

RAPPORT FINAL DU PROJET

CARBOFOR

Séquestration de Carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France. Quantification, spatialisation, vulnérabilité et impacts de différents scénarios climatiques et sylvicoles.

Coordinateur Denis Loustau, Unité EPHYSE, INRA Bordeaux.



Ce rapport final rassemble et résume les contributions des participants du projet. Cette synthèse a été coordonnée principalement par:

- Volet A1. A. Granier, J Balesdent, R Disnar
- Volet A2. E. Dufrêne, J. Ogée, C. François,
- Volet B. L. St André, G. Pignard
- Volet C. D. Loustau, M Déqué, P Ciais, H Davi
- Volet D. V Badeau, J.-L. Dupouey, M.L. Desprez-Loustau.



Institut National de la Recherche Agronomique

RENSEIGNEMENTS ADMINISTRATIFS du PROJET

Projet de recherches en réponse à l'Appel à proposition de recherches 2001 PROGRAMME "GESTION ET IMPACTS DU CHANGEMENT CLIMATIQUE".

DESIGNATION DU CONTRACTANT :

1- Raison Sociale ou dénomination sociale : INRA (Institut National de la Recherche Agronomique)

2- Adresse complète, numéro de téléphone, numéro de télécopie, adresse électronique INRA - Centre de Bordeaux

BP 81 33883 VILLENAVE D'ORNON CEDEX

Tel : 05 57 12 28 54 Fax : 05 56 84 32 74

3- Forme juridique : EPST

4- Capital social :

5- Date de fondation de la Société :

6- Numéro de siret (14 chiffres) : 180 070 039 012 74 SIREN 731 Z

7- Régime fiscal (assujetti ou non à la TVA, etc...) :

8- Prénom, Nom, fonction de ou des personnes ayant qualité pour engager l'organisme en matière de contrat :

Benoit Fauconneau Président du Centre INRA de Bordeaux

DESIGNATION DU OU DES LABORATOIRE(S) DEVANT EFFECTUER LES TRAVAUX DE RECHERCHE :

- INRA Centre de Bordeaux, Unité EPHYSE..
- INRA -Nancy, UMR Ecologie et écophysiologie forestière
- INRA-ENGREF Laboratoire d'étude des Ressources Forêt-Bois, UMR Inra-Engref, Nancy.
- CNRS Univ. Paris-Sud ENGREF INA-PG: Laboratoire d'Ecophysiologie Végétale, Orsay.
- CNRS, CEFE équipe DREAM, Montpellier
- CIRAD-Forêts, Monpellier.
- IFN Cellule Evaluation de la Ressource, Lattes
- Météo-France, CNRM/GMGEC/EAC Toulouse.
- CNRS-CEA, LSCE Gif-sur-Yvette,
- INRA Pathologie forestière et DSF, Bordeaux et Nancy
- CNRS -Univ. Orléans, Institut des Sciences de la Terre d'Orléans (ISTO), UMR 6113 du CNRS et de l'Université d'Orléans,
- INRA, Unité de Science du Sol, Orléans
- CIRAD-AMAP, Unité de Modélisation des Plantes, Montpellier.

DESIGNATION DU RESPONSABLE EN CHARGE DU SUIVI DU CONTRAT :

(Il est à noter qu'il ne peut y avoir qu'un seul responsable)

- 1- Prénom et Nom : Denis LOUSTAU
- 2- Titre et fonctions : Directeur adjoint de l'Unité de Recherches EPHYSE

3- Adresse complète, numéro de téléphone, numéro de télécopie, adresse électronique : (indication éventuelle des principaux collaborateurs)

Incation eventuelle des principaux collaborateur INRA - Unité de Recherches EPHYSE

33611 GAZINET CEDEX

Tel : 05 57 12 28 51 Fax : 05 56 68 05 46 e-mail : denis.loustau@pierroton.inra.fr

Montant du coût total du programme TTC et montant de la participation du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement TTC (éventuellement identification des cofinanceurs) : montants en Euro (€)

Coût total du programme : 2 MEuros

- Participation du MATE, gestion GIP-Medias France : 417 000 Euros
- - Participation du MAAPAR, gestion GIP-ECOFOR: 124 310 Euros
- Autres : INRA, CNRS, universités Paris XI, Orléans, CIRAD, CEA, IFN, Météo France, Région Aquitaine, Programme Européen Ve PCRD Environnement et Climat.

Durée de la recherche en mois (sera effective à compter de la date de notification)

24 mois initial, prolongé à 30 mois par avenant à la convention initiale.

RÉSUMÉ

Fait unique en Europe, le territoire national métropolitain est le point de rencontre de quatre zones biogéographiques contrastées, les zones tempérées semi-continentale et océanique, la zone méditerranéenne et la zone alpine. La variété des essences (feuillus caduques et persistants, résineux) et des profils écologiques des espèces forestières est donc importante. A cette complexité spécifique relative, la gestion sylvicole ajoute une variabilité spatiale et temporelle de la structure du couvert en terme de distribution de classes d'âge, type de couvert, composition spécifique. Le projet CARBOFOR, en mobilisant des approches expérimentales, des outils de modélisation et les données disponibles a permis de dégager les points communs mais aussi les différences de comportement de ces écosystèmes dans leur réponse au scénario climatique régionalisé 1960-2100. Cette analyse centrée sur le cycle du carbone, la biogéographie et la vulnérabilité aux pathogènes majeurs est résumée ici.

Nous avons exploré différentes approches de calcul de stock de carbone de la biomasse des forêts françaises. Les approches plus détaillées que l'approche des facteurs d'expansion comme l'utilisation d'équations de biomasse ou de maquette architecturale apparaissent comme prometteuses, surtout à l'échelle de l'arbre et du peuplement, mais insuffisamment renseignées pour s'appliquer à l'échelle du territoire national.

Nous avons révisé l'estimation du stock de carbone biomasse de la forêt française en appliquant un ensemble de tarifs mis au point d'après un ensemble de plus de 4000 fiches d'inventaires encore inexploitées à ce jour. Cette nouvelle estimation révise à la hausse de près de 20% les valeurs proposées antérieurement. Le stock de carbone dans la biomasse forestière (aérienne et souterraine) est évalué à 71 t C/ha à l'occasion du dernier inventaire réalisé en moyenne en 1996, le volume sur pied étant de 154 m³.ha⁻¹. Si on extrapole ce stock à la totalité de la surface boisée, soit 14,86 millions d'ha, on obtient une estimation globale de 1059 Mt C en 1996 et 830 Mt C en 1984. L'exploitation de ces deux inventaires permet d'évaluer, par différence de stocks, l'incrément net annuel en carbone dans la biomasse des forêts à 15,6 Mt C.an⁻¹ si on se limite aux formations boisées de production, et à 18,7 Mt C.an⁻¹ si on extrapole à l'ensemble des forêts (hors tempête) contre 10.5 Mt C.an⁻¹ en 1979-1991 estimé précédemment.

Les stocks de carbone - biomasse les plus élevés sont localisés dans les futaies feuillues à révolution longue localisées dans le Nord-Est de la France : Alsace, Lorraine, Franche-Comté, dans le Nord des Alpes et dans la partie occidentale du massif pyrénéen. Les régions méditerranéennes présentent les valeurs les plus faibles. La distribution géographique du stockage annuel net de carbone est sensiblement différente; la fixation nette de carbone est plus importante dans les forêts de production à révolution courte sur une large diagonale Sud-Ouest / Nord-Est, où ressortent les régions Aquitaine, Auvergne, Centre et Bourgogne. Cette situation a été bouleversée par les tempêtes de décembre 1999, qui ont causé d'importants dégâts sur une grande partie de cette zone. L'accroissement du stockage net de carbone annuel recouvre un accroissement similaire est bien prédit par les modèles utilisés plus loin sur la période 1960-2100.

L'analyse comparative synthétique des données de suivi expérimental du cycle du carbone mis en œuvre sur le réseau de sites ateliers du projet montre que les réponses énergétique, hydrique et carbonée des couverts forestiers nationaux au climat sont peu dépendantes de l'espèce. Elles sont contrôlées par le climat et la structure du couvert en terme d'indice foliaire, de densité des arbres, de biomasse et de hauteur. L'assimilation brute en carbone des futaies régulières adultes est comprise entre 1000 et 2500 g C m⁻² an⁻¹ (10 à 25 t C ha⁻¹ an⁻¹). La respiration de l'écosystème est responsable des variations inter-annuelles et inter-sites du bilan de carbone: les faibles valeurs d'échanges nets de carbone correspondent à

des niveaux élevés de respiration de l'écosystème. Le déterminisme de ce flux est complexe et mal connu. Il est la somme des flux de respiration de la végétation et des flux de carbone liés à la dégradation des fractions de biomasse morte, résultant aussi bien de la mortalité naturelle que des éclaircies ou des coupes rases qui laissent à la surface ou dans le sol des résidus en quantité importante. Tous les sites étudiés sont soumis à une gestion forestière dynamique se traduisant par des rajeunissements périodiques de la structure du feuillage par éclaircies. La gestion sylvicole, en modifiant la structure physique du couvert, influence profondément le fonctionnement de ces écosystèmes en particulier la variabilité des flux et bilan de carbone à l'échelle inter-annuelle et entre les sites. Le régime de coupe (taillis ou futaie) et la durée des révolutions conditionnent fortement la structure d'âge des unités de gestion forestière, les stocks de biomasse accumulés et la productivité forestière à l'échelle régionale. L'âge des peuplements est un élément clé sur lequel intervient la gestion forestière.

L'étude (achevée fin 2004) de la dynamique du carbone dans les sols sous hêtraie et Pin confirme l'importance des effets de la gestion sur le cycle du carbone. Elle fait ressortir la relative jeunesse du pool de carbone impliqué dans le flux hétérotrophe de carbone annuel, les âges du carbone variant de moins de 5 ans dans les horizons OL et OF à 150 ans dans l'horizon A1. La différenciation avec l'âge du peuplement se traduit essentiellement dans les moder par la formation progressive de l'horizon OH, étalée sur plus de 50 ans et qui s'observe aussi bien sous Hêtre que sous Pin. La prise en compte de la non stationnarité de cet horizon dans les modèles de dynamique du carbone forestier semble donc nécessaire en particulier dans les peuplements gérés où les travaux de préparation du sol peuvent enfouir totalement cet horizon avec un temps de retour pouvant atteindre moins de 40 ans dans les scénarios de gestion intensifs. La conversion progressive des humus de type mull en moder, phénomène relié à l'exportation des bases, l'acidification par les litières accumulées et la disparition progressive des vers de terre, apparaît aussi déterminante pour la simulation de la dynamique du carbone en relation avec l'âge du peuplement.

Nous avons affiné les outils de description simplifiée du fonctionnement de ces écosystèmes, i.e. les modèles mécanistes décrivant les grands processus physiques et biologiques impliqués dans le cycle du carbone dans ces écosystèmes. L'évaluation comparative de ces modèles par différents critères statistiques en terme de précision, robustesse, et sensibilité aux facteurs climatiques n'est pas encore totalement achevée. Les incertitudes de ces modèles ont été quantifiées autour de 60 gC m⁻² pour la croissance et 80 gC m⁻² pour les échanges nets de C soit 26% d'incertitude en moyenne pour le modèle CASTANEA. Nos principales conclusions sont qu'une modélisation mécaniste semble assez robuste pour prédire les différents termes des bilans d'eau et de carbone (NEE, GPP, NPP, ETR,...) sur de longues séries temporelles affectées par une évolution climatique et sylvicole et qu'ils sont suffisamment sensibles aux déterminants environnementaux ou sylvicoles du fonctionnement des forêts pour réaliser cet objectif. Cependant, la traduction de ces résultats en terme de bilan hydrique du sol ou de biomasse produite sont, eux, moins cohérents leur précision varie d'un site à l'autre et ce type de prédiction est donc plus incertain.

L'expérience numérique qui a été conduite ici pour construire le scénario climatique régionalisé 1960-2100, basée sur le scénario d'accumulation B2, se caractérise par une élévation des températures en toute saison, surtout en été, par une augmentation des pluies hivernales sur les façades maritimes (hors Méditerranée) et sur les reliefs (hors Pyrénées). Sur le plan hydrique, la disponibilité en eau des sols pour la végétation est fortement amoindrie sauf en hiver. Rappelons que le scénario étudié ici est le scénario B2 du GIEC. Il faut considérer que les conclusions issues des études d'impact du projet CARBOFOR correspondent à une vision modérée, voire optimiste du scénario climatique national en France métropolitaine, si les scénarios d'émission se fondant sur une poursuite exponentielle au cours du 21ème siècle, dans la lignée de ce qui a été fait au cours du 20ème siècle, se confirment.

La simulation à long terme de la production potentielle des écosystèmes forestiers montre une réponse positive au scénario climatique, les décidus profitant légèrement plus que les conifères de l'effet fertilisant du CO_2 et du réchauffement, entre autres par l'allongement de leur saison de végétation. Cet effet est plus marqué dans le Nord -Est où le régime hydrique est moins affecté par le scénario. Ces conclusions demeurent contingentes de la façon dont le modèles utilisés représentent le couplage des bilans de carbone et d'eau en période de stress et lorsque le CO_2 atmosphérique augmente.

La simulation des révolutions complètes à quatre climats 1980, 2015, 2045 et 2080 aboutit à des résultats contrastés suivant les régions et les essences considérées. L'évolution dans le temps et la répartition géographique des changements de production et de fonctionnement dépendent de l'importance respective des effets du CO₂, du réchauffement et de l'aggravation des stress hydriques. Les effets prédits sont globalement positifs dans le Nord de la France pour les feuillus sociaux avec une réponse décroissante de l'Est vers l'Ouest, la façade Nord-Ouest présentant même une anomalie de production nette négative. Dans le Sud Ouest ils sont positifs en début de siècle puis s'inversent avec une anomalie négative augmentant vers l'intérieur des terres en fin de simulation (2080). Cette simulation met en évidence plusieurs interactions importantes. Les scénarios de gestion intensifs et les stations les plus fertiles sont les plus sensibles au changement climatique analysé.

Les cartes de production potentielle simulées confirment l'importance des interactions climat – réserve utile des sols et le comportement variable des types fonctionnels de la forêt française. Les différences apparaissant, attribuées à la paramétrisation différente des modules de phénologie et bilan hydrique des modèles, reflétant bien les points d'incertitude existant sur la réponse écophysiologique des espèces concernées.

La distribution des aires géographiques potentielle des essences sur le territoire national telle qu'elle est projetée au travers du scénario climatique fait apparaître un déplacement des groupes d'essences méridionaux vers le Nord et vers l'Est. Les groupes montagnards et continentaux tendent à régresser fortement, le cas du hêtre qui est réduit à l'extrême Nord-Est du territoire national en 2100 est emblématique à cet égard. Cette conclusion rejoint les résultats prédits en terme de fonctionnement et de production. Les espèces les plus sensibles et donc vulnérables sont les espèces supportant mal les sécheresses édaphiques et celles en limite Sud de leur aire naturelle comme le Hêtre. Les trois expériences de simulation et la modélisation des aires géographiques donnent une image cohérente de l'évolution du paysage forestier national au cours du 21e siècle. En fin de siècle, le potentiel climatique de production est diminué sur la moitié Sud et la façade Ouest du pays où l'effet du cycle saisonnier des précipitations est défavorable mais demeure neutre ou bénéficiaire dans la partie Nord Est. On observe une extension de la forêt méditerranéenne, de productivité faible, au détriment des forêts de production atlantique (les Landes de Gascogne) et des forêts de feuillus sociaux de plaine où se concentre actuellement le stock de biomasse sur pied le plus important.

L'impact du changement climatique sur les pathosystèmes se traduit par de fortes extensions d'aires potentielles pour les espèces dont la survie hivernale est limitée par les températures basses. Dans le cas de l'oïdium, le réchauffement se traduirait par une augmentation très importante du risque en terme de fréquence, passant de 10% à 50-70% des années dans le Sud-Ouest. Pour les rouilles du Peuplier, parasites polycycliques, une augmentation de 1°C conduit à un avancement de la date des premières infections de 11 jours se traduisant potentiellement en fin de saison par une augmentation de 30% de la proportion de tissus malades. Par contre, l'évolution du régime hydrique (baisse des précipitations pendant la saison de croissance) affecte très différemment les espèces selon leur biologie.

Les conclusions de ces résultats en terme d'aménagement et de gestion sylvicole et environnementale demanderont à être confrontées à d'autres résultats concernant les impacts en terme de risque, mais aussi à une analyse socio-économique cohérente, ce qui dépasse le cadre de ce projet. Néanmoins, l'interaction que nous prédisons entre les impacts du climat et la gestion montre que :

- tous les impacts du scénario analysé analysés dans ce projet sont importants en valeur absolue. Le potentiel global de production de la forêt française sera modifié et cette modification présentera des variations géographiques importantes, le Nord étant avantagé et le Sud et les zones montagneuses plus menacées. La répartition stationnelle et géographique des fonctions forestières et donc des scénarios de sylviculture sera affectée.
- ce changement est brutal, il intervient sur un laps de temps inférieur à la durée d'une révolution, et il est discontinu, l'évolution de la production forestière dans le temps présente un maximum de production nette atteint entre 2015 2045 suivi d'une diminution ultérieure. Ceci pose la question du couplage recherche développement opérationnel en matière de gestion des écosystèmes forestiers et des ressources en eau aux échelles régionales et nationales.
- la capacité de réserve en eau des sols et régions forestières et les conditions locales de disponibilité en nutriments sont les facteurs clés déterminant la réponse des peuplements au changement climatique au moins dans la moitié Sud et sur la façade Ouest du pays.
- nos résultats suggèrent une évolution forte du « paysage phytosanitaire forestier » en lien avec les changements climatiques. Les changements projetés de distribution et impact des parasites conduisent à préconiser une gestion anticipative et préventive des risques, en particulier pour éviter ou limiter la dissémination des parasites dans leurs enveloppes climatiques potentielles. Le choix des espèces ou variétés pour les reboisements devra être raisonné en fonction de ces risques.

Ces conclusions et leur incertitude appellent de nouvelles recherches expérimentales portant sur l'écophysiologie des espèces métropolitaines, en particulier les effets des limitations trophiques multiples, la phénologie et la capacité phénotypique d'adaptation à des stress thermiques et hydriques. Les moteurs de simulation permettant de mettre en œuvre des prédictions multi-échelles sont opérationnels et pourraient être utilisés pour développer la prise en compte e.g. du cycle de vie des produits du bois. Une première étape de convergence des modèles mis en œuvre a été réalisée par ce projet mais laisse encore demeurer des différences et appelle à poursuivre l'effort d'harmonisation des outils de simulation utilisés. L'application de ces approches à des peuplements irréguliers ou mélangés est aussi devenue aujourd'hui une étape envisageable.

SOMMAIRE

Introduction générale et présentation du consortium 9 Contexte 9 Objectif 9 Distribution des responsabilités et tâches au sein consortium CARBOFOR 11

Volet A1

Quantification et modélisation du bilan de carbone des écosystèmes forestiers	
Introduction	13
Matériel et méthodes	13
Résultats	17
Conclusions	32

Volet A2

Modélisation du fonctionnement primaire des grands écosystèmes forestiers homogènes

Introduction	
Présentation des modèles	
Validation et inter-comparaison des modèles	
Evaluation des effets modélisés de la gestion du couvert et des facteurs	
environnementaux	
Analyse d'incertitude avec le modèle CASTANEA	
Conclusion	

Volet B

Estimation du stock de carbone sur pied: développements méthodologiques et estimation du stock national

Objectifs	53
Modèles d'évaluation des stocks de carbone sur pied	54
Estimation des stocks et des flux de carbone dans la biomasse des forêts françaises à	
partir des données de l'IFN	62

Volet C

Modélisation des impacts du changement climatique sur le bilan de carbone et la production des forêts en France

Objectifs
Expériences de simulations réalisées
Données et méthodes
Résultats
Conclusions
Contractions

Volet D1

Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises

Introduction	101
Matériel et méthodes	101
Résumé des principaux résultats	102
Conclusion	111
Volet D2	
Distribution géographique et impact des champignons pathogènes forestiers -	
Simulation des effets d'un changement climatique	
Introduction	113
Matériel et méthodes	113
Résumé des principaux résultats	114
Conclusion	118
Articles mémoires et communications produites en rapport avec le proiet	
CARBOFOR	121
Annexes	127
English abstract	135

INTRODUCTION GENERALE ET PRESENTATION DU CONSORTIUM

CONTEXTE

Depuis le démarrage du projet CARBOFOR en 2002, le contexte scientifique du cycle du carbone des forêts dans le changement global et les enjeux applicatifs attachés à cette problématique de recherche ont évolué. La nécessité de mieux quantifier les stocks et flux de carbone nationaux a conduit à une actualisation des méthodologies d'inventaires et de calcul phytométrique ainsi qu'à des recherches exploratoires sur des nouvelles techniques de mesure ((Brown 2002). Si le puits de carbone terrestre dans l'hémisphère Nord est bien confirmé, son ampleur et sa durée font toujours l'objet d'une incertitude. Celle-ci a été significativement réduite par la confrontation de méthodes inverses et d'approches basées sur les inventaires et les mesures de flux sur les réseaux européens, américains et asiatiques (Janssens, Freibauer et al. 2003). Il est largement admis que ce puits de carbone terrestre ne représente potentiellement qu'une contribution marginale à l'effort requis pour stabiliser l'augmentation de la teneur atmosphérique en g.e.s. et ses impacts sur le climat (Grace 2004). Le devenir du carbone fixé par les écosystèmes terrestres, dans la biomasse et le sol, est incertain et par la même la permanence de ce stockage. Une part importante du projet intégré CARBOEUROPE (2004-2008) est ainsi consacrée à l'estimation de la vitesse d'accumulation du carbone dans le sol. L'accroissement de la productivité terrestre, et spécifiquement forestière, est confirmé à différentes échelles. Ses déterminants sont connus et varient entre les biomes (Grace 2004). Pour le cas des forêts européennes, les causes avancées sont le déséquilibre entre la production et le prélèvement par récolte, sa jeunesse relative et les facteurs environnementaux comme les dépôts azotés, l'accroissement de la durée de végétation et du CO₂ atmosphérique.

Des analyses prospectives du futur de ce puits de carbone aux échelles continentales et nationales ont été récemment proposées. Pour l'Europe, elles concluent que, dans le prolongement de la tendance observée depuis 1960, la productivité forestière augmenterait jusqu'en 2030-2050 avec un gradient décroissant du Nord au Sud (Nabuurs, Pussinen et al. 2002; Milne and Van Oijen submitted). Ces analyses encore récentes et demandant confirmation sont centrées préférentiellement sur le Nord de l'Europe. Elles présentent l'inconvénient de confondre les effets du vieillissement de la forêt européenne et les impacts du changement climatique ce qui complique leur interprétation.

OBJECTIF

L'objectif général de notre projet était de mesurer et représenter de façon simple l'impact des déterminants physiques, biologiques et anthropiques du fonctionnement des écosystèmes forestiers français à travers un continuum d'échelles spatiales (peuplement - massif -région-secteur forestier national) et temporelles (jour, année, décade, siècle). L'approche conduite a consisté à mobiliser les outils adéquats suivant une approche intégrative (sites ateliers et base de données synthétiques sur les flux et bilan de carbone et d'eau, modèles de séquestration du carbone dans la biomasse et le sol, base de données spatiales d'inventaires et de santé des forêts, scénarios climatiques et sylvicoles) qui permettent de caractériser le cycle du carbone

et ses déterminants climatiques et anthropiques. Cette connaissance, représentée de façon simplifiée dans des modèles, a été "projetée" sur la période 1960-2100 avec un scénario climatique distribué afin de pronostiquer les effets du changement global sur les forêts françaises. Ce projet se limitait à l'analyse du fonctionnement primaire et du cycle du carbone, au contrôle bioclimatique de la distribution des groupes d'espèces forestières d'importance et à l'épidémiologie des principaux pathogènes forestiers. Le consortium CARBOFOR a réuni :

- des équipes en charge des approches de mesure et de modélisation du fonctionnement des écosystèmes clés considérés (1, 2, 5, 6, 7, 10, 13) qui ont structuré le réseau de sites ateliers français de recherche sur les écosystèmes forestiers;
- des équipes en charge de la gestion et de la réalisation de base de données d'inventaires nationaux (8, 14) qui ont conduit le calcul du stock de carbone forestier national et l'incertitude associée avec le participant (12);
- une équipe de modélisation climatique (9) qui a mis au point le scénario d'évolution climatique cohérent à haute résolution spatiale.
- des équipes de phyto-écologistes et de phyto-pathologistes (3, 11) qui ont caractérisé les impacts d'un scénario climatique sur la biogéographie et l'épidémiologie des écosystèmes forestiers considérés;
- des équipes représentant une expertise de la gestion de ces écosystèmes (1, 4, 7).

La prise en compte des effets à long terme de changements de fertilité stationnelle et les impacts réciproques entre les couverts forestiers, le climat et les processus physico-chimiques conditionnant la nutrition minérale des arbres aux échelles spatiales envisagées était délibérément exclue de ce projet .

Compte tenu de la dimension du projet, nous avons repris le plan proposé pour le rapport final pour chaque volet du projet. Les objectifs spécifiques sont donc décrits dans la suite dans chaque volet. La production scientifique du projet telle qu'elle nous est parvenue est synthétisée en fin du rapport.

DISTRIBUTION DES RESPONSABILITÉS ET TÂCHES AU SEIN CONSORTIUM CARBOFOR

							pa	rtic	ipa	nts					
Tâche		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
A1	Etude processus et base de données flux/paramètres	С	R			C	С	С						С	
A2	Modèles de bilan de C des Ecosystèmes	С	C			R	С	С					С	С	
B1	Méthodologie inventaire Stock C, Incertitude	С		С	С			R	С				С		С
B2	Estimation révisée du stock de carbone national	C		С	С				R						С
C1	Scénarios sylvicoles	С		С	R			С	С				С		
C2	Scénario climatique									R					
C3	Base de données FORETS	R							С	С				С	
C4	Impacts du changement climatique sur Fct I et carbone	R	С		С	С	С		С	С	С		С		
D1	Aire de distribution		С	R			С		С	С		С			
D2	Pathogènes								С			R			

R: responsable

C: contribution

- INRA BORDEAUX Unité Ephyse : Denis Loustau (coordinateur), P. Berbigier, R.Dewar, C.Meredieu, A.Bosc, M.Bakker, A.Colin, A.Porté, J.Ogée, S.Delzon, J.-M. Bonnefond, T.Labbé, A.Kowalski. (Carbofor 1)
 69 route d'Arcachon, 33612 Cestas Cedex - tel : 05.57.12.28.51 – fax : 05.56.68.05.46 - email. loustau@pierroton.inra.fr
- INRA NANCY Equipes Bioclimatologie et Cycles : André Granier, N.Bréda, C.Nys, B.Longdoz. (Carbofor 1) B.P. 35, 54280 Champenoux Cedex - tel : 03.83.39.40.41 - fax : 03.83.39.40.69 - email : <u>agranier@nancy.inra.fr</u>
- INRA NANCY UMR Ecologie et Ecophysiologie Forestière: J-L Dupouey, V.Badeau, J.Drapier, C.Cluzeau (Carbofor 2)
 54280 Champenoux tel : 03.83.39.40.71 fax : 03.83.39.40.69 email : badeau@nancy.inra.fr
- 4. LERFOB NANCY : Jean-François Dhôte, P.Vallet, Casin. (Carbofor 1)
 14 rue Girardet, 54042 Nancy Cedex tel : 03.83.39.68.00 fax : 03.83.30.22.54 email : dhote@nancy-engref.inra.fr
- 5. ECOLOGIE ORSAY Laboratoire d'Ecophysiologie Végétale (LEV) : Eric Dufrêne, C.François, H.Davi, K.Soudani, E. Le Maire (Carbofor 1) Université Paris-Sud, Bât. 362, 91405 ORSAY – tel : 01.69.15.56.80 – fax : 01.69.15.72.38 – email : eric.dufrene@eco.u-psud.fr
- CNRS DREAM : S. Rambal, R.Joffre, J.-M. Ourcival (Carbofor 1)
 CEFE, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex tel : 04.67.61.34.34 fax : 04.67.61.35.59

- CIRAD Forêts. Olivier Hamel, Y.Nouvellon, L. St André, O. Roupsard (Carbofor 1) TA 10/B, Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5 - tel : 04.67.59.37.34
 – email : hamel@cirad.fr
- IFN : Gérôme Pignard, N. Hamza (Carbofor 2) Cellule Evaluation de la Ressource, Place des Arcades, Maurin, BP 1001, 34971 Lattes Cedex – tel : 04.67.07.80.84 – fax : 04.67.07.80.91 – email : gpignard@ifn.fr
- 9. CNRM + Météo France : Michel Déqué, Victorine Pérarnaud, E. Cloppet (Carbofor 1)
 42, avenue Coriolis, 31057 Toulouse Cedex 01 tel : 05.61.07.93.82 fax : 05.61.07.96.10 email : michel.deque@meteo.fr
- 10. LSCE : P. Ciais, J.Ogée, F.Delage, N.Viovy (Carbofor 1)
 L'Orme des merisiers, 91191 Gif-sur-Yvette Cedex tel : 01.69.08.95.06 fax : 01.69.08.77.16
 email : ciais@obelix.saclay.cea.fr
- INRA BORDEAUX, Pathologie Forestière : Marie-Laure Desprez-Loustau, B.Marçais, C.Robin, J.Pinon, B.Lung (Carbofor 2)
 BP 81, 33883 Villenave d'Ornon Cedex - tel : 05.57.12.26.13 – fax : 05.57.12.26.21 – email : loustau@bordeaux.inra.fr
- 12. CIRAD AMIS UMP Montpellier : Y Caraglio (Carbofor 1) Université de Montpellier II, EPHE, 2196 boulevard de la Lironde, TA 40/PS2, 34398 Montpellier Cedex 5 – tel : 04.67.61.65.48 - fax : 04.67.61.56.68 – email : yves.caraglio@cirad.fr
- 13. ISTO: J-R Disnar, J. Balesdent, B.Guillet (Carbofor 1)
 UMR 6113, Laboratoire de Géologie de la Matière Organique, Bâtiment Géosciences,
 Université d'Orléans, Rue de Saint Amand, BP 6759, 45067 Orléans Cedex 02 tel :
 02.38.41.73.56 fax : 02.38.41.73.08 email : jean-robert.disnar@univ-orleans.fr
- 14. INRA ORLEANS Unité INFOSOL : Dominique Arrouays, C.Le Bas,N. Saby (Carbofor 2) Avenue de la Pomme de Pin, BP 20619, Ardon, 45166 Olivet Cedex - tel : 02.38.41.48.02 – fax : 02.38.41.78.69 - email : arrouays@orleans.inra.fr

BIBLIOGRAPHIE

Brown, S. (2002). "Measuring carbon in forests: current status and future challenges." <u>Environmental</u> <u>Pollution</u> **116**(3): 363-372.

Grace, J. (2004). "Understanding and managing the global carbon cycle." <u>Journal of Ecology</u> **92**(2): 189-202.

Janssens, I. A., A. Freibauer, et al. (2003). "Europe's terrestrial biosphere absorbs 7 to 12% of European anthropogenic CO2 emissions." <u>Science</u> **300**(5625): 1538-1542.

Milne, R. and M. Van Oijen (submitted). "Modelling regional effects on forest carbon balance." <u>Annals of Forest Science</u>.

