le scénario sans gestion, le modèle prédit un volume de bois mort grossier légèrement supérieur à 180 m³/ha pour la fenêtre 50-100 ans, ce qui est proche des 131 et 172 m³/ha observés 40 et 70 ans après l'arrêt de l'exploitation par Lachat et Butler (2007) et Holeksa et al. (2008), respectivement. Le volume continue ensuite d'augmenter jusqu'à atteindre 300 puis 500 m³/ha, ce qui peut sembler élevé par rapport à certaines valeurs référencées pour les forêts non gérées³³, mais est en réalité proche des volumes de bois mort observés en forêts primaires ou subnaturelles (Aakala 2010; Lassauce et al. 2011; Motta et al. 2011; Siitonen et al. 2000), du moins en tempéré (cf. [Tableau 19](#) et [Tableau 20](#)). Les volumes de bois mort observés en forêt boréale sont en effet souvent plus faibles qu'en forêt tempérée, à cause des différences de productivité biologique entre biomes. Les valeurs maximales référencées par la méta-analyse de Lassauce et al. (2011) plafonnent ainsi vers 100 m³/ha en boréal (un cas à 200 m³/ha), tandis qu'on monte à 120-150 m³/ha en tempéré, avec même un cas à 373 m³/ha. Motta et al. (2011) observent également des volumes de 300-400 m³/ha dans une réserve d'Europe Centrale (forêt de Lom), et même localement 578 m³/ha. Cette dernière étude est également intéressante car elle soulève la question de la variabilité locale et de l'échelle d'observation. Les auteurs indiquent en effet que le volume de bois mort moyen observé dans la placette permanente (1.1 ha) est de 387 m³/ha, tandis que les placettes d'échantillonnage réparties sur l'ensemble du cœur de la réserve (55.8 ha) relèvent des volumes allant de 88 à 578 m³/ha, pour une valeur moyenne de 327 m³/ha. Enfin, comme pour le scénario géré, la majorité du bois mort est au sol, avec autour de 120-140 m³/ha en début de simulation et plus de 360 m³/ha à l'équilibre. Selon le taux de chute considéré, le bois mort au sol représente donc 70% (« modèle Holeksa ») ou 80% (« modèle Arange ») du volume total de bois mort grossier, ce qui est supérieur aux valeurs observées en montagne (50% environ) par Pernot (2012) et Lachat et Butler (2007), et serait plus proche des valeurs observées en plaine ou en boréal (autour de 70%).

³³ C'est notamment le cas de l'étude de Pernot (2012), où les faibles volumes de bois mort observés en non géré (58.2 m³/ha) s'expliquent par l'arrêt récent de l'exploitation (>20 ans) et le faible chargement des peuplements (33.5 m²/ha) ([Tableau 11](#) ; [Tableau 12](#)).

3.2.4. Volume et densité de bois mort grossier debout (« snags »)

Comme vu précédemment, les proportions de bois mort debout et couché varient en fonction du modèle de chute des arbres morts utilisé. Le bois mort debout représente respectivement 50% et 30% du volume de bois mort grossier pour les simulations avec et sans gestion produites par le « modèle Holeksa », tandis qu'il ne représente que respectivement 30% et 20% avec le « modèle Arange ». Étant donné que le volume total de bois mort grossier est peu sensible au taux de chute utilisé, ces différences de répartition entre bois mort debout et couché traduisent en réalité des écarts de prédiction du volume et de la densité de bois mort debout.

Pour le scénario géré, la densité d'arbres morts debout prédite par le « modèle Holeksa » avoisine la centaine d'arbres en début de simulation et augmente jusqu'à environ 270 arbres à l'équilibre, ce qui est trois fois supérieur aux densités prédites avec le « modèle Arange » (de 30 à 90 arbres/ha), ce dernier étant plus proche des valeurs moyennes indiquées par Pernot (2012) en montagne (95.3 arbres/ha). Ce constat est valable pour le scénario non géré, à la différence près que les valeurs prédites par le « modèle Arange », qui étaient cohérentes avec la littérature jusqu'à $t=150$ ans (60 à 90 arbres/ha), continuent d'augmenter jusqu'à dépasser les 400 arbres/ha à l'équilibre.

On remarque toutefois que ces écarts de prédictions, qui sont importants lorsqu'on considère le nombre total d'arbres morts debout, sont beaucoup plus faibles dès lors que l'on écarte les petits bois. En non géré, les densités prédites par le « modèle Holeksa » pour les arbres de plus de 30, 50 ou 70cm de diamètre ne sont en moyenne qu'une fois et demi supérieures à celles prédites par le « modèle Arange ». L'écart est encore plus réduit pour le scénario avec gestion, le nombre d'arbres morts debout de plus de 30, 50 ou 70cm étant à peu près identique pour les deux modèles (environ 2, 0.2 et 0 arbres/ha, respectivement). La comparaison de ces prédictions avec les valeurs observées sur le terrain est délicate, à cause de la rareté des informations et des écarts importants entre les deux seules sources référencées ici.

Enfin, étant donné que les petits bois, qui étaient responsables des écarts de prédictions importants entre les deux modèles, ont un volume unitaire très faible, ces écarts ont une influence faible sur le volume de bois mort debout. Au contraire, de faibles écarts de densité de gros bois peuvent se traduire en écarts importants en termes de volumes. Au final, le volume de bois mort debout prédit par le « modèle Holeksa » est presque deux fois supérieur à celui prédit avec le « modèle Arange », à savoir respectivement 9.9-18.1 m^3/ha (début-fin de simulation) contre 5.7-9.6 m^3/ha pour le scénario avec gestion, et 59.9-143.6 m^3/ha contre 38.6-84.2 m^3/ha pour le scénario sans gestion.

		<i>Valeurs observées dans la littérature</i>				<i>Simulations</i>							
<i>Compartment</i>	<i>Variable</i>	<i>Exploitation</i>	<i>Boréal</i>	<i>Tempéré-plaine</i>	<i>Tempéré-montagne</i>	<i>Modèle Holeksa</i>				<i>Modèle Arange</i>			
						<i>50-100</i>	<i>100-150</i>	<i>150-250</i>	<i>>500</i>	<i>50-100</i>	<i>100-150</i>	<i>150-250</i>	<i>>500</i>
<i>Bois mort total</i>	Volume moyen (m ³ /ha)	Oui				33.2	37.4	43.1	62.1	30.7	35.4	42.4	58.3
		Non				190.6	290.9	349.5	545.6	193.2	288.8	331.1	504.7
<i>Bois mort fin FWD</i>	Volume moyen (m ³ /ha)	Oui	48.5 ^(g)	8.5, max. 23.4 ^(f)		15	15.1	16.4	22.9	14.6	15.1	17.1	23.0
		Non				7.8	11.5	15.6	35.8	8.1	12.2	15.8	35.6
<i>Bois mort grossier CWD</i>	Nombre de pièces (/ha)	Oui	110.1 ⁽ⁱ⁾	128.9 ⁽ⁱ⁾	162.9 ⁽ⁱ⁾	291.3	460.6	586.5	1038.3	264.6	418.0	522.0	889.7
		Non	249.5&354.5 ⁽ⁱ⁾	82.7 ⁽ⁱ⁾	117.7 ⁽ⁱ⁾	435.7	686.6	1134.2	3944.5	421.9	626.4	1027.0	3247.6
	Volume moyen (m ³ /ha)	Oui	8.5 à 46.9 ^(k) , 14.4 ⁽ⁱ⁾	14 ⁽ⁱ⁾	10 à 60 ^(d) , 36 ⁽ⁱ⁾	18.2	22.3	26.7	39.2	16.2	20.3	25.3	35.4
	Non	22.3&111.4 ^(j) , 7.9-54.4 ^(k) , 40-170 ^(a) , 105-200 ^(e)	71 ^(c) , 58.3 ⁽ⁱ⁾ , 120 à 373 ^(e)	133&172 ^(b) , 131 ^(c) , 58.2 ⁽ⁱ⁾ , 327&387 max 578.2 ^(h)	182.9	279.4	334	509.7	185.1	276.6	315.3	469.0	
<i>Bois mort au sol ("Logs") CWD</i>	Nombre de pièces (/ha)	Oui		59.1 ⁽ⁱ⁾	67.6 ⁽ⁱ⁾	193.6	327.8	426.1	771.4	231.0	369.8	464.7	799.8
		Non		15.7 ⁽ⁱ⁾	26.2 ⁽ⁱ⁾ , 117&159 ^(b)	265.6	471.9	744.6	2706.5	354.7	544.1	878.5	2842.0
	Volume moyen (m ³ /ha)	Oui	8-36 ^(k) , <10 ⁽ⁱ⁾	10.4 ⁽ⁱ⁾	20.9 ⁽ⁱ⁾	8.3	11.1	13.4	21	10.5	14.1	17.7	25.7
	Non	0-24 ^(k) , 70 ^(j)	40.8 ⁽ⁱ⁾ , 47 ^(c)	27.5 ⁽ⁱ⁾ , 73 ^(c) , 77&107 ^(b) , 236.4 ^(h)	123	200.4	248.9	366.2	146.4	223.9	261.0	384.8	
<i>CWD</i>	% du volume	Oui	64-94 ^(k)	74 ⁽ⁱ⁾	58 ⁽ⁱ⁾	45.6	49.9	50.2	53.7	64.7	69.4	69.8	72.8
	Non	0-40 ^(k) , 70 ^(j)	70 ⁽ⁱ⁾ , 66 ^(c)	47 ⁽ⁱ⁾ , 56 ^(c)	67.2	71.7	74.5	71.8	79.1	80.9	82.8	82.0	
<i>Bois mort debout ("Snags") CWD</i>	Nombre de pièces (/ha)	Oui		69.8 ⁽ⁱ⁾	95.3 ⁽ⁱ⁾	97.7	132.8	160.4	266.9	33.6	48.2	57.2	89.9
		Non		67.0 ⁽ⁱ⁾ , 30-35 ^(c)	91.5 ⁽ⁱ⁾ , 55-60 ^(c) , 82 ^(b)	170.2	214.7	389.5	1238	67.2	82.3	148.5	405.6
	Volume moyen (m ³ /ha)	Oui	2-18 ^(k) , <10 ⁽ⁱ⁾	3.6 ⁽ⁱ⁾	15.1 ⁽ⁱ⁾	9.9	11.2	13.3	18.1	5.7	6.2	7.7	9.6
	Non	8-50 ^(k) , 40 ^(j)	17.6 ⁽ⁱ⁾ , 24 ^(c)	31.6 ⁽ⁱ⁾ , 56&65 ^(b) , 58 ^(c) , 81.4 ^(h)	59.9	79	85.1	143.6	38.6	52.7	54.3	84.2	
<i>CWD</i>	% du volume	Oui	12-46 ^(k)	26 ⁽ⁱ⁾	2.4 à 41 ^(d) , 42 ⁽ⁱ⁾	54.4	50.1	49.8	46.3	35.3	30.6	30.2	27.2
	Non	68-100 ^(k) , 30 ^(j)	34 ^(c) , 30 ⁽ⁱ⁾	40 ^(d) , 44 ^(c) , 54 ⁽ⁱ⁾	32.8	28.3	25.5	28.2	20.9	19.1	17.2	18.0	
<i>Bois mort debout par seuil de diamètre CWD</i>	Nombre de pièces (/ha) de d≥30cm	Oui		0.2 ⁽ⁱ⁾	0.9 ⁽ⁱ⁾	1.8	1.8	2.2	2.6	1.6	1.4	2.0	2.2
		Non		2.6 ⁽ⁱ⁾ , 8 ^(c)	2.6 ⁽ⁱ⁾ , 18 ^(c)	20.4	20.7	17.9	23.3	12.0	13.3	11.6	14.4
	Nombre de pièces (/ha) de d≥50cm	Oui				0.3	0.1	0.2	0.2	0.3	0.1	0.2	0.2
		Non		3 ^(c)	9 ^(c)	6.4	10.2	9	9.1	5.1	7.2	6.2	6.6
<i>CWD</i>	Nombre de pièces (/ha) de d≥70cm	Oui				0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Non					1.6	4.3	5.4	6.2	1.2	3.8	4.2	4.3
<i>Arbres vivants</i>	Volume total (m ³ /ha)	Oui	298.5 ⁽ⁱ⁾			232.1	237.4	293.6	343.4	231.2	241.5	289.9	345.5
		Non	331.3&396.3 ⁽ⁱ⁾	583 ^(c)	578 ^(c) , 763 (353-1233) ^(h)	689.1	798.5	861.9	936.5	688.3	785.2	854.8	938.4
	Surface terrière (m ² /ha)	Oui	27.9 ⁽ⁱ⁾	19.3 ⁽ⁱ⁾	28.2 ⁽ⁱ⁾	24.0	25.4	30.9	35.7	24.0	25.7	30.5	36.0
	Non	30.9&34.6 ^(j)	21.7 ⁽ⁱ⁾	33.5 ⁽ⁱ⁾ , 47 (23-72) ^(h)	62.9	70.9	77.0	92.8	62.6	69.8	76.8	92.6	

Tableau 19: Comparaison des volumes de bois mort prédits avec les valeurs observées dans la littérature.

^(a)Aakala (2010) ; ^(b)Holeksa et al. (2008) ; ^(c)Lachat et Butler (2007) ; ^(d)Larrieu et al. (2012) ; ^(e)Lassauce et al. (2011) ; ^(f)Lassauce et al. (2012) ; ^(g)Lohmus et al. (2013) ; ^(h)Motta et al. (2011) ; ⁽ⁱ⁾Pernot (2012) ; ^(j)Siitonen et al. (2000) ; ^(k)Similä et al. (2003). Voir **Tableau 20** pour plus de détail sur ces références.

Indice	Référence	Biome			Précisions géographiques		Etat des forêts		
		Boréal	Tempéré plaine	Tempéré montagne	Zone	Pays ou massif	Forêts primaires	Forêts anciennement gérées (Durée d'abandon de la gestion)	Forêts gérées
a	Aakala et al. 2010	X			Scandinavie	Finlande Nord	X		
b	Holeksa et al. 2008			X	Europe Centrale	Carpathes		70 ans	
c	Lachat et Butler 2007		X	X	Europe Centrale	Suisse		> 40 ans	
d	Larrieu et al. 2012			X	Europe de l'Ouest	Pyrénées, France		40 ou 100 ans	X
e	Lassauce et al. 2011	X	X	X	Europe	-		?	X
f	Lassauce et al. 2012		X		Europe de l'Ouest	France			X
g	Lhomus et al. 2013	X			Europe du Nord	Estonie			X
h	Motta et al. 2011			X	Europe Centrale	Alpes Dinariques, Bosnie Herzégovine	X		
i	Pemot 2012		X	X	Europe de l'Ouest	France		> 20 ans	X
j	Siitonen et al. 2000	X			Scandinavie	Finlande	X	plusieurs décennies	X
k	Similä et al. 2003	X			Scandinavie	Finlande Est		X	X

Tableau 20 : Compléments d'informations concernant les études référencées dans le Tableau 11.

4. Discussion et choix du taux de chute du bois mort debout

Les objectifs de ces simulations étaient à la fois de vérifier la qualité des prédictions du modèle d'Holeksa et al. (2008), la cohérence des modifications apportées et la bonne implémentation du modèle de bois mort, en particulier son couplage avec le modèle Samsara2 et l'algorithme de gestion (UMA). Pour ce dernier point, des vérifications ont été faites au cours de son développement, afin de vérifier que les flux d'arbres morts entre le modèle Samsara2, le compartiment bois mort et l'algorithme de gestion étaient simulés correctement (résultats non montrés ici).

En ce qui concerne les modifications apportées au modèle d'Holeksa et al. (2008), qui ont potentiellement modifié la dynamique de décomposition du bois mort, plusieurs hypothèses étaient faites. Tout d'abord, il est possible que le choix de modéliser la décomposition du bois mort d'un seul tenant, au lieu de découper les arbres en billons, induise une sous-estimation de la vitesse de dégradation des parties de petite dimension (partie supérieure de l'arbre) et donc une surestimation du volume des arbres décomposés. Au contraire, le fait d'utiliser le diamètre à 1.30m comme diamètre de référence pour les matrices de transition (Tableau 14) et de réduction du volume (Tableau 15), plutôt que le diamètre médian du billon, peut sensiblement augmenter la vitesse de dégradation des pièces de bois mort, puisque la transition entre classes est plus rapides pour les grosses pièces de bois mort (diamètre ≥ 35 cm) que les petites. Enfin, les corrections apportées pour tenir compte de l'aplatissement des pièces de bois mort vont également dans le sens de la réduction du volume de bois mort. Au final, les volumes de bois mort prédits par le modèle sont cohérents avec la littérature, bien que légèrement supérieurs.

Comme vu précédemment (et comme prévu), le choix des probabilités utilisées pour modéliser la chute des arbres morts a une influence non négligeable sur les variables relatives à la quantité de bois mort debout. Les probabilités de chute des arbres morts debout étant plus faibles pour le « modèle Holeksa » que pour le « modèle Arange », il est logique d'obtenir une densité et un volume de bois mort debout supérieurs

pour le premier modèle. De plus, les probabilités de chute du « modèle Holeksa » varient en fonction du diamètre, avec des probabilités très faibles pour les petits bois (Tableau 17), ce qui explique que les différences les plus fortes entre les deux modèles soient observées pour le nombre total d'arbres morts debout, et non sur le nombre de gros bois ou le volume. Au contraire, les probabilités de chute des moyens et gros bois ($d \geq 35\text{cm}$) du « modèle Holeksa » sont assez proches de la probabilité de chute (unique) du « modèle Arange », bien que légèrement plus faibles (0.52-0.57 contre 0.663, respectivement), ce qui explique que les densités de bois moyens, gros bois et très gros bois soient proches pour les deux modèles. Enfin, si ces valeurs sont légèrement supérieures pour le « modèle Holeksa » en non géré, les différences s'estompent en scénario géré, et le faible nombre de valeurs de références ne permet pas de trancher entre ces deux modèles.

Les références sont plus nombreuses en ce qui concerne le nombre total de pièces et le volume de bois mort debout. On remarque alors que les densités prédites par le « modèle Holeksa » sont trop élevées, tandis que celles du « modèle Arange » sont plus proches de celles observées dans la littérature, en géré comme en non géré. La comparaison des volumes de bois mort debout est plus complexe, les prédictions des deux modèles étant dans la gamme des possibles, à l'exception de la valeur à l'équilibre en non géré pour le « modèle Holeksa », qui est largement supérieure aux observations. Enfin, la proportion de bois mort debout en géré semble trop élevée pour le « modèle Holeksa » (50%) tandis qu'elle est plus proche de la gamme avec le « modèle Arange » (autour de 30%). En non géré, aucun des deux modèles n'est dans la gamme des valeurs observées en forêt de montagne (40-50%), mais sont plus proches des valeurs observées en plaine (environ 30%), avec des valeurs respectivement inférieures à 30% et 20% pour les modèles « Holeksa » et « Arange ».

Il faut toutefois rappeler que ces valeurs de références sont issues d'un nombre restreint d'études, qui ne sont pas forcément représentatives. La densité, le volume et la proportion de bois mort debout peuvent en effet fortement varier d'un site à l'autre, en fonction des espèces, des conditions locales (type de sol, exposition au vent...) et du type de gestion, comme en témoigne la forte variabilité constatée par Similä et al. (2003) en forêt boréale (Tableau 19). Il faut ainsi tenir compte du fait que la gestion modélisée ici est plutôt intensive, avec la récolte de 90% du bois mort et des prélèvements potentiellement élevés. Ce choix a été guidé par la volonté d'avoir, en plus des valeurs maximales atteintes par un peuplement dense (surface terrière et proportion de gros bois élevées) laissé en libre évolution, une estimation des valeurs « minimales » de bois mort prédites par le modèle³⁴. Le fait que le « modèle Arange » prédise, sous ces conditions de gestion, des quantités de bois mort debout légèrement inférieures aux valeurs observées n'est donc pas un problème, sachant qu'une gestion moins intensive produirait des valeurs plus proches de celles de référence. Au contraire, Holeksa et al. (2008) estiment eux-mêmes que les probabilités de chute des arbres morts (et en

³⁴ Des simulations ont été effectuées avec des modes de gestion plus conservatifs (résultats non montrés ici), avec une plus grande rétention de bois mort ainsi que des prélèvements plus faibles, menant à des volumes sur pieds plus élevés et donc à plus de mortalité naturelle. Les volumes de bois mort obtenus dans ces simulations étaient, en toute logique, plus importants que pour les scénarii de gestion intensive.

particulier des petits bois) sont faibles, à cause de la protection contre le vent apportée par la densité du peuplement et (probablement) la situation géographique de la forêt. De plus, le fait que le « modèle Holeksa » prédise des densités et volumes de bois mort élevés sous un régime de gestion intensive peut être problématique, avec le risque d'avoir un biais systématique menant à sous-estimer l'effet de la gestion sur les indicateurs de biodiversité.

Enfin, il faut également rappeler que cette étude s'intègre au projet européen Arange, et que les différents partenaires envisagent d'intégrer la modélisation du bois mort debout dans leur modèle de la manière la plus simple possible, à savoir en utilisant la probabilité de chute unique utilisée dans le modèle PICUS (cf. « modèle Arange »). Ainsi, afin d'assurer une meilleure comparabilité des prédictions entre les différents modèles utilisés dans le projet, et étant donné que le « modèle Holeksa » ne constitue pas apparemment pas un avantage significatif en terme de qualité prédictive, il semble raisonnable d'utiliser le « modèle Arange » pour la suite de l'étude.

VI. Conclusion et perspectives

Dans ce troisième Chapitre, nous avons présenté les indicateurs de biodiversité implémentés dans le modèle Samsara2 afin d'étudier l'effet de la gestion en futaie irrégulière sur différents compartiments de la biodiversité (arbres, strate herbacée, faune saproxylique). Nous avons vu que, si certains indicateurs sont déductibles de la structure ou composition du peuplement forestier et sont donc facilement implémentés dans les modèles de dynamique forestière, d'autres requièrent au contraire le développement et l'implémentation de modèles spécifiques, comme ici le bois mort ou la diversité de la strate herbacée (cf. ANNEXE 1).

En ce qui concerne la diversité de la végétation de sous-bois, l'implémentation du modèle de richesse spécifique des herbacées ne constitue qu'une première étape qui sera bientôt suivie de l'implémentation de modèles d'abondance des espèces herbacées et ligneuses (Zilliox et Gosselin 2013).

En permettant un suivi de l'évolution des arbres morts, et notamment de leur position (debout/couché), état de décomposition et volume individuel, le travail d'implémentation du modèle bois mort détaillé en Partie 3 a permis de coder l'ensemble des « indicateurs bois mort » identifiés par la synthèse bibliographique présentée en début de Chapitre. Les simulations d'évaluation du modèle de bois mort, en couplage avec Samsara2, ont montré que les prédictions du modèle sont cohérentes avec les valeurs observées dans la littérature (Tableau 19).

Bien qu'ayant déjà subi quelques modifications par rapport aux éléments originellement publiés par Holeksa et al. (2008), le modèle de bois mort pourrait encore être amélioré, notamment en ce qui concerne la définition des pièces de bois mort. En effet, la version actuelle du modèle considère les arbres entiers et modélise le processus de décomposition de l'ensemble de l'arbre. Or les arbres morts ont tendance à se fragmenter au cours du processus de décomposition, notamment lorsqu'ils tombent au sol. Il faudrait donc pouvoir modéliser cette fragmentation. Ce travail nécessiterait des données de suivi de l'évolution d'arbres morts de différents stades de décomposition, en identifiant l'origine de chaque fragment nouvellement créé. Un tel suivi pourrait être mis en place dans des forêts non gérées depuis plusieurs décennies (réserves biologiques ou îlots de sénescence) où les arbres morts sur pied sont plus fréquents.

Ensuite, cette modélisation de la fragmentation du bois mort permettrait de corriger une autre limite du modèle, concernant l'estimation du diamètre des pièces de bois mort. En effet, tandis qu'Holeksa et al. (2008) ont considéré le diamètre moyen des pièces de bois morts (mesuré à la moitié de leur longueur) pour la définition des matrices de transition et de réduction du volume, le modèle implémenté sous Samsara2 considère quant-à-lui le diamètre à hauteur de poitrine des arbres morts (dbh). Cette hypothèse a été faite afin de ne pas surestimer la vitesse de décomposition de la partie inférieure des arbres (plus large) en leur affectant un diamètre moyen trop faible (car calculé sur l'ensemble de leur hauteur). Il est probable que cette hypothèse induise au contraire une sous-estimation de la vitesse de décomposition de l'arbre, puisqu'une majeure partie de l'arbre est de diamètre inférieur au dbh et aurait donc dû se décomposer plus vite, d'après les matrices établies par Holeksa et al. (2008). Modéliser la fragmentation des arbres morts permettrait donc de régler la question de la définition du diamètre des pièces de bois mort et ainsi d'éviter les sur- ou sous-estimations associées aux différentes hypothèses possibles.

Enfin, une dernière limite du modèle concerne l'hypothèse selon laquelle tous les arbres meurent debout, leur chute étant ensuite un évènement stochastique. Or il peut arriver que les arbres tombent au sol vivants – et meurent ensuite-, ces « chablis » pouvant être des évènements isolés ou de grande envergure, par exemple suite à une tempête. Tenir compte de ces éléments de la dynamique naturelle des forêts nécessiterait donc de connaître et de pouvoir modéliser l'origine de la mort des arbres et leur conséquence probable sur le statut de l'arbre (debout/couché) et son état de fragmentation. De plus, il pourrait être intéressant de modéliser directement les perturbations naturelles comme les tempêtes, qui produisent directement du bois mort au sol, sous forme d'arbres entiers ou de fragments – le reste de l'arbre restant debout et formant un « volis ». Ces différents éléments de discussion soulignent bien la complexité inhérente aux processus de mortalité, de production et décomposition du bois mort, ainsi que la prise en compte des perturbations naturelles qui font actuellement le sujet de recherches actives (Seidl et al. 2011a) afin de mieux comprendre ces phénomènes et de pouvoir les modéliser et ainsi les intégrer dans les démarches d'expérimentation pas simulation (voir par exemple (Seidl et al. 2008)).

On notera enfin que le cas des dendro-micro-habitats n'est pas traité dans cette thèse, bien que leur lien avec la biodiversité et leur intégration dans un nombre croissant d'études (Larrieu et al. 2013; Larrieu et al. 2012; Michel et Winter 2009; Regnery et al. 2013b; Winter et Möller 2008) fasse de leur modélisation un enjeu majeur. Les travaux en cours portant sur le lien entre les caractéristiques du peuplement, la densité et la diversité des micro-habitats (voir par exemple les travaux de Larrieu et al. (2013) en forêt de montagne) devraient apporter de nouveaux éléments permettant de simuler directement la présence de dendro-micro-habitats dans les modèles de dynamique forestière. En effet, de nombreuses études observent un effet positif du diamètre des arbres sur la densité et la diversité des micro-habitats (Larrieu et Cabanettes 2012; Michel et al. 2011; Regnery et al. 2013b; Vuidot et al. 2011; Winter et Möller 2008), ainsi que sur l'occurrence de micro-habitats rares comme les cavités (Fan et al. 2003). Nous avons également vu que l'essence a un effet sur le nombre de micro-habitats, ainsi que l'état de l'arbre – vivant ou mort (Fan et al. 2003; Michel et Winter 2009; Regnery et al. 2013b; Vuidot et al. 2011) – et son état de décomposition (Fan et al. 2003; Schreiber et deCalesta 1992). On peut donc aisément imaginer le développement et l'implémentation d'un modèle de prédiction du nombre et de la diversité de micro-habitats portés par arbre, en fonction du diamètre, de l'essence et de l'état de l'arbre.

CHAPITRE 4 – Réponse des services écosystémiques à la gestion

Ce chapitre présente l'approche par analyse de sensibilité mise en place pour étudier l'effet des différents leviers de gestion en futaie irrégulière, en interaction avec la démographie et l'état initial, sur les variables de sortie prédites par le modèle Samsara2, en particulier les indicateurs de production de bois et de conservation de la biodiversité.



Production de bois et préservation de la biodiversité dans le Vercors.

Source : Photos personnelles

I. Introduction

L'expérimentation sylvicole présentée dans le Chapitre 2 a permis une première analyse de l'effet de la gestion en futaie irrégulière sur la structure et la composition du peuplement, ainsi que sur la production de bois. Elle a notamment révélé l'effet positif de l'agrégation spatiale des prélèvements sur la régénération, la diversité des diamètres et la proportion d'épicéa. Elle a également permis d'avoir une première idée de l'effet de la dynamisation de la gestion, bien qu'un seul des facteurs sylvicoles sous-jacents ait été testé (l'intensité de récolte des arbres mûrs). Cette expérience a enfin soulevé la question des interactions entre paramètres sylvicoles, en révélant le fort effet déstockant de l'action combinée de l'intensification et de l'agrégation spatiale des prélèvements, bien que seulement deux modalités d'agrégation aient été testées (cf. Expérience 3, Chapitre 2).

Or d'autres facteurs sylvicoles peuvent également avoir une forte influence sur ces différents variables de sortie, et en particulier le diamètre d'exploitabilité, qui est considéré comme un facteur de dynamisation de la gestion tout aussi important que l'intensité de récolte (cf. Introduction générale). Il pourrait donc être intéressant d'analyser les variations simultanées de ces deux paramètres, et de rechercher d'éventuelles interactions. De plus, le développement de modèles et indicateurs de biodiversité, présentés aux Chapitre 3, permet d'intégrer une nouvelle dimension à ces expériences par simulation, en analysant les effets de leviers d'intensification et d'agrégation spatiale des prélèvements sur la biodiversité. S'ajoute à cela la possibilité d'analyser désormais l'effet des leviers de préservation de la biodiversité implémentés dans l'algorithme, comme la rétention de gros bois, la rétention de bois mort et les deux paramètres permettant de contrôler le mélange des essences.

Il semblerait ainsi intéressant d'étudier l'effet de l'ensemble des paramètres de l'algorithme de sylviculture, afin de ne pas prendre le risque d'omettre un levier important et de pouvoir détecter les interactions entre paramètres. Étant donné la forte influence – révélée au Chapitre 1 – de certains paramètres démographiques du modèle Samsara2 (croissance et régénération) et de la densité et l'hétérogénéité initiales du peuplement, il semble également intéressant d'étudier les effets de ces facteurs sylvicoles en interaction avec la dynamique naturelle et l'état initial du peuplement.

Étudier l'impact des variations simultanées de l'ensemble des paramètres d'entrée du modèle, comme autant de leviers de contrôle et de modulation de la gestion en futaie irrégulière, nécessiterait toutefois la mise en place de plans d'expériences très ambitieux, en particulier si l'on souhaite pouvoir estimer correctement les interactions entre facteurs. Or la simulation de plans complets, i.e. testant l'ensemble des combinaisons des paramètres d'entrée, n'est pas envisageable dans le cadre de cette étude, compte tenu du temps de calcul important du modèle de transmission de la lumière (Courbaud et al. 2003) implémenté dans Samsara2 (~20-30 minutes par simulation de 150 ans pour 4ha).

Il apparaît donc nécessaire de mettre en place une démarche d'expérimentation par simulation adaptée, permettant d'analyser à moindres coûts les effets combinés des facteurs sylvicoles, démographique et « état initial » sur les indicateurs de SE (production et biodiversité) et de durabilité (liés à la structure et à la composition du peuplement).

À cette fin, les méthodes d'analyse de sensibilité, qui étudient l'impact de variations des paramètres d'entrée du modèle sur les variations des variables de sortie (Saltelli et al. 2008; Saltelli et al. 2004), peuvent s'avérer d'une grande utilité. Elles permettent ainsi de détecter les paramètres peu influents, qui peuvent être fixés à leur valeur par défaut, pour concentrer l'analyse sur les paramètres et interactions ayant le plus d'influence. La cohérence entre les résultats de l'analyse de sensibilité et les connaissances, en termes d'importance des paramètres, permet également de juger de la fidélité des processus modélisés (Saltelli et al. 2006; Saltelli et al. 2000). Enfin, une meilleure compréhension des interactions entre paramètres peut enrichir les connaissances portant sur les processus modélisés (Jacques 2005).

Il existe de nombreuses méthodes d'analyses de sensibilité (Saltelli et al. 2008; Saltelli et al. 2004), plus ou moins gourmandes en nombre de simulations. Le choix d'une méthode repose sur la recherche d'un compromis entre le nombre maximal de simulations envisageables – qui dépend fortement du temps de calcul, le nombre de paramètres et la complexité – et stochasticité – du modèle utilisé. Dans le cas des modèles à temps de calcul élevé et/ou possédant un grand nombre de paramètres et/ou complexes, comme c'est le cas ici, il peut s'avérer nécessaire de commencer par une méthode de screening telles que la méthode des effets élémentaire de Morris (Campolongo et al. 2007; Morris 1991; Saltelli et al. 2006).

En plus d'étudier la sensibilité des indicateurs de structure, composition et SE aux différents facteurs sylvicoles, cette approche doit également permettre de déterminer le signe, la forme et l'amplitude de leur réponse aux variations des facteurs testés. Une telle analyse peut se faire grâce à une approche par régression, permettant d'explicitier le lien entre chacun des indicateurs étudiés et les facteurs – sylvicoles, démographiques ou « état initial » – testés, et ainsi d'étudier l'effet de ces facteurs, seuls ou en interaction. En établissant ainsi la « fonction de réponse » des indicateurs, nous espérons pouvoir améliorer notre compréhension des processus simulés, déterminer quels sont les leviers de gestion efficaces pour favoriser tel ou tel service, voire identifier les leviers permettant de concilier production et biodiversité.

L'objectif de ce chapitre est d'étudier l'effet des facteurs sylvicoles sur un ensemble d'indicateurs de durabilité – fondés sur le maintien du stock et de l'hétérogénéité du peuplement –, de production de bois et de biodiversité, en interaction avec la démographie et l'état initial du peuplement. À cette fin, nous avons mis en place une approche d'expérimentation par simulation combinant deux méthodes d'analyse de sensibilité :

- 1) Une première analyse de sensibilité dite de « *screening* » (méthode de Morris) visant à détecter les paramètres influents et réduire les dimensions du plan d'expérience
- 2) Une deuxième analyse de sensibilité visant à estimer de manière plus précise l'influence des facteurs influents et à établir les fonctions de réponse des différents indicateurs à la gestion, en interaction avec la démographie et l'état initial

Cette approche doit ainsi nous permettre d'étudier l'influence relative des différents facteurs testés, de déterminer le signe et la forme de leurs effets sur les indicateurs étudiés, et de détecter les interactions entre facteurs, traduisant soit les effets amplifiés de combinaisons de modalités sylvicoles, soit au contraire des compensations entre facteurs. Nous chercherons notamment à vérifier si les facteurs sylvicoles agissant comme levier de préservation de la biodiversité permettent de compenser les effets éventuels négatifs de l'intensification des prélèvements sur les indicateurs de structure du peuplement ou de biodiversité. Nous analyserons les interactions avec les facteurs démographiques et les états initiaux, afin d'évaluer si ces derniers modifient la réponse des indicateurs de durabilité ou SE à la gestion. Pour finir, nous étudierons les relations entre indicateurs et comparerons leurs réponses aux leviers de gestion (dynamisation, agrégation spatiale et préservation de la biodiversité), afin d'identifier d'éventuels compromis ou synergies entre indicateurs.

Ce chapitre comporte un manuscrit constituant un projet d'article, ainsi qu'une annexe présentant en détail les méthodes utilisées, ainsi que des résultats non intégrés au corps du manuscrit.

II. Article 4 – Response of timber production and biodiversity indicators to silvicultural drivers in uneven-aged and mixed mountain forest: a simulation study based on sensitivity analysis techniques

Title:

Response of timber production and biodiversity indicators to silvicultural drivers in uneven-aged and mixed mountain forest: a simulation study based on sensitivity analysis techniques.

Short title: Response of biodiversity and timber production to uneven-aged management

Keywords: ecosystem services / timber production / biodiversity conservation / individual-based model / uneven-aged management system

INTRODUCTION

For a few decades, forest managers have been faced with an increasing demand from society for an explicit consideration of forest multifunctionality (Führer 2000; Lexer et Brooks 2005; Marcot et al. 2012), i.e. a joint provision of different ecosystem services (ES) such as timber production, carbon sequestration, protection against natural hazards, and biodiversity conservation. Foresters have been arguing for a long time that sustainable management not only produces timber, but also provides indirectly all the services related to the maintenance of a healthy forest (Führer 2000). In some cases, multifunctionality is indeed made easy by synergies among ecosystem services, for example between timber production and water provision (Baskent et Keleş 2009), or carbon sequestration and oxygen production (Baskent et al. 2008). However, some ecosystem services seem hardly compatible, especially timber production and biodiversity conservation, which are responsible for one of the most acknowledged and problematic trade-offs related to forest management (Boscolo et Vincent 2003; Duncker et al. 2012; Hynynen et al. 2005; Schwenk et al. 2012; Seidl et al. 2007),.

Indeed, several observation studies found that biodiversity is lower in managed forest than in natural or at least unmanaged forests (see for example the review by Paillet et al. (2010)). Forest management indeed affects negatively several taxa like fungi, bryophytes, lichens, and especially saproxylic beetles (Martikainen et al. 2000; Müller et al. 2008; Müller et al. 2007; Similä et al. 2003). These results may be explained by the negative effect of forest management on the natural attributes important for these taxa, like dead wood and micro-habitats bearing trees (Larrieu et al. 2012; Lassauce et al. 2011; Martikainen et al. 2000; Vuidot et al. 2011; Winter et Möller 2008). Simulation studies confirm this tendency, as the maximum levels of biodiversity or favorable natural attributes are generally reached for unmanaged scenarios (Duncker et al. 2012; Hynynen et al. 2005; Seidl et al. 2007). However, the generality of such results is still debated, as it strongly depends on the biodiversity indicators and related taxa considered in such studies. For example, some simulation studies found a positive effect of management on the specific richness of birds (Schwenk et al. 2012), while the negative impact on natural stand attributes favorable to biodiversity conservation are often highlighted (Duncker et al. 2012; Temperli et al. 2012), especially as regards dead wood (Duncker et al. 2012; Seidl et al. 2007). Things might then be more complicated than the simple opposition between timber production and biodiversity conservation, since trade-offs may also concern several indicators of the same ecosystem services or synergies occur between biodiversity and production indicators.

The definition of management scenarios reconciling timber production and biodiversity conservation requires a better understanding of the response of these ecosystem services to forest management. Such scenarios rely on the analysis of past and current management practices, as well as the consideration of new alternative practices to overcome potential limits or face new challenges, like climate change. Recent studies are generally based on simulation experiments to overcome several limits of forest experiments: long forest cycles, large experiment areas, limited number of modalities and repetitions, difficulty to control other variables such as environment or past history. This evolution has been made possible thanks to the development of simulations models coupling forest dynamics models, silviculture algorithm and ES models and indicators (Muys et al. 2010; Peng 2000; Pretzsch et al. 2008; Söderbergh et Ledermann 2003).

In this context, the high potential of mixed and uneven-aged forests is widely acknowledged, as they are supposed to be favorable to the supply of several/multiple ecosystem services at the stand scale and to ensure their maintenance over time (Diaci et al. 2011; O'Hara et Ramage 2013; Spiecker 2003). Uneven-aged management is considered favorable to biodiversity thanks to the diversity of niches offered by mixed tree species and structurally diverse stand structure, with positive effects on several taxa and especially birds (Moning et Müller 2008) and understory vegetation (Ares et al. 2009; Jenkins et Parker 1999). They also favor a higher and most continuous presence of key stands attributes like dead wood amount or large living or dead trees (Boncina 2011; Spiecker 2003). As regards the production function, recent studies have revealed evidences of the positive effect of mixed forests on stand productivity (Vallet et Perot 2011), whereas the positive effect of uneven-aged management on timber production - in terms of timber quality and economic returns - is still not clear, due to methodological difficulties related to the comparison of even-aged and uneven-aged systems (Hanewinkel 2002). Last but not least, mixed and uneven-aged forests are supposed to be better resilient and are thus expected to be better adapted to ensure a continuous maintenance of ES in case of increased extreme events frequency (Millar et al. 2007; Puettmann 2011; Spiecker 2003). Because they have been traditionally managed under the uneven-aged system, sometimes for more than a century, mixed mountain forest of Central Europe are often considered as a silvicultural model (O'Hara 2002; Schütz 2002). Most studies and silvicultural references refer to forests mixing Silver fir (*Abies alba* Mill.), Norway spruce (*Picea abies* (L.) and/or Common beech (*Fagus sylvatica* L.), Karst.), which dominate the montane elevation belt in Europe (Schütz 2002).

Whereas several simulation experiments compared even-aged and uneven-aged management systems in European mountain forests (e.g. Duncker et al. (2012); Rasche et al. (2013)), few studies investigated the impact of variations within the uneven-aged management system (but see Buongiorno et al. (2012) or Volin and Buongiorno (1996)). Yet, a high diversity of practices exists, from the classical individual tree selection system (also called “plenter system”) to gap creation, including several patterns and size of group selection systems. The criteria retained for the definition of targeted trees and harvesting quantities are also quite variable, from the diameter limit cutting broadly used in North America, which targets only (but almost all) trees above a given commercial diameter threshold (see Kenefic et al. (2006) for an overview of this practice), to the research of an equilibrium diameter distribution, achieved through the definition of number of trees or ratio to keep – or to remove – per diameter class (see for example Buongiorno et al. (2000) for a comparison of both approaches). Some systems give more freedom to the forest managers, which may combine several practices to adapt to the local context or stand structure, like the irregular shelterwood system.

Simulation studies comparing slight variations within a given uneven-aged management are quite scarce, even outside Europe. Among the rare examples, some studies generally assess the effect

of the variation of the length of the cutting cycle (Buongiorno et al. 2012; R ger et al. 2007; Volin et Buongiorno 1996), or of the target cutting diameter (Bohn et al. 2011; Volin et Buongiorno 1996). Reducing the target cutting diameter or reducing the rotation period might then be considered as management intensity drivers. Other studies assessed the impact of increased management intensity, mainly through increased harvested quantities (R ger et al. 2007), reduced stocking retention (Bohn et al. 2011) –or higher proportion of mature trees harvested (Lafond et al. 2014). These studies observed a short-term positive effect of increased management intensity on timber production, which revealed non-sustainable on the long run, and came with negative effects on stand structure and especially the density of large trees (Lafond et al. 2014; R ger et al. 2007). Spatial cutting patterns are also considered as an important control driver, as shown by Cordonnier et al. (2008), who detected the positive effect of group selection practices on structure diversity and stand resilience compared to individual selection practices. Indeed, increased spatial aggregation of cut trees appeared to have a positive effect on stand regeneration, large trees density and structure diversity, without affecting timber production (Lafond et al. 2014). Moreover, group selection practices are also expected to have a positive effect on other biodiversity indices - than structure diversity and large trees – like dead wood abundance (Bolton et D'Amato 2011) and understory vegetation diversity (Ares et al. 2009; Jenkins et Parker 1999).

These studies revealed that these management drivers had a potentially high influence on stand characteristics and the related provision of ecosystem services. Simulation studies generally addressed the impact of these management drivers on timber production and stand structure, structure diversity or stand composition (Buongiorno et al. 2012; Cordonnier et al. 2008; Lafond et al. 2014; R ger et al. 2007) but none of them assessed their effect on biodiversity conservation.

Moreover, few studies assessed the combined effect of several silvicultural drivers, despite the complexity and potential importance of interactions between silvicultural parameters. By comparing a limited number of management scenarios, such studies do not allow for a true understanding of the effect of each silvicultural driver and its interactions with other silvicultural or demographic parameters. Nevertheless, complete experiment plans testing all possible parameters combinations seem far too complex to analyze with this kind of approach. It thus appeared necessary to deal with the analysis of the impact of such silvicultural drivers in depth, while also considering other potentially influential management drivers, especially biodiversity conservation measures like large trees or dead wood retention.

In the present study, we aimed at studying the response of several sustainability, timber production and biodiversity indicators to management drivers in uneven-aged mountain forests, in interaction with the main drivers of natural dynamics and initial state of forest stands. We designed a simulation study framework coupling Samsara2, an individual based and spatially explicit simulation

model designed for uneven-aged spruce-fir forests of the montane elevation belt (Courbaud et al. in prep), to dead wood and understory layer biodiversity models, as well as an uneven-aged silviculture algorithm (Lafond et al. 2014). The latter encompasses several control parameters related to the main management drivers involved in uneven-aged systems, i.e. management intensity, spatial arrangement of cut trees and biodiversity conservation measures.

Simulation experiments were then conducted to answer the following questions: (i) What is the relative influence of the different demographic, silviculture and initial state factors? In particular, which are the main influential silviculture parameters within each management driver? (ii) What are the sign and shape of the response of the different indicators to influential silvicultural parameters? Are these relations affected by demography and initial state? (iii) Are these responses consistent within a family of indicators, i.e. sustainability, timber production or biodiversity indicators? And how do the different management drivers impact each family? In the case of negative impacts, can we identify compensation drivers?

We hypothesized that the studied indicators would be sensitive to the main silvicultural drivers controlling harvesting intensity and the spatial aggregation of cut trees. We expected interactions between those silvicultural parameters, and with demography or initial state, which might modulate the effect of silvicultural drivers on output indicators.

We also hypothesized that the effect of each factor would depend on the studied indicators and the related ecosystem service, with opposed response between ES or between indicators of the same ES. We especially expected that harvesting intensity might have a positive effect on timber production on the short term but a low or negative effect on the long term, as well as a negative effect on structure diversity and biodiversity indicators. On the contrary, we expected that group selection practices would have a positive effect on stand structure and biodiversity, thanks to the retention of large trees and a higher density of large snags, as well as more diverse understory layer. Finally, we hypothesized that intermediate management intensity, combined with biodiversity retention measures, would enable a compromise between timber production and biodiversity preservation.

Correct interpretation of simulation results requires a good understanding of model' predictive capacity and behavior in such experiments. Besides evaluation process (see Courbaud et al. (in prep)), sensitivity analysis techniques (SA) are very useful tools allowing scientist to study the response of model's predictions to variations of input parameters, increase their understanding of model's behavior, and guide the implementation of simulation experiment designs by enabling the detection of influential or non-influential parameters or interactions (Cariboni et al. 2007; Saltelli et al. 2008; Saltelli et al. 2000). The choice of a given SA techniques however strongly depend on the number of input parameters and on computing cost. Like us, modelers using time consuming models may be confronted to a restricted choice, the most common variance-based SA techniques (e.g. FAST, Sobol) being too expensive in term of number of simulations. We therefore based our approach on the

combination of two techniques especially designed for computationally expensive models: (i) the Morris screening method, which is an efficient screening method to detect influential parameters and the sign of their effects (Campolongo et al. 2007; Ciric et al. 2012); and (ii) the metamodelling approach (Storlie et Helton 2008; Villa-Vialaneix et al. 2012), which is more reliable as regards the estimation of sensitivity indices and give additional information on the shape of the effects and interactions among factors, but are more computationally expensive. Both techniques can be used alone, depending on model's characteristics and the objectives of the study, or be combined in a two-step approach, as we did in this study, following the idea that the Morris' screening method would allow us to pre-select influential parameters and thus reduce the dimensions of the experiment design addressed by the metamodelling approach in the second step. Moreover, these techniques have not been tested on forest dynamics and management models yet, and we found no other study combining both methods for ecological models.

MATERIAL AND METHODS

1. Simulation model framework

1.1. The forest dynamics model

Samsara2 is an individual-based and spatially explicit simulation model, which simulates forest dynamics (regeneration, growth and mortality) in mixed and uneven-aged mountain forests. The model is currently calibrated for Silver fir (*Abies alba*) and Norway spruce (*Picea abies*) stands, within the montane elevation belt of the Northern Alps (Courbaud et al. in prep). Annual diameter increment of individual trees depends on their size, on the amount of light intercepted by their crown during the growing season (Courbaud et al. 2003) and on individual variability parameters (Vieilledent et al. 2010). Light also controls seedlings establishment and growth in 25 m² cells. Seedlings are recruited as trees when reaching the diameter thresholds of 7.5cm. Mortality depends on trees diameter and a competition index based on basal areas of neighbouring trees. Samsara2 is implemented on the simulation platform Capsis4 (Dufour-Kowalski et al., 2012), which enables long term simulation of management scenarios (Lafond et al. 2014).

1.2. The uneven-aged silviculture algorithm

The uneven-aged management algorithm (UMA) has been developed to simulate the complex decision process associated with uneven-aged forests management, which involves the joint consideration of harvesting, thinning, sanitary and regeneration-oriented operations, as well as the

control of uneven-aged structure and species mixing balance. This algorithm has been designed to fit the silvicultural drivers, criteria and decision process used by managers during those operations. It therefore involves fifteen parameters (see Table 1) controlling the definition of cutting objectives: the minimum size of targeted trees for thinning (dT) and harvesting (dH) operations (in cm), the maximum proportion allowed to be cut among those trees (tRx and hRx), and the minimum (gCn) standard (gCs) and maximum (gCx) cutting quantities. Increased management intensity involves the variation of several silvicultural parameter – alone or in combination –: reduction of harvesting (low dH) or thinning (low dT) diameters; increase of harvesting (high hRx) or thinning (high tRx) intensities; increase of target cutting quantities (high gCn , gCs or gCx). Some parameters also control the spatial organization of cut trees, through the maximum cutting aggregation area (aaM) and a buffer distance (dB), as well as the importance given to local density ($tdWP$ and $hdWP$) and species (sWP) during tree selection process (Weighted cutting Probabilities). Higher values of such parameters involve a higher control of the spatial structure of cut trees. Finally, three parameters allow biodiversity conservation measures, through the retention of dead wood (low $dwpH$), large trees (high nbT) and minority species (high mrC and sWP). More information about this algorithm and its functioning can be found in Lafond et al. (2014) and in the associated ESM1.

Management drivers and corresponding parameters of the algorithm			Values		Levels		Scale	
<i>Driver</i>	<i>Code</i>	<i>Parameter description</i>	<i>Min</i>	<i>Max</i>	<i>Exp1</i>	<i>Exp2</i>		
Management intensity	-	dH	Harvesting diameter (cm)	42.5	67.5	6	5	Clas.
	-	dT	Thinning diameter (cm)	17.5	32.5	4	5	Clas.
	+	hRx	Max. harvesting % of trees with diameter $d \geq dH$ (in G)	0.25	1	6	5	Clas.
	+	tRx	Max. thinning % of trees with diameter $dT \leq d < dH$ (in G)	0	0.5	6	5	Clas.
	+	gCx	Maximum quantity to cut (in G, m ² /ha)	7	12	6	5	Clas.
	+	gCs	Standard quantity to cut (in G, m ² /ha)	4	7	4	5	Clas.
Spatial arrangement	+	gCn	Minimum quantity to cut (in G, m ² /ha)	1	4	4	5	Clas.
	+	aaM	Maximal aggregation area** of cut trees (m ²)	1	2500	6	5	log10
	+	dB	Buffer distance between cut trees or groups (m)	0	15	4	-	Clas.
	+	hdWP	Power accorded to local density* for harvesting probability	0.1	100	4	-	log10
Biodiversity conservation	+	tdWP	Power accorded to local density* for thinning probability	0.1	100	4	-	log10
	+	sWP	Power accorded to species proportion for cutting probability	0.1	100	4	5	log10
	+	mrC	Minimum species proportion threshold to allow cut of the species, over total stand G	0	0.3	4	5	Clas.
	+	nbT	Density of large trees to be preserved (nb/ha)	0	6	4	5	Clas.
	-	dwpH	Maximal % of fresh dead trees*** to be cut (over dead G)	0	1	6	5	Clas.

Table 1. Definition of silvicultural drivers and their variation in the two experiment designs.

This table gives the definition of the 15 algorithm parameters, the management driver to which they are associated, and the direction of their variation as regards this driver (+ or -). It also indicates their variation range and the number of levels used in the two successive experiment designs, as well as the scale used to vary them (normal or log scale).

* Local density is defined as the basal area of trees located in the cutting aggregation area. It controls the priority given to the largest trees in case of individual selection and to zones with a high density of large trees in case of group selection. It should be noted that the unique “*Local density power*” parameter defined in the previous version of the algorithm (see Lafond et al. (2014)) has been separated into two parameters now independently controlling the priority given to local density during the harvesting (*hdWP*) and the thinning (*tdWP*) operations.

** Enable the simulation of individual tree selection (0-50m²), group selection (50-500m²) or gap (>500m²).

*** To allow the indirect simulation of dying or freshly dead trees cutting for sanitary operations purposes.

1.3. The dead wood compartment

We implemented a dead wood module in Samsara2, to store dead trees and drive their decay process over time, based on the adaptation of a decay model found in the literature (Holeksa et al. 2008). A detailed description of this model and its implementation in Samsara2 can be found in supplementary materials (cf. Appendix A-1). In a nutshell, the dead wood compartment encompasses two compartments storing fine woody debris (FWD, diameter below 7cm) in one hand, and coarse woody debris (CWD) on the other hand. FWD debris are considered as a volume pool, with inputs each time a tree is cut or dead, and is affected by an annual decay rate. Dead trees are individually stored in the CWD compartment and are available for sanitary cutting operation until they enter the decay process. They are first considered as standing dead trees (snags) and have then an annual probability to fall, except for trees which have been cut but not harvested and are directly considered as lying dead trees (logs).

1.4. The floristic diversity models

We implemented some understory diversity models developed by Zilliox et Gosselin (2013) based on observations in sampling plots of the French National Forest Inventory (IFN). These models predict the specific richness of tolerant, mid-tolerant and intolerant grass species based on ecological and dendrometric variables. We thus used them to predict the specific richness of these three groups in 5 IFN-like sampling plots (15 m radius) per hectare, based on the stand structure and composition in these plots, but with mean ecological conditions. More details are given in Appendix A-2.

2. Sustainability and ES indicators

2.1. Sustainability indicators related to stand structure and composition

Before analyzing the levels of ecosystem services provided by a combination of silvicultural parameters, we considered several indicators related to the sustainable maintenance of stand stocking, structure and composition. We thus assessed the effect of silvicultural drivers on several stand structure variables characterizing stand stocking (G , basal area, in m^2/ha), stem density (N , number of trees per ha), tree size (D_g , the quadratic mean diameter of living trees, in cm), and spatial structure (ICE, Clark-Evans Index, regular structure if $ICE > 1$, aggregated if < 1 ; see (Lafond et al. 2014) for the formula). We then considered that maintaining forest stands in a sustainable uneven-aged state is a strong requirement of uneven-aged management, and we thus especially checked the effect of

silvicultural drivers on diameter diversity (GiniG, Gini index on individual basal areas, no unit; see (Lafond et al. 2013) for its formula; see also (Valbuena et al. 2012)) and regeneration density (PoleN, nb/ha of trees with diameter $\in [7.5; 17.5[$ cm). We finally studied the species mixing ratio among adult trees (MixR, % of spruce over G), and poles (PoleMixR, % of spruce over PoleN), which can both be considered as a sustainable indicator linked to the objective of maintaining the species mix over time.

2.2. Timber production indicators

We assessed timber production thanks to variables indicating the total amount of harvested timber (*CutV*, total volume of merchandable wood - estimated from taper rules, in m³/ha) and the size of products (*Dg*, quadratic mean diameter of cut trees, in cm). Although timber quality and price were not assessed by the model, we assumed that a higher value was accorded to large trees (diameter ≥ 42.5 cm) over medium ones, to fresh wood over dead wood, and to spruce over fir. We thus calculated the proportion of large trees among harvest (*% L Timber*, volume of large cut trees over *CutV*), the proportion of “declassified product” among total harvest (*% Decl. Prod.*, i.e. the volume of dead cut trees over *CutV*) and the proportion of spruce (*%Spruce Prod.*, cut spruce volume over *CutV*).

2.3. Biodiversity indicators

We considered tree species diversity as a first biodiversity indicator. It was calculated based on Shannon’s entropy index *H* (Neumann et Starlinger 2001), which takes into account the number of species in the stand (here two) and their relative abundance in basal area, but we followed the advice made by Jost (2006) and used the related true diversity index $D = \exp(H)$.

In addition, we considered several stand attributes that are known to have a positive effect on biodiversity because they provide food resource and dendro-microhabitats (decomposing wood, cavities, slots, fungi,...) to an array of species including saproxylic insects and fungi, cavity nesting birds, bats etc. (Bouget et al. 2014; Fan et al. 2003; Larrieu et Cabanettes 2012; Larrieu et al. 2013; Vuidot et al. 2011): the density of very large trees (*NVLT*, nb of trees with diameter ≥ 70 cm per ha); dead wood quantity, with the distinction between coarse woody debris (*CWD Vol.*, volume of dead wood pieces with diameter ≥ 7 cm, in m³/ha) and fine woody debris (*FWD Vol.*, volume of dead wood pieces with diameter < 7 cm, in m³/ha); dead wood quality, estimated through a dead wood diversity index (*DWDI*) based on the number of dead wood categories (species \times position \times diameter category \times decay classes) (Bouget et al. 2013; Siitonen et al. 2000; Similä et al. 2003); density of large standing dead trees (*Snags D50 Nb*, nb of snags of diameter ≥ 50 cm per ha).

Last but not least, we defined four floristic diversity indicators. For each ecological group, we used the specific richness (SR) distribution probabilities predicted by the understory diversity model

developed by Zilliox et Gosselin (2013) (see also model description in Appendix A-2) to calculate the mean SR at each date. We then estimated a specific richness score (*SRS*) by comparing these mean SR to the maximum SR value reached over all simulations (all parameters combinations) and all dates. It was then possible to calculate the global floristic diversity score (*Veg. Div. Sc.*), defined as the mean of the scores of the three groups.

3. Experimental design

3.1. Input parameters

We varied all silviculture algorithm parameters between minimum and maximum values considered consistent with current and future management practices, after discussion with forest management experts (see Table 1). For example, we explored a larger range of harvesting diameter than the range defined by current practices, as reducing harvesting diameter is nowadays considered by forest managers as a mean to fit to the industrial demand and to limit the exposure of crop trees to extreme events.

To detect potential interactions between silvicultural parameters and demography, we varied all the parameters of the Samsara2 model. Considering demographic and allometric parameters, this represented 42 parameters (21 per species) controlling growth, regeneration, mortality and allometric relations between diameter, height and crown dimensions (see Table 2). A more detailed description of these parameters is provided in Courbaud et al. (in prep). We decided to vary these parameters within their expected natural range, approached by the 95% confidence interval of calibration data, i.e. +/- 1.96 standard deviations around the mean value, except for the parameters linked to individual effects in allometric and growth equations, for which we only tested two levels: with/without individual effects (see Courbaud et al. (in prep)).

3.2. Initial state

Model initialization requires, for each simulation, to upload an inventory file containing information on the initial stand, including topography (maximum X and Y, slope and aspect) and the list of all trees characteristics (species, diameter and spatial coordinates). In this study, we aimed at checking the "generality" or "reliability" of the management effects on stand's characteristics by testing several initial stands and to detect potential interactions between silvicultural parameters and initial state of forest stands. We thus decided to vary five factors characterizing initial states in

Samsara2, with two levels per factor (low/high value): stand density (*IS_F1*), with low (20 m²/ha) or high (40 m²/ha) basal area; stand structure (*IS_F2*), with a two-layer (GiniG = 0.45; see Duduman (2011)) and a balanced uneven-aged stand (GiniG=0.6; see Duduman (2011)); stand composition (*IS_F3*), the mixing ratio (*MixR*) being defined as the proportion of spruce over total basal area, with a fir-dominated stand (*MixR* = 0.35) and a spruce-dominated stand (*MixR* = 0.65); aspect (*IS_F4*), with a North (0°) and a south (180°) exposure; and slope (*IS_F5*), with a low (20°) and a high (40°) slope.

As initial stand structure strongly influences simulation results in the short and long term (Goreaud et al. 2006), it seemed important to initialize forest models using realistic stands regarding their composition, size and spatial structure. However, as our forest stand database did not cover all the range defined in the experimental plan, we simulated virtual stands corresponding to the experimental plan, while being as realistic as possible regarding combinations of structural attributes. The method is detailed in Appendix B.

3.3. Experiment plan: a two-step approach

Analyzing the response of ES indicators to silvicultural drivers in depth, in interaction with demography and initial stand, requires an intensive factorial space exploration, i.e. testing as many factor combinations as possible. However, due to the relatively high number of tested factors (42+15+5=62) and the long simulation time (~20 minutes for a 150 years simulation with a 1.73 GHz and 3.24 GB RAM computer), simulating a complete plan was not conceivable in this study, even with a low number of modalities per factor (2 or 4). It seemed then necessary to reduce the experiment plan by focusing on parameters influencing strongly model predictions.

Sensitivity analysis approaches are very useful in this context, as they evaluate the relative influence of model parameters and detect interactions among them (Cariboni et al. 2007; Saltelli et al. 2008; Saltelli et al. 2000). Numerous sensitivity analysis techniques exist, differing both on the strategy of input parameter sampling and on the type of sensitivity indices calculated. The choice of a technique depends on several criteria, one of the most important being the maximum number of possible simulations considering simulation constraints such as the type of model (stochastic or determinist), the number of parameters tested, the model computing speed and the length of simulations (see for example Fig.2 in Cariboni et al. (2007)).

In this study, the high computation time required for the process of light interception by forest canopies in the model Samsara2, added to a non-negligible number of input parameters and the presence of stochastic processes, led us to use the Morris' method (Campolongo et al. 2007; Morris 1991) in a first step. This screening method allowed the detection of low or non-influential input

factors at a very low computing cost (see Appendix C-1). The magnitude of factor influence was evaluated by a sensitivity index (Ciric et al. 2012) combining both μ^* and σ Morris' indices (see Appendix C-1) and the direction of influence was given by the sign of the Morris' μ index. For each output, all factors were ranked based on the value of this combined sensitivity index (see Appendix C-2). The ranks obtained for a given factor on all output variables were then summed to produce a global rank indicating its overall influence (Table 2).

We then fixed the low influential input factors to their mean value in a second step, and shifted to a more powerful technique to analyse in detail the effect of the influential input parameters. We sampled the reduced parameter space using an Orthogonal Array-based Latin Hypercube design (Owen 1992; Tang 1993), thus ensuring a well stratified and uniform sampling (see Appendix D-1). We then used a regression approach to build metamodels describing the response of each output indicator to the main influential parameters. A stepwise model selection technique – based on the BIC criterion – compared the integration of several factor transformations (X , X^2 , X^3 and \sqrt{X}) and all possible interaction – up to the second order – into generalized linear models (see Appendix D-1). We were thus able to accurately determine the sign and shape of each factor effect, and to identify interactions between factors. We were also able to draw response surfaces, enabling the visualization of factors' effects and interactions. The method is respectively detailed for the first and the second steps in Appendix C and D.

For both methods, we calculated sensitivity indices to estimate the relative influence of input factors on each output variable and establish a global factors ranking. We used the index proposed by Ciric et al. (2012) for the Morris method, which is based on the Morris' indices μ^* and σ given by the *morris()* function of the R package “*sensitivity*” (Pujol et al. 2012). For the metamodeling approach, we used the standardized regression coefficients (SRC) estimated with the *src()* function of the same package. The comparison of the factor rankings obtained with the two methods is presented in Appendix E.

Due to the high number of output variables, we decided to focus the metamodeling step on a reduced number of sustainability and ES indicators. To that purpose, we made a Principal Component Analysis (PCA) and correlation tests on the mean indicator values calculated on the 50 last simulation years of the second experiment design (OALHS plan). We then selected, for each group of correlated variables, a unique variable considered as the most representative. We also considered the previous SA results to take into account variables' sensitivity to input factors.

RESULTS

1. Step 1 – Results of Morris' SA

The Morris' method allowed the detection of influential factors among the five initial state factors, the 15 silviculture, and the 42 demographic parameters, based on the analysis of the sensitivity indices (Ciric et al. 2012) combining both μ^* and σ values (Table 2). The analysis of the sign of each factor has been conducted on μ values, which are presented in Table S1 (see Appendix C-2).

Demographic parameters of the Samsara2 model had contrasted influences. The two parameters controlling spruce growth (G_A_0 and G_b_0) were the most influential parameters above all (global ranks 1 and 2), while those controlling fir growth (G_A_1 and G_b_1) were less influential but were still among the most influential parameters (global ranks 7 and 8). These parameters had a positive effect on most sustainability, dead wood and production output indicators (see Table S1; Appendix C-2). Their effect on stand composition (MixR) and tree and floristic diversity indicators depended on species (spruce had a positive effect on MixR but a negative effect on tree and floristic diversity; and vice versa for fir). Among the other demographic factors, the two parameters controlling seed production of both species were also influential (S_A_0 and S_A_1) (global ranks 5 and 9), with a strong to very strong influence on half the output indicators. Their effect was mostly positive for all outputs, with the exceptions of a negative effect of fir regeneration on MixR and spruce regeneration on tree and floristic diversity. We also detected a punctual moderate influence of several other parameters implied in the processes of regeneration, mortality or allometry, whereas half the Samsara2 parameters had a low influence on output variables compared to other tested factors.

Almost all silviculture parameters were influential for at least one output variable, except for the distance buffer between cut trees (*dB*) and the parameter controlling the application of thinning in priority to the densest areas (*tdWP*), which had little influence on all studied outputs and were thus not selected for Step 2. The parameter controlling the application of harvesting in priority to the densest areas (*hdWP*) was also not selected, as it had low influence on all variables except one, for which it was ranked 16th. In contrast, although they were influential for a limited number of variables, the fact that they were ranked among the 10 most influential parameters for at least one variable, added to their positive effects on biodiversity indicators (see Table S1; Appendix C-2), led us to select the parameters controlling the number of preserved large trees (*nbT*; positive effect on structure diversity and dead wood indicators), the threshold for minority species conservation (*mrC*) and the priority given to the majority species during cutting operations (*sWP*) (both with positive effect on tree diversity, see Table S1).