Nabuurs, G. J., A. Pussinen, et al. (2002). "Stemwood volume increment changes in European forests due to climate change - a simulation study with the EFISCEN model." <u>Global Change Biology</u> **8**(4): 304-316.

Volet A1 Quantification et modélisation du bilan de carbone des écosystèmes forestiers

INTRODUCTION

Cette partie du projet avait pour objectif de caractériser les flux et stocks de carbone échangés par les grands écosystèmes forestiers nationaux, et d'analyser les processus sousjacents et leur sensibilité au climat et à la gestion sylvicole de ces systèmes. Cette analyse s'est basée sur un ensemble pré existant de sites ateliers de mesures des flux et stock de carbone à l'échelle de la parcelle dont le fonctionnement a été soutenu par le projet et que le projet a organisé en réseau. Cette organisation s'est concrétisée par l'harmonisation des données, la standardisation des méthodes d'élaboration des données et la construction d'une base nationale de valeurs semi-horaires à annuelle des flux de masse et d'énergie des écosystèmes forestiers couvrant une période variable de une à huit années suivant les sites. Ce volet comporte également une analyse de la dynamique du carbone dans deux sols forestiers, sous feuillus et conifères, basée sur la mesure des activités ¹⁴C et la caractérisation biochimique du carbone dans les sols. La modélisation du cycle du carbone dans les écosystèmes forestiers n'est traitée ici que pour la partie sol, elle est présentée dans la partie A2 pour le fonctionnement de l'écosystème.

MATERIEL ET METHODES

Sites

Chaque "site atelier" comportait un à deux sites instrumentés où sont mesurés en continu les flux nets de carbone échangés par les forêts étudiées depuis 1996 ou plus tard (tableau 1), et une série de sites "satellites", e.g. une chronoséquence, servant à la détermination de différentes composantes ou processus du cycle du carbone: analyses de stocks du sol, impacts de traitements sylvicoles, effet de l'âge du peuplement. Le site de Fougères retenu pour l'étude de la dynamique du carbone dans le sol sous hêtraie comporte une chronoséquence de 4 peuplements.

Méthodologie

L'approche analytique conduite a consisté à décomposer de façon simplifiée la phase biosphérique du cycle du carbone en compartiments atmosphérique, de biomasse et de matière organique des sols. On a recherché à déterminer les échanges et les stocks de ces compartiments et leur temps de renouvellement. La formulation opérationnelle de l'équation du bilan de carbone de l'écosystème appliquée ici est :

$$NEE = \Delta W + D + H_r - F_{C \neq CO2} - R_h - F_{Cs} \tag{1}$$

où les différents termes, tous exprimés en gC.m⁻².an⁻¹, sont :

NEE, flux net de C-CO₂ au dessus du couvert, mesurée par corrélations turbulentes

 ΔW , variation de stock de C dans la biomasse, estimée d'après données d'inventaires

- *D*, flux de matière organique morte (litière, rhizodéposition, mortalité racinaire) au sol, estimé d'après mesure de chute de litière
- $H_{\rm r}$, flux de C accumulé par le compartiment des producteurs d'ordre II et III, négligé.

 $F_{C \neq CO2}$ flux de C gazeux autre que CO2

- *R*_h flux de C-CO₂ du sol du à la respiration hétérotrophe, etimé à partir d'expxériences type "trench-plots"
- F_{Cs} drainage de C particulaire ou dissous La consommation des producteurs I et II, H_r , ainsi que les flux de C gazeux autres que CO₂ ($F_{C\neq CO2}$) et le drainage de C particulaire ou dissous (F_{Cs}) n'ont pas été mesurés et ont été négligés ici.

Mesures de flux de masse et d'énergie

Les données relatives au flux de matière et énergie ont été acquises par la méthode des corrélations turbulentes suivant la méthodologie mise au point au niveau européen et reprise pour chacun des sites concernés (Aubinet et al. 2000). Les données ont été standardisées d'après un protocole identique, assemblées en une base de données mises à disposition sur le site du projet. Le réseau comprend les sites décrits dans le tableau 1.

Mesures de biomasse

Ces mesures de flux ont été accompagnées d'une caractérisation et d'un suivi continu du biotope et de la croissance des phytocénoses concernées ainsi que d'une estimation des stocks de carbone dans les différents pools de l'écosystème : biomasse, débris végétaux morts et sol. Les données de biomasse ont été estimées à partir des inventaires annuels dendrométriques et des tarifs ou équations de calcul paramétrées pour chacun des sites.

Tubleuu 1	· Desering	Juli 105	unit ut	5 BILEB C	Unbluere	3.				
site	T moy	Préc.	Age	LAI	densité	hauteur	NEE : Flux net	doi	nnées utilisées	
			2002	max			annuel (1)			
	deg C	mm.	an		ha ⁻¹	(m)	$gC-CO_2.m^{-2}.y^{-1}$	flux	stock C	^{14}C
		an						turbulents		sol
Fontaine-	10.2	720		8			-100 à -500	non mesurés	non fournies	
bleau										
Bray	13.5	950	32	2.7	425	20	- 575	1996-2001	sol, biomasse,	Х
Bilos	13.5	950	0	1.5			+250	2000-2001	sol, biomase	
Hesse	9.2	820	36	7.3	3800	13	-100 à -500	1996-2002	sol, biomasse	
Fougères	11.2	900	8-145		31000-	2-32		non mesurés	sol, biomasse	Х
-					215					
Hinda	25.5	1200	4	3	700	12	- 540	2001	sol, biomasse	
Puechabon	13.5	883	60	2.9	8500	6	- 400	1999-2001	non fournies	

Tableau 1. Descriptif résumé des sites considérés

(1) le signe négatif correspond à un flux descendant.

La biomasse aérienne des arbres a été calculée annuellement par application d'équation allométrique comme celle de (Porté et al. 2002) à partir des inventaires annuels réalisés autour des tours de mesures. La chute de litière aérienne annuelle des arbres a été estimée par échantillonnage de 24 collecteurs de 1 m² mesurés tous les 15 jours au moment de la chute des aiguilles ou des feuilles, mensuellement sinon. Le dépôt de litière aérienne du sous-bois a été estimé par échantillonnage destructif de 24 placeaux de 1 m² fauchés en fin de période croissance, en juillet.

Respiration hétérotrophe aérienne

Le flux total annuel de CO₂ dégagé du sol, Fc, a été estimé par application d'une loi en Q_{10} sur les données mesurées de température du sol à -10 cm, T_s .

 $F_{\rm c} = F_{\rm c \ tsref} \ Q_{10}^{\rm (Ts-Tsref)/10}$

 $F_{\rm c\ tsref}$ a été estimé tous les 15 jours de 1999 à 2002 par la moyenne arithmétique d'un échantillon de mesures de flux faites avec le système fermé portable SRC-1 de PP System modifié (Le Dantec et al. 1999), après correction de l'effet de la température. Q_{10} a été estimé par décade à partir des mesures de flux opérées par un système automatisé de 5 chambres ouvertes multiplexées à ouverture automatique, mis au point à l'INRA Bordeaux d'après (Rayment and Jarvis 1997, Roy et al. 2002). Les deux systèmes ont été comparés et calibrés au laboratoire un banc d'essai. Cette approche permettait de combiner un échantillonnage de mesures suffisant pour atteindre une précision de 10% sur la valeur moyenne de $F_{\rm ctsref}$ et un suivi temporel continu permettant de détecter les variations temporelles de Q_{10} . Le flux de CO₂ du sol a été réparti entre une composante autotrophe ($R_{\rm a}$) et une composante hétérotrophe ($R_{\rm h}$) à partir de mesures opérées sur des dispositifs comparatifs de 10 « trench plots », zone de sol d'exclusion racinaire de forme circulaire (d=1m).

Mesures de carbone dans les sols

Pour aborder la dynamique de la matière organique et tout d'abord pour définir les stocks de carbone organique des sols de la chronoséquence, on a disposé des échantillonnages suivants : <u>- sous hêtraie</u> :

- 1. les sols des hêtraies âgées de 10, 27, 87 et 145 ans prélevés en octobre 1997 dans le cadre du programme Ecofor (Guillet et Disnar, 2000, in Jabiol, 2000; Karroum, 2002; Karroum et al., soumis).
- 2. un échantillonnage réalisé au début de février 2000, dans les futaies de 90 et 148 ans (FOU 3 et FOU 4).
- 3. un échantillonnage réalisé en mars 2002, dans le gaulis de 32 ans (FOU 2).
- En 1997 des monolithes ont été prélevés, alors qu'en 2000 et 2002 un carottier à godet a été utilisé.

<u>- sous pinède de Pin maritime</u>, un échantillonnage a été effectué en janvier 2003 selon la méthode pratiquée à Fougères avec un carottier cylindrique. Les racine ont été séparées de la terre fine.

Les échantillons secs des horizons homologues des points de prélèvement ont été soumis à des mesures de carbone organique dans le but de préparer un échantillon pour des mesures diverses (C, N, δ^{13} C, lignine, polysaccharides) et pour le ¹⁴C. Le carbone organique des sols des Landes a été dosé par combustion à l'aide d'un analyseur élémentaire (Flash EA, Thermofinnigan) ; les sols de Fougères soit par analyseur Leco CNS 2000, soit par pyrolyse Rock-Eval® (Vinci Technologies), sur une prise d'essai correspondant à moins de 100 mg d'échantillon finement broyé (Disnar et al. 2003). L'extraction de la lignine a été réalisée par une hydrolyse alcaline au CuO suivant le protocole de Hedges et Ertel (1982). Les monomères phénoliques qui la composent ont été quantifiés à l'aide d'une électrophorèse capillaire (Maman et al. 1996). Les datations de la matière organique des sols ont été obtenues du Centre de Datation par le Radiocarbone de Lyon, selon la méthode de scintillation liquide. Les résultats sont exprimés selon plusieurs expressions différentes :

 Δ^{14} C (‰) = 1000(A-Ao)/Ao

où A est l'activité de l'échantillon et Ao est 0,95 x l'activité du standard NBS 1154 L'unité Δ^{14} C est corrigée des fractionnements isotopiques.

Une autre expression est l'unité PMC ("Percent Modern Carbon")

Activité PMC (%) = $100^{*}(\Delta^{14}C^{*}100^{-1})$

L'âge apparent ¹⁴C (Unité B.P, Before Present avec "Present" = 1950) est défini conventionnellement par

 $a_{14Capp} = -8035 Ln(A/Ao)$

S'agissant du carbone du sol, la radioactivité mesurée est la résultante des activités moyennes des matières organiques du sol, dont les âges sont répartis de zéro (feuilles de l'année) à plusieurs millénaires. L'activité du ¹⁴CO₂ atmosphérique a été augmentée considérablement à partir de 1955 par les essais thermonucléaires aériens américains et soviétiques. Ce "pic" de ¹⁴C a donc constitué un traçage isotopique fortuit de tous les apports de carbone aux sols, à partir de 1955, maximal en 1963, et décroissant depuis. L'incorporation progressive du ¹⁴C dans les matières organiques permet de déterminer les temps de résidence du carbone, moyennant des hypothèses de distribution des âges (Balesdent et Guillet, 1982; Jenkinson et al. 1992). Dans la présente étude, les résultats d'activité sont interprétés en termes d'âge au moyen d'un modèle compartimental décrit ci-dessous. On donne également à titre indicatif une échelle approximative de conversion des ages f(t) = exp(-t/a_e).

Nous avons construit une base de données pour les activités ¹⁴C troposphériques de l'hémisphère Nord. Celle-ci est construite à partir de la moyenne arithmétique des mesures d'avril à septembre de chaque année in Levin and Kromer (1997) pour 1979-1996 et in Levin et al. (1994) pour 1954-1978. Les données 1996-2001 sont extrapolées et calées sur les valeurs 1998-1999.

Modèles

Modèle compartimental du carbone du sol

Le système d'équation de distribution des âges par horizon est donné par un modèle de boîtes (figure 2). Chaque compartiment est assujetti à l'hypothèse du mélange parfait et, dans le cas de régimes transitoires, à une hypothèse de biodégradation et de transfert suivant une loi d'ordre un (dC/dt = -kC). L'activité ¹⁴C à la date de prélèvement est calculée numériquement en allouant aux apports de chaque année depuis un temps infini jusqu'au prélèvement les valeurs globales de concentration en radiocarbone troposphérique.



Figure 2. Modèle développé pour décrire la distribution des âges du carbone organique dans les humus de type moder des sols de Fougères et des Landes. Les dénomination RPM (résistant plant material) et HUM (humique et protégé) font référence aux termes utilisés par Jenkinson et Rayner (1977).

Typiquement, le carbone est transféré de OLF vers OH puis de OH vers A_1 . Un module d'injection de carbone par les racines a été ajouté afin de prendre en compte l'incorporation directe de carbone jeune en profondeur. Le module racinaire est assujetti aux hypothèses suivantes : le flux d'injection de carbone dans le sol jusqu'à 20 cm est supposé arbitrairement égal à 40% du flux le retombées de litières. Le flux est réparti par horizon au prorata des masses de racines mesurées.

Modèles de croissance et d'échanges basés sur les processus écophysiologiques cf partie A2

RESULTATS

Bilans annuels des flux de masse et énergie

Nous ne présentons ici qu'un résumé synthétique des résultats obtenus.

Evapotranspiration vs. énergie disponible

Les variations du flux de chaleur latente (λE) et du rayonnement net (\mathbf{R}_n) au cours d'une année complète sont présentées sur la figure 3 pour trois sites. De façon générale, l'énergie disponible \mathbf{R}_n semble bien conservée pour les sites à couvert développé en France mais elle est significativement réduite sur les peuplements en régénération et coupe rase (Kowalski et al. 2003).



Figure 3 Variation des flux de rayonnement net Rn) et de chaleur latente (λE) pour trois sites métropolitains.

Le rapport $\lambda E/R_n$, qui représente la quantité d'énergie disponible utilisée pour l'évapotranspiration, est égal à 0.5 en moyenne sur l'ensemble des sites et des années. Les variations observées s'expliquent par les variations de régime hydrique entre années et entre sites, la forêt médierranéenne présentant les valeurs les plus faibles (0.3) suivie par les friches et coupe rase (0.41) L'eucalyptus, malgré un faible LAI (3.0) montre des valeurs très élevées de la transpiration. Cette essence semble présenter une efficience d'utilisation de l'eau particulièrement faible (cf plus loin).



Figure 4. Variation entre sites du rapport entre le flux de chaleur latente $(\lambda E/R_n)$ et le rayonnement net au-dessus du couvert (R_n) . Le calcul est effectué sur les années complètes, sauf pour le site de Hesse où il concerne la période feuillée (mai-octobre). Graphiques de droite : a) effet de la contrainte hydrique, exprimée en nombre de jours de stress (NJs) pendant la période feuillée, sur le rapport $\lambda E/Rn$ à Hesse, b) relation entre $\lambda E/R_n$ et le LAI pour les mêmes sites et années.

Bilan net de carbone, assimilation brute du couvert et respiration de l'écosystème

Le calcul du bilan net de carbone échangé sous forme de CO_2 (*NEE* pour Net Ecosystem Exchange) a été effectué sur l'ensemble des sites de mesure des flux par sommation directe des valeurs semi-horaires (prenant en compte ls variations de stock de CO_2 dans l'air), les données manquantes ayant été reconstituées au pas de temps journalier au moyen de modèles statistiques simples (Falge et al. 2001a,Falge et al. 2001b).

On constate une très forte variabilité entre les sites et les années : *NEE* varie entre -582 et +229 g C m⁻² an⁻¹. Les sites en régénération repassent d'une situation de source à une situation de flux après une durée de 5 (Pin maritime) à 40 ans (forêt boréales) qui dépend de la vitesse de repousse de la végétation en régénération (Kowalski etaL. sous presse, Grace et al. en préparation). Notons qu'un taillis redevient un puits de carbone dés l'année suivant la cépée (coupe). Le Bray montre des bilans annuels assez peu variables (dans une fourchette de -450 à -550 g C m⁻² an⁻¹), alors que le site de Hesse présente des variations interannuelles remarquablement élevées (de -68 à -582 g C m⁻² an⁻¹, article en cours fig. 5).



Bray 1999 Bray 2000 Hesse 2002 Puéchabor Bray 2001 Hesse 1990 Hesse 200 Hinda 200 Hesse 199 Hesse 199 Hesse 200 Bilos 2000 Bray 1997 Bray 1998 Hesse 199 Bilos 2001 0 GPP (g C m-2 an-1) -500 -1000 -1500 -2000 -2500

Figure 5. Variation du bilan net de carbone (*NEE*) pour les 5 sites de mesure des flux de Carbofor. Des valeurs positives signifient un déstockage de carbone, des valeurs négatives une séquestration par l'écosystème.

Figure 6. Assimilation brute annelle (GPP) pour les différents sites et années de mesure.

L'assimilation brute (*GPP*) a été calculée en retranchant à *NEE* (bilan net mesuré par corrélations turbulentes) le flux de respiration de l'écosystème (Reco), lui-même estimé à partir des mesures nocturnes. L'évaluation de ce flux nocturne reste encore problèmatique ; sur certains sites (Hesse et Le Bray), les mesures effectuées au sommet de la tour sont corrigées des variations de stock de CO_2 dans l'air, au moyen de systèmes de mesure du profil vertical de concentration. Dans d'autres sites, cette correction n'est pas effectuée.

Les valeurs d'assimilation brute se situent dans une gamme assez large, de $-1000 \text{ à} - 2100 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. A Hesse, les variations entre années sont très élevées et montrent une augmentation régulière de l'assimilation brute entre 1996 et 2001. Cette augmentation résulte des variations de deux facteurs: l'indice foliaire et l'importance de la contrainte hydrique (article en préparation), qui expliquent environ 70% de cette variabilité.

Outre les différens de rayonnement annuel incident, une part des variations observées de GPP entre les sites est liée à l'indice foliaire: le rapport GPP/PAR est corrélé au LAI (fig. 7, GPP/PAR = -5.88 Ln(LAI)-4.3, r^2 =0.52). Le rapport GPP/PAR, efficience d'utilisation de la lumière du couvert, est élevé pour les canopées à structure ouverte et feuilles étroites ou aiguilles comme Hinda et le Bray ainsi qu'après les dégagements d'éclaircie (Hesse en 1999). Enfin, les caractéristiquess photosynthétiques propres à chaque espèce jouent probablement un rôle important dans cette efficacité.



Figure 7. Relation entre l'assimilation brute (cumuls annuels) standardisée par le rayonnement PAR incident et le LAI.

La respiration de l'écosystème est fortement liée à l'assimilation brute dont elle représente 75% en moyenne (figure 8) pour plusieurs raisons. Le feuillage représente une part importante de la respiration autotrophe qui est fonctionnellement liée au GPP. Toutefois, si une part de la respiration microbienne du sol semble aussi liée à la production primaire coïncidente () une part de cette composante hétérotrophe (litières, débris ligneux) possède une dynamique propre et peut avoir un effet retard comme pour l'année 1998 à Hesse.



Figure 8. Relation entre la respiration de l'écosystème (Reco) et l'assimilation brute (GPP) (cumuls annuels). La droite de régression ne prend pas en compte les données du site de Bilos.

Eau et carbone : efficience d'utilisation de l'eau.

L'efficience d'utilisation de l'eau intégrée, calculée comme le rapport entre l'assimilation brute et l'évapotranspiration totale (GPP/E ou WUE) différencient entre eux les sites étudiés qui se distinguent par des niveaux d'efficience diminuant avec l'ETP locale: Hesse montre des valeurs d'efficience relativement élevées, comprises entre -5 et -7 mmol mol⁻¹ tandis que les sites de Puéchabon, du Bray et de Hinda, les valeurs sont comprises entre -3 et -5 mmol mol⁻¹. L'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque (WUEi) représente le rapport entre l'assimilation brute et la conductance du couvert estimée à partir des mesures de flux de vapeur en inversant l'équation de Penman-Monteith. Le classement des sites pour WUEi est sensiblement le même que pour WUE (non présenté ici).



Figure 10. Efficience d'utilisation de l'eau intégrée (GPP/E) pour les sites Carbofor. Pour le site du Bray, l'efficience intégrée a été calculée pour l'ensemble du couvert et pour les pîns seuls.

Flux de carbone et variations de stocks de biomasse

Il existe des divergences parfois importantes entre la somme temporelle des flux nets échangés par un couvert et la variation de stock de la biomasse pendant la même pèriode: L'accroissement annuel en biomasse peut être soit supérieur soit inférieur au bilan de carbone annuel. La relation NEE - (Δ W) est stable en année humide mais n'est plus valable en 2002 année très sèche où NEE ~0 et Δ W=300 gCm⁻². Cet écart pose plusieurs questions, en premier celle de la validité des mesures de flux, mais aussi celle de la cohérence des deux estimations en termes d'échelle d'espace. Par ailleurs, les variations de stocks dans d'autres compartiments que les arbres (notamment dans le sol et dans la nécromasse aérienne et souterraine) sont encore difficiles à mesurer à partir des inventaires. La figure 11 montre la relation obtenue d'après l'équation (1) pour 3 des sites Carbofor où nous disposions des données nécessaires.



Figure 11. Relation entre la somme de l'accroissement en biomasse, de la production de feuilles et de racines fines retranché de la respiration hétérotrophe de l'écosystème (ΔW +D-Rh) et le bilan net de carbone annuel (NEE).

Fonctions de réponse des flux Conductance du couvert pour la vapeur d'eau

La conductance du couvert a été calculée à partir des mesures de flux de vapeur et de climat incident, en inversant la formule de Penman-Monteith, sur les données semi-horaires. Le paramétrage a été effectué sur chaque site au moyen d'ajustements non linéaires, en utilisant la formule suivante :

$$gc = gc_{max} [Rg/(Rg+Rg_0)]* [1/(1+k vpd)]$$

avec Rg : rayonnement global ; vpd : déficit de saturation de l'air ; gc_{max} , Rg_0 , k : paramètres ajustés.

Ces fonctions sont illustrées par la figure 12. Pour les fortes valeurs de déficit de saturation de l'air (> 1kPa), la conductance de couvert est proche pour les sites de Hesse, Le Bray et Hinda. Elle est plus faible à Puéchabon. Toutefois, le site de Hinda se détache pour sa réponse au rayonnement avec une saturation intervenant pour des plus faibles niveaux de rayonnement, peut-être en relation avec l'architecture du couvert de l'eucalyptus.



Figure 12. Variation de la conductance du couvert (gc) pour 4 sites Carbofor, ajustée selon la relation [1]. Effets séparés du déficit de saturation de l'air (vpd) (à gauche) et du rayonnement global (Rg) (à droite), en fixant respectivement Rg à 900 Wm-2 et vpd à 1kPa.

Flux diurne de carbone

L'assimilation nette du couvert (Fc, qui est NEEdiurne) répond au rayonnement PAR selon une relation de type hyperbolique. Nous avons utilisé la forme suivante :

$$Fc = Reco + a PAR/[1-(PAR/2000)+ (a PAR/Fc_opt)]$$

Reco, a et Fc_opt sont les paramètres ajustés. Ils correspondent respectivement à la respiration de l'écosystème, à la pente de la relation à l'origine, et à la valeur de Fc lorsque le PAR prend pour valeur 2000 μ mol m⁻² s⁻¹. Les coefficients des ajustements réalisés sont donnés dans le tableau 2. On constate que cette relation est assez stable dans le temps durant la saison de végétation.

Tableau 2. Paramètres d'ajustement du flux de carbone en fonction du rayonnement PAR (condition PAR > 50 μ mol m⁻² s⁻¹) au moyen de la relation [2] pour les différents sites et années.

site	date	а	Fc opt	Reco	r ²
	juin 1997	-0.064	-26.9	6.90	0.74
	juin 1998	-0.063	-26.1	7.32	0.59
	juin 1999	-0.073	-27.2	8.29	0.62
	juin 2000	-0.127	-30.1	9.09	0.61
Hesse	juin 2001	-0.096	-29.0	6.85	0.68
	juin 2002	-0.069	-28.7	5.31	0.57
_	juil 2002	-0.124	-32.0	8.88	0.66
	août 2002	-0.100	-30.6	7.89	0.65
	sept 2002	-0.060	-23.1	3.61	0.59
	juin 1997	-0.043	-23.6	5.89	0.73
	juin 1998	-0.039	-20.4	5.72	0.60
Le Bray	juin 1999	-0.061	-21.2	7.78	0.72
-	juin 2000	-0.065	-27.6	8.87	0.67
	juin 2001	-0.051	-23.0	6.00	0.53
nuáchaban	juin 1999	-0.031	-11.6	4.63	0.59
puechabon	juin 2000	-0.060	-14.7	5.23	0.50
Hinda	juin 2001	-0.026	-22.8	2.44	0.69
Bilos	juin 2001	-0.036	-10.4	4.41	0.46



Figure 13. Variation de l'assimilation nette du couvert (Fc) en fonction du PAR pour le mois de juin des différents sites et années de mesures. Les ajustements ont été réalisés au moyen de l'équation [2]. Les coefficients de détermination sont compris entre 0.6 et 0.7.

Les variations de cette relation entre les différents sites, en prenant le mois de juin comme référence, sont très importantes. Les sites de Puéchabon et de Bilos montrent les valeurs de Fc les plus faibles, ne dépassant pas 10 μ mol m⁻² s⁻¹ en valeur absolue. Les valeurs du Bray sont très différentes d'une année à l'autre. La fixation de carbone est la plus élevée à Hesse, avec des valeurs dépassant -20 μ mol m⁻² s⁻¹ sous rayonnement saturant.

Flux de carbone nocturne

L'analyse globale de la respiration de l'écosystème a porté dans un premier temps uniquement sur son déterminisme thermique. Par souci d'homogénéité, la température de référence choisie est celle de l'air.



Figure 14 Relation entre la respiration de l'écosystème (mesures nocturnes de flux) et la température de l'air sur les cinq sites en 2001. Les points sont des moyennes calculées sur des groupes de 10 observations.

Les relations obtenues par ajustement d'une fonction exponentielle simple sont présentées sur la figure 14, et les paramètres estimés sont donnés dans le tableau 3. Si les relations obtenues sont très différentes d'un site à l'autre, les maxima sont voisins. Ainsi, les variations de Reco entre sites ne sont pas expliquées par celles de la température. Par ailleurs, on peut voir sur les mesures de Puéchabon l'effet dépressif de la sécheresse du sol, pour les températures les plus élevées. Pour le site de Hinda, on observe une remarquablement forte augmentation de Reco avec la température.

Tableau 3 Paramètres estimés de la relation Reco = a exp (b Tair), et coefficients de corrélation pour les cinq sites (année 2001). La colonne « maxi » correspond à la respiration estimée à la température maximale observée dans chaque site.

	а	b	r²	maxi
Puéchabon	1.13	0.031	0.31	2.52
Le Bray	1.39	0.040	0.64	3.88
Hesse	1.13	0.068	0.75	4.86
Hinda	0.02	0.205	0.82	3.07
Bilos	0.59	0.076	0.70	3.75

Au pas de temps journalier, il existe sur les quatre sites forestiers une relation entre Reco et GPP, qui résulte de l'utilisation rapide des assimilats par l'arbre (Lebaube et al., 2000), se traduisant par une respiration de croissance et d'entretien des tissus vivants sensiblement proportionnelles à l'assimilation photosynthétique. Nous avons comparé ces corrélations avec : i) celles obtenues entre la respiration d'une journée et la GPP de la veille, ii) avec la GPP de l'avant-veille, etc. Cette relation est médiocre probablement à cause du flux de respiration hétérotrophe, partiellement découplé du fonctionnement de l'arbre vivant.

Dynamique du carbone dans les sols

Stocks de C

Les données présentées dans la figure 16 et les tableau 4 et 5 précisent le stock moyen du carbone organique et sa variabilité au sein de chaque station.



Figure 16. Stocks de carbone organique dans les horizons des quatre stations de Fougères étudiées (moyenne et écart-type de cinq à six profils).

Tableau 4 : Flux de restitutio	ns annuelles	s (Lebret,	2002), st	ocks de ca	arbone dans	s les litiè	res et esti	mation
des temps de résidence à Foug	gères.							
Q	EOU1	FOUR	TOUA	FOUR	FOUR	DOLLA	FOUL	DOLL 4

Station		FOU1	FOU2	FOU2	FOU2 moder	FOU3	FOU 3	FOU4	FOU 4
Date		1997	1997	2002	2002	1997	2000	1997	2000
d'échantillonnage									
Flux de retour									
annuel :									
masse	kg m-2	0,21	0,38	0,38	0,38	0,39	0,39	0,47	0,47
	an-1								
carbone	kg m-2	0,089	0,161	0,161	0,161	0,165	0,165	0,2	0,2
	an-1								
Horizon OL+OF:									
Stock de carbone	kg m-2	0,424	1,179	0,481	0,689	1,299	1,118	1,323	0,916
k = flux/stock	an-1	0,21	0,137	0,335	0,234	0,127	0,148	0,151	0,218
TMR =	an	4,76	7,32	2,99	4,28	7,87	6,78	6,62	4,58
Stock/flux									

Horizon	concentra	tion	delta13	SC	Stock par h	orizon	Cumul ve	rtical
profondeur	g kg-1		‰		kg m-2		kg m-	2
Le Bray								
Mat de molinie	455,4	11,3	-27,9	0,3	0,40	0,18	0,40	0,18
OL	483,8	5,4	-28,5	0,3	0,47	0,23	0,86	0,25
OF	428,8	67,8	-28,6	0,2	0,66	0,26	1,52	0,43
OH	264,6	65,7	-28,1	0,4	0,28	0,19	1,80	0,35
0-5 sous molinie	37,4	7,5	-27,8	0,3	0,33	0,09	2,13	0,29
0-5	32,6	14,4	-27,8	0,5	1,24	0,68	3,37	0,62
5-15	26,6	9,0	-27,5	0,3	3,30	1,01	6,67	1,35
15-30	17,2	5,9	-27,8	0,4	3,72	1,09	10,39	1,56
30-45	11,3	6,3	-27,7	0,5	2,63	1,50	13,02	2,58
Baudes								
Mat de molinie	453,7	3,7	-28,3	0,5	0,62	0,24	0,62	0,24
OL	468,8	6,5	-28,3	0,4	0,94	0,28	1,56	0,14
OF	441,2	33,2	-28,2	0,4	0,74	0,41	2,30	0,47
OH	299,7	71,6	-27,6	0,6	1,83	1,10	4,13	1,14
OH sous molinie	400,2	56,8	-27,8	0,3	0,46	0,21	4,60	1,22
0-5	43,4	10,8	-27,6	0,1	2,04	0,29	6,63	1,16
5-15	20,0	0,7	-27,7	0,1	2,72	0,24	9,35	1,18
15-30	13,1	2,4	-27,6	0,1	2,91	0,55	12,26	1,29
30-45	6,7	2,8	-27,4	0,2	1,47	0,56	13,73	1,70

Tableau 5 : Caractéristiques du contenu en carbone du sol par horizon de deux parcelles de pin maritime (Bray et Baudes).

Dans le cas des parcelles de Fougères (parcelles FOU 2, 3 et 4) les stocks dans l'ensemble OL+OF, en OH ainsi que dans l'horizon A₁, ne sont vraisemblablement pas significativement différents.

Les différences entre les profils du Bray (33 ans) et de Baudes (92 ans) sont :

- la quasi absence d'horizon OH au Bray et le développement important de l'horizon OH à Baudes

- le stock plus important dans la couche 15-45 cm au Bray.

Distributions verticales des isotopes 13C et 14C.