Input factors and related drivers				Sustainability indicators						Biodiversity indicators						Timber production indicators						Global										
Type	Control drivers	Factor Description	Factor Code	N	G	Dg	GhIG	ICE	PoleMixR	MixR	Trees Sp. D	NvLT	CWD Vol.	FWD Vol.	DWDI	Shags D50 Nb	SRS Tol.	SRS Mid-bd.	SRS Inbl.	Fior. Div.	AGBM	CutV	CutDg	L Timber	XL Timber	Decdas. P	Spurce P	Sum of Ranks	Global Rank			
Management Algorithm	Intensity	Harvesting D	dH	6	6	8	6	4	6	9	10	14	12	13	10	8	10	6	9	5	9	5	5	5	8	12	7	9	7	6	205	6
		Thinning D	dT	8	16	16	15	9	20	17	19		24	23	10	18	4	14	17	18	18	18	16	15	8	16	15	12	14		380	12
		Max. Harv. %	hRx	9	10	6	5	8	13	18	12		15	4	9	13	7	8	12	12	12	10	10	12	11	44	35	11	28		334	10
		Max. Thin. %	tRx	5	3	3	4	5	7	8	11		12	13	14	11	5	12	7	5	7	6	3	9	3	5	3	5	3		169	4
		Min. Cut	gCn	29	29	21	18	19	33	31	30		33	28	30	30	10	29	27	26	20	30	30	22	10	2	6	4	5		552	18
		Std. Cut	gCs	17	12	10	11	12	17	20	20		23	16	27	15	15	30	20	13	25	11	11	13	14	38	11	17	47		465	15
	Max. Cut	gCx	25	15	13	21	15	25	35	26		34	6	8	12	9	7	23	11	19	13	14	4	9	23	30	6	12		415	14	
	Spatial	Max. Aggr. Area	aaM	4	7	4	3	1	1	4	4		4	3	7	6	13	6	1	3	2	4	7	7	4	6	5	9	8		123	3
		Buffer dist.	dB	45	48	42	45	45	47	51	53		49	44	44	49	50	45	42	43	42	39	50	33	50	58	59	51	29		1153	51
		Harv. WP	hdWP	43	40	35	32	25	39	26	25		25	29	39	50	22	48	36	36	31	24	38	44	17	24	26	27	16		797	32
Thin. WP		tdWP	44	47	38	17	7	21	23	17		19	47	31	42	37	38	50	32	44	28	48	42	49	46	37	49	41		894	36	
Biodiversity	Species WP	sWP	26	35	27	20	17	12	7	7		10	33	29	32	33	18	26	29	11	19	35	37	24	14	10	20	11		542	17	
	Mix. Ratio. Crit.	mrC	40	38	28	25	23	26	15	13		9	40	28	23	18	39	22	23	10	16	40	40	40	39	34	29	35		693	27	
	Nb Bio Trees	nbT	32	24	19	7	13	24	22	22		20	18	21	26	17	34	30	41	23	34	23	25	21	19	18	19	40		592	21	
	Dead Wood %	dwpH	22	14	15	26	10	37	30	23		22	8	6	16	1	11	15	14	14	14	13	10	5	8	7	2	13		356	11	
Initial State	Density	IS_F1	16	17	14	14	38	9	14	15		17	17	19	20	25	25	14	16	17	35	17	31	23	52	38	30	43		576	19	
	Structure	IS_F2	12	22	20	13	16	11	24	21		30	19	26	19	29	31	19	17	29	41	22	29	29	30	28	39	34		610	22	
	Composition	IS_F3	18	11	11	23	41	8	3	8		5	7	5	9	23	5	8	8	12	12	12	19	15	57	53	14	30		413	13	
	Aspect	IS_F4	10	13	17	28	54	10	27	32		32	14	12	14	28	13	10	15	15	36	15	16	20	17	25	18	15		506	16	
	Slope	IS_F5	38	27	23	36	26	32	44	49		54	25	42	37	54	44	41	33	52	52	27	48	33	37	31	37	44		966	42	
Growth	Scale param.	G_A_0	1	2	2	1	2	3	6	1		1	2	2	2	3	2	4	2	4	3	2	1	2	1	1	3	1		54	2	
		G_A_1	15	5	7	10	11	15	11	6		6	9	17	4	11	17	11	6	27	7	6	6	6	4	4	10	4		235	8	
	Shape param.	G_b_0	3	1	1	2	3	4	5	2		3	1	1	1	2	1	5	1	3	2	1	2	1	3	2	1	2		53	1	
		G_b_1	13	8	5	8	6	14	10	9		8	11	18	3	6	20	9	10	9	8	8	3	7	9	8	8	10		228	7	
	Individual Variability	G_sB_0	19	21	18	19	35	38	43	24		37	15	3	7	19	4	53	22	53	53	21	28	13	43	40	24	25		677	26	
		G_sB_1	33	43	24	16	46	42	50	44		47	22	50	17	43	55	48	52	54	58	42	24	34	31	27	22	24		948	40	
		G_sL_0	58	55	56	58	56	61	56	60		61	55	57	62	55	62	61	62	62	62	55	57	60	59	54	60	52		1456	60	
		G_sL_1	57	60	61	56	57	60	57	58		58	62	56	57	59	60	58	57	60	60	61	54	62	54	51	61	60		1456	61	
Regeneration	Seed Rain	S_A_1_0	7	9	12	12	24	2	2	5		7	5	4	8	12	3	3	4	1	5	9	11	18	36	42	25	18		284	9	
		S_A_1_1	2	4	9	9	14	5	1	3		2	10	11	5	16	9	2	7	6	1	4	5	16	12	16	26	7		202	5	
	Sapling Survival ~ Light	S_B1_0	51	51	54	52	49	35	48	41		38	42	32	43	21	28	49	46	43	25	49	50	47	60	60	34	56		1104	50	
		S_B1_1	47	52	50	33	28	55	47	39		46	51	52	46	32	50	44	49	51	48	52	45	51	27	32	48	21		1096	48	
		S_B2_0	52	39	36	49	47	31	34	42		39	31	36	47	53	23	51	31	32	26	39	47	46	20	14	35	9		909	37	
		S_B2_1	42	45	39	44	42	49	39	47		48	53	54	39	36	40	53	49	47	45	41	35	18	13	50	57		1066	46		
		S_B3_0	54	46	49	50	48	52	54	38		42	43	53	56	41	49	54	44	46	51	44	53	52	61	62	42	59		1243	54	
		S_B3_1	50	44	48	46	34	51	52	54		52	39	35	45	52	43	46	50	48	44	46	49	38	22	22	46	45		1101	49	
	Sapling Height Growth	S_R1_0	24	28	31	37	20	16	16	27		27	34	16	25	24	15	24	16	22	24	24	21	22	33	44	33	46		649	24	
		S_R1_1	34	41	47	43	18	40	29	40		43	48	47	48	44	35	33	45	38	40	41	59	39	28	39	56	22		997	45	
		S_R2_0	39	33	30	27	33	18	21	29		28	26	34	24	26	37	28	20	13	20	32	23	19	25	23	23	26		657	25	
		S_R2_1	41	53	46	48	36	34	32	46		41	45	45	52	51	54	47	48	50	43	53	51	55	45	56	53	38		1163	52	
Mortality	Base mortality	M_P1_0	31	31	41	53	32	25	33		21	21	33	35	34	24	29	37	22	50	31	30	42	47	49	45	54		872	34		
		M_P1_1	11	19	22	24	37	23	12	14		11	32	20	22	20	22	13	21	26	15	19	32	25	35	41	31	39		586	20	
	Diameter effect	M_P2_0	36	32	40	31	21	50	41	28		18	30	23	36	31	16	37	35	41	32	33	43	32	11	19	16	32		764	29	
		M_P2_1	23	18	26	22	27	36	19	16		13	20	15	28	14	19	18	19	39	27	18	34	26	40	55	13	33		618	23	
Competition effect	M_P3_0	30	30	51	54	50	28	38	43		31	35	49	51	46	40	32	27	24	37	29	35	37	32	33	36	23		921	39		
	M_P3_1	14	20	29	29	51	29	13	18		16	37	25	34	40	21	16	25	34	17	20	38	48	49	36	40	37		736	28		
Height - Diameter (D) Allometry	Scale param.	H_mk_0	46	54	53	47	52	53	46	45		40	54	41	38	49	42	38	51	30	21	54	18	43	15	20	15	19		984	43	
		H_mk_1	35	37	43	35	31	45	36	37		50	41	46	21	42	51	35	40	37	46	37	14	44	48	45	38	50		984	44	
	Shape param.	H_r_0	27	25	33	42	40	46	33	31		26	49	51	31																	

All other silviculture parameters had a strong influence on a least two outputs and a moderate influence on several other outputs. Among those parameters, the most influential were the maximum cutting aggregation area (*aaM*), the maximum thinning proportion (*tRx*) and the harvesting diameter (*dH*), which had a high or very high influence on the majority of outputs and a moderate influence on other ones.

Considered as the most influential management parameter (global rank 3), the maximum cutting aggregation area (*aaM*) had a very strong -and positive- influence on parameters related to the spatial (ICE) and diameter (GiniG) structures, as well as on tree density (PoleQty and N). It also had a strong influence on stand composition, with a positive effect on spruce proportion (MixR, PoleMixR), and a negative effect on species diversity of the tree (Tree Sp. D) and understory layers (Specific Richness Scores, SRS). We noticed however relatively high values of the standard deviation σ , of the effect of the maximum cutting aggregation on spruce proportion in adult trees (MixR) and poles (PoleMixR), as well as for intolerant grass specific richness (SR), which could be linked to either non-linear or interaction effects. We also observed a moderate to high positive effect of cutting aggregation on dead wood variables (CWD and FWD Vol., DWDI, Nb Snags d50). Last but not least, cutting aggregation impacted product size, with a lower mean diameter of cut trees (Dg Cut) and lower proportions of large and very large timber when aggregation areas increased, due to the cut of medium and small trees located in the aggregation area.

The thinning proportion parameter (*tRx*) (global rank 4) also strongly affected stand structure and especially stem density (N), with a negative effect on stand stocking (G, N) and all variables related to the presence of large trees (Dg, NVLT, GiniG), but a positive effect on stand regeneration. It also affected dead wood and understory diversity, although it had a positive effect on intolerant grass SRS. As regards timber production, high *tRx* values had a slightly positive effect on cut volume but a negative effect on the size of harvested products (Dg), the proportion of very large timber and of declassified products. The harvesting proportion parameter (*hRx*) (global rank 12) also impacted stand structure and biodiversity indicators, especially the density of very large trees and large snags, but had little effect on product size. Moreover, its effect on mean harvested volumes (CutV) depended on the time step, with a positive effect on the medium term (+ 9.5 m³/ha at t_{50}) and a low negative effect afterwards (- 1.2 m³/ha at t_{100} and - 0.3 m³/ha at t_{150}). The harvesting diameter (*dH*) (global rank 6) also influenced most variables, with a very strong – and positive - effect on stem density and tolerant grass SRS, while the thinning diameter (*dT*) (global rank 12) had a low to moderate effect on all variables, with the exception of a strong effect on stem density (N; positive effect), dead wood diversity (DWDI; positive effect) and the mean diameter of cut trees (Dg; negative effect).

As expected, the maximum dead wood proportion harvested (*dwpH*) (global rank 11) strongly affected all dead wood related indicators and was the most influential factor for dead wood diversity (*DWDI*) and the proportion of dead trees in harvest (% Decl. Prod.). It however had a lower influence than other management variables on FWD volume, because the fine woody debris of dead trees are left in the stand, as those of living trees. It had also a positive effect on variables related to stand stocking (N, G, AGBM) and very large trees (NVLT), as a part of the target cutting quantity was already reached by cutting dead trees. By cutting the largest dead trees in priority, it also increased the size of cut trees (%XL Timber, CutDg).

Although they had a negative effect on stand stocking and all variables related to large tree density and dead wood, as well as on the specific richness of tolerant and mid-tolerant grass species, the parameters controlling the minimum, standard and maximum cutting quantities (respectively *gCn*, *gCs* and *gCx*) (global ranks 18, 15 and 14) had only a moderate global influence: *gCn* had little influence on all outputs except dead wood diversity (*DWDI*, moderate influence) and the outputs describing wood product types (strong influence on Cut_Dg, L_Timber, XL_Timber, Declas.P and Spruce.P); *gCs* mainly influenced stand stocking (N and G, AGBM to a lesser extent) but also had a moderate influence on stand diameter structure (Dg, GiniG, NVLT), dead wood and global understory diversities, as well as products' size (Dg and % XL Timber); *gCx* had a moderate to strong influence to several stand structure, dead wood, understory diversity and timber production variables.

Last but not least, initial state factors had still an impact after 150 years of simulation, except for slope (*IS_F5*). The most influential initial state factor was the initial composition (*IS_F3*, global rank 13), as it still strongly influenced stand composition (MixR) at the end of the simulation and also had a moderate to strong influence on most stand structure and biodiversity variables (except tree diameter and dead wood diversity). It however had a low influence on production variables except Cut Dg. The total impact of other initial state factors was moderate. The initial stand density (*IS_F1*) had a strong influence on the final stand density and a moderate influence on pole density and composition, as well as on tree diversity and tolerant grass species richness. The initial stand structure (*IS_F2*) only impacted the density of adult trees and poles. Finally, aspect (*IS_F4*) had a moderate to strong effect on several variables, including stand structure, regeneration, understory diversity and dead wood. However, this analysis also revealed inconsistencies regarding the way this parameter is considered in the different models and we decided to fix this factor to the default value in the next step.

To summarize, the Morris' method allowed us to detect the most influential factors for one or several outputs. 19 factors over 62 had at least a moderate global influence (light grey). Among these factors we found most management factors (12 over 15), a limited number of highly influential demographic factors (4 growth and 2 regeneration factors over 42 demographic factors) and most

initial state factors (4 over 5). Although this method also indicated the sign of factors' effects, the comparison of mean effects (μ) and sensitivity indices (encompassing μ^* and σ) revealed that further analysis were necessary to really understand the effects of some factors, especially those with a low μ value and high σ value, thus indicating non-linear or interaction effects (see for example the effect of aaM on MixR and PoleMixR, or the effect of dH on CutV; cf. Table S1 in Appendix C-2). For step 2, we analyzed in more detail the effects of the 19 influential factors, except for *IS_F4*, which was fixed to the default value corresponding to the north-facing calibration conditions. Other factors, i.e. non- or low- influential factors were also fixed to their default value for the next steps.

2. Step 2 – The metamodelling approach

2.1. Step 2 – Output Indicator selection

The principal component analysis and correlation tests confirmed the existence of correlations among output variables, and especially within outputs related to stand stocking (G, AGBM), tree size (Dg, NVLT), and product size (cut Dg, % L and XI Timber). Dead wood and understory diversity outputs were also correlated, but to a lesser extent. We considered these correlations for the selection of a limited number of interesting, representative, and –if possible – little-correlated outputs (see Appendix D-2).

Among sustainability outputs, we selected basal area (G) to assess stand stocking, the GiniG index to assess both size diversity and large tree density without being correlated to stand stocking or biodiversity indicators, and the proportion of spruce (MixR) to assess the sustainability of stand composition.

Among biodiversity outputs, we selected tree diversity (Tree Sp D), the dead wood diversity index (DWDI), and the global floristic diversity score (Flor. Div. Sc.). The dead wood diversity was correlated to dead wood volume and snags density but not to other variables. As regards floristic diversity, we decided to keep the global floristic diversity score (Flor. Div. Sc.), which was correlated to mid-tolerant specific richness (SR) but less to other ecological groups. Indeed, the SR of tolerant and intolerant groups were strongly anti-correlated and linked to stand density (N) and stocking (G), whereas the mid-tolerant and global floristic scores were less related to stand stocking, though they were correlated to tree sizes. However, due to complex relation between stand composition (MixR), tree (D) and floristic diversity (Flor. Div. Sc.), we decided to consider all three variables in our analysis.

As regards timber production, we selected the mean harvested volume (CutV) and the proportion of declassified products (% Decl. Prod.), as all other outputs were correlated to stand stocking or composition. Correlations test also revealed the high correlation between CutV and FWD volume

(0.83), which confirmed that this variable did not respond to management like other dead wood variables (as detected by the Morris' SA). We therefore kept only one third of the initial output variables (8 over 24) for the metamodelling approach: three indicators of sustainability (G, GiniG, and MixR), three indicators of biodiversity (Tree sp D, DWDI, Flor. Div. Sc.), and two indicators of production (CutV, % Spruce Prod).

2.2. Analysis of factor influence and global effect

The eight different metamodels are presented in Appendix D-3. Each Metamodel was first used to estimate a sensitivity index for each input factor (SRC, the standardized regression coefficient; see Appendix D-2), considering its simple, “complex” (transformations) or interaction effects (Table 3). This confirmed the high influence of the factors already detected in the first step by the Morris' SA. Indeed, the comparison of the relative influence of the different factors (assessed by the two methods) revealed that the ranking obtained for each output variable were consistent, as well as global rankings (cf Appendix E). We however noticed that the influence of some factors had been underestimated by the Morris' method, in particular the number of preserved large trees (*nbT*).

As did the sensitivity indices estimated by the Morris' method (index μ ; see Table S1 in Appendix C-2), the sensitivity indices estimated from the metamodels (SRC; Table 3) indicated the sign of the global effect of each factor, considering its simple, complex or interaction effects. We also considered the strength of those effects (see grey levels in Table 3) and their interpretation in relation to management drivers. In particular, we wanted to highlight the fact that management intensification translates in reduced harvesting and thinning diameter and therefore to avoid confusion between the sign of the effect – given by SRC values –, and the impact of management intensification (see “driver” and “variation” in Table3).

The analysis of the Table 3 confirmed the results obtained with the Morris' method. Management intensification factors (reduction of *dH* and *dT*; increase of *hRx* and *tRx*) had a global negative effect on stand structure sustainability, timber production and biodiversity indicators, some of the latter being affected by the modified mixing ratio (MixR) toward spruce dominance. We however noticed that reducing thinning diameter seemed favorable to diameter diversity, and that increasing thinning intensity (low *dT* and high *tRx*) had a positive effect on tree diversity. Group selection practices (high *aaM*) were favorable to structure diversity, though they had a negative impact on tree and floristic diversities, probably due to their positive effect on spruce proportion within the stand. Most biodiversity conservation measures had a positive effect on the related outputs (i.e. Tree Sp. D for *sWP*, DWDI for *dwpH*...) but we also noticed the positive effect of mixing control (*sWP*) on understory diversity, and the positive impact of large tree retention on dead wood diversity.

Management drivers and input factors				Sustainability indicators						Biodiversity indicators						Timber production indicators				Global									
Driver	Variation	Factor	Code	G			GiniG			MixR			Tree Sp. D			DWDI			Flor. Div.Sc			CutV			% Decl. Prod.			Sum of Ranks	Global Rank
				SRC	+/-	Rank	SRC	+/-	Rank	SRC	+/-	Rank	SRC	+/-	Rank	SRC	+/-	Rank	SRC	+/-	Rank	SRC	+/-	Rank	SRC	+/-	Rank		
Cutting aggregation	+	Max. area of groups	aaM	-0.1931	-	7	0.5183	+	1	0.1144	+	5	-0.1892	-	2	0.0510	+	12	-0.2844	-	3	-0.0927	-	5	-0.0019	-	13	48	3
	-	Harv. Diameter	dH	0.2949	-	4	0.2816	-	4	-0.1024	+	6	0.1200	-	5	0.1499	-	6	0.2081	-	5	0.0465	-	12	0.1733	-	6	48	3
Management intensity	-	Thin. Diameter	dT	0.1273	-	9	-0.1620	+	7	-0.0029	+	13	-0.0056	+	14	0.2793	-	2	0.0813	-	12	-0.0920	+	6	-0.1331	+	7	70	10
	+	Harv. Intensity	hRx	-0.2827	-	5	-0.3920	-	3	0.0540	+	11	-0.1150	-	6	-0.1635	-	5	-0.1613	-	7	-0.0463	-	13	-0.1973	-	4	54	5
	+	Thin. Intensity	tRx	-0.5785	-	1	-0.1649	-	6	0.0543	+	10	0.1591	+	4	-0.2405	-	3	-0.4134	-	2	-0.0693	-	9	-0.3518	-	2	37	2
	+	Min. Cut. Quantity	gCn	-0.0821	-	11	-0.0747	-	10	-0.0030	-	12	0.0040	+	16	0.0002	+	17	-0.0584	-	13	-0.0513	-	10	-0.2006	-	3	92	14
	+	Std. Cut. Quantity	gCs	-0.0846	-	10	-0.0044	-	13	-0.0005	-	16	0.0424	+	13	-0.0141	-	13	-0.0853	-	11	0.0890	+	7	0.0087	+	11	94	15
	+	Max. Cut. Quantity	gCx	0.0011	+	17	0.0021	+	15	-0.0025	-	14	0.0034	+	17	0.0014	+	14	0.0005	+	17	0.0001	+	16	-0.0012	-	14	124	17
Biodiversity conservation	+	Priority harvest of the majority sp.	sWP	0.0017	+	16	-0.0007	-	17	-0.0958	-	7	0.6001	+	1	0.0006	+	15	0.1280	+	8	-0.0001	-	15	0.0027	+	12	91	13
	+	Preservation of the minority sp.	mrC	0.0018	+	15	-0.0032	-	14	-0.0016	-	15	0.0448	+	12	-0.0002	-	16	0.0006	+	16	-0.0004	-	14	0.0004	+	17	119	16
	+	Preservation of the largest trees	nbT	0.1435	+	8	0.5169	+	2	-0.0736	-	8	0.0455	+	11	0.1483	+	7	0.0519	+	14	-0.0478	-	11	0.1778	+	5	66	8
	-	Dead wood removal	dwpH	0.0569	-	12	0.0008	-	16	-0.0002	+	17	0.0054	-	15	-0.8030	+	1	0.0501	-	15	0.2120	-	4	0.8120	-	1	81	12
Demography	+	Growth	grpGA	0.4361	+	2	0.1879	+	5	0.2561	+	2	-0.0808	-	7	0.2001	+	4	0.2661	+	4	0.8564	+	1	0.0240	+	10	35	1
	+	Regeneration	grpSA1	0.3087	+	3	-0.1265	+	9	-0.2447	-	3	0.0788	+	9	0.0843	+	9	0.1101	+	10	0.3181	+	2	0.0006	+	16	61	7
Initial state	+	Density	IS_F1	-0.0099	-	14	0.1386	+	8	-0.2170	-	4	0.0723	+	10	0.1133	+	8	0.1269	+	9	0.0001	+	17	0.0445	+	9	79	11
	+	Structure	IS_F2	-0.2290	-	6	0.0592	+	12	-0.0728	-	9	-0.0788	-	8	-0.0799	-	10	0.1706	+	6	-0.2178	-	3	-0.0011	-	15	69	9
	+	Composition	IS_F3	0.0514	+	13	-0.0609	-	11	0.7633	+	1	-0.1818	-	3	0.0714	+	11	-0.6311	-	1	0.0798	+	8	0.0525	+	8	56	6

Table 3. Sensitivity indices based on the standardized regression coefficients estimated from the Metamodel obtained for each indicator.

This table indicates, for each studied indicator (in columns), the standardized regression coefficient (SRC) calculated for the different input factors (in lines) using the metamodel. The SRC value is a proxy for the total effect of each factor, including its simple, “complex” (transformations) and interaction effects. It was then used to rank factors according to the absolute SRC values for each output variable, and the global rank of each input factor was then deduced from the sum of the ranks obtained for all output variables. This table also informs on the sign of the response of each indicator to management, demographic and initial state drivers, this sign being deduced from the sign of the SRC value and from the sign of variation of the considered driver (cf. second column). This is especially important for the harvesting and thinning drivers, whose reduction is interpreted as a management intensification driver, and for dead wood removal, whose reduction is here considered as a biodiversity conservation driver. Different levels of grey refer to the strength of each effect, based on the absolute SRC value, from light grey for moderate effect (from 0.1 to 0.2) to dark grey for very strong effects (≥ 0.5).

2.3. Analysis of response functions

Each metamodel could be seen as the response function of an output variable to management, demographic and initial state factors. The analysis of these metamodels (see Annex D-3) enabled us to study the sign of the effect of each explanatory variable, i.e. each simple, complex or interaction effect of a given input factor. More importantly, it brought additional information on the shape of these effects and enabled the identification of interactions with other silvicultural, demographic or initial state factor.

The stepwise regression approach used to build the metamodels selected many non-linear effects in most metamodels. Moreover, the most influential input factors often entered as polynomials in the regression. In those cases, the simple (X) or square-root (\sqrt{X}) effects seemed however to be stronger than the quadratic or cubic effects. Although the number of interactions among input factors selected by the stepwise regressions was limited by the use of BIC criteria, interactions still represented between one third and half of the effects in the metamodels.

Nevertheless, the number of interactions between two silvicultural parameters was quite low, especially among management intensity factors or between management intensity factors and cutting aggregation. We indeed only noticed significant interactions between both parameters related to harvesting (dH and hRx) or thinning (dT and tRx) intensities. Cutting aggregation area (aaM) only interacted with the thinning (dT) and harvesting (dH) diameters, as both diameter limits were more involved in the control of cutting operation in the case of individual or small group practices. Nevertheless, we noticed several interactions between biodiversity conservation and management intensity drivers, especially between the large tree (nbT) and dead wood ($dwpH$) retention parameters and the harvesting and thinning diameters (see Appendix D-3 for more details). Most interactions involved initial state factors, though their effects were generally low in the case of the initial density (IS_F1) and structure (IS_F2) factors. We however detected strong interaction effects between the initial stand composition (IS_F3) and the parameter controlling the mixing balance (sWP) on stand composition and tree species diversity. We also detected its strong interaction effect with the parameter controlling spatial cutting aggregation (aaM) in the case of understory diversity.

Demographic parameters were less involved in interactions and had mostly additive effects, i.e. increased growth or regeneration modified the potential level of all indicators but scarcely modified the effects of management factors. Nevertheless, the effects of the rare interactions involving the growth parameters were quite strong, especially with the standard quantity to cut (gCs) in the case of the mean cut volume per harvest (Cut V). Regeneration had also weak interactions with other management factors for tree (Tree Sp. D) and understory vegetation diversities (Flor. D), and stronger interaction with thinning intensity (tRx) and initial density factors (IS_F1) for stand stocking (G).

2.4. Analysis of response surfaces

The metamodels were finally used to draw and study the response surfaces of the selected outputs to pairs of management factors, in interaction with demographic parameters or initial state factors. Detailed results can be found for each output variable in Appendix D-4.

Besides the clear visualization of the sign and shape of the response of the different indicators to the main silvicultural parameters, these response surfaces enabled us to compare the effect of couples of factors and interpret interactions. We thus noticed that the negative effects of management intensification factors on stand structure sustainability, biodiversity and timber production indicators were generally reinforced when several intensification factors were activated in combination (e.g. low dH and high hRx and/or low dT and high tRx ; see Appendix D-4). Aggregated cuttings reinforced the negative effect of intensification factors on stocks (i.e. reduced basal area G), but not their effect on dead wood (DWD) and diameter diversities (Gini G). On the contrary, aggregated cuttings reinforced the positive effect of large tree retention (nbT) on dead wood diversity and diameter diversity (Gini G and DWDI; see Appendix D-4). Aggregated cuts had however a negative effect on understory diversity through their spruce promoting and destocking effects.

We then looked for potential compensation between management factors that could reduce these negative effects of increased management intensity and group selection practices. Besides the compensation between effects of opposite directions, we also looked for compensations related to interaction effects, i.e. when a factor is directly responsible for the reduction of the negative effect of another one. Last but not least, we also checked whether other initial state or demographic factors modified these effects (see Appendix D-4).

We thus detected the compensation effects of group selection practices (high aaM) and large tree retention (high nbT), which efficiently limited the negative effects of increased harvesting (hRx) on diameter diversity (Figure1- a & b). Moreover, an increase of the large tree retention factor nbT reduced the negative effects of both increased harvesting (high hRx ; Figure1- b) and reduced harvesting diameter (low dH ; see Appendix D-4), due to interactions between these factors (Appendix D-3). However, the compensation was only effective with the maximum number of preserved trees (4 to 6 trees/ha). Cutting aggregation did not modify the effect of increased harvesting intensity and its compensation effect was only efficient for the largest group size (2,500 m²; Figure1-a).

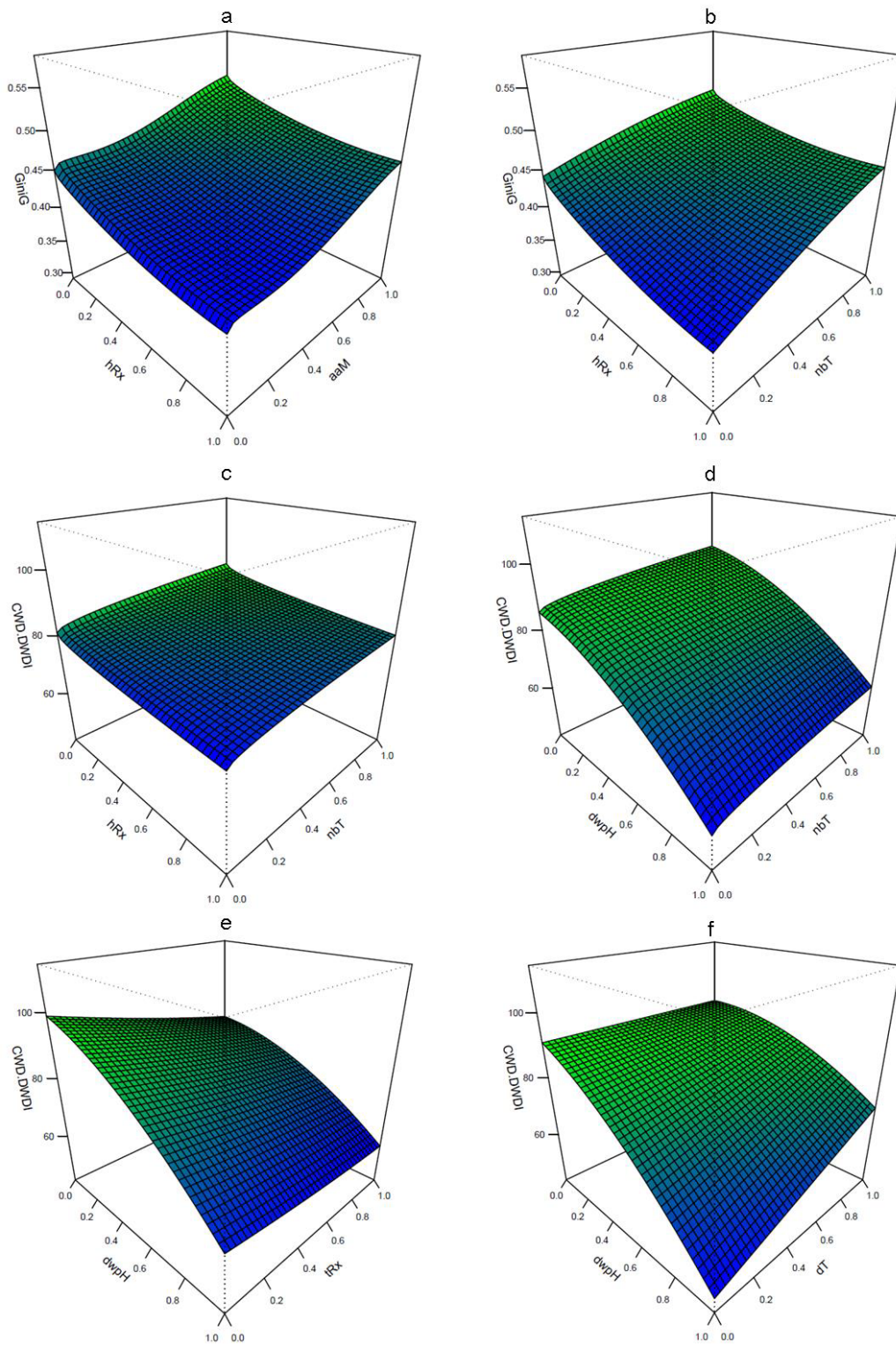


Figure 1. Response surfaces of diameter and dead wood diversities to management drivers

This figure presents the response diameter diversity (GiniG, a & b) and dead wood diversity (DWDI, c to f) to several silvicultural parameters: harvesting intensity (*hRx*, a-b-c), spatial aggregation of cut trees (*aaM*, a), large tree retention (*nbT*, b-c-d), dead wood harvesting (high *dwpH* value, d-e-f) – or retention (low *dwpH* value) –, thinning intensity (*tRxI*, e) and diameter (*dT*, f).

As regards dead wood diversity, the response surfaces confirmed that the positive effect of aggregated cuttings was very low (cf. Table 3) and barely noticeable (see Appendix D-4; Figure S6bis). Large tree retention compensated the negative – but quite low – effect of increased harvesting intensity (Figure1- c), although it could not compensate the loss associated with dead wood harvest (Figure1- d), because large trees were only preserved whilst alive. The most efficient compensation driver appeared then to be dead wood retention itself, but its strong positive effect was strongly affected/lowered/limited by increased thinning (Figure1- e) or harvesting (see Appendix D-4) intensities, due to the lower dead wood production. High thinning diameter values appeared yet efficient to limit both the direct and indirect negative effects of thinning intensity on dead wood diversity (Figure1- f), by lowering thinning intensity and limiting the negative effect of dead wood harvest.

It should however be noted that increasing dead wood retention reduced timber harvest (Figure 2), and that the combination of a low dead wood harvest and a high thinning diameter had a negative – but low - effect on timber production (Figure 2-c). This however increased the quality of timber products by reducing the proportion of declassified products (Figure 2-d). Maintaining several very large trees in the stand also impacted product quality, as the harvest of these trees, once dead, accounted for high proportion of timber volume (Figure 2-d). We also detected a strong interaction between the growth parameter and the parameter controlling the standard quantity to cut (gCs), as its positive effect on timber harvest increased with growth level (Figure 2-b versus a), thus highlighting the adaptation of timber harvests to stand productivity.

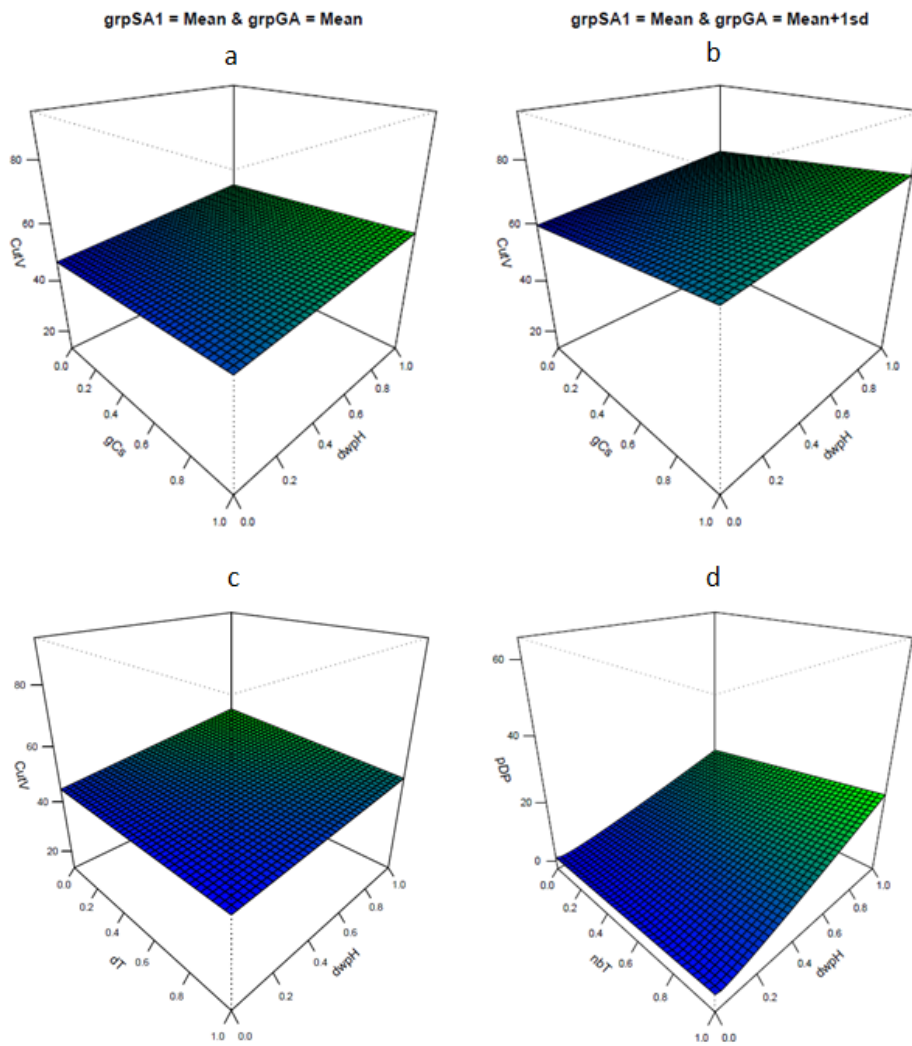


Figure 2. Response surfaces of timber production to management drivers

This figure presents the response of timber production (mean cut volume per harvest, CutV) to target cutting quantities (standard quantity, gCs) and dead wood harvesting (high dwpH value) or retention (low dwpH value). It especially illustrates the interaction effect between these two parameters and growth (grpGA, mean or high level) [but with the grpSA1 regeneration factor set to the mean value], comparing the response obtained for mean (a) and increased growth (b) level. It also presents the combined effects of dead wood harvesting (dwpH) and thinning diameter (dT; c) or large tree retention (nbT;d), respectively on the mean cut volume per harvest (Cut V; c) and the proportion of declassified products (pDP; d).

As regards tree and understory diversities, the only efficient compensation driver was the parameter controlling tree species mixing ratio (*sWP*), which gave a higher cutting probability to tree of the majority species and limited spruce dominance (MixR). It thus counter-balanced the negative effect of harvesting intensity and aggregated cuttings, which tended to promote spruce proportion in the stand (Figure 3; see also Appendix D4). This compensation effect was however strongly modulated by initial stand composition (IS_F3), the effect of harvesting intensity on spruce proportion and tree diversity being stronger for spruce-dominated stands (Figure 3-b & d), with thereafter a stronger compensation effect of *sWP* (strong interactions of IS_F3 with *hRx* and *sWP* for MixR and Tree Sp. D).

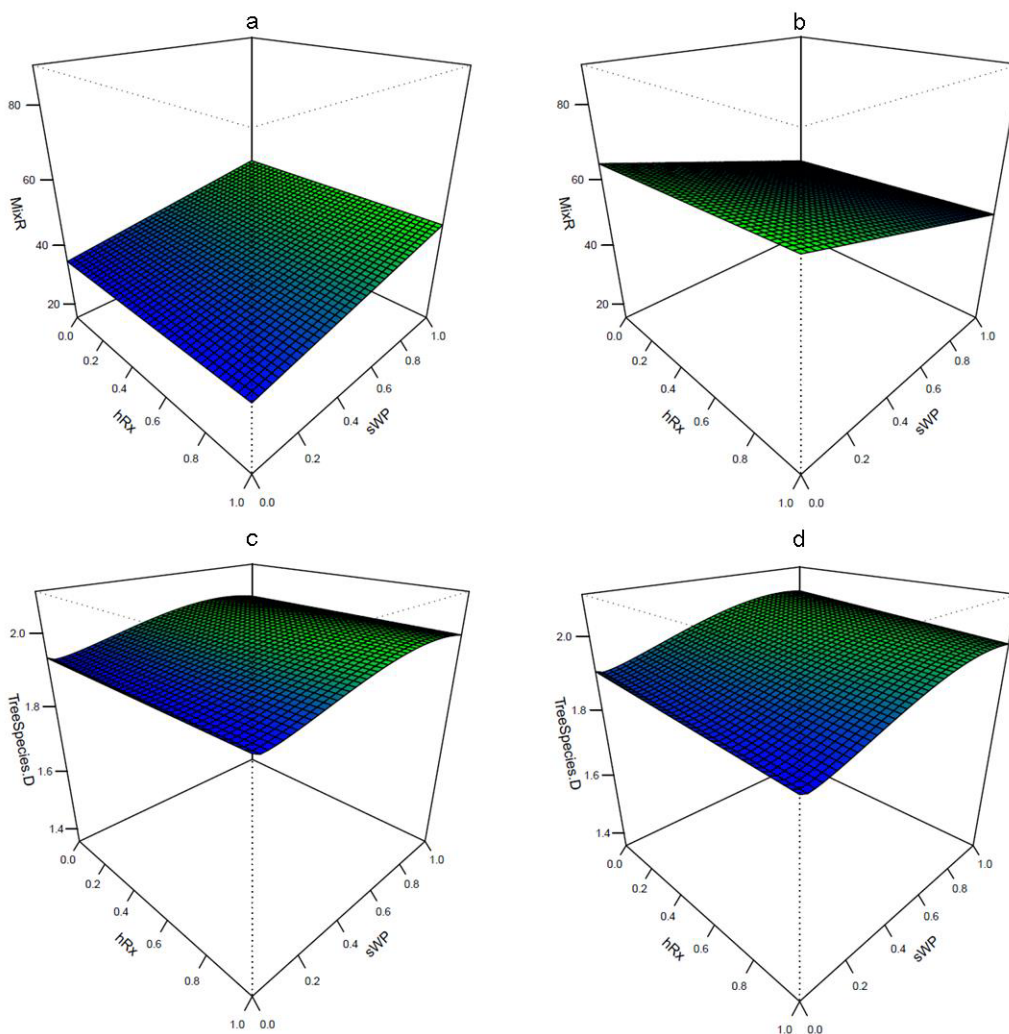


Figure 3. Response functions of tree mixing ratio and species diversity to management drivers and interaction with initial stand composition

These figures represent the response of the tree mixing ratio (MixR; a and b) and species diversity (Tree Sp. D; c and d) indicators to the factors controlling harvesting intensity (*hRx*) and the mix balance (*sWP*), depending on the initial stand composition: fir-dominated stands on the left (IS_F3 = 0.35; a and c) and spruce-dominated stands on the right (IS_F3 = 0.65; b and d)

Similarly, the interaction between initial stand composition (IS_F3) and the parameter controlling cutting aggregation (*aaM*) revealed that the negative effect of spatial aggregation of cut trees on understory diversity was stronger for initially spruce-dominated stands (Figure 4-b) than for fir-dominated ones (Figure 4-a). Moreover, the interaction between *aaM* and the level of regeneration (*grpSA1*) revealed that the negative effect of *aaM* was lowered for scenarios with limited sapling regeneration (Figure 4-c&d) compared to normal regeneration (Figure 4-a&b), and that the combination of large groups (high *aaM*) and high tree species mixing control (high *swP*) could efficiently promote understory diversity.

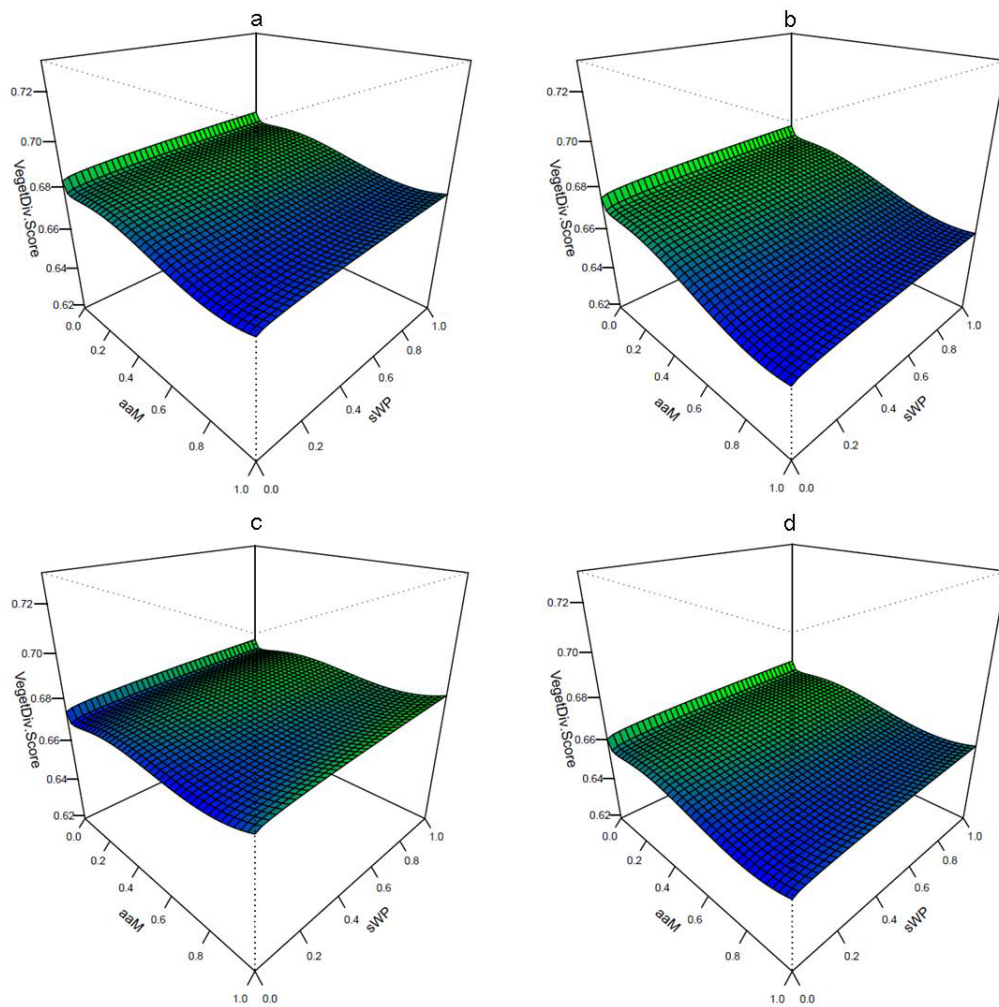


Figure 4: Response functions of understory diversity to management drivers and interaction with initial stand composition.

These figures represent the response of the global vegetation (floristic) diversity score to the factors controlling spatial aggregation of cut trees (*aaM*) and the mix balance (*swP*), depending on the initial stand composition and regeneration level. Horizontal organization is related to initial stand composition, with fir-dominated stands on the left (IS_F3 = 0.35; a and c) and spruce-dominated stands on the right (IS_F3 = 0.65; b and d). Vertical organization compares high (top) and low (bottom) regeneration levels.

DISCUSSION

1. Interest and limits of the Morris method/ interest of coupling both SA methods

First of all, by fixing those with no or low influence on the studied output variables, the Morris' method allowed us to reduce the number of tested factors from 62 to 17. It was thus possible to use a more intensive sampling design for the metamodelling approach, which would have been unconceivable in a first attempt due to the high number of input factors and the long computing time.

Secondly, the comparison of the SRC sensitivity indices (calculated with the metamodels) to those based on Morris' sensitivity indices confirmed that the Morris' screening method is an efficient technique to assess – at a low cost – the relative influence of tested factors (see Appendix E). Although the comparison could not be done for all 62 input factors, due to the reduction of the number of tested factors in the second SA, the ability of the Morris method to detect non influential factors is well acknowledged (see for example Ciric et al. (2012)). We thus considered that the true issue was to check whether the Morris' method was able to correctly detect the most influential parameters and determine their relative influence, which is more debatable due to dependency of Morris' results to the sampling design (Ciric et al. 2012). Although we found discrepancies between the ranks obtained by the two techniques, the different groups of influence were quite consistent and the most influential factors were often detected in the right order by Morris' method. Moreover, the signs of factors' effects detected by both methods were consistent in almost all cases, and the scarce discrepancies were related to factors with non-linear and/or interaction effects in the metamodels and low μ and/or high σ values in Morris' results (ex. cubic effects of dH and tRx on CutV, interaction effects of IS_F3 and sWP on respectively D and MixR). These results then confirmed that the Morris method was efficient to detect influential factors and have an indication of the sign of their effect. Therefore, thanks to its rapid assessment of input parameters' effects, the Morris' method may be used for preliminary analysis like testing different sets of output variables or considering different time steps. It may thus allow the quick assessment of the evolution of the relative influence of input factors over time, at a much lower cost than the metamodelling approach. It may also be used to define at which date (for which time step or period) the metamodels should be constructed.

It should however be noted that the sampling effort was quite intense in this study (thanks to the 100 different trajectories; see Appendix C-1), which is not necessary the case in other studies using the Morris' method, especially when the objective is only to detect the non-influential factors. Indeed, preliminary analysis revealed that, whereas the confidence intervals are generally low for non-influential factors, they may become very large for influential factors if the number of observations is low (i.e. for a low number of trajectories), and factor ranking might strongly vary depending on the

number of trajectories (see also Campolongo et al. (2007)) . Thus, one should adapt the sampling effort to the objective of the study and keep these considerations in mind while analyzing SA results.

Thirdly, the Morris' method may also be self-sufficient if one simply wants to assess the relative influence of input factors, or at most to have an idea of the sign of their effect on output variables. However, μ values may be close to 0 when factors effects are highly variable (high σ), even for influential factors, and the interpretation of the sign of their effect may then be biased for some factors. Moreover, this method is not able to distinguish the source of variability of factors' effects, i.e. to separate non-linear from interaction effects. The metamodelling approach is then necessary if the final objective is to study the detailed response of indicators to input factors (sign, shape and interactions) thanks to the establishment of their response function and the analysis of response surfaces.

Last but not least, as most SA techniques, the Morris' method enables the evaluation of model' behavior and may reveal consistencies that should be corrected in further model developments. For example, we here detected that aspect only influenced the amount of light reaching the canopy in the current version of the model, but that its impact on stand regeneration and species composition was not modelled. Moreover, although the study on which are based the understory diversity models (Zilliox et Gosselin 2013) do consider aspect as an explanatory variable, this SA enabled to realize that the way these models had been implemented involves a loss of this information due to the use of mean ecological conditions. It is then possible, thanks to this SA, to improve the way the different models are coupled by directly considering stand aspect in understory diversity model. In a longer time perspective, we should also consider the direct integration of aspect – or light in a finer way – in the regeneration model.

2. Knowledge gained from both SA approaches

2.1. Lagging effect of the initial state

The influence of initial stand factors on stand characteristics was expected, as it had already been detected in a previous study of the Samsara2 model (Courbaud et al. in prep). However, this study was based on 50 years retrospective simulations of stand past dynamics and involved the variation of demographic and initial stand only. Initial state factors were however not varied independently but depended on the selected “real stand” (based on forest inventories). Management factors were not tested, but harvesting operations were simulated for each stand based on historical records, using a specially designed algorithm (Lafond et al. 2012). The current study enabled to assess

the impact of initial state factors on a longer simulation run in interaction with forest management parameters. Moreover, the quick assessment enabled by the Morris' method allowed us to check the influence of initial state factors for dates (after 50, 100 and 150 years). It thus confirmed the influence of initial stand characteristics on models' predictions after 50 years, though they were scarcely amongst the most influential factors, except for the output variables directly linked to the considered initial state factor (e.g. N for initial stand density factor, diameter diversity for the initial diameter structure factor, etc.). Most importantly, it revealed that the initial state still had a non-negligible influence after 150 years, which reinforces the importance of simulating a consistent initial stand (Goreaud et al. 2006). Indeed, most initial state factors had at least a moderate influence on several indicators at the end of the simulation, except for stand slope. Although this latter factor had a moderate to strong influence on several indicators after 50 years of simulation (N, Dg, GiniG), its influence decreased over time and became negligible after 150 years. The influence of other initial state factors also decreased over time (see Appendix C-1), but to a lesser extent.

2.2. Strong influence of demographic parameters

As regards demographic parameters, we detected the same influential parameters as in the previous SA of the Samsara2 model (Courbaud et al. in prep), both studies being based on the Morris' method. While this first SA was based only on stand structure indicators, this study also enabled to assess the impact of demographic parameters on ES indicators. As growth parameters strongly influenced stand productivity, its strong impact on timber production was expected, as well as its influence on dead wood volume (Nilsson et al. 2002) and diversity (this study). Its positive effect on individual tree growth also increased the density of large trees and indicators on which they have a positive effect, like diameter diversity and mid-tolerant and total floristic diversities. Contrary to initial state factors, the impact of the influential growth and regeneration parameters increased over time for almost all variables. We thus expect the existence of several steady states, those demographic parameters having a high impact on stand stocking and structures at equilibrium, as well as on the optimum management scenario to reach desired stand structure and ES provision. The analysis of the evolution of management parameters' influence revealed more complicated, as it depended on the considered input factor and output variable. It thus requires further specific analysis, like performing sensitivity analyses on the whole time series. This could be done either by assessing sensitivity indices for each date, and then graphically represent their evolution over time as suggested (see one example in Lamboni et al. (2009), Figure 2)), or by performing a global sensitivity analysis considering the whole time series, as done in Lamboni et al. (2011).

We may however expect that longer simulations would be less sensitive to the initial state. Testing this hypothesis was not possible here, as we were limited by the model computing time. Yet,

this study enabled us to increase our understanding of the global system's (of coupled models) behavior and of the response of stand's characteristics and SE indicators to forest management. We now expect that this newly gained knowledge would allow us to reduce the size of experiment designs by pre-selecting studied factors and tested values, thus enabling long term studies to be conducted. This would particularly enable the assessment of stand and SE indicators responses to management in a steady state. This however would only be true for identical experiment conditions (same demographic parameter values and similar initial states), applied management, and studied variables. Typically, including a new indicator of timber production, biodiversity conservation or a new ecosystem service (e.g. protection) would require the whole process to be re-conducted, at least for the new variable.

2.3. Detection of important management drivers

Both sensitivity analyses enabled the detection of the influential factors, among which we found most parameters of the silviculture algorithm, except for the distance buffer and the weight given to local density in the definition of cutting probabilities. Among those parameters, we identified several main silvicultural drivers which could be manipulated to control stand structure and balance the provision of ecosystem services

One of the most important silvicultural drivers appeared to be the spatial aggregation of cut trees, which opposed individual tree or small group selection practices to large groups or small gap creation. The high impact of cutting aggregation area was expected, as it had already been revealed in a previous simulation experiment study (Lafond et al. 2014). Besides its positive effect on regeneration (which is consistent with Bolton et D'Amato (2011)), the analysis of the shape and sign of this parameter confirmed its positive effect on diameter diversity, as observed in Lafond et al. (2014) and Cordonnier et al. (2008).

Due to its effect on stand structure, this parameter also modifies light interception within the forest stand and thus its availability for light demanding species (spruce and intolerant grass species), which explain its strong influence on tree species composition and understory diversity. However, the positive effect of group selection practices on spruce proportion observed in this study is in contradiction with the lack of effect noticed in the previous study (Lafond et al. 2014). This apparent inconsistency is in fact related to different calibrations of the regeneration model. Indeed, a repetition of the experiment design described in Lafond et al. (2014) but ran with the current regeneration model calibration also showed a positive of cutting aggregation on spruce regeneration and proportion in the

adult stand (unpublished³⁵). Thus, the response of stand composition to spatial aggregation of cut trees appeared to be very sensitive to the regeneration model in simulation experiments. The efficiency of such practices in the field is in fact strongly linked to the ecological context. For example, several studies revealed the positive effect of gap management on spruce regeneration in subalpine forests (Diaci et Firm 2011; Grassi et al. 2003; Streit et al. 2009), but other studies revealed that this practices may not be sufficient by itself in other contexts (see for example the study by Bolton et D'Amato (2011) in northeastern forest of the united states).

Moreover, by strongly favoring spruce regeneration, group selection practices had a negative effect on tree species diversity, which could only be maintained thanks to the intervention of the silvicultural driver controlling mix balance. In their study, Bolton et D'Amato (2011) also concluded that gap creation was not sufficient to increase tree diversity by itself, but required specific measures like soil preparation or dead wood retention (microsites). They also found a positive effect of gap creation on dead wood volumes (Bolton et D'Amato 2011), which was also observed in this study, together with a positive effect on dead wood diversity and on large snags. The response of understory diversity to gap creation appeared more complicated to understand, as the three ecological groups were expected to show different – and sometimes opposed – responses to silvicultural drivers. We indeed noticed that gap creation had a positive effect on the specific richness of intolerant grass species, but a negative effect on tolerant and mid-tolerant species, thus involving a global negative effect on the floristic diversity score. We therefore did not confirm our hypothesis regarding the positive effect of group selection practices on floristic diversity, though this negative effect appeared to be strongly linked to the spruce-enhancing effect of such practices and was found very sensitive to the regeneration parameters, with even a positive effect for low regeneration levels. We may thus that different model calibration, and especially simulation less prone to spruce dominance, may reveal different responses of understory diversity to management drivers . Last but not least, although groups of large trees were selected in priority by the algorithm, all medium and small trees located in the cutting aggregation area were also selected, thus impacting the size of harvested products.

This study confirmed the role of the harvesting intensity parameter as a silvicultural driver controlling management intensity, whose effects on most structure and production variables had already been detected in Lafond et al. (2014). This study however enabled to assess a larger set of variables, including biodiversity indicators, as well as interactions with other management parameters like the harvesting diameter, or initial state factors It also allowed us to compare its effects to those of other "management intensification drivers" controlling thinning intensity or cutting quantities. Surprisingly, the influence of the harvesting proportion was lower than the one of the thinning proportion parameter for most variables, which revealed the high potential of this parameter as a

³⁵ See the Chapter 2 of this thesis.

management intensification driver. Moreover, the interaction between spatial aggregation of cut trees (aaM) and harvesting intensity (hRx), which have been expected after the previous experiment study of Lafond et al. (2014), has not been retained in the metamodels (i.e. not considered among the most influential explanatory variables).

Increasing harvesting and/or thinning intensities had a strong destocking effect and affected stand structure by reducing large tree density, diameter diversity and dead wood diversity. They also affected stand composition by increasing spruce proportion, with a negative impact on tree diversity. This also resulted in reduced global floristic diversity, despite the positive effect on intolerant grass specific richness. As regards timber production, increased harvesting intensity had a positive effect on products' quality through a reduced proportion of dead trees. It also had a positive effect on the harvested volume (in the short term), though this effect revealed unsustainable and finally tended towards a low but negative effect, as already found in Lafond et al. (2014).

This study finally enabled the detection of efficient silvicultural drivers to compensate of at least limit the negative effects of intensive management practices on structure diversity or biodiversity indicators, as well as the negative effect of group selection practices on some indicators. Indeed, although group selection practices could be considered as a compensation driver to maintain dead wood and diameter structure diversity, their negative effects on tree and understory diversities exclude them as a compensation driver for global biodiversity with this model parameterization. This study therefore highlighted the importance of actively controlling stand composition and balancing tree species mix through management operations, so as to limit the negative effects of species dominance – here mainly spruce's – on tree and understory diversities. Preserving the minority species, by giving priority to the dominant species in harvesting and thinning operations (sWP parameter), appeared to be an efficient way to do so.

We also noticed that the parameter controlling large tree retention (nbT) had a strong influence on several structure and biodiversity indicators, and especially a positive effect tree diameter and dead wood diversities, though dead wood retention was a more efficient compensation driver for dead wood diversity. However, the impact of large tree retention impact was limited in this study by the fact that these trees were only protected whilst alive, but could be removed from the stand as soon as they die. Yet, in field management operations, the trees preserved for biodiversity purposes are in reality marked whilst alive or dead and protected until they disappear from the stand. Further modification of the model are thus required to improve the way this silvicultural driver is implemented, by ensuring their preservation after their death and by enabling dead trees to be marked. Moreover, we noticed that its efficiency was really noticeable when the number of preserved trees was set to the maximum value, here 6 trees/ha, which was set to be twice the current management recommendation in France. Indeed, current French forest policies recommend the preservation of two large trees and one medium or large dead tree per hectare (see for example the PEFC certification). Besides, we may expect that higher

number of preserved trees might have higher positive effects on biodiversity indicators and stronger compensation effects against management intensity. It appears then necessary to conduct further analysis focusing on the gain obtained by each supplementary preserved large tree for all concerned indicators, so as to detect potential thresholds and elaborate management recommendations. Another possibility may be to define thresholds *a priori*, based on the “real observations” found in the literature, and use these thresholds as target values to reach through management. For example, Nilsson et al. (2002) suggested that the “natural density” of very large trees were close to 10-20 living trees per ha (with dbh > 70 cm) in central European and south Scandinavian virgin forests, while in boreal forests we may not expect more than 20 living trees per ha with dbh > 40 cm. Other studies insist on the importance of maintaining large dead trees, with variable densities depending on objectives. Biodiversity conservation measures targeting cavity nesting birds thus involve the preservation of high densities of snags (14 snags / ha in Schreiber et deCalesta (1992)). As manually defining the most appropriate management scenario(s) to reach those objectives might be very long and fastidious, and should also be coupled with parallel analysis on other indicators to ensure sustainable ES provision, we propose the use of multi-criteria techniques in further analysis (see below).

3. Perspectives for further metamodelling approaches

3.1. Improve the metamodels

In this study, we first limited the complexity of the metamodels (i.e. the number of retained explanatory variables) so as to facilitate results’ analysis and the interpretation of the effects of the main factors. We now may require more complex models to catch additional information (e.g. to detect other interactions). We could also build on the new gained knowledge from the sensitivity analysis approaches to guide the construction of improved metamodels, for example by pre-selecting factors – and their most adequate transformation – and interactions in the null model.

This may be done as a third step, or directly after the first Morris’ SA step. Indeed, besides giving information on the sign and strength of factors’ effects, Morris’ indices also enabled the detection of potential interactions and/or factors with non-linear effect (those with high σ values). This information could then be used to guide the modelling choice during response function establishment: i.e to choose explanatory factors, as well as the type of effect (linear/non-linear) and interactions. This may be very useful in the case of the manual definition of metamodels, instead of using an automatic process to define metamodels (as done here). Typically, we expected that factors with a strong μ^* and a low σ would have a high first order effect, while factors with a low μ^* but a high σ would most probably appear in the metamodel in a transformed form or in interaction with another factor.

3.2. Extend the set of indicators and time periods

In this study, we voluntarily reduced the number of studied output variables for the metamodelling approach by considering correlations between variables and selecting representative indicators for each type or group of variables. However, correlated variables may have different responses to management and it might be interesting to extend the approach to a larger set of structure and ecosystem services indicators. We should start with the quadratic mean diameter of large trees and pole density, which have not been retained in this first approach due to their correlation to stand stocking and diameter diversity (respectively), but finally appeared to be lacking when analyzing timber production and the sustainability of forest management.

Moreover, the Morris' SA revealed that factors' influence varies over time, and that the sign of their effects may also change, as we saw for the harvested timber volume. It might thus be interesting to compare the response functions obtained for different time steps, at least for the variables whose response is expected to vary over time. Once again, using the Morris' screening method as a first step will guide the metamodelling approach.

3.3. Focus on interesting factor combinations

This study revealed the importance of initial state factor, which may modulate the response of structure or ES indicators to silvicultural drivers. Typically, we saw that the initial stand composition modified the effect of the species ponderation parameter (sWP) on the mixing ratio. The importance of this parameter to maintain the species mix also depended on the initial stand composition, higher control being required in initial spruce-dominated stands. Other special situations may be problematic for forest managers, for example dense and overmature stands with deficient regeneration, or when regeneration is blocked due to natural dynamics. It may then be interesting to assess the effect of management in different situations in depths. Further analysis of response surfaces should thus focus on typical or problematic situations, instead of systematically fixing all other parameters to their mean value. We may also expand this approach to demographic parameters, i.e. to vary the fixed values for silvicultural parameters as well. For example, instead of fixing the spatial aggregation parameter to its mean value when analyzing the effect of other silvicultural parameters, one interesting alternative might be to compare the response functions obtained for individual tree and group selection practices when varying the same couple of silvicultural drivers (for example some management intensification drivers).

4. Analyzing trade-offs between indicators

4.1. What can be deduced from this study

The analysis of correlations between output variables revealed that many variables related to stand stocking and stand structure were highly correlated, and were also correlated to the biodiversity indicators related to dead wood (dead wood volume and diversity, large snags density) and to the size of timber products. We therefore expect synergies among these structures, biodiversity and timber production indicators, at least for the whole set of management scenarios and stand dynamics tested in this study. On the contrary, we observed a strong anti-correlation between the specific richness of intolerant and tolerant herbaceous species, thus involving a trade-offs within understory biodiversity indicators. However, these patterns might be affected by the strong influence of demographic parameters. Typically, we observed a positive effect of growth parameters on several structure, biodiversity and production indicators, which may explain the weak but positive relations (~ 0.25) between the mean harvested volume and the density of very large trees, of large snags and the CWD volume. Studying these correlations for a given level of productivity may thus be interesting to catch only the response of these indicators to combinations of management parameters.

Moreover, besides the analysis of correlations between output variables, the analysis of their response to the management drivers highlighted in this study might be another mean to detect trade-offs and synergies between indicators. For example, the positive effect of group selection practices on regeneration, diameter diversity and the retention of large snags and very large living trees was opposed to their negative effect on stand stocking, tree diversity and timber production. Cutting aggregation may thus be a control driver for trade-offs between biodiversity and timber production indicators, as well as for trade-offs or synergies within a given ecosystem services (e.g. trade-off between diameter and tree diversities). As regards management intensity, we observed synergies between stand stocking, structure diversity and biodiversity indicators like large snags, very large living trees and understory diversity, which were negatively affected by increased harvesting intensity. We also detected trade-offs between biodiversity indicators, due to the positive effect of management intensity on the specific richness of intolerant grass species. The response of timber production indicators to management also revealed synergies and trade-offs, as both harvesting and thinning intensities reduced the size of harvested timber but increased their quality (less declassified products). Their effect on timber volume varied over time (positive in the short term, negative in the long term), thus modifying the initial biodiversity - timber production trade-off. Harvesting dead trees also revealed a trade-off between dead wood indicator and timber volume, but a synergy with timber quality. Moreover, although a balanced mix of spruce and fir is desirable for biodiversity (and

resilience) purposes, the higher value given to spruce products may involve a preference to spruce-dominated stands, thus leading to another trade-offs between biodiversity and timber production.

4.2. Going further with multi-criteria analysis

Although this study enabled the detection of possible trade-offs and synergies between indicators, thanks to correlation between variables and the identification of opposite or similar responses to silvicultural drivers, identifying those trade-offs revealed quite complicated and depended on the considered input factors and output variables. Moreover, the accurate analysis of those patterns and the identification of desirable management scenarios appeared impossible with this approach. To overcome those limitations, multi-criteria analysis techniques are more and more used in study dealing with multi-objective environmental management issues in general (Groot et al. 2012; Kennedy et al. 2008), and forest management in particular (Ananda et Herath 2009; Diaz-Balteiro et Romero 2008). However, most techniques generally focus on the selection of the “best management scenario” enabling the simultaneous provision of multiple ecosystem services, but not on the detection and analysis of the related trade-offs and synergies. To do so, some authors recommend the use of techniques based on the research of the Pareto frontiers, which are interesting to visualize trade-offs among indicators, to identify management scenarios underlying this patterns and to discuss the choice of a given scenario (Castelletti et al. 2010; Groot et al. 2012; Kennedy et al. 2008).

Besides the construction of metamodels, the intensive factorial space exploration allowed by the OALHS sampling design could thus be re-used to detect tradeoffs or synergies between ES indicators and to analyze the optimum management scenarios along those patterns thanks to Pareto frontiers. Due to the high influence of demographic parameters, this analysis should be done for a given ecological context, i.e. by fixing initial state factors and growth and regeneration parameters. Moreover, this analysis could be either done on the original Samsara2 outputs, including all possible management combinations, or on metamodels’ predictions, with “smoothed” indicators’ response. In both cases, the management scenarios selected by the Pareto frontiers might then be analyzed to detect potentially underlying management drivers, like those controlling cutting aggregation or management intensity. We especially expect that these drivers may be the keys to understand trade-offs among timber production and biodiversity.