Sur le site de Hêtraie de Fougères, les profils de ¹³C (Fig 17) des forêts matures FOU 3 et FOU 4 sont conventionnels des sols forestiers tempérés développés sur matériau meuble et profond, comportant une phase argileuse (Balesdent et al., 1993). L'enrichissement de 2 à 3 ‰ avec la profondeur est classiquement expliqué (Balesdent et Mariotti, 1996) par (i) l'évolution avec l'âge du CO₂ photosynthétisé, le CO₂ actuel étant appauvri de 1,5‰ par rapport au CO₂ pré-industriel (ii) avec la dominance des lignines (appauvries en ¹³C) dans les horizons O (iii) avec l'enrichissement isotopique au cours de la chaîne trophique hétérotrophe (microbienne), dont les produits deviennent prédominants dans les matières évoluées (iv) le transport en profondeur de composés fulviques, riches en carboxyles et en ¹³C (v) avec la présence d'un possible fond de carbone des époques périglaciaires riche en ¹³C (Adams et Faure, 1996). Le fait notable est le δ^{13} C bas des horizons O des sites de FOU 2, qui ne peut être expliqué seulement par la jeunesse du carbone. Ceci semble lié à un état particulier, transitoire, soit de l'état trophique de la végétation jeune, soit à une proportion élevée des sources végétales de sous bois, appauvries en ¹³C.

Sur le site des Landes de Gascogne, la distribution du ¹³C est identique dans les deux sites. Ces podzols se distinguent par l'enrichissement moindre en profondeur, sans doute à relier à l'absence de fractions argileuses retenant les fractions enrichies (iii), (iv) et (v) (cf ci-dessus).

Les profils de ¹⁴C (Fig 17) rendent compte de l'enrichissement en ¹⁴C thermonucléaire, dont le pic de 1964 (36 ans lors du prélèvement) est situé au sommet dans les OH₁ dans les moder, et absent dans le mull, en raison de l'incorporation dans les horizons A par la faune. Les profils FOU 3 et FOU 4 sont très similaires. Les horizons O du site FOU 2 à moder sont globalement plus jeunes que ceux des sites matures; l'activité peut aussi y être légèrement plus basse en raison de la date de prélèvement plus récente. Les valeurs sous 20 cm correspondent à des âges apparents ¹⁴C supérieurs à 1000 ans. Ces distributions sont interprétées plus loin.

Dans les sites des Landes, les profils de ¹⁴C sont très similaires à ceux d'âge équivalent de la hêtraie de Fougères. L'incorporation de ¹⁴C post-bombe y est aussi plus importante dans le site de 92 ans, avec le maximum centré sur l'horizon OH. L'âge du carbone est, dans tous les horizons, supérieur dans le site de 92 ans : plus marqué par le C post bombes des années 1960 dans les horizons O, et moins actif dans les horizons organo-minéraux. Le mat de molinie, et la matière organique fine insérée dans ce mat ont été datés séparément, ils ont respectivement les mêmes activités que l'horizon OL et l'horizon A1 (32 ans) et OH (92 ans) dont ils ont été séparés. Dans l'étude dynamique, le matériel des tourradons de molinie sera donc considéré comme appartenant à ces horizons, respectivement. L'origine (molinie ou pin) des horizons O sera donc confondue.



Figure 17. Profil de distribution des isotopes 13 et 14 du carbone organique dans les sols des lchronoséquences de Fougères (haut) et des Landes (bas).

Répartition des racines

En vue de l'estimation de l'injection souterraine de carbone, les racines ont été séparées manuellement au laboratoire sur les échantillons de sols, pesées et leur matière sèche

rapportée au volume de sol. Sur les sites de Fougères 3 et 4, les masses de racines par unité de volume sont distribuées de façon assez homogène jusqu'à 15-20 cm (Fig. 18). Bien que les racines soient présentes dans les horizons O, la majorité de leur apport est cependant alloué aux horizons A (0 à 20 cm).

Les sols des sites de Bray et Baudes se présentent comme une mosaïque de deux systèmes : l'humus à morphologie de moder classique, et les touffes de molinie. Ces dernières représentent environ 25% de la surface. La masse de matière sèche du mat de collets et racines de molinie représente 20% des litières dans les deux sites. Le système racinaire de la molinie est implanté dans l'horizon OH du site de Baudes, et dans l'horizon A_1 du site du Bray, où l'horizon OH est absent. En dehors du mat de molinie, les racines se trouvent exclusivement dans les horizons A, avec un profil décroissant (Fig. 18) où le mat de molinie est exclu). Dans la modélisation, les apports racinaires ont été apportés exclusivement aux horizons A.



Figure 18. Profil de distribution des masses de racine par unité de volume de sol.

Modélisation de la dynamique du carbone

Distribution des âges du carbone à Fougères en régime stationnaire

Dans les sites de peuplement d'âge 90 ans (FOU 3) et 148 ans (FOU 4), les stocks et activités ¹⁴C sont similaires, pour tous les horizons. Le système est donc considéré en régime stationnaire. Le flux moyen d'apport annuel de litière-C de 0,175 kg C m⁻² an⁻¹ a été retenu, auxquels s'ajoutent le flux d'apport racinaire estimé à 0,070 kg C m⁻² an⁻¹. L'ajustement est excellent en raison du faible écart entre les deux sites et du faible nombre de degrés de liberté (Fig. 19). La sensibilité de cette modélisation est bonne pour les TMR du carbone dans les horizons O, en raison du fort signal ¹⁴C d'origine thermonucléaire, et de la faible contribution racinaire. Elle est plus faible pour les horizons E, en raison du poids de l'hypothèse sur le flux racinaire, et de la possible contribution de carbone stable, ancien.



Figure 19. Ajustement des valeurs simulées aux valeurs observées.

Le résultat de la modélisation (Tableau 6) rend compte de l'hétérogénéité des TMR du carbone dans les différents horizons des sols et du partage entre la minéralisation du carbone et le transfert aux horizons sous-jacents. Les traits marquants sont les suivants :

- Les TMR s'étagent de 5 ans (Fougères) ou 8 ans (Landes) dans l'horizon OLF à 60 ans (Fougères) ou 64 ans (Landes) dans l'horizon A₁ (0-10 cm).
- L'activité ¹⁴C des horizons OLF est rendue compatible avec le flux d'apport de carbone par un partage en une proportion du flux (40% à Fougères et 20% dans les Landes) à temps de résidence court (de l'ordre de l'année) et le reste (60% ou 80%) engagé dans la construction de l'horizons OLF à TMR de 8 à10 ans. Cette proportion de 20 à 40% est en accord avec les vitesses de perte en masse des litières en première année généralement observées, et leur modélisation courante.
- L'âge moyen du carbone dans les horizons OH est de 33 ans (Fougères) ou 34 ans (Landes). Il est donc attendu que dans une séquence ou une rotation dans laquelle cet horizon a été initialement enfoui, sa reconstruction s'étale sur de nombreuses décennies.
- L'âge moyen de l'horizon A₁ (0-10 cm) est de près de 160 ans. Cette valeur est plus élevée que ce qui est prédit par les modèles courants comme Century ou RothC. Les horizons E sont encore plus âgés. Il est attendu que leur participation à la respiration du sol soit essentiellement due aux apports racinaires.
- La respiration hétérotrophe moyenne provient à près de 75% des horizons holorganiques O. Elle y est également répartie entre OF+OL et OH.
- La respiration hétérotrophe des horizons A est en majorité d'origine racinaire, cependant la matière organique présente dans ces horizons provient en majorité des chutes de litière.

Les résultats des Landes et de Fougères sont très proches, ce qui est d'emblée prévisible en raison des activités ¹⁴C très similaires (Figure 17). Les TMR dans les horizons OH et A sont quasiment identiques. Ce qui distingue les deux sites est la proportion des chutes de litières allouée à la respiration rapide, plus élevée à Fougères, en accord avec les horizons OLF plus importants dans les Landes.

Tableau6. Paramètres de la dynamique du carbone organique dans les moder des peuplements âgés, en régime stationnaire. Forêt de Fougères (a) et Pinède des Landes (b). k constante de vitesse de sortie du carbone des compartiments. TMR temps moyen de résidence du carbone (rapport du stock au flux traversant). Dans les horizons OH et A, le compartiment RPM est un compartiment de "litière racinaire" de constante k égale à celle de OL+OF, le compartiment HUM est le reste du carbone.

Compartiment	flux entrant	stock	k	TMR	âge moyen	act 14C	flux de	e sortie	
						en 2000	CO2	transfert	
	kg m-2 an-1	kg m-2	an-1	an	an	PMC	kg m-	2 an-1	
a. Hêtraie de Fougères	0	0					0		
OL+OF :									
miner rapide lit. + rac.	0.072			0			0.072		
OL+OF	0.107	0.91	0.116	9	9	115.6	0.012	0.096	à OH HUM
OH :									
miner rapide rac.	0.002	0.00	0 4 4 0	0	0	445.0	0.002	0.004	
	0.003	0.03	0.110	9	33	110.0	0.003	0.001	
OTTIOM	0.090	2.52	0.042	24	55	122.4	0.077	0.019	a ATTION
A1 0-10 cm :									
miner rapide rac.	0.014			0			0.014		
A1 0-10 cm RPM	0.020	0.18	0.116	9	9	115.6	0.017	0.003	à A1 HUM
A1 0-10 cm HUM	0.023	3.22	0.007	143	172	102.8	0.015	négligé	à A1 10-20 cm
E10-20 cm :									
miner rapide rac.	0.010			0	_		0.010		
E 10-20 cm RPM	0.016	0.13	0.116	9	9	115.6	0.016		
E 10-20 cm HUM	neglige	1.89	ND				neglige		
OI +OF total	0.179	0.91	0.116	5	9	115.6	0.083	0.096	
OH total	0.101	2.35	NA	23	32	122.3	0.082	0.019	
A1 0-10 cm total	0.053	3.39	NA	60	164	103.5	0.046		
b. Pinède Baudes OL+OF :									
miner rapide lit. + rac.	0,0320			0			0,0320		
OL+OF	0,1680	1,682	0,100	10	10	115,0	0.0735	0.0945	à OH HUM
		·							
OH :									
miner rapide rac.	0,0003			0			0.0023		
OH RPM	0.0011	0.0111999	0.100	10	10	115.0	0.0028	0.0001	à OH HUM
	0.0946	2 2857003	0.041	24	34	122.8	0.0765	0.0182	à A1 HUM
orrhow	0,0040	2,2007000	0,041	27	04	122,0	0,0700	0,0102	
A1 0 10 cm ·	0,0040								
AT 0-10 cm .	0.0050			0			0.0126		
	0,0052			0	10		0,0136	0 0004	
A 0-10 cm RPM	0,0208	0,2083845	0,100	10	10	115,0	0,0188	0,0021	a A1 HUM
A 0-10 cm HUM	0,0202	2,7345193	0,007	135	167	104,2	0,0150	neglige	a A1 10-20 cm
J'EN SUIS ICI									
A 10-20 cm :									
miner rapide rac.	0,0034			0			0,0034		
A 10-20 cm RPM	0,0135	0,134953	0,100	10	10	115,0	0,0135	0,0013	à A HUM
A 10-20 cm HUM	0,0013	1,885047	ND				négligé		
OL+OF total	0,2000	1,682	0,100	8	10	115,0	0,1055	0,0945	
OH total	0,0959	2,2969002	NA	24	34	122,8	0,0816	0,0182	
A 0-10 cm total	0,0442	2,9429038	NA	64	156	105,0	0,0474		



Figure 20. Distribution des âges du carbone dans les moder des peuplements âgés de la forêt de Fougères, en régime stationnaire. La figure (non présentée) est quasiment identique pour le site des Landes.

Distribution détaillée des âges du carbone dans le profil FOU 4

Le prélèvement par couches fines du profil à moder de la vielle futaie de la hêtraie de Fougères FOU4 permet de proposer une distribution détaillée des âges dans les horizons O. Les teneurs et stocks de carbone des différentes couches distinguées dans le profil, ainsi que les mesures du ¹⁴C correspondantes, sont présentées dans le tableau 7. Le stock représenté par toutes les couches de ce tableau (26,4 cm) représente 75% du carbone stocké, au total, sur les 50 cm supérieurs du profil. Le stock présent dans les couches holorganiques (OL + OF + OH_{1,2,3}) représente 37% du stock totalisé sur 50 cm. Il s'agit du compartiment organique le plus aisément minéralisable. Le tableau révèle une activité ¹⁴C positive de OL à A₁₂, impliquant une contribution évidente de matières organiques marquées "de leur vivant" par le ¹⁴C des bombes atomiques. Les horizons révélant les plus fortes valeurs positives sont OH₁ et OH₂. Le tableau montre aussi des valeurs négatives en A₁₃ et E₁ permettant le calcul d'un âge apparent ¹⁴C. En E₁, ce dernier serait de 740 ± 30 ans BP.

FOU 4	Epaisseur	COT	Stock	Δ ¹⁴ C	TMR*	âge	Stock/TMR	Stock
						moyen		cumulé
Horizon		(%)	kgC.m ⁻²	(‰)	an	an	kgC.m ⁻² an ⁻¹	kgC.m⁻²
OL	(-4,3 –3,3)	44,80	0,358	145 ± 5	6	6	0,060	0,358
OF	(-3,3 –2,3)	42,88	0,557	185 ± 5	4	10	0,139	0,915
OH1	(-2,3 –1,1)	34,20	1,067	267 ± 5	7	17	0,152	1,982
OH2	(-1,1 -0,0)	29,77	1,277	214 ± 5	26	44	0,049	3,259
A11-OH3	(0,0 0,7)	12,42	0,522	144 ± 5	12	56	0,044	3,781
A11	(0,7 2,7)	4,92	1,082	67 ± 6	12	68	0,090	4,863
A12	(2,7 6,4)	2,77	1,179	12 ± 6	7	75	0,168	6,042
A13	(6,4 15,1)	1,46	1,639	$-40,5 \pm 4$	nd	nd	nd	7,681
E1	(15,1 22,1)	0,98	0,851	- 87,7 ± 3	nd	nd	nd	8,532

Tableau 7. Stock de carbone et datations ¹⁴C des sols sous vielle futaie, en forêt de Fougères; (*)TMR = Temps moyen de résidence. TMR et âge moyen ont été déterminés au moyen d'un modèle dit en cascade (v. texte)



Figure 21. Evolution détaillée de l'âge moyen du carbone dans les sous-horizons O du profil de sol à moder de la vielle futaie de la forêt de Fougères (FOU 4).

Un modèle simpliste (dit "cascade") a été utilisé pour déterminer les âges moyens du carbone de chaque couche prélevée. Ce modèle considère chaque couche comme homogène et soumise à l'hypothèse du mélange parfait. Ce modèle présuppose que la couche supérieure du profil est périodiquement réalimentée par les restitutions aériennes annuelles et que le contenu en matière organique de chaque couche est *pro parte* transféré à la couche immédiatement sous jacente, le reste étant minéralisé. Il n'y a pas d'apport par les racines. Les activités ¹⁴C sont ajustées aux valeurs observées. Il est à noter que ce modèle frustre donne une dispersion des âges imposée par l'homogénéisation dans chaque couche, et que le résultat est donc dépendant du choix de sélection des couches analysées. En ce sens, ce modèle ne peut donc pas être générique; un modèle couplé migration-dégradation (Elzein et Balesdent, 1995) serait plus générique.

L'âge moyen de 6 ans estimé pour la couche OL d'après la mesure du radiocarbone (Tableau 7), apparaît excessivement élevé, d'abord compte tenu de ce que l'on sait de la rapidité relative de l'attaque biologique des feuilles tombées sur le sol, et ensuite plus précisément d'après la confrontation du stock et du flux de restitutions aériennes annuelles qui amènerait à estimer un temps de résidence moyen voisin de 2 ans seulement. Ceci est vraisemblablement à mettre sur le compte des incertitudes inhérentes à la méthode utilisée. Ces incertitudes sont particulièrement importantes dans le cas de matériel jeune (feuilles) qui peut être fortement contaminé par du carbone plus ancien (bois, fruits). Ensuite, si l'on considère l'évolution du stock de carbone organique cumulé, avec la profondeur, celui-ci s'accroît d'abord assez abruptement, ce qui souligne la contribution du matériel récent. Le net infléchissement qui s'observe ensuite à partir de la couche OH_1 et jusqu'à la base de l'horizon holorganique (A₁-OH₃) marque l'accumulation d'un matériel résiduel qui n'est que lentement minéralisé ou transféré à l'horizon sous jacent. La forte réaugmentation du stock cumulé qui s'observe au sein de l'horizon organo-minéral A1 souligne très vraisemblablement une contribution de matériel d'origine racinaire (racines mortes et/ou exudats). Il est a noter, que par rapport aux 145 ans du peuplement, la relative jeunesse de la couche A₁-OH₃ qui avec un âge moyen de 58 ans constitue l'extrême base de l'horizon holorganique (voire de 30 ans pour l'ensemble de cet horizon), marque bien le caractère progressif de la constitution des humus de type moder, à partir d'un mull originel. Les résultats de ce modèle reste en accord général avec le modèle compartimental générique présenté plus haut.

Evolution des stocks dans les chronoséquences d'âge du peuplement croissant.

La différenciation avec l'âge du peuplement se traduit essentiellement dans les moder par la formation progressive de l'horizon OH. Afin de mettre en relation le phénomène avec les TMR du carbone, nous avons calculé les cinétiques de formation des horizons O, telles que prévues par le modèle de dynamique, à partir d'une absence initiale d'horizon O (Figure 20). Les valeurs des stocks observés sont reportées. Les stocks à 32 ans n'ont pas été utilisés pour la calibration. Ils restent compatibles avec le modèle, bien que plus faibles. Ceci peut être expliqué par le fait que le modèle suppose le flux carboné retournant au sol maximal depuis le temps zéro, ce qui ne tient pas compte de l'augmentation progressive de la production primaire. L'apparition des horizons OH est progressive, étalée sur près de 100 ans, et le modèle fondé sur les TMR du carbone peut être utilisé pour sa prévision, en l'attente de simulation plus fine des processus. Il reste ici attendu que la vitesse dépende de l'état initial (non connu ici) et de la conversion progressive des humus de type mull (observés à FOU 1 10 ans et FOU 2 mull 30 ans) à ceux de moder (FOU 2 moder, FOU 3, FOU 4). Le phénomène est à relier avec la disparition progressive des vers de terre (Deleporte, 2001), ainsi qu'à l'exportation des bases et parfois à l'acidification par les litières de hêtre. Ce processus apparaît donc central pour la simulation de la dynamique du carbone des horizons O en relation avec l'âge du peuplement.

CONCLUSIONS

Le territoire métropolitain recouvre sur un ensemble de zones biogéographiques contrastées s'étendant des zones tempérées semi-continentales et océaniques au climat méditerranéen. La variété des essences (feuillus caduques et persistants, résineux) et des structures de couverts (cf. les indices foliaires) examinée ici est elle aussi très large.

Sur cet ensemble de sites, nous montrons que les réponses énergétiques, hydrique et carbonée des couverts forestiers au climat étaient relativement peu dépendantes de l'espèce. Cette réponse e.g. le contrôle de rapport de Bowen par l'indice foliaire, est en première analyse liée la structure des couverts et à la contrainte hydrique qui diminue le rapport $\lambda E/Rn$.

Si l'incertitude sur le flux net de C-CO₂ mesuré est estimée dans les données présentées ici à \pm 12%, il est difficile de savoir si les calculs des flux d'assimilation brute et de respiration de l'écosystème à partir des flux nets sont valides. La faible turbulence nocturne sur la plupart des sites pose un important problème méthodologique. Néanmoins, l'assimilation brute des sites étudiés apparaît comprise entre 1000 et 2500 g C m⁻² an⁻¹, soit une fourchette de 10 à 20 t C ha⁻¹ an⁻¹. Le déterminisme des variations inter-annuelles reste complexe et mal connu mais il est certainement lui aussi influencé par le régime hydrique. Outre les conditions climatiques où la température semble jouer aussi un rôle important (Grace et al. en péparation), les variations observées entre sites sont partiellement liées à la phénologie des espèces (sempervirentes ou à feuillage caduque) et la structure physique du couvert.

La respiration de l'écosystème est responsable des variations inter-annuelles et inter-sites du bilan de carbone : les faibles valeurs de *NEE* correspondent ainsi à des niveaux élevés de *Reco*. Le déterminisme de ce flux est le plus mal connu car le plus complexe. Il est la résultante : i) des flux de respiration proprement dite, correspondant à la croissance et à l'entretien des différents compartiments vivants de l'écosystème, aériens et souterrains, ii) des flux de carbone liés à la dégradation des fractions de biomasse morte, résultant aussi bien de la mortalité naturelle que des éclaircies ou des coupes rases qui laissent à la surface ou dans le sol des résidus en quantité importante. A Hesse, ces résidus d'éclaircies représentent une quantité de 400 et 500 g C m⁻², avec une fréquence moyenne de 5 ans. A titre de comparaison,

les débris grossiers qui retombent sur le sol par mortalité ne sont que de l'ordre de 50 à 70 g C m⁻².

La gestion sylvicole introduit une variabilité des flux et bilan de carbone à l'échelle inter-annuelle et entre les sites. Tous les sites étudiés sont soumis à une gestion forestière dynamique se traduisant par des rajeunissements périodiques de la structure du feuillage par éclaircies, ce qui les maintient éloignés de leur indice foliaire maximal. Le débroussaillage du sous bois peut modifier la production primaire brute et la respiration du sous étage en proportion de 15% du total (Delzon et al. 2002). Le régime de coupe (taillis ou futaie) et la durée des révolutions conditionnent la structure d'âge des unités de gestion forestière ce qui affectent la productivité forestière à l'échelle régionale. Ce dernier aspect a été abordé en relation avec le projet CARBOFOR sur les sites de Fougères et des Landes où la productivité et les stocks de carbone des chronoséquences ont été mesurés et les impacts du vieillissement des arbres analysés (Delzon et al. in press,Kowalski et al. sous presse).

L'étude (achevée fin 2004) de la dynamique du carbone dans les sols sous hêtraie et Pin fait ressortir la relative jeunesse du pool de carbone impliqué dans le flux hétérotrophe de carbone annuel, les âges du carbone variant de moins de 5 ans dans les horizons OL et OF à plus de 150 ans dans l'horizon A1. La différenciation avec l'âge du peuplement se traduit essentiellement dans les moder par la formation progressive de l'horizon OH, étalée sur plus de 50 ans et qui s'observe aussi bien sous Hêtre que sous Pin. Lors du premier siècle d'une rotation, le développement des horizons O sera déterminé par le précédent et l'état initial : si ces horizons ont été perturbés ou enfouis, leur reconstruction sera progressive sur plus de 50 ans. Cette vitesse est également déterminée par la différenciation pédobiologique mull/moder le cas échéant. Afin de déterminer l'impact sur le stock global (horizons O et A), il serait nécessaire d'analyser la vitesse de minéralisation, en A₁, du matériel des anciens horizons O enfouis. La prise en compte de la non stationnarité de cet horizon dans les modèles de dynamique du carbone forestier semble donc nécessaire en particulier dans les peuplements gérés où les travaux de préparation du sol peuvent enfouir totalement cet horizon avec un temps de retour pouvant atteindre moins de 40 ans dans les scénarios de gestion intensifs. La conversion progressive des humus de type mull à ceux de moder, phénomène relié à l'exportation des bases, l'acidification par les litières accumulées et la disparition progressive des vers de terre, apparaît aussi déterminante pour la simulation de la dynamique du carbone en relation avec l'âge du peuplement. L'évolution biochimique des glucides neutres et des phénols des lignines, non détaillée dans les résultats résumés ici, est diagnostique de cette évolution temporelle des horizons O.

BIBLIOGRAPHIE

Analyse et fonctionnement des écosystèmes

- Aubinet, M., A. Grelle, A. Ibrom, U. Rannik, J. Moncrieff, T. Foken, A.S. Kowalski, P.H. Martin, P. Berbigier, C. Bernhofer, R. Clement, J. Elbers, A. Granier, T. Grunwald, K. Morgenstern, K. Pilegaard, C. Rebmann, W. Snijders, R. Valentini and T. Vesala 2000. Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology. Advances in Ecological Research, Vol 30. 30:113-175.
- Delzon, S., B. Medlyn, P. Berbigier, R. Burlett, D. Morel and D. Loustau 2002. Measuring and modelling the soil and understorey contributions to carbon exchanges in an Atlantic Pine stand. In 2nd Plenary CARBOEUROPE Meeting, Budapest.

Delzon, S., M. Sartore, R. Burlett, R. Dewar and D. Loustau in press. Height-related constraints on the water balance of maritime pine trees. Plant Cell and Environment

Epron D, Le Dantec V, Dufrene E, Granier A (2001) Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. Tree Physiology, 21, 2-3.

- Falge E, Baldocchi DD, Tenhunen JD, Aubinet M, Bakwin P, Berbigier P, Bernhofer C, Burba G, Clement R, Davis KJ, Elbers J, Goldstein AH, Grelle A, Granier A, Gudmundsson J, Hollinger D, Kowalski AS, Katul G, Law B, Mahli Y, Meyers T, Monson RK, Munger JW, Oechel W, U KTP, Pilegaard K, Rannik U, Rebmann C, Suyker A, Valentini R, Wilson K, Wofsy S (2002) Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. Agricultural and Forest Meteorology, 113, 53-74.
- Falge E, Tenhunen JD, Baldocchi DD, Aubinet M, Bakwin P, Berbigier P, Bernhofer C, Bonnefond JM, Burba G, Clement R, Davis KJ, Elbers J, Falk M, Goldstein AH, Grelle A, Granier A, Grunwald T, Gudmundsson J, Hollinger D, Janssens IA, Keronen P, Kowalski AS, Katul G, Law B, Mahli Y, Meyers T, Monson RK, Moors EJ, Munger JW, Oechel W, U KTP, Pilegaard K, Rannik U, Rebmann C, Suyker A, Thorgeirsson H, Tirone G, Turnipseed A, Wilson K, Wofsy S (2002) Phase and amplitude of ecosystem carbon release and uptake potentials as derived from FLUXNET measurements. Agricultural and Forest Meteorology, 113, 75-95.
- Falge, E., D. Baldocchi, R. Olson, P. Anthoni, M. Aubinet, C. Bernhofer, G. Burba, G. Ceulemans, R. Clement, H. Dolman, A. Granier, P. Gross, T. Grunwald, D. Hollinger, N.O. Jensen, G. Katul, P. Keronen, A. Kowalski, C.T. Lai, B.E. Law, T. Meyers, J. Moncrieff, E. Moors, J.W. Munger, K. Pilegaard, U. Rannik, C. Rebmann, A. Suyker, J. Tenhunen, K. Tu, S. Verma, T. Vesala, K. Wilson and S. Wofsy 2001a. Gap filling strategies for long term energy flux data sets. Agricultural and Forest Meteorology. 107:71-77.
- Falge, E., D. Baldocchi, R. Olson, P. Anthoni, M. Aubinet, C. Bernhofer, G. Burba, R. Ceulemans, R. Clement, H. Dolman, A. Granier, P. Gross, T. Grunwald, D. Hollinger, N.O. Jensen, G. Katul, P. Keronen, A. Kowalski, C.T. Lai, B.E. Law, T. Meyers, H. Moncrieff, E. Moors, J.W. Munger, K. Pilegaard, U. Rannik, C. Rebmann, A. Suyker, J. Tenhunen, K. Tu, S. Verma, T. Vesala, K. Wilson and S. Wofsy 2001b. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. Agricultural and Forest Meteorology. 107:43-69.
- Granier A, Aubinet M, Epron D, Falge E, J G, Jensen NO, Kostner B, Matteucci G, Pilegaard K, Schmidt M, Tenhunen JD (2002) Deciduous forests: carbon and water fluxes, balances and ecophysiological determinants. Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests (Ed. Valentini R.), Ecological Studies, 163,
- Granier A, Biron P, Lemoine D (2000) Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. Agricultural and Forest Meteorology, 100, 291-308.
- Granier A, Breda N (1996) Modelling Canopy Conductance and Stand Transpiration of an Oak Forest from Sap Flow Measurements. Ann. Sci. For., 53, 537-546.
- Granier A, Breda N, Biron P, Villette S (1999) A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. Ecological Modelling, 116, 269-283.
- Granier A, Ceschia E, Damesin C, Dufrene E, Epron D, Gross P, Lebaube S, Ledantec V, Legoff N, Lemoine D, Lucot E, Ottorini JM, Pontailler JY, Saugier B (2000) The carbon balance of a young Beech forest. Functional Ecology, 14, 312-325.
- Granier A, Damesin C, Epron D, Le Dantec V (2000) Problématique du bilan de carbone dans les écosystèmes forestiers: exemple d'une jeune hêtraie de plaine. J. For. Suisse, 151, 317-324.
- Granier A, Loustau D (1994) Measuring and modelling the transpiration of a maritime pine canopy from sap-flow data. Agricultural and Forest Meteorology, 71, 61-81.
- Granier A, Loustau D, Breda N (2000) A generic model of forest canopy conductance dependent on climate, soil water availability and leaf area index. Ann. Sci. For, 57, 755-765.
- Granier A, Pilegaard K, Jensen NO (2002) Similar net ecosystem exchange of beech stands located in France and Denmark. Agricultural and Forest Meteorology, 114, 75-82.
- Janssens IA, Lankeijer H, Matteucci G, Kowalski AS, Buchmann N, Epron D, Pilegaard K, Kutsch W, Longdoz B, Grunwald T, Montagnani L, Dore S, Rebmann C, Moors EJ, Grelle A, Rannik U, Morgenstern K, Clement R, Gudmundsson J, Minerbi S, Berbigier P, Ibrom A, Moncrieff J, Aubinet M, Bernhofer C, Jensen NO, Vesala T, Granier A, Schulze ED, Lindroth A, Dolman AJ, Jarvis PG, Ceulemans R, Valentini R (2001) Productivity and disturbance overshadow temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. Global Change Biology, 7, 269-278.
- Kowalski, A., D. Loustau and C. participants sous presse. Paired comparison of carbon flux between clear cut and mature stands across European forest sites. Global Change Biology
- Kowalski, A.S., M. Sartore, R. Burlett, P. Berbigier and D. Loustau 2003. The annual carbon budget of a French pine forest (Pinus pinaster) following harvest. Global Change Biology. 9:1051-1065.
- Le Dantec, V., D. Epron and E. Dufrene 1999. Soil CO2 efflux in a beech forest: comparison of two closed dynamic systems. Plant and Soil. 214:125-132.
- Lebaube S, Legoff N, Ottorini JM, Granier A (2000) Carbon balance and tree growth in a Fagus sylvatica stand. Annals of Forest Science, 57, 49-61.
- Loustau D, Berbigier P, Granier A, Brunet Y, Bariac T, Valentini R (1999) Measuring the carbon balance of European forests: case studies of the two french sites from the EUROFLUX network. C. R. Acad. Agric. Fr., 85, 255-264.
- Porté, A., P. Trichet, D. Bert and D. Loustau 2002. Allometric relationships for branch and tree woody biomass of maritime Pine (Pinus pinaster Aït.). Forest Ecology and Management. 158:71-83.
- Rayment, M. and P.G. Jarvis 1997. An improved open chamber system for measuring soil CO2 effluxes in the field. Journal of Geophysical Research. 12:28779-28784.
- Roy, C., R. Burlett, A. Bosc and D. Loustau 2002. Un Système ouvert dynamique pour la mesure automatisée du flux de CO2 du sol. Le système ADOC (Automated Dynamic Open Chamber). In Les journées de la mesure, INRA., La Bresse.
Valentini R, Matteucci G, Dolman AJ, Schulze ED, Rebmann C, Moors EJ, Granier A, Gross P, Jensen NO, Pilegaard K, Lindroth A, Grelle A, Bernhofer C, Grunwald T, Aubinet M, Ceulemans R, Kowalski AS, Vesala T, Rannik U, Berbigier P, Loustau D, Gumundsson J, Thorgeirsson H, Ibrom A, Morgenstern K, Clement R, Moncrieff J, Montagnani L, Minerbi S, Jarvis PG (2000) Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. Nature, 404, 861-865.

Dynamique du C dans le sol

- Adams, J., Faure, H., 1996. Changes in moisture balance between glacial and interglacial conditions: influence on carbon cycle processes. In : Brandson, J., Brown, A.G., Gregory, K. J. (Eds.), Global Continental Changes: the context of palaeohydrology. Geological Society Special Publication pp.115, 27-42.
- Arrouays D., Balesdent J., Germon J.C., Jayet P.A., Soussana J.F. & Stengel P. 2002 Stocker du carbone dans les sols agricoles en France ? Expertise scientifique collective. INRA Editions, Paris. 332 pp. Synthèse 33 p. Synthesis 33 pp. ISBN 2-7380-1054-7.
- Balesdent J., Girardin C. & Mariotti A. 1993. Site-related δ^{13} C of tree leaves and soil organic matter in a temperate forest. Ecology, 74(6), 1713-1721.
- Balesdent J. et Guillet B. 1982. Les datations par le ¹⁴C des matières organiques des sols. Contribution à l'étude de l'humification et du renouvellement des substances humiques. *Science du Sol* 2, 93-112.
- Balesdent J. & Mariotti. A. 1996. Measurement of soil organic matter turnover using ¹³C natural abundances. *In* Mass Spectrometry of Soils (T.W. Boutton & S.I. Yamasaki eds.). Marcel Dekker Inc., New York. pp 83-111.
- Balesdent J. 1996. The significance of organic separates to carbon dynamics and its modelling in some cultivated soils. European Journal of Soil Science, 47, 485-493.
- Cheshire, M.V., Mundie, C.M., Shephard, H. 1973. The origin of soil polysaccharide : Transformation of sugars during the decomposition in soil of plant material labelled with ¹⁴C. Journal of Soil Science **24**, 54-68.
- Deleporte S. et Tillier P. (1999). Long-term effects of mineral amendments on soil fauna and humus in an acid beech forest floor. Forest Ecology and Management, 118: 245-252.
- Deleporte S. (2001).- Changes in the earthworm community of an acidophilous lowland beech forest during a stand rotation. European Journal of Soil Biololgy, 37: 1-7.
- Disnar J. R., Guillet B., Keravis D., Di-Giovanni C. & Sebag D. (2003) Soil organic matter (SOM) characterization by Rock-Eval pyrolysis : scope and limitations. <u>Organic Geochemistry</u> 34 : 327–343.
- Elzein A. et Balesdent J. 1995 A mechanistic simulation of the vertical distribution of carbon concentrations and residence times in soils. *Soil Science Society of America J.* 59, 1328-1335.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS, 1998 World reference base for soil resources. 84 World Soil Resources Reports, FAO,Rome.
- GIEC (2000). Land use, lande-use change and forestry. (LULUCF). Cambridge University Press, U.K., OMM.
- Guillet B. et Disnar J. R. (2000) Evolution des constituants organiques majeurs, polysaccharides et lignine, dans les humus et horizons A1 des sols des hêtraies de la forêt de Fougères (I & V). Rapport final de la Convention de Recherche ECOFOR n°97, 33 p.
- Hedges, J. I. and Ertel, J.R. (1982) Characterization of lignin by gas capillary chromatography of cupric oxide oxidation products. Analytical Chemistry 54: 174-178.
- Hedges, J.I., Blanchette, A., Weliky, K. and Devol, A.H. 1988. Effects of fungal degradation on the CuO oxidation of lignin : A controlled laboratory study. Geochimica et Cosmochimica Acta 52: 2717 2726.
- Huet, S., 2004. Contribution à l'étude du fonctionnement carboné d'une hêtraie de plaine atlantique, incluant sa végétation de sous-bois, dans une chronoséquence. PhD thesis, University of Rennes 1.
- Huet S., Forgeard F., Nys C. (2004) : Above- and belowground distribution of dry matter and carbon biomass of Atlantic beech (Fagus sylvatica L.) in a time sequence. Ann. for. Sci., (sous presse).
- Huet, S., Epron, D., Forgeard, F. & Nys, C. (2004) : Evolution de la respiration du sol d'une hêtraie en fonction de son âge. Comparaison de quatre peuplements d'âges différents inclus dans une chronoséquence. 6èmes Journées de l'Ecologie Fonctionnelle au Campus Beaulieu, Université de Rennes I, IFR [Institut Fédéral de Recherches], CAREN [Centre Armoricain de Recherches en Environnement] du 10 au 12 Mars 2004. (6; 10-12 mars 2004; Rennes, France). [Communication orale]
- Jabiol B. 2000. Evolution de la diversité et du fonctionnement des humus au cours d'une révolution forestière en futaie régulière de hêtre. Site-atelier de la forêt de Fougères (I & V). Rapport de synthèse de la Convention de Recherche ECOFOR n°97, 2000.
- Jenkinson D.S., Adams D.E., Wild A., 1991. Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to global warming. *Nature*, 351, 304-306.
- Jenkinson D.S., Harkness D.D., Vance E.D., Adams D.E. et Harrison A.F. 1992. Calculating net primary production and annual input of organic matter to soil from the amount and radiocarbon content of soil organic matter. *Soil Biology Biochemistry* 24(4):295-308.
- Jenkinson D.S., Rayner J.H. 1977. The turnover of soil organic matter in some of Rothamsted classical experiments. Soil Science, 123, (5), 298-305

- Jolivet C. 2000. Le carbone organique des Landes de Gascogne Varaibilité spatiale et effet des pratiques agricoles et sylvicoles. Thèse Univ de Bourgne, 313 p.
- Karlen , D. L., Mausbach, M.J., Doran, J.W., Cline R. G., Harris, R.F., Schuman G. E., 1997. Soil quality a concept, definition and framewoek for evaluation (a guest editorial). Soil Science Society of America Journal 61, 4-10.
- Karroum M. 2002 Devenir des biopolymères (lignine et polysaccharides) et constitution d'humus (mull/moder) dans une chronoséquence de hêtre (*Fagus sylvatica*), en forêt de Fougères (France), Thèse de l'Université d'Orléans.
- Karroum M., Guillet B., Laggoun-Defarge F., Disnar J-R., Lottier N., Villemin G. & Toutain F. Evolution morphologique des litières de hêtre (Fagus sylvatica L) et transformation des biopolymères, lignine et polysaccharides, dans un mull et un moder en Forêt de Fougères (Bretagne France). Canadian J. of Soil Science, sous presse.
- Karroum M., Guillet B., Lottier N. et Disnar J-R. (2004). Importance et devenir des biopolymères (lignines et polysaccharides) dans les sols d'une chronoséquence de hêtraies (*Fagus sylvatica*), en forêt de Fougères (France). Annals of Forest Science, sous presse.
- Lebret M., Nys C., Forgeard F., 2001. Litter production in an Atlantic beech (*Fagus sylvatica* L.) time séquence. Annals of Forest Science, 58, 755-768.
- Lebret, M. (2002) : Les humus forestiers en hêtraies de plaine : analyse des facteurs de l'évolution au cours d'une chronoséquence. Thèse de 3ème cycle, mention biologie de l'Université de Rennes 1.: 292 p.
- Levin, I., and B. Kromer. 1997. 14CO2 records from Schauinsland. In Trends: A Compendium of Data on Global Change. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tenn., U.S.A.
- Levin, I., B. Kromer, H. Schoch-Fischer, M. Bruns, M. Münnich, D. Berdau, J.C. Vogel, and K.O. Münnich, 1994. 14CO2 record from Vermunt. In ibid.
- Maman O., Marseille F., Guillet B., Disnar J-R., Morin Ph. 1996 Separation of phenolic aldehydes, ketones and acids from lignin degradation by Capillary Zone Electrophoresis. Journal of Chromatography A, 755, 89-97.
- Nys C., Arrouays D, Dupouey Jl., Richter C., Forgeard, Gelhaye L., Hossann C., Huet S., Lebret M., Le Tacon F. (2002): Effets de la sylviculture sur le stockage de carbone dans les sols forestiers. Données pour une validation des paramètres du modèle d'évolution des stocks de carbone. Rapport Scientifique GICC-99_02, Ministère de l'Environnement.
- Parton, W.J., D.S. Schimel, C.V. Cole and D.S. Ojima. 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains Grasslands. Soil Sci. Soc. Am. J. 51:1173-1179.
- Ponge, J.F. 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems : a framework to biodiversity. Soil Biology & Biochemistry 35: 935-945.
- Reisinger, O., Toutain, F., Mangenot, F. et Arnould, M-F. 1978. Etude ultrastructurale des processus de biodégradation. I. Pourriture blanche des feuilles de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Canadian Journal of Microbiology 24: 725-733.
- Robert, M., 1996. Le sol : interface dans l'environnement, ressource pour le développement. Masson, Paris, 244 p.
- Toutain, F. 1966. Etude du sol et des eaux de la forêt de Fougères. Thèse de l'Université de Paris, 192 p.
- Trouvé C., A. Mariotti, D. Schwartz, and B. Guillet. 1994. Soil organic carbon dynamics under Euclyptus and Pinus planted on savannas in the Congo. Soil Biol. Biochem, 26, 287-295.
- Trouvé C., Disnar J-R., Mariotti A., Guillet B. 1996. Changes in the abundance and distribution of neutral monosaccharides of savanna soils after plantation of pinus and Eucalyptus in the Congo. European journal of Soil Science, 47, (1), 51-59.
- Trumbore, S.E. 1996. AMS measurement of ¹⁴C and ⁴¹Ca in soils. *In* Mass Spectrometry of Soils (T.W. Boutton et S.I. Yamasaki eds.). Marcel Dekker Inc., New York. pp 52-81.
- van Cleve K., Powers, R. F., 1995. Soil carbon, soil formation, and ecosystem development. In : McFree W. W. and Kelly M. J. (Eds) Carbon forms and functions in forest soils. Soil Science Society of America, Inc., Madison, pp. 155-200.
- Zech, W., Kögel-Knabner, I., 1994. Patterns and regulation of organic matter transformation in soils : litter decomposition and humification. In : Schulze, E.-D. (Ed.), Flux control in biological systems. Academic Press, San Diego, pp. 303-334.

,Volet A2 Modélisation du fonctionnement primaire des grands écosystèmes forestiers homogènes

INTRODUCTION

Les modèles dendrométriques utilisés en foresterie sont généralement calés à partir de relations allométriques issues de tables de production. Ces modèles, par essence empiriques, permettent de prédire pour différents scénarios sylvicoles le volume de bois et la quantité de biomasse aérienne produite au cours d'une rotation. Dans un contexte de changement climatique, ces modèles sont inaptes à faire des prédictions pour un climat différent de l'actuel. L'utilisation de modèles mécanistes de fonctionnement, définis ici comme des représentations simplifiées des processus du fonctionnement primaire des écosystèmes (photosynthèse, respiration, régulation stomatique, allocation des assimilats, mortalité), permet en revanche de capitaliser et d'intégrer dans l'espace et dans le temps les connaissances quantitatives acquises sur ces processus et de prédire l'effet d'un changement climatique sur la croissance des forêts et les bilans d'eau et de carbone. De tels modèles existent dans la communauté scientifique mais restaient jusqu'à présent encore peu validés sur de longues séries de données (plus de 2 ans). L'objectif de ce volet A2 était d'utiliser la base de données du volet A1 "*ECOSYSTEMES*" décrite précédemment afin de calibrer et valider ces modèles sur de longues séries de données (jusqu'à 20 ans). Des mesures de flux de vapeur d'eau et de CO₂ mais aussi de stock en eau, de surface foliaire et de biomasse aérienne ont été utilisées. Il s'agissait également d'évaluer la capacité de ces modèles mécanistes à faire des prédictions sur le long terme et de quantifier leur sensibilité au climat.

PRESENTATION DES MODELES

Trois modèles mécanistes de fonctionnement ont été utilisés dans cet exercice : 1/ le modèle GRAECO, développé à l'Inra de Bordeaux pour décrire le fonctionnement et la croissance de plantations de pins maritimes en zone atlantique (par ex. Le Bray), 2/ le modèle CASTANEA (Dufrêne, Davi et al. 2004), développé à l'ESE d'Orsay pour décrire le fonctionnement des forêts de feuillus de plaine en zone tempérée (Fontainebleau, Hesse, Puéchabon) et 3/ le modèle ORCHIDEE (Krinner, Viovy et al. 2004), développé par le LSCE pour étudier les interactions entre le fonctionnement des écosystèmes terrestres en général et le changement climatique. Les 3 modèles sont assez proches conceptuellement et nous insisteront plus ici sur leurs différences qui reflètent en partie l'incertitude voire la méconnaissance de processus comme l'allocation des assimilats, les impacts de la nutrition minérale ou la phénologie quantitative de certaines espèces.

Représentation de la végétation et des spécificités du site

Le modèle ORCHIDEE ne permet pas de prendre en compte explicitement la présence d'un sous-bois, comme c'est le cas au site du Bray : le modèle prend bien en compte deux espèces distinctes, mais les arbres et les herbacées sont supposées séparées dans l'espace et perçoivent donc la même quantité de lumière. De plus, parce qu'ORCHIDEE doit rester générique et global, il ne permet pas de rendre compte des spécificités propres à chaque site (teneur en azote foliaire, réserve utile et profondeur du sol, usages passés et pratiques sylvicoles,...). De telles caractéristiques sont en revanche intégrées dans les modèles spécifiques GRAECO et CASTANEA de manière plus ou moins empirique : la teneur en azote foliaire est prescrite (si besoin chaque année car le cycle de l'azote n'est décrit dans aucun modèle) ; il en est de même pour la réserve utile et la profondeur du sol ; l'effet des usages passés est intégré à travers une initialisation spécifique à chaque site du carbone dans le sol ; enfin, les pratiques sylvicoles sont prises en compte en réinitialisant à chaque éclaircie la biomasse sur pied.

Calcul de la photosynthèse et régulation stomatique

Les modèles ORCHIDEE et CASTANEA utilisent un modèle biochimique de photosynthèse (Farquhar, von Caemmerer et al. 1980) couplé à une description semi empirique de régulation stomatique (Ball, Woodrow et al. 1987). La teneur en azote foliaire (fixe dans ORCHIDEE et prescrite dans CASTANEA) modifie les vitesses de réactions de ce modèle biochimique. Compte tenu de la réponse non linéaire de la photosynthèse au rayonnement, le couvert végétal est décomposé en une vingtaine de couches de feuilles horizontales et le calcul de la photosynthèse est effectué à chaque niveau dans le couvert. Plus simplement, le modèle GRAECO calcule la photosynthèse et la régulation stomatique à partir d'une dégradation du modèle de Farquhar et al. sous forme d'une paramétrisation de la fonction de réponse de la photosynthèse et de la conductance du couvert élaboré par un modèle détaillé d'échanges du couvert, le modèle MAESTRO (Wang and Jarvis 1990). Ces fonctions dépendent du rayonnement visible absorbé, du déficit de pression de vapeur et de la teneur en CO_2 de l'air, de la réserve en eau du sol et d'un indice de fertilité (teneur en azote foliaire).

Phénologie, respiration de maintenance et allocation des assimilats

Les modules de phénologie sont assez similaires entre eux et utilisent des sommes de températures calés empiriquement pour déterminer les dates de débourrement et de sénescence. Le paramétrage de ces modèles peut varier d'un modèle à l'autre. Il en est de même pour le calcul de la respiration de maintenance, qui dépend de la température et éventuellement (CASTANEA) de la teneur en azote (prescrite) des différents organes. En revanche, les modules d'allocation utilisés dans les 3 modèles diffèrent sur plusieurs points (**Figure A2-1**). Le modèle GRAECO répartit les produits de la photosynthèse calculés à l'échelle de l'écosystème entier d'abord entre les arbres, au pro rata de leur indice foliaire individuel puis au sein de chaque arbre en distinguant deux réservoirs (biomasse aérienne et racines) et la répartition de la biomasse entre ces 2 réservoirs est fonction d'un indicateur de stress hydrique. Enfin la distribution entre les compartiments aériens se base sur des relations allométriques spécifiques (cf volet B1) ORCHIDEE et CASTANEA répartissent les produits de la photosynthèse entre 4 principaux réservoirs : les réserves, les racines fines, les feuilles et le bois (grosses racines, troncs, branches et éventuellement fruits). L'allocation dans ORCHIDEE est gouvernée principalement par des critères de stress environnementaux (lumière, température et eau du sol) tandis que CASTANEA alloue préférentiellement les assimilats vers les feuilles pendant la saison de croissance et utilise des relations allométriques pour répartir la biomasse entre les autres réservoirs.



Figure A2-1 : description des schémas d'allocation des assimilats dans les modèles GRAECO, ORCHIDEE et CASTANEA.

Hydrologie et cycle du carbone dans le sol

Les trois modèles utilisent un modèle de bilan en eau du sol simplifié à 2 ou 3 réservoirs (couches de sol horizontales qui englobent la zone racinaire) et un flux de drainage profond. Le cycle du carbone dans le sol est décrit dans ORCHIDEE et CASTANEA à l'aide du modèle de sol CENTURY (Parton, Schimel et al. 1987) qui distingue 3 réservoirs de carbone : un réservoir actif (micro-organismes du sol), un réservoir lent (résidus végétaux) et un réservoir passif (matière organique stabilisée). Les échanges entre ces réservoirs sont contrôlés par des taux de décomposition d'ordre 1 liés à l'activité microbienne et dépendant de la texture du sol, du contenu en eau et de la température. Le modèle GRAECO utilise un réservoir de carbone dans le sol unique avec un taux de décomposition d'ordre 1 dépendant du contenu en eau et de la température du sol et dépendant de la masse du carbone arrivant au sol.

VALIDATION ET INTER-COMPARAISON DES MODELES

L'analyse détaillée des performances comparées des modèles est encore en cours et inachevée. Elle fera l'objet d'une publication collective coordonnée par le participant 10. Ces études comparatives et de sensibilité nous permettront de répondre à un certain nombre de questions concernant l'utilisation de modèles mécanistes pour faire des prédictions à long terme. Nos principales conclusions sont qu'une modélisation mécaniste semble assez robuste pour prédire les différents termes des bilans d'eau et de carbone (NEE, GPP, NPP, ETR,...) sur de longues séries temporelles et qu'ils sont suffisamment sensibles aux déterminants environnementaux ou sylvicoles du fonctionnement des forêts pour cet objectif. Cependant, la traduction de ces résultats en terme de bilan hydrique du sol ou de biomasse produite sont, eux, moins cohérents et donc plus incertains.

EVALUATION DES EFFETS MODELISES DE LA GESTION DU COUVERT ET DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

Nous présentons ici un résumé de l'analyse de la réponse des modèles aux facteurs de l'environnement et à la gestion forestière en terme de variations interannuelles et de cycle saisonnier. Elle est basée sur une comparaison des prédictions des modèles du projet avec des données mesurées sur les sites ateliers "Flux" du projet.

Variations interannuelles

Les modèles de photosynthèse utilisés pour calculer GPP permettent tous de rendre compte assez facilement l'effet fertilisant du CO₂ atmosphérique. En revanche, la prise en compte des effets liés aux apports azotés ou aux éclaircies sur la photosynthèse foliaire est plus problématique. Les éclaircies (et bien entendu les apports azotés) ont pour effet d'augmenter la quantité d'azote et de rayonnement disponibles sur le feuillage des arbres laissés sur pied. Ainsi, le contenu en azote des feuilles et la capacité photosynthétique des feuilles augmentent. L'année de l'éclaircie, cet effet fertilisant est moindre car la quantité totale de feuilles est faible. En revanche, il peut être relativement important les années suivantes, une fois que la surface foliaire a retrouvé sa valeur maximale. Ces variations interannuelles de la teneur en azote foliaire est prescrite annuellement. En revanche, le rayonnement absorbé par le feuillage est décrit avec précision et ses variations liées à des interventions sont donc prises en compte. La figure 2 présentée ici montre que l'éclaircie pratiquée en 1997 dans la hêtraie de Hesse affecte en fait assez peu les flux nets du couvert mesurés. La figure 2b obtenue sur des données d'accroissement en circonférence au site du BRay montre ne revanche que les modèles utilisés décrivent assez bien l'effet de l'éclaircie que la trajectoire de biomasse sur pied du peuplement.



FigureA2-2 : Variations saisonnières du flux d'évapotranspiration (ETR), du flux net de CO₂ (NEE), de la teneur normalisée en eau disponible dans le sol (REW) et de l'indice foliaire (LAI) sur le site de Hesse (hêtre). Le cycle saisonnier de la NEE semble indiquer que les capacités photosynthétiques des feuilles ont augmenté d'environ 35% entre la période avant éclaircie (1997-1999) et celle après éclaircie (2000-2002). Erratum: la légende correcte pour l'unité de l'ETR est MJ.m-2.mois-1.

Cycles saisonniers

Outre des variations interannuelles, la capacité photosynthétique (et donc la teneur en azote) des feuilles subissent aussi des variations saisonnières, généralement mal prises en compte dans les modèles. En effet, de telles variations sont généralement reliées à l'âge des feuilles et non calculées à l'aide d'une modélisation mécaniste de l'allocation de l'azote foliaire. Cette manière de procéder semble assez robuste sur des espèces à feuilles caduques mais reste problématique pour des espèces sempervirentes tant que le calcul de la photosynthèse n'est pas effectué séparément pour chaque cohorte de feuille.

Programme GICC 2001 "Gestion des impacts du changement climatique" Convention Gip ECOFOR n° 3/2001

code: BX// Le Bray (44°43N 0°46W) pin maritime (adulte)



GRAFCO



FigureA2-3 : Variations saisonnières du flux d'évapotranspiration (ETR), du flux net de CO_2 (NEE), de de la teneur normalisée en eau disponible dans le sol (REW) et de l'indice foliaire (LAI) sur le site du Bray (pin maritime). Le cycle saisonnier de la NEE semble indiquer que les capacités photosynthétiques des feuilles augmentent sensiblement pendant l'été. Le modèle ORCHIDEE, qui prend en compte les variations de ces paramètres photosynthétiques avec l'âge des aiguilles, ne peut cependant pas reproduire les fortes valeurs négatives de la NEE observées en été car le calcul de la photosynthèse est effectué in fine pour une cohorte moyenne avec des paramètres photosynthétiques moyens alors que le modèle GRAECO distingue plusieurs cohortes et autorise la variation saisonnière de leur capacité de photosynthèse. Erratum: la légende correcte pour l'unité de l'ETR est MJ.m-2.mois-1.

ANALYSE D'INCERTITUDE AVEC LE MODELE CASTANEA

Les simulations des modèles d'écosystèmes forestiers comparées avec les mesures disponibles (flux, croissances) ont permis d'évaluer la précision avec laquelle les modèles sont capables de simuler certaines variables de sortie. Il est nécessaire de connaître la précision (ou l'incertitude) des simulations a priori, en l'absence de mesures (par exemple en mode prédiction pour des simulations à long terme). Il est également intéressant de pouvoir prédire ces incertitudes pour toutes les variables, et pas seulement pour les variables où l'on dispose de mesures observées. C'est pourquoi nous présentons ici une analyse d'incertitude associée aux prédictions d'un modèle d'écosystème forestier.

La méthode comporte deux étapes préliminaires et une étape principale. La première étape préliminaire consiste à passer au crible l'ensemble des paramètres du modèle (environ 200) pour ne retenir que les paramètres sensibles sur les sorties choisies (ici la productivité nette de l'écosystème NEE et la croissance aérienne CRB). On retiendra les 30 paramètres les plus importants. La seconde étape préliminaire consiste à évaluer la précision avec laquelle on connaît chacun de ces paramètres (i.e. leur incertitude). L'étape principale consiste ensuite à effectuer un ensemble de simulations (1500 simulations ici) où pour chaque simulation les paramètres du modèle sont tirés au hasard de manière gaussienne. La valeur moyenne correspond à leur valeur nominale et l'écart type de la gaussienne correspond à l'incertitude avec laquelle on connaît chacun de ces paramètres.

Cette partie est donc divisée en quatre étapes: 1) La présentation du processus opératoire choisi (parcelle, modèle, ...); 2) L'étude de sensibilité du modèle sur la parcelle considérée (passage au crible des paramètres); 3) la détermination de l'incertitude de chacun des paramètres; 4) les résultats de la prédiction de l'incertitude.

Présentation du site et du modèle utilisé

L'étude est illustrée par l'exemple d'une hêtraie âgée de 55 ans en 1970 située à Fontainebleau (parcelle ONF 622). Les simulations sont effectuées sur 30 ans de 1970 à 1999. La hêtraie considérée a un indice foliaire variant entre 4 et 6. Le modèle utilisé est le modèle CASTANEA. Pour l'étude d'incertitude présentée ici, il est utilisé dans sa version dynamique, i.e. où le LAI est simulé et calculé chaque année au moment du débourrement en fonction de la quantité de réserves carbonées disponibles pour l'arbre. Ainsi le LAI n'est plus un paramètre d'entrée. Par contre les réserves carbonées (et les paramètres permettant d'obtenir le LAI à partir des réserves) auront une importance plus grande.

Etude de sensibilité du modèle

Une simulation de référence Y^{ref} est d'abord réalisée pendant 30 ans où les 200 paramètres sont fixés à leur valeur nominale. Puis on effectue 2 fois 200 simulations de 30 ans où chacun des 200 paramètres est augmenté et diminué de 15% de sa valeur.

Pour chaque paramètre k on calcule la variation moyenne Δ_k pour les 30 années sur chacune des sorties Y étudiée (ici NEE et CRB) :

$$\Delta_{k}^{+15\%} = \frac{\sum_{a=1970}^{1999} (Y_{a}^{+15\%} - Y_{a}^{ref})}{30}$$
(A2-1)
$$\Delta_{k}^{-15\%} = \frac{\sum_{a=1970}^{1999} (Y_{a}^{-15\%} - Y_{a}^{ref})}{30}$$
(A2-2)

On garde finalement la variation maximum $\Delta_k^{+15\%}$ (en valeur absolue) entre $\Delta_k^{+15\%}$ et $\Delta_k^{-15\%}$ que l'on divise par la moyenne des sorties des simulations de référence Y^{ref} sur les 30 ans pour avoir une variation exprimée en pourcentage de variation :

$$\Delta_{k}^{15\%}{}_{(\%)} = \frac{max(\Delta_{k}^{-15\%}, \Delta_{k}^{+15\%})}{\frac{1}{30}\sum_{a=1970}^{1999} Y_{a}^{ref}}$$
(A2-3)

Tableau A2-1 : Résultats de l'étude de sensibilité du modèle CASTANEA (41 premières variables sur 200). Les deux colonnes de droite (Croissance et NEE) représentent le pourcentage de variation maximum annuel obtenu en moyenne sur les 30 ans de simulation quand le paramètre cité varie de 15%. Le signe positif (resp. négatif) ajouté aux chiffres des deux dernières colonnes indique qu'une augmentation du paramètre tend à faire augmenter (resp. diminuer) la sortie considérée (CRB ou NEE).

No (k)	Variable	Nom	Sensibilité	Sensibilité

$\Lambda^{15\%}_{1}$ NEE
-k (0) + -2
-24.7
-24.7
-10.1
21.9
19.5
17.8
17.0
16.3
15.9
-15.0
-9.0
-11.0
-0.7
11.1
-9.2
-5.0
-6.5
-6.2
-6.2
-5.9
-5.5
0.6
4.0
-4.7
-4.3
4.0
-2.3
-3.8
-2.9
3.7
-3.2
3.1
-0.8
-2.7
-2.3
-2.2
-1.5
-1 4
-12
1.3
-1.2
-1.1

¹Vcmax : vitesse maximum de caboxylation de la rubisco

²Vjmax : vitesse maximum du transfert d'électron

Les résultats pour les 41 variables les plus influentes sont présentés dans le Tableau A2-1. Parmi les paramètres les plus sensibles (mais pas forcément les moins incertains, donc pas forcément les plus importants) on trouve : le coût de construction du bois vivant et des racines (fines et grosses), la dépendance à l'azote pour la respiration d'entretien, le coefficient d'allocation vers les réserves, la relation entre l'azote surfacique et la vitesse maximum de carboxylation, le rendement quantique, la masse surfacique des feuilles de lumière, le rapport entre V_{jmax} et V_{cmax}, la teneur en azote des feuilles, des branches et dans une moindre mesures des racines fines, la somme de température pour le déclenchement du débourrement, le coefficient de proportionnalité entre la biomasse de racine fine initiale et la biomasse de feuilles, le taux de mortalité des racines fines, la réserve utile, le coefficient d'agrégation des feuilles et la quantité de réserves carbonées maximale.

Le choix final des paramètres qui seront bruités dans l'étude d'incertitude va dépendre de la précision avec laquelle on les connaît : c'est le dosage entre la sensibilité d'un paramètre et son incertitude qui va déterminer son influence sur l'incertitude finale des simulations : un paramètre très sensible mais très bien connu sera finalement peu influent; et inversement un paramètre moyennement sensible mais très peu connu sera très influent et il faudra absolument le prendre en compte dans l'étude d'incertitude.

Etude d'incertitude des paramètres

La détermination de la précision avec laquelle on connaît ou pas les paramètres est délicate. Le Tableau A2-2 résume l'incertitude que l'on estime pour chaque paramètre. Cette incertitude, exprimée en pourcentage, comprend une incertitude sur la mesure du paramètre et/ou une variabilité spatiale au sein de la parcelle (colonne incertitude). Rapporté à la sensibilité du paramètre, on obtient l'erreur totale indicative due à chaque paramètre, i.e. son influence, en supposant une relation de proportionnalité entre la variation du paramètre et la variation de

la sortie autour du point considéré (sachant que les erreurs $\Delta_k^{15\%}$ donné dans le Tableau A2-1 correspondaient à une variation de ±15% sur le paramètre k étudié, c'est-à-dire à une incertitude de 7.5% si on estime que la variation représente ±2 écarts-types d'incertitude). La dernière colonne du Tableau A2-2 représente ainsi l'erreur totale due au paramètre étudié en fonction de sa sensibilité et de son incertitude et est calculée comme suit (on prend le maximum de l'erreur totale sur la croissance CRB et sur la NEE) :

$$\operatorname{erreur_totale}_{k} = \max\left(\frac{1}{2} \frac{\Delta_{k}^{15\%}(\text{CRB}}{15} * \operatorname{incertitude}_{k}, \frac{1}{2} \frac{\Delta_{k}^{15\%}(\text{NEE}}{15} * \operatorname{incertitude}_{k}\right) \quad (A2-4)$$

où k est le paramètre étudié, incertitude_k est l'incertitude sur le paramètre k exprimée en pourcentage, et erreur_totale_k est l'erreur en pourcentage que l'on aurait finalement sur les sorties pour l'incertitude_k choisie. L'erreur totale par paramètre est donnée à titre indicatif et utilisée comme moyen de classer les paramètres selon leur influence et donc de sélectionner ceux qui seront bruités dans la procédure Monte-Carlo. L'incertitude finale, produite par l'imprécision que l'on a sur tous les paramètres sera la combinaison de toutes ces erreurs dans le modèle via la méthode de Monte-Carlo.