4.3. The scaling issue

Looking for management strategies to ensure the multiple provision of ES at the landscape scale, forest managers may define a landscape mosaic of specialized silvicultural scenarios (e.g. Triad system see examples in Gauthier et al. (2008)), with the definition of protected areas and zones deserved to intensive production. However, it is also important to ensure a minimum level of ES at the stand scale, especially for biodiversity conservation, which requires the maintenance of a minimum habitat connectivity, for example thanks to the retention of natural stand attributes like large living trees, dead trees and especially large standing ones (large snags). For this reason, or because one may also wish to reach multifunctionality at the stand scale, the definition of management strategies ensuring multiple services is a major challenge. Trade-offs and synergies should then be studied at the stand scale, but studies should supply several possible management scenarios and discuss their combinations (or not) at the landscape scale to reach the desired management objectives. See for example the multi-criteria decisions analysis study made by Schwenk et al. (2012) at the landscape scale, who compared homogeneous management scenarios to different management combinations.

REFERENCES

- Ananda J, Herath G (2009) A critical review of multi-criteria decision making methods with special reference to forest management and planning. *Ecological Economics* 68:2535-2548
- Ares A, Berryman SD, Puettmann KJ (2009) Understory vegetation response to thinning disturbance of varying complexity in coniferous stands. *Appl Veg Sci* 12:472-487
- Baskent EZ, Keleş S (2009) Developing alternative forest management planning strategies incorporating timber, water and carbon values: An examination of their interactions. *Environmental Modeling and Assessment* 14:467-480
- Baskent EZ, Keles S, Yolasigmaz HA (2008) Comparing multipurpose forest management with timber management, incorporating timber, carbon and oxygen values: A case study. *Scand J Forest Res* 23:105-120
- Bohn KK, Nyland RD, Yanai RD (2011) Comparing selection system and diameter-limit cutting in uneven-aged northern hardwoods using computer simulation. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 41:963-973
- Bolton NW, D'Amato AW (2011) Regeneration responses to gap size and coarse woody debris within natural disturbance-based silvicultural systems in northeastern Minnesota, USA. *For Ecol Manage* 262:1215-1222
- Boncina A (2011) Conceptual approaches to integrate nature conservation into forest management: a Central European perspective. *Int For Rev* 13:13-22
- Boscolo M, Vincent JR (2003) Nonconvexities in the production of timber, biodiversity, and carbon sequestration. *Journal of Environmental Economics and Management* 46:251-268
- Bouget C, Larrieu L, Brin A (2014) Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecol Indic* 36:656-664
- Bouget C, Larrieu L, Parmain G, Nusillard B (2013) In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers Conserv* 22:2111-2130
- Buongiorno J, Halvorsen EA, Bollandsas OM, Gobakken T, Hofstad O (2012) Optimizing management regimes for carbon storage and other benefits in uneven-aged stands dominated by Norway spruce, with a derivation of the economic supply of carbon storage. *Scand J Forest Res* 27:460-473
- Buongiorno J, Kolbe A, Vasievich M (2000) Economic and ecological effects of diameter-limit and BDq management regimes: Simulation results for northern hardwoods. *Silva Fenn* 34:223-235
- Campolongo F, Cariboni J, Saltelli A (2007) An effective screening design for sensitivity analysis of large models. *Environmental Modelling & Software* 22:1509-1518
- Cariboni J, Gatelli D, Liska R, Saltelli A (2007) The role of sensitivity analysis in ecological modelling. *Ecol Model* 203:167-182
- Castelletti A, Lotov AV, Soncini-Sessa R (2010) Visualization-based multi-objective improvement of environmental decision-making using linearization of response surfaces. *Environmental Modelling & Software* 25:1552-1564
- Ciric C, Ciffroy P, Charles S (2012) Use of sensitivity analysis to identify influential and non-influential parameters within an aquatic ecosystem model. *Ecol Model* 246:119-130
- Cordonnier T, Courbaud B, Berger F, Franc A (2008) Permanence of resilience and protection efficiency in mountain Norway spruce forest stands: a simulation study. *For Ecol Manage* 256:347-354
- Courbaud B, De Coligny F, Cordonnier T (2003) Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agri For Meteo* 116:1-18

- Courbaud B, Lafond V, Lagarrigues G, Vieilledent G, Cordonnier T, Jabot F, De Coligny F (in prep) How to go through the modelling process in forest ecology? An example with the calibration, evaluation and sensitivity analysis of the Samsara2 forest dynamics model.
- Diaci J, Firm D (2011) Long-term dynamics of a mixed conifer stand in Slovenia managed with a farmer selection system. *For Ecol Manage* 262:931-939
- Diaci J, Kerr G, O'Hara K (2011) Twenty-first century forestry: integrating ecologically based, uneven-aged silviculture with increased demands on forests. *Forestry* 84:463-465
- Diaz-Balteiro L, Romero C (2008) Making forestry decisions with multiple criteria: A review and an assessment. *For Ecol Manage* 255:3222-3241
- Duduman G (2011) A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry* 84:301-314
- Duncker PS, Raulund-Rasmussen K, Gundersen P, Katzensteiner K, De Jong J, Ravn HP, Smith M, Eckmüllner O, Spiecker H (2012) How Forest Management affects Ecosystem Services, including Timber Production and Economic Return: Synergies and Trade-Offs. *Ecol Soc* 17
- Fan ZF, Shifley SR, Spetich MA, Thompson FR, Larsen DR (2003) Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 33:1481-1494
- Führer E (2000) Forest functions, ecosystem stability and management. *For Ecol Manage* 132:29-38
- Gauthier S, Vaillancourt MA, Leduc A, De Grandpré L, Kneeshaw DD, Morin P, Drapeau P, Bergeron Y (2008) *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec, Québec.
- Goreaud F, Alvarez I, Courbaud B, De Coligny F (2006) Long-Term influence of the spatial structure of an initial state on the dynamics of a forest growth model: a simulation study using the Capsis platform. *Simulation* 82:475-495
- Grassi G, Minotta G, Giannini R, Bagnaresi U (2003) The structural dynamics of managed uneven-aged conifer stands in the Italian eastern Alps. *For Ecol Manage* 185:225-237
- Groot JCJ, Oomen GJM, Rossing WAH (2012) Multi-objective optimization and design of farming systems. *Agric Syst* 110:63-77
- Hanewinkel M (2002) Comparative economic investigations of even-aged and uneven-aged silvicultural systems: a critical analysis of different methods. *Forestry* 75:473-481
- Holeksa J, Zielonka T, Zywiec M (2008) Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 38:415-428
- Hynynen J, Ahtikoski A, Siitonen J, Sievänen R, Liski J (2005) Applying the MOTTI simulator to analyse the effects of alternative management schedules on timber and non-timber production. *For Ecol Manage* 207:5-18
- Jenkins MA, Parker GR (1999) Composition and Diversity of Ground-layer Vegetation in Silvicultural Openings of Southern Indiana Forests. *The American Midland Naturalist* 142:1-16
- Jost L (2006) Entropy and Diversity. *Oikos* 113:363-375
- Kenefic LS, Brissette JC, Sendak PE Overview of USDA Forest Service research on diameter-limit cutting in northern conifers. In: Kenefic LS, Nyland RD (eds) *Proceedings of the Conference on Diameter-Limit Cutting in Northeastern Forests*, University of Massachusetts, May 2005 2006. pp 24-31.
- Kennedy MC, Ford ED, Singleton P, Finney M, Agee JK (2008) Informed multi-objective decision-making in environmental management using Pareto optimality. *J Appl Ecol* 45:181-192
- Lafond V, Cordonnier T, De Coligny F, Courbaud B (2012) Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data. *Ann For Sci* 69:235-243

- Lafond V, Lagarrigues G, Cordonnier T, Courbaud B (2013) Erratum to: Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Ann For Sci*:1-1
- Lafond V, Lagarrigues G, Cordonnier T, Courbaud B (2014) Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Ann For Sci* 71:173-186
- Lamboni M, Makowski D, Lehuger S, Gabrielle B, Monod H, eacute (2009) Multivariate global sensitivity analysis for dynamic crop models. *Field Crops Research* 113:312-320
- Lamboni M, Monod H, eacute, Makowski D (2011) Multivariate sensitivity analysis to measure global contribution of input factors in dynamic models. *Reliability Engineering & System Safety* 96:450-459
- Larrieu L, Cabanettes A (2012) Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 42:1433-1445
- Larrieu L, Cabanettes A, Brin A, Bouget C, Deconchat M (2013) Tree microhabitats at the stand scale in montane beech–fir forests: practical information for taxa conservation in forestry. *Eur J For Res*:1-13
- Larrieu L, Cabanettes A, Delarue A (2012) Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *Eur J For Res* 131:773-786
- Lassauce A, Paillet Y, Jactel H, Bouget C (2011) Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecol Indic* 11:1027-1039
- Lexer MJ, Brooks RT (2005) Decision support for multiple purpose forestry. *For Ecol Manage* 207:1-3
- Marcot BG, Thompson MP, Runge MC, Thompson FR, McNulty S, Cleaves D, Tomosy M, Fisher LA, Bliss A (2012) Recent advances in applying decision science to managing national forests. *For Ecol Manage* 285:123-132
- Martikainen P, Siitonen J, Punttila P, Kaila L, Rauh J (2000) Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biol Conserv* 94:199-209
- Millar CI, Stephenson NL, Stephens SL (2007) Climate change and forests of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecol Appl* 17:2145-2151
- Moning C, Müller J (2008) Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *For Ecol Manage* 256:1198-1208
- Morris MD (1991) Factorial Sampling Plans for Preliminary Computational Experiments. *Technometrics* 33:161-174
- Müller J, Bussler H, Kneib T (2008) Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *J Insect Conserv* 12:107-124
- Müller J, Hothorn T, Pretzsch H (2007) Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *For Ecol Manage* 242:297-305
- Muys B, Hynynen J, Palahí M, Lexer MJ, Fabrika M, Pretzsch H, Gillet F, Briceño E, Nabuurs GJ, Kint V (2010) Simulation tools for decision support to adaptive forest management in Europe. *Herramientas de simulación para el apoyo de toma de decisiones en la gestión forestal adaptativa en Europa* 19:86-99
- Neumann M, Starlinger F (2001) The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. *For Ecol Manage* 145:91-106

- Nilsson SG, Niklasson M, Hedin J, Aronsson G, Gutowski JM, Linder P, Ljungberg H, Mikusinski G, Ranius T (2002) Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *For Ecol Manage* 161:189-204
- O'Hara KL (2002) The historical development of uneven-aged silviculture in North America. *Forestry* 75:339-346
- O'Hara KL, Ramage BS (2013) Silviculture in an uncertain world: utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance. *Forestry* 86:401-410
- Owen AB (1992) ORTHOGONAL ARRAYS FOR COMPUTER EXPERIMENTS, INTEGRATION AND VISUALIZATION. *Stat Sin* 2:439-452
- Paillet Y, Berges L, Hjalten J, Odor P, Avon C, Bernhardt-Romermann M, Bijlsma RJ, De Bruyn L, Fuhr M, Grandin U, Kanka R, Lundin L, Luque S, Magura T, Matesanz S, Meszaros I, Sebastia MT, Schmidt W, Standovar T, Tothmeresz B, Uotila A, Valladares F, Vellak K, Virtanen R (2010) Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conserv Biol* 24:101-112
- Peng C (2000) Understanding the role of forest simulation models in sustainable forest management. *Environmental Impact Assessment Review* 20:481-501
- Pretzsch H, Grote R, Reineking B, Rotzer T, Seifert S (2008) Models for forest ecosystem management: A European perspective. *Ann Bot* 101:1065-1087
- Puettmann KJ (2011) Silvicultural challenges and options in the context of global change: "simple" fixes and opportunities for new management approaches. *J For* 109:321-331
- Pujol G, Iooss B, Janon A (2012) sensitivity: Sensitivity Analysis., R package version 1.6-1 edn.
- Rasche L, Fahse L, Bugmann H (2013) Key factors affecting the future provision of tree-based forest ecosystem goods and services. *Clim Change* 118:579-593
- Rüger N, Gutiérrez AG, Kissling WD, Armesto JJ, Huth A (2007) Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern Chile - A simulation experiment. *For Ecol Manage* 252:52-66
- Saltelli A, Ratto M, Andres F, Campolongo F, Cariboni J, Gatelli D, Saisana M, Tarantola S (2008) Global sensitivity analysis. The primer. John Wiley and Sons.
- Saltelli A, Tarantola S, Campolongo F (2000) Sensitivity analysis as an ingredient of modeling. *Stat Sci* 15:377-395
- Schreiber B, deCalesta DS (1992) The relationship between cavity-nesting birds and snags on clearcuts in western Oregon. *For Ecol Manage* 50:299-316
- Schütz JP (2002) Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry* 75:329-337
- Schwenk WS, Donovan TM, Keeton WS, Nunery JS (2012) Carbon storage, timber production, and biodiversity: comparing ecosystem services with multi-criteria decision analysis. *Ecol Appl* 22:1612-1627
- Seidl R, Rammer W, Jager D, Currie WS, Lexer MJ (2007) Assessing trade-offs between carbon sequestration and timber production within a framework of multi-purpose forestry in Austria. *For Ecol Manage* 248:64-79
- Siitonen J, Martikainen P, Punttila P, Rauh J (2000) Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *For Ecol Manage* 128:211-225
- Similä M, Kouki J, Martikainen P (2003) Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *For Ecol Manage* 174:365-381
- Söderbergh I, Ledermann T (2003) Algorithms for simulating thinning and harvesting in five European individual-tree growth simulators: a review. *Comput Electron Agric* 39:115-140

- Spiecker H (2003) Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *J Environ Manage* 67:55-65
- Storlie CB, Helton JC (2008) Multiple predictor smoothing methods for sensitivity analysis: Description of techniques. *Reliability Engineering & System Safety* 93:28-54
- Streit K, Wunder J, Brang P (2009) Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. *For Ecol Manage* 257:1902-1909
- Tang B (1993) ORTHOGONAL ARRAY-BASED LATIN HYPERCUBES. *J Am Stat Assoc* 88:1392-1397
- Temperli C, Bugmann HKM, Elkin C (2012) Adaptive management for competing forest goods and services under climate change. *Ecol Appl*
- Valbuena R, Packalen P, Martin-Fernandez S, Maltamo M (2012) Diversity and equitability ordering profiles applied to study forest structure. *For Ecol Manage* 276:185-195
- Vallet P, Perot T (2011) Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *J Veg Sci* 22:932-942
- Vieilledent G, Courbaud B, Kunstler G, Dhote J-F, Clark JS (2010) Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: a hierarchical Bayesian approach. *Oecologia* 163:759-773
- Villa-Vialaneix N, Follador M, Ratto M, Leip A (2012) A comparison of eight metamodeling techniques for the simulation of N₂O fluxes and N leaching from corn crops. *Environmental Modelling & Software* 34:51-66
- Volin VC, Buongiorno J (1996) Effects of alternative management regimes on forest stand structure, species composition, and income: A model for the Italian Dolomites. *For Ecol Manage* 87:107-125
- Vuidot A, Paillet Y, Archaux F, Gosselin F (2011) Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biol Conserv* 144:441-450
- Winter S, Möller GC (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For Ecol Manage* 255:1251-1261
- Zilliox C, Gosselin F (2013) Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: Variations of the relationship in geographical and ecological space. *For Ecol Manage Online First*

III. Annexes

Appendix A - Model description

1. Description of the dead wood compartment

First of all, it should be noted that, since no publication have been found for Silver Fir, decay process are simulated for both species based on a model published for Norway Spruce. This compartment deals with coarse woody debris (CWD; dead wood pieces of diameter ≥ 7 cm) as well as fine woody debris (FWD; dead wood pieces of diameter < 7 cm). The FWD sub-compartment is managed as a pool of dead wood volume (and mass and carbon), with FWD input each time a tree dies or is harvested. These input quantities are estimated as the difference between the total tree volume, estimated from equations published by Vallet et al. (2006) and the “stem 7 volume”, i.e. the volume of all parts of the tree over 7cm of diameter, deduced from the total tree volume and the volume expansion factors published by Longuetaud et al. (2013). The decay process of FWD is simulated as an annual decay rate k estimated from the literature: $k_V = 0.066$ for volume reduction (Lohmus et al. 2013) and $k_M = 0.132$ for mass reduction, under the assumption that $k_M \approx k_V \times 2$, as observed in Harmon et al. (2000).

After being separated from all parts below 7 cm of diameter, the remaining tree enters the CWD sub-compartment, with a status depending on its origin: either as a standing dead tree (snag), in case of natural death; or as a lying dead trees (log), if it has been cut but not harvested by the silviculture algorithm (e.g. tree located in a cut group but with diameter below the thinning diameter). Tree decay process is then simulated based on an adaptation of the model and data published by Holeksa et al. (2008), and based on 10 years observations of spruce decay process in the western Carpathian Mountains. The author followed the transition between nine decay classes on that period, with information on the original decay class, the decay class reached 10 years after, the mean diameter of the dead wood pieces and their estimated volume. They thus published a 10 years transition matrix between decay classes for logs, i.e. a matrix of probabilities of transition between classes for the ten years period, with three different entries: the original and destination classes, as well as the mean diameter of logs. They also published a matrix indicating dead wood volume reduction associated to each transition (or not) between decay classes, depending on the three previous entries. They also followed standing dead trees (snags) and gave information about snag decay while standing and snag falling process, i.e. the probability of a snag to fall depending on its diameter and decay stage.

We were thus able to implement these different parts into a global consistent dead wood decay model, storing trees each time they died and simulating an annual falling snag process and running the

“transition between decay classes” process every ten years. Fresh dead trees were available for “harvest” as long as they stayed in the first decay class, i.e. before entering the decay process. They were then available until 10 years after their death, so as to indirectly simulate the selection of dying trees during harvesting process, as well as the annual harvest of fresh dead trees.

A model test phase enabled us to detect some issues with the log decay model: a missing volume reduction coefficient was extrapolated from neighboring values, following the assumption made by the author themselves in case of insufficient number of observations (case II-VI, set to 0.87; cf. Fig. 7 from Holeksa et al. (2008)). We also tried to overcome the overestimation of log volumes linked to the assumption (made by Holeksa et al. (2008)) that log stayed round during the decay process. We therefore added a supplementary volume reduction coefficient to take logs’ flattening process into account for the most advanced stages (VI to VIII). This coefficient set to 0.64 for the transition between two successive classes, under the assumption that the log has lost half its height.

2. Description of the floristic diversity models

We used specific richness models developed by Zilliox et Gosselin (2013), who studied the effect of ecological and dendrometric variables on the specific richness of several ecological groups of vascular plants, in observation plots from the French National Forest Inventory (IFN, now IGN). In a first attempt, we decided to focus on the herbaceous layer and work with the ecological groups showing the strongest response to variation in tree cover: tolerant, mid-tolerant and intolerant grass species. We then implemented the specific richness models for these three groups, as defined in Zilliox et Gosselin (2013), but fixed the mean ecological effects – for these three models - to values corresponding to the mean environmental conditions in the study.

These models were then used to predict specific richness for these three groups, based on stand structure and composition (forest cover, species dominance, basal area per size category; see Zilliox et Gosselin (2013)), thus indirectly reflecting the effect of forest management on the understory diversity through its impact on stand structure and composition. As these models have been established by Zilliox et Gosselin (2013) from small inventory plots (15m radius ?), we also estimated specific richness in 15m radius plots randomly drawn in the forest stand (5 plots /ha) and repeated this process N times (here N=1000) to catch stand spatial heterogeneity. We then obtained, at each time step (5years), probability distributions of specific richness for the three studied groups.

Appendix B – Initial stand construction

We first reconstructed diameter distributions using the same method as described in Lafond et al. (2012). The two-layer stand was obtained by the combination of two random truncated normal distributions respectively figuring the overstory layer of mature trees, with a mean diameter $Dm_o = 50$ cm and a standard deviation $sd_o = 10$ cm, and the understory layer constituted of poles and small trees, with $Dm_u = 15$ cm and $sd_u = 10$ cm. The number of individuals sampled in those distributions then depended on the target stand density, with $N_o = 95$ and $N_u = 55$ t/ha for the low density stand ($G = 20$ m²/ha), and $N_o = 190$ and $N_u = 95$ t/ha for the high density stand ($G = 40$ m²/ha). For these two cases, we kept the mean diameter distribution obtained by 10,000 random samplings. The balanced uneven-aged stands were simulated with two “reverse J-shape” distributions obtained by applying Liocourt’s law (de Liocourt 1898) with $K = 1.4$, $N_{D1} = 106$ t/ha for the low density stand and $N_{D1} = 208$ t/ha for the high density stand.

Trees were then affected a species depending on the desired composition, by applying the mixing ratio to each diameter category. We thus obtained 8 different stands, which were then affected a slope and an aspect, thus leading to 32 different initial stands.

Finally, for each initial stand, tree spatial distribution was reconstructed thanks to a process described in Goreaud et al. (2004). Tree are first given random spatial coordinates, then an algorithm adapted from Goreaud et al. (2004) is used to modify tree positions within the simulated stand until they fit the spatial organisation of a reference plot. Spatial distributions are characterized by their Ripley functions (Ripley 1977), which quantify patterns like tree attraction or repulsion between species or size categories. The chosen reference plot was located in the Queige forest and characterized by a quite random distribution, except for the rejection among large trees and the aggregation of small trees and poles.

Appendix C – Step 1: the Morris’ screening SA technique

1. Method description

The Morris’ method (Morris 1991) is a screening technique designed to sample large factorial spaces in an efficient way, following several trajectories based on one-at-a-time (OAT) discrete jumps within parameter levels. The method ensures that, provided a sufficient number of trajectories, the set of simulations made at the different points in the parameter space detect in an efficient way influential and non-influential parameters at a low simulation cost – i.e. with a lower required number of simulations than other methods. The size of a Morris’ experiment design is indeed defined by $r*(p+1)$, for r trajectories and p parameters, whereas a complete plan would involve n^p combinations of p parameters with n levels. Campolongo et al. (2007) extended this approach by implementing an algorithm selecting the best r trajectories among m tested possibilities, so as to optimize the exploration of factorial space. We used the *morris()* R function from package “*sensitivity*” (Pujol et al. 2012; R Core Team 2012) to generate the experiment design for the 62 tested factors. As all factors had different units and variation ranges, we defined the experiment design in a standardized factorial space (in $[0,1]$) and then re-transformed it into “real” parameters values based on inferior and superior limits of the variation range (reversed 0-1 scaling). Simulations were then run externally with Capsis4 on a cluster and the simulation outputs were then uploaded and transferred to the *morris()* R function to conduct the sensitivity analysis. There, the R function calculated the elementary effect (EE) –for a given output variable – associated with each single variation (jump) of each input parameter. For each input factor, the mean of EE values (μ) indicates the mean effect on the studied response variable (sign and magnitude), while the mean of absolute values (μ^*) estimates its total influence and is considered as a good proxy the variance-based total index (Campolongo et al. 2007). The standard deviation of all EE (σ) assesses the variability of its effect, indicating either a non-linear effect or interactions with other parameters. We then used the index proposed by Ciric et al. (2012), which combines both Morris’ indices into a unique sensitivity index (SI):

$$SI = \sqrt{\mu^*{}^2 + \sigma^2}$$

This index may also be interpreted as the Euclidian distance between the “sensitivity coordinates” (μ^* , σ) of the factor and the origin (0,0) of the Morris’ plot (see Fig. S1). By taking both main and second order effects – interactions or nonlinear effects – into account, this index gives an estimation of the total effect of each input factor on a given output variable. It therefore allowed us to

rank factors according to their relative influence for each output variable and to detect groups of different degree of influence (Table 2; see also Figure S1). Summing the ranks obtained for each factor on all variables then allowed us to define a global ranking and thus to detect low or non-influential factors. We conducted this analysis for several time step (t_{50} , t_{100} , t_{150}), using the mean value estimated on a 50 years window (from $t-50$ to t), but finally presented only the results obtained for t_{150} in the manuscript. The figure below gives an example of the results obtained with this method, and illustrates the evolution of the influence of the different factors over time, especially the increasing influence of the growth parameters (G_A_0 for spruce and G_A_1 for fir) and the decreasing influence of the initial state factors (ex. The density factor IS_F1, i.e. initial basal area).

2. Detailed Morris' SA results – mean of elementary effects (μ)

Table S1-a. Detailed mean effects (μ) of all input factors for each output variables – Part 1

These results are interesting to complete the sensitivity analysis results by giving the sign of the effect of each factor. Increasing grey levels refer to the group of influence based on μ^* and σ values (see Table 2).

Input factors and related drivers				Sustainability indicators						Biodiversity indicators (1)								
Type	Control drivers	Factor Description	Factor Code	N	G	Dg	GInG	ICE	PoleQty	PoleMkR	MkR	Tree Sp. D	NVLT	CMD Vol.	FMD Vol.	DWDI	Srags D50 Nb	
Management Algorithm	Intensity	Harvesting D	dH	5.13	7.81	3.71	0.032	0.040	-13.56	-4.31	-0.96	0.028	5.48	7.75	0.18	4.69	0.58	
		Thinning D	dT	29.19	2.25	0.30	-0.012	-0.008	-20.47	-2.63	0.03	0.03	-0.027	-1.39	26.29	0.18	12.42	-0.12
		Max. Harv. %	hRx	5.72	-7.34	-4.41	-0.056	-0.015	12.57	2.09	0.53	0.53	-0.017	-10.33	-22.43	-1.27	-6.11	-0.79
		Max. Thin. %	tRx	-28.08	-10.83	-5.55	-0.036	0.028	41.91	4.95	1.49	1.49	0.044	-4.31	-20.61	-0.88	-9.10	-0.38
		Min. Cut	gCn	-0.34	-0.88	-0.64	-0.004	0.000	4.55	0.51	0.05	0.05	-0.003	-0.47	-3.91	-0.47	1.39	0.04
		Std. Cut	gCs	-12.16	-4.28	-1.54	-0.011	0.010	2.17	2.01	0.11	0.11	-0.005	-2.92	-6.18	0.02	-0.73	-0.26
	Max. Cut	gCx	-1.66	-3.31	-1.33	-0.004	-0.001	13.97	0.47	-0.48	-0.48	0.015	-5.18	-14.14	0.81	-3.19	-0.51	
	Spatial	Max. Aggr. Area	aaM	-30.56	-5.77	-1.57	0.063	-0.117	218.97	4.27	0.87	0.87	-0.094	2.62	28.74	1.15	0.99	0.09
		Buffer dist	dB	-1.28	0.01	0.13	0.002	0.000	-0.62	-0.72	-0.53	-0.53	-0.007	-0.09	-2.32	-0.08	-0.36	0.00
		Harv. WP	hdWP	4.52	0.51	-0.21	-0.008	-0.001	12.85	0.27	-0.77	-0.77	-0.011	0.07	-3.14	-0.08	-0.50	-0.05
	Biodiversity	Thin. WP	tdWP	-1.35	-0.23	-0.01	-0.006	0.020	-17.81	-1.23	-0.07	-0.07	-0.016	-0.45	-5.00	-0.04	-0.47	-0.06
		Species WP	sWP	-7.82	-0.93	-0.01	0.003	-0.005	-8.48	1.73	1.81	1.81	0.103	-0.19	-2.51	-0.27	0.40	-0.01
Mix. Ratio. Crit.		mrC	-1.38	1.06	0.70	0.007	0.011	-10.07	1.50	-0.79	-0.79	0.109	1.03	1.00	-0.33	2.50	0.00	
Nb Bio Trees		nbT	3.26	2.43	1.86	0.049	0.011	25.34	-0.48	-1.67	-1.67	-0.006	3.48	11.88	0.18	4.43	0.11	
Dead Wood %	dw pH	5.25	4.13	1.58	0.006	0.001	-8.42	-1.01	0.20	0.20	-0.005	5.00	-62.76	-0.59	-36.01	-0.68		
Initial State	Density	IS_F1	-20.38	-1.80	0.59	0.015	-0.005	54.67	-6.40	-3.99	-3.99	0.047	-1.18	-4.69	0.14	2.21	-0.12	
	Structure	IS_F2	-39.83	-2.48	0.96	0.003	-0.006	-66.64	-3.13	0.02	0.02	0.025	-1.59	-9.69	-0.66	-0.28	-0.10	
	Composition	IS_F3	-1.59	1.18	0.38	0.001	0.008	85.50	16.37	13.53	13.53	0.026	4.10	31.23	0.02	2.33	0.89	
	Aspect	IS_F4	54.58	7.12	0.43	0.000	-0.011	130.05	1.62	1.98	1.98	-0.025	3.39	30.21	3.21	2.88	0.51	
	Slope	IS_F5	7.71	2.29	0.43	-0.003	-0.015	-0.88	-0.40	1.55	1.55	-0.008	0.94	4.71	0.68	0.64	0.10	
Demographic and allometric parameters of the Samsara2 model	Growth	Scale param.	G_A_0	68.80	18.59	5.88	0.043	-0.029	-181.04	-5.08	30.54	30.54	-0.042	16.23	110.49	9.85	12.67	2.59
		G_A_1	14.20	8.97	3.82	0.024	-0.017	-67.99	-0.43	-13.06	-13.06	0.014	5.59	13.75	5.28	2.48	0.14	
		Shape param.	G_b_0	49.15	19.72	7.02	0.050	0.000	-128.99	0.06	23.51	23.51	-0.065	19.99	119.61	10.02	14.73	3.25
		G_b_1	5.57	7.75	4.09	0.030	-0.030	-46.73	-2.99	-11.13	-11.13	-0.019	4.99	10.06	6.47	1.97	0.15	
		Individual	G_sB_0	-10.80	1.72	1.24	0.014	0.000	-2.80	0.73	2.99	2.99	0.008	3.00	36.45	2.46	3.64	0.94
		Variability	G_sB_1	-20.00	0.80	1.45	0.022	-0.016	7.51	-2.73	-1.83	-1.83	0.014	2.31	3.78	2.21	0.97	0.14
	G_sL_0	1.24	0.17	0.03	0.000	0.000	-3.33	-0.20	-0.21	-0.21	0.002	0.14	0.40	0.05	-0.09	0.04		
	G_sL_1	2.05	0.08	-0.03	0.000	0.001	-0.92	-0.14	-0.25	-0.25	0.000	-0.10	0.18	-0.02	0.14	0.02		
	Regeneration	Seed Rain	S_A1_0	33.66	5.93	0.88	0.007	0.000	256.94	25.03	10.94	10.94	0.061	5.80	42.05	2.17	2.55	0.84
		S_A1_1	72.98	6.02	-1.25	-0.021	0.005	3.68	-39.74	-16.71	-16.71	-0.050	0.15	11.48	3.62	2.50	-0.22	
		Sapling	S_B1_0	2.24	0.20	-0.09	0.000	0.003	35.20	2.29	0.39	0.39	-0.001	0.18	3.04	0.21	0.11	0.04
		Survival - Light	S_B1_1	-0.64	-0.58	-0.21	0.000	-0.004	6.12	-1.39	-1.09	-1.09	0.000	-0.37	-0.50	-0.05	-0.61	-0.12
S_B2_0		2.29	0.87	0.34	0.002	-0.004	38.17	3.08	1.19	1.19	-0.004	1.04	3.17	0.32	-0.19	0.16		
S_B2_1		6.28	1.05	0.12	0.000	-0.001	-0.46	-2.93	-1.91	-1.91	-0.013	0.68	3.47	0.69	0.15	0.07		
S_B3_0		2.93	0.60	0.05	0.002	0.002	12.52	1.14	0.68	0.68	-0.001	0.59	2.29	0.27	0.16	0.03		
S_B3_1		6.96	0.26	-0.26	-0.001	0.002	2.91	-0.64	-0.39	-0.39	0.001	-0.20	-2.27	-0.22	0.08	-0.12		
Sapling Height		S_R1_0	-7.96	-1.32	-0.25	-0.003	-0.004	-7.41	-3.06	-1.73	-1.73	0.005	-1.03	-13.05	-0.74	-0.12	-0.13	
Growth	S_R1_1	2.89	-0.02	-0.15	0.002	-0.003	13.99	-1.44	0.83	0.83	-0.004	0.24	3.02	0.16	0.25	0.08		
S_R2_0	-3.28	-0.80	-0.07	0.005	-0.005	23.66	-1.23	-2.73	-2.73	-0.008	-0.88	-3.03	0.03	-0.58	-0.13			
S_R2_1	5.07	-0.08	-0.27	-0.002	0.001	23.23	-2.71	-0.02	-0.02	-0.02	-0.001	-0.45	-2.69	-0.15	0.43	-0.09		
Mortality	Base mortality	M_P1_0	-19.11	-2.35	0.11	0.003	0.009	-47.19	-3.95	-3.58	-3.58	-0.004	-1.54	3.37	0.06	1.57	-0.06	
	M_P1_1	-43.64	-3.63	0.53	0.008	0.004	9.62	9.01	8.09	8.09	-0.005	0.56	19.70	-0.21	3.83	0.33		
	Diameter effect	M_P2_0	-12.38	-1.88	-0.13	0.002	0.003	-16.62	-2.63	-3.74	-3.74	-0.021	-0.75	11.96	0.27	1.79	0.24	
	M_P2_1	-23.06	-3.48	-0.50	0.003	0.009	14.80	6.10	6.42	6.42	0.001	-0.56	22.47	-0.19	5.37	0.41		
Competition effect	M_P3_0	-14.42	-1.73	0.19	0.000	0.006	-34.76	-2.42	-1.82	-1.82	-0.002	-0.75	6.02	0.25	0.75	0.17		
M_P3_1	-36.72	-3.30	0.45	0.005	-0.001	-4.83	6.93	4.96	4.96	-0.004	-0.13	10.93	0.15	1.35	0.18			
Height - Diameter (D) Allometry	Scale param.	H_mK_0	-2.18	-0.31	0.02	-0.002	0.002	-4.13	-0.07	1.04	1.04	0.003	-0.14	4.47	-0.65	0.03	-0.09	
	H_mK_1	-9.20	-1.22	-0.05	0.003	0.000	-19.08	-0.52	-1.48	-1.48	-0.005	-0.65	0.05	-1.43	0.44	-0.02		
	Shape param.	H_r_0	-2.17	0.26	0.14	0.000	-0.002	-20.67	-1.20	-0.30	-0.30	-0.003	0.16	2.32	0.04	0.69	0.09	
	H_r_1	-6.84	-0.64	0.03	0.001	-0.002	-12.17	0.73	-0.79	-0.79	0.004	-0.18	-1.42	-0.18	-0.39	0.05		
	Individual	H_sK_0	0.43	-0.04	-0.01	0.000	0.003	1.96	-0.05	0.04	0.04	0.002	-0.15	1.45	-0.18	-0.07	0.01	
	Variability	H_sK_1	-0.54	0.10	0.13	0.002	0.000	-8.21	-0.39	-0.35	-0.35	0.006	0.20	0.38	-0.25	-0.08	0.02	
Crown Base Radius - D Allometry	Shape param.	CBR_b_0	-15.64	-2.31	-0.09	0.003	0.010	-35.03	-1.20	0.42	0.42	0.003	-1.49	-7.32	-0.78	0.15	-0.11	
	CBR_b_1	-32.94	-3.26	0.25	0.006	0.000	-29.60	-1.95	-2.01	-2.01	0.008	-0.85	-15.61	-1.00	-0.86	-0.20		
	Scale param.	CBR_mK_0	-21.65	-2.54	0.14	0.004	0.012	-58.69	-2.09	1.51	1.51	0.011	-0.78	-6.35	-0.60	0.30	-0.02	
	CBR_mK_1	-32.55	-3.40	0.29	0.005	0.006	-34.06	-1.30	-1.84	-1.84	0.012	-1.36	-16.39	-0.95	-1.16	-0.24		
Individual	CBR_sK_0	-2.85	-0.30	0.00	0.000	0.002	-5.61	0.05	0.20	0.20	0.001	-0.31	0.41	-0.09	0.32	0.06		
Variability	CBR_sK_1	-5.05	-0.43	0.01	0.001	-0.001	-5.95	-0.03	-0.33	-0.33	0.002	-0.03	-3.32	-0.04	-0.49	-0.17		
Crown Base Height - D Allometry	Mean	CBH_mK_0	-7.10	-0.45	0.15	0.002	0.005	-18.65	-1.01	0.15	0.15	0.004	0.27	-2.02	-0.19	-0.40	0.00	
	CBH_mK_1	-2.24	-0.40	-0.05	-0.002	0.001	-8.66	0.32	0.67	0.67	0.000	-0.61	-2.96	-0.15	0.05	-0.07		
	Individual	CBH_sK_0	1.73	0.30	0.01	-0.002	-0.003	-8.02	-0.62	0.06	0.06	0.004	0.17	0.59	0.24	0.01	-0.02	
	Variability	CBH_sK_1	4.26	0.33	-0.05	-0.001	0.000	-0.13	0.12	0.42	0.42	-0.002	0.00	-1.56	-0.03	-0.46	-0.07	

Table S1-b. Detailed mean effects (μ) of all input factors for each output variables – Part 2

These results are interesting to complete the sensitivity analysis results by giving the sign of the effect of each factor. Increasing grey levels refer to the group of influence based on μ^* and σ values (see Table 2).

Input factors and related drivers				Biodiversity indicators (2)				Timber production indicators						
Type	Control drivers	Factor Description	Factor Code	SRS Tol.	SRS Mid-tol.	SRS In-tol.	Flor. Div.	AGBM	CuV	Cut Dg	L Timber	XL Timber	Declas. P	Spruce P
Management Algorithm	Intensity	Harvesting D	dH	0.027	0.020	-0.024	0.007	48.04	-1.16	6.34	0.30	3.11	5.97	-0.37
		Thinning D	dT	0.007	0.003	-0.005	0.001	11.60	-3.70	8.24	11.06	9.17	-4.82	-2.52
		Max. Harv. %	hRx	-0.022	-0.021	0.021	-0.007	-42.72	-0.29	-6.12	-2.35	-4.59	-6.16	-1.03
		Max. Thin. %	tRx	-0.021	-0.026	0.014	-0.011	-65.79	0.55	-9.24	7.62	-18.11	-6.11	9.70
		Min. Cut	gCn	-0.003	-0.003	0.004	-0.001	-5.10	-0.85	-5.44	-21.70	-16.14	-8.61	-10.19
		Std. Cut	gCs	-0.012	-0.011	0.008	-0.005	-26.18	1.67	-2.57	0.80	-5.10	-1.55	0.80
	Max. Cut	gCx	-0.005	-0.010	0.007	-0.002	-20.75	8.54	-3.65	-1.32	-3.08	-5.89	-1.87	
	Spatial	Max. Aggr. Area	aaM	-0.037	-0.032	0.027	-0.014	-29.69	-8.21	-7.68	-3.89	-14.14	1.36	1.08
		Buffer dist.	dB	0.001	0.001	0.003	0.002	0.44	0.41	0.24	-1.32	-0.04	-0.64	-0.81
		Harv. WP	hdWP	0.002	-0.001	-0.004	-0.001	3.72	0.30	-0.56	-5.24	-3.30	-2.34	-5.36
	Thin. WP	tdWP	-0.002	0.001	0.003	0.001	-2.08	1.06	0.56	1.41	2.48	-0.49	1.68	
	Biodiversity	Species WP	sWP	0.010	-0.001	-0.008	0.001	-5.39	-0.42	-0.76	1.52	0.67	-0.87	0.23
		Mix. Ratio. Crit.	mrC	0.016	0.003	-0.012	0.002	6.09	0.17	0.63	-0.58	0.45	0.51	-1.64
		Nb Bio Trees	nbT	0.012	0.002	-0.010	0.001	13.21	-2.12	0.63	-0.26	-0.66	3.20	-1.94
		Dead Wood %	dwpH	0.011	0.013	-0.006	0.006	26.40	9.27	3.81	9.69	7.34	29.92	5.20
Initial State	Density	IS_F1	0.007	-0.006	0.007	0.003	-8.78	-0.85	1.66	1.51	3.85	-0.29	-3.29	
	Structure	IS_F2	-0.022	0.008	0.025	0.004	-14.60	-0.41	0.93	-0.95	1.82	-0.57	-1.62	
	Composition	IS_F3	0.016	-0.004	-0.050	-0.013	8.09	-1.08	1.58	-1.46	-2.00	2.95	11.38	
	Aspect	IS_F4	0.044	-0.003	-0.045	-0.001	40.41	8.87	2.09	9.54	5.40	2.81	6.58	
	Slope	IS_F5	0.004	0.006	-0.008	0.001	12.94	2.18	0.75	0.05	0.51	0.29	0.50	
Demographic and allometric parameters of the Samsara2 model	Growth	Scale param.	G_A_0	0.005	0.060	-0.037	0.009	95.45	37.77	20.74	31.06	32.62	12.47	54.64
		G_A_1	G_A_1	0.012	0.029	0.001	0.014	46.13	15.40	7.28	16.85	19.15	3.16	-12.93
		Shape param.	G_b_0	0.014	0.060	-0.041	0.011	103.05	31.93	24.38	19.51	34.37	18.01	42.02
		G_b_1	G_b_1	0.006	0.024	0.010	0.013	39.14	19.67	7.26	10.69	17.51	1.51	-15.91
		Individual	G_sB_0	-0.003	0.008	0.003	0.003	6.93	3.17	5.01	3.42	5.74	2.83	6.76
		Variability	G_sB_1	-0.002	0.005	0.003	0.002	3.59	5.66	2.45	3.80	5.87	-0.40	-4.74
	G_sL_0	G_sL_0	0.001	0.002	0.003	0.002	0.90	0.31	-0.19	-0.89	-0.48	-0.27	-0.88	
	G_sL_1	G_sL_1	0.000	0.000	-0.003	-0.001	0.71	-0.10	0.11	-1.66	-1.05	-0.01	-0.84	
	Regeneration	Seed Rain	S_A1_0	0.067	-0.014	-0.095	-0.014	37.21	4.28	2.31	0.12	-0.37	2.24	12.93
		S_A1_1	S_A1_1	0.050	0.004	0.016	0.023	30.34	7.34	-0.36	6.90	0.99	0.61	-13.68
		Sapling	S_B1_0	0.001	-0.003	-0.007	-0.003	1.66	1.37	-0.87	0.62	-0.63	-0.83	0.61
		Survival ~ Light	S_B1_1	-0.002	0.000	0.002	0.000	-3.55	-0.98	-1.12	-2.76	-3.20	-0.69	-2.35
		S_B2_0	S_B2_0	0.006	-0.002	-0.012	-0.003	4.66	1.85	0.22	2.87	1.57	0.72	3.53
		S_B2_1	S_B2_1	0.003	0.003	0.010	0.005	4.52	3.04	0.55	2.74	2.14	-0.32	-1.74
		S_B3_0	S_B3_0	0.003	-0.002	-0.006	-0.001	4.10	-0.94	0.60	0.26	1.23	1.18	0.76
		S_B3_1	S_B3_1	0.002	0.000	0.002	0.001	2.12	-1.05	-0.61	-0.71	-1.70	-0.65	-0.06
		Sapling Height	S_R1_0	-0.005	-0.001	0.004	-0.001	-8.41	0.08	-1.33	-2.91	-1.92	-1.83	-1.86
	Growth	S_R1_1	0.002	-0.003	-0.004	-0.002	0.12	-0.27	0.66	4.89	3.06	0.88	3.67	
	S_R2_0	S_R2_0	-0.003	-0.005	0.000	-0.003	-4.69	-1.03	-0.13	1.47	1.20	-0.74	-0.95	
	S_R2_1	S_R2_1	0.007	-0.004	-0.001	0.000	0.10	-0.01	-0.08	-1.28	-0.92	-0.65	1.19	
	Mortality	Base mortality	M_P1_0	-0.015	0.003	0.022	0.004	-14.27	-1.68	-0.51	-1.54	-1.61	1.29	-2.44
		M_P1_1	M_P1_1	-0.026	-0.002	0.004	-0.008	-19.17	-3.09	0.63	-0.38	-0.49	2.97	6.02
		Diameter effect	M_P2_0	-0.013	0.000	0.021	0.003	-11.35	-0.83	0.82	4.13	2.23	2.78	0.12
	M_P2_1	M_P2_1	-0.012	-0.008	-0.003	-0.008	-17.20	-5.08	-0.64	-2.83	-2.06	5.81	4.00	
	Competition effect	M_P3_0	-0.010	0.001	0.012	0.001	-10.67	-0.93	0.73	-0.81	-0.57	1.74	-3.49	
M_P3_1	M_P3_1	-0.020	0.001	0.007	-0.004	-17.85	-2.30	0.59	1.55	2.02	1.70	4.28		
Height ~ Diameter (D) Allometry	Scale param.	H_mK_0	-0.004	0.000	0.002	-0.001	5.57	1.14	-0.80	-3.74	-1.14	-1.09	2.60	
	H_mK_1	H_mK_1	-0.008	0.001	0.007	0.000	3.48	-2.09	-0.30	-1.30	-1.52	0.46	-5.17	
	Shape param.	H_r_0	-0.005	0.003	0.003	0.000	4.00	1.41	0.99	5.05	4.28	0.85	3.52	
	H_r_1	H_r_1	-0.004	-0.001	0.000	-0.002	-2.54	1.03	0.21	2.42	0.98	-0.41	0.94	
	Individual	H_sK_0	0.002	0.000	-0.001	0.000	1.30	-1.16	0.19	2.84	1.12	0.30	0.50	
Variability	H_sK_1	-0.001	0.000	0.003	0.001	2.34	-1.13	0.27	0.92	0.35	0.06	-0.69		
Crown Base Radius ~ D Allometry	Shape param.	CBR_b_0	0.021	-0.001	-0.031	-0.004	-13.24	-0.45	0.65	1.54	2.76	-0.39	1.46	
	CBR_b_1	CBR_b_1	0.018	0.003	0.004	0.008	-17.78	-3.23	0.50	-0.79	0.32	-0.15	-4.27	
	Scale param.	CBR_mk_0	0.024	0.004	-0.031	-0.001	-15.87	-0.09	0.16	0.95	1.35	-1.84	0.95	
	CBR_mk_1	CBR_mk_1	0.018	0.000	-0.003	0.005	-19.52	-1.09	-0.66	0.10	0.80	-2.24	-2.90	
	Individual	CBR_sK_0	0.004	0.001	-0.006	0.000	-2.05	-0.82	-0.20	-1.62	-0.82	-0.08	-0.03	
Variability	CBR_sK_1	0.001	0.000	0.000	0.001	-2.73	0.57	-0.28	-0.95	0.03	-0.19	0.08		
Crown Base Height ~ D	Mean	CBH_mk_0	-0.004	0.001	0.006	0.001	-2.59	-0.55	0.54	1.68	1.44	0.03	0.40	
	CBH_mk_1	CBH_mk_1	-0.006	0.000	0.005	-0.001	-2.24	0.20	-0.33	-2.00	-2.43	0.01	0.70	
	Individual	CBH_sK_0	0.000	0.001	0.001	0.001	1.32	0.64	-0.50	-2.04	-1.36	-0.68	-0.31	
Variability	CBH_sK_1	0.001	0.000	-0.003	-0.001	2.09	-0.18	-0.50	0.10	-0.59	-0.14	1.53		

Appendix D – Step 2: The metamodelling approach

1. Method description

Sampling design

Latin Hypercube Sampling (LHS) designs are widely used in sensitivity and uncertainty analyses studies (Helton et Davis 2003), as they ensure non-redundant sampling and good distribution of sampled values along projected factorial axes. Although they allow a good exploration of factorial space with a limited number of combinations, the uniformity of sampling design along factorial axes do not ensure its uniformity within the factorial space, and several techniques have been developed to optimize LHS designs. Some authors had the idea to construct LHS based on Orthogonal Arrays (OA) of force p (Owen 1992; Tang 1993), which have the property to ensure a good design stratification in the p -dimensional factorial plan (Owen 1992). In this study, as we wanted to assess interactions up to the second order, we were interested by the properties of orthogonal arrays ensuring a uniform sampling within each three-dimensional sub-LHS (force = 3). We used the method designed by (Tang 1993) to define Orthogonal Array-based Latin Hypercubes (OALHS), and adapted by Monod and Faivre (unpublished, personal communication) to construct the `oalhs()` R function using functionalities of the R package “plannor” (Kobilinsky et al. 2013) like the function `regular.design()`.

This function was used to simulate an OALHS plan based on $p = 14$ silvicultural and demographic parameters selected in the first step, with 5 levels per factor. As initial state factors had only two levels, we did not include them directly within the OALHS plan but used them to define all possible initial stands (complete plan) and then run an OALHS plan for each initial stand. Instead of defining a unique OALHS plan an applying it to all initial stands, we preferred to define an OALHS for each initial stand and then combine these different plans. Indeed, the scrambling option integrated in the `oalhs()` R function ensured that all different OALHS plans were different, thus improving the exploration of factorial space. The number of combinations (of input parameters) sampled per LHS is defined by $N = \lambda \times p^{\text{force}}$, with p and force defined above and $\lambda = 5$ points sampled per bloc (unique combination of all p parameters). We therefore obtained 8 LHS plans of $N = 625$ combinations, for a total of 5,000 simulations. This sampling method therefore allowed a better exploration of the factorial space than the Morris’ method, thanks to the continuous sampling within blocks of factor levels, a balanced and optimized design with Orthogonal Array properties and increased sampling effort thanks to the combination of unique OALHS for each initial stand. We therefore expected to have a better

estimation of factors' effects and interactions. Finally, as for the previous step, experiment designs were defined in [0,1] and then transformed into real parameters' values to be run externally with Capsis4 on a cluster.

Metamodelling process

For each selected output variable, the Metamodel was established considering all input variables, their non-linear transformations (square, cube, square root) and all interactions up to the second order. In case of high number of tested factors and interactions – as it is the case here –, model testing is classically done using a stepwise selection method based on the AIC criterion (Akaike 1981) so as to avoid model over-specification (see for example Villa-Vialaneix et al. (2012)). This technique allows the automatic assessment of all combinations of tested factors -including factors transformation and interactions - and the selection of the best model based on the AIC criterion, i.e. by giving a penalty to models with a high number of explanatory variables. The “best model” is then the one explaining the highest output variability with the lowest number of explanatory variables. We used the *stepAIC()* R function of the “*MASS*” package (Venables et Ripley 2002). However, as the tested factors were quite numerous and that most of them had high influence on the considered output variable (due to pre-selection after Step 1), we expected that most factors and factors' interactions may be retained by this process. Thus, so as to facilitate model analysis and interpretation of factors' effects, we tried to limit the number of selected explanatory variables using the *stepAIC()* with the BIC criterion, which is expected to be more restrictive than the AIC criterion.

The best model was then used to realize new predictions (based on the same experiment design) and compare them to original output data, so as to check the percentage of explained variance (R^2 estimated on the comparison between observed and predicted values). Thanks to the proprieties of the experiment design (standardized plan and Orthogonal Array properties), it was then possible to compare the coefficient values to assess the relative importance of each individual factors and interactions in the Metamodel. The global influence of each factor (considering all its simple, complex or interaction effects) was assessed through the use of standardized regression coefficients (SRC) as sensitivity indices, and calculated with the *src()* function of the R package “*sensitivity*” (Pujol et al. 2012). We then ranked factors according to absolute SRC values and compared this ranking to the one based on Morris' indices - when considering only common inputs and outputs.

Then, we used each Metamodel to draw the response surfaces of the indicator to duplets of the main silvicultural drivers (thanks to the R function *predict()*), using a new experiment design varying only management parameters while all demographic and initial state factors are fixed. As we wanted to analyze the effect of those two factors and their interaction, without the “noise” due to the variability induced by interactions among other factors, we decided to draw simplified response surfaces by fixing all other factors to their mean value (Figure S2). Finally, we also drew this simplified response surface for several combinations of the influential demographic and initial state factors, so as to check whether it changed the response of the indicator to silvicultural drivers.

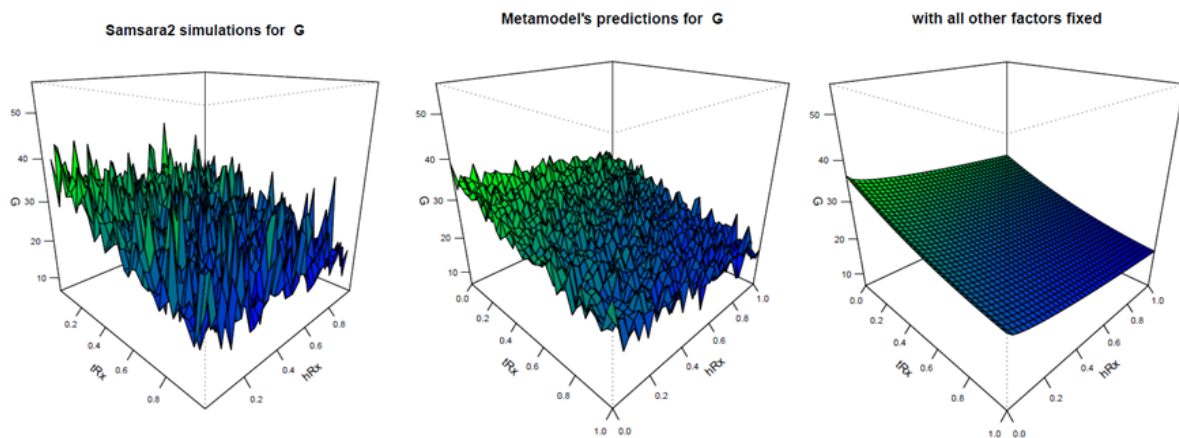


Figure S2. Illustration of the metamodelling approach to get response function and response surfaces.

The first plot shows a 3D projection of basal areas predicted by Samsara2 for the different levels of the couple of studied management parameters (here tRx and hRx), all other factors being varied according to the initial experiment design. The second plot presents the predictions of the Metamodel obtained for basal area for the new experiment design and the third one presents the response to the two varied factors only, all other factors being fixed to their mean values.

2. Relation between output variables and indicators selection

The principal component analysis revealed that the main axis structuring the simulation results (and explaining 32.7% of the overall variance) was associated to stand stocking (> 0.93 for G and AGBM), large snags (0.73) and very large trees (0.67), dead wood volumes and diversity (0.5 to 0.58), as well as the characteristics of harvested products (cut Dg, % L and XI Timber; 0.58 to 0.85), mid-tolerant SR (0.67) and total understory diversity (0.62) scores. The second axis (17%) seemed to be linked to tree density, canopy closure and light reaching the soil, with the opposition between the density of poles ($+0.77$), adult trees ($+0.70$) and tolerant grass SR ($+0.64$) on one side, and mid-tolerant (-0.63) and intolerant grass species (-0.85) on the other side. The third axis (11%) was more complicated to interpret and seemed mostly linked to stand spatial structure (ICE, -0.70).

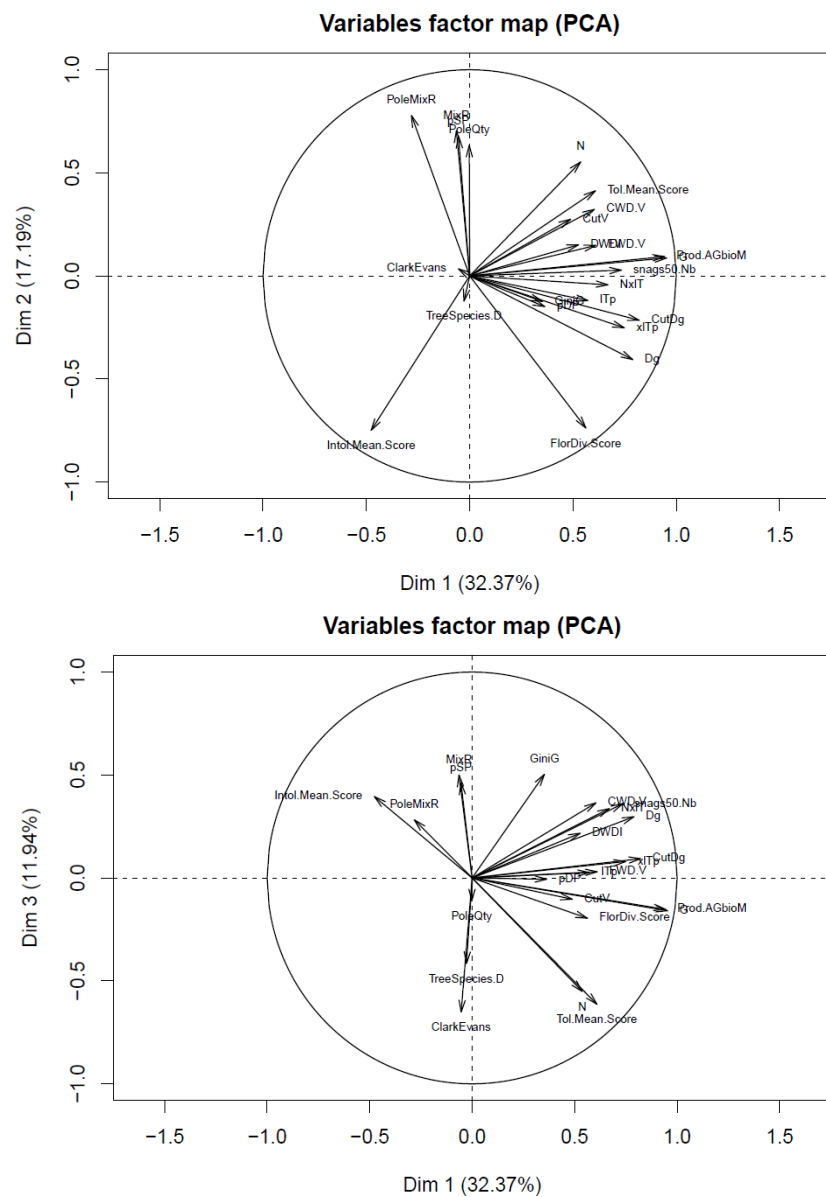


Figure S3 : Principal component analysis on the mean final values (calculated on the 50 last years) of the second experiment design (Step 2, OALHS plan).

Indicators	Sustainability indicators								Biodiversity indicators										Timber production indicators							
	N	G	Dg	GiniG	ICE	Pole Qty	Pole MixR	MixR	Tree Sp. D	NVLT	CWD Vol.	FWD Vol.	DWDI	Snags D50 Nb	SRS Tol.	SRS Mid-tol.	SRS Intol.	Flor. Div. Sc.	AGBM	CutV	CutDg	% L Timber	% XL Timber	% Decl. Prod.	% Spruce Prod.	
N	1.00	0.67	-0.02	-0.22	0.28	0.32	0.11	0.07	0.01	0.10	0.34	0.42	0.23	0.17	0.85	-0.05	-0.85	0.02	0.66	0.50	0.25	0.30	0.23	0.09	0.08	
G	0.67	1.00	0.71	0.22	0.09	-0.01	-0.21	-0.03	-0.05	0.59	0.47	0.54	0.38	0.62	0.69	0.57	-0.59	0.51	0.99	0.51	0.75	0.50	0.71	0.44	-0.01	
Dg	-0.02	0.71	1.00	0.50	-0.15	-0.31	-0.39	-0.12	-0.08	0.67	0.31	0.32	0.31	0.67	0.13	0.81	0.00	0.67	0.71	0.22	0.79	0.45	0.77	0.49	-0.10	
GiniG	-0.22	0.22	0.50	1.00	-0.35	0.17	-0.10	-0.04	-0.02	0.71	0.28	0.25	0.23	0.44	-0.01	0.17	0.06	0.16	0.24	0.06	0.17	-0.04	0.13	0.28	0.01	
ICE	0.28	0.09	-0.15	-0.35	1.00	-0.14	-0.04	-0.15	0.21	-0.22	-0.40	-0.27	-0.07	-0.11	0.31	0.03	-0.30	0.06	0.09	-0.04	-0.03	-0.13	-0.04	-0.03	-0.11	
PoleQty	0.32	-0.01	-0.31	0.17	-0.14	1.00	0.29	0.14	-0.02	0.12	0.26	0.12	0.11	-0.02	0.49	-0.77	-0.57	-0.55	0.04	0.00	-0.26	-0.19	-0.31	-0.03	0.10	
PoleMixR	0.11	-0.21	-0.39	-0.10	-0.04	0.29	1.00	0.82	-0.05	-0.14	0.07	-0.24	-0.04	-0.11	-0.04	-0.42	-0.36	-0.74	-0.19	-0.04	-0.28	-0.18	-0.29	-0.09	0.81	
MixR	0.07	-0.03	-0.12	-0.04	-0.15	0.14	0.82	1.00	-0.28	-0.01	0.20	-0.03	0.04	0.11	-0.30	-0.15	-0.12	-0.61	-0.02	0.16	-0.03	0.00	-0.03	0.01	0.93	
Tree Sp. D	0.01	-0.05	-0.08	-0.02	0.21	-0.02	-0.05	-0.28	1.00	-0.05	-0.14	-0.05	0.01	-0.09	0.30	-0.03	-0.06	0.28	-0.05	-0.05	-0.06	-0.08	-0.11	-0.06	-0.19	
NVLT	0.10	0.59	0.67	0.71	-0.22	0.12	-0.14	-0.01	-0.05	1.00	0.42	0.40	0.32	0.65	0.26	0.39	-0.20	0.33	0.59	0.24	0.43	0.16	0.30	0.44	0.02	
CWD Vol.	0.34	0.47	0.31	0.28	-0.40	0.26	0.07	0.20	-0.14	0.42	1.00	0.55	0.79	0.67	0.31	0.10	-0.33	0.05	0.46	0.24	0.40	0.36	0.33	-0.24	0.16	
FWD Vol.	0.42	0.54	0.32	0.25	-0.27	0.12	-0.24	-0.03	-0.05	0.40	0.55	1.00	0.30	0.42	0.36	0.22	-0.27	0.27	0.47	0.83	0.32	0.18	0.24	0.02	-0.02	
DWDI	0.23	0.38	0.31	0.23	-0.07	0.11	-0.04	0.04	0.01	0.32	0.79	0.30	1.00	0.61	0.29	0.16	-0.26	0.15	0.38	0.05	0.40	0.34	0.36	-0.39	0.02	
Snags D50 Nb	0.17	0.62	0.67	0.44	-0.11	-0.02	-0.11	0.11	-0.09	0.65	0.67	0.42	0.61	1.00	0.26	0.47	-0.24	0.33	0.62	0.23	0.57	0.26	0.47	0.13	0.09	
SRS Tol.	0.85	0.69	0.13	-0.01	0.31	0.49	-0.04	-0.30	0.30	0.26	0.31	0.36	0.29	0.26	1.00	-0.09	-0.87	0.16	0.70	0.36	0.31	0.25	0.27	0.19	-0.10	
SRS Mid-tol.	-0.05	0.57	0.81	0.17	0.03	-0.77	-0.42	-0.15	-0.03	0.39	0.10	0.22	0.16	0.47	-0.09	1.00	0.23	0.79	0.54	0.23	0.69	0.43	0.68	0.35	-0.12	
SRS Intol.	-0.85	-0.59	0.00	0.06	-0.30	-0.57	-0.36	-0.12	-0.06	-0.20	-0.33	-0.27	-0.26	-0.24	-0.87	0.23	1.00	0.25	-0.60	-0.37	-0.21	-0.17	-0.16	-0.15	-0.30	
Flor. Div. Sc.	0.02	0.51	0.67	0.16	0.06	-0.55	-0.74	-0.61	0.28	0.33	0.05	0.27	0.15	0.33	0.16	0.79	0.25	1.00	0.49	0.15	0.57	0.38	0.57	0.27	-0.56	
AGBM	0.66	0.99	0.71	0.24	0.09	0.04	-0.19	-0.02	-0.05	0.59	0.46	0.47	0.38	0.62	0.70	0.54	-0.60	0.49	1.00	0.43	0.74	0.49	0.72	0.48	-0.01	
CutV	0.50	0.51	0.22	0.06	-0.04	0.00	-0.04	0.16	-0.05	0.24	0.24	0.83	0.05	0.23	0.36	0.23	-0.37	0.15	0.43	1.00	0.26	0.13	0.21	0.10	0.20	
CutDg	0.25	0.75	0.79	0.17	-0.03	-0.26	-0.28	-0.03	-0.06	0.43	0.40	0.32	0.40	0.57	0.31	0.69	-0.21	0.57	0.74	0.26	1.00	0.72	0.90	0.37	-0.04	
% L Timber	0.30	0.50	0.45	-0.04	-0.13	-0.19	-0.18	0.00	-0.08	0.16	0.36	0.18	0.34	0.26	0.25	0.43	-0.17	0.38	0.49	0.13	0.72	1.00	0.68	0.16	-0.04	
% XL Timber	0.23	0.71	0.77	0.13	-0.04	-0.31	-0.29	-0.03	-0.11	0.30	0.33	0.24	0.36	0.47	0.27	0.68	-0.16	0.57	0.72	0.21	0.90	0.68	1.00	0.34	-0.05	
% Decl. Prod.	0.09	0.44	0.49	0.28	-0.03	-0.03	-0.09	0.01	-0.06	0.44	-0.24	0.02	-0.39	0.13	0.19	0.35	-0.15	0.27	0.48	0.10	0.37	0.16	0.34	1.00	0.03	
% Spruce Prod.	0.08	-0.01	-0.10	0.01	-0.11	0.10	0.81	0.93	-0.19	0.02	0.16	-0.02	0.02	0.09	-0.10	-0.12	-0.30	-0.56	-0.01	0.20	-0.04	-0.04	-0.05	0.03	1.00	

Table S2. Correlations between output variables for the second experiment design (step 2, OALHS plan).

This table shows correlations between all studied output variables: stem density (N), basal area (G), quadratic mean diameter (Dg), Gini index based on individual basal areas (GiniG), Clark-Evans Index (ICE), pole density (PoleQty), pole (PoleMixR) and tree mixing ratios (MixR), tree species diversity (Tree. Sp. D), density of very large trees (NVLT), volumes of coarse (CWD Vol.) and fine (FWD Vol.) woody debris, dead wood diversity (DWDI), density of large standing dead trees (Snags D50 Nb), specific richness score (SR/SRmax) for tolerant (SR Tol.), mid-tolerant (SR Mid-tol.) and intolerant (SR Intol.) herbaceous species, global floristic diversity score (Flor. Div. Sc.), above ground biomass (AGBM), mean cut volume per harvest (CutV), quadratic mean diameter of cut trees (Cut Dg), proportion of large (% L Timber), very large (% XL Timber), dead (% Decl. Prod.), and spruce (% Spruce Prod.) over total timber production.

Correlations between pairs of variables were estimated with the *cor()* R function, using the mean values calculated for each variable on the last 50 years of the simulation experiment based on the OALHS design (step2). Very strong correlations ($R \geq 0.8$) are indicated in bold white letters on dark grey background, while medium grey indicates correlations between 0.65 and 0.8 and light grey correlations between 0.5 and 0.65.