Résultats et discussion : prédiction de l'incertitude sur les simulations

Pour prédire l'incertitude sur la croissance et la NEE simulée, 1500 séries de 30 ans de simulations ont été effectuées en bruitant les 29 variables les plus influentes (erreur totale > 1%) présentées dans le Tableau A2-2 avec un bruit gaussien d'écart type correspondant à l'incertitude estimée sur le paramètre (colonne 5 dans le Tableau A2-2). Les résultats des simulations bruitées sont présentés sur les Figures A2-6 à A2-8 (correspondant respectivement à la croissance, la NEE et le LAI simulé). L'incertitude année par année est reportée sous forme de barre d'erreur. Elle correspond à l'écart type de l'ensemble des 1500 simulations réalisées. Pour comparaison on a aussi indiqué la simulation de référence (non bruitée) qui diffère parfois de façon importante de la moyenne des 1500 simulations. Sur la Figure A2-6 on a reporté en plus les mesures de croissance disponibles. L'incertitude sur la croissance et la NEE a également été tracée en valeur absolue et en pourcentage pour chaque année sur les Figures A2-9 et A2-10. Les statistiques des incertitudes en valeur absolue et en pourcentage sont présentées respectivement dans les Tableaux A2-3 et A2-4 (valeurs moyennes, minimum et maximum pour les incertitudes calculées).

Variable	Nom	Valeur	Sensibilité $\Delta_{\rm k}^{15\%}$ max (CRB ou NEE)	Incertitude (%)	Référence	Erreur totale max (%)
Coef. d'allocation vers les réserves	GSS	0.2	22.8	25	Barbaroux comm. pers.	19.0
Coef. pour l'initialisation de la biomasse de racines fines	coefrac	1	14.5	17	Davi comm. pers.	8.2
Coef. pour la respiration d'entretien tous organes	MRN	0.0011	23.2	10	Ryan (1991)	7.7
Coût de construction du bois vivant (gC.gC-1)	CRBV	1.38	40.9	5	Damesin et al. (2002)	6.8
Teneur en azote foliaire massique (gN.g-1)	NF	2.57	16.3	11	unpublished	6.0
Réserve utile (mm)	RU	122	11.1	15	Granier et al. (2000b)	5.5
Masse surfacique des feuilles de lumière (g.m- 2)	LMA0	105	17.8	8.8	unpublished	5.2
Rendement quantique	rdtq	0.292	19.5	8	unpublished	5.2
Quantité de réserve maximale (gC.m-2)	BSSmax	750	7.6	20	Barbaroux comm. pers.	5.1
Coût de construction des racines fines (gC.gC- 1)	CRRF	1.28	13.6	10	unpublished	4.5
Relation entre azote surfacique foliaire et Vcmax	NC2	20	21.9	6.1	Liozon et al. (2002)	4.5
Coef. d'agrégation des feuilles	Agreg	0.8	9.2	14	Soudani comm. pers.	4.3

Tableau A2-2 : Paramètres les plus influents du modèle CASTANEA (29 premières variables), compte tenu de leur sensibilité et de leur incertitude, triés par influence décroissante (dernière colonne, cf. Eq. A2-4)

Programme GICC 2001 "Gestion des impacts du changement climatique" Convention Gip ECOFOR n° 3/2001

Taux de mortalité des racines fines	TMRF	0.00274	11.7	10	Davi comm. pers.	3.9
Biomasse initiale de bois aérien total (gC.m-2)	Bboisinit	6206	5.5	15	Bouriaud (2003)	2.7
Coef. de proportionnalité pour le calcul du LAI à partir des réserves	coefLAI	150	5.1	15	unpublished	2.5
Somme de températures seuil pour la chute des feuilles (K)	TSUMLFAL	225	3.1	22	Bouriaud (2003)	2.3
Somme de températures seuil pour débourrement (K)	TSUMBB	580	16.1	4.1	Bouriaud (2003)	2.2
Coef. pour calculer la proportion de tissus vivants dans les branches	co_BRANviv	0.45	6.2	10	Davi comm. pers.	2.1
Teneur en azote des branches	NBR	0.0055	6.2	10	unpublished	2.1
Pourcentage de racines dans les 20 premiers cm du sol (%)	prac	0.63	4.0	15	unpublished	2.0
Coef. sensibilité stomatique maximale à l'assimilation	g1max	11.8	5.9	10	Davi comm. pers.	2.0
Coef. exponentiel pour le calcul du LAI à partir des réserves	coefLAI2	-1	3.7	15	unpublished	1.9
Rapport entre Vjmax et Vcmax	coefbeta	2.2	17.0	3	Liozon et al. (2002)	1.7
Quantité initiale de réserves (gC.m-2)	BSSinit	300	2.2	20	Barbaroux comm. pers.	1.5
Teneur en azote dans les racines fines	NRF	0.0099	3.8	10.6	unpublished	1.4
Coef. Q10 de vitesse des réactions pour la respiration des branches	QDIXBR	2.76	3.9	10	Damesin comm. pers.	1.3
Fraction de lignine dans le carbone structural racinaire	LIGNrl	0.38	3.7	10	unpublished	1.2
Coût de construction des grosses racines (gC.gC-1)	CRRG	1.2	6.5	5	unpublished	1.1
Coef. pour calculer la proportion de tissus vivants dans le tronc	co_TRONviv	0.26	3.2	10	Davi comm. pers.	1.1

Les incertitudes en valeur absolue et en pourcentage sont calculées de la manière suivante :

incertitude =
$$\acute{e}cart _type_{1500 runs}$$
 (A2-5)

$$incertitude_{(\%)} = 100 \frac{incertitude}{moyenne_{1500 runs}}$$
(A2-6)

Effet des simulations bruitées

La première remarque concerne la différence entre simulation non bruitée et moyenne des simulations bruitées (courbes en trait plein et en pointillés sur les Figures A2-6 à A2-8) : la différence est faible en moyenne sur les 30 ans pour la croissance et la NEE (respectivement -6 et 0 gC m⁻²), avec un écart-type modéré (respectivement 18 et 24 gC m⁻²) (Figs. A2-6 et A2-7). Par contre pour le LAI il y a un biais moyen de 0.7 point de LAI dans la simulation non bruitée par rapport à la simulation bruitée, avec un écart-type de 0.2 (Fig. A2-8).



Figure A2-6 : Résultats des simulations de croissance sur 30 ans avec les incertitudes estimées (barres d'erreur), comparées aux mesures et à la simulation originale non bruitée.

FigureA2-7 : Résultats des simulations de NEE sur 30 ans avec les incertitudes estimées (barres d'erreur), comparées aux mesures et à la simulation originale non bruitée.



Figure A2-8 : Résultats des simulations de LAI sur 30 ans avec les incertitudes estimées (barres d'erreur), comparées aux mesures et à la simulation originale non bruitée.

Evaluation des incertitudes

En valeur absolue, les incertitudes sont très stables pour la croissance (autour de 60 gC m⁻², Fig. A2-9 et Tableau A2-3). Pour la NEE l'incertitude absolue est plus variable (autour de 79 gC m⁻², Fig. A2-9 et Tableau A2-3), tandis que l'incertitude en pourcentage est plus constante (26% en moyenne, aussi bien pour la croissance que pour la NEE, Fig. A2-10 et Tableau A2-4). On note des pics d'incertitude lors des sécheresses de 1976 et dans une moindre mesure de 1990 puisque les valeurs absolues des croissances et NEE sont alors très faibles. Les valeurs importantes d'incertitudes les deux premières années de simulations pour la NEE (Figure A2-9) sont dues à l'erreur affectée à la biomasse de bois aérien total initiale qui a une influence relativement faible en moyenne sur les 30 ans, cf. Tableau A2-2 mais qui joue beaucoup sur les premières années (cf. Figure A2-11).

	incertitude sur la croissance (gC/m ²)	Incertitude sur la NEE (gC/m ²)	Incertitude sur le LAI (m ² /m ²)
minimum	47	53	1.0
moyenne	59	79	1.3
maximum	78	128	1.7

Tableau A2-3 : Statistiques sur les incertitudes simulées présentées sur la Figure A2-9 (en valeurs absolues)

	incertitude sur la croissance (%)	Incertitude sur la NEE (%)	Incertitude sur le LAI (%)		
minimum	19	14	18		
moyenne	26	26	27		
maximum	58	76	41		

Tableau A2-4 : Statistiques sur les incertitudes simulées présentées sur la Figure A2-10 (en pourcentage)

Concernant les mesures, on note que sur les 30 ans, 80% des mesures sont dans la fourchette donnée par les simulations \pm un écart-type (cf. fig. A2-6), 96.7% des mesures sont dans la fourchette simulations \pm deux écart-type, et 100 % des mesures sont dans la fourchette simulations \pm trois écart-type (pour une distribution gaussienne on s'attend respectivement à 68%, 95% et 99.7 %). On peut donc dire que les incertitudes sont correctement estimées par le modèle et notre paramétrisation donnée dans le Tableau A2-2 (colonne "incertitude"), avec éventuellement une légère tendance à la surestimation de l'incertitude (puisqu'on a 80% au lieu de 68% des mesures qui tombent dans la fourchette simulations \pm un écart-type).

Etude et commentaires sur les incertitudes obtenues

L'exemple de l'influence de la biomasse de bois aérien total (Figure A2-11) est intéressant : il montre que la variation interannuelle de l'influence des paramètres est très variable, soit avec une tendance nette (ici une diminution), soit avec une variabilité interannuelle importante (coefficient d'allocation aux réserves et azote foliaire, Figures A2-12 et A2-13), soit avec une influence quasi-constante (coefficient de proportionnalité entre biomasse foliaire et biomasse de racines fines, Figure A2-14). On observe sur l'exemple de la Figure A2-11 que l'effet de la biomasse initiale s'estompe avec les années en raison d'un feedback négatif sur la NEE : plus la biomasse de bois est importante, plus la respiration d'entretien l'est aussi sans que la photosynthèse soit augmentée, donc plus la NEE est faible, et moins la biomasse augmente. Inversement une biomasse de bois initiale plus faible conduira à plus de NEE et donc plus de carbone disponible pour faire croître l'arbre et finalement une biomasse plus importante. On note cependant que même avec cet effet de feedback négatif la

biomasse de bois aérien total initiale continue d'avoir un rôle important sur la NEE même 30 années après le début de la simulation. Pour les paramètres ayant une influence variable au cours des années, cette influence est généralement d'autant plus marquée que l'année a été une "bonne" année (pour la photosynthèse). Cette règle n'est pas absolue cependant puisque finalement, en prenant en compte et en bruitant tous les paramètres la variabilité interannuelle de l'incertitude est atténuée (cf. Figure A2-9) mais pas supprimée : les "mauvaises" années 1976 et 1990 apparaissent bien, de même que les "bonnes" années 1981 et 1987.

Au-delà de la variation interannuelle, les incertitudes obtenues (autour de 60 gC m⁻² pour la croissance et 80 gC m⁻² pour la NEE, soit 26% d'incertitude en moyenne) quantifient notre capacité à simuler les flux de carbone à l'échelle d'une parcelle forestière. L'identification des paramètres sensibles permet de hiérarchiser les efforts pour diminuer cette incertitude : allocation, respirations d'entretien et de croissance, cycle de l'azote et stress hydrique. Il faut noter que dans cette étude, seuls les paramètres ont été bruités, et non les processus. Ceci ne nous permet pas d'identifier les processus qui sont le plus source d'incertitude. Ce pas supplémentaire serait important pour mieux lier incertitudes simulées et erreurs effectivement observées.



Figure A2-9 : Incertitudes estimées sur la croissance et la NEE au cours des 30 années (écart-types des 1500 simulations bruitées)



Figure A2-10 : Pourcentages d'erreur pour la croissance et la NEE déduits des incertitudes estimées Figure A2-9.



Figure A2-11 : Effet sur la NEE au cours des 30 années de simulations d'une variation de 15% de la biomasse initiale de bois aérien.



Figure A2-12 : Effet sur la NEE au cours des 30 années de simulation d'une augmentation de 15% du coefficient d'allocation aux réserves GSS.



Figure A2-13 : Effet sur la NEE au cours des 30 années de simulation d'une augmentation de 15% de la teneur en azote foliaire massique (NF).



Figure A2-14 : Effet sur la NEE au cours des 30 années de simulation d'une augmentation de 15% du coefficient de proportionnalité entre la biomasse foliaire et la biomasse de racines fines (coefrac).

CONCLUSION

- 1. L'évaluation comparative des modèles par différents critères statistiques en terme de précision, robustesse, et sensibilité aux facteurs climatiques n'est pas encore totalement achevée et nous présentons dabs ce rapport que les premières conclusions. Cette évaluation inclue une analyse pilote d'erreur qui a permis d'évaluer l'incertitude associée aux prédictions du modèle CASTANEA prenant en compte les incertitudes sur les variables d'entrée et sur les paramètres de fonctionnement.
- 2. Les incertitudes ainsi obtenues (autour de 60 gC m⁻² pour la croissance et 80 gC m⁻² pour la NEE, soit 26% d'incertitude en moyenne) quantifient notre capacité à simuler les flux de carbone à l'échelle d'une parcelle forestière. L'identification des paramètres sensibles permet de hiérarchiser les efforts pour diminuer cette incertitude : allocation, respirations d'entretien et de croissance, cycle de l'azote et stress hydrique. Seule l'incertitude entâchant la détermination des valeurs numériques des les paramètres a été analysée ici, et non les processus. Ceci ne nous permet pas d'identifier les processus qui sont le plus source d'incertitude. Cette étape supplémentaire sera accomplie ultérieurement pour mieux lier incertitudes simulées et erreurs effectivement observées.
- 3. Nos principales conclusions sont qu'une modélisation mécaniste semble assez robuste pour prédire les différents termes des bilans d'eau et de carbone (NEE, GPP, NPP, ETR,...) sur de longues séries temporelles affectées par une évolution climatique et sylvicole et qu'ils sont suffisamment sensibles aux déterminants environnementaux ou sylvicoles du fonctionnement des forêts pour réaliser cet objectif. Cependant, la traduction de ces résultats en terme de bilan hydrique du sol ou de biomasse produite sont, eux, moins cohérents et donc plus incertains.
- 4. On peut rappeler ici que la limite majeure, pré-imposée, de l'approche CARBOFOR est d'ignorer l'interaction entre le fonctionnement des échanges des canopées et le cycle des éléments minéraux à long terme. Au mieux, un indice de fertilité du sol statique a été pris en compte dans la suite.

BIBLIOGRAPHIE

Nous avons indiqué en gras les personnes impliquées dans un ou des articles directement issus du travail effectué dans le cadre de ce volet A2.

Ball, J. T., I. E. Woodrow, et al. (1987). A model predicting stomatal conductance and its application to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *Progress in Photosynthesis*. I. Biggins. Netherlands, Martinus Nijhoff Publishers: 221-224.

Davi H., E. **Dufrêne**, et al. (2004) Modelling carbon and water cycles in a beech forest. Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. Submitted.

Dufrêne, E., H. **Davi**, et al. (2004). Modelling carbon and water cycles in a Beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. Submitted to *Ecological Modelling*.

Farquhar, G. D., S. von Caemmerer, et al. (1980). "A biochemical model of photosynhetic CO2 assimilation in leaves of C3 species." *Planta* **149**: 78-90.

Ogée J., **Viovy** N., et al. (2004) Carbon and water budget of forested areas in France from present to 2100: results from the global model ORCHIDEE. In preparation.

Parton, W.J., D.S. Schimel, et al. (1987). Analysis of factors controlling soil organic matters levels in great plains grasslands. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **51**: 1173-1179.

Wang, Y. P. and P. G. Jarvis (1990). "Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis and transpiration in Sitka spruce: applications of a model (MAESTRO)." *Tree Physiology* **7**: 297-316.

Volet B Estimation du stock de carbone sur pied: développements méthodologiques et estimation du stock national.

Objectifs

Les estimations de stocks de carbone dans la biomasse forestière basées sur les inventaires forestiers ¹ nécessitent de disposer (i) d'un inventaire des tiges présentes et (ii) de modèles pour évaluer les stocks de carbone à partir des dimensions des individus mesurés (iii) ainsi que d'une évaluation du carbone contenu dans la nécromasse (bois morts sur pied) et dans la végétation du sous-étage.Les modèles d'estimation des stocks de carbone dans la biomasse forestière ont pour objectif de relier une grandeur difficile à mesurer (comme le volume de l'arbre, sa masse, ou sa teneur en éléments minéraux) à des grandeurs plus faciles à appréhender comme le diamètre à 1m30 ou la hauteur de l'individu.

Ce chapitre divisé en deux parties a pour objectifs (i) de présenter l'état de développement des modèles d'évaluation de stock de carbone sur pied (aériens et souterrains) et (ii) de fournir une estimation actualisée des stocks de carbone dans les forêts françaises. Les éléments présentés dans la première partie de ce chapitre, en particulier les tarifs de cubage développés par le LERFOB et les facteurs d'expansion issus de l'analyse bibliographique, sont la base de l'estimation révisée du stock de carbone forestier national par essence et par région sur la base des données IFN.

modeles d'evaluation du stock de carbone sur pied

Les modèles permettant l'estimation de la biomasse carbonée des arbres sur pied peuvent présenter des formes et des niveaux de complexité variés en fonction des données utilisées pour les construire et/ou des données sur lesquelles ont souhaite les utiliser. Dans cette partie nous présentons successivement :

- (i) les aspects méthodologiques inhérents aux estimations de stocks de carbone sur pied. En dépit de leur simplicité apparente, les équations utilisées doivent faire l'objet d'un ajustement attentif en utilisant les techniques de régression actuelles ;
- (ii) une analyse bibliographique sur les facteurs d'expansion (branches, racines) et la biomasse foliaire pour les principales essences françaises. L'apport des modèles architecturaux, tels que ceux développés par l'UMR-AMAP, sur les facteurs d'expansion volumique sont également développés;
- (iii) quelques exemples d'estimations de biomasse ou de volumes avec calculs d'erreurs dans des systèmes forestiers différents (biomasse pour le Pin Maritime, volumes pour les grandes essences françaises);
- (iv) discuter sur les limites de ces approches et sur les perspectives.

¹ D'autres méthodes d'évaluation sont possibles (télédétection en général, ex Gaveau et al 2002), mais elles ne seront pas abordées dans ce chapitre.

Construction des modèles

Considérations générales

« Un tarif de cubage est un tableau chiffré, une formule ou un graphique, qui donne une estimation du volume d'un arbre ou d'un ensemble d'arbres en fonction de diverses variables qui sont les entrées du tarif » (Calliez, 1980). Le tarif est dit 'individuel' lorsqu'il permet d'estimer le volume d'un arbre. En général, les corrélations sont bonnes et les fonctions les plus utilisées sont du type polynomial, logarithmique, ou puissance. L'ossature des équations est souvent de la forme :

linéaire	$Y_i = a_s + b_s X_i + \varepsilon_i$	(1)
ou non-linéaire	$Y_i = a_s + b_s \cdot X_i^{c_s} + \varepsilon_i$	(2)

 Y_i est la biomasse ou le volume de l'arbre pour le compartiment considéré ; X_i est la variable indépendante principale ($d_{1,3}$ ou $r_{1,3}^2 h$; avec $d_{1,3}$ et $r_{1,3}$, le diamètre et le rayon à 1m30 de l'arbre, et h, sa hauteur totale) ; a_s , b_s , et c_s sont les paramètres à estimer du modèle, l'indice s faisant référence au peuplement ; ε_i et ε_i sont les variances résiduelles non expliquées par les modèles.

Sans vouloir proposer une méthode générale d'ajustement de ce type de modèles, nous suggérons ici quelques outils pour (i) aboutir à des modèles pondérés par compartiment, (ii) ajuster conjointement les différents modèles lorsque la propriété d'additivité est souhaitée, (iii) vérifier la normalité des résidus (Saint-andré *et al.*, 2004).

Développement des modèles

Nous considérons uniquement les équations (1) et (2). Les observations sont supposées indépendantes. Les variances résiduelles sont supposées proportionnelles à la variable X : $E[\varepsilon_i^2] = \sigma_i^2 = \sigma^2 X_i^{2k}$ avec σ^2 la variance résiduelle du modèle pondéré, et *k* la valeur de cette pondération. Dans tous les cas, la démarche globale pour obtenir un modèle pour chaque compartiment est la suivante :

(i) recherche de la meilleure relation pour chaque unité d'échantillonnage, (par exemple, le peuplement) et ajustement : obtention de 'modèles unitaires',
(ii) recherche de la meilleure relation pour toutes les unités d'échantillonnage et ajustement : obtention d'un 'modèle global',

(iii) comparaison entre les deux types de modèles (unitaires/global) pour détecter un possible effet résiduel du site sur le modèle global, retour sur les étapes (i) et (ii) si besoin.

(iv) ajustement du modèle 'global' final pondéré pour le compartiment.

Nous avons concentré cette partie uniquement sur les deux méthodes suivantes: la première utilise les procédures standards REG (modèle linéaire) et NLIN (modèle non linéaire) du logiciel SAS (Sas Software 1990) ainsi que l'indice de Furnival (FI, Furnival 1961) pour la recherche de la meilleure pondération. En testant différentes pondérations possibles (i.e. différentes valeurs de k), le modèle à retenir est celui dont l'indice FI_k a la valeur la plus faible. Cette méthode a déjà été appliquée avec succès par différents auteurs sur des systèmes d'équation similaires (Terry et al. 1981, Williams and Gregoire 1993, Uzoh and Ritchie 1996, Bi 1999, Bi and Hamilton 1999). On montre l'importance de la pondération sur les simulations des valeurs de biomasse pour traiter de l'hétéroscédasticité du jeu de données. La seconde méthode utilise la procédure NLP du logiciel SAS (paquet OR, non standard) pour ajuster simultanément un modèle pour l'espérance (ex. $Y_i = a_s + b_s X_i$ pour le modèle

linéaire) et un modèle pour la variance $(\sigma_i^2 = \sigma^2 X_i^{2k})$.Les comparaisons de modèles sont effectuées à l'aide des deux critères suivants AIC (Akaïke Information Criterion) et BIC (Bayesian Information Criterion), le modèle sélectionné étant celui qui présentera le critère le plus faible.

Lorsque la propriété d'additivité est souhaitée et que les données le permettent, il est possible d'ajuster les modèles conjointement via, par exemple, la procédure SUR, Seemingly Unrelated Regression (procédure MODEL du logiciel SAS, paquet standard).

Malgré leur apparente simplicité, les équations de volume ou de biomasse doivent être ajustées avec soin. Lorsque cela est nécessaire, il est indispensable de prendre en compte l'hétéroscédasticité des données pour obtenir (i) des estimateurs non-biaisés de l'espérance et (ii) un modèle approprié pour la variance. Il est également nécessaire, lorsque cela est possible, de réaliser un ajustement conjoint des modèles (plutôt que compartiment par compartiment) pour obtenir les corrélations entre les paramètres des différents modèles et entre les résidus. Des exemples d'ajustement et de mise en œuvre des tarifs de cubage ou de biomasse figurent dans la partie 2.4 de ce chapitre.

Bilan bibliographique de l'état des lieux sur les facteurs de conversion Lorsqu'il s'agit de calculer des stocks de carbone pour de très grandes surfaces, on ne dispose pas, le plus souvent, d'un échantillon de placettes de mesure ayant été conçu pour appliquer des tarifs branches, racines ou feuilles valides pour l'ensemble de cette surface. Une solution consiste à utiliser des coefficients d'expansion branches (ratio biomasse branche + biomasse tige / biomasse tige) ou racines (ratio biomasse aérienne + racines / biomasse aérienne) moyens. Nous présentons ici les résultats basés sur deux synthèses bibliographiques antérieures, celles de Cannell (1982) et Vogt *et al.* (1996).

Nous avons analysé séparément les biomasses foliaires, pour lesquelles nous proposons des valeurs moyennes par unité de surface. Les valeurs moyennes retenues sont présentées dans les Tableau 1 - 3.

ennes (s (données Cannell 1982). Le nombre d'échantillons utilisés est indiqué entre tirets.					
		Feuillus	Conifères	Ensemble		
	Jeunes	1,27 (1,24) -6-	1,43 (1,43) -36-	1,41 (1,39) -42-		
	Agés	1,27 (1,25) -49-	1,17 (1,16) -68-	1,21 (1,18) -117-		
	Ensemble	1,27 (1,25) -55-	1,26 (1,18) -104-	1,26 (1,19) -159-		

Tableau 1 : Facteurs d'expansion branches moyens, médians (entre parenthèses) pour 159 peuplements des zones tempérées, boréales et méditerranéennes (données Cannell 1982). Le nombre d'échantillons utilisés est indiqué entre tirets.

Tableau 2 : Facteurs d'expansion racines moyens, médians (entre parenthèses) pour 239 peuplements des zones tempérée.	s, boréales et
méditerranéennes (données Cannell 1982 et Vogt et al. 1996). Le nombre d'échantillons utilisés est indiqué entre tirets.	

Ensemble	conifères	feuillus	Total
facteur d'expansion racines	1,30 (1,24) -159-	1,28 (1,24) -80-	1,29 (1,24) -239-
(aérien+grosses+fines)/aérien			
<= 30 ans	1,37 (1,25) -36-	1,48 (1,29) -14-	1,40 (1,28) -50-
> 30 ans	1,28 (1,24) -123-	1,24 (1,21) -66-	1,26 (1,24) -189-

 Tableau 3 : Biomasses foliaires moyennes, médianes (entre parenthèses) pour 92 peuplements des zones tempérées, boréales et méditerranéennes (données Cannell 1982). Le nombre d'échantillons utilisés est indiqué entre tirets.

Cannell (1982)	conifères	feuillus
biomasse foliaire (tMS/ha)	9,1 (7,8) -121-	3,4 (3,1) -92-
<= 30 ans	7,3 (6,4) -36-	2,4 (2,7) -19-
> 30 ans	9,8 (9,0) -84-	3,6 (3,2) -73-

En conclusion, pour les facteurs d'expansion branche, on retiendra, à défaut de tarifs plus précis, le coefficient global calculé ici (1,25 pour les feuillus quelque soit leur âge, 1,43 pour les jeunes conifères et 1,16 pour les conifères âgés, en se basant sur les valeurs médianes). On retiendra comme facteur d'expansion racines la valeur globale de 1,24. On pourra adopter les valeurs de 7,8 tMS/ha et 3,1 tMS/ha pour les biomasses foliaires des conifères et des feuillus, respectivement.

Exemples de développement de modèles spécifiques

Biomasse aérienne totale pour le pin maritime dans les Landes de Gascogne Dans cet exemple, nous présenterons deux modèles de biomasse établis pour le Pin maritime dans les Landes de Gascogne. Les deux modèles considérés permettent de modéliser la biomasse sèche aérienne totale au dessus du sol. Les deux formes choisies sont les suivantes :

$W_i = a_s \cdot D_i^{b_s} + \mathcal{E}_i$	(1)
$W_i = a_s \cdot D_i^{b_s} \cdot A^{c_s} + \varepsilon_i$	(2)

 W_i est la biomasse aérienne totale (kg); D_i première variable indépendante principale est le diamètre de l'arbre à 1,30 m (cm) ; A_i seconde variable indépendante est l'âge compté depuis la germination ; a_s , b_s , et c_s sont les paramètres à estimer du modèle, l'indice *s* faisant référence à l'échantillon complet considéré ; ε_i et ε_i sont les variances résiduelles non expliquées par les modèles. Ces deux modèles sont de forme allométrique (y=ax^b). L'introduction de l'âge permet de prendre en compte une évolution avec le temps.

Le jeu de données disponibles provient de 4 parcelles de Pin maritime situées en Gironde (France) et est réparti en 5 classes d'âges (1 site échantillonné deux fois). Pour chaque peuplement, un jeu de relations allométriques par compartiment a été mis au point (Pegoraro, 1997; Porté, 1999; Porté *et al.*, 2000; Porté *et al.*, 2002). La biomasse totale de chaque arbre est obtenue en sommant les estimations de chacun des compartiments. L'ajustement à l'aide du modèle 1 est présenté dans la Figure 1. Les résultats des deux ajustements non linéaires sont décrits dans le Tableau 4. Le modèle comportant l'âge en variable indépendante est meilleur que celui avec seulement le diamètre.



Figure 1. Ajustement de la biomasse aérienne totale à l'aide du modèle 1. Les lignes sont les intervalles de confiance à 95%.

 Tableau 4. Paramètres des modèles allométriques pour estimer la biomasse aérienne totale par arbre. N.B. Estimation des paramètres et (valeurs des écart-types); SCE = Somme des carrées des écarts

Modèle	Paramètre a	Paramètre b	Paramètre c	SCE résidus
1	0.137362 (0.036483)	2.217272 (0.072476)	-	77801.2
2	0.093818 (0.020302)	1.992049 (0.062046))	0.329843 (0.038891)	41108.1

La poursuite de ce travail doit conduire à revoir les pondérations de ces modèles de biomasse aérienne totale et à calculer les intervalles de confiance des estimations. Ces modèles pourront être utilisés en routine dans des outils pour estimer les stocks de carbone au cours de la vie des peuplements. Une étude est engagée pour vérifier la validité de ces modèles dans des conditions de fertilité variées.

Tarifs de biomasse pour les plantations d'eucalyptus au Congo

Les modèles sont calibrés sur la base de 6 peuplements clonaux. L'âge intervient significativement dans les relations allométriques et ce pour la plupart des compartiments. On observe respectivement : (i) une très bonne estimation de la biomasse individuelle des arbres pour tous les compartiments accumulateurs ou à faible turn-over (bois, total aérien, écorce), (ii) une bonne estimation pour les compartiments branches vivantes et feuilles (pourtant à fort turn-over), (iii) une mauvaise estimation pour le compartiment branche morte (mais sur ce point, il est difficile de séparer la biologie des aléas).

Ces modèles ont été appliqués pour estimer l'évolution de la biomasse en fonction de l'âge pour les parcelles suivies (Figure 2). Les écart types sont faibles au regard de la biomasse sur pied : par exemple pour le peuplement G3B, la biomasse totale sur pied à 100 mois est de 128 \pm 1.9 t/ha qui se répartissent en 104 \pm 1.8 t/ha pour la partie aérienne et 24 \pm 1.0 t/ha pour la partie souterraine. Ces résultats étaient attendus dans la mesure où le matériel végétal est clonal et les paramètres des modèles sont relativement stables.



Figure 2 : Biomasse totale, aérienne, et souterraine en fonction de l'âge pour les parcelles ATP. Les intervalles de confiance correspondent aux limites à 95% (environ 2 écarts types).

L'incrément du stock de carbone sur pied (aérien et souterrain) a été calculé pour les années 2001 et 2002 (Tableau 5). Les écarts types autour des prédictions représentent 7 à 25% des incréments de biomasse simulés. Ils augmentent avec l'âge et passent d'1 tonne (G3B) à 3 tonnes pour les vieux peuplements (G3D). En terme de carbone, et pour la parcelle qui est suivie par eddy-corrélations (parcelle G3B), l'incrément de carbone dans les arbres sur pied est de l'ordre de 6 t par ha et par an \pm 500kg.

parcelle	Age	Année	Date Début	Date Fin	Incrément
	(mois)				Biomasse
					totale (t/ha)
G3A	9 à 22	2001	23/03/2001	23/03/2002	19.5 ± 1.6
G3A	22 à 34	2002	23/03/2002	02/04/2003	25.6 ± 3.3
G3B	26 à 38	2001	08/01/2001	27/12/2001	12.0 ± 0.9
G3B	38 à 49	2002	27/12/2001	28/11/2002	12.9 ± 1.0
G3C	49 à 61	2001	12/01/2001	11/01/2002	9.6 ± 1.9
G3C	61 à 74	2002	11/01/2002	31/01/2003	15.3 ± 2.4

Tableau 5 : Incrément de biomasse sur pied pour les années 2001 et 2002 (moyenne ±1 écart type).