Correlation tests confirmed the existence of numerous correlations between variables of each axe, as well as between variables of different axes. We considered these correlations for the selection of a limited number of interesting and representative variables. High correlations between stand structure variables led us to retain only the total basal area (R^2 0.99 with AGBM, 0.67 with N, 0.71 with Dg, 0.59 for NVLT), which was also correlated to large snags (0.62) and to understory diversity scores (-0.59 for intolerant grass SR and +0.5 to 0.69 for others). The Gini index was kept as an indicators of structure diversity, as it was correlated to very large tree density (0.71) but not to stand stocking (<0.25), dead wood quantity and quality (<0.44 for large snags but <0.28 for others) nor understory diversity scores (<0.17).

As regards biodiversity indicators, we first selected the dead wood diversity index (DWDI), which was correlated to dead wood volume (0.79) and snags density(0.61) but not to stand stocking, stand structure (?!!), timber production nor understory diversity. It was also not correlated with FWD, but the high correlation between FWD and harvested volumes (0.83) led us to set FWD Vol apart. Analysis of floristic diversity indicators revealed that tolerant and intolerant grass SR were strongly anti-correlated (-0.85) and the total floristic diversity score was correlated to mid-tolerant SR (0.79) but not to other groups (<0.25). All understory diversity scores were correlated to pole density (+0.77 for mid-tolerant SR and below - 0.55 for others) and the global one was also correlated to pole mixing ratio (-0.74). The tolerant and intolerant grass SR were very correlated to stem density (respectively +0.85 and - 0.85), basal area (+0.69 and - 0.59) and above ground biomass (+0.7 and -0.6). As well as mid-tolerant SR, the total floristic diversity score was less correlated to stand density but more to pole density, mean diameter and products' size. We therefore decided to study only the global floristic diversity score (Flor. Div. Sc.) in this study.

Tree diversity (D) and spatial diversity (ICE) indicators were not correlated to any indicators. While the first one was necessary as a tree biodiversity index and was quite sensitive to management drivers, the second appeared to be a less important indicator and was mostly sensitive to gap creation (parameter *aaM*). Thus, the establishment of the response function for the ICE was not considered as a priority in this study and we only kept the tree diversity indicator (D). So as to facilitate the analysis of the response of tree and understory diversity to input factors, we finally decided to consider spruce proportion (MixR) among the studied variables. Moreover, this variable was correlated to pole mixing ratio (PoleMixR, 0.82) and the proportion of spruce in products (0.93).

As regards timber production, we kept only the mean harvested volume (CutV) and the proportion of declassified products, as all variables related to products' size were correlated to stand basal area (0.75 with Cut Dg, 0.71 with %XL Timber) and the proportion of spruce in timber production was correlated to stand composition (- MixR 0.92) to the floristic understory score (-0.56).

We therefore kept only one third of the initial output variables (8 over 24) for the metamodelling approach: G, GiniG, Tree sp D, MixR, DWDI, Veg. Div. Sc., CutV, % Decl. Prod.

3. Presentation of the selected metamodels

This appendix presents the response function established for each of the selected structure or ecosystem service indicators. To do so, a step-wise approach was used to select the “best metamodel” based on the AIC or BIC criterion (see Appendix C-2) and also comparing linear (testing X and X^2 for each factor) to generalized linear models (testing X , X^2 , X^3 and \sqrt{X} for each factor) for each of the 8 output variables.

As expected, the number of retained explanatory variables (and interactions) was very high with the stepwise approach based on the AIC criterion, and model analysis was very complex due to a very high number of interactions. We therefore decided to focus on the metamodels selected by with the BIC criterion, which involved a much limited number of variables and had an explanatory power quite as good as more complex models for most variables (except for three variables: the proportion of declassified products and tree and understory diversity; not shown).

The following pages present the height metamodels therefore obtained. They give essential information on the sign and the shape of the response of each indicator the main influential factors, as well as the main interactions. We also present the distributions of residuals and other graphical representations classically used required in linear model selection.

Interactions among silvicultural parameters were less numerous than expected, especially among management intensity factors or between management intensity factors and cutting aggregation. We indeed only noticed significant interactions between both parameters related to harvesting (dH and hRx ; for GiniG and Tree D) or thinning (dT and tRx ; for G and DWDI) intensities. Cutting quantities were never involved in interactions with management or thinning intensity, but we detected an interaction between the parameter controlling the minimum (gCn) and standard (gCs) cutting quantity for the mean cut volume per harvest (Cut V). Cutting aggregation area only interacted with the thinning (dT ; for Flor. D) and harvesting (dH ; for GiniG and Flor. D) diameters, as both diameter limits had only a strong impact for individual or small group practices. Nevertheless, we noticed several interactions between biodiversity conservation and management intensity drivers, especially between dead wood retention ($dwpH$) and the harvesting (for Flor. D, DWDI and Declas. P) or thinning (for Flor. D, DWDI, Declas. P and Cut V) diameters. We also detected interaction between the number of preserved large trees (nbT) and harvesting and thinning diameters on diameter diversity.

Last but not least, we also detected an interaction between two biodiversity conservation drivers, namely the large tree (nbT) and dead wood ($dwpH$) retention parameters, with an increased combined positive effect on the proportion of declassified products. The positive effect of both parameters was however reduced by an interaction with the minimum quantity to cut (gCn).

Appendix D-3.a Basal area (G)

```
Call:
glm(formula = G ~ I(grpGA^2) + sqrt(grpSA1) + sqrt(dH) + sqrt(hRx) +
I(IS_F2^2) + I(aaM^2) + nbT + dT + sqrt(gCs) + I(gCs^2) +
gCn + I(dwpH^2) + I(IS_F3^2) + tRx + I(tRx^2) + I(IS_F1^2) +
sqrt(grpGA) + grpSA1 + dT:tRx + IS_F2:IS_F3 + IS_F2:IS_F1 +
dT:IS_F1 + tRx:IS_F1 + IS_F3:IS_F1 + grpSA1:IS_F2 + dT:grpSA1 +
dT:tRx:IS_F1, family = "gaussian", data = data_table)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-15.7146	-2.2407	-0.1743	1.9887	21.0873

Coefficients:

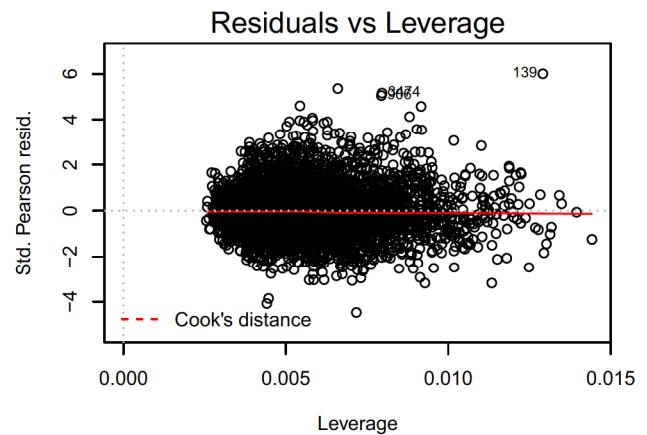
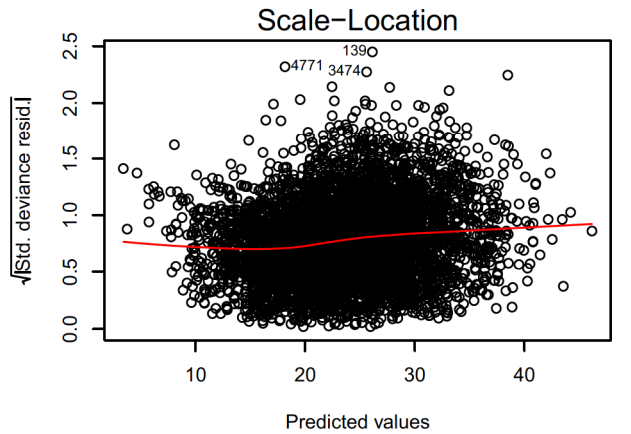
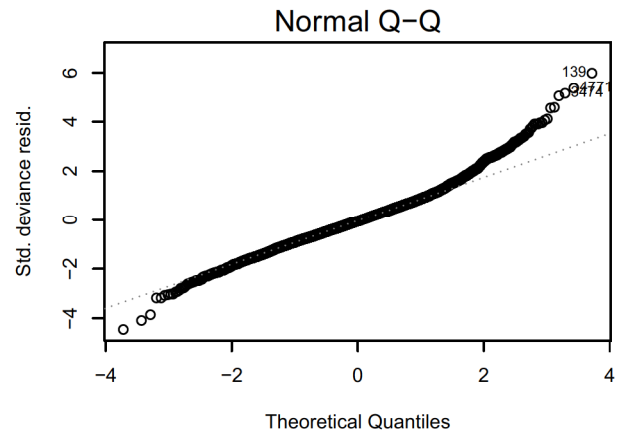
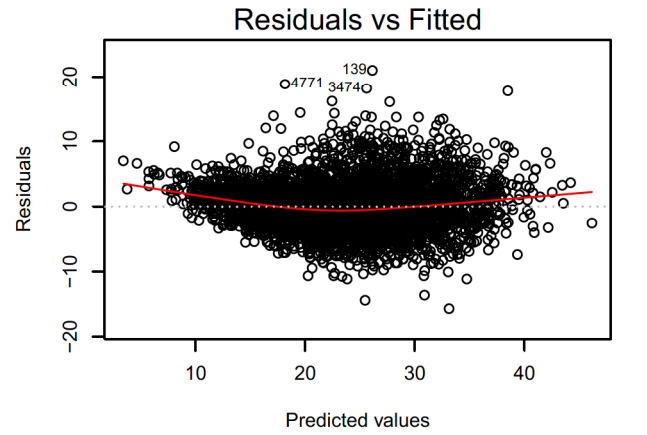
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	28.2271	0.6176	45.705	< 2e-16 ***
I(grpGA^2)	7.9093	0.3914	20.208	< 2e-16 ***
sqrt(grpSA1)	4.8588	1.0611	4.579	4.78e-06 ***
sqrt(dH)	7.7482	0.2122	36.516	< 2e-16 ***
sqrt(hRx)	-7.4495	0.2122	-35.112	< 2e-16 ***
I(IS_F2^2)	-2.2910	0.2449	-9.354	< 2e-16 ***
I(aaM^2)	-4.0354	0.1677	-24.059	< 2e-16 ***
nbT	2.9665	0.1733	17.119	< 2e-16 ***
dT	-0.1098	0.5725	-0.192	0.847933
sqrt(gCs)	-7.7209	0.4952	-15.593	< 2e-16 ***
I(gCs^2)	4.3862	0.3914	11.206	< 2e-16 ***
gCn	-1.6960	0.1732	-9.791	< 2e-16 ***
I(dwpH^2)	1.1578	0.1677	6.903	5.71e-12 ***
I(IS_F3^2)	1.4057	0.1732	8.117	5.99e-16 ***
tRx	-25.8416	0.8287	-31.185	< 2e-16 ***
I(tRx^2)	7.3397	0.6711	10.937	< 2e-16 ***
I(IS_F1^2)	-2.4096	0.4249	-5.670	1.50e-08 ***
sqrt(grpGA)	1.5729	0.4950	3.178	0.001494 **
grpSA1	4.2947	0.9341	4.598	4.38e-06 ***
dT:tRx	9.1901	0.8520	10.787	< 2e-16 ***
IS_F2:IS_F3	-0.9302	0.2000	-4.652	3.37e-06 ***
IS_F2:IS_F1	1.4561	0.2000	7.282	3.82e-13 ***
dT:IS_F1	0.3221	0.6919	0.466	0.641591
tRx:IS_F1	5.6403	0.6952	8.113	6.17e-16 ***
IS_F3:IS_F1	-0.6543	0.2000	-3.272	0.001076 **
grpSA1:IS_F2	-1.4949	0.3464	-4.315	1.63e-05 ***
dT:grpSA1	-1.7667	0.5984	-2.953	0.003167 **
dT:tRx:IS_F1	-4.3947	1.1999	-3.663	0.000252 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 12.49596)

Null deviance: 246093 on 4999 degrees of freedom
Residual deviance: 62130 on 4972 degrees of freedom
AIC: 26846

Number of Fisher Scoring iterations: 2



Appendix D-3.b Gini Index (GiniG)

```
Call:
glm(formula = GiniG ~ I(aaM^2) + nbT + sqrt(hRx) + dH + grpGA +
I(tRx^3) + sqrt(dT) + sqrt(grpSA1) + sqrt(gCn) + I(nbT^2) +
I(aaM^3) + I(hRx^3) + I(IS_F2^2) + hRx + aaM + sqrt(aaM) +
I(IS_F1^2) + dH:IS_F1 + nbT:IS_F3 + nbT:IS_F2 + nbT:dH +
nbT:grpGA + IS_F3:IS_F2 + grpGA:IS_F3 + dH:IS_F2 + dH:hRx +
nbT:hRx + hRx:IS_F2 + dH:aaM + grpGA:aaM + hRx:IS_F1 + aaM:IS_F1 +
nbT:dH:hRx + dH:aaM:IS_F1, family = "gaussian", data = data_table)
```

```
Deviance Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.108798 -0.011897  0.000727  0.012148  0.088789
```

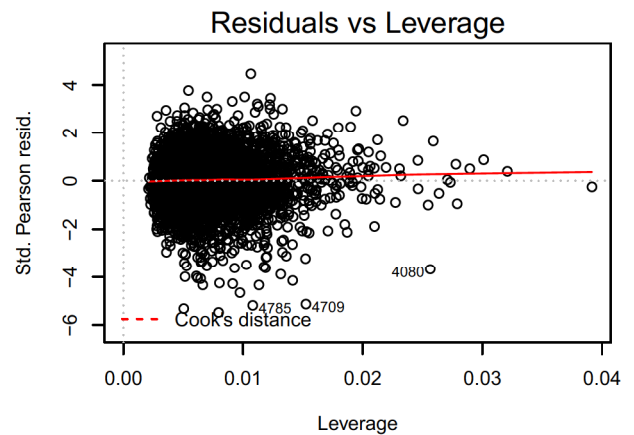
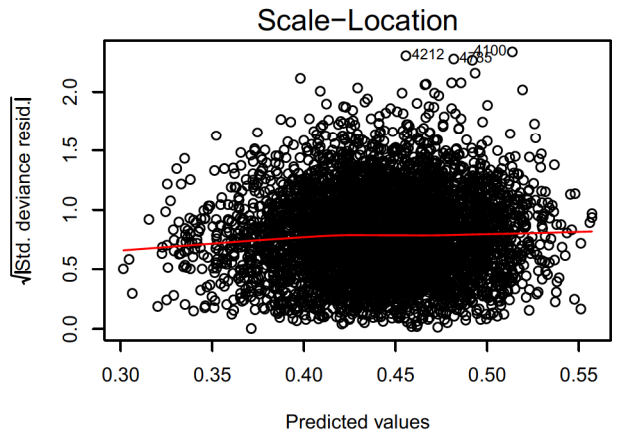
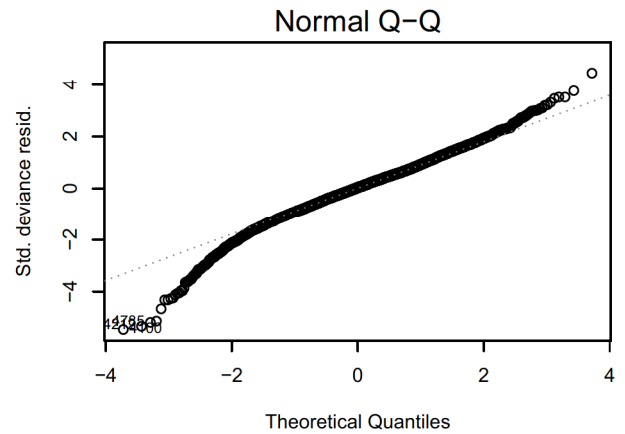
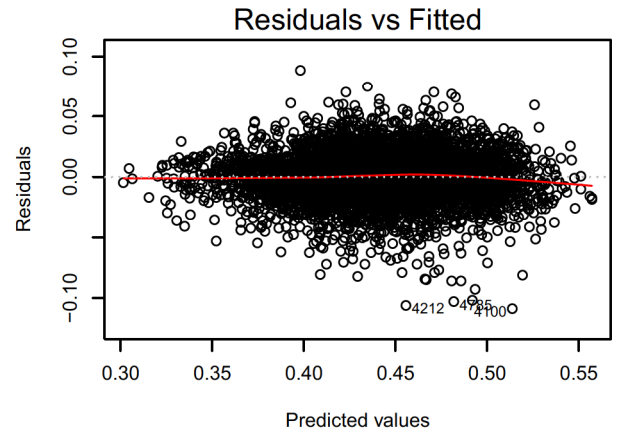
```
Coefficients:
(Intercept)  0.4178544  0.0053048  78.769 < 2e-16 ***
I(aaM^2)     0.3307698  0.0528250  6.262 4.13e-10 ***
nbT         0.1016607  0.0058092  17.500 < 2e-16 ***
sqrt(hRx)   -0.0371565  0.0108207  -3.434 0.000600 ***
dH          0.0626975  0.0047943  13.077 < 2e-16 ***
grpGA       0.0165316  0.0027125  6.095 1.18e-09 ***
I(tRx^3)    -0.0246031  0.0009982 -24.647 < 2e-16 ***
sqrt(dT)    -0.0269230  0.0012003 -22.430 < 2e-16 ***
sqrt(grpSA1) -0.0210245  0.0012002 -17.517 < 2e-16 ***
sqrt(gCn)   -0.0125313  0.0012003 -10.441 < 2e-16 ***
I(nbT^2)    -0.0276609  0.0037970  -7.285 3.72e-13 ***
I(aaM^3)    -0.1563873  0.0268263  -5.830 5.91e-09 ***
I(hRx^3)    0.0228602  0.0044960  5.085 3.82e-07 ***
I(IS_F2^2)  0.0067728  0.0018678  3.626 0.000291 ***
hRx        -0.0911274  0.0129203  -7.053 1.99e-12 ***
aaM        -0.1514228  0.0486929  -3.110 0.001883 **
sqrt(aaM)   0.0758871  0.0249718  3.039 0.002387 **
I(IS_F1^2)  0.0177677  0.0024743  7.181 7.95e-13 ***
dH:IS_F1   0.0002807  0.0039345  0.071 0.943125
nbT:IS_F3  -0.0116049  0.0015480  -7.497 7.69e-14 ***
nbT:IS_F2  0.0082827  0.0019594  4.227 2.41e-05 ***
nbT:dH     -0.0092717  0.0067794  -1.368 0.171490
nbT:grpGA  -0.0241142  0.0034124  -7.067 1.81e-12 ***
IS_F3:IS_F2 -0.0088507  0.0010582  -8.364 < 2e-16 ***
grpGA:IS_F3 0.0108544  0.0015481  7.011 2.68e-12 ***
dH:IS_F2   -0.0134207  0.0019602  -6.846 8.49e-12 ***
dH:hRx     0.0631918  0.0067893  9.308 < 2e-16 ***
nbT:hRx    0.0499829  0.0067428  7.413 1.45e-13 ***
hRx:IS_F2  0.0096473  0.0019596  4.923 8.79e-07 ***
dH:aaM     -0.0841304  0.0048010 -17.524 < 2e-16 ***
grpGA:aaM  0.0317487  0.0033960  9.349 < 2e-16 ***
hRx:IS_F1 -0.0078737  0.0019597  -4.018 5.96e-05 ***
aaM:IS_F1  -0.0208329  0.0039186  -5.316 1.10e-07 ***
nbT:dH:hRx -0.0412018  0.0117408  -3.509 0.000453 ***
dH:aaM:IS_F1 0.0298809  0.0068088  4.389 1.16e-05 ***
---
```

```
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

```
(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 0.0003997558)
```

```
Null deviance: 9.6973  on 4999  degrees of freedom
Residual deviance: 1.9848  on 4965  degrees of freedom
AIC: -24897
```

```
Number of Fisher Scoring iterations: 2
```



Appendix D-3.c Tree species diversity (TreeSpecies.D)

```
Call:
glm(formula = TreeSpecies.D ~ sqrt(sWP) + I(aaM^3) + I(IS_F3^2) +
sqrt(tRx) + dH + hRx + I(IS_F2^2) + sqrt(grpSA1) + I(grpGA^3) +
I(tRx^2) + grpSA1 + I(mrC^3) + I(sWP^3) + sWP + I(IS_F1^2) +
sqrt(gCs) + I(nbT^3) + IS_F1:IS_F3 + dH:IS_F3 + IS_F1:IS_F2 +
IS_F3:IS_F2 + hRx:IS_F3 + grpSA1:IS_F3 + grpSA1:IS_F1 + dH:grpSA1 +
grpSA1:IS_F2 + sWP:IS_F3 + sWP:IS_F1 + sWP:IS_F2 + hRx:grpSA1 +
dH:hRx + dH:grpSA1:IS_F3 + sWP:IS_F1:IS_F3 + sWP:IS_F3:IS_F2 +
sWP:IS_F1:IS_F2 + hRx:grpSA1:IS_F3 + dH:hRx:IS_F3, family = "gaussian",
data = data_table)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.35240	-0.02120	0.00455	0.02934	0.16995

Coefficients:

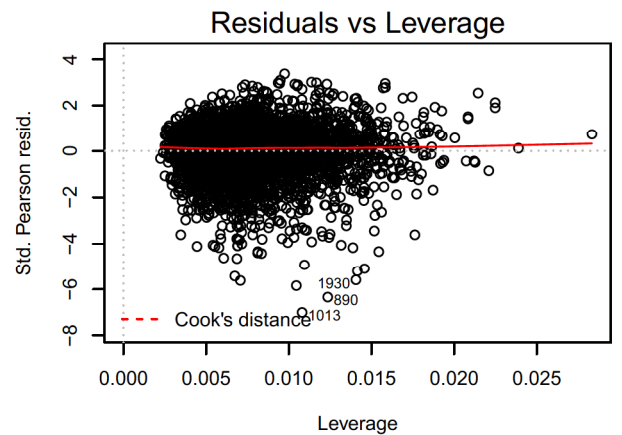
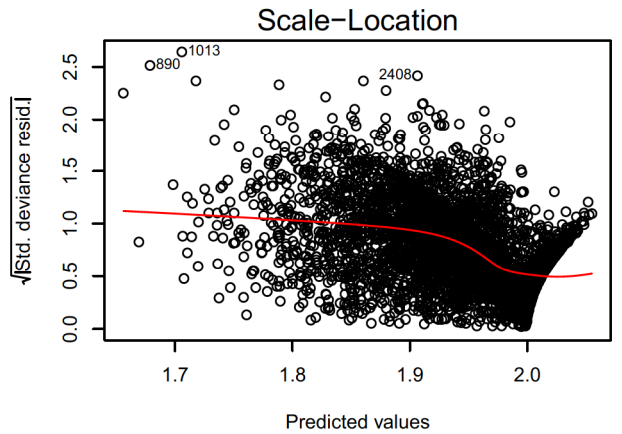
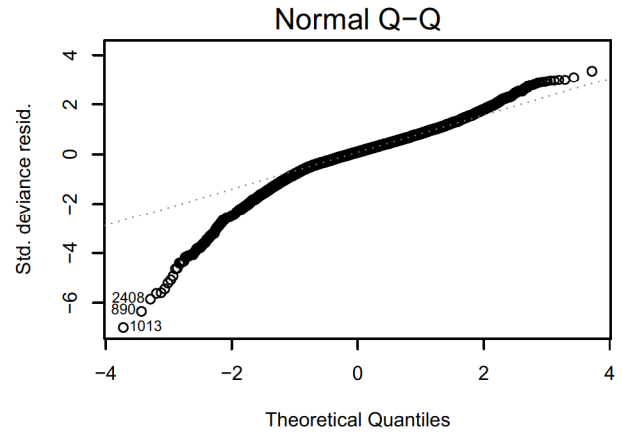
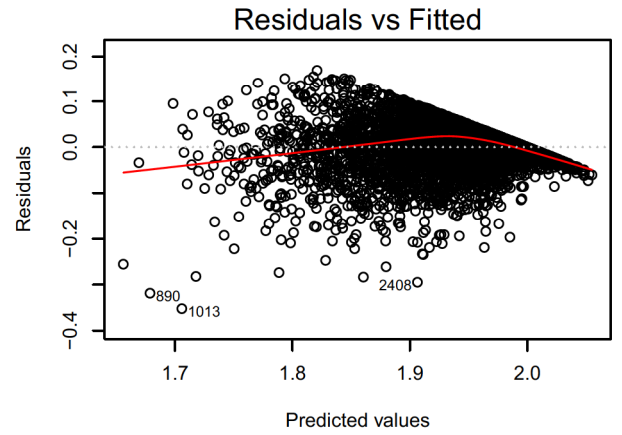
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	1.913645	0.010673	179.291	< 2e-16 ***
sqrt(sWP)	-0.097478	0.027384	-3.560	0.000375 ***
I(aaM^3)	-0.042874	0.002529	-16.953	< 2e-16 ***
I(IS_F3^2)	-0.237654	0.009914	-23.971	< 2e-16 ***
sqrt(tRx)	0.072419	0.007098	10.203	< 2e-16 ***
dH	0.002611	0.009303	0.281	0.778983
hRx	0.009957	0.009253	1.076	0.281935
I(IS_F2^2)	-0.027758	0.005554	-4.998	6.00e-07 ***
sqrt(grpSA1)	0.078536	0.015220	5.160	2.57e-07 ***
I(grpGA^3)	-0.016891	0.002529	-6.680	2.66e-11 ***
I(tRx^2)	-0.025615	0.005612	-4.565	5.13e-06 ***
grpSA1	-0.085597	0.015836	-5.405	6.78e-08 ***
I(mrC^3)	0.010256	0.002529	4.056	5.08e-05 ***
I(sWP^3)	-0.121528	0.011380	-10.679	< 2e-16 ***
sWP	0.228242	0.031640	7.214	6.26e-13 ***
I(IS_F1^2)	-0.031425	0.005553	-5.659	1.61e-08 ***
sqrt(gCs)	0.011271	0.003041	3.706	0.000213 ***
I(nbT^3)	0.008835	0.002529	3.493	0.000482 ***
IS_F1:IS_F3	0.173789	0.005733	30.312	< 2e-16 ***
dH:IS_F3	0.061102	0.013131	4.653	3.35e-06 ***
IS_F1:IS_F2	-0.034951	0.005735	-6.095	1.18e-09 ***
IS_F3:IS_F2	0.072440	0.005733	12.635	< 2e-16 ***
hRx:IS_F3	-0.121253	0.013170	-9.207	< 2e-16 ***
grpSA1:IS_F3	0.144342	0.013159	10.969	< 2e-16 ***
grpSA1:IS_F1	-0.033407	0.004966	-6.727	1.93e-11 ***
dH:grpSA1	-0.012549	0.012173	-1.031	0.302611
grpSA1:IS_F2	-0.019023	0.004967	-3.830	0.000130 ***
sWP:IS_F3	0.183765	0.008601	21.366	< 2e-16 ***
sWP:IS_F1	0.051947	0.008602	6.039	1.66e-09 ***
sWP:IS_F2	0.036629	0.008602	4.258	2.10e-05 ***
hRx:grpSA1	-0.001798	0.012202	-0.147	0.882836
dH:hRx	-0.020866	0.012165	-1.715	0.086373
dH:grpSA1:IS_F3	-0.062366	0.017174	-3.631	0.000285 ***
sWP:IS_F1:IS_F3	-0.188280	0.009931	-18.958	< 2e-16 ***
sWP:IS_F3:IS_F2	-0.068219	0.009931	-6.869	7.26e-12 ***
sWP:IS_F1:IS_F2	0.032821	0.009934	3.304	0.000960 ***
hRx:grpSA1:IS_F3	0.061106	0.017258	3.541	0.000403 ***
dH:hRx:IS_F3	0.095089	0.017294	5.498	4.02e-08 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 0.002566992)

Null deviance: 29.737 on 4999 degrees of freedom
Residual deviance: 12.737 on 4962 degrees of freedom
AIC: -15596

Number of Fisher Scoring iterations: 2



Appendix D-3.d Spruce proportion (MixR)

```
Call:
glm(formula = MixR ~ I(IS_F3^2) + grpGA + sqrt(grpSA1) + I(IS_F1^2) +
I(aaM^3) + sqrt(dH) + sWP + sqrt(nbT) + hRx + sqrt(tRx) +
I(IS_F2^2) + I(aaM^2) + sWP:IS_F3 + sWP:IS_F1 + grpGA:IS_F2 +
IS_F3:IS_F2 + hRx:IS_F2 + hRx:IS_F3 + grpGA:sWP + sWP:IS_F2 +
grpGA:IS_F1 + hRx:IS_F3:IS_F2 + sWP:IS_F3:IS_F2, family = "gaussian",
data = data_table)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-18.4596	-3.2975	-0.0809	3.1941	23.8510

Coefficients:

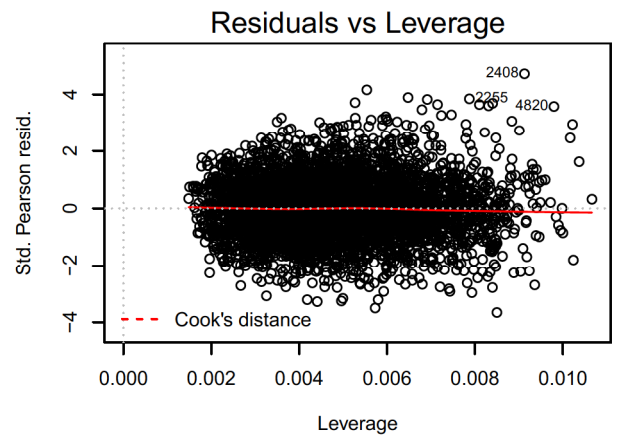
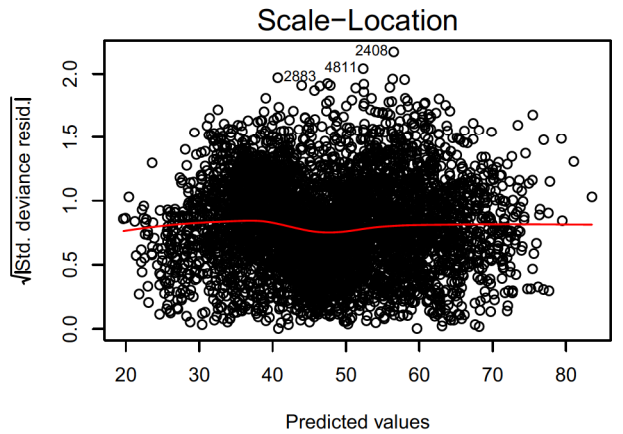
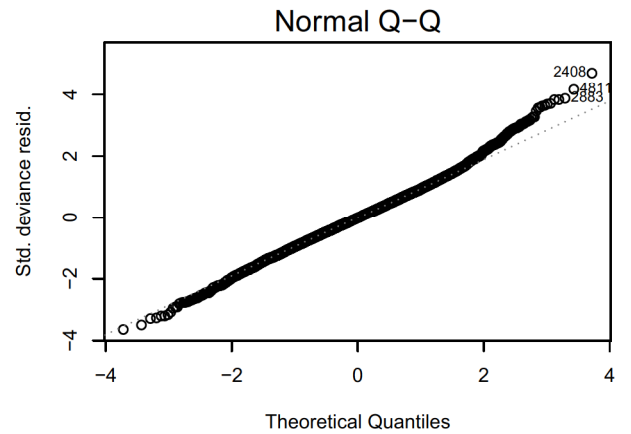
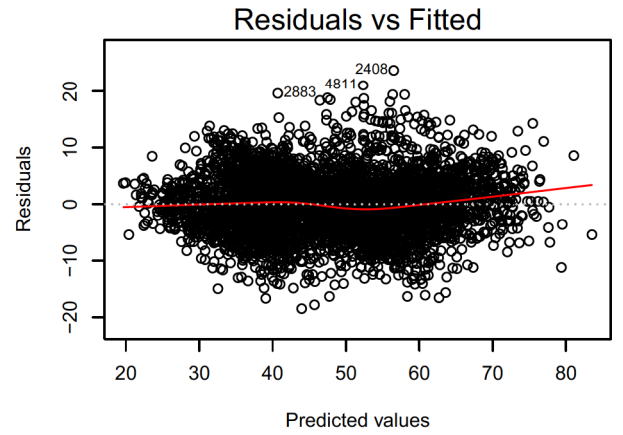
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	43.3060	0.6657	65.054	< 2e-16 ***
I(IS_F3^2)	27.5056	0.5365	51.268	< 2e-16 ***
grpGA	13.8458	0.6148	22.520	< 2e-16 ***
sqrt(grpSA1)	-11.3866	0.3047	-37.364	< 2e-16 ***
I(IS_F1^2)	-7.5657	0.3798	-19.921	< 2e-16 ***
I(aaM^3)	10.2125	1.5209	6.715	2.09e-11 ***
sqrt(dH)	-4.6716	0.3047	-15.330	< 2e-16 ***
sWP	7.3715	0.7078	10.415	< 2e-16 ***
sqrt(nbT)	-3.3768	0.3048	-11.080	< 2e-16 ***
hRx	2.5060	0.4977	5.036	4.93e-07 ***
sqrt(tRx)	2.4408	0.3048	8.009	1.43e-15 ***
I(IS_F2^2)	-2.4132	0.5918	-4.078	4.62e-05 ***
I(aaM^2)	-4.9077	1.4460	-3.394	0.000694 ***
sWP:IS_F3	-27.5674	0.7037	-39.174	< 2e-16 ***
sWP:IS_F1	7.2433	0.4977	14.554	< 2e-16 ***
grpGA:IS_F2	-2.7757	0.4976	-5.578	2.56e-08 ***
IS_F3:IS_F2	4.3667	0.7579	5.761	8.84e-09 ***
hRx:IS_F2	-4.3592	0.7038	-6.194	6.34e-10 ***
hRx:IS_F3	1.8679	0.7038	2.654	0.007976 **
grpGA:sWP	-4.4136	0.8677	-5.087	3.78e-07 ***
sWP:IS_F2	5.2765	0.7038	7.498	7.65e-14 ***
grpGA:IS_F1	-1.4507	0.4976	-2.915	0.003571 **
hRx:IS_F3:IS_F2	3.1622	0.9952	3.177	0.001496 **
sWP:IS_F3:IS_F2	-4.7751	0.9953	-4.798	1.65e-06 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 25.78883)

Null deviance: 707866 on 4999 degrees of freedom
Residual deviance: 128325 on 4976 degrees of freedom
AIC: 30465

Number of Fisher Scoring iterations: 2



Appendix D-3.e CWD diversity (CWD.DWDI)

```
Call:
glm(formula = CWD.DWDI ~ I(dwpH^2) + dT + tRx + I(grpGA^2) +
sqrt(hRx) + sqrt(nbT) + sqrt(dH) + sqrt(grpSA1) + I(IS_F3^2) +
dwpH + aaM + sqrt(gCs) + I(gCs^2) + I(IS_F2^2) + I(tRx^2) +
dH + tRx:IS_F1 + dT:IS_F2 + dT:dwpH + tRx:dwpH + dT:tRx +
dT:IS_F1 + aaM:IS_F1 + IS_F2:IS_F3 + aaM:IS_F2 + tRx:dH +
dwpH:dH + dH:IS_F2 + dwpH:IS_F1 + tRx:dwpH:IS_F1, family = "gaussian",
data = data_table)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-12.3990	-2.5027	-0.1413	2.3568	22.9250

Coefficients:

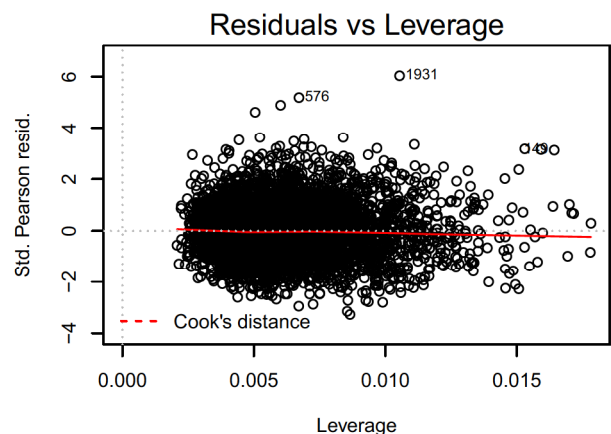
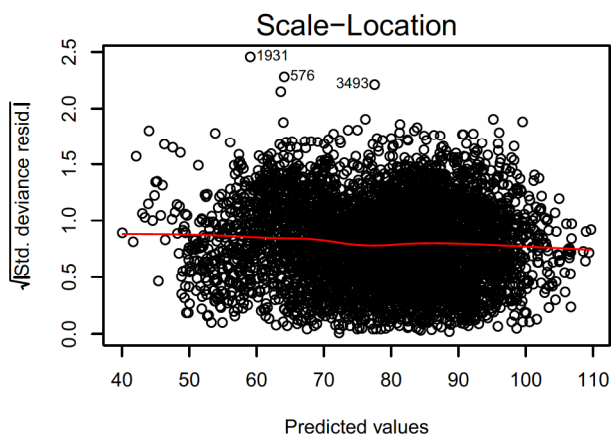
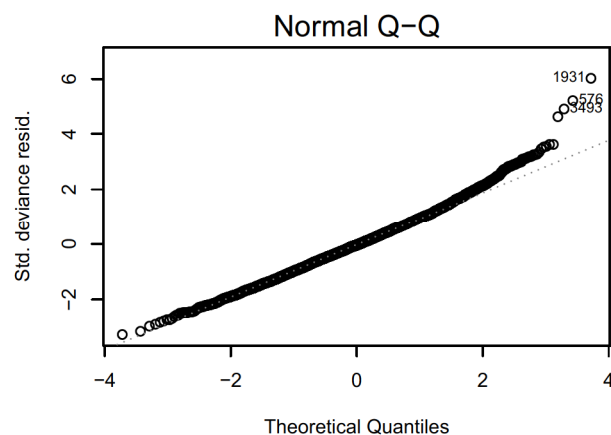
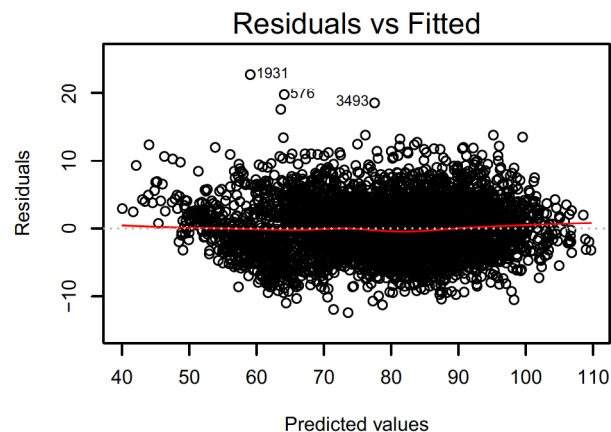
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	89.52208	0.68212	131.241	< 2e-16 ***
I(dwpH^2)	-22.88103	0.72457	-31.579	< 2e-16 ***
dT	-0.47077	0.56040	-0.840	0.400911
tRx	-20.40358	0.96941	-21.047	< 2e-16 ***
I(grpGA^2)	8.20348	0.18110	45.299	< 2e-16 ***
sqrt(hRx)	-8.39671	0.22908	-36.655	< 2e-16 ***
sqrt(nbT)	7.56779	0.22909	33.034	< 2e-16 ***
sqrt(dH)	3.98177	1.14586	3.475	0.000515 ***
sqrt(grpSA1)	4.41428	0.22908	19.270	< 2e-16 ***
I(IS_F3^2)	0.93892	0.15268	6.150	8.37e-10 ***
dwpH	-23.44212	0.97236	-24.109	< 2e-16 ***
aaM	0.03031	0.31620	0.096	0.923637
sqrt(gCs)	-4.30196	0.53470	-8.046	1.06e-15 ***
I(gCs^2)	2.85748	0.42272	6.760	1.54e-11 ***
I(IS_F2^2)	-1.80601	0.35875	-5.034	4.97e-07 ***
I(tRx^2)	2.85723	0.72470	3.943	8.17e-05 ***
dH	10.16335	1.05842	9.602	< 2e-16 ***
tRx:IS_F1	7.85191	0.50362	15.591	< 2e-16 ***
dT:IS_F2	-2.16764	0.37408	-5.795	7.27e-09 ***
dT:dwpH	22.77974	0.65061	35.013	< 2e-16 ***
tRx:dwpH	11.41110	0.81571	13.989	< 2e-16 ***
dT:tRx	6.17441	0.64787	9.530	< 2e-16 ***
dT:IS_F1	-3.29272	0.34751	-9.475	< 2e-16 ***
aaM:IS_F1	2.24905	0.34785	6.466	1.11e-10 ***
IS_F2:IS_F3	1.49163	0.21591	6.909	5.51e-12 ***
aaM:IS_F2	1.63517	0.37412	4.371	1.26e-05 ***
tRx:dH	-7.86217	0.64665	-12.158	< 2e-16 ***
dwpH:dH	-5.59454	0.65294	-8.568	< 2e-16 ***
dH:IS_F2	-1.10919	0.37403	-2.966	0.003036 **
dwpH:IS_F1	0.68829	0.50387	1.366	0.171997
tRx:dwpH:IS_F1	-4.33913	0.99642	-4.355	1.36e-05 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 14.56792)

Null deviance: 765025 on 4999 degrees of freedom
Residual deviance: 72388 on 4969 degrees of freedom
AIC: 27616

Number of Fisher Scoring iterations: 2



Appendix D-3.f Floristic diversity score (VegetDiv.Score)

```
Call:
glm(formula = VegetDiv.Score ~ I(IS_F3^2) + sqrt(tRx) + aaM +
I(grpGA^2) + dH + sqrt(hRx) + I(IS_F2^2) + sqrt(sWP) + grpSA1 +
sqrt(gCs) + dT + gCn + I(nbT^2) + dwpH + I(IS_F1^2) + I(gCs^2) +
I(hRx^3) + sqrt(aaM) + I(aaM^3) + I(aaM^2) + IS_F1:IS_F3 +
aaM:IS_F3 + aaM:grpSA1 + aaM:dH + dH:IS_F3 + grpSA1:IS_F3 +
grpSA1:IS_F2 + aaM:IS_F2 + aaM:IS_F1 + dH:IS_F1 + dH:IS_F2 +
IS_F3:IS_F2 + aaM:dT + dH:dwpH + dT:dwpH + aaM:grpSA1:IS_F2 +
aaM:dH:IS_F2 + aaM:dH:IS_F3 + aaM:IS_F1:IS_F3, family = "gaussian",
data = data_table)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.031913	-0.005845	0.000193	0.005756	0.044040

Coefficients:

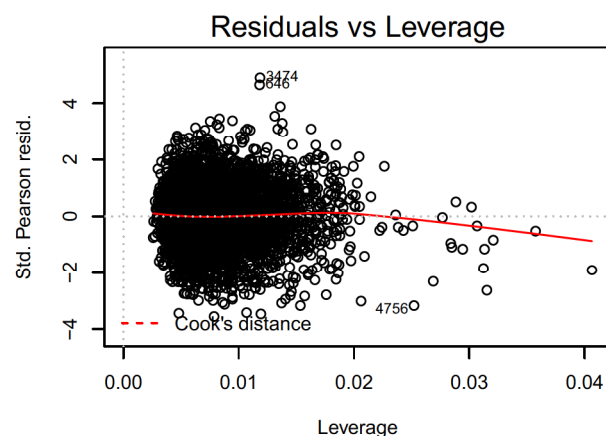
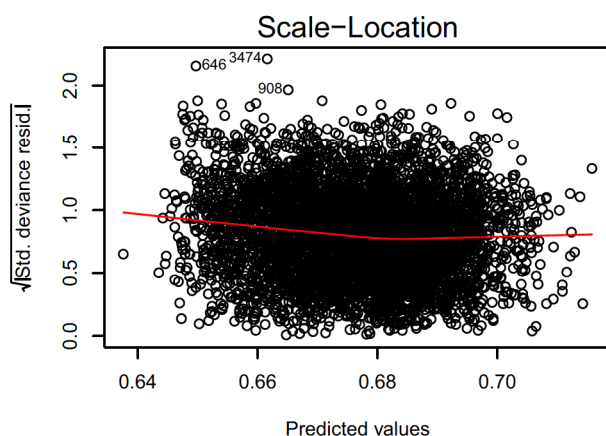
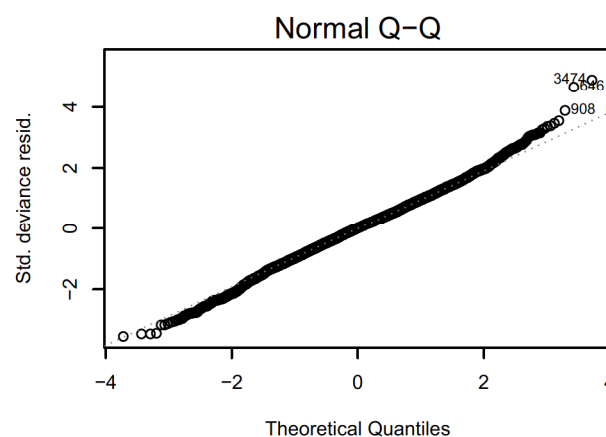
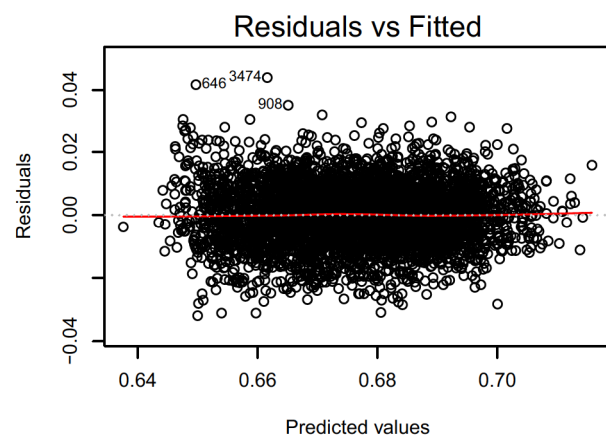
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.6864547	0.0022605	303.675	< 2e-16 ***
I(IS_F3^2)	-0.0188463	0.0012599	-14.959	< 2e-16 ***
sqrt(tRx)	-0.0228963	0.0005424	-42.214	< 2e-16 ***
aaM	0.1478306	0.0221191	6.683	2.59e-11 ***
I(grpGA^2)	0.0117905	0.0004288	27.497	< 2e-16 ***
dH	0.0140909	0.0017807	7.913	3.07e-15 ***
sqrt(hRx)	-0.0128113	0.0009768	-13.115	< 2e-16 ***
I(IS_F2^2)	0.0147346	0.0013824	10.659	< 2e-16 ***
sqrt(sWP)	0.0073571	0.0005425	13.562	< 2e-16 ***
grpSA1	0.0147490	0.0013249	11.133	< 2e-16 ***
sqrt(gCs)	-0.0105862	0.0012662	-8.361	< 2e-16 ***
dT	0.0085509	0.0011764	7.269	4.19e-13 ***
gCn	-0.0024703	0.0004429	-5.577	2.57e-08 ***
I(nbT^2)	0.0023498	0.0004288	5.480	4.47e-08 ***
dwpH	0.0021914	0.0011818	1.854	0.063762 .
I(IS_F1^2)	0.0025068	0.0008479	2.956	0.003128 **
I(gCs^2)	0.0048000	0.0010010	4.795	1.67e-06 ***
I(hRx^3)	0.0033810	0.0008122	4.163	3.20e-05 ***
sqrt(aaM)	-0.0457141	0.0112952	-4.047	5.26e-05 ***
I(aaM^3)	0.0965132	0.0121302	7.956	2.18e-15 ***
I(aaM^2)	-0.1729654	0.0238878	-7.241	5.15e-13 ***
IS_F1:IS_F3	0.0076939	0.0010226	7.524	6.27e-14 ***
aaM:IS_F3	-0.0135833	0.0019859	-6.840	8.88e-12 ***
aaM:grpSA1	-0.0201939	0.0021638	-9.333	< 2e-16 ***
aaM:dH	-0.0275348	0.0026583	-10.358	< 2e-16 ***
dH:IS_F3	0.0012877	0.0017783	0.724	0.469035
grpSA1:IS_F3	0.0055769	0.0008858	6.296	3.32e-10 ***
grpSA1:IS_F2	-0.0116748	0.0017670	-6.607	4.33e-11 ***
aaM:IS_F2	-0.0207174	0.0023438	-8.839	< 2e-16 ***
aaM:IS_F1	-0.0067520	0.0012527	-5.390	7.38e-08 ***
dH:IS_F1	0.0035176	0.0008858	3.971	7.25e-05 ***
dH:IS_F2	-0.0062236	0.0017813	-3.494	0.000480 ***
IS_F3:IS_F2	0.0018274	0.0005112	3.575	0.000354 ***
aaM:dT	-0.0052583	0.0015247	-3.449	0.000568 ***
dH:dwpH	0.0046663	0.0015470	3.016	0.002571 **
dT:dwpH	-0.0045254	0.0015429	-2.933	0.003371 **
aaM:grpSA1:IS_F2	0.0132264	0.0030556	4.329	1.53e-05 ***
aaM:dH:IS_F2	0.0188429	0.0030833	6.111	1.06e-09 ***
aaM:dH:IS_F3	0.0108220	0.0030786	3.515	0.000443 ***
aaM:IS_F1:IS_F3	-0.0058738	0.0017713	-3.316	0.000919 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 8.165258e-05)

Null deviance: 1.227 on 4999 degrees of freedom
Residual deviance: 0.405 on 4960 degrees of freedom
AIC: -32834

Number of Fisher Scoring iterations: 2



Appendix D-3.g Mean Cut Volume per Harvest (CutV)

```
Call:
glm(formula = CutV ~ grpGA + sqrt(grpSA1) + I(IS_F2^2) + dwpH +
I(aaM^3) + dT + gCs + I(tRx^3) + gCn + I(nbT^2) + sqrt(dH) +
I(hRx^2) + I(grpGA^3) + I(dH^3) + grpGA:IS_F3 + grpGA:gCs +
gCs:IS_F2 + grpGA:IS_F2 + dwpH:dT + gCs:gCn + grpGA:dwpH +
IS_F3:IS_F2 + grpGA:gCs:IS_F2, family = "gaussian", data = data_table)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-24.431	-3.590	-0.015	3.332	34.261

Coefficients:

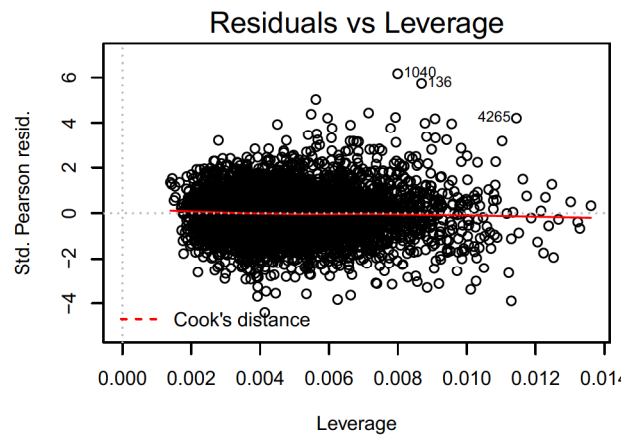
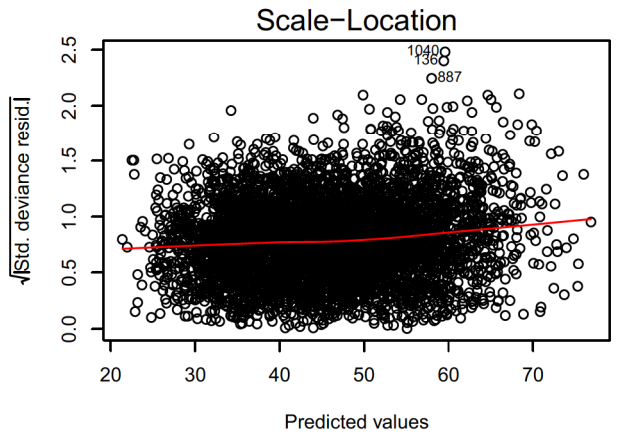
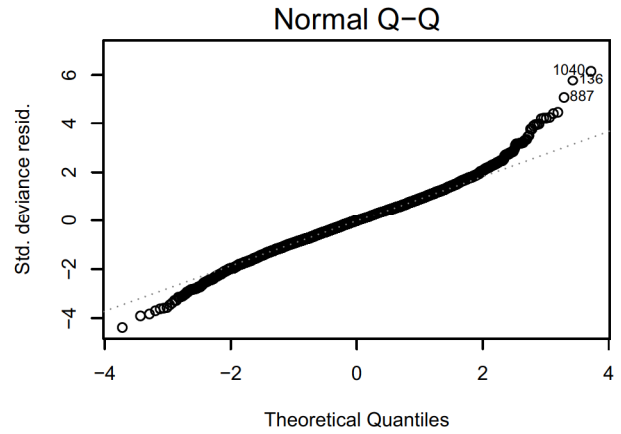
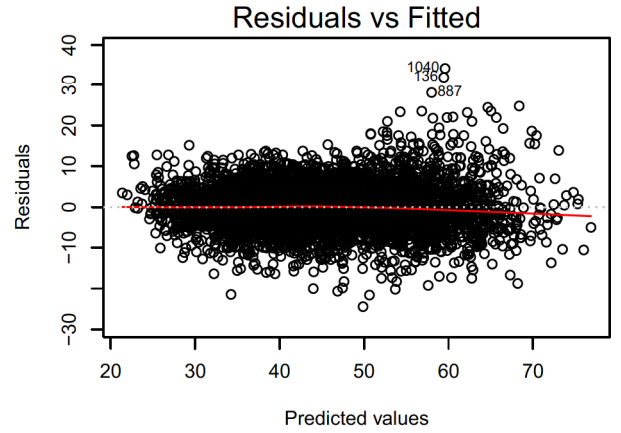
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	23.6882	0.7849	30.179	< 2e-16 ***
grpGA	17.2923	1.1125	15.544	< 2e-16 ***
sqrt(grpSA1)	13.3623	0.3348	39.906	< 2e-16 ***
I(IS_F2^2)	-2.9338	0.6495	-4.517	6.42e-06 ***
dwpH	7.4966	0.7226	10.375	< 2e-16 ***
I(aaM^3)	-3.4312	0.2784	-12.323	< 2e-16 ***
dT	-1.0613	0.5524	-1.921	0.054738 .
gCs	-0.2103	0.9063	-0.232	0.816540
I(tRx^3)	-2.6095	0.2785	-9.371	< 2e-16 ***
gCn	-0.1614	0.5484	-0.294	0.768560
I(nbT^2)	-1.6943	0.2647	-6.400	1.70e-10 ***
sqrt(dH)	3.5974	0.6028	5.968	2.57e-09 ***
I(hRx^2)	-1.5467	0.2647	-5.842	5.47e-09 ***
I(grpGA^3)	3.0702	0.6965	4.408	1.06e-05 ***
I(dH^3)	-1.5215	0.5012	-3.036	0.002412 **
grpGA:IS_F3	3.9168	0.3458	11.326	< 2e-16 ***
grpGA:gCs	12.8131	1.3473	9.510	< 2e-16 ***
gCs:IS_F2	0.7420	1.0942	0.678	0.497714
grpGA:IS_F2	1.5314	1.1017	1.390	0.164575
dwpH:dT	-4.0007	0.9517	-4.204	2.67e-05 ***
gCs:gCn	-3.2282	0.9511	-3.394	0.000694 ***
grpGA:dwpH	3.1511	0.9488	3.321	0.000903 ***
IS_F3:IS_F2	-0.8376	0.2823	-2.967	0.003024 **
grpGA:gCs:IS_F2	-8.0111	1.9019	-4.212	2.57e-05 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 31.13425)

Null deviance: 624788 on 4999 degrees of freedom
Residual deviance: 154924 on 4976 degrees of freedom
AIC: 31407

Number of Fisher Scoring iterations: 2



Appendix D-3.h % of declassified products (pDP)

```
Call:
glm(formula = pDP ~ dwpH + sqrt(tRx) + sqrt(gCn) + sqrt(hRx) +
     nbT + dH + dT + I(gCs^3) + sqrt(gCs) + sqrt(dwpH) + I(grpGA^3) +
     sqrt(grpGA) + gCn + dwpH:dH + dwpH:nbT + dwpH:dT + dwpH:IS_F3 +
     dH:IS_F1 + dwpH:gCn + nbT:gCn, family = "gaussian", data = data_table)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-15.709	-2.495	-0.318	1.877	34.423

Coefficients:

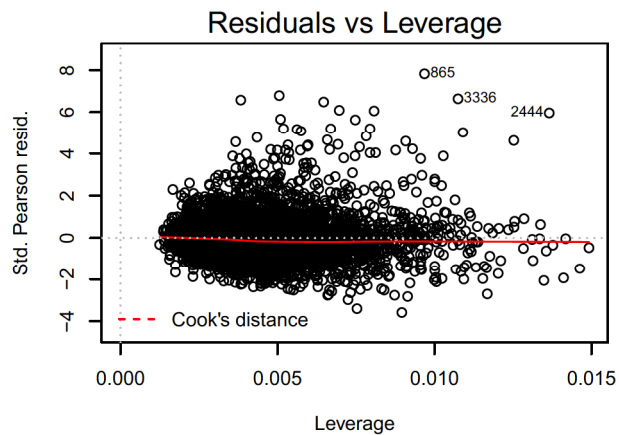
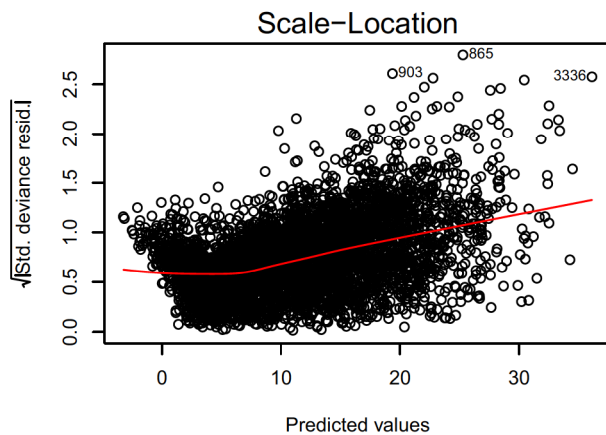
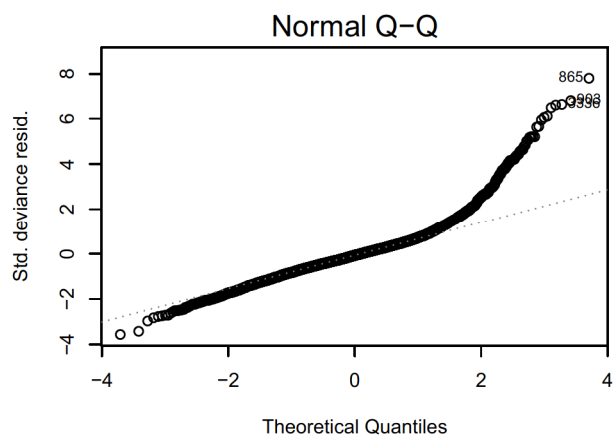
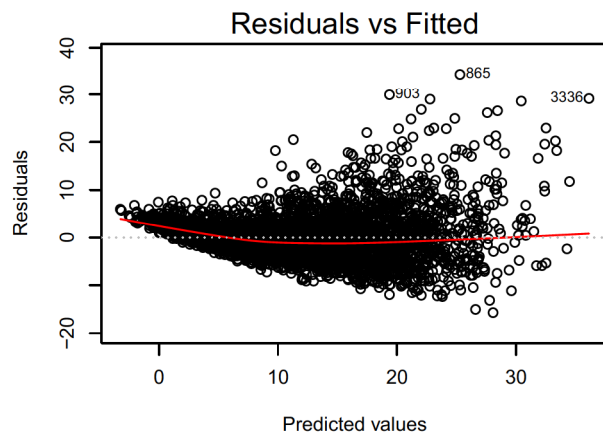
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	20.2148	0.8424	23.998	< 2e-16 ***
dwpH	22.0865	1.3520	16.336	< 2e-16 ***
sqrt(tRx)	-10.1809	0.2735	-37.223	< 2e-16 ***
sqrt(gCn)	-10.1991	1.3558	-7.523	6.39e-14 ***
sqrt(hRx)	-5.6559	0.2720	-20.796	< 2e-16 ***
nbT	2.3066	0.5858	3.937	8.36e-05 ***
dH	-0.3058	0.4608	-0.664	0.50691
dT	-0.1439	0.4499	-0.320	0.74914
I(gCs^3)	4.4497	0.4060	10.960	< 2e-16 ***
sqrt(gCs)	-4.7963	0.4893	-9.802	< 2e-16 ***
sqrt(dwpH)	-6.8816	1.3546	-5.080	3.92e-07 ***
I(grpGA^3)	2.6846	0.4069	6.597	4.66e-11 ***
sqrt(grpGA)	-2.5711	0.5045	-5.096	3.60e-07 ***
gCn	7.4078	1.2490	5.931	3.23e-09 ***
dwpH:dH	7.3856	0.7728	9.557	< 2e-16 ***
dwpH:nbT	5.8423	0.7721	7.567	4.57e-14 ***
dwpH:dT	-5.7728	0.7712	-7.485	8.45e-14 ***
dwpH:IS_F3	1.3814	0.2208	6.257	4.27e-10 ***
dH:IS_F1	1.1490	0.2213	5.193	2.16e-07 ***
dwpH:gCn	-5.0480	0.7889	-6.399	1.72e-10 ***
nbT:gCn	-2.4128	0.7893	-3.057	0.00225 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 19.52256)

Null deviance: 302461 on 4752 degrees of freedom
 Residual deviance: 92381 on 4732 degrees of freedom
 (247 observations deleted due to missingness)
 AIC: 27635

Number of Fisher Scoring iterations: 2



4. Drawing response surfaces for the main influential factors

The metamodels were used to draw the response surfaces of the selected output variables to the variation of pairs of management factors, in interaction with demographic parameters or initial state factors. Their study enabled us to compare the effect of factors with similar or opposed effects, to visualize and analyze interactions between management parameters or with demographic or initial state factors. Due to the high number of possible paired factor combinations, we focused on the main influential factors and interactions and selected a limited number of interesting cases to analyze here. We especially studied the response of stand structure, timber production and biodiversity indicators to cutting aggregation (*aaM*), management intensification (*dH* and *hRx*, but also *dT* and *tRx*) and biodiversity measures preserving dead wood (*dwpH*), the largest trees (*nbT*) or the minority species (*sWP*). We were especially interested in highlighting potential compensation effects between couples of factors having opposed effects on a given indicator. A selection of detailed results is presented below.

We then checked whether other initial state or demographic factors modified these effects. Growth had a positive effect on all variables but tree diversity, and these effects were mainly additive, i.e. increased growth modified the potential level of all indicators but scarcely modified the effects of management factors. We however detected a strong interaction with the parameter controlling the standard quantity to cut, which had a low negative effect on mean cut volume for low growth level, but a strong positive effect for high growth levels, thus highlighting the necessary adaptation of timber harvest to stand productivity. We also detected two other interactions with significant but limited effects: with the number of preserved trees (*nbT*) for diameter diversity, as the positive effect of increased *nbT* was less important in scenarios with high growth; and with initial stand structure factor (*IS_F2*) on cut volume, as higher growth limited the negative effect of initially more diverse stands. Regeneration also generally had positive and additive effects, except for weak interactions with other factors for tree and understory vegetation diversities. We however detected that the effect of thinning intensity on stand stocking was modulated by non-negligible interactions with regeneration dynamics, as well as by initial density (see Appendix D-3.a). As for initial density (*IS_F1*), initial stand structure (*IS_F2*) also modulated the response of tree and understory vegetation diversities to the parameter controlling mixing balance (*sWP*), and we already related its interaction with growth parameters on cut volume. Last but not least, the most noticeable interaction between initial state factors and silvicultural parameters were observed between the initial composition (*IS_F3*) and the parameters controlling the mix balance (*sWP*; on *MixR* and *Tree D*) and cutting aggregation (*aaM*; for *Floristic D*).

Stand stocking – basal area

For basal area, the most influential factor was the thinning proportion (tRx), with a strong negative effect and an interaction with the thinning diameter (dT): the effect of tRx increased for lower dT (cf. Figure S4-a). The metamodel also confirmed the high influence of the two harvesting intensification drivers (dH and hRx ; cf Figure S4-b). We also observed a negative effect of cutting aggregation, which reinforced the destocking effect of intensive thinning and/or harvesting levels (cFigure S4-c).

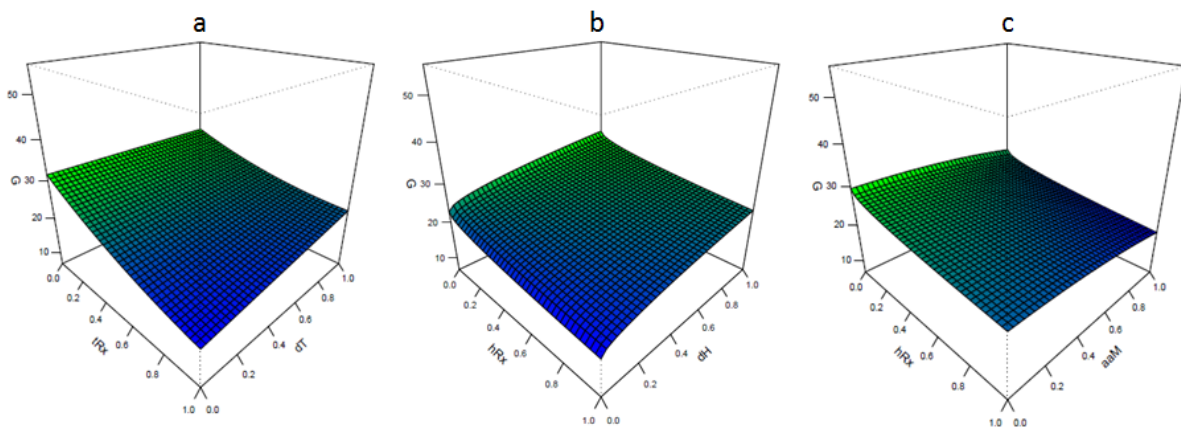


Figure S4. Response surfaces for stand basal area (G, in m²/ha)

Diameter diversity – Gini index

Diameter diversity (GiniG) was very sensitive to the density of preserved large trees (nbT) and the size of cut groups (aaM), which had both a strong positive (and additive) effect (Figure S5-a). As for the basal area, we also observed a negative effect of the two intensification drivers (low dH and high hRx ; Figure S5-e), but detected strong interactions between aaM and dH (Figure S5-b) on one hand, and between nbT , dH and hRx on the other hand (Figure S5-d-e-f). Indeed, the negative effect of reduced dH was lowered for large cutting groups (Figure S5-b). Reciprocally, increasing the harvesting diameter had an effect only for individual tree or small group selection (low aaM). Increasing the number of preserved trees (nbT) limited the negative effect of hRx (Figure S5-f), especially when dH was low (Figure S5-d). We also detected the non-negligible effect of the thinning drivers (dT and tRx ; Figure S5-c), which both had a negative effect on diameter diversity.