G3D	74 à 86	2001	13/01/2001	11/01/2002	14.7 ± 2.9
G3D	86 à 99	2002	11/01/2002	31/01/2003	10.9 ± 2.8

La présente étude a permis de mettre en évidence un effet de l'âge sur les relations 'biomasse/taille des arbres' et de mettre au point des modèles de biomasse complets. Ils ont fait l'objet d'une validation, pour la partie aérienne, sur un échantillon indépendant. Sur la base des inventaires mesurés, il a ensuite été possible de calculer des incréments de biomasse (aérienne et souterraine) pour les deux ans de l'étude avec leur intervalle de confiance à 95%. Ces intervalles tiennent compte des corrélations entre compartiments et restent malgré tout assez élevés.

Tarifs de cubage pour le volume total aérien des principales essences françaises (Tarifs LERFOB)

L'élaboration de tarifs de cubage pour le volume aérien total de l'arbre permet d'éviter la multiplication des erreurs induites par les facteurs d'expansion branches. L'objet de l'étude étant l'estimation de la ressource nationale, la représentativité de l'échantillon est primordiale. Les arbres ainsi choisis forment une base de données de 4543 individus. Les 7 essences pour lesquelles nous avons élaboré des tarifs sont le Chêne sessile, le Hêtre, le Douglas, l'Epicéa,

le Sapin pectiné, les Pins (maritime, laricio, sylvestre et noir) ainsi que le Mélèze. L'hétéroscédasticité du volume nous a conduit à travailler sur le facteur de forme. Le volume s'écrit donc

$$v_{tot} = \frac{1}{4\pi} . c_{130}^2 . h_{tot} . f$$
(1)

où *f* est le facteur de forme, sans unité, c_{130} et h_{tot} la circonférence et la hauteur en mètres, et v_{tot} le volume en m³. C'est la variable *f* que nous modélisons. La forme générale est :

$$f(c_{130}, h_{tot}) = (\alpha + \beta \times c_{130} + \gamma \times \frac{\sqrt{c_{130}}}{h_{tot}}) \cdot (1 + \frac{\delta}{c_{130}^2}) + \varepsilon$$
(2)

où α , β , γ et δ sont des paramètres à ajuster.

Le tableau récapitulatif des résultats pour chacune des essences concernées est présenté ci dessous. Nous observons des similitudes dans l'évolution des facteurs de forme en fonction de c_{130} entre certaines essences. Les résineux « sombres » (Epicéas, Douglas et Sapin) ont une diminution forte du facteur de forme avec la circonférence, ce qui signifie que plus ils sont gros, plus l'arbre est de forme conique. A l'inverse, les facteurs de forme du Chêne et du Hêtre augmentent tous les deux avec la robustesse de l'arbre, ce qui signifie qu'a circonférence constante, plus l'arbre est trapu, plus le volume est de forme cylindrique. Les Pins ont un comportement proche de celui du Hêtre.

	Essence	Chêne sessile	Douglas	Epicéa commun	Hêtre	Pins	Mélèzes (Eur. & Jap.)	Sapin pectiné
	α	0,471	0,534	0,631	0,395	0,311	0,550	0,550
Estimation	β	-0,034	-0,053	-0,095	0,027	0,040	-0,135	-0,075
	γ	3,77			4,21	3,40	3,22	2,77
	δ		0.0057		0,0045	0,0191		
Ecart	α	0,014	0,01	0,007	0,010	0,015	0,05	0,015
	β	0,0013	0,0097	0,0072	0,0049	0,0143	0.016	0,0039

Tableau 6 : Estimation des paramètres pour les différentes essences.

	γ	0,312			0,247	0,185	1,1	0,344
	δ		0,0014		0,0004	0,0019	-	
	α	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,0048	< 0,0001	< 0,0001
Crit,	β	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
orb,	γ	< 0,0001	0,0004		< 0,0001	< 0,0001	0,005	< 0,0001
٦	δ				< 0,0001	< 0,0001		

L'objectif de cette étude est de fournir des outils pour l'estimation de la biomasse totale aérienne à l'échelle nationale, or les données disponibles ne sont qu'un échantillon pris dans cette ressource à une date ancienne. Les travaux entrepris nous ont permis d'apporter les éclairages suivants :

- La variabilité géographique existe mais nous n'avons pas pu détecter de structuration claire.
- Les données disponibles sur le volume total des individus sont anciennes mais nous n'avons pas observé de tendance temporelle.
- Nous avons testé nos tarifs sur 35 réserves de TSF. Les résultats sont peu concluants, mais nous utiliserons pour les TSF le même tarif.
- D'après les données de l'IFN, les essences pour lesquelles nous avons donné un tarif spécifique représentent environ 60% du volume de la ressource nationale. En particulier, nous avons des lacunes importantes pour les feuillus divers (hors Hêtre et Chêne sessile). Nous avons élaboré un tarif « feuillus divers » avec les données de Hêtre et de Chêne sessile qui a montré de bons résultats sur un jeu de 63 Frênes.

Apport de la modélisation de l'architecture des plantes pour l'évaluation des facteurs d'expansion

L'analyse et la modélisation de l'architecture des arbres nous permettent d'obtenir par calcul des structures végétales en 3 dimensions d'une grande fidélité botanique (Blaise *et al.*, 1998). Les paramètres ayant servi à l'élaboration des maquettes résultent de données terrain restreintes car longues et coûteuses à récolter. Changer de fertilité ou de densité impliquent de refaire un minimum de mesures terrain et rendent donc fastidieuses toutes étude de variabilité. Pour appliquer concrètement ces contraintes nous avons utilisé les données issues de modèles de croissance forestiers dont les spécificités servent de guide à la simulation de l'architecture.

Les fonctions modificatrices de l'architecture des arbres sont élaborées à l'aide d'abaques construites pour chaque essence via différentes simulations sous Capsis (différentes classes d'âge et de fertilité).La réponse est gérée de manière hiérarchique par une action qui porte tout d'abord sur la taille (allongement) puis sur le nombre d'entrenœuds et donc de feuilles (organogénèse). Implicitement, la variation générée sur les entrenœuds se répercute sur la distribution en nombre et en qualité des branches et de rameaux latéraux. A cette fin, nous avons utilisé et finalisé le couplage mis en place entre un logiciel de simulation de l'architecture des plantes (*AMAPsim*, Barczi *et al.*, 1997) et une plateforme gérant différents types de modèles de croissance et de production forestière (*Capsis*, Coligny et al, 2003) en testant des jeux de données sur différents résineux et sur l'eucalyptus (Meredieu *et al.* 2004). L'application de contraintes sur la simulation, via les fonctions modificatrices, permet d'obtenir une convergence plus que raisonnable (Figure 3b) respectant la dispersion des hauteurs et des diamètres pour un peuplement virtuel de Pin maritime âgé de 12ans.



Figure 3 : Les caractéristiques des arbres (hauteur et diamètre), issues du modèle dendrométrique et issues des simulations AMAPsim, sont représentées pour 96 individus classés par ordre de diamètres croissants. a) les simulations AMAPsim sont réalisées sans contraintes. b) les simulations AMAPsim sont réalisées sous contraintes en utilisant les fonctions modificatrices.

Grâce à l'information topologique et géométrique attachée à chaque arbre simulé par *AMAPsim*, il est possible de connaître le volume ou la surface foliaire à un âge donné mais aussi de séparer le volume total en volume tronc et volume houppier, et à l'intérieur du houppier les volumes sont subdivisés en fonction de l'ordre de ramification. Puis par le jeu des fonctions modificatrices et en utilisant des données issues d'un modèle dendrométrique, il s'agit alors d'apporter une information moyenne sur les facteurs d'expansion. Par exemple, le facteur d'expansion qui intéresse l'IFN est celui permettant d'évaluer le volume total d'un arbre (tronc + branches) TrVol+BrVol, connaissant le volume du tronc fin bout de 7cm, TrVol+7. Ce facteur calculé à l'aide de notre simulation bouge fortement pour les petits diamètres et à tendance à se stabiliser en allant vers les fortes valeurs (Figure 4). Les valeurs moyennes des coefficients d'expansion sont de 2.39 pour le peuplement de 12 ans et de 1.44 pour celui de 40 ans et sont très cohérentes avec celles issues de la bibliographie.



Figure 4 : Valeurs du facteur d'expansion en fonction du diamètre pour une simulation sous contrainte d'un peuplement de pin maritime de 12 ans et un peuplement de 40 ans (hauteur dominante de 17m à 40 ans).

Nous avons présenté quelques résultats mais pour aboutir pleinement aux objectifs fixés, il est nécessaire de conforter divers points et notamment il faut 1) préciser et affiner les hypothèses faites sur les fonctions modificatrices (travaux en cours sur le pin sylvestre et le pin noir), et 2) valider par des données terrain non seulement les aspects volume ou biomasse mais aussi les surfaces foliaires ou les encombrement et remontée du houppier pour bien rendre compte, par exemple, des effets de la densité des peuplements.

Discussion et perspectives

L'élaboration d'un système d'équation sur un massif donne de bons résultats en terme de précision si l'échantillon de calibration couvre bien la variabilité en âge et en dimension des arbres. Les compartiments qui présentent les plus grandes erreurs d'évaluation sont les compartiments à fort turn-over (comme les feuilles) probablement parce que la taille de ces compartiments est fortement dépendantes de la répartition du carbone dans l'arbre qui dépend elle même des conditions climatiques. Cela dit, ces compartiments représentent une faible part de la biomasse sur pied (5 à 6% en moyenne). La plus grosse incertitude se situe dans les racines, car du fait des difficultés d'échantillonnage, peu de données peuvent être récoltées. En terme d'incréments de carbone (uniquement ce qui est contenu dans la biomasse), les erreurs sont du même ordre de grandeur que celles observées sur les stocks.

Les exemples présentés dans ce chapitre tendent à montrer qu'il est possible de trouver des équations génériques au moins dans leur ossature initiale. La variable r^2h est particulièrement intéressante car elle est un équivalent du volume de l'arbre au coefficient de forme près. L'introduction de l'âge dans les équations indique que les relations de proportionnalités évoluent avec le temps. A l'instar du tarif de cubage élaboré par le LERFOB, si il est possible d'espérer obtenir une forme d'équation qui fonctionne pour toutes les essences, les paramètres ajustés sont, eux, fondamentalement différents d'une essence à l'autre. La difficulté essentielle se situe dans la prise de données. Pour obtenir des équations qui soient suffisamment robustes, il est nécessaire de couvrir des situations suffisamment contrastées du point de vue de la croissance des arbres. Les bases de données, ou les coopératives de données, sont des instruments précieux qui permettent d'augmenter, petit à petit le nombre d'arbres échantillonnés et donc ainsi couvrir au mieux la variabilité. En parallèle, les essais sylvicoles, ou sites instrumentés, permettent de tester des hypothèses (effet de l'âge, de la fertilité, de la densité du peuplement, de la structure du peuplement) et ainsi affiner la forme des équations.

Estimation des stocks et des flux de carbone dans la biomasse des forêts françaises à partir des données de l'IFN

Introduction : Comparaison de différentes estimations.

Plusieurs estimations des stocks et flux de carbone dans la biomasse forestière en France ont été publiées au cours des cinq dernières années. Comme indiqué en introduction de ce chapitre, les résultats obtenus se situent dans une fourchette assez large d'estimation, même s'ils reposent pour la plupart sur les données de l'IFN.

De multiples facteurs sont à l'origine des écarts observés :

- les estimations se rapportent à des dates ou à des périodes différentes. Les tendances fortes de l'évolution des forêts françaises depuis plusieurs décennies (accumulation de matériel sur pied, augmentation de la productivité) impliquent des variations similaires des stocks et flux de carbone dans la biomasse.
- **les compartiments pris en compte ne sont pas strictement identiques** : certains pour lesquels peu de données sont disponibles et dont l'importance quantitative est globalement limitée sont, selon les cas négligés ou évalués forfaitairement. On trouve dans cette catégorie le feuillage, les strates herbacées et arbustives, le bois mort, mais aussi les arbres de dimension inférieure au seuil de recensabilité utilisé par l'IFN (diamètre à 1,30 m inférieur à 7,5 cm). La part de ces compartiments dans la biomasse totale des peuplements forestiers, relativement faible au niveau national est cependant très variable selon les catégories de peuplements (essences d'ombre/de lumière, peuplements jeunes/peuplements mûrs) ou selon les régions (la contribution relative des strates herbacées et arbustives est par exemple sensiblement plus élevée dans la zone méditerranéenne).

Différentes méthodes et différents paramètres sont utilisés pour évaluer la biomasse des arbres à partir des données de l'IFN.

- pour chaque arbre échantillonné, l'IFN mesure la circonférence à 1,30 m (C13) et la hauteur totale (HTOT), données utilisées pour le calcul du volume individuel de l'arbre (VIFN).
- le volume estimé VIFN est, en jargon IFN, le volume bois fort tige, sur écorce ; il s'agit du volume du tronc, limité à la partie pour laquelle le diamètre est supérieur à 7cm (découpe bois fort). Cette définition générale est adaptée en cas de déformation importante de la tige susceptible d'interdire la valorisation du bois en sciage ; ces déformations sont principalement observées sur les gros bois feuillus et certains gros bois résineux (Figure 5). Le volume pris en compte est alors pratiquement limité au volume situé en dessous de cette déformation, à une



Figure 5 : mesure des arbres par l'IFN

découpe alors dite de forme (des surbilles de tige peuvent être prises en compte au-dessus de cette découpe, mais à condition de satisfaire à des conditions de dimension et de forme telles qu'elles ne représentent en moyenne qu'une faible part du volume tige situé audessus de la découpe). L'adoption de cette définition se justifie par des considérations socio-économiques, le premier objectif de l'IFN étant, à sa création, l'évaluation du potentiel productif de la forêt française pour l'alimentation de filières bois d'œuvre et trituration. Le volume estimé par l'IFN ne représente donc qu'une partie du volume aérien total de l'arbre ; les branches en sont notamment exclues.

- deux types d'approches sont alors utilisées :
- le calcul du volume aérien total de l'arbre, par application d'un facteur d'expansion branches au volume évalué par l'IFN (volume du tronc, ou volume tige).
- le calcul direct à partir des données C13 et HTOT du volume aérien total de l'arbre ou de sa biomasse, à l'aide de relations allométriques.
- Le **facteur d'expansion branches** moyen est un intermédiaire commode pour comparer différentes estimations. Souvent différencié pour les feuillus et les résineux, il est défini comme le ratio (volume aérien total / volume tige). Il s'agit d'une grandeur extrêmement variable, selon l'essence, la station, la sylviculture, et particulièrement difficile à évaluer sans mettre en place des campagnes de mesure lourdes et destructives. Ce facteur est, selon les cas envisagés ci-dessus, soit un des paramètres clés de la procédure d'évaluation du stock de carbone, soit un ratio calculé a posteriori, lorsque sont utilisées des relations allométriques.
- Des **facteurs d'expansion racines** permettent ensuite d'intégrer dans les estimations la partie souterraine du volume ligneux ou de la biomasse des arbres ; connus avec une grande incertitude, ils sont une source de variabilité supplémentaire.
- Le calcul de la biomasse (hors feuillage) requiert la multiplication du volume total des arbres par la **densité du bois**, celle-ci étant également variable selon l'essence, la vitesse de croissance de l'arbre, la position dans l'arbre (l'écorce est par exemple moins dense), ...
- L'application d'un **taux de carbone** à la masse ligneuse permet in fine de convertir la biomasse totale des arbres en masse de carbone. Ce taux semble moins variable que les facteurs d'expansion ou que les densités. Il se situe généralement dans une fourchette comprise entre 0.45 et 0.5.
- Le calcul d'un **ratio global**, défini comme le rapport de la masse de carbone au volume tige, et égal au produit des facteurs d'expansion branches et racines, de la densité du bois et du taux de carbone, permet de résumer à quelques valeurs clés chacune des estimations considérées (ratio global moyen pour les principaux groupes d'essences, par exemple Feuillus et Résineux).
- Enfin, Il existe deux grandes méthodes pour l'évaluation des flux nets de carbone :
- Par variation de stock en comparant deux inventaires successifs
- Ou par différence entre les flux entrant (accroissement en volume) et sortant (récolte de bois, mortalité)
- La seconde approche est certainement plus délicate car elle repose sur le calcul d'une différence entre des données de sources différentes et souvent hétérogènes. L'accroissement en volume et la mortalité sont évalués par l'IFN, avec quelques difficultés en ce qui concerne la mortalité de type accidentel (chablis, incendies...), du fait de la périodicité des inventaires (12 ans environ). Les données sur la récolte sont, quant à elles, diverses et partielles : le volume abattu et laissé en forêt (parfois brûlé) n'est pas pris en compte, le mode de cubage est variable selon la destination du bois (sciage, trituration, divers : poteaux...) et les estimations sont très imprécises en ce qui concerne les volumes

autoconsommés, qui représentent en France 25 à 30 % du volume prélevé global. Cette approche est néanmoins préconisée par le GIEC et mise en œuvre par le CITEPA dans le cadre de l'inventaire annuel des émissions de gaz à effet de serre.

Le Tableau 7 ci-dessous permet la comparaison des différentes estimations, y compris celle proposée à l'issue du projet CARBOFOR. Cette dernière, dont les résultats sont détaillés dans la section 3 ci-dessous, repose sur :

- l'utilisation des tarifs de cubage volume aérien total construits par le LERFOB à partir des archives de la recherche forestière française (données collectées de 1920 à 1950) et présentés dans la section 2,
- les facteurs d'expansion racines et les valeurs de la densité du bois retenus en conclusion de la synthèse bibliographique (partie B de ce chapitre).

Les valeurs du ratio global correspondant aux estimations antérieures sont relativement homogènes en ce qui concerne les feuillus ; pour les résineux, l'estimation du CITEPA est supérieure d'environ 20 % aux deux autres. L'évaluation CARBOFOR repose sur des valeurs de ce ratio global sensiblement supérieure pour les feuillus (environ + 25 %), ou située dans le haut de la fourchette pour les résineux. Les tarifs de cubage du LERFOB sont la principale cause de cette réévaluation, qui sera commentée plus loin.

Tableau 7 : Comparaison de différentes estimations des stocks et flux de carbone dans les forêts françaises.

a) AGRIGES 1999 : estimation calculée par l'IFN et l'INRA en conclusion du projet AGRIGES. Les facteurs d'expansion et les densités (par essence) proviennent d'une synthèse bibliographique. Des relations allométriques ont été exploitées pour les taillis. Des estimations forfaitaires par ha ont été utilisées pour le feuillage (1,7 tC/ha pour le hêtre, 2 tC/ha pour les autres feuillus, 6 tC/ha pour les résineux) et la strate herbacée (1 tC/ha, sauf pin maritime : 4 tC/ha) ; le bois mort mesuré par l'IFN (partiel : mortalité depuis moins de 5 ans) a été pris en compte. Source bibliographique : Dupouey J.L., Pignard G., Badeau V., Thimonier A., Dhôte J.F., Nepveu G., Bergès L., Augusto L., Belkacen S., Nys C., 1999. Stocks et flux de carbone dans les forêts françaises, C.R. Acad. Agr. Fr., 85, 6, 293-310.

c) IGD 2000 : calcul du stockage de carbone dans la strate arborée et les sols forestiers. Paramètres tirés du document CEE-ONU, 1986. Les ressources forestières de la région de la CEE (Europe, URSS et Amérique du Nord). Source bibliographique :Ministère de l'Agriculture et de la pêche, Inventaire forestier national, 2000. Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises.
 d) CARBOFOR 2004 : voir section 3 ci-dessous.

	AGRIGES		CITEPA		IGD 2000		CARBOFOR	
	19	99	1999				2004	
FEU. = FEUILLUS, RES. = RESINEUX	FEU.	RES.	FEU.	RES.	FEU.	RES.	FEU.	RES.
Facteur d'expansion branches volume aérien ligneux / volume tige	1.304	1.125	1.25	1.25	1.4	1.3	1.611	1.335
Facteur d'expansion racines volume ligneux total / volume aérien ligneux	1.19	1.235	1.28	1.28	1.143	1.154	1.28	1.30
Facteur d'expansion global volume ligneux total / volume tige	1.552	1.389	1.6	1.6	1.6	1.5	2.063	1.735
Infradensité du bois	0.555	0.41	0.54	0.43	0.528	0.395	0.546	0.438
Taux de carbone	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.475	0.475
Ratio global (tC/m3 IFN) masse de carbone / volume tige	0.431	0.285	0.432	0.344	0.422	0.296	0.535	0.361
Compartiments « secondaires »	2.3	6.5	0	0	0	0	0	0
(tC/ha) feuillage, les strates herbacées et arbustives, les arbres non recensables et le bois mort								

Le Tableau 8 récapitule les valeurs utilisées pour l'inventaire annuel des émissions de gaz à effet de serre dans différents pays européens. Du fait de la libre appréciation laissée aux signataires de la convention quant à la prise en compte ou non de la biomasse souterraine, il

b) CITEPA 1999 : paramètres utilisés pour le calcul des émissions du secteur forêt dans les inventaires annuels de gaz à effet de serre. Origine : communications orales MIES/INRA. La méthode repose sur la différence entre flux entrant et sortant. Source bibliographique : CITEPA (Centre Interprofessionnel technique d'études de la pollution atmosphérique), 1999. Evaluation des puits de CO₂ suivant la nouvelle méthode préconisée par le GIEC.

existe un doute à ce sujet pour les facteurs d'expansion présentés. On constatera néanmoins que les valeurs des facteurs d'expansion sont, en dehors de deux exceptions (Danemark, Finlande), sensiblement inférieures aux résultats du projet CARBOFOR.

Pays	Essences	Facteur d'expansion Volume biomasse/ Volume tiges	Infradensité du bois	Taux de carbone
Autriche	Conifères	1.45	0.39	0.49
	Feuillus	1.46	0.53	0.48
Danemark	Feuillus	2.00	0.58	0.50
	Conifères	2.00	0.38	0.50
Finlande	Pin	1.527	0.39	0.519
	Epicéa	1.859	0.39	0.519
	Feuillus	1.678	0.49	0.501
France	Feuillus	1.60	0.54	0.50
	Conifères	1.60	0.43	0.50
	Peupliers	1.60	0.35	0.50
Allemagne	Chênes, hêtre	1.24	0.56	0.50
	Autres feuillus	1.24	0.55	0.50
	Epicéa, sapin, douglas	1.14	0.37	0.50
	Pin, mélèze	1.14	0.43	0.50
Irlande	Conifères	1.30	0.37	0.43
	Feuillus	1.30	0.55	0.45
Pays-Bas	Toutes essences	1.20	0.50	0.50
Portugal	Conifères	1.247	0.38	0.45
-	Feuillus	1.237	0.70	0.45
Espagne	Toutes essences	1.60	0.50	0.45
Suède	Feuillus	1.50	0.58	0.45
	Conifères	1.30	0.42	0.45
Royaume-Uni	Conifères	1.39	0.35	0.50
-	Feuillus	1.52	0.55	0.50

Tableau 8 : facteurs utilisés pour l'estimation du puits de carbone forestier dans le cadre de l'inventaire des émissions de gaz à effet de serre (source : Löwe et al, 2000)

Méthodologie mise en œuvre d'estimation révisée des stocks et flux de carbone dans la biomasse des forêts françaises.

Les stocks et les flux annuels de carbone dans les forêts françaises ont été réévalués à partir des deux dernières séries d'inventaires départementaux. La méthode de calcul est la suivante :

- application des tarifs volume aérien total du LERFOB aux arbres échantillons de l'IFN. Le tableau 3 récapitule les caractéristiques des 8 tarifs utilisés : paramètres correspondant à l'équation présentée dans la section 2, essences des arbres utilisés pour la construction du tarif, essences pour lesquelles le tarif est utilisé.
- Application d'un facteur d'expansion racine de 1,28 pour les feuillus et de 1,30 pour les résineux.
- Application d'un taux de carbone dans la masse ligneuse de 0,475
- Le feuillage, les strates herbacées et arbustives, les arbres non recensables et le bois mort n'ont pas été pris en compte.

Résultats.

Le stock de carbone dans la biomasse forestière (aérienne et souterraine) est évalué à 71 t C/ha à l'occasion du dernier inventaire réalisé en moyenne en 1996, le volume sur pied étant

de 154 m3/ha . Cette valeur par ha est estimée pour la surface des formations boisées de production, soit 13,8 millions d'hectares en 1996, ce qui donne un stock total de 984 Mt C. Si on extrapole ce stock à la totalité de la surface boisée, soit 14,86 millions d'ha, on obtient une estimation globale de **1059 Mt C** en 1996.

Le stock de carbone dans la biomasse forestière (aérienne et souterraine) est évalué à **59,4** t C/ha à l'occasion de l'inventaire précédent réalisé en moyenne en **1984**, le volume sur pied étant de 133 m3/ha. Ce stock est estimé pour la surface des formations boisées de production, soit 13,4 millions d'hectares en 1984, ce qui donne un stock total de 795 Mt C. Si on extrapole ce stock à la totalité de la surface boisée, soit 13,98 millions d'ha, on obtient une estimation globale de **830 Mt C** en 1984.

L'exploitation de ces deux inventaires permet d'évaluer, par différence de stocks, le flux annuel net de carbone dans la biomasse des forêts à **15,6 Mt C** /an si on se limite aux formations boisées de production, et à **18,7 Mt C**/an si on extrapole à l'ensemble des forêts. Il est important de noter que les résultats présentés ici ne prennent pratiquement pas en compte l'impact des tempêtes de décembre **1999**, car les inventaires départementaux réalisés à partir de 2000 ont été réalisés dans des régions peu affectées.

Sans prendre en compte les méthodes d'évaluation de la masse de carbone des arbres, ces résultats souffrent de plusieurs biais liés aux dispositifs d'inventaire forestier :

- l'extrapolation à l'ensemble des forêts est discutable, car les forêts non classées en formation de production par l'IFN sont majoritairement des peuplements localisés sur fortes pentes, plus accessoirement des peuplements à usage récréatif marqué. On peut penser que le stock et la production primaire de biomasse y sont plus faibles, mais c'est sans doute également le cas pour les prélèvements de bois. L'ordre de grandeur semble donc pouvoir être conservé.
- Des modifications apportées aux modalités de réalisation des inventaires sont à l'origine de biais dans le calcul des variations de stock de carbone ; environ 250 000 ha, principalement de guarrigues et maquis, ont été inventoriés lors de l'avant dernier inventaire et non à l'occasion du dernier, en raison de leur faible intérêt économique. Ces peuplements ont un volume sur pied faible : environ 52 m3/ha (et 32 tC /ha) lors de l'avant-dernier inventaire. Le stock moyen par ha est donc surévalué lors du dernier inventaire, puisque la biomasse de ces peuplements n'est pas comptabilisée avec les formations de production, et la variation de stock est également surévaluée. L'impact est toutefois assez limité : de l'ordre de 0,5 tC/ha sur l'estimation du stock, et de 0,5 Mt C/an sur l'estimation du stockage annuel moyen.
- Certains terrains délaissés par l'agriculture qui se sont boisés entre 1984 et 1996 par colonisation naturelle portaient déjà des arbres en 1984, et cette biomasse, difficile à évaluer, serait à déduire de la variation de stock calculée ci-dessus. Bien que ces boisements naturels représentent aujourd'hui plus de 80 % de l'extension forestière en France, l'impact sur l'estimation du stockage annuel de carbone est ici encore limitée. Si on suppose que 80 % des terrains correspondant à l'extension forestière pour la période 1984-96 contenaient en 1984 un volume feuillu de 10m3/ha, l'évaluation du stockage annuel devrait être diminuée de seulement 0,3 MtC/ha.
- Les valeurs du stockage annuel net de carbone dans la biomasse forestière présentées cidessus pourraient donc être surestimées d'environ 0,8 à 1 Mt C/an, ce qui conduit à des estimations du puits forestier de l'ordre de 14,8 Mt C/an pour les formations de production, et de 17,9 Mt C/an pour l'ensemble des forêts françaises.

Les estimations révisent assez sensiblement à la hausse les évaluations antérieures, notamment celles proposées par JL. Dupouey et al. en 1999. Le stock sur pied était en effet estimé à 54,8 tC/ha en 1991 et 48,5 tC/ha en 1979, si on ne prend en compte que le compartiment biomasse des arbres recensables Les principales causes de cette réévaluation

sont l'utilisation des tarifs de cubage construits par le LERFOB et l'adoption de facteurs d'expansion racines plus élevés.



Figure 6 : Comparaison des estimations de stock de carbone par unité de surface dans la biomasse forestière

La révision à la hausse du stockage annuel net (calculé comme une variation de stock) est sensiblement plus marquée, puisque le puits global pour la période 1979-91 était estimé à 10,5 Mt C/an. Il y a là l'effet combiné de l'ajustement de la méthode (augmentation d'environ 25 % du ratio global masse de carbone / volume IFN) et de l'évolution tendancielle du stockage annuel net. Plusieurs facteurs contribuent à l'augmentation de ce dernier :

- L'accroissement en volume par unité de surface augmente, pour des raisons encore mal cernées, en moyenne de + 1 % par an (depuis au moins 2 à 3 décennies), alors que la récolte de bois progresse moins rapidement, voire stagne depuis le début des années 90 (avant les tempêtes de 1999).
- La superficie forestière connaît, depuis la moitié du XXème siècle, une croissance régulière, qui demeure forte en dépit de la diminution des reboisements : en moyenne + 73 000 ha/an entre 1984 et 1996, essentiellement par colonisation naturelle de terrains abandonnés par l'agriculture. Cette extension de la forêt contribue également à l'augmentation de l'accroissement total en volume. On peut remarquer ici que l'impact d'une augmentation de la superficie forestière (hors peupleraies) sur la production biologique et sur le stockage de carbone évalués à partir des données de l'IFN n'est perceptible qu'à l'issue d'un délai généralement compris entre 10 et 20 ans, qui correspond au temps nécessaire aux jeunes arbres pour atteindre le seuil de recensabilité. L'augmentation de surface constatée entre deux inventaires successifs ne contribue donc que marginalement à la variation de stock calculée entre ces deux inventaires. De plus si cette augmentation de surface est importante, elle a pour effet de réduire le stock moyen calculé sur l'ensemble de la forêt (moyenne du stock sur les forêts préexistantes et du stock, plus faible sur les forêts nouvelles).

L'analyse détaillée des résultats fait ressortir un certain nombre de constats :

En dépit d'un volume IFN à l'hectare inférieur, qui s'explique par l'existence de taillis (143 m3/ha contre 173 m3/ha pour les peuplements résineux), les peuplements feuillus présentent globalement un stock de carbone par ha supérieur : 76 t C/ha contre 62 t C/ha pour les résineux. Cette situation est la conséquence de densités et de proportions de branches plus importantes. La variation du stock a été équivalente pour les deux groupes d'essences avec environ + 1 t C/ha/an.

- En ce qui concerne la répartition par catégorie de propriété, on observe en matière de stock de carbone la même hiérarchie que pour les volumes sur pieds : 85 t C/ha en forêt domaniale (191 m3/ha), 81 t C/ha dans les autres forêts publiques (181 m3/ha) et 67 t C/ha en forêt privée (143 m3/ha). Mais les écarts ont tendance à se réduire, les variations pour la période 1984-96 étant classées dans l'ordre inverse : + 6 t C/ha en forêt domaniale, + 9 t C/ha dans les autres forêts publiques, + 13 t C/ha. Cette hiérarchie est très corrélée à l'importance relative des reboisements et au taux de mobilisation du bois dans les trois catégories de propriété. Globalement le stockage dans les formations de production a été de + 1 Mt C/an en forêt domaniale (1,4 millions d'ha), + 2,5 Mt C/an dans les autres forêts publiques (2,2 millions d'ha) et + 12,1 Mt C/an en forêt privée (10,1 millions d'ha).
- Le stock de carbone par ha est en moyenne de 80 t C/ha en futaie régulière et dans les mélanges futaie feuillue taillis et de seulement 39 t C/ha dans les taillis simples. Les mélanges futaie résineuse taillis et les futaies irrégulières ont un stock par ha intermédiaire, évalué à respectivement 70 et 52 t C/ha. Ces valeurs moyennes sont largement dépendantes de la répartition des peuplements par classe d'âge.
- La Figure 7 représente, par département, le stock moyen de carbone dans la biomasse forestière par unité de surface. On vérifie que les stocks les plus élevées à l'échelle départementale sont localisés dans le Nord-Est de la France : Alsace, Lorraine, Franche-Comté, dans le Nord des Alpes, et dans la partie occidentale du massif pyrénéen. Les régions méditerranéennes présentent les valeurs les plus faibles pour cette estimation, qui ne prend en compte que la biomasse des arbres recensables. Le tableau (en annexe) récapitule les principaux chiffres à l'échelle de la région administrative.
- La Figure 8 représente le stockage annuel net de carbone dans la biomasse forestière. A l'échelle départementale, les puits les plus importants se situent sur une large diagonale Sud-Ouest / Nord-Est, où ressortent les régions Aquitaine, Bourgogne et Auvergne. Cette situation a sans doute été bouleversée par les tempêtes de décembre 1999, qui ont causé d'importants dégâts sur une grande partie de cette zone.



Figure 7 : Stock moyen de carbone par unité de surface dans la biomasse forestière, par département (source IFN)



Figure 8 : Variation annuelle du stock de carbone dans la biomasse forestière, par département. Période moyenne 1984-96. (source IFN)

Discussion : Validation et précision des résultats.

Validation des tarifs volume aérien construits par le LERFOB

Le calcul du ratio Volume aérien total / volume IFN montre que les tarifs conduisent à réviser assez fortement à la hausse le volume des branches, principalement en ce qui concerne les feuillus (Tableau 7). La valeur moyenne de ce ratio pour le dernier inventaire est de 1,61 pour les feuillus et de 1,335 pour les résineux.

L'ampleur de la réévaluation mérite quelques commentaires. L'échantillon utilisé par le LERFOB, bien que conséquent avec plus de 4500 arbres, est caractérisé par une représentativité imparfaite. En résumé :

- De nombreuses essences en sont absentes ; parmi les feuillus, seuls le chêne sessile et le hêtre ont pu être traités. Le volume aérien des autres feuillus a été évalué à l'aide d'un tarif construit en regroupant les données de ces deux essences.
- Les forêts dans lesquelles ont été prélevés les échantillons sont majoritairement localisées dans le Nord de la France.
- Les mesures sont relativement anciennes (1920-55), et plusieurs facteurs ont pu ou pourraient modifier la forme des arbres (évolution sylvicole, amélioration génétique, changements environnementaux...)
- Les placettes ont été exclusivement implantées dans des peuplements de futaie régulière.

Une appréciation, parfois qualitative, de l'impact de ces différents aspects est présentée dans la section 2 ci-dessus.

Le dernier point paraît particulièrement important du fait, d'une part, des différences de forme entre les arbres de futaie et les réserves de taillis - sous - futaie, et d'autre part, de la proportion des mélanges de futaie et de taillis dans la ressource forestière feuillue (Les 8,8 millions d'hectares de formations de production feuillues en France se répartissent pour 36 % en futaie, 24 % en taillis simple et 40 % en mélanges futaie – taillis).

Les arbres de mélanges futaie – taillis étant caractérisés par le développement de leur houppier, on peut penser que les tarifs construits à partir d'arbres de futaie en sous-estiment le

volume total. Toutefois, le modèle retenu accorde une place importante à la variable Racine(C130) / HTOT, qui représente la robustesse de l'arbre, ce qui pourrait lui permettre un comportement cohérent en dehors de son domaine de construction.

Les éléments pour le vérifier sont très fragmentaires. Les résultats d'un test effectué sur un échantillon limité et jugé non représentatif par le LERFOB n'ont pas été très concluants.

La synthèse la plus complète en ce qui concerne la ressource feuillue nationale nous semble être constituée par les travaux de Jean BOUCHON, Jean-Marc OTTORINI et Jean PARDE, publiés en 1981. Ils présentent les résultats de travaux récents sur le taillis simple d'une part, la futaie d'autre part.

Pour le taillis, les valeurs suivantes sont retenues : facteur d'expansion branches des taillis recensables : 1,82 ; infradensité du bois : 0,55.

Des facteurs d'expansion branches sont calculées par classe de diamètre pour le chêne et le hêtre en futaie, avec indication de valeurs moyennes : de 1,23 à 1,25 pour le chêne, environ 1,30 pour le hêtre. On notera que les échantillons utilisés par J. Bouchon et al. pour l'étude des futaies feuillues et par le LERFOB pour la construction de tarifs sont pour l'essentiel des sous-ensembles d'un même échantillon global, celui des arbres mesurés sur les placettes d'expérimentation de la recherche forestière de 1920 à 1955.

En ce qui concerne les taillis – sous – futaie, faute de données récentes exploitables, les auteurs fournissent une synthèse issue de la littérature technique ancienne. Ils rappellent notamment le ratio utilisé par les forestiers jusqu'au milieu du XXème siècle pour évaluer les bois de houppier des chênes de réserve en taillis-sous-futaie : «Cela correspond à peu près à 0,67 m3 de bois de feu par m3 de bois de fût, à quoi il faudrait ajouter les bourrées et fagots pour avoir le bois total ». Ils s'appuient surtout sur les « Expériences forestières entreprises de 1871 à 1874 par Monsieur LE CHAUFF, Inspecteur des forêts à Moulins, Allier », en précisant : « cet inspecteur était connu pour son sérieux ; HÜFFEL, à l'occasion, se réfère à ses travaux, dont il atteste la valeur ». Après avoir vérifié la très bonne concordance entre les estimations de LE CHAUFF et celles calculées par la station de Sylviculture et de Production pour les chênes de (vieille) futaie, les auteurs proposent d'adopter les données de LE CHAUFF et de retenir un facteur d'expansion branches de 1,66 (arrondi par prudence à 1,6) pour les chênes de taillis-sous-futaie de diamètre supérieur à 40 cm. Constatant l'absence de données similaires pour le hêtre, et l'existence d'un certain consensus sur le fait que les houppiers de hêtre en taillis-sous-futaie sont plus fournis que ceux des chênes, ils retiennent une valeur de 1,7 pour les gros hêtres de TSF (diamètre à 1,30 m supérieur à 37,5 cm). Pour tenir compte de l'existence de peuplements en conversion au sein des « mélanges futaie - taillis » de l'IFN, ils recommandent l'utilisation des valeurs suivantes du facteur d'expansion branche : 1,5 pour le chêne et 1,6 pour le hêtre.

Le Tableau 9 compare les facteurs d'expansion branches résultant de l'utilisation des tarifs du LERFOB avec les valeurs proposées par BOUCHON et al. Les résultats issus des tarifs ont été calculés au niveau national, mais aussi pour la Lorraine, région dont les caractéristiques forestières sont sans doute plus proches de celles des échantillons utilisés pour la construction des tarifs et pour les travaux de J. BOUCHON et al. Il apparaît que :

- D'une manière générale, les facteurs calculés pour l'ensemble de la France sont supérieurs aux valeurs obtenues en lorraine. Ceci pourrait être le reflet d'une conversion des peuplements et d'une tradition de gestion des feuillus en futaie régulière plus ancienne, que dans les autres régions.
- les facteurs d'expansion auxquels conduisent les tarifs de cubage LERFOB pour la futaie régulière sont sensiblement plus élevés que ceux proposés par J. BOUCHON. L'écart, important pour la France, est réduit pour la Lorraine.

- En ce qui concerne les mélanges futaie – taillis il y a une bonne concordance pour le chêne, tandis que les facteurs d'expansion issus des tarifs sont un peu plus élevés pour le hêtre (mais l'évaluation pour cette essence avait été fixée par J. BOUCHON de manière incertaine par comparaison avec le chêne).

	-	La cohérence est	plutôt bonne en	ce qui concerne	le taillis.
--	---	------------------	-----------------	-----------------	-------------

 Tableau 9 : Facteurs d'expansion branches pour les feuillus : comparaison du résultat de l'application des tarifs LERFOB avec les valeurs

 proposées par J. BOUCHON et al. FR = futaie régulière ; TSF = taillis sous futaie (ou mélanges futaie taillis de l'IFN) ; TS = taillis simple.

proposees par 9. Do o entori ei al. 11 – jalaie regaliere ; 151 – lalais sous jalaie (ou metaliges jalaie lalais de l'111) ; 15 – lalais simple.										
Estimation	J. BOUCHON et al. 1981			Tarifs LERFOB France			Tarifs LERFOB Lorraine			
	FR	TSF (GB)	TS	FR	TSF (GB)	TS	FR	TSF (GB)	TS	
Chênes	1,23 – 1,25	1,5 – 1,66		1,5	1,57		1,385	1,5		
Hêtre	1,3	1,6 – 1,7		1,61	1,86		1,54	1,8		
Autres feuillus				1,73	1,99		1,57	1,675		
Tous feuillus			1,82			1,72			1,71	

Il est difficile de tirer des conclusions définitives de ces comparaisons, mais on peut noter que les peuplements classés en futaie régulière par l'IFN regroupent des peuplements gérés en futaie régulière depuis leur origine et d'autres issus de la conversion plus ou moins récente d'anciens taillis – sous – futaie. Les arbres appartenant à cette deuxième catégorie de futaie ont une forme intermédiaire entre tige de futaie et réserve de TSF. Il est donc logique que les facteurs d'expansion calculés pour la futaie régulière au sens IFN se situe entre les valeurs propres à la véritable futaie régulière calculées par J. BOUCHON, et celles évaluées pour les réserves de TSF.

Cette comparaison nous semble rassurante quant à la validité des tarifs LERFOB dans la mesure où les résultats fournis pour les mélanges futaie – taillis, et pour les taillis simples, c'est-à-dire dans un domaine non couvert par l'échantillon, sont cohérents avec les quelques évaluations disponibles.

Deux questions semblent encore plus délicates, car les données semblent largement insuffisantes pour les étudier de manière satisfaisante : celle de la zone de validité géographique des tarifs (question posée par les écarts observés entre les estimations pour la France et la Lorraine), et celle de la validité des estimations pour les feuillus autres que le chêne et le hêtre.

Concernant les résineux, quelques comparaisons sommaires ont été établies, pour la région Lorraine, entre les tarifs LERFOB et des équations allométriques rassemblées dans une base de données au niveau européen. En pratique seul l'épicéa a réellement pu être étudié, avec des références allemandes, danoises et scandinaves. Le facteur d'expansion branche moyen déduit du tarif LERFOB en Lorraine (1,26) est inférieure aux valeurs calculées à partir des relations allométriques (1,29 ; 1, 31 ; 1,32 ; 1,33 ; 1,38 ; 1,40 ; 1,65 ; 1,67). L'interprétation précise de ces comparaisons est cependant délicate en raison du manque d'informations détaillées sur l'origine des équations et d'erreurs manifestes contenues dans la base de données.

Influence des estimations de la densité.

La principale conclusion d'une étude de sensibilité de l'estimation des stocks de carbone dans la biomasse des forêts belges est que la plus grande partie de l'incertitude proviendrait de l'estimation de l'infradensité des différentes essences.

Pour la France deux jeux de valeurs des densités du bois par essence ont été utilisés. Ces jeux ont été constitués à partir de références bibliographiques. L'une des références, plus ancienne

(Mathieu, 1877), propose des valeurs sensiblement plus élevées que les autres pour la plupart des essences. Ces écarts pourraient s'expliquer par un biais systématique dans la mesure des échantillons utilisés, auquel cas il serait sans doute préférable de ne pas en tenir compte. Ce raisonnement a conduit au premier jeu de valeurs, utilisé pour les estimations estampillées CARBOFOR 2004 qui précédent. Une autre hypothèse est que l'échantillon de Mathieu est plus représentatif de la ressource forestière française. Les bois provenant de régions montagneuses ou de la zone méditerranéenne, caractérisés par une densité plus élevée, y sont en effet plus présents que dans les autres sources, majoritairement publiées par des auteurs du Nord de l'Europe. Seul un réexamen des échantillons de Mathieu disponibles à l'ENGREF à Nancy permettra de lever ce doute. Dans l'attente, un deuxième jeu de valeurs de l'infradensité du bois, essentiellement basé sur les résultats de Mathieu, a été constitué.

Ce deuxième jeu a été utilisé pour calculer une seconde estimation du stock de carbone dans la biomasse des forêts françaises. On obtient alors une évaluation du stock moyen sur pied de 77 tC / ha, majorant de 8,1 % la première estimation. Les valeurs moyennes de la densité du bois sont respectivement de 0,593 pour les feuillus (+ 8,6 %) et de 0,467 pour les résineux (+ 6,7 %).

Précision de l'estimation des stocks et des flux de carbone

L'évaluation de l'erreur commise sur les estimations des stocks et des flux de carbone dans la biomasse forestière est complexe car elle fait intervenir non seulement des erreurs d'échantillonnages ou de modélisation (application des tarifs LERFOB aux arbres échantillons de l'IFN), mais aussi des biais difficiles à cerner : application de tarifs construits à partir des données chênes et hêtre aux autres feuillus, ou plus généralement application de tarifs de cubage en dehors de leur domaine de construction (types de peuplement, régions, essences...), utilisation de données pour lesquelles l'erreur est mal connue (densité du bois, taux de carbone...)

Recommandations pour le calcul des évaluations requises dans le cadre des conventions internationales (convention-cadre des Nations-Unies contre le changement climatique, protocole de Kyoto)

Les tarifs de cubage construits par le LERFOB ont permis d'améliorer l'estimation du volume aérien global des arbres et de réévaluer les facteurs d'expansion branches utilisés en France. La comparaison des deux derniers inventaires montre que les facteurs d'expansion ont progressé pour toutes les essences, dans des proportions parfois assez fortes. L'utilisation systématique des tarifs paraît donc préférable à une approche simplificatrice basée sur des facteurs d'expansion constants.

BIBLIOGRAPHIE

Badia M., Hapca A., Constant T., Mothe F., Leban J-M., Saint-André L., Daquitaine R., Blaise F., Tree shape measurement at the stand level for biomass, volume and wood properties assessment. In: Hu B., Jaeger M. editors, International Symposium on Plant growth modelling, simulation, visualization and their applications. Beijing, China, October 13-16. p 360-371. 2003. ISBN 7-302-07140-3.

Barczi, J.F., de Reffye, P., Caraglio, Y., Essai sur l'identification et la mise en oeuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale : le logiciel AMAPsim. In: Modélisation et Simulation de l'Architecture des Végétaux. J. Bouchon, P. de Reffye et D. Barthélémy (Eds). Science Update. INRA Editions, Paris, France, 1997, pp. 205-254.
- Bi H., Hamilton F., Stem volume equations for native tree species in southern New South Wales and Victoria. Aust. For. 61:4 (1999) 275-286.
- Bi H., Predicting stem volume to any height limit for native tree species in southern new south Wales and Victoria. N.Z. J. For. Sci. 29:2 (1999) 318-331.
- Blaise, F., Barczi, J.F., Jaeger, M., Dinouard, P., de Reffye, P., Simulation of the growth of plants. Modeling of metamorphosis and spatial interactions in the architecture and development of plants. In: Cyberworlds. T.L. Kunii et A. Luciani (Eds). John Wiley & Sons, Ltd, Tokyo, Japon, 1998, pp. 81-109.
- Bouchon J., Ottorini J.-M., PARDE J., Contribution à une meilleure connaissance des potentialités ligneuses totales en France à partir des données de l'inventaire forestier national. (1981)
- Cailliez F., Estimation des volumes et accroissements des peuplements forestiers avec référence particulière aux forêts tropicales, Vol .1, Estimation des volumes, Etude FAO Forêt, N°22/1, FAO Rome, 1980.
- Cannell M.G.R., World forest biomass and primary production data, Londres, Academic Press, 391p., 1982.
- Coligny, F. de, Ancelin, P., Cornu, G., Courbaud, B., Dreyfus, P., Goreaud, F., Gourlet Fleury, S., Meredieu, C., Saint André, L., CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies In Silviculture: Advantages of a shared forest-modelling platform. In: Modelling Forest Systems. Amaro, A., Reed, D. and Soares, P. (eds) CABI Publishing, Wallingford, UK, 2003, 319-323.
- Constant T., Mothe F., Badia M.A., Saint-André L., How to relate the standing tree shape to internal wood characteristics : Proposal of an experimental method applied to poplar tree. Annals of Forest Science 60 (2003) 371-378
- Furnival G.M., An index for comparing equations used in constructing volume tables, For. Sci. 7:4 (1961) 337-341.
- Inventaire Forestier National. Analyse de l'évolution de la productivité des forêts françaises au cours des 25 dernières années à partir des données de l'Inventaire forestier national. Rapport GIP ECOFOR. (2000)
- Löwe H., Seufert G., Raes F., Comparaison of methods used within Member States for estimating CO2 emissions and sink according to UNFCC and EU Monitoring Mechanism : forest and other wooded land. Biotechnol, Agron. Soc. Environ. (2000) Vol 4, 4, 315-319.
- Meredieu C., Caraglio Y., Saint-André L., de Coligny F., Barczi J-F., The advantages of coupling stand description from growth models to tree description from architectural models. 4TH International Workshop on Functional-Structural Plant Models. 07-11 June 2004, Montpellier France, 2004, 6p.
- Pegoraro E., Etude expérimentale de l'architecture et de la biomasse aérienne et participation à l'étude biomécanique de l'ancrage racinaire d'un jeune peuplement de Pin maritime dans les Landes de Gascogne. Document interne URF, 1997, 35p.
- Porté A., Bosc A., Champion I., Lousteau D., Estimating the foliage area of Maritime pine (Pinus pinaster Aït.) branches and crowns with application to modelling the foliage area distribution in the crown, Ann. For. Sci. 57 (2000) 73–86.
- Porté A., Modélisation des effets du bilan hydrique sur la production primaire et la croissance d'un couvert de Pin maritime (Pinus pinaster Ait.) en lande humide. Thèse de Doctorat, Paris XI, 1999, 160p.
- Porté A., Trichet P., Bert D., Loustau D., Allometric relationships for branch and tree woody biomass of maritime Pine (Pinus pinaster Ait.), Forest Ecology and Management, 158 (2002) 71-83.
- Radtke P.J., Bolstad P.V., Laser point-quadrat sampling for estimating foliage-height profiles in broad-leaved forests. Can. J. For. Res. 31 (2001) 410-418.
- Saint-André L., Mabiala A., N'Thongo A., Nouvellon Y., Jourdan C., Roupsard O., Deleporte Ph., Hamel O, A complete set of weighted equations taking stand age into account for above- and below-ground biomass of an Eucalyptus hybrid in Congo. Forest Ecology and Management (2004).
- Terry S., Hunter D.H., Swindel B.F., Herbage capacitance meter: an evaluation of its accuracy in Florida Rangelands, Journal of Range Management 34:3 (1981) 240-241.
- Uzoh F.C.C., Ritchie M.W., Crown area equations for 13 species of trees and shrubs in northern california and southwestern Oregon. Albany, CA. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. department of Agriculture. Res. paper PSW-RP-227-Web. 13p, 1996.
- Vande Walle I., Van Camp N., Perrin D., Lemeur R., Lust N., Van Wesemael B., Laitat E., 2004. Carbon stock in the Belgian forest biomass : sensitivity analysis of biomass expansion factors. A paraître dans Annals of Forest Science.
- Vogt K.A., Vogt D.J., Palmiotto P.A., Boon P., O'Hara J., Asbjornsen H., Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species, Plant and Soil, 187 (1996) 159-219.
- Williams M.S., Gregoire T.G., Estimating weights when fitting linear regression models for tree volume, Can. J. For. Res. 23:1 (1993) 725-1731.

Volet C

Modélisation des impacts du changement climatique sur le bilan de carbone et la production des forêts en France

OBJECTIFS

Cette partie du projet avait pour but de proposer une analyse prospective le fonctionnement et la production des grands types forestiers de plaine sous le climat actuel (1960-1990), et à différentes dates de référence des 20e et 21e siècle. Nous avons mis en œuvre essentiellement une approche de modélisation basée sur un scénario climatique 1960-2100 à partir du scénario d'accumulation B2 de l'IPCC par le modèle ARPEGE. La phénologie et le fonctionnement primaire des écosystèmes ainsi que leur production en bois récoltable ont ensuite été simulés par des modèles soit détaillés et spécifiques de chaque écosystème (GRAECO et CASTANEA), soit plus simple et générique utilisant une classification de la végétation en type fonctionnels² (ORCHIDEE). Ce volet présente un résumé des résultats obtenus en particulier pour :

- l'impact du scénario climatique sur la phénologie des espèces forestières majeures, à partir de modèles disponibles (Kramer et al. 1996), (Cannell and Smith 1983). Ce sont essentiellement les dates de débourrement et la durée de la saison de végétation qui sont les stades visés par cette partie.
- les impacts régionalisés du changement climatique sur les fonctions primaires des écosystèmes forestiers: séquestration de carbone, bilan d'énergie, bilan hydrique et écoulements hydrologiques, production en volume
- les impacts croisés des scénarios de gestion envisagés.

Les aspects socio-économiques n'ont pas été traités par le projet, suivant la recommandation du CS du GICC.

EXPERIENCES DE SIMULATIONS REALISEES

Trois expériences de simulation ont été effectuées (diagramme ci-dessous).

1. Dérive climatique à long terme de la production primaire potentielle. Pour traduire l'impact du scénario climatique seul sur la production potentielle et le fonctionnement des écosystèmes considérés, on a simulé le fonctionnement annuel d un couvert forestier dont les caractéristiques de structure (hauteur, densité des arbres, LAI, surface terrière) sont fixées et constantes. Les 140 années du scénario climatiques, de 190 à 2100, ont été simulées individuellement pour 5 espèces dans le centre de leur aire géographique métropolitaine. La dérive climatique de production potentielle calculée sera ultérieurement introduite dans des modèles forestiers empiriques comme celui de Dhôte et Hervé (2000).

² La comparaison de ces modèles et de leur sensibilité, ainsi que de l'incertitude associée à leur prédiction sont décrits dans la partie A2.



Diagramme présentant l'approche de simulation et les expériences de modélisation réalisées dans le volet C du projet.

2. **Simulation de révolutions.** Cette expérience a pour objectif de proposer une analyse des effets respectifs des conditions stationnelles, de la durée des rotations et du climat sur des révolutions entières, équivalent temporel des unités de gestion à l'équilibre de classe d'âge. Nous avons simulé le fonctionnement et la production de révolutions entières initialisées à 7 ans avec les modèles GRAECO (Pin maritime) et CASTANEA (Chêne et Hêtre). Ces simulations ont été appliquées à des matrices régionales de données comprenant les gammes de fertilité stationnelle et de réserve utile et l'ensemble des points de grille ARPEGE (n=4 à 5) caractéristiques de chaque espèce ? Deux à trois scénarios de sylviculture ont été simulés. Ces simulations ont été opérées sur des climats moyens correspondants aux dates suivantes: 1980, 2015, 2045, 2080.

3. **Cartes de production potentielle**. Pour représenter les variations géographiques de ces prédictions à l'échelle du territoire national, nous avons simulé la production brute, nette, la respiration et l 'évapotranspiration de peuplements adultes de trois grands types fonctionnels, conifères (type 4), feuillus sempervirents (5) et feuillus caduques (6) pour l'ensemble du

territoire national. Nos simulations représentent donc des cartes potentielles de chaque flux Nous avons simulé ici quatre périodes d'une durée de 15 ans chacune, pour tenir compte de la variabilité interannuelle du climat, pour des conditions actuelles (PRES = 1961-1975), futures proches (FUT-1 = 2001-2015), intermédiaires (FUT-2 = 2041-2055) et lointaines (FUT-3 = 2081-2095). Par construction, les flux nets de carbone sont égaux à zéro sur chaque point de grille, et donc seulement les différences géographiques de flux bruts par rapport à l'actuel sont discutées, voire comparées aux résultats d'autres modèles. Deux conditions aux limites différentes du stress hydrique sont testées en considérant deux réserves utilises du sol de 200 mm ou 400 mm (pour 2 m profondeur de sol). Enfin, nous avons analysé séparément dans ORCHIDEE les impacts du CO2 en simulant les quatre périodes climatiques ci-dessus soit avec une concentration en CO2 fixée à 350 ppm, ce qui équivaut à ne prendre en compte aucune réponse de la photosynthèse ou de l'évapotranspiration liée au CO2 dans le futur, soit pour des teneurs en CO2 variables dans le futur (suivant celles utilisées dans le scénario du modèle ARPEGE). Au total, nous avons donc produit des cartes mensuelles des flux de CO2 sur la France pour 3 PFT / deux conditions de stress hydrique / avec ou sans effets du CO2, soit 12 simulations, pour chaque période. Nous ne présentons ici que les résultats du modèle pour les effets du changement climatique à CO2 actuel.

DONNEES ET METHODES

Scénario climatique

Le modéle de climat

L'étude présente a été effectuée avec un modèle global à haute qui permet d'offrir des simulations cohérentes sur le globe. Cette approche est coûteuse en calcul et afin de réduire ce coût la résolution n'est élevée qu'autour de la Méditerranée (Déqué et Piedelievre 1995). Les températures de surface de la mer (TSM) sont fournies par une simulation du modèle à plus basse résolution, couplé à un modèle d'océan (Royer et al., 2002). Machenhauer et al. (1998) ont montré que cette approche reproduit les variations saisonnières et géographiques des principaux paramètres climatiques de manière aussi réaliste sur l'Europe.

Les simulations ont été faites avec la version 3 d'ARPEGE-Climat (Gibelin et Déqué 2003) qui utilise un schéma d'advection semi-lagrangien à deux niveaux temporels. La troncature spectrale des harmoniques sphériques est T106. Il y a 31 niveaux verticaux (ceux de la réanalyse du Centre Européen de Prévision Météorologique à Moyen Terme ERA15, voir Gibson et al, 1997). Le pas de temps est de 30 mn. Le pôle d'étirement est dans la mer Tyrrhénienne (40°N, 12°E) et le facteur d'étirement est 3. La grille a 120 pseudo-latitudes et 240 pseudo-longitudes. En fait le nombre de pseudo-longitudes est réduit quand on se rapproche des pseudo-pôles pour maintenir une résolution isotrope. La résolution varie donc de 0.5° (Méditerranée) à 4.5° (Pacifique).

Le schéma de convection est un schéma à flux de masse avec fermeture par convergence d'humidité (Bougeault 1985). Le schéma de rayonnement est celui de Morcrette (1990). Il inclut quatre gaz à effet de serre (CO2, CH4, N2O et CFC) sans compter la vapeur d'eau et l'ozone, et cinq types d'aérosols (terrestre, marin, urbain, désertique et sulfate). L'effet indirect des aérosols sulfatés est paramétrisé par une fonction empirique déterminant le rayon effectif (Hu et al., 2001). Le schéma de nuage, précipitation et diffusion verticale suit l'approche statistique de Ricard et Royer (1993). Le schéma de sol-végétation-hydrologie utilise le modèle ISBA (Douville et al., 2000). La représentation du frottement par les ondes de gravité d'origine orographique est celle du schéma décrit dans Déqué et al. (1994) modifié par Lott et Miller (1997) et Lott (1999).

Le scénario climatique

Les conditions expérimentales sont celles de Gibelin et Déqué (2003). Les forçages radiatifs (concentrations en gaz à effet de serre et en aérosols sulfatés) sont ceux de GIEC-B2. Les TSM sont précalculées. De 1960 à 2000, on utilise les valeurs mensuelles observées (Reynolds et Smith 1994). Cela permet une validation du modèle par rapport au climat observé sur cette période. Le climat simulé se compare honorablement à la climatologie du Climate Research Unit (New et al., 1999). Le principal défaut sur la France est un excès de précipitations hivernales. Une validation détaillée des pluies sur les Alpes est proposée dans Frei et al. (2003).

De 2001 à 2099, des TSM artificielles sont constituées en superposant des anomalies mensuelles moyennes sur 30 ans et mises à jour tous les 10 ans aux séries observées déjà mentionnées. Ces anomalies sont calculées à partir de deux simulations couplées à basse résolution (Royer et al. 2002). La version 3 d'ARPEGE-Climat y est utilisée en troncature T63 (maille 280 km) avec 45 niveaux verticaux. Elle est couplée au modèle global d'océan OPA8.0 et au modèle de banquise GELATO. Une simulation de contrôle de 150 ans utilise les forçages radiatifs de 1950. Une autre simulation de même durée utilise les forçages radiatifs mentionnés plus haut (observations décennales puis GIEC-B2). L'utilisation de ces deux simulations permet de retirer la dérive du modèle couplé qui vaut 1K/siècle en moyenne globale. On fait également attention à ne pas compter deux fois le réchauffement de l'océan au cours de la période observée (1960-2000). La procédure de calcul des TSM et des étendues de banquise est décrite dans Gibelin et Déqué (2003). Cette procédure repose sur l'hypothèse que la variabilité interannuelle des TSM ne varie pas au cours du 21ème siècle, si l'on en croit le modèle

Scénarios sylvicoles

Trois essences majeures ont été considérées.

Pin maritime

Trois scénarios sylvicoles ont été étudiés pour la forêt de production en lande humide et mésophile:

- production intensive (Crèmière-Picorit 1998): densité initiale 1800 t/ha, 2 éclaircies, rotation 30 ans,

- sylviculture standard: rotation de 50 ans, éclaircie quinquennale.

- sylviculture minimale; rotation de 90ans éclaircies quinquennales jusqu'à 45 ans puis vieillissement avec mortalité naturelle (IFN) ensuite.

Feuillus sociaux des plaines de la moitiè Nord (Hêtre et Chêne sessile).

Dans tous les cas, la régénération naturelle est supposée suffisamment complète.

- Scénario 1 (semi-intensif: futaie claire) : 1 ou 2 dépressages entre hauteurs 7 et 14 mètres, puis éclaircies laissant un indice de densité/ résiduel Rdi = 0.4 (Hêtre) resp. 0,6 (Chêne).

- Scénario 2 (extensif: futaie serrée classique) : pas de dépressages, première éclaircie à H0=15 mètres,

éclaircies laissant un Rdi = 0,7 (Hêtre) resp. 0,8 (Chêne).

Dans les 2 cas : rotations passant de 5-6 ans (perchis) à 15 ans (futaie adulte) ; éclaircies par le haut (perchis) devenant mixtes (adulte). Le cas du hêtre est particulièrement intéressant du point de vue scénario. Sur le plan de la sylviculture, le scénario "productif" suppose de laisser en place un stock minimal alors que le scénario "séquestration" aboutit à l'opposé au maintien d'un volume de bois important. réalisera également une ou plusieurs études pilotes de substitution d'essence , toujours dans le contexte des futaies régulières du nord Est.