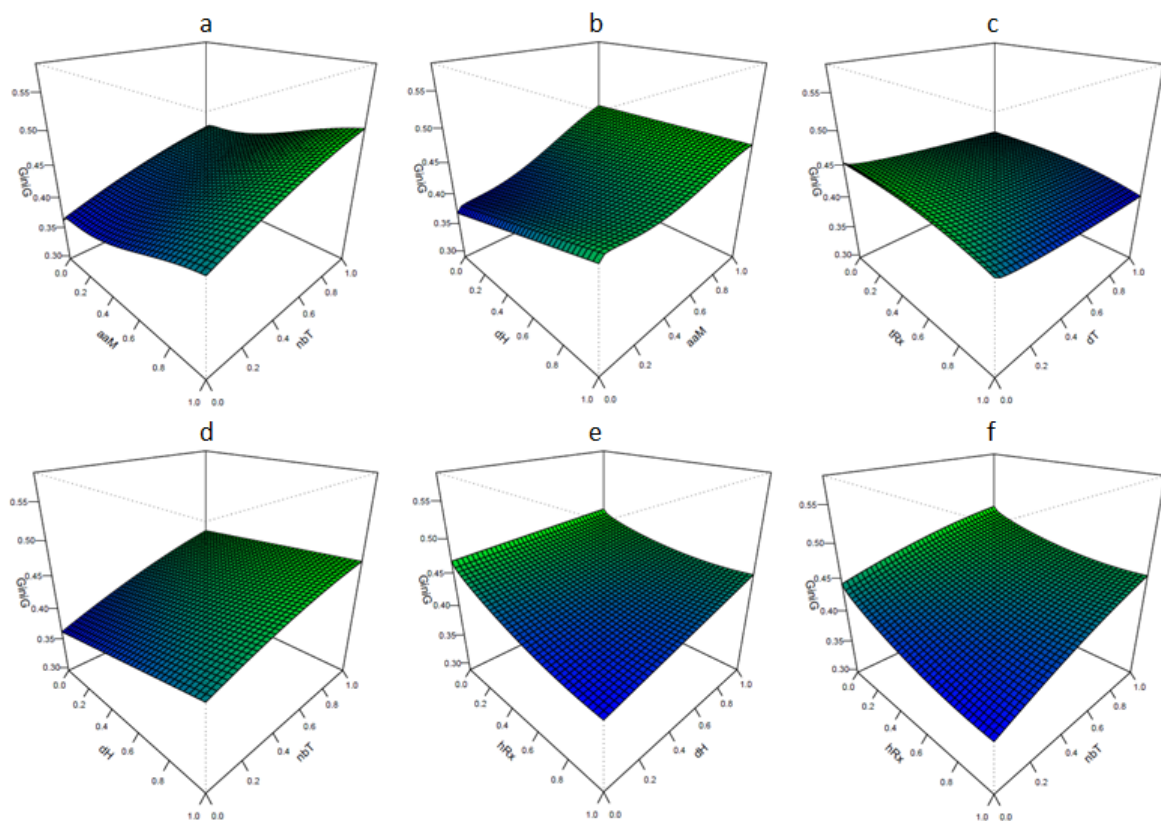


Figure S5. Response surfaces for diameter diversity (GiniG, Gini index on individual basal areas)

Dead wood diversity

As expected, dead wood diversity was very affected by increased proportion of harvested dead trees ($dwpH$), especially since the largest dead trees were removed in priority. We also observed the negative effect of increased harvesting and especially thinning intensities (Figure S6-a to d), due to lower densities of large and very large trees (thus future large dead trees) and/ or the reduction of mortality rates by reduced competition. Increasing dead wood retention, i.e. lowering dead wood harvest, thus appeared as an efficient mean of maintaining dead wood diversity, though its positive effect was lowered by increased management intensity, as they affected the quantity and diversity of produced dead trees.

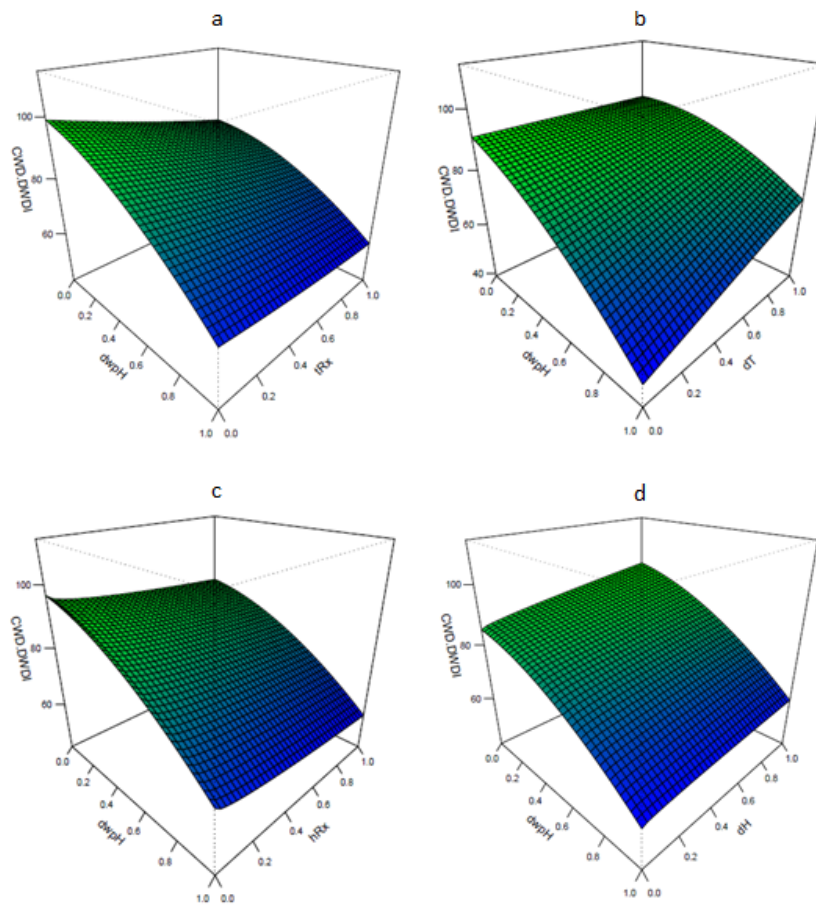


Figure S6. Response surfaces for dead wood diversity (nb of categories) – Part 1

Despite its positive effect, increasing cutting aggregation had a very low and barely noticeable effect on dead wood diversity (Figure S6bis-e and g). Increasing the number of preserved large trees (high *nbT* values) slightly increased dead wood diversity and compensated the negative effect of increased harvesting intensity (Figure S6bis-f), but did not compensate the negative effect of dead wood harvest (high *dwpH* values; Figure S6bis-g), as these trees are only preserved when alive but could be harvested whilst dead. Increasing the thinning diameter appeared a better way to limit the loss of dead wood diversity (Figure S6-b). We finally detected the positive effect of tree growth on dead wood diversity, due to a higher amount of dead wood volume and quicker growth of trees (quicker recruitment of large and very large trees?), but this effect was pnmmy additive and did not modify the response to management drivers.

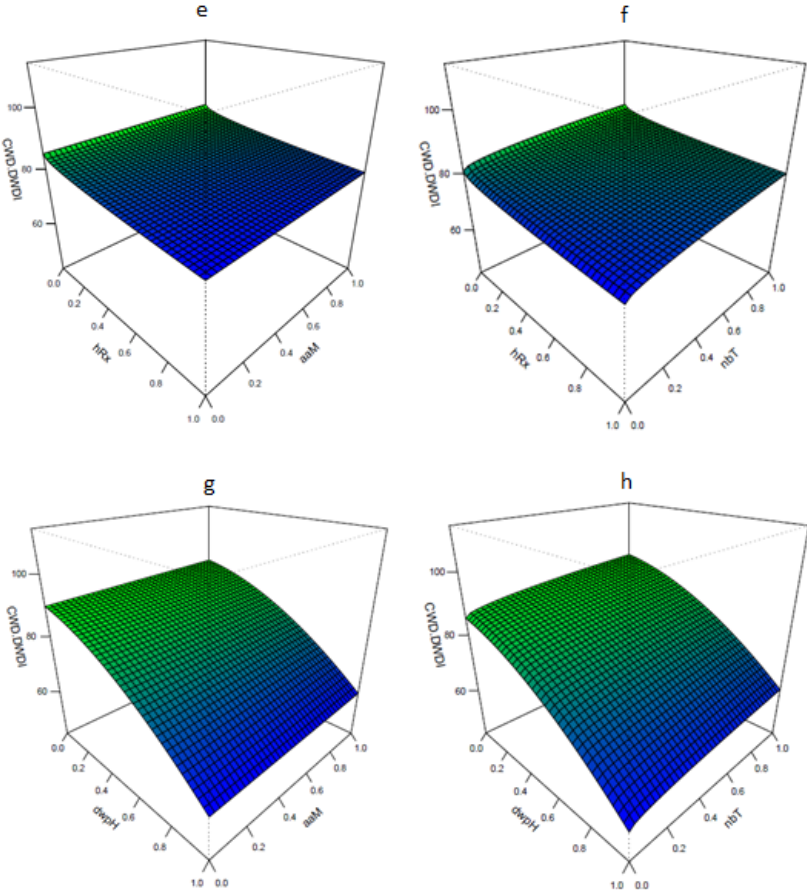


Figure S6-bis. Response surfaces for dead wood diversity (nb of categories) – Part 2

Stand composition and tree species diversity

The response of tree species diversity (D) revealed complicated to assess without also studying the response of the mixing ratio (MixR, the proportion of spruce over total basal area). We thus studied both variables together and detected the high influence of the initial stand composition (IS_F3), with a very strong positive effect of the initial spruce proportion on its final value, and thus a negative effect on tree species diversity due to strong spruce dominance. Some management drivers like cutting aggregation (*aaM*) and harvesting (*hRx*) intensities also increased spruce proportion (fig-a to c), thanks to canopy opening and density reduction, and thus had a negative effect on tree diversity (fig-d and e). Thinning (*tRx*) also tended to favor spruce but its effect on tree diversity was positive, probably because thinning operation mainly affected spruce trees. However, whatever the modalities of those silvicultural parameters, the species ponderation parameter (*sWP*), which was the most influential factors for tree diversity, revealed efficient to control the species mix by giving strong priority to the harvest of the majority species (for high values; fig-d and f) Last but not least, we noticed that the response of stand composition to silvicultural drivers was modulated by initial stand composition (IS_F3). For example, the interaction between *hRx* and IS_F3 (fig- g to I; see also metamodel in Appendix D-3) revealed that intensive harvests (high *hRx*) were not sufficient to promote spruce in fir-dominated stands (IS_F3 = 0.35, 35% of spruce in initial stand) without additional mixing control (*sWP*), but were more efficient in balanced (IS_F3 = 0.5) or spruce-dominated initial stands (IS_F3 = 0.5). Yet *sWP* efficiently controlled the tree species mixing balance, by increasing spruce proportion in fir-dominated stands, and vice versa.

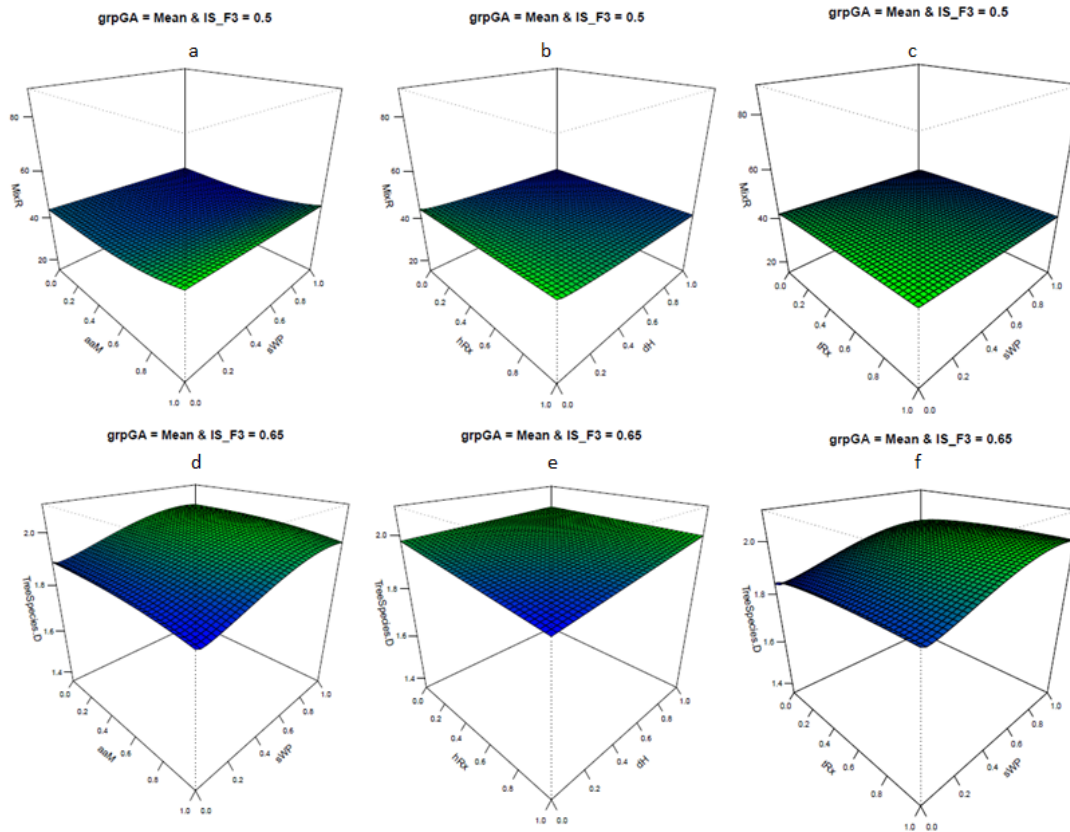


Figure S7. Response surfaces for spruce proportion (MixR) and tree species diversity (D)

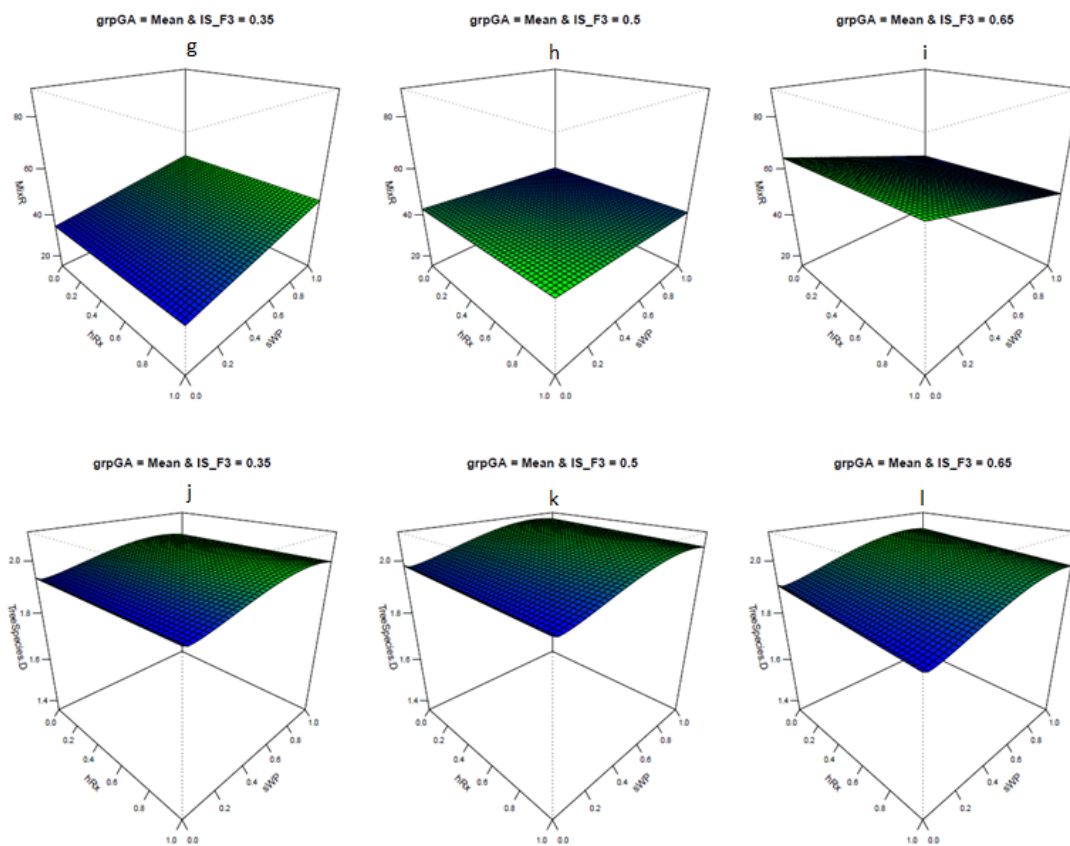


Figure S8. Modulation of the response of stand composition to silvicultural drivers by initial state (composition)

Floristic diversity based on herbaceous species richness

As for tree diversity, we observed a strong negative effect of the initial composition factor (IS_F3) on floristic biodiversity, which is consistent with the negative correlation observed between floristic diversity and spruce proportion (see Appendix D-2). We also detected a negative effect of group selection practices and management intensity (*gCs*, *tRx*, *hRx*) on floristic diversity, which may be linked to the reduction of stand stocking and density of large trees. Indeed, both variables are positively correlated to the global floristic diversity score and to the specific richness of mid-tolerant species, while tolerant species are related to stocking only (see Appendix D-2). We thus noticed the positive effects of practices such as controlling tree species mixing (with higher *wSP* values), preferring high harvesting (*dH*) or thinning (*dT*) diameters, as well as preserving the largest trees (*nbT*). As seen previously, increasing *dH* and *dT* was however only effective in the case of individual or small group selection practices (see interactions between *aaM* and *dH* or *aaM* and *dT*). Moreover, the positive effects observed for increased *dT* or *nbT* were quite low compared to the effects of other parameters. Dead tree harvesting also had a low but significant positive effect (in interaction with *dH* and *dT*), probably because harvesting dead trees limited the amount of harvested living trees and stand destocking.

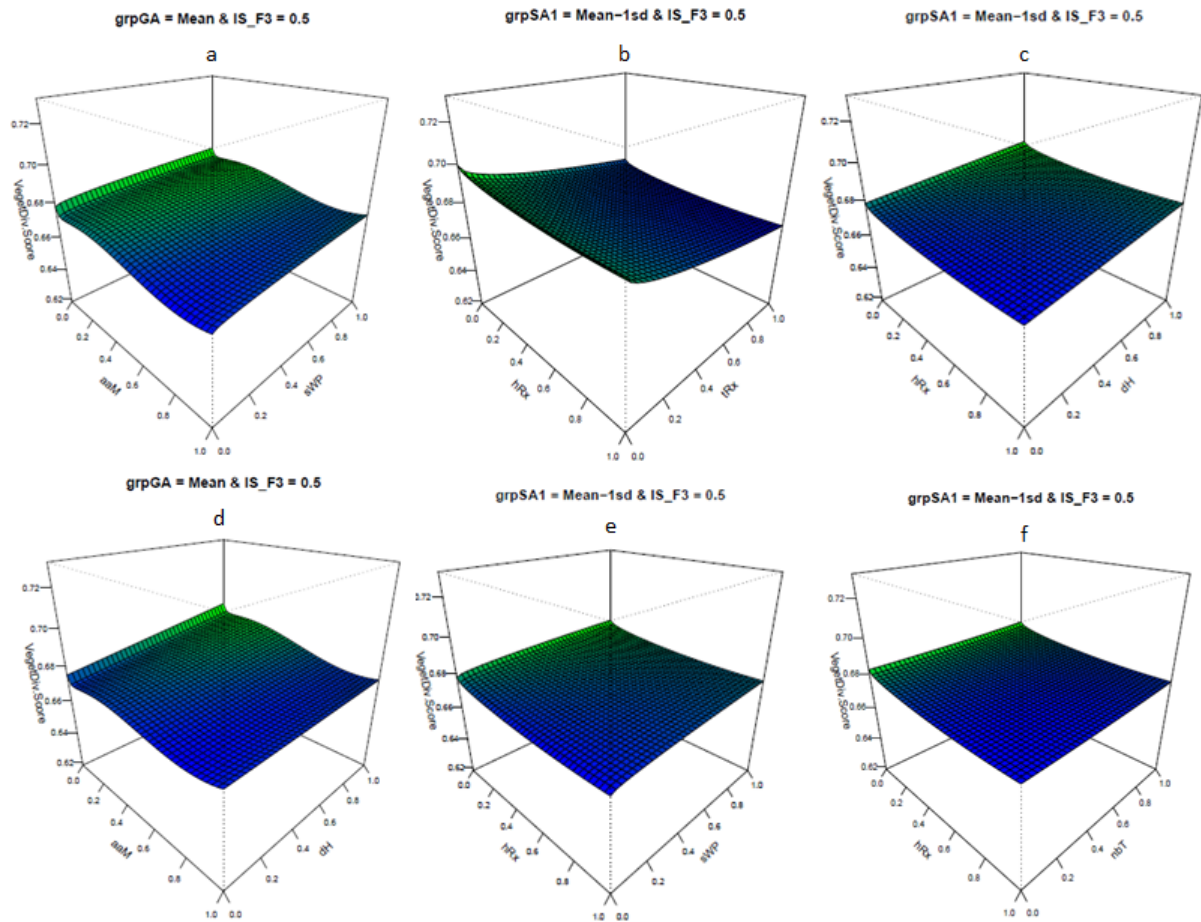


Figure S9. Response surfaces of the understory diversity score to management drivers.

Moreover, the strong interaction between initial stand composition and the parameter controlling cutting aggregation (aaM) revealed that the negative effect of the spatial aggregation of cut trees on understory diversity was lower for initially fir-dominated stands (IS_F3=0.35; Figure S10-c) than for spruce-dominated stands (IS_F3=0.65; Figure S10-c) than. Moreover, the interaction between aaM and the level of regeneration (grpSA1) revealed that the negative effect of aaM was lowered for scenarios with limited sapling regeneration (Figure S10- d to f), and that the combination of large groups (high aaM) and high tree species mixing control (high swP) could efficiently promote understory diversity.

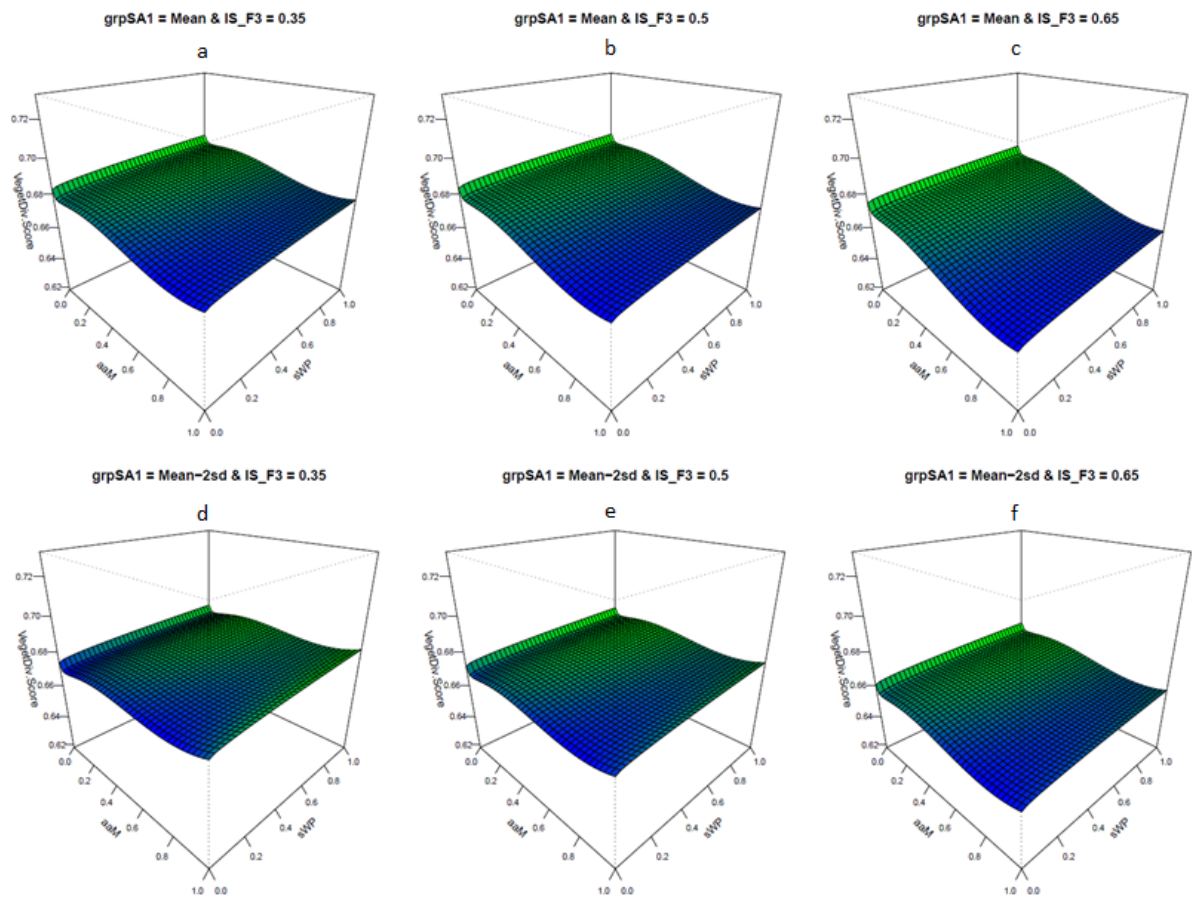


Figure S10. Modulation of the response of understory diversity to silvicultural drivers by initial state (composition)

Mean cut volume per harvest

Finally, the volume of harvested timber (CutV) was mostly influenced by demographic parameters, with a strong positive effect of both growth (*grpGA*; medium for Figure S11-a & d, high for Figure S11-b & e) and regeneration (*grpSA1*; medium for Figure S11-a & b, high for Figure S11-d & e) parameters. Yet, the effect of growth on timber production was modulated by two important management parameters: the standard quantity to cut (*gCs*), which enabled larger cut to be conducted in case of high growth (strong interaction between *grpGA* and *gCs*; Figure S11-a versus b); and, to a lesser extent, dead trees harvesting (*dwpH*), which increased harvested volumes and had also a positive –but lower – interaction effect with growth (Figure S11-a versus b).

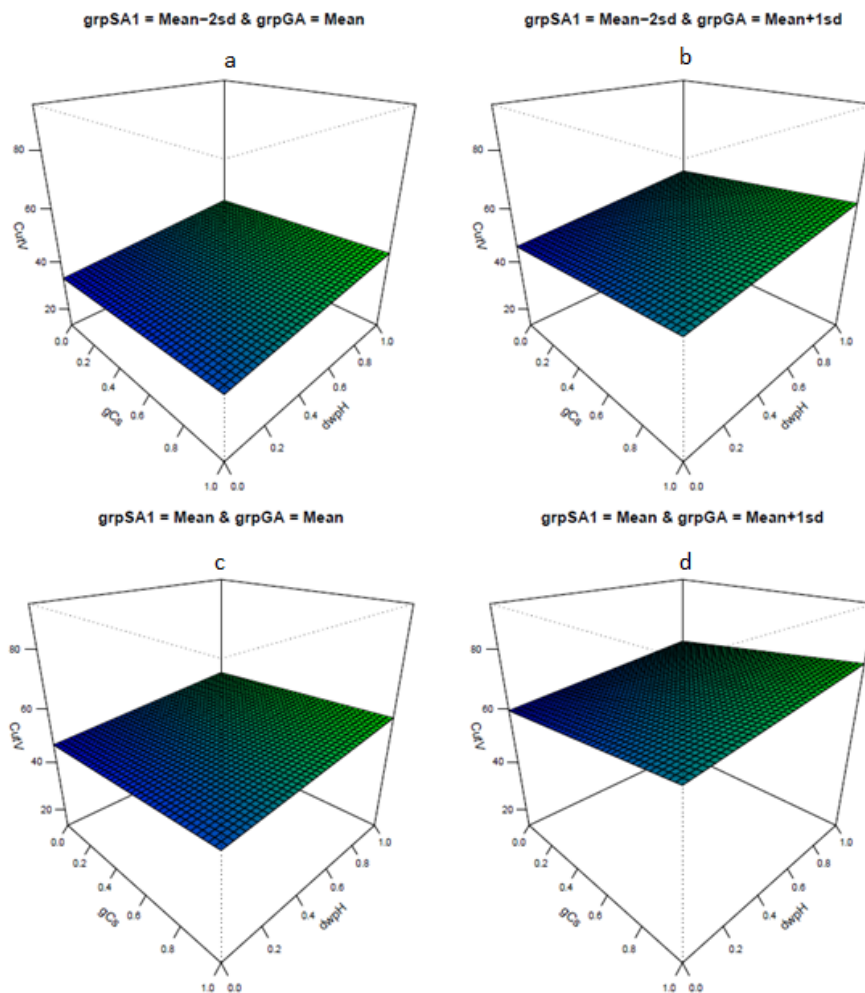


Figure S11. Response surfaces for the mean cut volume per harvest (CutV)-Part 1

We also noticed the negative effect of initial diameter diversity (*IS_F2*), but this was mostly due to an interaction with *grpGA* and *gCs*: the positive effect of combined high growth and high standard harvest was stronger for stand with an initial two-layer structure (*IS_F2* = 0.4; Figure S11bis-e) than for those with a balanced J-shape distribution (*IS_F2*=0.6; Figure S11bis-f). Last but not least, we also detected that the negative –but low - effects of aggregated cuttings (*aaM*), or harvesting intensity (*hRx*, *tRx* and *dH*) were mostly due to some combinations of parameters, especially the combination of both harvesting intensity factors (*dH* and *hRx*; Figure S11bis-h) or high harvesting intensity and large cutting groups (Figure S11bis-g). Moreover, combining intensive thinning proportion (*tRx*) to a high thinning diameter, i.e. focusing thinning operations on medium sized trees, affected the population of future crop trees and thus reduced stand productivity and timber harvest (Figure S11bis-i). Low thinning diameters thus appeared favorable to harvested timber volumes, especially when combined with dead trees removal (Figure S11bis-j).

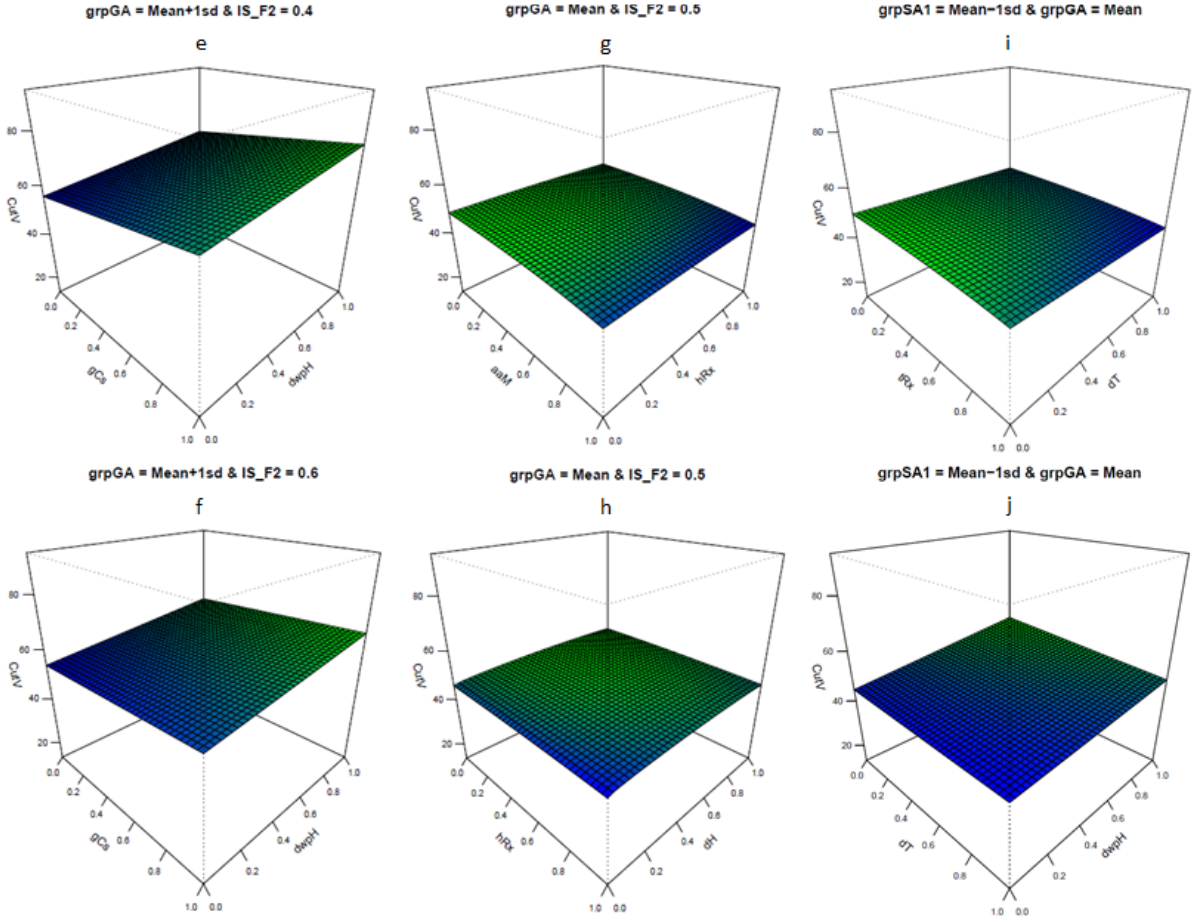


Figure S11bis. Response surfaces for the mean cut volume per harvest (CutV)- Part 2

Timber products quality

Besides the high positive – and mechanic - effect of the parameter controlling dead trees harvest on the proportion of declassified products, we noticed that several parameters controlling management intensity (gCn , hRx , tRx , dH) also modulated the proportion of dead trees among timber. Reduced harvesting diameter (dH ; Figure S12-a), increased harvesting (hRx ; Figure S12-a) and thinning (tRx ; Figure S12-d) intensities reduced the proportion of declassified products, either because they increased the potential cutting quantities and thus the proportion of living trees over harvest, or by reducing stand stocking, large trees density, and thus the competition-induced mortality. The combination of high thinning intensity and high thinning diameter focused the thinning operations on medium trees and also reduced competition-induced mortality (Figure S12-d). On the contrary, preserving more large trees (nbT ; Figure S12-c) and/or increasing the harvesting diameter (Figure S12-b) increased the proportion of declassified volume by favoring the occurrence of large dead trees. Due to strong interactions with $dwpH$ (Figure S12-b and c), the influence of the dH and nbT parameters was in fact effective only for moderate to high values of $dwpH$, i.e. if the large dead trees favored by those parameters were actually cut by the algorithm. High values for minimum cutting quantity also decreased the proportion of declassified products by avoiding the minimal cutting amount to be reached with dead trees only (Figure S12-f).

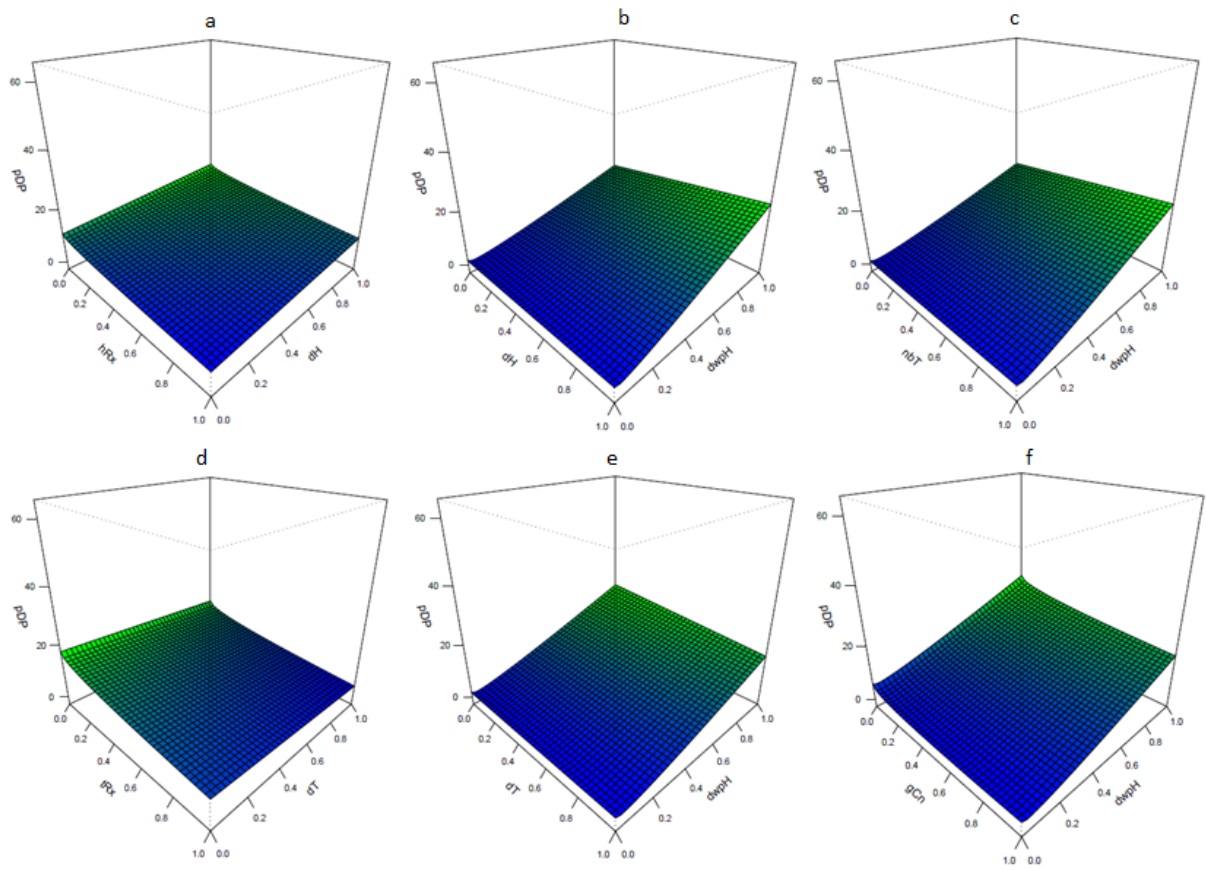


Figure S12. Response surfaces for the proportion of declassified products (% dead wood volume over total harvest)

Appendix E – Comparison of both sensitivity analysis techniques

The comparison of the relative influence of the different factors assessed by both SA methods revealed that the ranking obtained for each output variable were consistent (cf. Manuscript, see Table 2 for the factor ranking based on Morris' indices, and Table 3 the one based on SRC indices estimated with the metamodels). The global rankings were also consistent, as seen in Table S3.

Although we often observed different ranks, the ranking pattern and degree of influence of factors were quite similar. We also noticed that strongly influential factors have been detected in the right order by the Morris' method for most output variables. However, this comparison also revealed that Morris under-estimated the influence of some input factors like the number of preserved large trees (*nbT*), which had a strong positive effect on diameter diversity (GiniG) and a moderate one on stand stocking (G) and composition (MixR), dead wood diversity (DWDI) and the proportion of declassified products (% Decl. Prod). Initial state factors – and especially stand structure (*IS_F2*) – also had a higher influence on output variables in the metamodels than in the first SA, both due to principal or interaction effects. On the contrary, the Morris' method tended to overestimate the influence of the parameters controlling the seed rain (*grpSA1*), the cutting aggregation area (*aaM*), and the standard and maximum quantities (*gCs* and *gCx*).

<i>Ranking based on Morris' sensitivity indices</i>			<i>Ranking based on SRC from metamodels</i>		
Factors	Rank sums	Global order	Factors	Rank sums	Global order
grpGA	21	1	grpGA	35	1
aaM	31	2	tRx	37	2
tRx	33	3	aaM	48	3
dH	43	4	dH	48	3
grpSA1	45	5	hRx	54	5
hRx	52	6	IS_F3	56	6
dwpH	72	7	grpSA1	61	7
IS_F3	74	8	nbT	66	8
gCs	79	9	IS_F2	69	9
gCx	79	9	dT	70	10
dT	80	11	IS_F1	79	11
gCn	96	12	dwpH	81	12
nbT	97	13	sWP	91	13
sWP	98	14	gCn	92	14
mrC	103	15	gCs	94	15
IS_F1	104	16	mrC	119	16
IS_F2	114	17	gCx	124	17

Table S3. Comparison of factors ranking obtained for the two SA.

This figure compares the global factor orders obtained for both sensitivity analyses. For the first SA (Step 1, on the left), ranks were deduced from decreasing values of the sensitivity index proposed by Ciric et al. (2012) and considering both Morris indices (μ^* and σ). For the second SA (Step 2, on the right), the ranks were based on absolute values of standard regression coefficients (SRC) estimated with the different metamodels.

IV. Discussion – Conclusion

Cette approche a tout d'abord permis de détecter les facteurs sylvicoles influents pour les différents leviers d'intensification, d'agrégation spatiale des prélèvements, ou de préservation de la biodiversité. Elle a également permis d'analyser en détail le signe et la forme de leurs effets sur les différents indicateurs étudiés, ainsi que les interactions entre facteurs.

Les résultats de cette étude confirment notamment la forte influence des facteurs sylvicoles étudiés au Chapitre 2. Elle a en effet confirmé l'effet positif de l'agrégation spatiale des prélèvements sur la diversité structurale et sur la proportion d'épicéa dans le peuplement. L'effet sur la composition semble toutefois fortement influencé par l'état initial du peuplement, avec un effet plus marqué sur les peuplements dominés par l'épicéa. Cette étude a surtout révélé l'influence – parfois forte – de l'agrégation des trouées sur les indicateurs de biodiversité, avec notamment un effet négatif sur la diversité spécifique des strates arborée et herbacée. Si, dans le premier cas, l'effet négatif est imputé à la forte dominance de l'épicéa en cas de gestion par trouées, l'effet négatif sur la végétation de sous-bois semble être le résultat de la combinaison de plusieurs effets (Zilliox et Gosselin 2013) : effet négatif de l'ouverture du couvert sur les herbacées sciaphiles (« *tolerant species* ») ; effet négatif de l'abondance de jeunes arbres sur les herbacées intermédiaires (« *mid-tolerant species* ») ; et effet positif de l'ouverture du couvert sur les héliophiles (« *intolerant species* »), malgré un effet négatif de l'abondance d'épicéa.

Nous avons toutefois pu remarquer que l'effet négatif des trouées sur la biodiversité semble fortement lié à la forte dynamique de régénération de l'épicéa simulée par le modèle, cet effet étant réduit lorsque le niveau de régénération est plus faible. L'effet négatif est au contraire renforcé lorsque le peuplement est initialement déjà dominé par l'épicéa, à cause de sa dominance dans le peuplement adulte mais également dans la régénération qui s'installe progressivement. On pourrait donc s'attendre à avoir des résultats différents en renouvelant l'expérience avec d'autres jeux de paramètres démographiques – tout en continuant à contrôler l'état initial. À cette fin, les travaux de recalibration du modèle Samsara2 (cf. Chapitre 1) devraient permettre d'avoir une meilleure estimation des gammes de variations des paramètres de régénération (et de croissance) et des combinaisons de paramètres « réalistes » de ces paramètres.

Cette étude a également confirmé la forte influence du paramètre contrôlant l'intensité de récolte (hRx), bien qu'elle semble finalement moins forte que celle du diamètre d'exploitabilité (dH). Ces deux leviers d'intensification (réduction de dH , augmentation de hRx) auraient également tendance à se renforcer mutuellement (interactions), et leur combinaison aurait un fort effet négatif sur

la diversité structurale du peuplement – en particulier la densité de très gros bois – et sur plusieurs indicateurs de biodiversité : diversité du bois mort, de la strate herbacée et de la strate arborée. Cette étude semble également confirmer l'effet de l'intensification sur la production de bois détecté au Chapitre 2, à savoir un fort effet positif à court terme, mais non durable et devenant même négatif à long terme.

Néanmoins, l'étude simultanée des différents facteurs utilisables comme leviers d'intensification de la gestion a révélé la forte influence des facteurs sylvicoles contrôlant l'intensité d'éclaircie (dT et tRx), dont le signe des effets est similaire aux facteurs contrôlant l'intensité de récolte (dH et hRx) – à quelques exceptions près –, mais avec un effet parfois plus fort, notamment en ce qui concerne les effets négatifs sur le stock, la diversité du bois mort et la diversité spécifique de la strate herbacée.

Cette approche a enfin révélé l'efficacité de certains facteurs sylvicoles comme leviers de préservation de la biodiversité, en particulier la rétention de gros bois (augmentation du paramètre nbT) et de bois mort (diminution du paramètre $dwpH$), qui peuvent compenser – voire moduler (interactions) – les effets négatifs des leviers d'intensification et d'agrégation des prélèvements. En révélant la forte influence du facteur contrôlant la récolte prioritaire de l'espèce majoritaire (sWP), elle a également montré l'importance du contrôle actif du mélange par la sylviculture. En effet, en plus de limiter la dominance de l'épicéa sous certains scénarii de gestion (gestion par trouées et/ou dynamique), ce facteur permet également de limiter les effets négatifs de ces deux leviers sur la fois pour la diversité des essences et de la strate herbacée, en particulier lorsque le peuplement initial est dominé par l'épicéa. Ces résultats semblent toutefois fortement liés au modèle de régénération, dont la tendance à simuler une forte régénération de l'épicéa a été détectée au Chapitre 1. Il serait enfin intéressant de vérifier l'efficacité de ce facteur pour la gestion de mélanges à plus de deux espèces.

Pour finir, bien que des compromis ou synergies aient été détectés entre indicateurs de services écosystémiques, cette approche n'a pas réellement permis de les analyser. De plus, si l'étude des surfaces de réponse peut permettre de visualiser les gammes de gestion favorables pour un couple de facteurs donnés, il est encore difficile, à ce stade, d'identifier les scénarii de gestion (combinaisons de modalités des facteurs sylvicoles) permettant de concilier production et biodiversité. Enfin, même si cette approche reste faisable pour un indicateur donné – en se concentrant sur les principaux facteurs influents –, la détermination des scénarii de gestion favorables à un ensemble d'indicateurs, i.e. assurant à la fois la durabilité de la gestion (maintien structure irrégulière et mélange) et un bon compromis production-biodiversité – pour l'ensemble des indicateurs de SE étudiés –, nécessite la mise en place d'approches dédiées et l'utilisation de méthodes adaptées à ces questions, fondées sur les techniques d'analyse multicritères. Ces questions seront discutées de manière plus approfondie dans la discussion générale de la thèse, où les différentes pistes explorées seront présentées.

CHAPITRE 5 – Discussion générale

I. Bilan : une démarche complète d'expérimentation sylvicole par simulation

1. Développement et évaluation des outils de modélisation

Comme nous l'avons vu tout au long de ces quatre chapitres, le travail de thèse a en premier lieu consisté à développer et évaluer les outils nécessaires à la mise en place d'une démarche d'expérimentation sylvicole par simulation.

L'étude s'est appuyée sur Samsara2, un modèle de dynamique forestière pour les sapinières-pessières irrégulières de montagne. Il s'inscrit dans la lignée des modèles développés depuis quelques années à Irstea – modèles Mountain et Samsara – (Cordonnier et al. 2008; Courbaud 1997, 2004; Courbaud et al. 2003; Courbaud et al. 2001), est issu en partie du travail de thèse de Ghislain Vieilledent (Vieilledent 2009). Il était toutefois nécessaire, avant d'utiliser ce modèle comme support à l'expérimentation, de procéder à son évaluation, afin de vérifier que l'agrégation des différents processus de la dynamique forestière (croissance, mortalité, régénération), modélisés à l'échelle de l'individu (arbre), aboutit bien à un comportement global cohérent à l'échelle du peuplement, y compris sur des simulations de long terme. Commencé dès le début de la thèse, ce travail d'évaluation, couplant analyse de sensibilité du modèle et évaluations qualitative et quantitative de ses prédictions, a abouti à plusieurs améliorations successives du modèle Samsara2, jusqu'à la version présentée dans Courbaud et al. (in prep). Du modèle issu de la thèse de Ghislain Vieilledent, ne subsistent finalement aujourd'hui que le modèle de croissance et les relations allométriques (diamètre - hauteur - houppier).

En menant les travaux d'évaluation et d'analyse de sensibilité, cette thèse a ainsi contribué à une meilleure connaissance du fonctionnement du modèle, de ses potentialités et de ses limites. Elle a notamment permis de détecter et quantifier les biais de prédiction du modèle, qui se sont avérés plutôt faibles pour l'ensemble des indicateurs de structure et composition du peuplement, à l'exception de la densité et composition de la régénération. Elle a ainsi révélé la tendance du modèle à surestimer la densité de perches d'épicéa, et donc la proportion d'épicéa dans les perches et le peuplement adulte, en particulier en cas de gestion par trouées. Elle a enfin révélé la forte sensibilité des prédictions du modèle aux incertitudes sur les valeurs de certains paramètres de croissance et régénération, guidant ainsi le choix des

paramètres à recalibrer en priorité dans le cadre de l'amélioration du modèle (Lagarrigues et al. submitted).

Cette « évaluation » (cf. Chapitre 1.1 ; Courbaud et al. (in prep)) a pu se faire grâce au développement d'un algorithme de coupe capable de reconstituer la distribution en diamètres des prélèvements à partir des données historiques de gestion (nombre de tiges et volume prélevés par an). Après sa validation sur un jeu de données indépendant (cf. Chapitre 1.2 ; Lafond et al. (2012b)), cet algorithme a pu être utilisé pour reproduire la gestion lors des simulations rétrospectives nécessaires aux étapes d'évaluation quantitative, d'analyse de sensibilité et de recalibration (Courbaud et al. in prep; Lagarrigues et al. submitted).

Ensuite, la formalisation des règles de gestion en futaie irrégulière sous forme d'un second algorithme de sylviculture (Chapitre 2) a rendu possible l'étude des effets de variations des paramètres sylvicoles sur un ensemble d'indicateurs de structure, composition et services. La capacité de cet algorithme à simuler la gestion en futaie irrégulière de manière cohérente, et en particulier à contrôler l'intensité et l'agrégation spatiale des prélèvements, a été vérifiée dans une première série d'expériences par simulation (Lafond et al. 2014).

Bien que ces premières expérimentations sylvicoles n'aient porté que sur la production de bois, l'implémentation ultérieure des modèles de bois mort (Chapitre 3, modèle adapté depuis (2008)) et richesse spécifique de la strate herbacée (étude de Zilliox et Gosselin (2013)) a permis d'ajouter une nouvelle dimension à l'étude avec l'intégration d'indicateurs de biodiversité. Il est alors devenu possible, d'une part d'étudier les effets des leviers d'intensification et d'agrégation spatiale des prélèvements sur la biodiversité, et d'autre part de mesurer l'impact –et d'une certaine manière l'efficacité – de leviers de gestion visant à préserver les éléments structurels favorables à la biodiversité, comme le bois mort, les très gros bois et le mélange des essences.

2. Perspectives d'amélioration des outils

2.1. Améliorations du modèle Samsara2

La méthode de recalibration par ABC (Lagarrigues et al. submitted) ouvre de nouvelles perspectives pour l'amélioration du modèle Samsara2. Elle permet d'une part de mieux approcher la gamme de variation des paramètres de croissance et de régénération, pour un site et donc des conditions environnementales données. Elle permet surtout de recalibrer le modèle sur d'autres sites (voir par exemple la recalibration pour le Jura effectuée dans Lagarrigues et al. (submitted)) et donc de pouvoir explorer la réponse des SE à la gestion dans d'autres conditions environnementales. En répétant cette approche sur un grand nombre de sites et conditions environnementales (thèse de Guillaume Lagarrigues), elle vise enfin à rendre possible l'étude du lien entre les valeurs des paramètres démographiques et les variables climatiques (ex. températures, précipitations), édaphiques (ex. pH, type de sol, C/N) ou topographiques (ex. altitude, exposition, pente). À terme, cette approche devrait permettre d'intégrer directement ces variables environnementales comme paramètres d'entrée du modèle, corrigeant ainsi la principale limite du modèle Samsara2. Cela permettra enfin de conduire les simulations pour des conditions environnementales variées ou bien sous forçage climatique, permettant ainsi d'intégrer la composantes « changements climatiques » aux expériences par simulation.

2.2. Intégration de nouveaux modèles et indicateurs de SE

En plus des indicateurs de biodiversité déjà utilisés dans cette étude, les travaux de simulations en cours dans le cadre du projet ARANGE ont nécessité l'intégration d'indicateurs de biodiversité supplémentaires : indicateur de diversité structurale intégrant diamètre et hauteur des arbres ; indicateur de qualité de l'habitat pour l'avifaune, fondé sur des critères de fermeture du couvert, de composition du peuplement, de densité de gros bois, d'abondance de bois mort debout, et de temps écoulé depuis la dernière coupe. Ils ont également requis l'intégration d'autres modèles et indicateurs de SE : stockage de carbone, indiquant les quantités de carbone présents dans la biomasse aérienne et souterraine, ainsi que dans le bois mort ; bois énergie, estimé via la biomasse aérienne du peuplement ; et protection contre les risques naturels, déduite de la structure et topographie du peuplement grâce à l'utilisation de modèles de protection contre les chutes de blocs, avalanches, érosion et glissements de terrain. L'ensemble de ces indicateurs ont été implémentés dans Samsara2 pendant la thèse, à l'exception des indicateurs de

protection, qui sont calculés *a posteriori* par les différents modèles à partir des sorties du modèle Samsara2. Bien que non intégrés à la thèse, l'analyse de l'ensemble de ces indicateurs est prévue dans le cadre du projet ARANGE.

De plus, les travaux en cours sur le développement et l'implémentation d'un modèle de prédiction du nombre et de la diversité des dendro-micro-habitats (Stage de Master 2 et projet de thèse de Cyrille Pupin) fournissent de nouvelles perspectives intéressantes en termes d'amélioration des indicateurs de biodiversité. La prise de conscience de l'importance des dendro-micro-habitats pour la biodiversité (Larrieu et al. 2013; Larrieu et al. 2012; Michel et Winter 2009; Regnery et al. 2013b; Winter et Möller 2008) et le lien établi entre le diamètre des arbres et la densité et/ou diversité des dendro-micro-habitats portés par arbre (Fan et al. 2003; Larrieu et Cabanettes 2012; Larrieu et al. 2013; Vuidot et al. 2011) nous avait en effet amenés à considérer dans un premier temps la densité de très gros bois comme indicateur indirect de la présence de dendro-micro-habitats dans le peuplement. Grâce à ces travaux, il sera désormais possible de connaître directement la densité d'arbres porteurs de dendro-micro-habitats, ainsi que la densité et la diversité des dendro-micro-habitats à l'échelle du peuplement. Mais cette évolution apporte également de nouvelles perspectives en termes de sélection individuelle des arbres par l'algorithme et de mesures de conservation de la biodiversité (voir ci-dessous).



Photo 5: Pré-marquage (pour préservation) d'un arbre porteur de dendro-micro-habitats (trous de pic et écoulements de résine).
Source : Photo personnelle, forêt de La Table, Isère.

2.3. Améliorations de l'algorithme

En effet, parmi les pistes d'amélioration de l'algorithme de sylviculture évoquées au Chapitre 2, les améliorations principales concernent la manière dont est modélisée la rétention des très gros bois. Elle pourrait tout d'abord être améliorée en marquant individuellement les arbres préservés (avec leur identifiant), plutôt que de conserver les *nbT* plus gros arbres à un moment donné, puis en maintenant cette protection après la mort de l'arbre et en évitant ainsi qu'il ne soit prélevé. Cette modification pourrait ainsi renforcer l'effet de la rétention de gros bois sur la diversité du bois mort et notamment sur la densité de gros bois morts debout, dont la conservation est en enjeu fort de gestion.

Mais cette rétention d'arbres jugés *a priori* favorables à la biodiversité pourrait surtout être améliorée par l'intégration de l'information sur les dendro-micro-habitats portés par arbre. La sylviculture considère en effet les dendro-micro-habitats comme des défauts affectant la qualité des arbres, qui sont donc à éliminer lors des éclaircies d'amélioration, réduisant ainsi la densité et/ou diversité des micro-habitats dans les forêts gérées (Larrieu et al. 2012). La prise de conscience de l'importance des dendro-micro-habitats pour la biodiversité (Larrieu et al. 2013; Larrieu et al. 2012; Michel et Winter 2009; Regnery et al. 2013b; Winter et Möller 2008) a toutefois abouti à l'élaboration de recommandations de gestion visant à préserver ces attributs favorables à la biodiversité, comme la conservation de deux gros bois vivants et un arbre mort par hectare. Le choix des arbres à préserver doit également tenir compte, si possible, de la densité et diversité de micro-habitats qu'ils portent.

On pourrait donc envisager d'améliorer l'algorithme de sylviculture en intégrant l'information sur la présence de micro-habitats dans la sélection individuelle des arbres, en ciblant par défaut les arbres porteurs de micro-habitats dans les opérations d'éclaircies, mais en conservant au contraire les gros bois porteurs de micro-habitats, et en ciblant en priorité ceux présentant une densité et/ou une diversité de micro-habitats importantes, voire des micro-habitats rares ou essentiels pour la biodiversité (comme les cavités).

Une autre piste d'amélioration de l'algorithme porte sur le prélèvement des rémanents d'exploitation pour le bois énergie. Les rémanents d'exploitation sont actuellement laissés sur place et intégrés au compartiment « débris fins » du module de bois mort, pour un volume moyen de l'ordre de 20 m³/ha. On pourrait ainsi ajouter une option à l'algorithme permettant de prélever ces rémanents et de les considérer comme des produits à part.

On pourrait également envisager que le prélèvement de bois mort, puisqu'il conduit à récolter du bois de qualité moindre (produits déclassés), se fasse en partie à des fins énergétiques, en particulier en ce

qui concerne le bois mort depuis plus d'un an. La récolte de bois mort a toutefois des répercussions non négligeables sur la biodiversité et il faudrait veiller à préserver au moins une partie des arbres morts. Il y a donc une amélioration à effectuer en ce qui concerne le choix des arbres morts prélevés par l'algorithme, qui devrait considérer à la fois leur diamètre, le temps écoulé depuis leur mort, ainsi que la densité, diversité ou présence de micro-habitats rares ou importants.



Photo 6: Bois mort à dendro-micro-habitats.

Source : Photo personnelle.



Photo 7: Rémanents d'exploitation.

Source : Photo personnelle.

3. Intérêt et limites des approches testées pour l'étude de la réponse des services écosystémiques à la gestion

En plus de vérifier le bon fonctionnement de l'algorithme et la cohérence globale du système de simulation mis en place, la première série d'expériences par simulation (Chapitre 2) a permis d'étudier l'effet de deux mesures envisagées dans le cadre de l'adaptation des peuplements aux changements climatiques³⁶ (Lafond et al. 2014) : l'intensification de récolte des bois mûrs, visant à limiter leur exposition aux perturbations naturelles et ainsi réduire la vulnérabilité des forêts ; et la gestion par trouées, sous l'hypothèse qu'elles favorisent l'hétérogénéité et donc la résilience des peuplements. Bien que confirmant l'intérêt de ces deux paramètres comme levier de dynamisation de la gestion et de contrôle de l'agrégation spatiale des prélèvements, cette étude avait rencontré un certain nombre de limites. Mis à part l'absence d'indicateurs de biodiversité dans cette première approche, la nécessité de restreindre le nombre de facteurs à tester nous avait amené à choisir *a priori* le paramètre contrôlant l'intensité de récolte comme levier d'intensification. Or l'analyse de sensibilité présentée au Chapitre 4 nous a par la suite révélé que ce paramètre, bien qu'influent, était en réalité moins influent que le diamètre d'exploitabilité. Cette même analyse de sensibilité a également souligné l'importance des interactions entre paramètres, et notamment entre le diamètre d'exploitabilité et l'intensité de récolte, dont l'action combinée (diamètre faible et récolte importante) constitue un important levier de déstockage, quoique moins influent que l'intensité d'éclaircie. On comprend dès lors qu'il est délicat de définir un plan d'expérience *a priori*, sans posséder au moins une certaine compréhension des effets des différents paramètres et de leurs interactions.

Étudier l'impact de variations simultanées de l'ensemble des paramètres de l'algorithme, comme autant de leviers de contrôle et de modulation de la gestion en futaie irrégulière, nécessite donc la mise en place de plans d'expériences très ambitieux, en particulier si l'on souhaite également étudier les interactions avec la démographie et l'état initial du peuplement. La simulation de plans complets testant l'ensemble des combinaisons des paramètres d'entrée étant difficilement envisageable ici, compte tenu du coût élevé des simulations en temps de calcul (~20-30 minutes pour une simulation de 150 ans sur 4ha), il s'est rapidement avéré nécessaire de mettre à profit les possibilités offertes par les techniques d'analyse de sensibilité.

³⁶ Travail initialement présenté à la conférence internationale IUFRO « *Tackling climate change: the contribution of scientific knowledge* » (Tours, 2012) sous la forme d'un poster puis publié dans le numéro spécial de *Annals of Forest Sciences* dédié à la conférence.

L'étude présentée au Chapitre 4 a ainsi permis de constater l'intérêt de ces approches à différents niveaux. Tout d'abord, en permettant de détecter les paramètres influents, ces techniques ont permis de recentrer l'analyse sur les principaux facteurs sylvicoles, démographiques et « état initial », les paramètres peu (en tous cas « moins ») influents étant fixés à leur valeur par défaut. Cette approche a ensuite permis de mieux étudier l'effet des différents facteurs – seuls ou en interaction – sur un ensemble de variables de sortie (indicateurs). L'établissement de la fonction de réponse de chaque indicateur de SE aux principaux facteurs influents, et l'analyse des surfaces de réponse associées, a ensuite permis d'analyser finement les effets combinés des différents leviers de gestion et leur interaction avec la démographie et les caractéristiques initiales du peuplement.

Mais cette approche a également révélé certaines limites de ces approches, notamment en ce qui concerne l'ampleur des plans d'expérience et des résultats à analyser, en particulier si on s'attache à interpréter les interactions entre facteurs et à intégrer une dimension temporelle. Enfin, les résultats obtenus par ce type d'approche sont difficiles à transférer, notamment auprès des gestionnaires, qui sont plus habitués aux plans d'expériences classiques comparant quelques modalités avec un suivi temporel détaillé. Enfin, bien qu'ayant permis de détecter l'existence de compromis entre indicateurs de SE, grâce à l'étude des corrélations entre indicateurs et de leur réponse aux différents leviers de gestion, cette approche n'a toutefois pas permis de réellement les analyser. Or l'étude approfondie de ces compromis, et en particulier est nécessaire à la bonne compréhension de la réponse des SE à la gestion. Les pistes méthodologiques actuellement envisagées pour l'étude des compromis sont décrites et discutées en partie IV.

II. Réponse des SE à la gestion : synthèse et discussion des principaux résultats

1. Sensibilité des SE à la gestion

L'approche par analyse de sensibilité a révélé la forte sensibilité de la plupart des indicateurs étudiés (SE, structure ou composition) aux différents leviers de gestion en futaie irrégulière : (i) contrôle de la structure spatiale des prélèvements, (ii) intensité de gestion, et (iii) mesures de préservation de la biodiversité. Elle a également permis de détecter les paramètres sylvicoles influents, et donc d'identifier les facteurs sylvicoles à considérer pour chaque levier, à savoir respectivement : (i) la taille (maximale) des agrégats d'arbres prélevés, (ii) les paramètres contrôlant l'intensité de récolte (diamètre d'exploitabilité et proportion maximale de bois mûrs prélevés par passage) et l'intensité d'éclaircie (diamètre d'éclaircie et proportion maximale de bois à éclaircir), (iii) contrôle du mélange, nombre de (plus) gros bois et proportion de bois mort à préserver. Ces différents facteurs sylvicoles apparaissent donc comme autant de leviers de contrôle de la structure, de la composition et des services écosystémiques rendus par les peuplements forestiers. Ils doivent ainsi permettre, en les combinant astucieusement, de concilier production de bois et préservation de la biodiversité à l'échelle du peuplement. Notre étude s'est attachée à mieux comprendre l'effet de ces différents leviers et à identifier les situations de compensation entre leviers.

2. Effets de la dynamisation de la gestion

Un des principaux objectifs de la thèse était d'étudier l'impact à long terme de la dynamisation de la gestion sur la structure et la composition des peuplements, ainsi que sur leur capacité de production de bois et la préservation de la biodiversité. Cette volonté de dynamiser la gestion se rattache à l'évolution du contexte forestier, avec une baisse de la demande industrielle pour les bois de diamètre supérieur à 50-55cm, une volonté de décapitaliser les peuplements jugés trop denses (dès 35 m²/ha) et posant des problèmes de régénération, et comme mesure d'adaptation aux changements climatiques, en limitant le stock et la durée d'exposition aux perturbations naturelles. Bien qu'interprétée *a priori* comme une réduction du diamètre d'exploitabilité et une intensification de la récolte de bois mûrs (de diamètre

supérieur au diamètre d'exploitabilité), nous avons également pu constater l'influence de l'intensité d'éclaircie comme levier de déstockage efficace du peuplement. Les principales craintes associées à cette dynamisation de la gestion sont une déstabilisation de la structure du peuplement, liée à la disparition des très gros bois, à une densité plus réduite de gros bois, et une accumulation de petits bois et bois moyens entraînant une perte de la structure jardinée et un basculement vers un système de cohortes. La modification de la composition, avec une augmentation des essences de lumière (ici l'épicéa ; *Picea abies*) était également attendue mais semblait a priori moins problématique, voire favorable dans un contexte de régénération envahissante du sapin (*Abies alba*).

Les expérimentations menées par simulation dans le cadre de cette thèse ont confirmé une partie de ces craintes, avec un effet négatif de l'ensemble des facteurs sylvicoles impliqués dans cette « intensification » sur la diversité structurale du peuplement et la densité de très gros bois vivants, ainsi que sur la quantité et qualité (diversité) du bois mort, en particulier la densité de gros bois morts debout. L'effet de la dynamisation sur la production de bois semble également assez complexe, avec un effet positif fort à court et moyen terme (50 ans), mais non durable dans le temps et au contraire suivi par une perte de production aboutissant à un effet global négatif (ou du moins nul) à long terme. Mieux comprendre cet effet nécessiterait d'analyser plus en détail les séries temporelles, notamment pour analyser la régularité des coupes, ce qui n'est toutefois faisable que pour un nombre réduit de simulations (donc de scénarii de gestion). Il faudrait ainsi sélectionner un nombre restreint de scénarii jugés représentatifs afin d'analyser plus en détail les conséquences de la dynamisation de la gestion sur la production de bois et la biodiversité.

L'effet sur la composition semble plus sujet à débat car fortement dépendant du modèle de régénération utilisé. L'absence d'effet dans la première expérience de simulation (Chapitre 2.1 ; (Lafond et al. 2014)), lié à la faible régénération de l'épicéa simulée par la précédente version du modèle, a finalement été remplacé par un effet positif, mais peu marqué, de l'intensité de récolte sur la proportion d'épicéa (Chapitre 2.2), effet également retrouvé dans les expérimentations suivantes (Chapitre 4). Cet effet peut conduire dans certaines situations à une réduction de la diversité spécifique arborée en raison de la dominance de l'épicéa. La modification de la structure et de la composition du peuplement aurait également un effet négatif sur la diversité de la strate herbacée, du fait de la réduction de la RS des herbacées sciaphiles et intermédiaires, et ce malgré l'effet positif sur la RS des héliophiles. Enfin, l'effet de la dynamisation sur la composition et la diversité spécifique des strates herbacée et arborée semblerait plus marqué lorsque que couplé avec l'agrégation des prélèvements (petites trouées), et d'autant plus fort que le peuplement est initialement dominé par l'épicéa.

3. Effets de la gestion par trouées

La gestion par trouée a été intégrée à l'étude pour son intérêt potentiel comme levier de gestion favorable à la diversité structurale, à la régénération de l'épicéa et à la diversité spécifique de la strate arborée grâce à un meilleur maintien du mélange, mais également à la diversité spécifique de la strate herbacée. Le paramètre contrôlant l'agrégation spatiale des prélèvements (taille des trouées) s'est finalement avéré être le plus influent des facteurs sylvicoles testés.

L'effet positif de la gestion par petites trouées (de 500 à 2500 ou 5000 m² selon l'étude) sur la régénération et la diversité de la structure spatiale et horizontale (diversité des diamètres) ont été mis en évidence dans la première expérimentation (Chapitre 2 ; (Lafond et al. 2014)), puis confirmés par l'analyse de sensibilité menée au Chapitre 4. La gestion par trouées constitue donc un levier important de diversification structurale du peuplement, jugée favorable à la résilience du peuplement (Cordonnier et al. 2008). L'effet sur la biodiversité est plus complexe car, bien que l'analyse de sensibilité ait révélé un effet positif (bien que faible) sur les indicateurs de biodiversité liés à la structure du peuplement, comme la densité de très gros bois vivants et de gros bois morts, la réponse des composantes de biodiversité liées à la composition et la strate herbacée est moins favorable.

Du fait de son fort effet sur la structure du peuplement, le paramètre contrôlant l'agrégation spatiale des prélèvements (taille des trouées) régule en effet la transmission de la lumière dans le peuplement et modifie ainsi la composition du peuplement et de la strate herbacée en favorisant les espèces de lumière (épicéa et herbacées héliophiles). Comme pour la dynamisation de la gestion, l'effet de l'agrégation des prélèvements est également sensible à la modélisation de la régénération, comme l'a montré l'absence d'effet des trouées sur la régénération et le maintien de l'épicéa dans la première expérimentation de gestion (réalisée avec la version précédente du modèle ; cf. Chapitre 2), tandis que les expériences ultérieures (y compris l'évaluation qualitative du modèle présentée dans le Chapitre 1) ont au contraire révélé un effet positif. Bien que l'effet positif des trouées sur la régénération de l'épicéa et son maintien en mélange avec le sapin soit *a priori* considéré comme favorable, compte tenu de la dynamique plutôt envahissante du sapin dans le contexte écologique de l'étude³⁷, nous avons vu que cette tendance peut également être néfaste sur l'équilibre du mélange (et donc la diversité spécifique des arbres) si l'épicéa est initialement bien représenté, voire dominant.

Enfin, bien que favorable à la diversité des herbacées héliophiles, les trouées auraient un effet globalement négatif sur la diversité spécifique de la strate herbacée à cause de la diminution de la richesse

³⁷ Peuplements en exposition Nord de l'étage montagnard des Alpes françaises du Nord.

spécifique des herbacées sciaphiles et intermédiaires. L'effet déstockant des trouées serait ainsi responsable de la diminution de la RS des sciaphiles (par réduction du couvert), tandis que l'effet sur les intermédiaires pourrait être lié à la structure du peuplement et à l'abondance de régénération (densité élevée de petits bois ayant un effet négatif sur ce groupe). La composition du peuplement influencerait quant-à-elle la RS des herbacées héliophiles, avec un effet négatif de la dominance de l'épicéa qui tendrait à limiter l'effet positif des trouées sur ce groupe.

L'effet négatif des trouées sur la diversité spécifique des strates arborée (forte dominance de l'épicéa) et herbacée serait donc en partie imputable à la forte régénération d'épicéa simulée par le modèle, en particulier dans les trouées (Chapitre 1 ; (Courbaud et al. in prep)).

4. Efficacité des mesures de préservation de la biodiversité ?

Différents leviers de conservation de la biodiversité ont été prévus dans l'algorithme de sylviculture, à savoir la rétention de très gros bois (contrôlant la préservation des *nbT* plus gros arbres du peuplement), la rétention de bois mort (*dwpH*, proportion maximale de bois mort à récolter, par rapport au volume total de bois mort), la préservation de l'espèce minoritaire (*mrC*, seuil minimal de présence de l'essence pour autoriser son prélèvement) et l'importance accordée à l'espèce lors de la sélection individuelle des arbres (*sWP*, importance accordée à la « pondération espèce »). Si ces facteurs sylvicoles n'ont pas été testés dans la première expérimentation par simulation, c'est avant tout par souci de simplicité, afin de limiter le nombre de facteurs testés pour cette première approche et de pouvoir analyser l'effet de la dynamisation et des trouées sans contrôle supplémentaire de la structure et composition du peuplement. C'est également lié au fait que l'implémentation des indicateurs de biodiversité n'était pas terminée au moment de l'étude (implémentation incomplète du modèle de bois mort et modèles de richesse spécifique).

En plus de vérifier l'effet positif des différents leviers de conservation de la biodiversité sur les compartiments de biodiversité, l'approche par analyse de sensibilité (Chapitre 4) a également permis l'étude combinée des effets de ces leviers et des leviers de dynamisation et d'agrégation spatiale des coupes. Elle a ainsi permis d'évaluer l'efficacité de ces leviers de gestion comme moyen de compenser les effets négatifs de la dynamisation de la gestion sur l'ensemble des indicateurs de biodiversité, ainsi que l'effet négatif des trouées sur la diversité spécifique des strates arborée et herbacée.

Elle a notamment révélé l'efficacité du paramètre de l'algorithme contrôlant le mélange (*sWP*), limitant ainsi à la fois la dominance de l'épicéa dans les scénarios de gestion dynamique et/ou par trouée, mais également les effets négatifs sur la strate herbacée. L'importance du paramètre contrôlant la proportion de bois récolté n'est pas une surprise, mais soulève toutefois la question de la sélection des arbres morts prélevés, qui sont pour l'instant prélevés par ordre décroissant des diamètres (dans les simulations), ce qui explique notamment la forte influence de ce paramètre sur la densité de gros bois mort debout. Il serait ainsi judicieux de revoir la manière dont sont sélectionnés ces arbres, afin de ne pas systématiquement prélever les plus gros bois en premier. Enfin, cette approche a révélé la forte influence du paramètre contrôlant la rétention de gros bois sur un ensemble d'indicateurs autres que l'indicateur visé (densité de très gros bois), en particulier la diversité des diamètres et la diversité du bois mort. La faiblesse de l'effet sur la densité de gros bois morts debout a également révélé une limite de l'implémentation actuelle de cette mesure de gestion, les arbres n'étant plus préservés après leur mort et donc potentiellement récoltables par l'algorithme. Les perspectives d'amélioration de l'algorithme de sylviculture, que nous avons évoquées précédemment devrait corriger ce problème et ainsi améliorer la formalisation de ce levier de gestion.

Bien que ce levier de rétention des gros bois, dans sa forme actuelle, semble efficace pour compenser l'effet négatif de la dynamisation de la gestion, et notamment de la réduction du diamètre d'exploitabilité et de l'augmentation de l'intensité de récolte, les résultats de cette approche tendent à montrer que seul un niveau de conservation élevé permette de réellement maintenir les différents indicateurs à des niveaux équivalents aux modalités de gestion les plus extensives. Or cela impliquerait la conservation d'un nombre de gros bois (de 4 à 6 arbres par hectare) deux à trois fois supérieur aux recommandations actuelles de gestion (2 gros bois par hectare). Il semble toutefois difficile de définir un nombre minimum d'arbres à préserver pour la biodiversité, notamment par manque d'objectif à atteindre en termes de diversité de structure, de densité de gros ou très gros bois vivants ou morts.

En effet, bien que ces informations puissent être déduites de la littérature, et notamment d'observations de forêts primaires ou d'études sur la conservation de la biodiversité, les recommandations tirées de ces travaux sont très variables d'une étude à l'autre, en fonction du contexte écologique et des objectifs de conservation. Nilsson et al. (2002) ont par exemple montré que la densité naturelle de très gros bois vivants (de plus de 70 cm de diamètre) était de l'ordre de 10 à 20 arbres par hectare dans les forêts vierges d'Europe Centrale ou du Sud de la Scandinavie, tandis que les forêts boréales présentent rarement plus d'une vingtaine d'arbres de plus de 40 cm. Les seuils recommandés pour la conservation de la biodiversité dépendent également du taxon considéré, avec des valeurs particulièrement élevés dans le

cas des oiseaux nicheurs. Schreiber et deCalesta (1992) recommandent par exemple la conservation d'un minimum de 14 arbres morts debout de plus de 28 cm (par hectare).

Enfin, même s'il est possible d'utiliser les valeurs tirées de la littérature pour définir des objectifs à atteindre en termes de densité de très gros bois vivants, de gros bois morts debout ou de volume de bois mort, déterminer le ou les scénarii de gestion permettant d'atteindre ces objectifs est une tâche complexe qui ne peut être réalisée manuellement. Il apparaît donc nécessaire de se tourner vers des méthodes dédiées à la sélection de scénarii permettant d'optimiser un certain nombre de critères liés aux différents objectifs de gestion (production de bois, protection de la biodiversité, mais également durabilité de la gestion). Un certain nombre de méthodes d'analyse multicritère existent, et nous verrons dans la suite quelques pistes à explorer pour la sélection de scénarii permettant de concilier production et biodiversité.

III. Vers la sélection de scénarios performants pour la multifonctionnalité des forêts ?

En plus d'étudier les effets des différents leviers de sylviculture des futaies irrégulières sur les services écosystémiques et la durabilité de la structure et de la composition des sapinières-pessières irrégulières des Alpes du Nord françaises, cette thèse avait également pour ambition initiale de déterminer un ensemble de scénarii de gestion permettant de concilier production de bois et préservation de la biodiversité, y compris dans un contexte de dynamisation de la gestion.

1. Effets de la dynamisation et leviers de compensation

Nous avons vu que la "dynamisation" (ou intensification) de la gestion soulève effectivement un certain nombre de questions relatives à la durabilité de la structure et de la composition de ces peuplements hétérogènes de montagne, ainsi qu'au maintien de la biodiversité. Ces effets négatifs peuvent toutefois être compensés – du moins en partie – par des mesures favorisant le contrôle du mélange et le maintien d'attributs importants pour la structure et la biodiversité du peuplement, en particulier la rétention active de très gros bois et de bois mort. Bien que ces mesures soient actuellement appliquées dans bon nombre de forêts, les seuils actuellement recommandés semblent faibles par rapport aux valeurs

jugées favorables dans notre étude (ex. 4 à 6 très gros bois à préserver par hectare contre 2 pour la norme PEFC). Mais encore faut-il, avant de pouvoir élaborer de réelles recommandations de gestion, mieux comprendre le lien entre ces facteurs sylvicoles et les indicateurs étudiés, par exemple en recherchant la densité minimale de très gros bois à conserver pour atteindre une densité cible d'arbres morts debout ou arbres porteurs de micro-habitats. Cela nécessite enfin, et surtout, de mieux comprendre le lien entre ces indicateurs indirects de biodiversité (très gros bois, bois mort) et la biodiversité réelle (RS des organismes saproxyliques, densité d'oiseaux nicheurs).

2. Identification de scénarios de gestion assurant un bon compromis entre services écosystémiques

L'existence de compromis entre production de bois et indicateurs de biodiversité a été confirmée par cette étude, avec notamment une difficulté à concilier production de bois et présence d'attributs structurels favorables à la biodiversité. L'analyse de ces compromis s'est toutefois avérée assez limitée dans cette approche, car reposant essentiellement sur l'analyse des corrélations entre indicateurs, qui peut échouer dans la détection de relations non linéaires entre indicateurs, et le signe de leur réponse aux principaux leviers de gestion, qui peut varier d'un levier à l'autre. Il s'agit désormais de trouver un moyen d'analyser ces compromis plus en profondeur, afin de mieux comprendre quels sont les leviers permettant de moduler les niveaux de SE atteints et d'obtenir le meilleur compromis possible entre production de bois et préservation de la biodiversité.

Bien qu'essentielle pour alimenter la réflexion et la discussion avec les gestionnaires, et pouvant servir de base à l'élaboration de guides de gestion, l'identification de scénarios de gestion assurant un bon compromis entre services écosystémiques s'avère une étape très complexe de la démarche entreprise dans le cadre de cette thèse. Nous avons ainsi pu constater, malgré nos tentatives pour identifier des scénarii de gestion « intéressants », que la sélection des scénarii assurant à la fois la durabilité de l'hétérogénéité du peuplement et des niveaux de production et de biodiversité intéressant est presque impossible compte tenu du nombre de facteurs sylvicoles influents, de leurs interactions – entre eux ou avec la démographie et l'état initial –, et surtout du nombre de critères à considérer pour juger de la performance d'un scénario donné.

IV. Perspectives méthodologiques pour la sélection de scénarii performants et analyse des compromis

1. Développement des méthodes d'analyse multicritère

Avec l'apparition de la notion de « service écosystémique » (SE), les études cherchant à évaluer les effets de la gestion des écosystèmes sur les SE se sont multipliées et complexifiées, passant de l'étude de la fourniture d'un SE unique (en général la production ou le stockage de carbone) à celle de multiples SE. De nombreuses études ont montré que les différents SE étudiés répondent généralement de manière différente à la gestion, menant ainsi à des situations de compromis plutôt que de synergies (Bradford et D'Amato 2012). On retrouve notamment ces compromis entre production de bois et préservation de la biodiversité (Boscolo et Vincent 2003; Duncker et al. 2012; Hynynen et al. 2005; Schwenk et al. 2012; Seidl et al. 2007b), ce qui nécessite parfois des choix difficiles en termes de gestion, notamment lorsque les intérêts humains sont opposés à ceux de conservation de la nature (McShane et al. 2011). Face à ce constat, chercheurs et gestionnaires recherchent des approches leur permettant de tenir compte des différents SE et ont besoin d'outils et de méthodes d'aide à la décision (Marcot et al. 2012). En réponse à ces attentes se développent des méthodes d'analyse multicritère, qui sont de plus en plus utilisées pour répondre à des problèmes de gestion de l'environnement (Castelletti et al. 2010; Groot et al. 2012; Kennedy et al. 2008; Mendoza et Martins 2006) et plus particulièrement des forêts (Ananda et Herath 2009; Diaz-Balteiro et Romero 2008; Jactel et al. 2012; Marcot et al. 2012; Wolfslehner et al. 2012; Wolfslehner et Seidl 2010).

2. Avantages, limites et choix des méthodes d'analyse multicritère

Parmi ces méthodes, certaines se concentrent sur la sélection d'un scénario optimisant les différents critères, par exemple avec une approche de type coûts et bénéfices (Boscolo et Vincent 2003; Seidl et al. 2007b). Ces méthodes ont toutefois l'inconvénient de nécessiter un chiffrage économique des SE, ce qui est faisable pour la production de bois et le carbone mais très complexe pour la biodiversité. Une alternative de plus en plus utilisée consiste à affecter non pas une valeur économique mais une « valeur d'utilité » et une pondération aux différents SE (Figure 21), pour ensuite rechercher le scénario – ou la combinaison de scénarii à l'échelle du paysage – qui permet d'optimiser l'utilité totale.

L'inconvénient principal d'une telle approche repose sur la définition de la pondération attribuée à chaque SE, qui est hautement subjective – car rattachée à la notion de préférence – et affecte fortement les résultats (Schwenk et al. 2012).

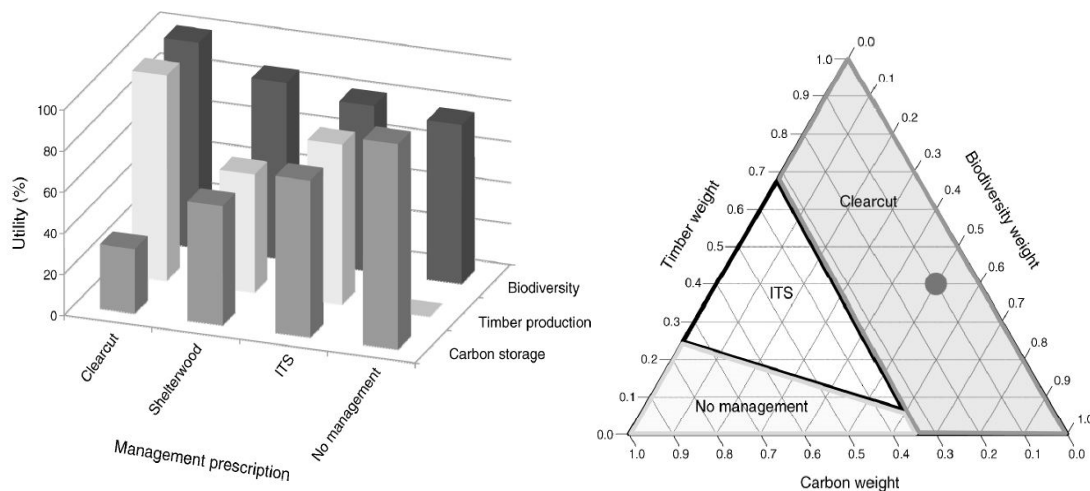


Figure 21 : Exemple d'approche multicritère fréquemment utilisée, d'après Schwenk et al. (2012)

L'étude de (Schwenk et al. 2012) compare quatre modes de gestion différents : futaie régulière avec coupe à blanc et plantation (« *Clearcut* ») ou régénération naturelle (« *Shelterwood* »), futaie irrégulière avec sélection individuelle des tiges (« *ITS* » pour « *Individual Tree Selection* »), et absence de gestion (« *No management* »). Le graphique de gauche présente le niveau d'utilité (en % de l'utilité maximale observée sur l'ensemble des scénarii testés) obtenu avec chaque scénario pour chacun des trois services écosystémiques étudiés (production de bois, biodiversité aviaire et stockage de carbone). Les auteurs ont ensuite affecté une pondération à chaque service et estimé l'utilité totale de chaque scénario grâce à une somme pondérée. Cette approche permet ainsi de le scénario permettant de maximiser l'utilité totale. Le graphique de droite présente le « meilleur scénario » obtenu en fonction des pondérations testées, et illustre ainsi la très grande sensibilité de cette approche aux pondérations affectées à chaque service.

D'autres études s'appuient sur des approches alternatives plus ou moins descriptives, qui présentent l'avantage de ne pas nécessiter d'attribution de valeur ou préférence aux différents SE. Rasche et al. (2013) analysent ainsi les résultats des simulation en les comparant à un état de référence, sans chercher à analyser le compromis entre SE. Afin de détecter les synergies et compromis entre indicateurs, Duncker et al. (2012) utilisent une Analyse en Composantes Principales (ACP) pour identifier les indicateurs répondant de manière identique ou opposée à la gestion. Ils utilisent ensuite une projection sur deux axes pour visualiser l'effet de la gestion sur le compromis entre deux indicateurs (Figure 22). Cette approche est intéressante en première analyse mais ne suffit pas à réellement quantifier le compromis

entre SE, ce que Bradford et D'Amato (2012) proposent de compléter en calculant la distance à la droite reliant les scénarii extrêmes (racine carrée des écarts).

Au-delà de la simple représentation graphique permettant une bonne visualisation des compromis (Kennedy et al. 2008), la méthode des fronts de Pareto permet de détecter, au sein d'un ensemble de scénarii de gestion pour lesquels on a déterminé le score pour deux critères – ou plus –, les scénarii les plus performants pour différents niveaux de ces critères (Figure 23). Dans cet exemple de Groot et al. (2012), les scénarii notés 0 (bleu) étant à la fois plus performants que le scénario actuel (rouge) pour les deux critères et localement optimaux, ce sont vers eux que devrait se tourner le gestionnaire (ici d'une ferme) s'il cherche à améliorer les performances du système géré.

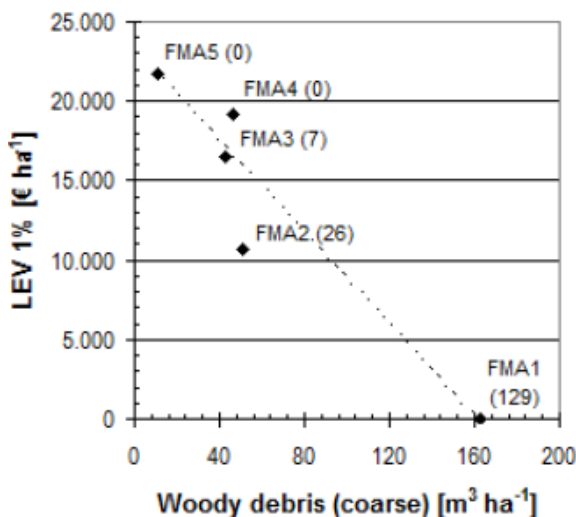


Figure 22: Détection du compromis entre production et biodiversité, d'après Duncker et al. (2012)

Cette figure compare les niveaux de SE obtenus pour différents scénarii (FMA, « *Forests Management Alternatives* »). La production est estimée par la valeur économique de la forêt (LED, « *Land Expectation Value* ») – à un taux d'intérêt de 1%. La biodiversité est indirectement indiquée par le volume de bois mort grossier, et le nombre de pièces de bois mort (entre parenthèses).

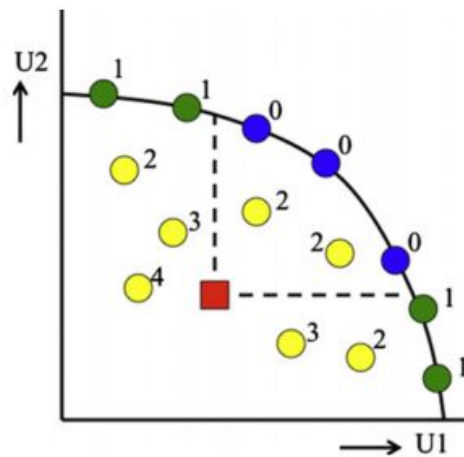


Figure 23 : Visualisation et analyse des compromis entre critères avec les fronts de Pareto.

D'après Groot et al. (2012), cette figure illustre la méthode de définition des scénarii non dominés (bleu et vert), représentant des optimum locaux pour deux critères (U1 et U2) et délimitant le front - ou frontière - de Pareto. Les cercles jaunes représentent les scénarii dominés, pour lesquels il existe au moins un meilleur scénario pour les critères considérés. Les numéros indiquent le classement des scénarii par rapport au front de Pareto et au scénario actuel (en rouge).

La méthode des fronts de Pareto permet ainsi de comparer plus aisément différents scénarii alternatifs que les approches orientées sur la sélection du meilleur scénario présentées précédemment. Elle permet de choisir un scénario en fonction des objectifs et préférences de gestion, en se déplaçant le long de l'axe de compromis (front de Pareto). Elles permettent également de discuter plus facilement du choix des scénarii en fonction des niveaux de services désirés, en comparant avec l'état actuel, un état de référence, ou en définissant des niveaux minimum ou optimum que l'on cherche à atteindre. La définition de tels seuils peut se faire en échangeant avec les gestionnaires, pour ensuite leur proposer les scénarii de gestion les plus performants au-dessus de ces seuils.

3. Perspectives d'application de la méthode des fronts de Pareto à la détection de scénarii de gestion performants et à l'étude des compromis entre indicateurs de SE

Une collaboration avec le Laboratoire d'Ingénierie pour les Systèmes Complexes (LISC) d'Irstea Clermont-Ferrand³⁸ nous a permis de tester cette approche dans le cadre de la gestion des sapinières-pessières irrégulières de montagne. Cette approche a d'abord été appliquée sur une version simplifiée du modèle Samsara2 (métamodèle théorique) lors d'une étude de viabilité menée par le LISC (Bruno Bonté et Jean-Denis Mathias) dans le cadre du projet FORGECO³⁹. Cette première analyse visait à étudier l'effet de l'intensité de gestion sur la viabilité de la production et de la biodiversité, à détecter les scénarii de gestion performants (« non dominés ») et à analyser le compromis entre indicateurs (Figure 24). Ces travaux ont été publiés dans les actes de la conférence ICCGI 2013⁴⁰, présentés en ANNEXE 3 (Bonté et al. 2013).

³⁸ <http://www.irstea.fr/lisc>

³⁹ <https://forgeco.cemagref.fr/>

⁴⁰ <http://www.iaria.org/conferences2013/ICCGI13.html>

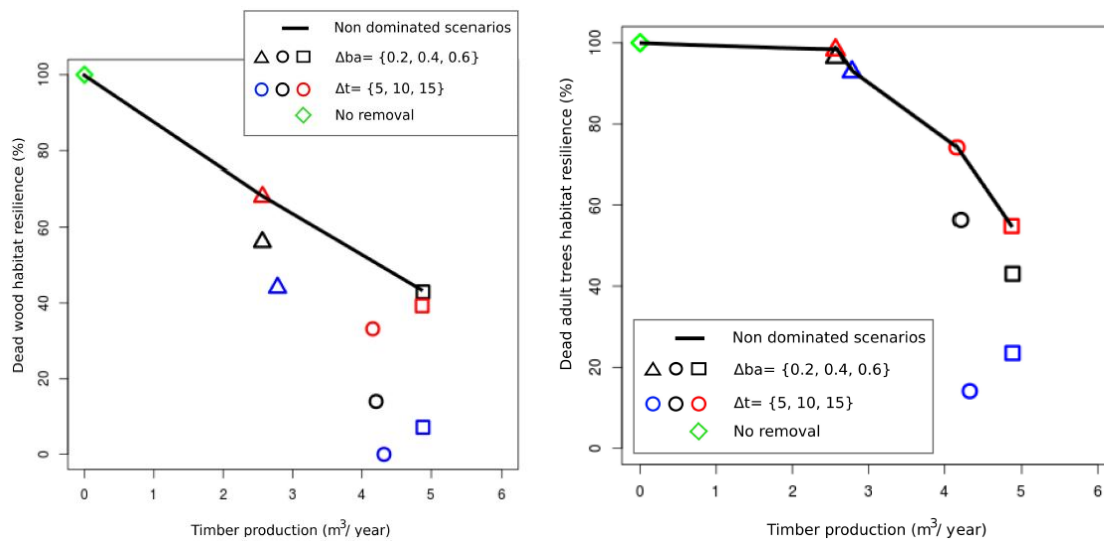


Figure 24: Utilisation de la méthode des fronts de Pareto dans une étude de viabilité du compromis entre production et biodiversité (Bonté et al. 2013).

Ces graphiques présentent les niveaux de production et de résilience du bois mort (en ordonnée) atteints pour un ensemble de scénarii de gestion testant différentes combinaison d'intensité (quantité cible à prélever de 0-*losange*, 0.2- *triangle*, 0.4-*cercle* et 0.6-*carré* m²/ha/an) et de la fréquence (tous les 0-*vert*, 5-*bleu*, 10-*noir* ou 15-*rouge* ans) des coupes. Le trait noir représente le front de Pareto formé par l'ensemble des scénarii « non dominés ».

L'applicabilité et l'intérêt de cette approche pour notre cas d'étude, qui implique notamment l'analyse d'un nombre beaucoup plus important de scénarii de gestion et d'indicateurs de SE, a ensuite été vérifiée lors de travaux présentés lors d'une conférence organisée par le projet FORGECO⁴¹ (voir les actes figurant en ANNEXE 2 (Lafond et al. 2013)). Bien que démontrant l'intérêt de cette méthode pour identifier les compromis entre indicateurs de SE, ces travaux n'ont pas été intégrés aux travaux de thèse du fait de leur caractère préliminaire, et également par qu'ils ont été effectués avec la version précédente du modèle. Nous allons ici nous intéresser aux perspectives offertes par cette méthode, dont le principe est expliqué dans la Figure 25.

⁴¹ Séminaire « Forêts et écosystèmes cultivés : Vers une intensification écologique ? », 3-4 décembre 2013, Grenoble.

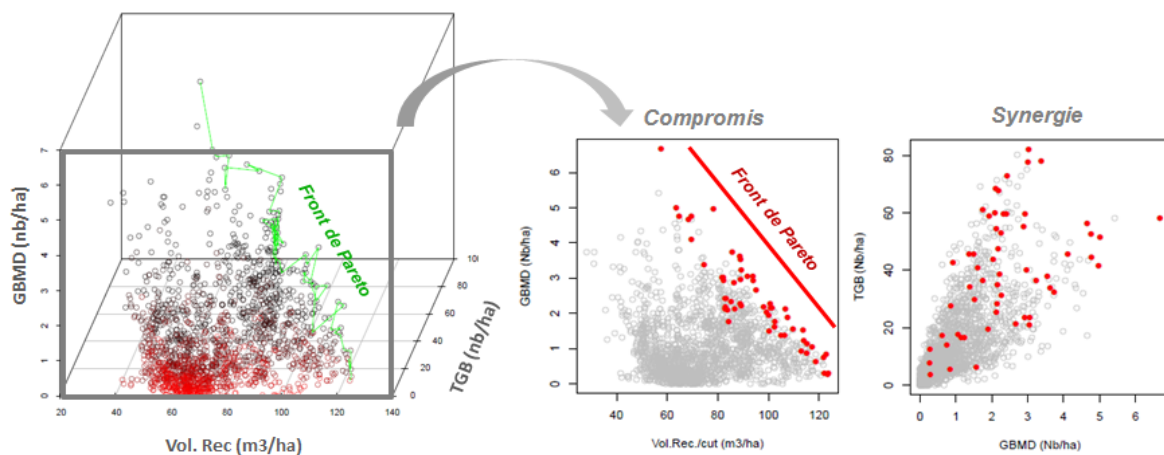


Figure 25: Application de la méthode de front de Pareto à l'analyse des compromis entre indicateurs de production et biodiversité.

Cette figure illustre l'intérêt de la méthode des fronts de Pareto pour la définition des scénarii de gestion optimisant plusieurs critères, ici un indicateur de production (le volume moyen récolté par coupe, Vol.Rec) et deux indicateurs de biodiversité, à savoir les densités de gros bois morts debout (GBMD, diamètre supérieur à 50 cm) et de très gros bois vivants (TGB, diamètre supérieur à 70 cm). La graphique 3D de gauche représente les niveaux obtenus pour ces trois indicateurs par l'ensemble des scénarii de gestion testés (plan d'expérience décrit dans Lafond et al. (2013)), le degré de performance de ces scénarii étant représenté par un gradient de couleur (du rouge vers le vert), tandis que les scénarii non dominés (i.e. les plus performants localement) sont représentés par une ligne verte figurant le front de Pareto. La projection du nuage de points et du front de Pareto sur deux axes permet de mieux visualiser les situations de compromis (graphique du milieu) ou de synergies (graphique de droite) entre indicateurs. Le front de Pareto, désormais représenté en rouge pour plus de lisibilité, permet en effet d'étudier la relation entre les indicateurs en se concentrant sur la sélection de scénarii jugés performants, en s'affranchissant donc du « bruit » occasionné par les scénarii moins intéressants.

Les fronts de Pareto permettent ainsi, en première analyse, de détecter les situations de compromis ou synergie entre indicateurs de SE. Ils ont ainsi permis de confirmer l'existence de compromis entre production de bois et un certain nombre d'indicateurs de biodiversité dont la densité de très gros bois vivants, de gros bois morts et la richesse spécifique des herbacées sciaphiles et intermédiaires. Ils ont également permis de confirmer l'existence de compromis entre indicateurs d'un même SE, en particulier entre les richesses spécifiques des herbacées héliophiles et sciaphiles, entre la RS des héliophiles et la densité de très gros bois, et entre le volume et la taille des arbres coupés.

Mais au-delà de cette première analyse, les fronts de Pareto permettent surtout d'identifier les scénarii performants et donc d'analyser plus en détail ces situations de compromis ou synergies. L'analyse détaillée des scénarii un à un semble toutefois peu envisageable, compte tenu du nombre de scénarii sélectionnés (plusieurs dizaines). Nous avons donc essayé, dans une seconde approche, d'identifier les facteurs sylvoles structurant les compromis (facteurs sous-jacents) (Figure 26). Nous avons notamment

pu constater que les deux leviers d'intensification de la récolte, à savoir les paramètres contrôlant le diamètre d'exploitabilité (dH) et l'intensité de récolte des bois mûrs (hRx), semblent être en grande partie responsable du compromis entre volume récolté et densité de gros bois mort debout.

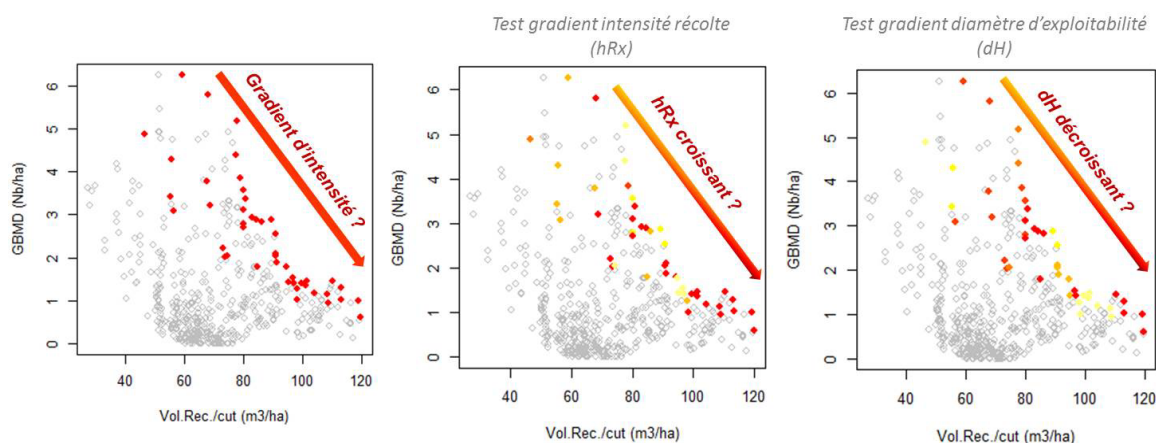


Figure 26: Analyse des fronts de Pareto et identification des facteurs sylvicoles structurant les compromis.

Cette figure illustre la première approche envisagée pour l'interprétation des scénarii de gestion formant le front de Pareto et l'identification des facteurs sylvicoles structurant les compromis observés. Nous avons ainsi cherché à visualiser le gradient d'intensité de récolte incarné dans la réduction du diamètre d'exploitabilité (dH) et l'augmentation de la proportion de bois mûrs récoltés (hRx).

Néanmoins, les résultats des analyses de sensibilité présentées au Chapitre 4 nous mènent à penser que d'autres facteurs interviennent probablement dans la structuration du front de Pareto, et que la compréhension de l'action combinée de ces différents facteurs est nécessaire à l'analyse fine des compromis. Nous pensons donc poursuivre ces analyses en essayant de caractériser les scénarii situés sur le front de Pareto au regard des modalités prises par les principaux facteurs influents. Nous pensons notamment utiliser les techniques d'Analyse en Composantes Principales (ACP) ou de Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) pour définir des groupes de scénarii de gestion proches en termes de modalités des principaux facteurs sylvicoles. Nous pourrions ensuite vérifier si ces groupes sont cohérents avec la distribution des scénarii le long du front de Pareto (est-ce que deux scénarii proches en termes de modalités testés aboutissent à des résultats similaires ?) et s'ils permettent de mieux interpréter les compromis.

L'analyse détaillée des scénarii de gestion situés sur le front de Pareto – ou du moins d'un sous-ensemble de scénarii jugés particulièrement intéressants – peut ensuite permettre de définir quelles sont les différences entre deux scénarii de gestion repérés sur la frontière de Pareto, ou bien permettre, si le scénario de gestion actuel ne se situe pas sur le front, de définir les leviers d'action permettant de se rapprocher du front et ainsi d'améliorer la fourniture du – ou des – services considérés (Figure 27).

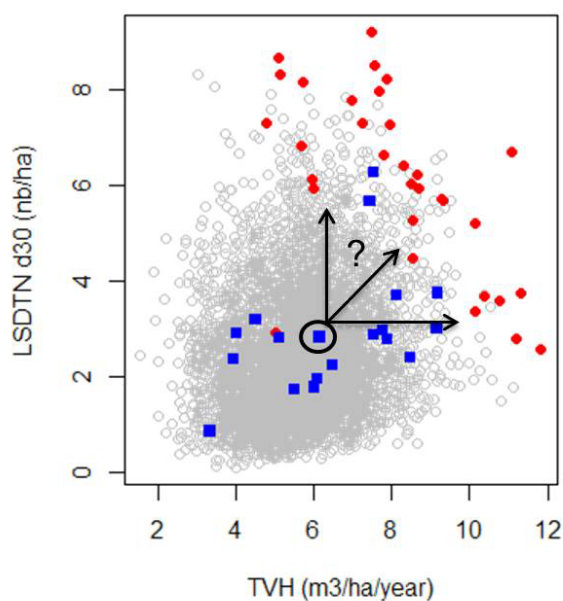


Figure 27: Comparaison de scénarii de gestion « actuels » avec les scénarii optimaux identifiés par le front de Pareto.

Cette figure illustre un travail exploratoire effectué dans le cadre du projet Arange, et visant à comparer les résultats de simulation obtenus pour les scénarii de gestion « classiques » (en bleu ; dénommés « BAUM » dans Arange, pour « *Business As Usual Management* ») actuellement appliqués sur un site d'étude (ici le site du Vercors – quatre montagnes) avec les scénarii « optimaux » (en rouge) identifiés par la méthode des fronts de Pareto sur l'ensemble des combinaisons de gestion testées par simulation (points gris). Les flèches illustrent le questionnement relatif à la recherche de scénarii alternatifs permettant d'améliorer la production de bois (TVH, Timber Volume Harvested) et/ou la préservation des arbres morts debout (LSDTN, Large Standing Dead Tree Number, diamètre ≥ 30 cm) à partir du scénario sélectionné.

Enfin, l'analyse des fronts de Pareto et la recherche de scénarii permettant de concilier production et biodiversité peut également s'appuyer sur la définition de valeurs minimale et optimale pour chaque indicateur, ce qui permettrait d'une part de limiter le nombre de scénarii à étudier en détail, et d'autre part de mieux raisonner la sélection des scénarii de gestion intéressants. La définition des seuils pourrait se faire dans le cadre d'une approche concertée avec les gestionnaires, quitte à réitérer l'analyse en modifiant les seuils et ainsi analyser l'effet de ces critères définis a priori sur la sélection de scénarii obtenus.

4. Perspectives d'application à d'autres SE

Bien que les exemples de fronts de Pareto présentés ici ne considèrent que deux ou trois indicateurs différents, pour des questions de visualisation, la méthode peut s'appliquer à un nombre plus élevé d'indicateurs, permettant ainsi de sélectionner l'ensemble des scénarii de gestion optimisant localement l'ensemble de ces indicateurs. En plus de considérer l'ensemble des indicateurs étudiés dans cette thèse, l'approche intégrera également les autres services écosystémiques étudiés dans le cadre du projet ARANGE (cf. Partie I.2.2), et en particulier la protection contre les risques naturels (chutes de blocs, avalanches et glissements de terrain).

V. La question de l'échelle d'analyse

La sélection des scénarii jugés « intéressants » peut toutefois dépendre de l'échelle d'analyse considérée. L'ensemble de l'approche d'expérimentation par simulation menée dans le cadre de cette thèse a été faite à l'échelle du peuplement forestier jugé représentatif d'une parcelle (unité de gestion), avec l'idée que les différents services écosystémiques doivent atteindre des niveaux « satisfaisants » à l'échelle de la parcelle et restreignant ainsi fortement la liste des scénarii favorables. Or l'analyse des résultats, la sélection des scénarii et l'élaboration de recommandations de gestion peut également être effectuée à l'échelle du paysage (ou du massif forestier), défini comme une mosaïque de peuplements auxquels on peut appliquer des scénarii de gestion différents. Sans forcément aller jusqu'à la ségrégation des SE recommandée dans le concept de la Triade⁴² (Gauthier et al. 2008; Nitschke et Innes 2008; Ranius et Roberge 2011), on pourrait envisager la sélection de scénarii permettant d'assurer un niveau minimum pour chaque SE (ex. au moins 20-30 m³/ha de bois mort ; voir par exemple Martikainen et al. (2000)), à appliquer à une majorité des parcelles du massif, ainsi que des scénarii visant à assurer un niveau optimal pour un SE donné (ex. îlot de sénescence visant à dépasser les 100 m³/ha de bois mort ; cf. Martikainen et

⁴² Le concept de la Triade, développé au Canada (voir des exemples dans Gauthier et al. (2008)), divise le territoire en trois zones : une zone de production, impliquant une gestion intensive fondée sur des peuplements monospécifiques composés d'essences productives et menés en futaie régulière ; une zone à objectif principal de conservation de la biodiversité (vieille forêt non gérée ou réserve) ; et une zone à objectif de multifonctionnalité, fondée sur des peuplements mixtes et irréguliers, avec une productivité moindre mais une plus forte résilience, une meilleure adaptabilité et de meilleures valeurs écologique et paysagère.

al. (2000)), qui ne seraient appliqués que sur un nombre restreint de parcelles mais participeraient à l'atteinte des objectifs de multifonctionnalité à l'échelle du paysage.

Bien que les résultats de notre étude à l'échelle du peuplement puissent servir de support à la réflexion sur la sélection et la combinaison de scénarii à l'échelle du paysage, la comparaison de stratégies de gestion nécessite d'effectuer les simulations à l'échelle du paysage, notamment afin de tenir compte de l'organisation spatiale des peuplements. Or le modèle de Samsara2 n'est pas adapté à de telles simulations, le temps de calcul élevé étant rédhibitoire pour son utilisation avec le module SIMMEM⁴³, qui permet d'effectuer des simulations à l'échelle du paysage en faisant appel aux modèles de dynamique hébergés sur la plateforme de simulation Capsis4 (Dufour-Kowalski et al. 2012). Une alternative possible consisterait à utiliser les métamodèles développés dans le Chapitre 4 de cette thèse. Ces métamodèles peuvent en effet être utilisés pour prédire – pour un temps de calcul infime – les niveaux de SE atteints par chaque scénarii de gestion testé (défini comme une combinaison des facteurs sylvicoles impliqués dans les métamodèles). Il devient dès lors possible de tester – directement sous R (R Core Team 2012) – les différentes combinaisons de scénarii de gestion à l'échelle du paysage. Et il devient également facile de prendre en compte l'organisation spatiale de cette mosaïque de peuplement, en considérant par exemple des indicateurs de connectivité des habitats (bois mort) ou bien une distance à la route forestière pour intégrer des coûts d'exploitation.

⁴³ http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/simmem

VI. Conclusion générale

En conclusion, nous avons vu que l'amélioration continue des modèles de simulation, grâce aux évaluations répétées et au développement de nouveaux outils tels que les algorithmes de sylviculture ou les modèles et indicateurs de services écosystémiques, offre des perspectives toujours plus intéressantes en termes d'expérimentation par simulation. Nous avons également vu les nombreuses perspectives offertes par les méthodes d'analyse de sensibilité, qui permettent de mieux comprendre le comportement d'un modèle et la réponse des variables de sortie aux variations des paramètres d'entrée, mais également de détecter les paramètres ou processus à améliorer. Les modèles, en tant que support à l'expérimentation par simulation, permettent ainsi d'alimenter en continu la réflexion sur le fonctionnement des écosystèmes (ici forestiers) et les effets de la gestion. En permettant d'anticiper leur évolution future, les modèles permettent également de guider les gestionnaires dans le choix des scénarii de gestion les plus adaptés à leur objectifs.

Néanmoins, un modèle étant – par définition – une simplification de la réalité, il est nécessaire de toujours garder un regard critique sur les résultats des expérimentations par simulation, et de comparer, si possible, avec d'autres expérimentations virtuelles ou réelles. De plus, la généralisation abusive de résultats de simulation est un piège dans lequel il faut à tout prix éviter de tomber. À cette fin, nous avons pu voir qu'il importait de ne pas négliger l'effet des paramètres démographiques ou de l'état initial sur la réponse des SE à la gestion. Il est donc important de réitérer les expériences de simulation pour différents niveaux de croissance et régénération – ou différents contextes écologiques –, d'une part pour étudier la sensibilité de la réponse des SE aux variations de ces paramètres, mais également pour vérifier la stabilité des effets observés. Enfin, l'expérimentation de terrain reste la meilleure manière de vérifier *in situ* les résultats mis en évidence par les expériences par simulation.

La mise en place d'expérimentation est toutefois très complexe en forêt, du fait de la longueur des révolutions (croissance lente et cycle de vie long), des surfaces importantes nécessaires et de la difficulté à contrôler les facteurs écologiques (climat, sol), topographiques (irrégularité du sol) et historiques (importance de la gestion passée dans le cas des futaies irrégulières). Mais même lorsqu'il s'agit de mettre une expérimentation de terrain, les modèles peuvent avoir leur utilité, en présélectionnant les scénarii intéressants (i.e. à tester). C'est ce qui a été fait par exemple dans le cadre du projet GeForHet, avec la mise en place d'expérimentation terrain visant à évaluer l'effet de la dynamisation de la gestion dans des forêts hétérogènes des Alpes et du Jura.



Photo 8: Pré-marquage des arbres pour la première coupe de l'expérimentation terrain installée dans la forêt de La Table (Belledonne).

Le pré-marquage a été effectué en s'appuyant sur la liste des arbres sélectionnés par l'algorithme de coupe, pour un scénario « gestion classique » et un scénario « gestion dynamique ». *Source : Photo personnelle.*

Dans le cadre de ce projet, la thèse s'est déroulée en étroite collaboration avec l'Office National des Forêts, de l'identification des questions de recherche à l'installation des parcelles expérimentales, en passant par la formalisation des règles de gestion et la discussion des résultats de simulation. Cette collaboration recherche-gestion, bien que parfois difficile, apparaît aujourd'hui primordiale pour favoriser la réflexion commune sur la définition des scénarii de gestion permettant d'assurer la fourniture simultanée d'un ensemble de systèmes écosystémiques, et en particulier de concilier production de bois et préservation et la biodiversité, tout en favorisant l'adaptation des forêts aux changements climatiques.

- Les modèles de simulation ont un potentiel infini comme support de réflexion, de formalisation des connaissances, d'expérimentation et d'échanges.
- Les modèles sont des outils en constante évolution, à la fois intégrateurs et développeurs des connaissances, qui nécessitent d'être continuellement évalués et questionnés.
- En parallèle, le développement de techniques statistiques d'analyse des modèles et des résultats de simulation, telles que l'analyse de sensibilité ou l'analyse multicritère (ex. front de Pareto), permettent d'aller toujours plus loin dans l'étude et la compréhension des résultats de simulations.
- L'approche d'expérimentation par simulation mise en place dans cette thèse gagnerait à être appliquée de manière plus systématique au préalable à toute utilisation de modèle pour évaluer des scénarii de gestion.

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Tableaux

Tableau 1 : Exemples de services écosystémiques.....	24
Tableau 2 : Attributs structurels et indicateurs de biodiversité couramment utilisés.	30
Tableau 3 : Mesures de gestion recommandées pour l'adaptation des forêts aux changements climatiques à l'échelle du peuplement.....	36
Tableau 4 : Exemples d'études des effets de la gestion forestière sur les compromis entre services.....	39
Tableau 5 : Effet de la gestion sur la biodiversité, en fonction des taxons (comparaison géré / non géré).	46
Tableau 6 : Mesures de maintien et de création des attributs favorables à la biodiversité.....	48
Tableau 7 : Liste des critères et indicateurs proposés par le MCPFE et types de modèles nécessaires pour leur prédiction.....	72
Tableau 8: Description of current parameters of the uneven-aged management algorithm.	204
Tableau 9 : Liste des indicateurs de biodiversité retenus pour l'étude.....	260
Tableau 10: Taux de décomposition annuels du volume et de la masse relevés dans des études Européennes.	268
Tableau 11 : Comparaison des conditions écologiques de calibration (Babia Gora) et d'utilisation (Queige) du modèle de décomposition du bois mort (d'après Holeksa et al. 2008).....	274
Tableau 12 : Caractéristiques dendrométriques de la forêt de Babia Góra (Holeksa et al. 2008).....	275
Tableau 13 : Classes de décomposition définies par Holeksa et al. (2008).....	275
Tableau 14: Matrice de transition décennale entre classes de décomposition pour les billons (Holeksa et al. 2008).....	278
Tableau 15: Matrice des coefficients de réduction du volume (CRV), modifiée d'après Holeksa et al. (2008).	279
Tableau 16: Coefficients de réduction de la masse (table modifiée depuis Holeksa et al. (2008)).....	282
Tableau 17: Taux de chute des arbres morts debout, sur la période de 10 ans (Holeksa et al. 2008).	284
Tableau 18 : Matrice de transition entre classes de décomposition pour le bois mort debout.	284
Tableau 19: Comparaison des volumes de bois mort prédits avec les valeurs observées dans la littérature.	296
Tableau 20 : Compléments d'informations concernant les études référencées dans le Tableau 11.....	297

Figures

Figure 1 : Dynamique naturelle des forêts de montagne.	55
Figure 2: Exemples de distributions en diamètre de futaies irrégulières.....	59
Figure 3: Une approche par simulation fondée sur le couplage de modèle.....	81
Figure 4: Démarche générale et plan de la thèse.....	86

Figure 5: Fonctionnement du modèle Samsara2. <i>Source: Benoît Courbaud.</i>	91
Figure 6: Analyse des patrons d'évolution du peuplement sur le long terme, ici pour un scénario sans gestion – évaluation qualitative.	92
Figure 7: Exemple de simulation rétrospective – évaluation quantitative.....	93
Figure 8: Fonctionnement de l'algorithme NV Thinner.	95
Figure 9 : Analyse de la structure par l'algorithme.....	201
Figure 10: Définition du prélèvement objectif en fonction des paramètres de l'algorithme.....	201
Figure 11: Effets de l'amélioration du modèle sur la réponse de la régénération et de la composition à l'agrégation spatiale des prélèvements (expérience 1).	236
Figure 12 : Effets de l'amélioration du modèle sur la réponse de la régénération et de la composition à l'intensification des prélèvements en pied à pied (Exp 2).	238
Figure 13 : Effets de l'amélioration du modèle sur la réponse de la régénération et de la composition à l'intensification des prélèvements en gestion par trouées de 500m ² (Exp 3).	238
Figure 14 : Implémentation du compartiment bois mort dans Samsara2.	271
Figure 15 : Décomposition des pièces de bois mort simulée par Holeksa et al. (2008) à partir de leur modèle.	277
Figure 16: Correction du volume pour tenir compte de l'aplatissement des billons.....	281
Figure 17: Distribution des arbres morts par type et classe de décomposition (Holeksa et al. 2008).	283
Figure 18 : Transition décennale entre classes de décomposition, en fonction de la position et de la classe de décomposition des arbres (Holeksa et al. 2008).	285
Figure 19 : Évolution du volume de bois mort pour les scénarii sans (gauche) et avec (droite) gestion forestière.....	290
Figure 20 : Évolution du nombre et de la diversité des pièces de bois mort – pour les scénarii sans (gauche) et avec (droite) gestion forestière.	291
Figure 21 : Exemple d'approche multicritère fréquemment utilisée, d'après Schwenk et al. (2012).....	411
Figure 22: Détection du compromis entre production et biodiversité, d'après Duncker et al. (2012).....	412
Figure 23 : Visualisation et analyse des compromis entre critères avec les fronts de Pareto.....	412
Figure 24: Utilisation de la méthode des fronts de Pareto dans une étude de viabilité du compromis entre production et biodiversité (Bonté et al. 2013).	414
Figure 25: Application de la méthode de front de Pareto à l'analyse des compromis entre indicateurs de production et biodiversité.....	415
Figure 26: Analyse des fronts de Pareto et identification des facteurs sylvicoles structurant les compromis.	416
Figure 27: Comparaison de scénarii de gestion « actuels » avec les scénarii optimums identifiés par le front de Pareto.	417
Figure 28: Réponse de la production de bois et de la biodiversité à l'intensification de la gestion et à l'agrégation spatiale des prélèvements.	452
Figure 29: Visualisation des compromis entre indicateurs grâce aux fronts de Pareto.	453

REFERENCE BIBLIOGRAPHIQUES

- Aakala, T. (2010). Coarse woody debris in late-successional *Picea abies* forests in northern Europe: Variability in quantities and models of decay class dynamics. *Forest Ecology and Management* 260(5): 770-779.
- Ananda, J. & Herath, G. (2009). A critical review of multi-criteria decision making methods with special reference to forest management and planning. *Ecological Economics* 68(10): 2535-2548.
- Ares, A., Berryman, S. D. & Puettmann, K. J. (2009). Understory vegetation response to thinning disturbance of varying complexity in coniferous stands. *Applied Vegetation Science* 12(4): 472-487.
- Arii, K., Caspersen, J. P., Trevor, A. J. & Sean, C. T. (2008). A selection harvesting algorithm for use in spatially explicit individual-based forest simulation models. *Ecological Modelling* 211: 251-266.
- Barbaro, L., Rossi, J. P., Vetillard, F., Nezan, J. & Jactel, H. (2007). The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography* 34(4): 652-664.
- Barbier, S., Chevalier, R., Loussot, P., Berges, L. & Gosselin, F. (2009). Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: Tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management* 258: S176-S186.
- Bartels, S. F. & Chen, H. Y. H. (2009). Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? *Ecology* 91(7): 1931-1938.
- Barthod, C. (2012). Aux origines des indicateurs de gestion durable des forêts. *Revue Forestiere Francaise* 64(5): 551-560.
- Baskent, E. Z. & Keleş, S. (2009). Developing alternative forest management planning strategies incorporating timber, water and carbon values: An examination of their interactions. *Environmental Modeling and Assessment* 14(4): 467-480.
- Baskent, E. Z., Keles, S. & Yolasmaz, H. A. (2008). Comparing multipurpose forest management with timber management, incorporating timber, carbon and oxygen values: A case study. *Scandinavian Journal of Forest Research* 23(2): 105-120.
- Bauhus, J., Puettmann, K. & Messier, C. (2009). Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management* 258(4): 525-537.
- Beniston, M., Stephenson, D. B., Christensen, O. B., Ferro, C. A. T., Frei, C., Goyette, S., Halsnaes, K., Holt, T., Jylha, K., Koffi, B., Palutikof, J., Scholl, R., Semmler, T. & Woth, K. (2007). Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climatic Change* 81: 71-95.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A. & Gauthier, S. (1999). Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest-level considerations. *The Forestry Chronicle* 75: 49-54.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrio-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J. C. & Gegout, J. C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479(7374): 517-520.
- Biolley, H. (1887). Quelques réflexions sur le jardinage à propos des publications de M. Gunraud. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 38: 189-192.
- Biolley, H. (1901). Le Jardinage cultural. *Journal forestier suisse* 52(6): 97-104.
- Boncina, A. (2011). Conceptual approaches to integrate nature conservation into forest management: a Central European perspective. *International Forestry Review* 13(1): 13-22.
- Bonté, B., Lafond, V., Cordonnier, T. & Mathias, J.-D. (2013). Using an Individual-Based Model of Uneven-Aged Forests for Studying Trade-off Between Timber Production and Deadwood Preservation. In *ICCGI 2013, The Eighth International Multi-Conference on Computing in the Global Information Technology*, 175-180.
- Boscolo, M. & Vincent, J. R. (2003). Nonconvexities in the production of timber, biodiversity, and carbon sequestration. *Journal of Environmental Economics and Management* 46(2): 251-268.
- Bouget, C. & Gosselin, F. (2012). Le volume de bois mort, indicateur indirect de biodiversité : une approche critique *Revue Forestiere Francaise* LXIV(5): 723-731.

- Bouget, C., Larrieu, L. & Brin, A. (2014). Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecological Indicators* 36(0): 656-664.
- Bouget, C., Larrieu, L., Parmain, G. & Nusillard, B. (2013). In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodiversity and Conservation* 22(9): 2111–2130.
- Bouget, C., Nusillard, B., Pineau, X. & Ricou, C. (2012). Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conservation and Diversity* 5(4): 264-278.
- Boyden, S., Montgomery, R., Reich, P. B. & Palik, B. (2012). Seeing the forest for the heterogeneous trees: stand-scale resource distributions emerge from tree-scale structure. *Ecological Applications* 22(5): 1578-1588.
- Bradford, J. B. & D'Amato, A. W. (2012). Recognizing trade-offs in multi-objective land management. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10(4): 210-216.
- Breda, N., Granier, A. & Aussenac, G. (1995). EFFECTS OF THINNING ON SOIL AND TREE WATER RELATIONS, TRANSPIRATION AND GROWTH IN AN OAK FOREST (QUERCUS-PETRAEA (MATT) LIEBL). *Tree Physiology* 15(5): 295-306.
- Brin, A., Bouget, C., Brustel, H. & Jactel, H. (2011). Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *Journal of Insect Conservation* 15(5): 653-669.
- Brin, A., Brustel, H. & Jactel, H. (2009). Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Annals of Forest Science* 66(3).
- Briner, S., Elkin, C. & Huber, R. (2013). Evaluating the relative impact of climate and economic changes on forest and agricultural ecosystem services in mountain regions. *Journal of Environmental Management* 129: 414-422.
- Buongiorno, J., Halvorsen, E. A., Bollandsas, O. M., Gobakken, T. & Hofstad, O. (2012). Optimizing management regimes for carbon storage and other benefits in uneven-aged stands dominated by Norway spruce, with a derivation of the economic supply of carbon storage. *Scandinavian Journal of Forest Research* 27(5): 460-473.
- Burschel, P., El Kateb, H. & Mosandl, R. (1992). Experiments in mixed mountain forests in Bavaria. In *The ecology and silviculture of mixed-species forests*, 183-215 (Eds M. J. Kelty, B. C. Larson and C. D. Oliver). Kluwer.
- Butler, R., Angelstam, P., Ekelund, P. & Schlaeffer, R. (2004). Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological Conservation* 119(3): 305-318.
- Campolongo, F., Cariboni, J. & Saltelli, A. (2007). An effective screening design for sensitivity analysis of large models. *Environmental Modelling & Software* 22(10): 1509-1518.
- Castelletti, A., Lotov, A. V. & Soncini-Sessa, R. (2010). Visualization-based multi-objective improvement of environmental decision-making using linearization of response surfaces. *Environmental Modelling & Software* 25(12): 1552-1564.
- Chikumbo, O. & Nicholas, I. (2011). Efficient thinning regimes for *Eucalyptus fastigata*: Multi-objective stand-level optimisation using the island model genetic algorithm. *Ecological Modelling* 222(10): 1683-1695.
- Chopard, B., Deleuze, C., François, D., Collet, R., Boudey, A. & Moureaux, T. (2013a). Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière: I. De la ressource à la demande : un panorama de la filière résineuse française. *Rendez-vous techniques de l'ONF* (39-40): 7-13.
- Chopard, B., Deleuze, C., François, D., Collet, R., Boudey, A., Moureaux, T., Fenart, P. & Lanvin, J.-D. (2013b). Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière: II. Comprendre et objectiver les attentes des scieurs résineux industriels. *Rendez-vous techniques de l'ONF* (39-40): 13-21.
- Colombo, S. J., Chen, J., Ter-Mikaelian, M. T., McKechnie, J., Elkie, P. C., MacLean, H. L. & Heath, L. S. (2012). Forest protection and forest harvest as strategies for ecological sustainability and climate change mitigation. *Forest Ecology and Management* 281: 140-151.

- Cordonnier, T., Courbaud, B., Berger, F. & Franc, A. (2008). Permanence of resilience and protection efficiency in mountain Norway spruce forest stands: a simulation study. *Forest Ecology and Management* 256(3): 347-354.
- Cordonnier, T. & Gosselin, F. (2009). La gestion forestière adaptative : intégrer l'acquisition de connaissances parmi les objectifs de gestion. *Revue Forestière Française* 61(2): 131-144.
- Courbaud, B. (1995). Modélisation de la croissance en forêt irrégulière. Perspectives pour les pessières irrégulières de montagne. *Revue Forestière Française* (spécial Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois): 173-182.
- Courbaud, B. (1997). Modélisation de l'éclaircissement et de la croissance de l'épicéa (*Picea abies*, L. Karst) en forêt irrégulière de montagne. 244.
- Courbaud, B. (2000). Comparing light interception with stand basal area for predicting tree growth. *Tree Physiology* 20: 407-414.
- Courbaud, B. (2004). Intérêt des modèles pour l'ingénierie écologique : exemples à partir du modèle de dynamique des peuplements forestiers SAMSARA. *Ingénieries - E A T* (spécial Ingénierie écologique): 49-56.
- Courbaud, B., De Coligny, F. & Cordonnier, T. (2003). Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology* 116: 1-18.
- Courbaud, B., Goreaud, F., Dreyfus, P. & Bonnet, F. (2001). Evaluating thinning strategies using a tree distance dependent growth model: some examples based on the CAPSIS software "uneven-aged spruce forests" module. *Forest Ecology and Management* 145: 15-28.
- Courbaud, B., Kunstler, G., Morin, X. & Cordonnier, T. (2010). Quel futur pour les services écosystémiques de la forêt alpine dans un contexte de changement climatique ? - What is the future of the ecosystem services of the Alpine forest against a backdrop of climate change? *Revue De Géographie Alpine - Journal of Alpine Research* 98(1): 412-425.
- Courbaud, B., Lafond, V., Lagarrigues, G., Vieilledent, G., Cordonnier, T., Jabot, F. & De Coligny, F. (in prep). How to go through the modelling process in forest ecology? An example with the calibration, evaluation and sensitivity analysis of the Samsara2 forest dynamics model.
- D'Amato, A. W., Bradford, J. B., Fraver, S. & Palik, B. J. (2011). Forest management for mitigation and adaptation to climate change: Insights from long-term silviculture experiments. *Forest Ecology and Management* 262(5): 803-816.
- D'Amato, A. W., Bradford, J. B., Fraver, S. & Palik, B. J. (2013). Effects of thinning on drought vulnerability and climate response in north temperate forest ecosystems. *Ecological Applications*.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., Hanson, P. J., Irland, L. C., Lugo, A. E., Peterson, C. J., Simberloff, D., Swanson, F. J., Stocks, B. J. & Wotton, B. M. (2001). Climate change and forest disturbances. *Bioscience* 51(9): 723-734.
- Daume, S. & Robertson, D. (2000). A heuristic approach to modelling thinnings. *Silva Fennica* 34(3): 237-249.
- de Coligny, F. (2005). CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies in Silviculture, a software platform for forestry modellers. In *Workshop on Information Science for Agriculture and Environment (ISAE)* Guizhou Normal University, GuiYang, P.R. China.
- de Coligny, F. (2007). Efficient building of forestry modelling software with the Capsis methodology. In *Pma 2006: Second International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, Proceedings*, 216-222 (Eds T. Fourcaud and X. P. Zhang). Los Alamitos: Ieee Computer Soc.
- de Coligny, F., Ancelin, P., Cornu, G., Courbaud, B., Dreyfus, P., Goreaud, F., Gourlet Fleury, S., Meredieu, C., Orazio, C. & Saint Andre, L. (2004). CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies In Silviculture: open architecture for a shared forest-modelling platform. In *Fourth Workshop IUFRO S5.01.04, Harrison Hot Springs, British Columbia, CAN, 8-15 September 2002*, 10.
- de Liocourt, F. (1898). De l'aménagement des sapinières. *Bulletin de la société forestière de Franche Comté et de Belfort* 4: 396-409.
- DeClerck, F. A. J., Barbour, M. G. & Sawyer, J. O. (2006). Species richness and stand stability in conifer forests of the Sierra Nevada. *Ecology* 87(11): 2787-2799.

- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Alard, D., Saguez, R., Wattez-Franger, A., De Foucault, B., Delelis-Dusollier, A. & Bardat, J. (2004). Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understory response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology* 41(6): 1065-1079.
- Defossez, E. (2012). Effets des interactions biotiques sur la régénération des forêts le long de gradients climatiques. In *Cemagref*, Vol. PhDGrenoble: Universit Joseph Fourier.
- Diaci, J. & Firm, D. (2011). Long-term dynamics of a mixed conifer stand in Slovenia managed with a farmer selection system. *Forest Ecology and Management* 262(6): 931-939.
- Diaci, J., Kerr, G. & O'Hara, K. (2011). Twenty-first century forestry: integrating ecologically based, uneven-aged silviculture with increased demands on forests. *Forestry* 84(5): 463-465.
- Diaz-Balteiro, L. & Romero, C. (2008). Making forestry decisions with multiple criteria: A review and an assessment. *Forest Ecology and Management* 255(8-9): 3222-3241.
- Dick, J. M., Smith, R. I. & Scott, E. M. (2011). Ecosystem services and associated concepts. *Environmetrics* 22(5): 598-607.
- Duduman, G. (2011). A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry* 84(3): 301-314.
- Dufour-Kowalski, S., Courbaud, B., Dreyfus, P., Meredieu, C. & de Coligny, F. (2012). Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science* 69(2): 221-233.
- Duguid, M. C. & Ashton, M. S. (2013). A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 303(0): 81-90.
- Duncker, P. S., Raulund-Rasmussen, K., Gundersen, P., Katzensteiner, K., De Jong, J., Ravn, H. P., Smith, M., Eckmüllner, O. & Spiecker, H. (2012). How Forest Management affects Ecosystem Services, including Timber Production and Economic Return: Synergies and Trade-Offs. *Ecology and Society* 17(4).
- Fan, Z. F., Shifley, S. R., Spetich, M. A., Thompson, F. R. & Larsen, D. R. (2003). Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 33(8): 1481-1494.
- François, D., Chopard, B., Deleuze, C., Fenart, P. & Lanvin, J.-D. (2013). Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière: III. Premiers enseignements pour le sylviculteur de résineux et perspectives pour la R&D. *Rendez-vous techniques de l'ONF* (39-40): 21-30.
- Führer, E. (2000). Forest functions, ecosystem stability and management. *Forest Ecology and Management* 132(1): 29-38.
- Gamborg, C. & Larsen, J. B. (2003). 'Back to nature' - a sustainable future for forestry? *Forest Ecology and Management* 179(1-3): 559-571.
- Gauquelin, X. & Courbaud, B. (2006). *Guide des sylvicultures de montagne - Alpes du Nord françaises*. Cemagref, CRPF Rhône-Alpes, ONF.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M. A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D. D., Morin, H., Drapeau, P. & Bergeron, Y. (2008). *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presses de l'Université du Québec.
- Gosselin, F. (2012). Indicateurs de biodiversité forestière utilisant la richesse, l'abondance et la composition des essences : réflexions méthodologiques à propos de leur mise à l'épreuve. *Revue Forestiere Francaise* LXIV(5): 733-737.
- Gossner, M. M., Floren, A., Weisser, W. W. & Linsenmair, K. E. (2013). Effect of dead wood enrichment in the canopy and on the forest floor on beetle guild composition. *Forest Ecology and Management* 302(0): 404-413.
- Grassi, G., Minotta, G., Tonon, G. & Bagnaresi, U. (2004). Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 34(1): 141-149.
- Groot, J. C. J., Oomen, G. J. M. & Rossing, W. A. H. (2012). Multi-objective optimization and design of farming systems. *Agricultural Systems* 110: 63-77.

- Grove, S. J. (2001). Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. *Ecological Indicators* 1(3): 171-188.
- Guariguata, M. R., Sist, P. & Nasi, R. (2012). Reprint of: Multiple use management of tropical production forests: How can we move from concept to reality? *Forest Ecology and Management* 268(0): 1-5.
- Gurnaude, A. (1886). *La sylviculture française et la méthode du contrôle*. Besançon.
- Hanewinkel, M. (2002). Comparative economic investigations of even-aged and uneven-aged silvicultural systems: a critical analysis of different methods. *Forestry* 75(4): 473-481.
- Hanewinkel, M. & Pretzsch, H. (2000). Modelling the conversion from even-aged to uneven-aged stands of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) with a distance-dependent growth simulator. *Forest Ecology and Management* 134(1-3): 55-70.
- Harmon, M. E., Krankina, O. N. & Sexton, J. (2000). Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. *Canadian Journal of Forest Research- Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 30(1): 76-84.
- Holeksa, J., Zielonka, T. & Zywiec, M. (2008). Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research- Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 38(3): 415-428.
- Hynynen, J., Ahtikoski, A., Siitonen, J., Sievänen, R. & Liski, J. (2005). Applying the MOTTI simulator to analyse the effects of alternative management schedules on timber and non-timber production. *Forest Ecology and Management* 207(1-2): 5-18.
- IPCC (2006). 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. (Eds National, Greenhouse Gas Inventories Programme, E. H.S., B. L., M. K., N. T. and T. K.). IGES, Japan.
- IPCC (2007). Fourth assessment report: climate change 2007 (AR4). In "Mitigation of climate change". Chap. 9 "Forestry", 541-584 (Ed W. g. I. report). Cambridge.
- Ishii, H. T., Tanabe, S. I. & Hiura, T. (2004). Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science* 50(3): 342-355.
- Jacques, J. (2005). Contributions à l'analyse de sensibilité et à l'analyse discriminante généralisée. In *Mathématiques appliquées*, Vol. Doctorat, 207 Grenoble: Université Joseph Fourier.
- Jactel, H., Branco, M., Duncker, P., Gardiner, B., Grodzki, W., Langstrom, B., Moreira, F., Netherer, S., Nicoll, B., Orazio, C., Piou, D., Schelhaas, M.-J. & Tojic, K. (2012). A Multicriteria Risk Analysis to Evaluate Impacts of Forest Management Alternatives on Forest Health in Europe. *Ecology and Society* 17(4).
- Jactel, H., Brockerhoff, E. & Piou, D. (2008). Disease risk in mixed forests
Le risque sanitaire dans les forêts mélangées. *Revue Forestiere Francaise* 60(2): 168-180.
- Jactel, H. & Brockerhoff, E. G. (2007). Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10(9): 835-848.
- Jactel, H., Nicoll, B. C., Branco, M., Gonzalez-Olabarria, J. R., Grodzki, W., Langstrom, B., Moreira, F., Netherer, S., Orazio, C., Piou, D., Santos, H., Schelhaas, M. J., Tojic, K. & Vodde, F. (2009). The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Annals of Forest Science* 66(7): 701-719.
- Jenkins, M. A. & Parker, G. R. (1999). Composition and Diversity of Ground-layer Vegetation in Silvicultural Openings of Southern Indiana Forests. *The American Midland Naturalist* 142(1): 1-16.
- Jonsell, M., Hansson, J. & Wedmo, L. (2007). Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden - Comparisons between tree species and diameters. *Biological Conservation* 138(1-2): 89-99.
- Kennedy, M. C., Ford, E. D., Singleton, P., Finney, M. & Agee, J. K. (2008). Informed multi-objective decision-making in environmental management using Pareto optimality. *Journal of Applied Ecology* 45(1): 181-192.
- Kolstrom, M., Lindner, M., Vilen, T., Maroschek, M., Seidl, R., Lexer, M. J., Netherer, S., Kremer, A., Delzon, S., Barbati, A., Marchetti, M. & Corona, P. (2011). Reviewing the Science and Implementation of Climate Change Adaptation Measures in European Forestry. *Forests* 2(4): 961-982.

- Kruys, N., Jonsson, B. G. & Stahl, G. (2002). A stage-based matrix model for decay-class dynamics of woody debris. *Ecological Applications* 12(3): 773-781.
- Lachat, T. & Butler, R. (2007). Gestion des vieux arbres et du bois mort: Îlots de sénescence, arbres-habitat et métapopulations saproxyliques. Lausanne, Suisse: Ecole polytechnique fédérale Lausanne (EPFL) - WSL.
- Lachat, T., Wermelinger, B., Gossner, M. M., Bussler, H., Isacson, G. & Muller, J. (2012). Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecological Indicators* 23: 323-331.
- Lafond, V. (2010a). Évaluation d'un modèle de simulation de dynamique forestière en sapinière-pessière irrégulière de montagne. . In *Rapport de stage Cemagref* Grenoble: Master 2 STVE d'AgroParisTech-ENGREF.
- Lafond, V. (2010b). Évaluation du modèle Samsara2 et couplage avec un algorithme de sylviculture. . In *Rapport final du projet « Simulation d'itinéraires sylvicoles en futaie irrégulière résineuse »*. Grenoble: Cemagref.
- Lafond, V., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2012a). Évaluation d'un modèle de dynamique forestière : le cas des forêts hétérogènes de montagne avec Samsara2. In *Ecoveg7* Lausanne, Suisse.
- Lafond, V., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2013). Effet de la gestion sur les services écosystémiques des forêts hétérogènes de montagne : analyse du compromis production- biodiversité par simulation In *Forêts et écosystèmes cultivés : vers une intensification écologique ?* Grenoble, France.
- Lafond, V., Cordonnier, T., De Coligny, F. & Courbaud, B. (2012b). Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data. *Annals of Forest Science* 69(2): 235-243.
- Lafond, V., Courbaud, B., Cordonnier, T. & De Coligny, F. (2011). Évaluation d'un modèle de dynamique forestière : cas des forêts hétérogènes de montagne avec Samsara2. In *ECOVEG 7, Colloque en écologie des communautés végétales* Lausanne: Ecole Polytechnique de Lausanne.
- Lafond, V., Lagarrigues, G., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2014). Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Annals of Forest Science* 71(2): 173-186.
- Lagarrigues, G., Jabot, F., Lafond, V. & Courbaud, B. (submitted). Approximate Bayesian Computation to recalibrate ecological models with large scale data: illustration with a forest simulation model. *Ecological Modelling* (Special Issue - ISEM 2013 Toulouse).
- Larrieu, L. & Cabanettes, A. (2012). Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 42(8): 1433-1445.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Brin, A., Bouget, C. & Deconchat, M. (2013). Tree microhabitats at the stand scale in montane beech-fir forests: practical information for taxa conservation in forestry. *European Journal of Forest Research*: 1-13.
- Larrieu, L., Cabanettes, A. & Delarue, A. (2012). Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *European Journal of Forest Research* 131(3): 773-786.
- Lasch, P., Badeck, F.-W., Suckow, F., Lindner, M. & Mohr, P. (2005). Model-based analysis of management alternatives at stand and regional level in Brandenburg (Germany). *Forest Ecology and Management* 207(1-2): 59-74.
- Lassaue, A., Lieutier, F. & Bouget, C. (2012). Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests: Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. *Biological Conservation* 147(1): 204-212.
- Lassaue, A., Paillet, Y., Jactel, H. & Bouget, C. (2011). Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators* 11(5): 1027-1039.
- Legay, M., Cordonnier, T. & Dhote, J. F. (2008). Des forêts mélangées pour composer avec les changements climatiques - Mixing forest species to cope with climate change. *Revue Forestiere Francaise* 60(2): 181-190.
- Legay, M., Mortier, F., Mengin-Lecreulx, P. & Cordonnier, T. (2007). La gestion forestière face aux changements climatiques : tirons les premiers enseignements. *Rendez-vous techniques de*

- l'ONF* (Hors-série n° 3 « Forêts et milieux naturels face aux changements climatiques »): 95-102.
- Lenoir, J., Gegout, J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P. & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320(5884): 1768-1771.
- Lexer, M. J. & Brooks, R. T. (2005). Decision support for multiple purpose forestry. *Forest Ecology and Management* 207(1-2): 1-3.
- Lexer, M. J. & Seidl, R. (2009). Addressing biodiversity in a stakeholder-driven climate change vulnerability assessment of forest management. *Forest Ecology and Management* 258(SUPPL.): S158-S167.
- Liang, J. J. & Picard, N. (2013). Matrix Model of Forest Dynamics: An Overview and Outlook. *Forest Science* 59(3): 359-378.
- Lindenmayer, D. B. & Franklin, J. F. (1997). Managing stand structure as part of ecologically sustainable forest management in Australian mountain ash forests. *Conservation Biology* 11(5): 1053-1068.
- Lindenmayer, D. B., Franklin, J. F., Lohmus, A., Baker, S. C., Bauhus, J., Beese, W., Brodie, A., Kiehl, B., Kouki, J., Pastur, G. M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, J., Wayne, A. & Gustafsson, L. (2012). A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conservation Letters* 5(6): 421-431.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J. & Marchetti, M. (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259(4): 698-709.
- Lohmus, A., Kraut, A. & Rosenvald, R. (2013). Dead wood in clearcuts of semi-natural forests in Estonia: site-type variation, degradation, and the influences of tree retention and slash harvest. *European Journal of Forest Research* 132(2): 335-349.
- Mäkelä, A., Río, M. d., Hynynen, J., Hawkins, M. J., Reyer, C., Soares, P., van Oijen, M. & Tomé, M. (2012). Using stand-scale forest models for estimating indicators of sustainable forest management. *Forest Ecology and Management* 285(0): 164-178.
- Makinen, H., Hynynen, J., Siitonen, J. & Sievaneni, R. (2006). Predicting the decomposition of Scots pine, Norway spruce, and birch stems in Finland. *Ecological Applications* 16(5): 1865-1879.
- Marcot, B. G., Thompson, M. P., Runge, M. C., Thompson, F. R., McNulty, S., Cleaves, D., Tomosy, M., Fisher, L. A. & Bliss, A. (2012). Recent advances in applying decision science to managing national forests. *Forest Ecology and Management* 285: 123-132.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L. & Rauh, J. (2000). Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation* 94(2): 199-209.
- MCPFE (2003). Improved pan-European indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting. In *Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe* (Ed L. U. MCPFE). Vienna, Austria.
- McShane, T. O., Hirsch, P. D., Trung, T. C., Songorwa, A. N., Kinzig, A., Monteferri, B., Mutekanga, D., Thang, H. V., Dammert, J. L., Pulgar-Vidal, M., Welch-Devine, M., Brosius, J. P., Coppolillo, P. & O'Connor, S. (2011). Hard choices: Making trade-offs between biodiversity conservation and human well-being. *Biological Conservation* 144(3): 966-972.
- Mendoza, G. A. & Martins, H. (2006). Multi-criteria decision analysis in natural resource management: A critical review of methods and new modelling paradigms. *Forest Ecology and Management* 230(1-3): 1-22.
- Michel, A. K. & Winter, S. (2009). Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, USA. *Forest Ecology and Management* 257(6): 1453-1464.
- Michel, A. K., Winter, S. & Linde, A. (2011). The effect of tree dimension on the diversity of bark microhabitat structures and bark use in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 41(2): 300-308.

- Milad, M., Schaich, H., Bürgi, M. & Konold, W. (2011). Climate change and nature conservation in Central European forests: A review of consequences, concepts and challenges. *Forest Ecology and Management* 261(4): 829-843.
- Millar, C. I., Stephenson, N. L. & Stephens, S. L. (2007). Climate change and forests of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications* 17(8): 2145-2151.
- Moning, C. & Müller, J. (2008). Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *Forest Ecology and Management* 256(5): 1198-1208.
- Morris, M. D. (1991). Factorial Sampling Plans for Preliminary Computational Experiments. *Technometrics* 33(2): 161-174.
- Motta, R., Berretti, R., Castagneri, D., Dukic, V., Garbarino, M., Govedar, Z., Lingua, E., Maunaga, Z. & Meloni, F. (2011). Toward a definition of the range of variability of central European mixed Fagus-Abies-Picea forests: the nearly steady-state forest of Lom (Bosnia and Herzegovina). *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 41(9): 1871-1884.
- Motta, R. & Haudemand, J.-C. (2000). Protective forests and silvicultural stability. *Mountain Research and Development* 20(2): 180-187.
- Müller, J., Bussler, H. & Kneib, T. (2008). Saproxyllic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *Journal of Insect Conservation* 12(2): 107-124.
- Müller, J. & Butler, R. (2010). A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research* 129(6): 981-992.
- Müller, J., Hothorn, T. & Pretzsch, H. (2007). Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxyllic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management* 242(2-3): 297-305.
- Muys, B., Hynynen, J., Palahí, M., Lexer, M. J., Fabrika, M., Pretzsch, H., Gillet, F., Briceño, E., Nabuurs, G. J. & Kint, V. (2010). Simulation tools for decision support to adaptive forest management in Europe. *Herramientas de simulación para el apoyo de toma de decisiones en la gestión forestal adaptativa en Europa* 19(SPL.ISS.): 86-99.
- Nabuurs, G. J., Pussinen, A., Karjalainen, T., Erhard, M. & Kramer, K. (2002). Stemwood volume increment changes in European forests due to climate change - a simulation study with the EFISCEN model. *Global Change Biology* 8(4): 304-316.
- Naesset, E. (1999). Decomposition rate constants of *Picea abies* logs in southeastern Norway. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 29(3): 372-381.
- Nilsson, S. G., Niklasson, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J. M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusinski, G. & Ranius, T. (2002). Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 161(1-3): 189-204.
- Nitschke, C. R. & Innes, J. L. (2008). Integrating climate change into forest management in South-Central British Columbia: An assessment of landscape vulnerability and development of a climate-smart framework. *Forest Ecology and Management* 256(3): 313-327.
- Norgaard, R. B. (2010). Ecosystem services: From eye-opening metaphor to complexity blinder. *Ecological Economics* 69(6): 1219-1227.
- North, M. P., Franklin, J. F., Carey, A. B., Forsman, E. D. & Hamer, T. (1999). Forest Stand Structure of the Northern Spotted Owl's Foraging Habitat. *Forest Science* 45(4): 520-527.
- O'Hara, K. L. (2006). Multiaged forest stands for protection forests: concepts and applications. *Forest Snow and Landscape Research* 80(1): 45-55.
- O'Hara, K. L. & Gersonde, R. F. (2004). Stocking control concepts in uneven-aged silviculture. *Forestry* 77(2): 131-143.
- O'Hara, K. L., Hasenauer, H. & Kindermann, G. (2007). Sustainability in multi-aged stands: an analysis of long-term plenter systems. *Forestry* 80(2): 163-181.
- O'Hara, K. L. & Ramage, B. S. (2013). Silviculture in an uncertain world: utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance. *Forestry* 86(4): 401-410.
- ONF (2009). Conservation de la biodiversité dans les forêts publiques. In *INS-09-T-71* (Ed D. G. Office National des Forêts). Paris: Office National des Forêts, Direction Générale.

- Paillet, Y., Berges, L., Hjalten, J., Odor, P., Avon, C., Bernhardt-Romermann, M., Bijlsma, R. J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Meszaros, I., Sebastia, M. T., Schmidt, W., Standovar, T., Tothmeresz, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K. & Virtanen, R. (2010). Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology* 24(1): 101-112.
- Paillet, Y. & Gosselin, M. (2011). Relations between the practices of preservation of forest biodiversity and productivity, resistance and resilience: State of knowledge in European temperate forest. Relations entre les pratiques de preservation de la biodiversite forestiere et la productivite, la resistance et la resilience: Etat des connaissances en foret temperee europeenne. *VertigO - La Revue Electronique en Sciences de l'Environnement* 11(2): unpaginated.
- Paletto, A. & Tosi, V. (2010). Deadwood density variation with decay class in seven tree species of the Italian Alps. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25(2): 164-173.
- Palviainen, M., Finér, L., Kurka, A. M., Mannerkoski, H., Piirainen, S. & Starr, M. (2004). Decomposition and nutrient release from logging residues after clear-cutting of mixed boreal forest. *Plant and Soil* 263(1-2): 53-67.
- PEFC (2012). Schéma de certification forestière PEFC 2012-2017. Annexe 6- Cahier des charges national pour le propriétaire forestier. Association Française de Certification Forestière (AFCF - PEFC France).
- Peng, C. (2000). Understanding the role of forest simulation models in sustainable forest management. *Environmental Impact Assessment Review* 20(4): 481-501.
- Pernot, C. (2012). Comparaison de structure et de biodiversité entre des forêts exploitées et non exploitées en France : bilan des données acquises et premières perspectives. Vol. Master, 55 Metz (France): IRSTEA - Université Paul Verlaine.
- Perot, T. & Picard, N. (2012). Mixture enhances productivity in a two-species forest: evidence from a modeling approach. *Ecological Research* 27(1): 83-94.
- Perot, T., Vallet, P. & Archaux, F. (2013). Growth compensation in an oak-pine mixed forest following an outbreak of pine sawfly (*Diprion pini*). *Forest Ecology and Management* 295: 155-161.
- Peyron, J. L. & Bonhême, I. (2012). Indicateurs de gestion durable et enjeux forestiers des politiques publiques. *Revue Forestiere Francaise* LXIV(5): 567-580.
- Peyron, J. L. & Hervé, J. C. (2012). Comment apprécier le niveau d'exploitation des ressources forestières françaises ? *Revue Forestiere Francaise* LXIV(5): 599-611.
- Porte, A. & Bartelink, H. H. (2002). Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling* 150(1-2): 141-188.
- Pretzsch, H., Biber, P., Dursky, J., von Gadow, K., Hasenauer, H., Kandler, G., Kenk, G., Kublin, E., Nagel, J., Pukkala, T., Skovsgaard, J. P., Sotike, R. & Sterba, H. (2002). Recommendations for standardized documentation and further development of forest growth simulators. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 121(3): 138-151.
- Pretzsch, H., Grote, R., Reineking, B., Rotzer, T. & Seifert, S. (2008). Models for forest ecosystem management: A European perspective. *Annals of Botany* 101(8): 1065-1087.
- Puettmann, K. J. (2011). Silvicultural challenges and options in the context of global change: "simple" fixes and opportunities for new management approaches. *Journal of Forestry* 109(6): 321-331.
- Quine, C. P., Bailey, S. A. & Watts, K. (2013). Sustainable forest management in a time of ecosystem services frameworks: common ground and consequences. *Journal of Applied Ecology*: n/a-n/a.
- R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ranius, T., Jonsson, B. G. & Kruys, N. (2004). Modeling dead wood in Fennoscandian old-growth forests dominated by Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 34(5): 1025-1034.
- Ranius, T. & Jonsson, M. (2007). Theoretical expectations for thresholds in the relationship between number of wood-living species and amount of coarse woody debris: A study case in spruce forests. *Journal for Nature Conservation* 15(2): 120-130.
- Ranius, T., Kindvall, O., Kruys, N. & Jonsson, B. G. (2003). Modelling dead wood in Norway spruce stands subject to different management regimes. *Forest Ecology and Management* 182(1-3): 13-29.

- Ranius, T. & Roberge, J. M. (2011). Effects of intensified forestry on the landscape-scale extinction risk of dead wood dependent species. *Biodiversity and Conservation* 20(13): 2867-2882.
- Rasche, L., Fahse, L. & Bugmann, H. (2013). Key factors affecting the future provision of tree-based forest ecosystem goods and services. *Climatic Change* 118: 579–593.
- Rasche, L., Fahse, L., Zingg, A. & Bugmann, H. (2011). Getting a virtual forester fit for the challenge of climatic change. *Journal of Applied Ecology* 48(5): 1174-1186.
- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J. F. & Kerbiriou, C. (2013a). Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators* 34: 221-230.
- Regnery, B., Paillet, Y., Couvet, D. & Kerbiriou, C. (2013b). Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? *Forest Ecology and Management* 295: 118-125.
- Reynolds, M. R., Burk, T. E. & Huang, W. C. (1988). Goodness-of-Fit tests and Model Selection Procedures for Diameter Distribution Models. *Forest Science* 34(2): 373-399.
- Robert, N. & Stenger, A. (2013). Can payments solve the problem of undersupply of ecosystem services? *Forest Policy and Economics* 35(0): 83-91.
- Rock, J., Badeck, F. W. & Harmon, M. E. (2008). Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources. *European Journal of Forest Research* 127(4): 301-313.
- Rüger, N., Gutiérrez, A. G., Kissling, W. D., Armesto, J. J. & Huth, A. (2007). Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern Chile - A simulation experiment. *Forest Ecology and Management* 252(1-3): 52-66.
- Saltelli, A., Ratto, M., Andres, F., Campolongo, F., Cariboni, J., Gatelli, D., Saisana, M. & Tarantola, S. (2008). *Global sensitivity analysis. The primer*. John Wiley and Sons.
- Saltelli, A., Ratto, M., Tarantola, S. & Campolongo, F. (2006). Sensitivity analysis practices: Strategies for model-based inference. *Reliability Engineering and System Safety* 91: 1109-1125.
- Saltelli, A., Tarantola, S. & Campolongo, F. (2000). Sensitivity analysis as an ingredient of modeling. *Statistical Science* 15(4): 377-395.
- Saltelli, A., Tarantola, S., Campolongo, F. & Ratto, M. (2004). *Sensitivity analysis in practice : a guide to assessing scientific models*. Chichester.
- Sardin, T. (2012). *Massif Vosgien - sapin, épicéa et pin sylvestre*. ONF, Paris.
- Schaeffer, A., Gazin, A. & d'Alverny, A. (1930). *Sapinières*. Paris.
- Schmolke, A., Thorbek, P., DeAngelis, D. L. & Grimm, V. (2010). Ecological models supporting environmental decision making: a strategy for the future. *Trends in Ecology & Evolution* 25(8): 479-486.
- Schreiber, B. & deCalesta, D. S. (1992). The relationship between cavity-nesting birds and snags on clearcuts in western Oregon. *Forest Ecology and Management* 50(3-4): 299-316.
- Schütz, J. (1999). Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* 72(4): 359-366.
- Schütz, J. P. (1997). *Silviculture 2. Management of irregular and mixed stands - Silviculture 2. La gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Lausanne, Switzerland: Presses polytechniques et universitaires romandes.
- Schütz, J. P. (2002). Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry* 75(4): 329-337.
- Schwenk, W. S., Donovan, T. M., Keeton, W. S. & Nunery, J. S. (2012). Carbon storage, timber production, and biodiversity: comparing ecosystem services with multi-criteria decision analysis. *Ecological Applications* 22(5): 1612-1627.
- Seidl, R., Baier, P., Rammer, W., Schopf, A. & Lexer, M. J. (2007a). Modelling tree mortality by bark beetle infestation in Norway spruce forests. *Ecological Modelling* 206(3-4): 383-399.
- Seidl, R., Fernandes, P. M., Fonseca, T. F., Gillet, F., Jonsson, A. M., Merganicova, K., Netherer, S., Arpaci, A., Bontemps, J. D., Bugmann, H., Gonzalez-Olabarria, J. R., Lasch, P., Meredieu, C., Moreira, F., Schelhaas, M. J. & Mohren, F. (2011a). Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecological Modelling* 222(4): 903-924.

- Seidl, R. & Lexer, M. J. (2013). Forest management under climatic and social uncertainty: Trade-offs between reducing climate change impacts and fostering adaptive capacity. *Journal of Environmental Management* 114: 461-469.
- Seidl, R., Rammer, W., Jager, D., Currie, W. S. & Lexer, M. J. (2007b). Assessing trade-offs between carbon sequestration and timber production within a framework of multi-purpose forestry in Austria. *Forest Ecology and Management* 248(1-2): 64-79.
- Seidl, R., Rammer, W., Jager, D. & Lexer, M. J. (2008). Impact of bark beetle (*Ips typographus* L.) disturbance on timber production and carbon sequestration in different management strategies under climate change. *Forest Ecology and Management* 256(3): 209-220.
- Seidl, R., Rammer, W. & Lexer, M. J. (2011b). Adaptation options to reduce climate change vulnerability of sustainable forest management in the Austrian Alps. *Canadian Journal of Forest Research* 41(4): 694-706.
- Seidl, R., Rammer, W. & Lexer, M. J. (2011c). Climate change vulnerability of sustainable forest management in the Eastern Alps. *Climatic Change* 106(2): 225-254.
- Seidl, R., Schelhaas, M. J. & Lexer, M. J. (2011d). Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology* 17(9): 2842-2852.
- Seymour, R. S., White, A. S. & deMaynadier, P. G. (2002). Natural disturbance regimes in northeastern North America - evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *Forest Ecology and Management* 155(1-3): 357-367.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P. & Rauh, J. (2000). Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 128(3): 211-225.
- Similä, M., Kouki, J. & Martikainen, P. (2003). Saproxyllic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management* 174(1-3): 365-381.
- Soares, P., Tomé, M., Skovsgaard, J. P. & Vanclay, J. K. (1995). Evaluating a growth model for forest management using continuous forest inventory data. *Forest Ecology and Management* 71(3): 251-265.
- Söderbergh, I. & Ledermann, T. (2003). Algorithms for simulating thinning and harvesting in five European individual-tree growth simulators: a review. *Computers and Electronics in Agriculture* 39(2): 115-140.
- Sohn, J. A., Kohler, M., Gessler, A. & Bauhus, J. (2012). Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology* 32(10): 1199-1213.
- Speight, M. C. D. (1989). *Saproxyllic invertebrates and their conservation*. Strasbourg, France: Council of Europe.
- Spiecker, H. (2003). Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *Journal of Environmental Management* 67(1): 55-65.
- Spiering, D. J. & Knight, R. L. (2005). Snag density and use by cavity-nesting birds in managed stands of the Black Hills National Forest. *Forest Ecology and Management* 214(1-3): 40-52.
- Stage, A. (2003). How forest models are connected to reality: evaluation criteria for their use in decision support. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 33(3): 410-421.
- Stokland, J. N., Tomter, S. M. & Soderberg, U. (2004). Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia. *EFI Proceedings* (51): 207-226.
- Streit, K., Wunder, J. & Brang, P. (2009). Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management* 257(9): 1902-1909.
- Temperli, C., Bugmann, H. K. M. & Elkin, C. (2012). Adaptive management for competing forest goods and services under climate change. *Ecological Applications*.
- Thorsen, B. J. & Helles, F. (1998). Optimal stand management with endogenous risk of sudden destruction. *Forest Ecology and Management* 108(3): 287-299.
- Ulyshen, M. D. (2011). Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management* 261(9): 1479-1489.

- Valkonen, S., Koskinen, K., auml, kinen, J. & Vanha-Majamaa, I. (2011). Natural regeneration in patch clear-cutting in <i>Picea abies</i> stands in Southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 26(6): 530-542.
- Vallet, P. & Perot, T. (2011). Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *Journal of Vegetation Science* 22(5): 932-942.
- Vanclay, J. K. & Skovsgaard, J. P. (1997). Evaluating forest growth models. *Ecological Modelling* 98(1): 1-12.
- Vanderwel, M. C., Malcolm, J. R. & Smith, S. M. (2006). An integrated model for snag and downed woody debris decay class transitions. *Forest Ecology and Management* 234(1-3): 48-59.
- Vavrova, P., Penttila, T. & Laiho, R. (2009). Decomposition of Scots pine fine woody debris in boreal conditions: Implications for estimating carbon pools and fluxes. *Forest Ecology and Management* 257(2): 401-412.
- Vieilledent, G. (2009). Structurer l'incertitude et la variabilité dans les modèles de dynamique forestière - Application à la coexistence du Sapin et de l'Epicéa en forêt de montagne. In *RP2E*, Vol. PhD, 257 Grenoble: AgroParisTech-ENGREF - Cemagref.
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhote, J.-F. & Clark, J. S. (2010a). Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: a hierarchical Bayesian approach. *Oecologia* 163(3): 759-773.
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G. & Dhote, J. F. (2010b). Mortality of silver fir and Norway Spruce in the Western Alps - a semi-parametric approach combining size-dependent and growth-dependent mortality. *Annals of Forest Science* 67(3).
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhôte, J. F. & Clark, J. S. (2009). Biases in the estimation of size-dependent mortality models: advantages of a semiparametric approach. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 1430-1443.
- von Gadow, K., Nagel, J. & Saborowski, J. (2002). *Continuous Cover Forestry : Assesment, Analysis, Scenarios*. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers.
- Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F. & Gosselin, F. (2011). Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation* 144(1): 441-450.
- Webster, C. R. & Lorimer, C. G. (2005). Minimum opening sizes for canopy recruitment of midtolerant tree species: a retrospective approach. *Ecological Applications* 15(4): 1245-1262.
- Westgate, M. J., Likens, G. E. & Lindenmayer, D. B. (2013). Adaptive management of biological systems: A review. *Biological Conservation* 158: 128-139.
- Winter, S. & Möller, G. C. (2008). Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management* 255(3-4): 1251-1261.
- Wolfslehner, B., Bruchert, F., Fischbach, J., Rammer, W., Becker, G., Lindner, M. & Lexer, M. J. (2012). Exploratory multi-criteria analysis in sustainability impact assessment of forest-wood chains: the example of a regional case study in Baden-Wurttemberg. *European Journal of Forest Research* 131(1): 47-56.
- Wolfslehner, B. & Seidl, R. (2010). Harnessing Ecosystem Models and Multi-Criteria Decision Analysis for the Support of Forest Management. *Environmental Management* 46(6): 850-861.
- Zilliox, C. & Gosselin, F. (2013). Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: Variations of the relationship in geographical and ecological space. *Forest Ecology and Management* Online First(0).

ANNEXES

ANNEXE 1 – Implémentation sous Capsis des indicateurs de Biodiversité floristique

Benoit Courbaud et Frédéric Gosselin – 23/09/2013

La démarche s'appuie sur l'article de Zilliox and Gosselin (2013)

Décomposition du calcul dans Samsara2

Samsara2 fait appel à

Un script localisé dans Capsis4\src\samsara2\pgms par exemple :

Capsis4\src\samsara2\pgms\ScriptVegetationDiversity.java

Un fichier de paramètres, localisé dans le répertoire Capsis4\data\samsara2 par exemple :

Capsis4\data\samsara2\VegetationDiversity\VegetationDiversityParameters.txt

Différents objets localisés dans le répertoire

Capsis4\src\samsara2\extension\modeltool\vegetationdiversity

Le script fait appel à

- un fichier d'inventaire de peuplement
- un fichier de paramètres indiquant pour chaque groupe écologique les valeurs des différents paramètres du modèle de calcul de richesse spécifique (ex : dataFred.txt)

et définit

- nIFNPlots : un nombre de placettes IFN à échantillonner dans le peuplement
- nDraws : un nombre de tirages aléatoires de valeurs de richesses spécifiques, sur chaque placette IFN

Il crée alors un **objet de classe VegetationDiversity**

Cet objet

- Crée les objets de classe IFNPlot
- Crée les objets de classe EcologicalGroup

Les objets IFNPlot calculent les données dendrométriques dans la zone qu'elles recouvrent :

En particulier :

- Couvert dans un rayon de 25 m
- Surface terrière : en m²/ha, calculé dans un rayon de 6 m pour les arbres de Dbh compris entre 7.5 et 22.5 cm, dans un rayon de 9 m pour les arbres de Dbh compris entre 22.5 et 37.5 cm et dans un rayon de 15 m pour les arbres de Dbh > 37.5 cm.

Les objets EcologicalGroup calculent pour chaque groupe présent dans le fichier de paramètres et chaque IFNPlot :

- muDendro est l'exponentielle de la somme des produits de chaque paramètre du tableau de paramètres avec la variable dendrométrique correspondante.
- muEcolo caractérise la station et est lu directement dans le fichier de paramètres
- size est également un paramètre lu directement dans le fichier de paramètres.
- mu est le produit de muEcolo et de muDendro. C'est l'espérance du nombre d'espèces du groupe présentes sur la placette IFN.
- un nombre d'espèces présentes est tiré nDraws fois pour chaque IFNplot dans une distribution de paramètres mu et size. Cette distribution est une mixture de Bernouilli, de Double Polya, de Négative Binomiale et de Poisson. C'est-à-dire que suivant le rapport entre mu et size, le tirage est fait dans l'une ou l'autre de ces distributions, ce qui permet de gérer une sous-dispersion ou une sur-dispersion par rapport à la distribution classique de Poisson.
- Par IFNPlot, un histogramme du nombre d'espèces tirées est calculé, ainsi que la médiane et différents percentiles.
- Pour l'ensemble des IFNPlot cumulés, un histogramme du nombre d'espèces tirées est calculé, ainsi que la médiane et différents percentiles.

Définition des Groupes Ecologiques

Zilliox et Gosselin ont testé trois classifications écologiques :

Classification	Group symbol	Definition
forest succession	h.MF	herbaceous mature forest species
	h.PF	herbaceous peri-forest species
	h.NF	herbaceous non forest species
	w.MF	woody mature forest species
	w.PF	woody peri-forest species
light requirement	h.HL	herbaceous high light requirement species
	h.IL	herbaceous intermediate light requirement species
	h.LL	herbaceous low light requirement species
	w.HL	woody high light requirement species
	w.IL	woody intermediate light requirement species
temperature requirement	h.HT	herbaceous high temperature requirement species
	h.IT	herbaceous intermediate temperature requirement species
	h.LT	herbaceous low temperature requirement species
	w.HT	woody high temperature requirement species
	w.IT	woody intermediate temperature requirement species
	w.LT	woody low temperature requirement species

Définition des paramètres et des variables dendrométriques

Paramètre	Variable	Unité	Calcul dans Samsara2
C_tot	Couvert total	%	Cspruce + Cfir + Cother - may be > 100% as in IFN data
C_dom	domspCratio	ratio	couvert de l'esp dominante / couvert total calculé sur une placette de 6, 9 et 15m de rayon suivant
G_tot	Surface terrière totale	m2 / ha	Dbh
G_dom	domspGratio	%	100 * S.terrière de l'esp dominate / S.terrière totale 100 * nb cellules couvertes par l'épicéa / nb cellules sur
Csp_spruce	Couvert Epicéa	%	placette de 25 m de rayon
Csp_fir	Couvert Sapin	%	100 * nb cellules couvertes par sapin / nb cellules sur placette de 25 m de rayon
Csp_othersp	Couvert Autres	%	100 * nb cellules couvertes par autres / nb cellules sur placette de 25 m de rayon
Gsp_spruce	S.terrière Epicéa	m2 / ha	calculé sur une placette de 6, 9 et 15m de rayon suivant Dbh
Gsp_fir	S.terrière Sapin	m2 / ha	calculé sur une placette de 6, 9 et 15m de rayon suivant Dbh
Gsp_othersp	S.terrière Autres	m2 / ha	calculé sur une placette de 6, 9 et 15m de rayon suivant Dbh
GD_vbt	S.terrière Very Big Trees	m2 / ha	calculé sur une placette de 6, 9 et 15m de rayon suivant Dbh
GD_bt	S.terrière Big Trees	m2 / ha	calculé sur une placette de 6, 9 et 15m de rayon suivant Dbh
GD_mt	S.terrière Medium Trees	m2 / ha	calculé sur une placette de 6, 9 et 15m de rayon suivant Dbh
GD_st	S.terrière Small Trees	m2	calculé sur une placette de 6, 9 et 15m de rayon suivant Dbh
RS_tot	Tree Richness	species	nb espèces d'arbres sur une placette de 6, 9 et 15m de rayon suivant Dbh

Remarque : Données IFN : Le couvert est calculé comme la somme des couverts individuels des arbres et monte jusqu'à 135%. Dans Samsara2, si on ne répartie pas les couverts entre les espèces qui couvrent un même centre de cellule, on aboutit probablement à une surestimation du couvert.

Modèles et Valeurs des paramètres retenus

Exemple du fichier de paramètres VegetationDiversityParameters.txt

#							Csp_	Csp_	Csp_	Gsp_	Gsp_
Groupe	muEcolo	size	C_tot	C_dom	G_tot	G_dom	spruce	fir	other sp	spruce	fir
Sciap	2.478	-0.157	0.006	-0.357	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Interm	21.537	1.052	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Helio	13.418	1.173	0.000	0.000	0.000	0.000	-0.012	-0.005	-0.007	0.000	0.000

Gsp_					
other sp	GD_vbt	GD_bt	GD_mt	GD_st	RS_tot
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
0.000	0.004	0.003	0.001	-0.023	0.000
0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Choix des groupes

Nous avons choisi dans un premier temps de ne modéliser dans Samsara que les groupe h.HL (Herbacées Héliophiles), h.IL (Herbacées intermédiaires) et h.LL (Herbacées Sciaphiles) car

(i) il nous fallait nous restreindre à peu d'indicateurs – notamment pour le travail d'optimisation prévu dans la thèse de V. Lafond ;

(ii) cette série comprend les groupes écologiques les plus contrastés dans leur réponse au couvert du peuplement (cf. Tableau 7 et aussi Tableau SM.15 et SM.16). Les ligneux présentent des réponses de magnitude plus faible à ces gradients.

Choix des modèles

Dans Zilliox et Gosselin, 2013 plusieurs modèles alternatifs prenant en compte des sous-ensembles de variables dendrométriques ont été testés. Ici, le meilleur modèle pour chaque groupe écologique a été retenu, sur la base du plus faible DICmin. Cette approche basée sur le meilleur modèle a été préférée à une approche multi-modèles pondérée car plus simple à mettre en œuvre et aussi performante (Ando, 2011). Dans le tableau, une valeur Zéro a été affectée aux paramètres correspondant aux variables non utilisées dans ce modèle.

Les modèles retenus sont :

- Pour les sciaphiles : modèle « DominanceC.reaction » soit modèle avec le couvert total et le couvert de l'espèce dominante, en interaction avec le pH estimé par la flore.
- Pour les intermédiaires : modèle « GclasseD.expoter » soit modèle avec surface terrière par classe de diamètre en interaction avec l'orientation et la pente.
- Pour les héliophiles : modèle « Ctotalsp.altitude » soit modèle basé sur le Couvert par essence en interaction avec l'altitude.

Remarque : ces modèles sont différents du tableau 6 de la publication de Zilliox and Gosselin (2013) à la suite d'une erreur dans le tableau 6 de la publication.

muEcolo est un paramètre correspondant aux conditions stationnelles. Il est calculé pour l'instant à l'extérieur de Capsis.

Les conditions écologiques choisies sont les suivantes (cf. fichier R) :

tmYr <- 8 (en °C)

pptveget <- 600 (mm)

reaction <- 5 (pH indiqué par la flore)

solradveget <- 600 (radiation annuelle)

topo <- 5 (type topo)

pente <- pi/4

expo <- pi/2

altitude = 1100 (en m)

L'ensemble de ces paramètres est calculé dans le fichier « Export_Benoit_Valentine_V2.r »

REFERENCES

- Ando, T. (2011). Predictive bayesian model selection. *American Journal of Mathematical and Management Sciences* 31(1-2): 13-38.
- Zilliox, C. &Gosselin, F. (2013). Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: Variations of the relationship in geographical and ecological space. *Forest Ecology and Management* Online First(0).

ANNEXE 2 – Article des actes du Colloque FORGECO

Effet de la gestion sur les services écosystémiques des forêts hétérogènes de montagne : Analyse du compromis production- biodiversité par simulation

Statut :

Proposition pour les actes du colloque FORGECO- *Forêts et écosystèmes cultivés : vers une intensification écologique* (Grenoble, 3- 4 décembre 2013)

Auteurs :

Valentine Lafond*, Thomas Cordonnier, Benoît Courbaud.

Irstea Grenoble Unité écosystèmes montagnards.

2 rue de le Papeterie, BP 76. 38402 St Martin-d'Hères cedex, FRANCE.

* valentine.lafond@irstea.fr

Introduction

Les changements globaux et les évolutions de l'environnement socio-économique actuels renforcent les attentes sociétales vis-à-vis d'une gestion forestière multifonctionnelle. Les peuplements forestiers de montagne bénéficient d'une longue tradition de sylviculture en futaie irrégulière, souvent considérée comme favorable à cette multifonctionnalité et à son maintien dans un contexte de changements climatiques. Le nouvel objectif de « produire plus tout en préservant mieux la biodiversité » (Grenelle de l'environnement 2007, Assises de la forêt 2006) interroge toutefois les pratiques de gestion, en confrontant d'un côté les démarches de conservation des attributs des vieux peuplements (gros bois, bois mort), jugés favorables à une diversité de micro-habitats importants pour des compartiments de biodiversité menacés (oiseaux et chiroptères cavicoles, champignons et insectes saproxyliques ...), et de l'autre la volonté des gestionnaires de « dynamiser » la sylviculture (diminution des volumes sur pied et/ou des diamètres d'exploitabilité), en réponse à l'augmentation du capital sur pied, à la demande industrielle pour des produits standardisés et à la volonté de diminuer la vulnérabilité des peuplements face aux perturbations naturelles âgés. Enfin, on note un intérêt croissant vis-à-vis de la gestion par trouée (voir guide de sylviculture des forêts de montagne de Gauquelin et Courbaud (2006)), supposée favoriser la résilience des peuplements (Cordonnier et al. 2008) en permettant la présence continue de taches régénération dans le peuplement,

la diversité des diamètres, et la régénération d'essences d'écologies variées, comme dans le cas du mélange sapin-épicéa.

Il semble donc nécessaire d'évaluer dans quelle mesure les pratiques de gestion en forêt irrégulière permettent de concilier production de bois et préservation de la biodiversité de manière durable, afin de les justifier scientifiquement ou de les renouveler le cas échéant. Il est toutefois difficile d'anticiper l'influence à long terme de nouvelles stratégies sylvicoles à partir de la seule analyse des gestions passées, et l'expérimentation de terrain s'avère longue et délicate. Une alternative consiste donc à utiliser les modèles de dynamique forestière comme support à l'expérimentation, en les couplant avec des algorithmes de gestion et des modèles de provision des services écosystémiques. Cette approche assure en effet à la fois un bon contrôle des facteurs et la possibilité d'effectuer des expériences par simulation sur le long terme, avec des répétitions.

L'objectif de cette étude est d'évaluer l'effet à long terme de différentes modalités de gestion en futaie irrégulière sur la production de bois et la préservation de la biodiversité. Nous pensons que les différents indicateurs de structure, production et biodiversité ne répondent pas de la même manière à la gestion, mais qu'il est possible d'identifier des leviers de gestion influents permettant d'alimenter la réflexion sur la définition de scénarios sylvicoles assurant un compromis entre production et biodiversité.

Matériels et méthodes

Cette étude repose sur le couplage entre un modèle de dynamique forestière (Samsara2), un algorithme de sylviculture irrégulière simulant la sélection individuelle des arbres, et des modèles de biodiversité. Le modèle Samsara2 est un modèle individu centré et spatialement explicite simulant la dynamique forestière (croissance, mortalité, régénération naturelle) dans les sapinières-pessières irrégulières de montagne, à l'échelle du peuplement forestier. Fondé sur la compétition pour la lumière (Courbaud et al. 2003), il est particulièrement adapté à l'étude des effets de la sylviculture irrégulière sur la dynamique des peuplement, au travers du dosage de la lumière (Cordonnier et al. 2008; Lafond et al. 2014). L'algorithme de sylviculture utilisé (Lafond et al. 2014) comporte quinze paramètres visant à contrôler les quantités prélevées à chaque passage, la répartition du prélèvement entre récolte et éclaircie, ainsi que différents critères de sélection des arbres liés à leur diamètre, espèce, ou répartition spatiale (récolte pied à pied, par groupe, par bouquet...). Certains paramètres visent également à intégrer des mesures de conservation de la biodiversité : rétention de gros bois, d'arbres morts et préservation des essences minoritaires. Plusieurs variables de sortie permettent ensuite d'estimer le niveau de biodiversité potentielle (indicateurs indirects) ou réalisée (indicateurs directs) atteint pour chaque scénario sylvicole. En plus de variables dendrométriques telles que la densité de gros et très gros bois ou la diversité des espèces d'arbre, deux modèles de biodiversité issus de la

littérature ont été implémentés et couplés avec le modèle Samsara2 : un modèle de décomposition du bois mort, adapté depuis celui d' Holeksa et al. (2008), permet de prédire le volume et la diversité des pièces de bois mort présents dans le peuplement ; tandis qu'un modèle issu de l'étude de Zilliox et Gosselin (2013) permet de prédire la richesse spécifique de la strate herbacée pour trois groupes écologiques (héliophiles, intermédiaires, sciaphiles) à partir de caractéristiques dendrométriques du peuplement (à l'échelle de sous-placettes d'inventaire type IFN tirées aléatoirement dans le peuplement).

Samsara2 et l'ensemble de ces sous-modèles sont hébergés par la plateforme de simulation Capsis4 (Dufour-Kowalski et al. 2012). Leur couplage permet à l'utilisateur de contrôler finement la gestion appliquée à un peuplement forestier et de constater ses effets sur un grand nombre de variables de sortie. Il est ainsi possible de mettre en place des expériences par simulation visant à étudier l'effet de différents scénarios de gestion (par exemple gestion classique, gestion plus dynamique ou au contraire plus conservatrice) sur la structure du peuplement, la production de bois et la biodiversité. Les scénarii de gestion sont appliqués à des peuplements virtuels de 4ha, reconstitués à partir de données d'inventaires de l'Office National des Forêts, et les simulations sont conduites sur 150 ans.

La multiplication des paramètres d'entrée et variables de sortie, ainsi que les nombreuses interactions possibles existant d'une part entre paramètres de gestion et d'autre part entre paramètres de gestion et paramètres démographiques, rendent complexes la définition des plans d'expérience et l'analyse des résultats. De plus, compte tenu de la longueur des simulations (une trentaine de minutes par simulation de 150 ans), la définition de plans complets n'est pas envisageable. Plutôt que de définir a priori des scénarios sylvicoles représentatifs correspondant à un nombre limité de combinaisons de paramètres de gestion (voir par exemple Lafond et al. (2014)), nous avons opté pour une approche par analyse de sensibilité (en utilisant la méthode de Morris (1991)). Cette approche permet d'explorer de manière globale la totalité de l'espace des facteurs (paramètres de gestion et facteur « productivité » du peuplement) et de déterminer la sensibilité des différentes variables de sortie aux facteurs d'entrée du modèle.. Compte tenu du grand nombre d'indicateurs étudiés et afin de faciliter l'analyse et l'interprétation des résultats, des groupes de variables ont été formés grâce à une Analyse en Composante Principale et une vingtaine de variables, considérées représentatives des différents groupes et peu corrélées entre elles, ont été sélectionnées.

Une fois les facteurs influents identifiés, l'analyse a été recentrée sur une sélection de facteurs de gestion influents et d'indicateurs complémentaires, permettant d'analyser la réponse de la production et de la biodiversité à la gestion (Figure 1). Enfin, les compromis entre différents objectifs de production et de biodiversité ont été analysés grâce à une méthode d'analyse multicritère permettant d'identifier les scénarii de gestion maximisant localement différents indicateurs de manière conjointe (fronts de Pareto) et ainsi de visualiser les compromis entre indicateurs (Figure 2).

Résultats

L'analyse de sensibilité conduite avec la méthode de Morris a permis de tester l'influence des différents facteurs (paramètres de gestion et peuplement initial) sur chaque indicateur de production ou de biodiversité, ainsi que d'établir leur influence relative. On note que le facteur « peuplement », qui peut être assimilé à un gradient de productivité (intégrant croissance et reproduction), est pour l'ensemble des indicateurs. Certains facteurs de gestion sont également influents pour la quasi-totalité des indicateurs étudiés, à savoir la taille des groupes d'arbres récoltés (trouées de 0 à 2500m²), le diamètre d'exploitabilité, la proportion maximale d'arbres mûrs (ayant atteint le diamètre d'exploitabilité) récoltés à chaque passage, la proportion maximale de petits bois et/ou bois moyens passés en éclaircie, la proportion maximale de bois mort frais récolté, la quantité standard prélevée (en m²) et le seuil de mise en conservation des espèces minoritaires (proportion minimale de l'espèce, en dessous de laquelle l'espèce est préservée de la coupe).

La taille des trouées a une influence très forte sur la structure du peuplement, autant spatiale qu'en termes de distribution en diamètre (diversité des diamètres), car les trouées favorisent à la fois le recrutement de perches et le maintien de très gros bois. Les trouées modifient également la richesse spécifique de la strate herbacée, avec un effet positif sur les espèces héliophiles mais négatif sur les espèces intermédiaires et sciaphiles⁴⁴ (Figure 1), tandis que l'effet sur la diversité spécifique des arbres et la régénération de l'épicéa est moins clair, probablement à cause de nombreuses interactions entre facteurs.

Parmi les leviers d'intensification de la gestion, les facteurs les plus influents sont le diamètre d'exploitabilité et la proportion de bois mûrs (de diamètre \geq diamètre d'exploitabilité) récoltés à chaque passage. L'intensité de l'éclaircie et les quantités prélevées (standard et maximale) ont également une influence, mais plus faible. Les modalités plus « intensives » (diamètre d'exploitabilité réduit et plus grande proportion de bois « mûrs » récoltés à chaque passage) ont un effet clair sur le stock et la structure du peuplement, et conduisent à des surfaces terrières et densités de gros bois plus faibles, tandis qu'elles ont un effet plus contrasté sur la production de bois et la biodiversité (Figure 1). Malgré la forte variabilité observée pour chaque modalité, il semblerait que l'intensification ait un effet positif sur le volume moyen récolté à chaque passage mais négatif sur la dimension des produits. L'effet sur la biodiversité est globalement négatif, avec des densités de très gros bois vivants et gros bois morts debout plus faibles et une réduction de la richesse spécifique des herbacées sciaphiles et intermédiaires. On remarque toutefois que la richesse spécifique des herbacées héliophiles est,

⁴⁴ Les figures 1 et 2 ne portent que sur la richesse spécifique des herbacées héliophiles et intermédiaires, la richesse spécifique des herbacées sciaphiles étant très fortement corrélée (négativement) avec celle des héliophiles.

contrairement aux deux autres groupes, favorisée par l'intensification. Quant aux variables liées au bois mort, elles répondent essentiellement au facteur contrôlant la récolte du bois mort frais, bien qu'on observe également un effet négatif de l'intensification de la gestion sur la densité de gros bois morts debout et la diversité du bois mort. Enfin, les variables liées à la composition du peuplement sont également sensibles aux facteurs de préservation des espèces minoritaires.

L'analyse de la réponse des indicateurs de production et de biodiversité aux principaux facteurs influents (Figure 1) a fourni quelques indices quant à l'existence de compromis entre indicateurs, mais l'effet des facteurs est parfois difficilement interprétable à cause de la forte variabilité observée pour chaque modalité. L'analyse des fronts de Pareto (Figure 2) a toutefois permis de confirmer l'existence de ces compromis, notamment entre le volume de bois récolté et différents indicateurs de biodiversité (densité de très gros bois vivants, densité de gros bois morts debout, richesse spécifique de la strate herbacée...). On note également l'existence de compromis entre différents indicateurs d'un même service : entre volume récolté et dimension des arbres coupés, entre richesse spécifique des herbacées intermédiaires et héliophiles, ou encore entre cette dernière et la densité des très gros bois vivants.

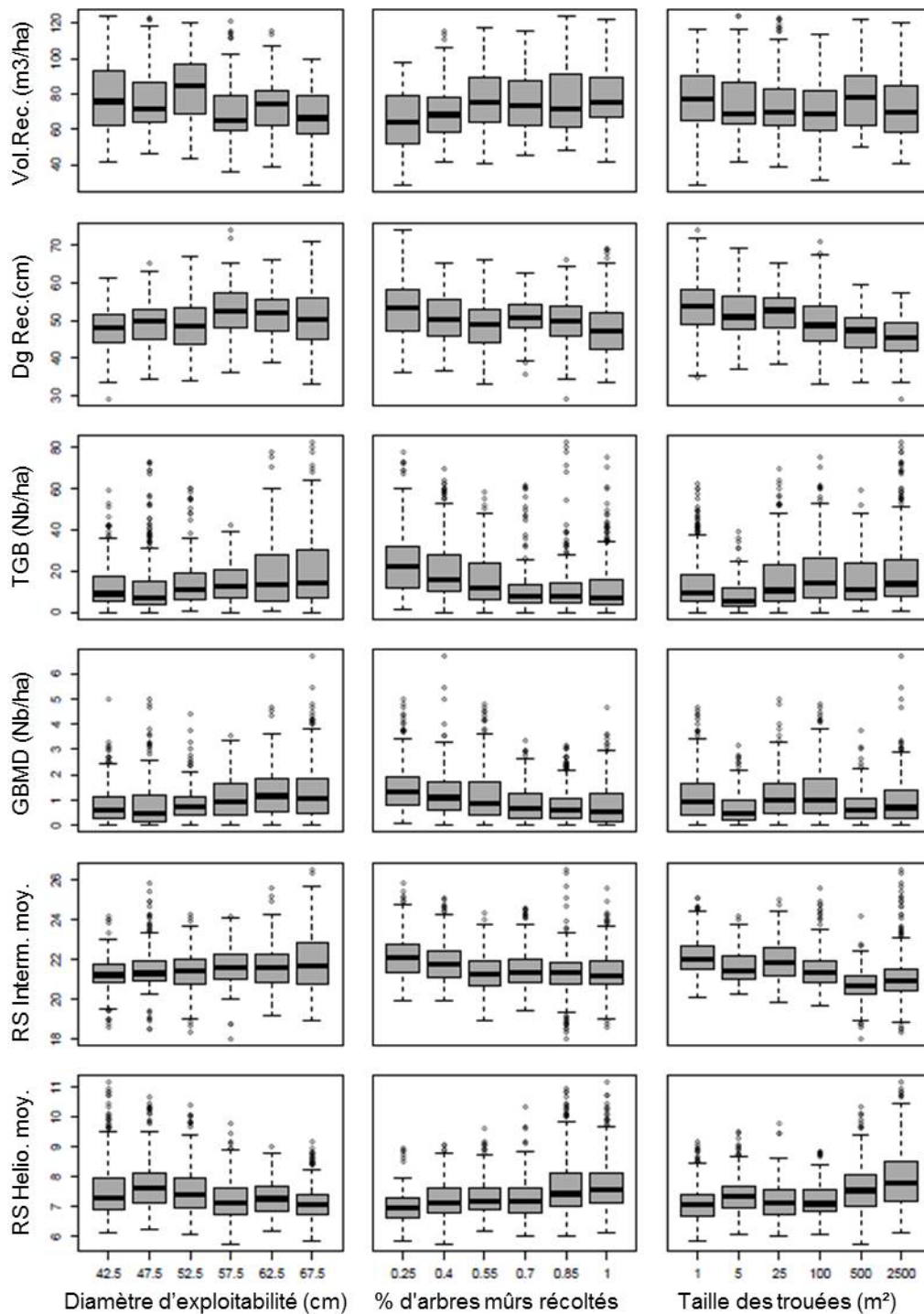


Figure 28: Réponse de la production de bois et de la biodiversité à l'intensification de la gestion et à l'agrégation spatiale des prélèvements.

Cette figure présente les niveaux obtenus pour une sélection d'indicateurs de production (*Vol.Rec* - volume de bois récolté à chaque passage, *Dg Rec.* - diamètre quadratique des arbres coupés) et de biodiversité (densités de très gros bois vivants -*TGB*- et gros bois morts debout -*GBMD*-, richesse spécifique des herbacées héliophiles – *RS Helio.*- et intermédiaires - *RS Interm.*), pour chaque modalité des trois facteurs de gestion les plus influents. Ces graphiques utilisent les simulations conduites dans le cadre de l'analyse de sensibilité, et plus précisément la valeur moyenne en fin de simulation (calculée sur une fenêtre de 20 ans, de $t=130$ à $t=150$ ans). La forte variabilité observée pour chaque modalité est due aux interactions avec les autres facteurs.

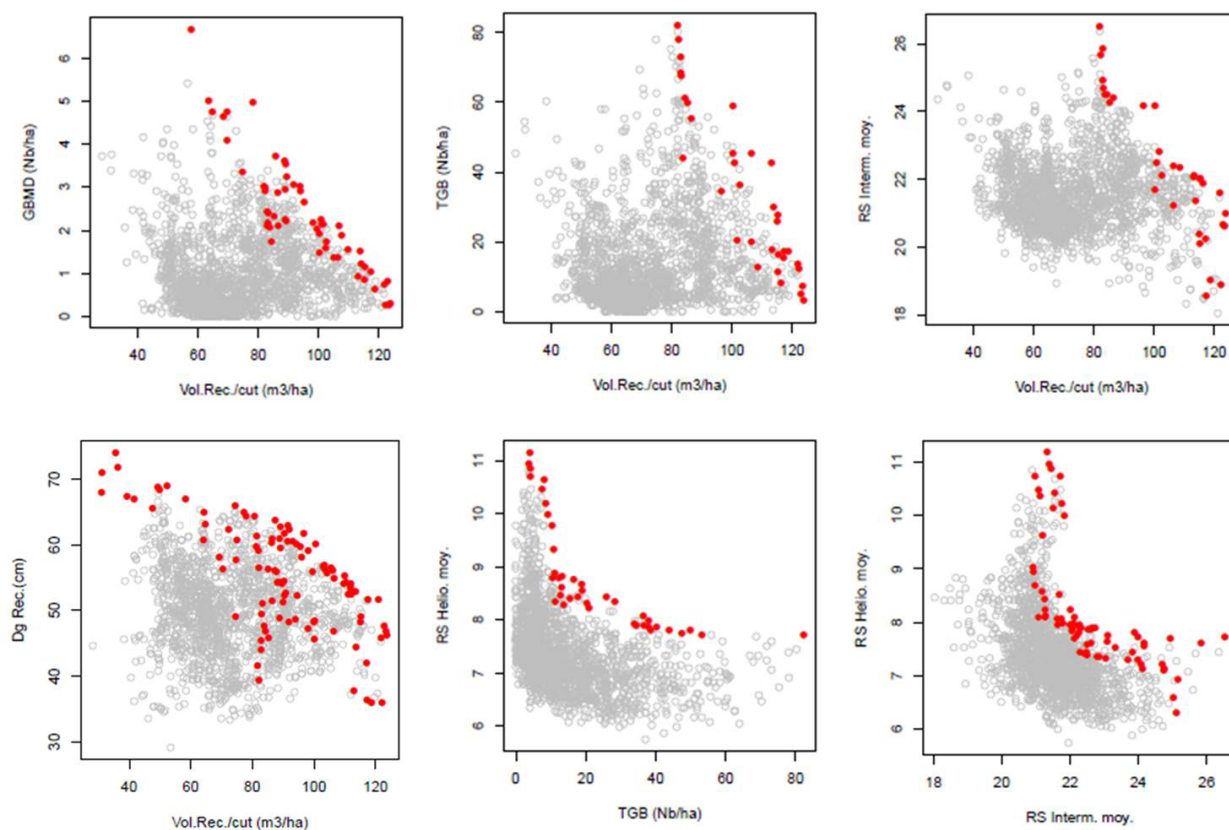


Figure 29: Visualisation des compromis entre indicateurs grâce aux fronts de Pareto.

Cette figure représente une sélection de compromis observés entre indicateurs de production (*Vol.Rec* - volume de bois récolté à chaque passage, *Dg Rec.* - diamètre quadratique des arbres coupés) et indicateurs de biodiversité (densités de très gros bois vivants -*TGB*- et gros bois morts debout -*GBMD*-, richesse spécifique des herbacées héliophiles -*RS Helio.*- et intermédiaires - *RS Interm.*). Les compromis peuvent être observés entre indicateurs de production et indicateurs de biodiversité (en haut), ou entre indicateurs d'un même service écosystémique (en bas). Chaque graphique présente la relation observée entre deux indicateurs, chaque point représentant le résultat d'un scénario de gestion (valeurs moyennes calculées sur les 20 dernières années). Les points rouges représentent le front de Pareto, soit l'ensemble des scénarii « non dominés » dans l'espace à trois dimensions défini par trois indicateurs. Un scénario est « non dominé » si aucun autre scénario n'a abouti à un meilleur résultat pour au moins un des trois indicateurs. Ces graphiques représentent donc des projections en 2 dimensions d'un espace à 3 dimensions, ce qui explique que certains points du front de Pareto (en rouge) ne soient pas en bordure du nuage de point. L'analyse des fronts de Pareto permet, en plus d'identifier des scénarii de gestion optimisant de manière conjointe plusieurs indicateurs (ici 3 indicateurs maximum), de détecter l'existence de compromis (ou non) entre indicateurs.

Discussion

L'analyse de sensibilité a permis d'évaluer la sensibilité des indicateurs de structure, production et biodiversité aux différents paramètres de gestion et à la productivité du peuplement. Le nombre de leviers de gestion réellement influents est relativement réduit et la plupart de ces leviers sont communs aux différents indicateurs étudiés. Parmi eux, le diamètre d'exploitabilité et l'intensité des récoltes (proportion maximale d'arbres récoltés en une seule intervention, parmi ceux qui ont dépassé le diamètre d'exploitabilité) ont été identifiés comme étant les deux leviers d'intensification de la gestion réellement efficaces. Leurs effets sur les différents indicateurs de production de bois et de préservation de la biodiversité sont toutefois contrastés. On observe ainsi des compromis entre indicateurs de services différents (production vs biodiversité), mais également entre indicateurs d'un même service.

L'analyse détaillée des fronts de Pareto devrait permettre, en plus d'identifier les compromis entre indicateurs, de vérifier l'hypothèse selon laquelle des gammes intermédiaires d'intensité de gestion pourraient permettre d'obtenir des compromis entre production de bois et maintien de la biodiversité sur une parcelle donnée. Néanmoins, si la recherche de compromis à l'échelle de la parcelle est intéressante et permet d'alimenter la réflexion autour de l'intensification écologique et la gestion multifonctionnelle des forêts, il est évident que l'analyse doit également se faire à l'échelle du paysage. La recherche de compromis sur toutes les parcelles d'un massif forestier risquerait en effet de réduire fortement la gamme des services fournis à l'échelle du massif, en éliminant certains compartiments de biodiversité inféodés à des types de peuplements spécifiques (biodiversité spécifique des îlots de vieillissements par exemple) ou en réduisant trop fortement certains produits demandés par l'industrie. Une mosaïque de scénarii de gestion choisis parmi les scénarii « performants » (désignés par les fronts de Pareto) paraît donc souhaitable à l'échelle du massif.

Références

- Aakala T (2010) Coarse woody debris in late-successional *Picea abies* forests in northern Europe: Variability in quantities and models of decay class dynamics. *For Ecol Manage* 260:770-779
- Ananda J, Herath G (2009) A critical review of multi-criteria decision making methods with special reference to forest management and planning. *Ecological Economics* 68:2535-2548
- Ares A, Berryman SD, Puettmann KJ (2009) Understory vegetation response to thinning disturbance of varying complexity in coniferous stands. *Appl Veg Sci* 12:472-487
- Arii K, Caspersen JP, Trevor AJ, Sean CT (2008) A selection harvesting algorithm for use in spatially explicit individual-based forest simulation models. *Ecol Model* 211:251-266
- Barbaro L, Rossi JP, Vetillard F, Nezan J, Jactel H (2007) The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography* 34:652-664
- Barbier S, Chevalier R, Loussot P, Berges L, Gosselin F (2009) Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: Tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *For Ecol Manage* 258:S176-S186
- Bartels SF, Chen HYH (2009) Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? *Ecology* 91:1931-1938
- Barthod C (2012) Aux origines des indicateurs de gestion durable des forêts. *Revue Forestiere Francaise* 64:551-560
- Baskent EZ, Keleş S (2009) Developing alternative forest management planning strategies incorporating timber, water and carbon values: An examination of their interactions. *Environmental Modeling and Assessment* 14:467-480
- Baskent EZ, Keles S, Yolasigmaz HA (2008) Comparing multipurpose forest management with timber management, incorporating timber, carbon and oxygen values: A case study. *Scand J Forest Res* 23:105-120
- Bauhus J, Puettmann K, Messier C (2009) Silviculture for old-growth attributes. *For Ecol Manage* 258:525-537
- Beniston M, Stephenson DB, Christensen OB, Ferro CAT, Frei C, Goyette S, Halsnaes K, Holt T, Jylha K, Koffi B, Palutikof J, Scholl R, Semmler T, Woth K (2007) Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Clim Change* 81:71-95
- Bergeron Y, Harvey B, Leduc A, Gauthier S (1999) Forest management guidelines based on natural disturbance dynamics: Stand- and forest-level considerations. *The Forestry Chronicle* 75:49-54
- Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, Riofrio-Dillon G, de Ruffray P, Vidal C, Pierrat JC, Gegout JC (2011) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479:517-520
- Biolley H (1887) Quelques réflexions sur le jardinage à propos des publications de M. Gunraud. *Schweizerische zeitschrift fur forstwesen* 38:189-192
- Biolley H (1901) Le Jardinage cultural. *Journal forestier suisse* 52:97-104
- Boncina A (2011) Conceptual approaches to integrate nature conservation into forest management: a Central European perspective. *Int For Rev* 13:13-22
- Bonté B, Lafond V, Cordonnier T, Mathias J-D Using an Individual-Based Model of Uneven-Aged Forests for Studying Trade-off Between Timber Production and Deadwood Preservation. In: ICCGI 2013, The Eighth International Multi-Conference on Computing in the Global Information Technology, 2013. pp 175-180.
- Boscolo M, Vincent JR (2003) Nonconvexities in the production of timber, biodiversity, and carbon sequestration. *Journal of Environmental Economics and Management* 46:251-268
- Bouget C, Gosselin F (2012) Le volume de bois mort, indicateur indirect de biodiversité : une approche critique *Revue Forestiere Francaise* LXIV:723-731
- Bouget C, Larrieu L, Brin A (2014) Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecol Indic* 36:656-664

- Bouget C, Larrieu L, Parmain G, Nusillard B (2013) In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *Biodivers Conserv* 22:2111–2130
- Bouget C, Nusillard B, Pineau X, Ricou C (2012) Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conserv Divers* 5:264-278
- Boyden S, Montgomery R, Reich PB, Palik B (2012) Seeing the forest for the heterogeneous trees: stand-scale resource distributions emerge from tree-scale structure. *Ecol Appl* 22:1578-1588
- Bradford JB, D'Amato AW (2012) Recognizing trade-offs in multi-objective land management. *Front Ecol Environ* 10:210-216
- Breda N, Granier A, Aussenac G (1995) EFFECTS OF THINNING ON SOIL AND TREE WATER RELATIONS, TRANSPIRATION AND GROWTH IN AN OAK FOREST (QUERCUS-PETRAEA (MATT) LIEBL). *Tree Physiol* 15:295-306
- Brin A, Bouget C, Brustel H, Jactel H (2011) Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *J Insect Conserv* 15:653-669
- Brin A, Brustel H, Jactel H (2009) Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. *Ann For Sci* 66
- Briner S, Elkin C, Huber R (2013) Evaluating the relative impact of climate and economic changes on forest and agricultural ecosystem services in mountain regions. *J Environ Manage* 129:414-422
- Buongiorno J, Halvorsen EA, Bollandsas OM, Gobakken T, Hofstad O (2012) Optimizing management regimes for carbon storage and other benefits in uneven-aged stands dominated by Norway spruce, with a derivation of the economic supply of carbon storage. *Scand J Forest Res* 27:460-473
- Burschel P, El Kateb H, Mosandl R (1992) Experiments in mixed mountain forests in Bavaria. In: Kely MJ, Larson BC, Oliver CD (eds) *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer, pp 183-215
- Butler R, Angelstam P, Ekelund P, Schlaeffer R (2004) Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biol Conserv* 119:305-318
- Campolongo F, Cariboni J, Saltelli A (2007) An effective screening design for sensitivity analysis of large models. *Environmental Modelling & Software* 22:1509-1518
- Castelletti A, Lotov AV, Soncini-Sessa R (2010) Visualization-based multi-objective improvement of environmental decision-making using linearization of response surfaces. *Environmental Modelling & Software* 25:1552-1564
- Chikumbo O, Nicholas I (2011) Efficient thinning regimes for *Eucalyptus fastigata*: Multi-objective stand-level optimisation using the island model genetic algorithm. *Ecol Model* 222:1683-1695
- Chopard B, Deleuze C, François D, Collet R, Boudey A, Moureaux T (2013a) Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière: I. De la ressource à la demande : un panorama de la filière résineuse française. *Rendez-vous techniques de l'ONF*:7-13
- Chopard B, Deleuze C, François D, Collet R, Boudey A, Moureaux T, Fenart P, Lanvin J-D (2013b) Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière: II. Comprendre et objectiver les attentes des scieurs résineux industriels. *Rendez-vous techniques de l'ONF*:13-21
- Colombo SJ, Chen J, Ter-Mikaelian MT, McKechnie J, Elkie PC, MacLean HL, Heath LS (2012) Forest protection and forest harvest as strategies for ecological sustainability and climate change mitigation. *For Ecol Manage* 281:140-151
- Cordonnier T, Courbaud B, Berger F, Franc A (2008) Permanence of resilience and protection efficiency in mountain Norway spruce forest stands: a simulation study. *For Ecol Manage* 256:347-354
- Cordonnier T, Gosselin F (2009) La gestion forestière adaptative : intégrer l'acquisition de connaissances parmi les objectifs de gestion. *Revue Forestiere Francaise* 61:131-144
- Courbaud B (1995) Modélisation de la croissance en forêt irrégulière. *Perspectives pour les pessières irrégulières de montagne. Revue forestière française*:173-182

- Courbaud B (1997) Modélisation de l'éclairement et de la croissance de l'épicéa (*Picea abies*, L. Karst) en forêt irrégulière de montagne. Doctorat Sciences forestières, Université Lyon I Villeurbanne,
- Courbaud B (2000) Comparing light interception with stand basal area for predicting tree growth. *Tree Physiol* 20:407-414
- Courbaud B (2004) Intérêt des modèles pour l'ingénierie écologique : exemples à partir du modèle de dynamique des peuplements forestiers SAMSARA. *Ingénieries - E A T*:49-56
- Courbaud B, De Coligny F, Cordonnier T (2003) Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agri For Meteo* 116:1-18
- Courbaud B, Goreaud F, Dreyfus P, Bonnet F (2001) Evaluating thinning strategies using a tree distance dependent growth model: some examples based on the CAPSIS software "uneven-aged spruce forests" module. *For Ecol Manage* 145:15-28
- Courbaud B, Kunstler G, Morin X, Cordonnier T (2010) What is the future of the ecosystem services of the Alpine forest against a backdrop of climate change? *Journal of Alpine Research* 98:412-425
- Courbaud B, Lafond V, Lagarrigues G, Vieilledent G, Cordonnier T, Jabot F, De Coligny F (in prep) How to go through the modelling process in forest ecology? An example with the calibration, evaluation and sensitivity analysis of the Samsara2 forest dynamics model.
- D'Amato AW, Bradford JB, Fraver S, Palik BJ (2011) Forest management for mitigation and adaptation to climate change: Insights from long-term silviculture experiments. *For Ecol Manage* 262:803-816
- D'Amato AW, Bradford JB, Fraver S, Palik BJ (2013) Effects of thinning on drought vulnerability and climate response in north temperate forest ecosystems. *Ecol Appl*
- Dale VH, Joyce LA, McNulty S, Neilson RP, Ayres MP, Flannigan MD, Hanson PJ, Irland LC, Lugo AE, Peterson CJ, Simberloff D, Swanson FJ, Stocks BJ, Wotton BM (2001) Climate change and forest disturbances. *Bioscience* 51:723-734
- Daume S, Robertson D (2000) A heuristic approach to modelling thinnings. *Silva Fenn* 34:237-249
- de Coligny F CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies in Silviculture, a software platform for forestry modellers. In: Workshop on Information Science for Agriculture and Environment (ISAE), Guizhou Normal University, GuiYang, P.R. China, 2005.
- de Coligny F (2007) Efficient building of forestry modelling software with the Capsis methodology. In: Fourcaud T, Zhang XP (eds) Pma 2006: Second International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, Proceedings. Ieee Computer Soc, Los Alamitos, pp 216-222.
- de Coligny F, Ancelin P, Cornu G, Courbaud B, Dreyfus P, Goreaud F, Gourlet Fleury S, Meredieu C, Orazio C, Saint Andre L CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies In Silviculture:open architecture for a shared forest-modelling platform. In: Fourth Workshop IUFRO S5.01.04, Harrison Hot Springs, British Columbia, CAN, 8-15 September 2002, 2004. p 10.
- de Liocourt F (1898) De l'aménagement des sapinières. *Bulletin de la société forestière de Franche Comté et de Belfort* 4:396-409
- DeClerck FAJ, Barbour MG, Sawyer JO (2006) Species richness and stand stability in conifer forests of the Sierra Nevada. *Ecology* 87:2787-2799
- Decocq G, Aubert M, Dupont F, Alard D, Saguez R, Wattez-Franger A, De Foucault B, Delelis-Dusollier A, Bardat J (2004) Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understorey response to two silvicultural systems. *J Appl Ecol* 41:1065-1079
- Defossez E (2012) Effets des interactions biotiques sur la régénération des forêts le long de gradients climatiques. Université Joseph Fourier, Grenoble
- Diaci J, Firm D (2011) Long-term dynamics of a mixed conifer stand in Slovenia managed with a farmer selection system. *For Ecol Manage* 262:931-939
- Diaci J, Kerr G, O'Hara K (2011) Twenty-first century forestry: integrating ecologically based, uneven-aged silviculture with increased demands on forests. *Forestry* 84:463-465
- Diaz-Balteiro L, Romero C (2008) Making forestry decisions with multiple criteria: A review and an assessment. *For Ecol Manage* 255:3222-3241

- Dick JM, Smith RI, Scott EM (2011) Ecosystem services and associated concepts. *Environmetrics* 22:598-607
- Duduman G (2011) A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry* 84:301-314
- Dufour-Kowalski S, Courbaud B, Dreyfus P, Meredieu C, de Coligny F (2012) Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Ann For Sci* 69:221-233
- Duguid MC, Ashton MS (2013) A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *For Ecol Manage* 303:81-90
- Duncker PS, Raulund-Rasmussen K, Gundersen P, Katzensteiner K, De Jong J, Ravn HP, Smith M, Eckmüller O, Spiecker H (2012) How forest management affects ecosystem services, including timber production and economic return: synergies and trade-offs. *Ecol Soc* 17
- Fan ZF, Shifley SR, Spetich MA, Thompson FR, Larsen DR (2003) Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 33:1481-1494
- François D, Chopard B, Deleuze C, Fenart P, Lanvin J-D (2013) Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière: III. Premiers enseignements pour le sylviculteur de résineux et perspectives pour la R&D. *Rendez-vous techniques de l'ONF*:21-30
- Führer E (2000) Forest functions, ecosystem stability and management. *For Ecol Manage* 132:29-38
- Gamborg C, Larsen JB (2003) 'Back to nature' - a sustainable future for forestry? *For Ecol Manage* 179:559-571
- Gauquelin X, Courbaud B (2006) Guide des sylvicultures de montagne - Alpes du Nord françaises. Cemagref, CRPF Rhône-Alpes, ONF.
- Gauthier S, Vaillancourt MA, Leduc A, De Grandpré L, Kneeshaw DD, Morin H, Drapeau P, Bergeron Y (2008) Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec.
- Gosselin F (2012) Indicateurs de biodiversité forestière utilisant la richesse, l'abondance et la composition des essences : réflexions méthodologiques à propos de leur mise à l'épreuve. *Revue Forestiere Francaise* LXIV:733-737
- Gossner MM, Floren A, Weisser WW, Linsenmair KE (2013) Effect of dead wood enrichment in the canopy and on the forest floor on beetle guild composition. *For Ecol Manage* 302:404-413
- Grassi G, Minotta G, Tonon G, Bagnaresi U (2004) Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 34:141-149
- Groot JCJ, Oomen GJM, Rossing WAH (2012) Multi-objective optimization and design of farming systems. *Agric Syst* 110:63-77
- Grove SJ (2001) Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. *Ecol Indic* 1:171-188
- Guariguata MR, Sist P, Nasi R (2012) Reprint of: Multiple use management of tropical production forests: How can we move from concept to reality? *For Ecol Manage* 268:1-5
- Gurnaud A (1886) La sylviculture française et la méthode du contrôle. Besançon.
- Hanewinkel M (2002) Comparative economic investigations of even-aged and uneven-aged silvicultural systems: a critical analysis of different methods. *Forestry* 75:473-481
- Hanewinkel M, Pretzsch H (2000) Modelling the conversion from even-aged to uneven-aged stands of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) with a distance-dependent growth simulator. *For Ecol Manage* 134:55-70
- Harmon ME, Krankina ON, Sexton J (2000) Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 30:76-84
- Holeksa J, Zielonka T, Zywiec M (2008) Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland. *Can J For Res* 38:415-428
- Hynynen J, Ahtikoski A, Siitonen J, Sievänen R, Liski J (2005) Applying the MOTTI simulator to analyse the effects of alternative management schedules on timber and non-timber production. *For Ecol Manage* 207:5-18
- IPCC (2006) 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. IGES, Japan.

- IPCC (2007) Fourth assessment report: climate change 2007 (AR4). "Mitigation of climate change". Chap. 9 "Forestry". Cambridge.
- Ishii HT, Tanabe SI, Hiura T (2004) Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *For Sci* 50:342-355
- Jacques J (2005) Contributions à l'analyse de sensibilité et à l'analyse discriminante généralisée. Université Joseph Fourier, Grenoble
- Jactel H, Branco M, Duncker P, Gardiner B, Grodzki W, Langstrom B, Moreira F, Netherer S, Nicoll B, Orazio C, Piou D, Schelhaas M-J, Tojic K (2012) A Multicriteria Risk Analysis to Evaluate Impacts of Forest Management Alternatives on Forest Health in Europe. *Ecol Soc* 17
- Jactel H, Brockerhoff E, Piou D (2008) Disease risk in mixed forests
Le risque sanitaire dans les forêts mélangées. *Revue Forestière Française* 60:168-180
- Jactel H, Brockerhoff EG (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecol Lett* 10:835-848
- Jactel H, Nicoll BC, Branco M, Gonzalez-Olabarria JR, Grodzki W, Langstrom B, Moreira F, Netherer S, Orazio C, Piou D, Santos H, Schelhaas MJ, Tojic K, Vodde F (2009) The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage. *Ann For Sci* 66:701-719
- Jenkins MA, Parker GR (1999) Composition and Diversity of Ground-layer Vegetation in Silvicultural Openings of Southern Indiana Forests. *The American Midland Naturalist* 142:1-16
- Jonsell M, Hansson J, Wedmo L (2007) Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden - Comparisons between tree species and diameters. *Biol Conserv* 138:89-99
- Kennedy MC, Ford ED, Singleton P, Finney M, Agee JK (2008) Informed multi-objective decision-making in environmental management using Pareto optimality. *J Appl Ecol* 45:181-192
- Kolstrom M, Lindner M, Vilen T, Maroschek M, Seidl R, Lexer MJ, Netherer S, Kremer A, Delzon S, Barbati A, Marchetti M, Corona P (2011) Reviewing the Science and Implementation of Climate Change Adaptation Measures in European Forestry. *Forests* 2:961-982
- Kruys N, Jonsson BG, Stahl G (2002) A stage-based matrix model for decay-class dynamics of woody debris. *Ecol Appl* 12:773-781
- Lachat T, Butler R (2007) Gestion des vieux arbres et du bois mort: Îlots de sénescence, arbres-habitat et métapopulations saproxyliques. Ecole polytechnique fédérale Lausanne (EPFL) - WSL, Lausanne, Suisse.
- Lachat T, Wermelinger B, Gossner MM, Bussler H, Isacson G, Muller J (2012) Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecol Indic* 23:323-331
- Lafond V (2010a) Évaluation d'un modèle de simulation de dynamique forestière en sapinière-pessière irrégulière de montagne. . Rapport de stage Cemagref. Master 2 STVE d'AgroParisTech-ENGREF, Grenoble.
- Lafond V (2010b) Évaluation du modèle Samsara2 et couplage avec un algorithme de sylviculture. . Rapport final du projet « Simulation d'itinéraires sylvicoles en futaie irrégulière résineuse ». Cemagref, Grenoble.
- Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B Évaluation d'un modèle de dynamique forestière : le cas des forêts hétérogènes de montagne avec Samsara2. In: *Ecoveg7*, Lausanne, Suisse, Mars 2012 2012a.
- Lafond V, Cordonnier T, Courbaud B Effet de la gestion sur les services écosystémiques des forêts hétérogènes de montagne : analyse du compromis production- biodiversité par simulation In: *Forêts et écosystèmes cultivés : vers une intensification écologique ?*, Grenoble, France, 3-4 décembre 2013 2013.
- Lafond V, Cordonnier T, De Coligny F, Courbaud B (2012b) Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data. *Ann For Sci* 69:235-243
- Lafond V, Courbaud B, Cordonnier T, De Coligny F Évaluation d'un modèle de dynamique forestière : cas des forêts hétérogènes de montagne avec Samsara2. In: *ECOVEG 7*, Colloque en écologie des communautés végétales, Lausanne, 2011. Ecole Polytechnique de Lausanne.
- Lafond V, Lagarrigues G, Cordonnier T, Courbaud B (2014) Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Ann For Sci* 71:173-186

- Lagarrigues G, Jabot F, Lafond V, Courbaud B (submitted) Approximate Bayesian Computation to recalibrate ecological models with large scale data: illustration with a forest simulation model. *Ecol Model*
- Larrieu L, Cabanettes A (2012) Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 42:1433-1445
- Larrieu L, Cabanettes A, Brin A, Bouget C, Deconchat M (2013) Tree microhabitats at the stand scale in montane beech-fir forests: practical information for taxa conservation in forestry. *Eur J For Res*:1-13
- Larrieu L, Cabanettes A, Delarue A (2012) Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *Eur J For Res* 131:773-786
- Lasch P, Badeck F-W, Suckow F, Lindner M, Mohr P (2005) Model-based analysis of management alternatives at stand and regional level in Brandenburg (Germany). *For Ecol Manage* 207:59-74
- Lassauce A, Lieutier F, Bouget C (2012) Woodfuel harvesting and biodiversity conservation in temperate forests: Effects of logging residue characteristics on saproxylic beetle assemblages. *Biol Conserv* 147:204-212
- Lassauce A, Paillet Y, Jactel H, Bouget C (2011) Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecol Indic* 11:1027-1039
- Legay M, Cordonnier T, Dhote JF (2008) Des forets melangees pour composer avec les changements climatiques - Mixing forest species to cope with climate change. *Revue Forestiere Francaise* 60:181-190
- Legay M, Mortier F, Mengin-Lecreulx P, Cordonnier T (2007) La gestion forestière face aux changements climatiques : tirons les premiers enseignements. *Rendez-vous techniques de l'ONF*:95-102
- Lenoir J, Gegout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320:1768-1771
- Lexer MJ, Brooks RT (2005) Decision support for multiple purpose forestry. *For Ecol Manage* 207:1-3
- Lexer MJ, Seidl R (2009) Addressing biodiversity in a stakeholder-driven climate change vulnerability assessment of forest management. *For Ecol Manage* 258:S158-S167
- Liang JJ, Picard N (2013) Matrix Model of Forest Dynamics: An Overview and Outlook. *For Sci* 59:359-378
- Lindenmayer DB, Franklin JF (1997) Managing stand structure as part of ecologically sustainable forest management in Australian mountain ash forests. *Conserv Biol* 11:1053-1068
- Lindenmayer DB, Franklin JF, Lohmus A, Baker SC, Bauhus J, Beese W, Brodie A, Kiehl B, Kouki J, Pastur GM, Messier C, Neyland M, Palik B, Sverdrup-Thygeson A, Volney J, Wayne A, Gustafsson L (2012) A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conserv Lett* 5:421-431
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolström M, Lexer MJ, Marchetti M (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *For Ecol Manage* 259:698-709
- Lohmus A, Kraut A, Rosenthal R (2013) Dead wood in clearcuts of semi-natural forests in Estonia: site-type variation, degradation, and the influences of tree retention and slash harvest. *Eur J For Res* 132:335-349
- Mäkelä A, Río Md, Hynynen J, Hawkins MJ, Reyer C, Soares P, van Oijen M, Tomé M (2012) Using stand-scale forest models for estimating indicators of sustainable forest management. *For Ecol Manage* 285:164-178
- Makinen H, Hynynen J, Siitonen J, Sievaneni R (2006) Predicting the decomposition of Scots pine, Norway spruce, and birch stems in Finland. *Ecol Appl* 16:1865-1879
- Marcot BG, Thompson MP, Runge MC, Thompson FR, McNulty S, Cleaves D, Tomosy M, Fisher LA, Bliss A (2012) Recent advances in applying decision science to managing national forests. *For Ecol Manage* 285:123-132

- Martikainen P, Siitonen J, Punttila P, Kaila L, Rauh J (2000) Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biol Conserv* 94:199-209
- MCPFE Improved pan-European indicators for sustainable forest management as adopted by the MCPFE Expert Level Meeting. In: MCPFE LU (ed) Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Vienna, Austria, 7-8 October 2002 2003.
- McShane TO, Hirsch PD, Trung TC, Songorwa AN, Kinzig A, Monteferri B, Mutekanga D, Thang HV, Dammert JL, Pulgar-Vidal M, Welch-Devine M, Brosius JP, Coppolillo P, O'Connor S (2011) Hard choices: Making trade-offs between biodiversity conservation and human well-being. *Biol Conserv* 144:966-972
- Mendoza GA, Martins H (2006) Multi-criteria decision analysis in natural resource management: A critical review of methods and new modelling paradigms. *For Ecol Manage* 230:1-22
- Michel AK, Winter S (2009) Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, USA. *For Ecol Manage* 257:1453-1464
- Michel AK, Winter S, Linde A (2011) The effect of tree dimension on the diversity of bark microhabitat structures and bark use in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *Can J For Res-Rev Can Rech For* 41:300-308
- Milad M, Schaich H, Bürgi M, Konold W (2011) Climate change and nature conservation in Central European forests: A review of consequences, concepts and challenges. *For Ecol Manage* 261:829-843
- Millar CI, Stephenson NL, Stephens SL (2007) Climate change and forests of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecol Appl* 17:2145-2151
- Moning C, Müller J (2008) Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *For Ecol Manage* 256:1198-1208
- Morris MD (1991) Factorial Sampling Plans for Preliminary Computational Experiments. *Technometrics* 33:161-174
- Motta R, Berretti R, Castagneri D, Dukic V, Garbarino M, Govedar Z, Lingua E, Maunaga Z, Meloni F (2011) Toward a definition of the range of variability of central European mixed Fagus-Abies-Picea forests: the nearly steady-state forest of Lom (Bosnia and Herzegovina). *Can J For Res-Rev Can Rech For* 41:1871-1884
- Motta R, Haudemand J-C (2000) Protective forests and silvicultural stability. *Mountain Research and Development* 20:180-187
- Müller J, Bussler H, Kneib T (2008) Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany. *J Insect Conserv* 12:107-124
- Müller J, Butler R (2010) A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur J For Res* 129:981-992
- Müller J, Hothorn T, Pretzsch H (2007) Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *For Ecol Manage* 242:297-305
- Muys B, Hynynen J, Palahí M, Lexer MJ, Fabrika M, Pretzsch H, Gillet F, Briceño E, Nabuurs GJ, Kint V (2010) Simulation tools for decision support to adaptive forest management in Europe. *Herramientas de simulación para el apoyo de toma de decisiones en la gestión forestal adaptativa en Europa* 19:86-99
- Nabuurs GJ, Pussinen A, Karjalainen T, Erhard M, Kramer K (2002) Stemwood volume increment changes in European forests due to climate change - a simulation study with the EFISCEN model. *Global Change Biology* 8:304-316
- Naesset E (1999) Decomposition rate constants of *Picea abies* logs in southeastern Norway. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 29:372-381
- Nilsson SG, Niklasson M, Hedin J, Aronsson G, Gutowski JM, Linder P, Ljungberg H, Mikusinski G, Ranius T (2002) Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *For Ecol Manage* 161:189-204
- Nitschke CR, Innes JL (2008) Integrating climate change into forest management in South-Central British Columbia: An assessment of landscape vulnerability and development of a climate-smart framework. *For Ecol Manage* 256:313-327

- Norgaard RB (2010) Ecosystem services: From eye-opening metaphor to complexity blinder. *Ecological Economics* 69:1219-1227
- North MP, Franklin JF, Carey AB, Forsman ED, Hamer T (1999) Forest Stand Structure of the Northern Spotted Owl's Foraging Habitat. *For Sci* 45:520-527
- O'Hara KL (2006) Multiaged forest stands for protection forests: concepts and applications. *Forest Snow and Landscape Research* 80:45-55
- O'Hara KL, Gersonde RF (2004) Stocking control concepts in uneven-aged silviculture. *Forestry* 77:131-143
- O'Hara KL, Hasenauer H, Kindermann G (2007) Sustainability in multi-aged stands: an analysis of long-term plenter systems. *Forestry* 80:163-181
- O'Hara KL, Ramage BS (2013) Silviculture in an uncertain world: utilizing multi-aged management systems to integrate disturbance. *Forestry* 86:401-410
- ONF (2009) Conservation de la biodiversité dans les forêts publiques. INS-09-T-71. Office National des Forêts, Direction Générale, Paris.
- Paillet Y, Berges L, Hjalten J, Odor P, Avon C, Bernhardt-Romermann M, Bijlsma RJ, De Bruyn L, Fuhr M, Grandin U, Kanka R, Lundin L, Luque S, Magura T, Matesanz S, Meszaros I, Sebastia MT, Schmidt W, Standovar T, Tothmeresz B, Uotila A, Valladares F, Vellak K, Virtanen R (2010) Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conserv Biol* 24:101-112
- Paillet Y, Gosselin M (2011) Relations between the practices of preservation of forest biodiversity and productivity, resistance and resilience: State of knowledge in European temperate forest
Relations entre les pratiques de preservation de la biodiversite forestiere et la productivite, la resistance et la resilience: Etat des connaissances en foret temperee europeenne. *VertigO - La Revue Electronique en Sciences de l'Environnement* 11:unpaginated
- Paletto A, Tosi V (2010) Deadwood density variation with decay class in seven tree species of the Italian Alps. *Scand J Forest Res* 25:164-173
- Palviainen M, Finér L, Kurka AM, Mannerkoski H, Piirainen S, Starr M (2004) Decomposition and nutrient release from logging residues after clear-cutting of mixed boreal forest. *Plant and Soil* 263:53-67
- PEFC (2012) Schéma de certification forestière PEFC 2012-2017. Annexe 6- Cahier des charges national pour le propriétaire forestier. Association Française de Certification Forestière (AFCF - PEFC France).
- Peng C (2000) Understanding the role of forest simulation models in sustainable forest management. *Environmental Impact Assessment Review* 20:481-501
- Pernot C (2012) Comparaison de structure et de biodiversité entre des forêts exploitées et non exploitées en France : bilan des données acquises et premières perspectives. Master Thesis, IRSTEA - Université Paul Verlaine, Metz (France)
- Perot T, Picard N (2012) Mixture enhances productivity in a two-species forest: evidence from a modeling approach. *Ecological Research* 27:83-94
- Perot T, Vallet P, Archaux F (2013) Growth compensation in an oak-pine mixed forest following an outbreak of pine sawfly (*Diprion pini*). *For Ecol Manage* 295:155-161
- Peyron JL, Bonhême I (2012) Indicateurs de gestion durable et enjeux forestiers des politiques publiques. *Revue Forestiere Francaise* LXIV:567-580
- Peyron JL, Hervé JC (2012) Comment apprécier le niveau d'exploitation des ressources forestières françaises ? *Revue Forestiere Francaise* LXIV:599-611
- Porté A, Bartelink HH (2002) Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecol Model* 150:141-188
- Pretzsch H, Biber P, Dursky J, von Gadow K, Hasenauer H, Kandler G, Kenk G, Kublin E, Nagel J, Pukkala T, Skovsgaard JP, Sotke R, Sterba H (2002) Recommendations for standardized documentation and further development of forest growth simulators. *Forstwiss Centbl* 121:138-151
- Pretzsch H, Grote R, Reineking B, Rotzer T, Seifert S (2008) Models for forest ecosystem management: A European perspective. *Ann Bot* 101:1065-1087
- Puettmann KJ (2011) Silvicultural challenges and options in the context of global change: "simple" fixes and opportunities for new management approaches. *J For* 109:321-331

- Quine CP, Bailey SA, Watts K (2013) Sustainable forest management in a time of ecosystem services frameworks: common ground and consequences. *J Appl Ecol*:n/a-n/a
- R Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ranius T, Jonsson BG, Kruys N (2004) Modeling dead wood in Fennoscandian old-growth forests dominated by Norway spruce. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 34:1025-1034
- Ranius T, Jonsson M (2007) Theoretical expectations for thresholds in the relationship between number of wood-living species and amount of coarse woody debris: A study case in spruce forests. *J Nat Conserv* 15:120-130
- Ranius T, Kindvall O, Kruys N, Jonsson BG (2003) Modelling dead wood in Norway spruce stands subject to different management regimes. *For Ecol Manage* 182:13-29
- Ranius T, Roberge JM (2011) Effects of intensified forestry on the landscape-scale extinction risk of dead wood dependent species. *Biodivers Conserv* 20:2867-2882
- Rasche L, Fahse L, Bugmann H (2013) Key factors affecting the future provision of tree-based forest ecosystem goods and services. *Clim Change* 118:579–593
- Rasche L, Fahse L, Zingg A, Bugmann H (2011) Getting a virtual forester fit for the challenge of climatic change. *J Appl Ecol* 48:1174-1186
- Regnery B, Couvet D, Kubarek L, Julien JF, Kerbiriou C (2013a) Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecol Indic* 34:221-230
- Regnery B, Paillet Y, Couvet D, Kerbiriou C (2013b) Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? *For Ecol Manage* 295:118-125
- Reynolds MR, Burk TE, Huang WC (1988) Goodness-of-FiT tests and Model Selection Procedures for Diameter Distribution Models. *For Sci* 34:373-399
- Robert N, Stenger A (2013) Can payments solve the problem of undersupply of ecosystem services? *Forest Policy and Economics* 35:83-91
- Rock J, Badeck FW, Harmon ME (2008) Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources. *Eur J For Res* 127:301-313
- Rüger N, Gutiérrez AG, Kissling WD, Armesto JJ, Huth A (2007) Ecological impacts of different harvesting scenarios for temperate evergreen rain forest in southern Chile - A simulation experiment. *For Ecol Manage* 252:52-66
- Saltelli A, Ratto M, Andres F, Campolongo F, Cariboni J, Gatelli D, Saisana M, Tarantola S (2008) Global sensitivity analysis. The primer. John Wiley and Sons.
- Saltelli A, Ratto M, Tarantola S, Campolongo F (2006) Sensitivity analysis practices: Strategies for model-based inference. *Reliability Engineering and System Safety* 91:1109-1125
- Saltelli A, Tarantola S, Campolongo F (2000) Sensitivity analysis as an ingredient of modeling. *Stat Sci* 15:377-395
- Saltelli A, Tarantola S, Campolongo F, Ratto M (2004) Sensitivity analysis in practice : a guide to assessing scientific models. Chichester.
- Sardin T (2012) Massif Vosgien - sapin, épicéa et pin sylvestre. Guide des sylvicultures. ONF, Paris.
- Schaeffer A, Gazin A, d'Alverny A (1930) Sapinières. Paris.
- Schmolke A, Thorbek P, DeAngelis DL, Grimm V (2010) Ecological models supporting environmental decision making: a strategy for the future. *Trends Ecol Evol* 25:479-486
- Schreiber B, deCalesta DS (1992) The relationship between cavity-nesting birds and snags on clearcuts in western Oregon. *For Ecol Manage* 50:299-316
- Schütz J (1999) Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* 72:359-366
- Schütz JP (1997) Silviculture 2. Management of irregular and mixed stands - Silviculture 2. La gestion des forêts irrégulières et mélangées. Gérer l'environnement. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, Switzerland.
- Schütz JP (2002) Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry* 75:329-337
- Schwenk WS, Donovan TM, Keeton WS, Nunery JS (2012) Carbon storage, timber production, and biodiversity: comparing ecosystem services with multi-criteria decision analysis. *Ecol Appl* 22:1612-1627

- Seidl R, Baier P, Rammer W, Schopf A, Lexer MJ (2007a) Modelling tree mortality by bark beetle infestation in Norway spruce forests. *Ecol Model* 206:383-399
- Seidl R, Fernandes PM, Fonseca TF, Gillet F, Jonsson AM, Merganicova K, Netherer S, Arpaci A, Bontemps JD, Bugmann H, Gonzalez-Olabarria JR, Lasch P, Meredieu C, Moreira F, Schelhaas MJ, Mohren F (2011a) Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecol Model* 222:903-924
- Seidl R, Lexer MJ (2013) Forest management under climatic and social uncertainty: Trade-offs between reducing climate change impacts and fostering adaptive capacity. *J Environ Manage* 114:461-469
- Seidl R, Rammer W, Jager D, Currie WS, Lexer MJ (2007b) Assessing trade-offs between carbon sequestration and timber production within a framework of multi-purpose forestry in Austria. *For Ecol Manage* 248:64-79
- Seidl R, Rammer W, Jager D, Lexer MJ (2008) Impact of bark beetle (*Ips typographus* L.) disturbance on timber production and carbon sequestration in different management strategies under climate change. *For Ecol Manage* 256:209-220
- Seidl R, Rammer W, Lexer MJ (2011b) Adaptation options to reduce climate change vulnerability of sustainable forest management in the Austrian Alps. *Can J For Res* 41:694-706
- Seidl R, Rammer W, Lexer MJ (2011c) Climate change vulnerability of sustainable forest management in the Eastern Alps. *Clim Change* 106:225-254
- Seidl R, Schelhaas MJ, Lexer MJ (2011d) Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology* 17:2842-2852
- Seymour RS, White AS, deMaynadier PG (2002) Natural disturbance regimes in northeastern North America - evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *For Ecol Manage* 155:357-367
- Siitonen J, Martikainen P, Punttila P, Rauh J (2000) Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *For Ecol Manage* 128:211-225
- Similä M, Kouki J, Martikainen P (2003) Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *For Ecol Manage* 174:365-381
- Soares P, Tomé M, Skovsgaard JP, Vanclay JK (1995) Evaluating a growth model for forest management using continuous forest inventory data. *For Ecol Manage* 71:251-265
- Söderbergh I, Ledermann T (2003) Algorithms for simulating thinning and harvesting in five European individual-tree growth simulators: a review. *Comput Electron Agric* 39:115-140
- Sohn JA, Kohler M, Gessler A, Bauhus J (2012) Interactions of thinning and stem height on the drought response of radial stem growth and isotopic composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiol* 32:1199-1213
- Speight MCD (1989) Saproxylic invertebrates and their conservation. *Nature and Environment Series*, vol 42. Council of Europe, Strasbourg, France.
- Spiecker H (2003) Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *J Environ Manage* 67:55-65
- Spiering DJ, Knight RL (2005) Snag density and use by cavity-nesting birds in managed stands of the Black Hills National Forest. *For Ecol Manage* 214:40-52
- Stage A (2003) How forest models are connected to reality: evaluation criteria for their use in decision support. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 33:410-421
- Stokland JN, Tomter SM, Soderberg U (2004) Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia. *EFI Proceedings*:207-226
- Streit K, Wunder J, Brang P (2009) Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. *For Ecol Manage* 257:1902-1909
- Temperli C, Bugmann HKM, Elkin C (2012) Adaptive management for competing forest goods and services under climate change. *Ecol Appl*
- Thorsen BJ, Helles F (1998) Optimal stand management with endogenous risk of sudden destruction. *For Ecol Manage* 108:287-299
- Ulyshen MD (2011) Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation-oriented management. *For Ecol Manage* 261:1479-1489

- Valkonen S, Koskinen K, auml, kinen J, Vanha-Majamaa I (2011) Natural regeneration in patch clear-cutting in <i>Picea abies</i> stands in Southern Finland. *Scand J Forest Res* 26:530-542
- Vallet P, Perot T (2011) Silver fir stand productivity is enhanced when mixed with Norway spruce: evidence based on large-scale inventory data and a generic modelling approach. *J Veg Sci* 22:932-942
- Vanclay JK, Skovsgaard JP (1997) Evaluating forest growth models. *Ecol Model* 98:1-12
- Vanderwel MC, Malcolm JR, Smith SM (2006) An integrated model for snag and downed woody debris decay class transitions. *For Ecol Manage* 234:48-59
- Vavrova P, Penttila T, Laiho R (2009) Decomposition of Scots pine fine woody debris in boreal conditions: Implications for estimating carbon pools and fluxes. *For Ecol Manage* 257:401-412
- Vieilledent G (2009) Structurer l'incertitude et la variabilité dans les modèles de dynamique forestière - Application à la coexistence du Sapin et de l'Epicéa en forêt de montagne. AgroParisTech-ENGREF - Cemagref, Grenoble
- Vieilledent G, Courbaud B, Kunstler G, Dhôte J-F, Clark JS (2010a) Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: a hierarchical Bayesian approach. *Oecologia* 163:759-773
- Vieilledent G, Courbaud B, Kunstler G, Dhôte JF (2010b) Mortality of silver fir and Norway Spruce in the Western Alps - a semi-parametric approach combining size-dependent and growth-dependent mortality. *Ann For Sci* 67
- Vieilledent G, Courbaud B, Kunstler G, Dhôte JF, Clark JS (2009) Biases in the estimation of size-dependent mortality models: advantages of a semiparametric approach. *Can J For Res* 39:1430-1443
- von Gadow K, Nagel J, Saborowski J (2002) Continuous Cover Forestry : Assesment, Analysis, Scenarios, vol 4. *Managing Forest Ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- Vuidot A, Paillet Y, Archaux F, Gosselin F (2011) Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biol Conserv* 144:441-450
- Webster CR, Lorimer CG (2005) Minimum opening sizes for canopy recruitment of midtolerant tree species: a retrospective approach. *Ecol Appl* 15:1245-1262
- Westgate MJ, Likens GE, Lindenmayer DB (2013) Adaptive management of biological systems: A review. *Biol Conserv* 158:128-139
- Winter S, Möller GC (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For Ecol Manage* 255:1251-1261
- Wolfslehner B, Bruchert F, Fischbach J, Rammer W, Becker G, Lindner M, Lexer MJ (2012) Exploratory multi-criteria analysis in sustainability impact assessment of forest-wood chains: the example of a regional case study in Baden-Wurttemberg. *Eur J For Res* 131:47-56
- Wolfslehner B, Seidl R (2010) Harnessing Ecosystem Models and Multi-Criteria Decision Analysis for the Support of Forest Management. *Environ Manage* 46:850-861
- Zilliox C, Gosselin F (2013) Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: Variations of the relationship in geographical and ecological space. *For Ecol Manage Online First*

ANNEXE 3 – Article des actes du colloque ICCGI 2013

Statut:

Article publié dans les actes du colloque ICCGI 2013.

Titre :

Using an individual-based model of uneven-aged forests for studying trade-off between timber production and deadwood preservation.

Auteurs : Bruno Bonté, Jean-Denis Mathias.

Irstea – Centre de Clermont-Ferrand, Unité EM. 9 avenue Blaise Pascal. CS 20085. 63178 Aubière

Collaborateurs : Thomas Cordonnier, Valentine Lafond.

Irstea – Centre de Grenoble, Unité EM. 2 rue de la Papeterie, BP 76. 38402 Saint-Martin-d'Hères.

Description :

Cet article a été publié dans les actes du colloque ICCGI 2013 – « The 8th International Multi-Conference on Computing in the Global Information Technology », qui a eu lieu à Nice en 2013. Il présente le travail effectué par Bruno Bonté, Jean-Denis Mathias et Thomas Cordonnier dans le cadre du projet FORGECO. Ma contribution a consisté à réaliser les simulations (avec Samsara2) ayant servi de support au développement du modèle simplifié utilisé dans cette étude (métamodèle de Samsara2). Ce travail a surtout été la première application de la technique des fronts de Pareto sur notre sujet d'étude, et c'est dans cette perspective qu'il a été intégré aux annexes de cette thèse.

Using an Individual-Based Model of Uneven-Aged Forests for Studying Trade-off Between Timber Production and Deadwood Preservation

Bruno Bonté
Irstea, LISC and Irstea, EM
Clermont-Ferrand, France
bruno.bonte@irstea.fr

Valentine Lafond and Thomas Cordonnier
Irstea EM
Grenoble, France
[\[first-name\].\[last-name\]@irstea.fr](mailto:[first-name].[last-name]@irstea.fr)

Jean-Denis Mathias
Irstea, LISC
Clermont-Ferrand, France
jean-denis.mathias@irstea.fr

Abstract—Integrating the multi-functional role of forests in forestry practices constitutes a challenging example of complex system management. Usually, win-win situations between functions are seldom and trade-offs have to be considered. This paper proposes a framework to study dynamical relationships between two important functions in forests: timber production and biodiversity conservation. We built an individual-based model of uneven-aged forests that explicitly takes into account timber harvesting options and dead wood dynamics. Dead wood compartment was selected because it represents a relevant surrogate for biodiversity in forests. We used dynamics metrics based on viability theory framework to evaluate simulations that contrasted different thinning intensities and thinning frequencies. Thanks to this model and the metrics used, we are able to discuss optimal strategies for preserving biodiversity while guaranteeing timber production.

Keywords—*Individual-based model; complexity; forest management; multi-functional performance.*

I. INTRODUCTION

Multi-functional management is a challenging issue, which can be generalized for most social-ecological systems. The multi-functional paradigm of forest management is nowadays very common. Forests have multiple roles and provide multiple services for society, including not only timber production but also species conservation. Proposing tools that allow forest managers to fulfill different functions in a given place is therefore of growing concern [1][2]. However, models cannot represent all functions and thus, simulation studies can hardly determine the best choice to make [1]. Nevertheless, models can be used to better understand or evaluate different situations regarding to a specific point of view.

In this paper, we try to provide a common framework to researchers and decision makers, who want to evaluate forest management units regarding to two functions: timber production and biodiversity preservation. Our aim is to Specify entirely the model and the indicators used, in order to enables researchers to modify both, silvicultural scenarios, and forest dynamics model parameters. Hence, it will be possible to evaluate and compare different contexts, based on

the common rigorous and explicit theoretical framework provided by the model specification.

Consequently, the objective of this paper is: i) to propose an individual-based model that enables the evaluation of forest management within the framework of multi-functionality; ii) to discuss the trade-off between timber production and biodiversity preservation using a risk-based performance criteria to evaluate forestry practices. From the point of view of renewable resource management, we use the viability theory framework of resilience [3] to establish system performance criteria representing ecological biodiversity resilience [4]. This kind of approach is also related to the concept of permanence already used to evaluate forest capacity to ensure several functions [5].

The paper is split in four parts. In Section II, we present the general method adopted. In Section III, we present and specify the model used to simulate forest dynamics. In Section IV, we present and specify the forest management algorithm. Finally, in Section V, we present simulations results.

II. MATERIAL AND METHOD

Forest dynamics modelling and simulation have been widely studied during these past years, providing spatial models of forests, validated for several tree species and forest management types. Those models can be used to test and understand trade-offs offered by some given forestry practices, regarding to some given functionalities [6].

However, these models cannot take into account all the functions of the forest, which can be defined at different spatial scales. For this reason, instead of trying to find the best trade-off between ecosystem services [1][6], we rather try to identify the solutions that better provide all services considered, i.e., solutions that are not pareto-dominated. The set of solutions found can then be used as a reference to make decision. Following this approach, we do not need to use commensurable criteria to evaluate the different services provided by the forest. Particularly, it enables us to use dynamics metrics adapted to each service considered. We can thus represent the fact that, for instance, the timber production function can be averaged over time, whereas the

insect habitat providing function must be permanently supplied.

Consequently, our methodological proposal is to design a simple individual-based model to simulate trajectories of these indicators for forest stands managed under different silvicultural scenarios. Applying dynamics metrics to these trajectories, we are able to compare the criteria values for the different scenarios.

We first identify the indicators to be monitored, in relation to the timber production and biodiversity preservation functions. The indicator chosen to monitor timber production is the harvested timber volume (V_t) at each time t . Only the mean value of this indicator is important here: the dynamics of stand timber production is not important because wood supply permanency should be evaluated at a wider spatial scale than the one considered in silvicultural management. Consequently, the performance criteria considered for timber production is the mean harvested timber volume over a given period (\bar{V}_r). We chose two indicators related to the biodiversity preservation function. In a review dedicated to indicators of biodiversity for ecologically sustainable management, Lindenmayer et al. [7] suggests two categories of indicators: taxon-based indicators based on the presence/absence of some species, and structure-based indicators based on the structure of habitats at the stand or landscape scale. Here, we decided to focus our work on structure-based indicators. We focus on two habitats known to be linked to the biodiversity of saproxylic beetles (beetles that depend on dead wood) [8][9] [10]: the average dead wood volume in the stand, denoted I_1 , and the volume of adult dead trees in the stand (i.e., number of dead trees with diameter greater than 17.5cm), denoted I_2 .

Both indicators (I_1 and I_2) can be monitored over time. We use resilience criteria for providing a way to compare dynamic trajectories of the indicators. For each structural indicator I_1 and I_2 , we consider a minimum value I_1^{\min} and I_2^{\min} and we compute a resilience criteria $\gamma(I_k)_{k=\{1,2\}}$, as the percentage of time, during which the minimum acceptable value is not reached, over a given time period T (1).

$$\gamma(I_k) = \frac{E \left[\int_0^T \mu(I_k(t)) dt \right]}{T} \quad (1)$$

where ,

$$\begin{aligned} \mu(I_k(t)) &= 1 \text{ if } I_k(t) > I_k^{\min} \\ &= 0 \text{ otherwise} \end{aligned}$$

Mathematical expected value $E \left[\int_0^T \mu(I_k(t)) dt \right]$ is computed as an average over several replications of the model, which involves stochastic processes. This resilience criterion highlights the ability of the system to continuously provide saproxylic habitats despite of cyclic timber removals.

III. MODELLING FOREST DYNAMICS

We consider a mono-specific uneven-aged forest. We use a spatial individual-based model, which takes into account interactions between trees. It is a demographic model, which simulates the processes of growth, mortality and recruitment. We choose a diameter-based dendrometric model because it has a low computational cost, compared to more complex individual-based models. The growth sub-model is based on the simplification of the *Samsara2* model developed for Norway spruce and Silver fir in French mountain forest [11]. Other processes are calibrated to obtain qualitative results similar to the *Samsara2* model.

A tree k (adult or juvenile) is characterised by its position in the 2D space (we write $x_k \in R^2$) and its diameter at breast height: $d_k \in R$. We also consider coarse woody debris characterised by a volume $v_{w,k}$, a diameter $d_{w,k}$ and an age $a_{w,k}$. Coarse woody debris can be either a dead tree (wind-throw, other natural death, ..) or parts of a tree that have been removed. We do not consider this distinction in this study. System state at time t is then characterised by the tree population of N_t trees $(x_k, d_k)_{1 \leq k \leq N_t}$ and the coarse woody debris population of N_w coarse woody debris $(v_{w,k}, a_{w,k}, d_{w,k})_{1 \leq k \leq N_w}$.

Thereafter, we use basal area instead of diameter without any loss of information. The basal area is a value commonly used in forest management and measures the cross-section of tree trunks and stems at 1.30m height. Basal area of tree k is noted g_k and computed as specified in (2).

$$g_k = \frac{\pi d_k^2}{4} \quad (2)$$

A diameter-volume function noted $V(d)$ enables us to convert diameter values to volume values. We used a simple classical volume tariff called Algan n°9 for diameters greater than 15cm and linearised this tariff for diameters smaller than 15cm. This function is parametrised with a circumference metric decrease of 6 cm per meter.

A. Competition

For all processes, a perfect one-sided competition $C(x_k, d_k)$ expressed in (m^2/ha) was considered, as specified in (3).

$$C(x_k, d_k) = \sum_{i|d_i \geq d_k} g_i \omega(x_i - x_k) \quad (3)$$

where ω is a light interception kernel designed as a spatial kernel of parameter σ :

$$\begin{cases} \omega(x' - x) = \frac{1}{\pi \sigma^2}, & \text{if } \|x' - x\| \leq \sigma \\ \omega(x' - x) = 0, & \text{otherwise} \end{cases} \quad (4)$$

B. Growth process

The growth process equation used for all trees (diameter greater than 7.5cm) is given by the basal area growth, computed as a potential growth Pot , multiplied by a reduction function Red (5 to 7). The potential function used is the potential growth used in the *Samsara2* model [11]. The reduction function Red has been chosen for its simplicity and calibrated to obtain similar simulation results as the *Samsara2* model using perfect one-sided competition.

$$\frac{dg_k}{dt}(x_k, d_k) = Pot(x_k, d_k) * Red(x_k, d_k) \quad (5)$$

with

$$Pot(x_k, d_k) = r_0 \frac{d_k^{r_1}}{1 + r_2 e^{r_3 d_k}} \quad (6)$$

and,

$$Red(x_k, d_k) = u_0 e^{-u_1 C(x_k, d_k)} \quad (7)$$

where, $(r_i)_{(0 \leq i \leq 3)}$, and $(u_i)_{(0 \leq i \leq 1)}$ are species specific parameters related respectively to potential growth and competition.

C. Mortality process

A logistic model is used for mortality. Probability of mortality per year P is given in (8).

$$P(x_k, d_k) = \max(P_1(x_k, d_k), P_2(x_k, d_k)) \quad (8)$$

This mortality function is composed of two functions P_1 and P_2 designed respectively for young trees and old trees. P_1 is based on the French forestry inventory data from IFN (the regression method is not detailed here). Forestry inventories mostly contain small and medium diameter trees. According to literature, large tree mortality is higher than the mortality of small trees. Thus function P_2 , is used to correct mortality rate for large diameter trees. $P_1(x_k, d_k)$ and $P_2(x_k, d_k)$ are given in (9) and (10).

$$P_1(x_k, d_k) = \frac{1}{1 + e^{p_0 + p_1 \cdot d_k - p_2 \cdot d_k^2 - z \cdot C(x_k, d_k)}} \quad (9)$$

$$P_2(x_k, d_k) = \frac{1}{1 + e^{-p_3 - p_4 d_k}} \quad (10)$$

where $(p_i)_{(0 \leq i \leq 4)}$ and z are species specific parameters related respectively to potential death and death linked to competition.

D. Recruitment process

Trees are recruited with a diameter of 7.5 cm. The probability that a tree is recruited in a position x' depends on the past environmental conditions at this position. We consider the number of seeds that have been spread at this position and the competition that this position has been subjected to over the past twenty-five years. At time t_0 each tree k can recruit a young tree situated in a free position x' with the probability $R(x', x_k, d_k, t_0)$ computed as in (11).

$$R(x', x_k, d_k, t_0) = \frac{b \cdot g_k \sum_{t=t_0-24}^{t_0} \omega_D(x' - x_k) e^{-sC(x', 7.5)}}{25} \quad (11)$$

where b is the potential recruitment rate; s is the sensitivity to light; $C(x', 7.5)$ is the local competition for light on the position x' for a tree of diameter inferior than 7.5 cm as presented in (3); ω_D -function is a dispersal function computed as a spatial kernel of parameter σ_D as the ω function presented in (4).

E. Coarse woody debris generation and decomposition

Each time a tree (x_k, d_k) dies, a new coarse woody debris i is generated with: $v_{w,i} = V(d_k)$, $d_{w,i} = d_k$ and $a_i = 0$.

Once a coarse woody debris has been generated, it is subjected to natural decomposition and its volume decreases according to (12).

$$\frac{dv_{w,k}}{dt} = -\alpha \cdot v_{w,k} \quad (12)$$

where α is the decomposition rate. Furthermore, any coarse woody debris with $v_{w,k} < 0.0001 \text{ m}^3$ is removed from the system. Age of the dead wood piece increases with time as described in (13).

$$\frac{da_{w,k}}{dt} = dt \quad (13)$$

IV. MODELLING FOREST MANAGEMENT

In this part, we model management actions on the forest stand. The minimum diameter for removal is noted D_{min} . In the following, we note V_r the total volume removed. We consider a simplified view of forestry practices performed in the case of uneven-aged forest management (see [11] for a more complete simulation of uneven-aged management). A silvicultural scenario is defined by a removal intensity (removal stops when a total of Δba per year has been removed) and the minimum interval during two removals (Δt_r). To these forest management factors, we add 2 factors for dead wood management:

- p_a is the proportion of the dead wood basal area removed at each removal. This is related to the possibility of removing some recently dead trees. This parameter is interesting regarding conservation strategy (i.e., dead tree retention or not);

- p_e is the proportion of wood volume exported when a tree is removed. Meaning that $(1-p_e)$ stays on the stand. This parameter can be related to biomass energy practices (i.e., whole tree extraction or not).

A. Removal decision

At time t , we note V_{cwd} the set of deadwood removable during the previous Δ_t time period:

$$V_{cwd} = \{(v_{w,k}, a_{w,k}, d_{w,k}) \mid d_{w,k} > D_{min} \text{ and } a_{w,k} < \Delta_t\} \quad (14)$$

Then the basal area available for removing can be approximated by the value BA_a :

$$BA_a = \sum_{i \mid d_i > D_{min}} g_i + p_a \sum_{j \mid (v_{w,j}, a_{w,j}, d_{w,j}) \in V_{cwd}} \pi \frac{d_{w,j}^2}{4} \quad (15)$$

The removal decision is the following:

“A removal is performed at time t if and only if at this time $BA_a \geq \Delta ba$ AND the time spent since the previous removal is greater than Δ_t .”

If $BA_a < \Delta ba$ when the time step since the previous removal is Δ_t , the removal period is increased continuously until the date t_0 , for which $BA_a \geq \Delta ba$. Then, the same procedure occurs at time $t_0 + \Delta_t$.

B. Removal process

First, dead trees to remove are successively withdrawn from the set V_{cwd} by decreasing order of diameter, until the proportion p_a of the total basal area of V_{cwd} is reached. Whenever a dead tree k is removed at time t , we observe the updates described by (16) to (18).

$$v_{w,k}(t+dt) = (1-p_e)v_{w,k}(t) \quad (16)$$

$$d_{w,k}(t+dt) = D_{min} \quad (17)$$

and

$$V_r(t+dt) = V_r + p_e v_{w,k}(t) \quad (18)$$

Then, Δba living trees with diameter greater than D_{min} are randomly selected and harvested until Δba is reached, unless Δba has already been reached with dead trees. The probability P_k that an individual k is

removed at each successive step is given in (19) (see [11] for a justification):

$$P_k = \left(\frac{d_k}{\max_{i \in S} d_i} \right)^2 \quad (19)$$

where $S = \{(x_i, d_i) \mid d_i \geq D_{min}\}$ is the set of trees that have not been removed. When a tree k is removed, a new dead tree l is created. Its volume is $v_{w,l} = (1-p_e)V(d_k)$, and its diameter is D_{min} . Then, the removed volume is increased as follows:

$$V_r(t+dt) = V_r(t) + p_e V(d_k) \quad (20)$$

where $V(d_k)$ is given by the volume computation function.

V. RESULTS

A. Experimental design

We performed simulations with parameter values described in Table 1. Initial states are obtained by simulating 2000 years with no management, followed by 1750 years with the chosen management strategy. It enables us to reach pseudo-equilibriums of managed forests. With this experimental design, we tested three different values for harvested quantities, presented as a yearly basal area harvested (Δba), as well as for the minimum removal period (Δ_t). Tested values are presented in Table 2. Nine different strategies are defined from the combination of these factors. In addition, a scenario with no removal is presented. Twenty replications were performed for each removal strategy.

TABLE I. VALUES OF THE PARAMETERS

D_{min}	p_a	p_e	d_0	d_1	d_2	d_3	r_0	r_1	r_2
27.5	0.9	0.9	-4.37	-0.014	4.10^{-4}	-9	9.64	0.24	1.11

r_3	u_0	u_1	b	s	σ	σ_D	α
-0.10	0.85	0.035	11	0.05	10	15	0.07

TABLE II. VALUES TESTED FOR THE TWO SIVICULTURAL FACTORS

$\Delta ba^{min} (m^2 \cdot ha^{-1} \cdot year^{-1})$	0.2	0.4	0.6
$\Delta_t (year)$	5	10	15

For each combination of factors values, we computed the timber production criterion \bar{V}_r and the two biodiversity preservation criteria $\gamma(I_1)$ and $\gamma(I_2)$. As said previously, the first indicator (I_1) is the total volume of deadwood on the stand. It can be computed at any time step as presented in (21).

$$I_1 = \sum_{0 \leq k \leq N_w} v_{w,k} \quad (21)$$

A minimum value of $15 m^3/ha$ of dead wood in European forest stands seems to be reasonable regarding to actual knowledge [12]. Consequently, I_1^{min} is equal to $15m^3$.

The second indicator (I_2) does not correspond to a specific recommendation, but enables us to discuss about a qualitative aspect of the dead wood stock. As dead wood diversity plays an important role in saproxylic beetles diversity [10], we monitor the volume of adult dead trees on the stand:

$$I_2 = \sum_{\{k|d_{w,k} > 17.5\}} V_{w,k} \quad (22)$$

We chose a limit of 4 m^3 corresponding to the mean volume of two adult dead trees. Consequently, I_2^{min} is equal to 4 m^3 .

B. Simulation results

The mean timber production and the resilience of the dead wood stock $\gamma(I_1)$ (% of time in which dead wood volume is greater than 15 m^3) for each removal strategy are presented in Figure 1. The scenario without any removal is represented in this Figure as a green diamond. We can see that in this case the production is null and the dead wood stock resilience is 100%, meaning that the volume of the dead wood stock (I_1) is always greater than 15 m^3 (I_1^{min}) for this scenario.

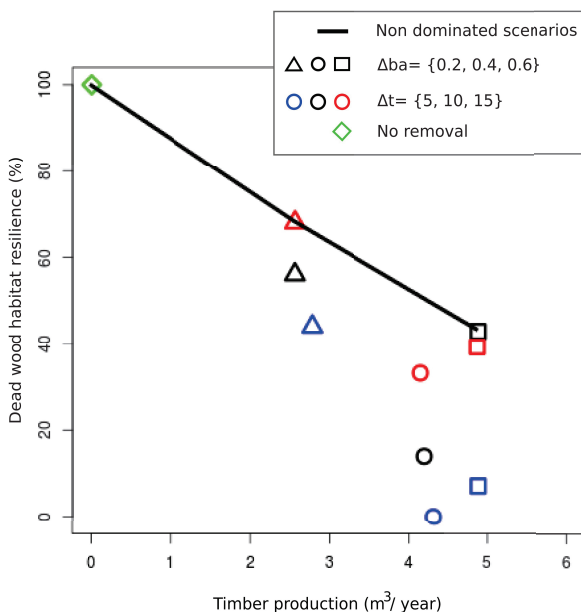


Figure 1. Timber mean production and dead wood habitat resilience for different removal strategies.

We first notice that increasing the time lap between removals has a low impact on production (less than 5%), but increases dead wood habitat resilience. It is mainly due to the fact, that increasing time lap between removals enables the system to regenerate deadwood, despite of the regular timber removals. However, for $\Delta ba = 0.6$, high time laps ($\Delta_t = 10$ and $\Delta_t = 15$) between timber removals, lead to equivalent value of the resilience criteria.

Then, increasing the harvest basal area leads to a non-linear increase of the timber production, whereas it decreases

the dead wood stock resilience indicator $\gamma(I_1)$ in most cases. However, increasing the harvest basal area from $0.4 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$ to $0.6 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$ does not increase the production criteria, as much as increasing it from $0.2 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$ to $0.4 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$. The first reason is that the higher the removal intensity is, the younger (and thus the smaller) the trees are. Consequently, for the same harvest basal area, the timber volume removed is lower. The second reason is that the whole basal area of $0.6 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$ cannot be harvested at every removal period. Consequently the removal period is increased, in respect to the removal algorithm, until the harvest basal area is available. This is the reason why, even if the mean timber production is higher, resilience indicator $\gamma(I_1)$ for $\Delta ba = 0.6$ is higher than that for $\Delta ba = 0.4$. Interval between removals is increased and thus resilience is higher.

Figure 2 shows the same results but considering the volume of adult dead trees, instead of the whole dead wood volume (% of time in which adult dead trees ($d_{w,k} > 17.5 \text{ cm}$) volume is greater than 4 m^3). Once again, the resilience indicator is 100% in the scenario with no removal. Like $\gamma(I_1)$, $\gamma(I_2)$ increases when the time lap between removal increases. However, unlike $\gamma(I_1)$, excepted for the five year removal period where the same phenomenon occurs, adult dead trees resilience is higher for an average harvest basal area (circles), than for a high removal (squares). This is due to the fact that, when high values of basal area are removed at the same time, most of adult trees are removed, and thus the forest is mostly composed of young trees.

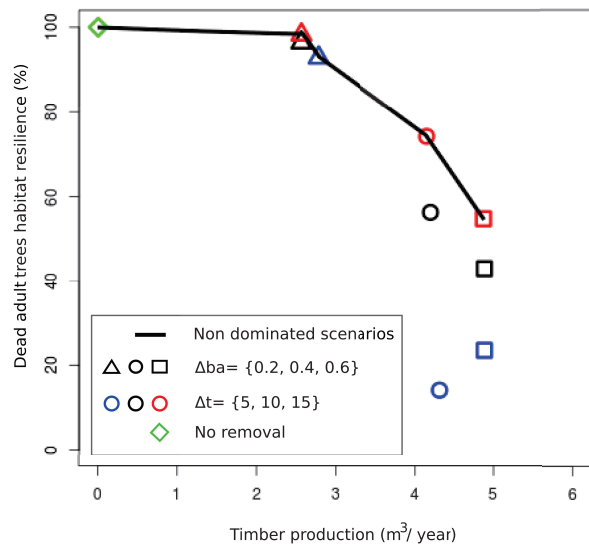


Figure 2. Timber mean production and adult dead trees habitat resilience for different removal strategies.

Finally, Figures 1 and 2 enable us to identify silvicultural scenarios that are non-dominated by neither a criterion nor the other. These scenarios are linked by black lines in both Figures. In regard to these two functions, preferred scenarios chosen should be on these lines. Furthermore, pareto-

dominated scenarios can be compared relatively to their distances to the non-dominated scenarios for each criteria.

VI. CONCLUSION

Multi-functional forest management raises several issues, at the political point of view, to design forest management policies at regional scales, as well as at the technical point of view, to design forestry practices at the management unit scale.

We developed a simple individual-based model, in order to test the impact of forestry practices on indicators linked to timber production and biodiversity resilience. We showed that this model enables decision makers, to discuss the trades-off offered by different forestry practices, concerning timber production and some indicators of biodiversity preservation.

Beyond forest management, the multi-functional management issue can be extended to most social-ecological systems [13]. Considering the more general problem of multi-functional socio-ecosystem management, we think that this work provides an interesting point of view, where a generic model is designed to evaluate multi-criteria decisions when criteria are not commensurable and similar situations are numerous.

One of the main advantages of this model lies in the spatialization of processes. It will enable us to consider more complex forestry practices. Besides, in future work, we plan to propose and test adaptive forest managements, relying on simple indicators that the forest manager can easily estimate, such as the potential biodiversity index developed for assessing potential biodiversity in forest stands [2].

REFERENCES

- [1] J. Kangas and A. Kangas, "Multiple criteria decision support in forest management - the approach, methods applied, and experiences gained", *Forest Ecology and Management*, vol. 207(1-2), Mar. 2005, pp. 133-143.
- [2] L. Larrieu and P. Gonin, "The potential bioersity index (pbi) - a quick and simple method for assessing potential biodiversity in forest stands", *Revue Forestiere Francaise*, vol. 60(6), 2008, pp. 727-748.
- [3] S. Martin, "The cost of restoration as a way of defining resilience: A viability approach applied to a model of lake eutrophication", *Ecology and Society*, vol. 9(2), 2004, art. 8.
- [4] C. S. Holling, "Resilience and stability of ecological systems", *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 4, 1973, pp. 1-23.
- [5] T. Cordonnier, B. Courbaud, F. Berger, and A. Franc, "Permanence of resilience and protection efficiency in mountain norway spruce forest stands : A simulation study", *Forest Ecology and Management*, vol. 256(3), 2008, pp. 347-354.
- [6] W.S. Schwenk, T.M. Donovan, W.S. Keeton, and J.S. Nunery, "Carbon storage, timber production, and biodiversity: Comparing ecosystem services with multi-criteria decision analysis", *Ecological Applications*, vol. 22(5), 2012, pp. 1612-1627.
- [7] D.B. Lindenmayer, C.R. Margules, and D.B. Botkin., "Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management", *Conservation Biology*, vol. 14(4), 2000, pp. 941-950.
- [8] C. Bouget, A. Lassauce, and M. Jonsell, "Effects of fuelwood harvesting on biodiversity - a review focused on the situation in europe", *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 42(8), 2012, pp. 1421-1432.
- [9] A. Lassauce, Y. Paillet, H. Jactel, and C. Bouget, "Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms", *Ecological Indicators*, vol. 11(5), 2011, pp. 1027-1039.
- [10] A. Brin, C. Bouget, H. Brustel, and H. Jactel, "Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests", *Journal of Insect Conservation*, vol. 15 (5), 2011, pp. 653- 669.
- [11] V. Lafond, G. Lagarrigues, T. Cordonnier, and B. Courbaud, "Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity", *Annals of Forest Science*, 2013, pp. 1-14, doi:10.1007/s13595-013-0291-y.
- [12] J. Muller and R. Butler, "A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests", *European Journal of Forest Research*, vol. 129(6), 2010, pp. 981-992.
- [13] E. Ostrom, "A general framework for analysing sustainability of social- ecological systems", *Science*, vol. 325(5939), 2009, p.p. 419-422

RÉSUMÉ

Les acteurs forestiers français se sont accordés sur le double objectif de « produire plus de bois, tout en préservant mieux la biodiversité [...]» (Grenelle de l'Environnement 2007). La compatibilité entre ces deux objectifs est toutefois controversée et il est aujourd'hui nécessaire de mieux comprendre l'effet de la gestion forestière sur les services écosystémiques. L'objectif de la thèse est d'explorer de manière fine l'effet de la sylviculture sur la production et la biodiversité. Le travail a porté sur le cas des sapinières-pessières irrégulières de montagne. Il s'est appuyé sur l'utilisation de modèles et a nécessité la mise en place d'une démarche complète d'expérimentation par simulation. L'effet négatif de l'intensification de la gestion sur la biodiversité a été confirmé, bien que les mesures de conservation de la biodiversité semblent assez efficaces et puissent servir de leviers de compensation dans certains cas. Des situations de compromis entre indicateurs de production et/ou biodiversité ont été détectées. Ainsi, l'analyse combinée de la réponse des services écosystémiques et des situations de synergies ou compromis devrait alimenter la réflexion autour des recommandations de gestion.

MOTS CLEFS

Services écosystémiques ; Production de bois ; Préservation de la biodiversité ; Forêts hétérogènes de montagne ; Modèles de simulation ; algorithme de sylviculture ; Évaluation de modèles ; Analyse de sensibilité.

ABSTRACT

In France, the forest community agreed on the definition of the double objective of “improving timber production while preserving biodiversity better” (Grenelle 2007). The compatibility between both objectives is however controversial and it seem nowadays necessary to better understand their effects on ecosystem services. The objective of this PhD thesis is to explore the effect of silviculture on stand structure, timber production and biodiversity preservation. This work addressed the case of uneven-aged spruce-fir mountain forest. It was based on forest simulation models and required a complete simulation experiment approach to be set up. It confirmed the negative effect of increased management intensity on biodiversity indicators, but revealed the efficiency of some biodiversity conservation measures, with possible compensation in some cases. Trade-offs situations have also been detected between production and/or biodiversity indicators. The combined analysis of ecosystem services response to silvicultural drivers and of trade-offs situations would then supply the reflection on management recommendations with new elements.

KEYWORDS

Ecosystem services; Timber production; Biodiversity; Heterogeneous mountain forests; Simulation model; Silviculture algorithm; Model evaluation; Sensitivity analysis;