Assemblage d'une base de données Forêts- stocks de carbone.

Les données de sol et de peuplement forestier utilisées ont été fournies par l'IFN et l'INRA-Orléans et installées dans une base de données commune après harmonisation et superposition spatiale. Elles ont été mises à disposition sur le serveur *web* du projet à la fin de la première année. Avec la base écosystèmes constituée dans le volet A du projet, la construction de cette base est une contribution majeure du projet CARBOFOR et par lui, du GICC et du GIP Ecofor à ces recherches, bien que non publiable *per se*. Elle devrait trouver son prolongement dans une valorisation par l'ORE Fonctionnement des Ecosystèmes forestiers si les participants en sont d'accord.

Modèles utilisés (cf volet A)

RESULTATS

Le climat futur sur la Fance métropolitaine

La principale conséquence de l'accroissement de l'effet de serre est un réchauffement, ce qui est maintenant confirmé par les observations homogénéisées réalisées au cours du 20ème siècle où la France s'est réchauffée de presque 1°K. On constate que le réchauffement prédit au 21e siècle par le modèle ARPEGE n'est pas linéaire, mais que des hivers très froids peuvent survenir jusqu'à la fin du siècle (fig. 1). On remarque aussi l'été extrême observé 2003, qui devient la norme à partir de 2070. Ces deux figures montrent la nécessité de se concentrer sur les 30 dernières années du scénario afin de maximiser le rapport signal (réponse à l'accroissement d'effet de serre) sur bruit (variabilité interannuelle naturelle). C'est encore plus vrai pour les précipitations (non montré ici).



Figure 1: Température moyenne sur la France par année pour l'hiver (gauche) et l'été (droite). Les croix correspondent aux valeurs observées, les losanges aux valeurs simulées par le modèle ARPEGE.

Les figures 1a et 2a en annexe montrent les cartes de température et précipitations à 2m pour les 4 saisons (a: DJF, b: MAM, c: JJA, d: SON). Le réchauffement simulé est maximal en été et généralement supérieur dans le sud du pays. On note qu'en hiver et au printemps les régions montagneuses se réchauffent plus, à cause de l'effet de fonte de la neige. Des valeurs supérieures à 3 K sont obtenues sur le sud et l'ouest du pays en été.

La distribution saisonnière des précipitations est modifiée. En hiver, on note une augmentation de l'ordre de 0.50 mm/j, ce qui représente environ + 20% par rapport au climat actuel en valeur relative. L'accroissement est maximum sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique, ainsi que sur les reliefs. Ces régions correspondent aux régions les plus pluvieuses du climat actuel. Au cours des 3 autres saisons, les précipitations diminuent d'environ 0.25 mm/j. La diminution la plus forte a lieu sur le piémont Pyrénéen et concerne surtout le printemps. ARPEGE prédit une augmentation générale de la réserve d'eau du sol en hiver, sauf sur les plaines du sud-ouest et les Pyrénées occidentales (fig. 2). Cette augmentation est cohérente avec l'augmentation des précipitations. Elle est maximale sur les reliefs, car dans les régions froides, le réservoir est susceptible de geler et n'est plus comptabilisé comme une eau disponible pour la végétation. Sur ces régions, le réchauffement se traduit donc par une plus grande disponibilité en eau du fait de la fonte, à laquelle il faut ajouter des précipitations sous forme liquide plus abondantes car la forme neigeuse devient

plus rare. Il s'agit donc d'une anticipation sur le printemps et non d'une réelle disponibilité plus grande. En effet les fortes valeurs positives trouvent leur contrepartie négative au printemps (figure 4b). En plaine, les sols s'assèchent aussi dès le printemps. Le paroxysme est atteint en été dans l'ouest et le nord (30 kg/m² perdus pour la végétation), et ces fortes anomalies perdurent dans le nord en automne. Il s'agit probablement de la plus grande menace du changement climatique pour nos régions, alors que les médias ont plutôt tendance à mettre en avant les augmentations de précipitations et les risques de crue, car les dégâts ponctuels sont plus spectaculaires. Cet assèchement des sols explique pourquoi c'est l'été et dans le sud ouest du pays qu'on rencontre les réchauffements les plus élevés. L'absence de régulation thermique par l'évaporation du sol peut, comme on l'a vu en 2003, contribuer à des phases de canicule.



Figure 2. Réserve en eau du sol moyenne l'hiver (a) le printemps (b) l'été (c) et l'automne (d) pour la moyenne 2070-2099 moins 1960-1989. Isolignes ± 2 , 5, 10, 20, 30 et 50 kg/m².

Impact du scénario climatique sur la phénologie des espèces principales

Le type de modèle phénologique utilisé ici n'est a priori valable que sur la population sur lequel il est calé (Chuine et al. 1998), c'est à dire dans le cas présent sur le Nord de l'Europe (Kramer 1996). Pour toutes les espèces (sauf le Pin maritime), la phase d'acquisition des besoins en froid est allongée par l'élévation des températures hivernales (figure 3). La phase de forçage est au contraire fortement raccourcie à la fois par l'effet du réchauffement mais aussi car elle intervient plus tardivement. est plus forte pour la phase de forçage, L'anomalie de forçage plus élevée explique l'avancement général de la date de débourrement. On remarque qu'au sein du groupe des feuillus, l'anomalie de la phase de forçage est peu variable et comprise entre -9 et -12 jours. Au contraire, l'allongement de la phase d'exposition au froid est assez variable, entre +0.9 et +6 jours, ce qui explique la variabilité de la date de débourrement entre espèces. Pour l'Epicéa et le Pin sylvestre, les conclusions sont inversées : l'allongement de la phase d'acquisition des besoins en froid est comparable, et la différence est expliquée par l'anomalie de la phase de forçage. On remarque enfin que les résineux sont plus sensibles aux anomalies thermiques simulées que les feuillus, tant pour la phase d'acquisition des besoins en froid est comparable, et la phase d'acquisition des besoins en froid est comparable, et la phase d'acquisition des besoins en froid est comparable, et la différence est expliquée par l'anomalie de la phase de forçage. On remarque enfin que les résineux sont plus sensibles aux anomalies thermiques simulées que les feuillus, tant pour la phase d'acquisition des besoins en froid que pour la phase de forçage.

Une augmentation comparable de la durée de la période de végétation de 2 à 4 jours par degré supplémentaire est observée sur les jardins botaniques Européens (Rötzer et Chmielewski, 2001). Nous montrons que pour toutes les essences, mis à part le Pin maritime, le risque gélif est fortement diminué par le scénario climatique. Le débourrement est avancé au plus de 10 jours alors que la date de la dernière gelée printanière est avancée de trois semaines en moyenne par le scénario (Cloppet, 2002). Dans un contexte proche de celui de notre étude, les études aboutissent à des conclusions comparables aux nôtres (Kramer 1994).



Figure 3. Anomalies moyennes des dates de satisfaction des besoins en froid , en chaleur et cumulés pour l'ensemble du territoire métropolitain

Expérience 1. Tendance de la production potentielle à long terme

Pour les sites analysés, la température moyenne annuelle augmente fortement entre 1960 et 2099 (+ 27 à 35%) et de manière plus accentuée dans le nord -est (**fig. 4**). Les précipitations estivales décroissent (- 30%) excepté dans le nord est et enfin le rayonnement global augmente alors que l'humidité relative décroît. Les tendances observées sont discontinues dans le temps.



Figure 4 : Evolution des températures et des précipitations estivales simulées par ARPEGE sur 4 sites français. Les résultats sont présentés en moyenne mobile sur 10 ans.

La production primaire brute (GPP) augmente rapidement au moins jusqu'en 2030, puis l'augmentation est plus lente ou se stabilise et de réaugmenter après 2070 cette augmentation est plus forte chez les décidus (+60% à Hesse, +37 et 44% respectivement pour le chêne et le hêtre à Fontainebleau) que pour les sempervirents (+29% à Puéchabon et +14% pour les pinèdes, fig. 5). La respiration de l'écosystème (R_{eco}) croît aussi fortement (+38% pour les décidus et +25% pour les sempervirents). Si l'ensemble des écosystèmes présentent des réponses assez similaires en ce qui concerne GPP et R_{eco} , la production primaire nette (NPP) présente des différences selon les sites (Fig 5).



Figure 5: Flux annuels simulés pour des peuplements adultes de 1960 à 2100. (moyenne mobile sur 10 ans).



•••• Fontainebleau Pinus s.



Figure 6: Contribution de chaque facteur dans la tendance observée sur NEE (ici légendé comme FNC) entre 1960 et 2100

Le flux net de C augmente le plus dans le Nord-Est (Hesse) où les précipitations sont maintenues et le moins dans le sud (pinède et chêne vert) où les précipitations diminuent et le déficit de pression de vapeur saturante en eau de l'air s'accroît. L'échange net annuel de carbone dans les écosystèmes à espèce sempervirente augmente jusqu'en 2020 puis diminue pour le Pin sylvestre, stagne pour le pin maritime ou augmente légèrement (Puéchabon). Ces dynamiques différentes s'expliquent en partie par le rapport entre la respiration autotrophe (R_a) et la GPP. Enfin on peut remarquer que le classement des écosystèmes par NEE croissant change entre 1960 et 2100; les hêtraies (surtout celle du nord est) profitant largement des changements climatiques.

L'évapotranspiration (ETR) évolue peu et le rapport entre GPP et la transpiration (EUE) augmente pour toutes les espèces. Ceci est expliqué par la fermeture des stomates simulée par le modèle de Ball et al. (1987) qui contrôle le couplage des flux d'eau et de carbone dans CASTANEA. Si ces fermetures stomatiques sont plausibles pour les deux décidus elles sont probablement fausses pour les espèces soumises à un fort stress hydrique. Pour ces dernières, il serait plus juste de modifier la pente de la relation de Ball et al. (1987) quand le CO₂ atmosphérique augmente (Medlyn et al., 2001).

L'analyse de sensibilité simple représentée dans la figure 6 montre que la réponse de l'échange net de l'écosystème dépend des impacts respectifs du CO_2 , de la température (qui explique l'effet phénologique et l'accroissement de la respiration) et du régime hydrique. Ces impacts sont spécifiques à chaque site (cf. comparaison des trois sites de Fontainebleau fig. 5) et varie géographiquement (cf. comparaison Hêtre à Hesse et Fontainebleau). Les espèces tempérées présentent en effet une réponse stomatique variable au CO_2 allant d'une indifférence totale (Pin maritime) à une fermeture partielle (Hêtre) ou plus complète (Chênes, et la plupart des espèces de sous-bois (Medlyn et al. 2001).

Expérience 2. Impact climatique sur la production et le bilan de carbone selon différents scénarios de sylviculture

Les simulations ont été opérées pour deux gradients est-ouest comprenant cinq points de grille ARPEGE chacun. Nous présentons ici les principales interactions observées sur l'évolution de la production et du fonctionnement au cours du 21e siècle et leur interprétation. La figure 7 représente les valeurs prédites de flux de C et de production moyennes annuelles pour les révolutions simulées sous deux conditions de fertilité (LN et HN pour faible et forte) et deux valeurs de réserve utile extrêmes (LWc et HWc). La figure 8 représente une série de matrice de transition des stocks de C de la biomasse moyens par révolution.





Cette expérience met en évidence les interactions entre la gestion forestière, les impacts du climat et leurs variations géographiques. Alors que les effets de la gestion sur GPP sont relativement modérés, la sylviculture affecte d'avantage NPP et les échanges nets de C (NEE) ainsi que la production moyenne de bois (MAI). Cette interaction s'explique par les différences des termes de respiration autotrophe et hétérotrophe du peuplement qui sont augmentées par le réchauffement et qui sont dépendant du stock de biomasse sur pied. Or les scénarios de gestion comparés ici présentent des contrastes de biomasse sur pied très marqués chez le pin maritime, le hêtre et le chêne par ordre décroissant.

Alors que nous prédisons un impact positif ou neutre du climat dans le Nord de la France, avec une interaction faible de la gestion sylvicole, nos simulations des forêts du Sud Ouest montrent au contraire des interactions importantes avec les conditions stationnelles et la sylviculture.

La production brute GPP des feuillus sociaux des plaines de la moitié Nord de la France s'accroît à des vitesses variables tout au long de la période 1960-2100. Au contraire, la production nette NPP de la façade Ouest n'augmente plus au delà de la période 2015 dans les sites à faible réserve utile (LWc) et 2040 dans les sites à forte réserve utile (HWc) alors qu'elle augmente continuellement dans le nord-est de la France. L'évolution des échanges nets (NEE) suit le même patron géographique avec des variations plus amorties. La production moyenne annuelle de bois (MAI) suit aussi cette évolution spatio-temporelle si ce n'est que son évolution en fin de siècle varie d'une augmentation légère à une évolution neutre ou même négative suivant un gradient Est - Ouest.



Figure 7 (suite). Changements de production primaire nette moyenne annuelle (NPP, gC.m-2.an-1)) du Hêtre (North) et du pin maritime (South) dans leur aire métropolitaine pour respectivement deux et trois scénarios de sylviculture et deux points de grille Ouest et Est. Deux classes de fertilité (N) et de réserve utile (Wc) sont représentées. Simulations du modèle CASTANEA (Hêtre) et GRAECO (Pin).



Figure 7 (suite). Changements de production moyenne annuelle en volume (MAI, m3.ha-1.an-1) du Hêtre (North) et du pin maritime (South) dans leur aire métropolitaine pour respectivement deux et trois scénarios de sylviculture et deux points de grille Ouest et Est. Deux classes de fertilité (N) et de réserve utile (Wc) sont représentées. Simulations du modèle CASTANEA (Hêtre) et GRAECO (Pin).

La situation prédite dans le Sud et plus particulièrement le Sud-ouest est à l'opposé de celle du Nord tant dans ses anomalies avec le présent que dans sa distribution géographique et les interactions avec les conditions stationnelles et les scénarios de sylviculture. Toutes les variables décrivant la production primaire augmentent jusqu'en 2015-2045 et décroissent ensuite pour atteindre des valeurs inférieures à la période actuelle. Cette situation est plus atténuée sur la façade Ouest où le déficit hydrique est limité, et accentuée dans la partie Est de l'Aquitaine où le déficit hydrique du sol et l'augmentation du déficit atmosphérique sont maximaux. Deux interactions notables sont prédites ici.

- 1. Le scénario intensif est plus réactif au changement climatique que les scénarios standard et long, dans cet ordre.
- 2. Deuxième interaction importante, les effets du scénario climatique et de la sylviculture sont accrus en conditions de fertilité et de réserve utile élevées et atténués sur les sols pauvres et à faible réserve utile.

Dans tous les cas les échanges nets de carbone de l'écosystème (NEE) décroissent dés la période actuelle et tout au long su scénario 1960-2100.

Les stocks de carbone moyens en biomasse totale sont les plus élevés dans le cas des scénarios extensifs et sur les stations les riches. L'écart entre les scénarios de gestion et les niveaux de fertilité est de prés de 100tC.ha-1 et dépasse les anomalies climatiques simulées pour les périodes considérées (± 55t C.ha-1 sur un siècle). Ils atteignent un maximum à la

période 2015 pour décliner ensuite régulièrement et atteindre une valeur minimale en 2080 le plus souvent inférieure de -5 à -33% de leur niveau 1980 (exemple donné pour un point de grille dans la figure 8).



Période climatique

Figure 8. Exemple pour le point de grille 249 ARPEGE Pin maritime des matrices de transition 1980-2080 des stocks moyens de carbone de biomasse pour trois scénarios de gestion.

Les interprétations et conclusions générales que nous tirons des simulations des scénarios de gestion sont les suivantes.

Les changements observés sont la différence de deux types d'effets contraires, l'effet bénéfique de l'accroissement de la teneur en CO_2 et dans une certaine mesure du réchauffement (allongement de la saison de végétation) et l'effet négatif des déficits hydriques du sol et de l'air durant la saison de croissance. Dans les deux expériences de simulation réalisées , les effets "sécheresse" l'emportent dans la moitiè Sud de la France, sauf éventuellement sur la frange littorale. Dans la moitié Nord, l'effet CO_2 et de l'allongement de la saison de croissance dominent au contraire.

Il est remarquable d'observer aussi bien pour les feuillus sociaux que pour les conifères les variations spatiales des variations du climat et leurs effets sur la production. . Ces variations sont à rapprocher du fait que le France métropolitaine est à la convergence de quatre zones biogéographiques, fait unique en Europe, et subit donc des variations spatiales importantes du climat. Les tendances géographiques observées ici rejoignent les résultats d'études plus globales faites jusqu'ici en Europe avec le scénario B2 (Nabuurs et al. 2002, Karjalainen et al. 2002) et qui observent un effet positif du changement climatique 2000-2030 dans le Nord de l'Europe, l'Allemagne et le nord de la France. Utilisant une grille spatiale de la même résolution que ARPEGE (Milne and Van Oijen 2005) observent aussi une

régionalisation prononcée des impacts climatiques avec un accroissement important de production en forêt boréale et un effet négatif en climat méditerranéen.

Un apport original du projet est la démonstration des interactions potentielles entre les conditions stationnelles, les scénarios de gestion et les impacts climatiques. Cette interaction s'interprète de façon simple par le fait que le CO_2 est plus limitant en conditions fertiles, e.g. en l'absence d'autres facteurs limitants où les peuplements sont sur leur classe de fertilité optimale. Au contraire sur sols pauvres et à faible réserve utile, les facteurs limitants la production restent inchangés par le scénario climatique. Il faut ici noter que d'autres simulations prenant en compte les dépôts atmosphériques d'azote peuvent conduire à une conclusion opposée mais finalement bien en accord avec cette interprétation par la loi du facteur limitant (Milne and Van Oijen (2005). La conclusion émergente est que le fonctionnement est affecté par la changement climatique si et seulement ci celui ci modifie directement ou non un ou plusieurs facteurs limitants.

Le contraste entre les moitiés Nord et Sud de la France pour l'interaction scénario de gestion – climat s'explique en fait par les scénarios simulés. Ceux-ci sont peu différents dans le cas du Hêtre et du Chêne alors qu'ils sont fortement contrastés dans le cas du Pin maritime. La sensibilité aux scénarios de gestion simulés s'explique par l'effet de l'âge. Durant la phase de fermeture du couvert prise en compte ici (au delà de 7 ans), les effets du climat se compose d'une année sur l'autre en terme de vitesse d'accroissement de l'indice foliaire et donc du rayonnement intercepté et de la production. Au contraire en phase post adulte, le peuplement est limité par des facteurs hydriques et trophiques et les effets climatiques sont moins importants et ne se composent pas d'une année à l'autre (Magnani et al. 2000, Delzon 2004,). Suivant l'importance des classes d'âge donnée par le scénario de gestion considéré, la sensibilité climatique de la révolution est donc modifiée. La phase juvénile est plus importante dans les scénarios intensifs alors que le scénario extensive est dominé par des peuplements âgés à forte biomasse sur pied et faible productivité.

Les implications opérationnelles de ces résultats en terme d'aménagement et de gestion sylvicole et environnementale demanderont à être confrontées à d'autres résultats concernant les impacts en terme de risque, mais aussi à une analyse socio-économique cohérente, ce qui dépasse le cadre de ce projet. Néanmoins, l'interaction que nous prédisons entre les impacts du climat et la gestion montre qu'il existe des possibilités d'accompagnement et d'adaptation des écosystèmes forestiers français au changement global. En fonction du spectre stationnel de facteurs limitants, il peut être indiqué de rechercher la situation optimale de colimitation soit en réduisant les effets délétères de l'aggravation du stress hydrique (approfondissement du sol, débroussaillage, éclaircies dynamiques, substitution d'espèces) soit en réduisant les impacts des facteurs limitants non climatiques (fertilisation). La distribution stationnelle et géographique des fonctions forestières doit également tenir compte de la sensibilité différente des scénarios de gestion aux impacts du climat et de sa distribution spatiale. Il ressort clairement que l'amélioration de la capacité de réserve en eau des sols et écosystèmes forestiers et les conditions locales de disponibilité en nutriments sont les facteurs clés déterminant la réponse des peuplements au changement climatique.

Cartes de production potentielle par PFT

Les résultats de nos simulations pour le Pin Maritime (PFT 4) convergent avec les résultats « régionaux » des expériences 1 & 2. Ils montrent des valeurs de contrôle actuelles de la productivité primaire brute (GPP) qui varient légèrement suivant un gradient Nord-Sud et Est-

Ouest entre 2300 gC m-2 an-1 et 1800 gC m-2 a-1 (**Figure 9a et b**). Les scénarios futurs produisent une augmentation générale de GPP par rapport à l'actuel d'environ +5% sur les stations à forte RU (400 mm / 2m), qui est corrélée au signal d'augmentation des températures. En revanche, pour des stations à faible RU (200 mm / 2m), on constate en 2090 une réduction de la GPP d'environ -50 gC m-2 a-1, soit quelques pourcents de la valeur actuelle, sur le Sud-Ouest et le Sud-Est de la France, et une forte augmentation de la GPP sur les régions d'altitude des Pyrénées et du Massif Central. L'effet du réchauffement climatique sur l'augmentation des respirations de croissance et de maintenance s'ajoute aux changements de GPP pour diminuer la production primaire nette (NPP) comme le montre la **Figure 10a et 10b**, d'environ -10% sur toute la moitié Sud-Ouest de la France. Le stress hydrique est un déterminant très important des flux bruts de CO₂, puisque les simulations pour les deux niveaux de RU diffèrent plus entre elles que deux simulations pour différents intervalles futurs du réchauffement climatique.

Pour les forêts sempervirentes de Chêne - type chêne vert - (PFT 5), nous avons une valeur de contrôle de la GPP pour l'actuel (**Figure 11**) dont la distribution pédoclimatique est à peu près similaire à celle du Pin maritime. Néanmoins, les valeurs moyennes de GPP sont 30% moins élevées que pour le Pin, en raison essentiellement du fait que les températures ne sont pas suffisamment hautes pour une grande part du territoire. Cet effet température se retrouve dans tous les scénarios futurs puisque on note une augmentation relative de GPP plus forte que pour le Pin Maritime, soit environ +10% à +15% sur l'ensemble du territoire. L'augmentation de température alors plus favorable au chêne vert qui se retrouve plus proche des conditions optimales . Nous remarquons aussi que, contrairement aux résultats obtenus pour le Pin Maritime, l'augmentation de GPP est spatialement uniforme et semble moins dépendante du stress hydrique. Cette espèce est en effet plus tolérante au stress. La NPP des forêts sempervirentes de Chêne évolue parallèlement à la GPP, et présente une augmentation relativement uniforme de 3% en réponse au signal du changement climatique.

Pour les forêts décidues de Hêtre ou Chêne (PFT 6), nous simulons une distribution actuelle de la GPP qui est très similaire de celle du Pin (**Figure 12**). Par contre, comme ces forêts sont sensibles au signal du changement climatique d'été et de printemps, nous avons simulé une réduction des GPP en 2010, suivie d'une augmentation globale pour les deux intervalles ultérieurs. Ce résultat semble contredire les résultats obtenus par les expériences 1 & 2 où GPP augmente dés le début de la simulation (2015) mais il est en revanche confirmé par la simulation des aires de distribution potentielles (volet C). La seule région qui fait exception est le Sud-Ouest de la France, où nous obtenons en 2090 une réduction de GPP de l'ordre de -4%. L'évolution de la NPP en réponse au changement climatique est en général défavorable (réduction), à l'exception des Alpes, avec une baisse de NPP moyenne en 2090 de -10 à - 15%. Les conséquences du réchauffement et la diminution des précipitations en été ont donc un impact plus fort sur les forêts de Chêne ou Hêtre que sur le Pin Maritime dont la saison de croissance est plus longue.



Figure 9a. GPP pour le PFT5 et un réserve utile de 200mm (gpp absolue pour la période 1960-1975) et anomalies par rapport à 1960-1975 pour les 3 périodes 2001-2015, 2041-2055, 2081-2095



Figure 9b. GPP pour le PFT4 et un réserve utile de 400mm (gpp absolue pour la période 1960-1975) et anomalies par rapport à 1960-1975 pour les 3 périodes 2001-2015, 2041-2055, 2081-2095



Figure 10a. NPP pour le PFT4 et un réserve utile de 200mm (npp absolue pour la période 1960-1975) et anomalies par rapport à 1960-1975 pour les 3 périodes 2001-2015, 2041-2055, 2081-2095



Figure 10b. NPP pour le PFT4 et un réserve utile de 400mm (npp absolue pour la période 1960-1975) et anomalies par rapport à 1960-1975 pour les 3 périodes 2001-2015, 2041-2055, 2081-2095



Figure 11. GPP pour le PFT5 et un réserve utile de 200mm (gpp absolue pour la période 1960-1975) et anomalies par rapport à 1960-1975 pour les 3 périodes 2001-2015, 2041-2055, 2081-2095



Figure 12. GPP pour le PFT6 et un réserve utile de 200mm (gpp absolue pour la période 1960-1975) et anomalies par rapport à 1960-1975 pour les 3 périodes 2001-2015, 2041-2055, 2081-2095

CONCLUSIONS

1. L'expérience numérique qui a été conduite ici pour construire le scénario climatique régionalisé se caractérise par une élévation des températures en toute saison, surtout en été, par une augmentation des pluies hivernales sur les façades maritimes (hors Méditerranée) et sur les reliefs (hors Pyrénées). Sur le plan hydrique, la disponibilité en eau des sols pour la végétation est fortement amoindrie sauf en hiver. Rappelons que le scénario étudié ici est le scénario B2 du GIEC. Le scénario étudié dans le projet GICC-IMFREX (IMpact sur la FRéquence des phénomènes EXtrèmes) est un scénario GIEC-A2 utilisant des températures de la mer d'un modèle plus sensible (celui du Hadley Centre). Ce dernier scénario conduit à des élévations de températures jusqu'à 6 K en été sur le sud-ouest de la France. Il faut donc considérer que les conclusions issues des études d'impact du projet CARBOFOR correspondent à une vision modérée, voire optimiste du scénario climatique national en France métropolitaine, si les scénarios d'émission se fondant sur une poursuite exponentielle au cours du 21ème siècle, dans la lignée de ce qui a été fait au cours du 20ème siècle, se confirment.

2. La modélisation simple de la phénologie - dates de débourrement- a permis de proposer une quantification spatialisée des effets climatiques basé sur un paramétrage exogéne sans doute mal adapté au territoire national mais seul disponible actuellement. La forte régionalisation des tendances observées a confirmé la nécessité d'utiliser un scénario à haute résolution spatiale. Le modèle a montré en moyenne sur un siècle un gain général de précocité du débourrement peu inférieur à dix jours en moyenne sur 50 ans sur le territoire français pour les espèces feuillus. Il existe cependant des différences géographiques importantes: pour l'Epicéa et le Pin sylvestre, le modèle suggère un débourrement retardé en plaine mais une avancée sur les reliefs (fig. en annexes). Dans le cas du Pin maritime, le gain de précocité serait compris entre 10 et 30 jours sur le territoire. Le modèle prédit une baisse du risque gélif pour les espèces étudiées, signifiant que la précocité du débourrement n'augmente pas la probabilité de gels post débourrement.

3. La simulation à long terme de la production potentielle des écosystèmes forestiers montre une réponse positive au scénario climatique, les décidus profitant légèrement plus que les conifères de l'effet fertilisant du CO2 et du réchauffement, entre autres par l'allongement de leur saison de végétation. Cet effet est plus marqué dans le nord -est où le régime hydrique est moins affecté par le scénario et moins sur la partie ouest et dans le sud de la France où le régime hydrique annuel est modifié. De plus, la diminution de la transpiration et l'augmentation de l'efficience d'utilisation de l'eau (EUE) limitent l'impact de l'augmentation du stress hydrique climatique. Ces conclusions demeurent contingentes de la façon dont le modèle utilisé représente le couplage des bilans de carbone et d'eau en période de stress (Reichstein et al. 2002) et lorsque le CO2 atmosphérique augmente. Le modèle de Ball Berry implémenté ici est certainement limité de ce point de vue et d'autres modèles (Farquhar-Jarvis) peuvent conduire à des conclusions plus négatives.

4. La simulation des révolutions complètes aboutit à des résultats contrastés suivant les régions et les essences considérées. Les scénarios de gestion intensifs et les stations les plus fertiles sont les plus sensibles au changement climatique. L'évolution dans le temps et la répartition géographique des changements de production et de fonctionnement dépendent de l'importance respective des effets du CO₂, du réchauffement et de l'aggravation des stress hydriques. Les effets prédits sont globalement positifs dans le Nord de la France pour les feuillus sociaux avec une réponse décroissante de l'Est vers l'Ouest, la façade Ouest

présentant même une anomalie de production nette négative. Dans le Sud Ouest ils sont positifs en début de siècle puis s'inversent avec une anomalie négative augmentant vers l'intérieur des terres en fin de simulation (2080).

5. Les cartes de production potentielle simulées confirment l'importance des interactions climat – réserve utile des sols et le comportement variable des types fonctionnels de la forêt française. Ils confirment partiellement les prédictions « régionales », les différences apparaissant, attribuées à la paramétrisation différente des modules de phénologie et bilan hydrique des modèles, reflétant bien les points d'incertitude existant sur la réponse écophysiologique des espèces concernées.

6. Les conclusions de ces résultats en terme d'aménagement et de gestion sylvicole et environnementale demanderont à être confrontées à d'autres résultats concernant les impacts en terme de risque, mais aussi à une analyse socio-économique cohérente, ce qui dépasse le cadre de ce projet. Néanmoins, l'interaction que nous prédisons entre les impacts du climat et la gestion montre :

- qu'il existe des possibilités d'accompagnement et d'adaptation des écosystèmes forestiers français au changement global. En fonction du spectre stationnel de facteurs limitants, il peut être indiqué de rechercher la situation optimale de colimitation soit en réduisant les effets délétères de l'aggravation du stress hydrique (approfondissement du sol, débroussaillage, éclaircies dynamiques, substitution d'espèces) soit en réduisant les impacts des facteurs limitants non climatiques (fertilisation).
- que le potentiel climatique global de production de la forêt française serait modifié par le changement climatique et que cette modification présentera des variations géographiques, le Nord étant avantagé et le Sud et les zones montagneuses plus menacées et une discontinuité dans le temps avec un maximum de production atteint entre 2015 - 2045 suivi d'une diminution ultérieure.
- que la distribution stationnelle et géographique des fonctions forestières et donc des scénarios de sylviculture doit également tenir compte de la sensibilité différente des scénarios de gestion aux impacts du climat et de sa distribution spatiale.
- que l'amélioration de la capacité de réserve en eau des sols et régions forestières et les conditions locales de disponibilité en nutriments seront les facteurs clés déterminant la réponse des peuplements au changement climatique au moins dans la moitié Sud et sur la façade Ouest du pays.

BIBLIOGRAPHIE

- Cannell, M.G.R. and R.I. Smith 1983. Thermal time, chill days and prediction of budburst in Picea Sitchensis. Journal of Applied Ecology. 20:951-963.
- Chuine, I., P. Cour and D.D. Rousseau 1998. Fitting models predicting dates of flowering of temperate-zone trees using simulated annealing. Plant Cell and Environment. 21:455-466.
- Kramer, K. 1994. Selecting a Model to Predict the Onset of Growth of Fagus-Sylvatica. Journal of Applied Ecology. 31:172-181.
- Kramer, K., A. Friend and I. Leinonen 1996. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology and spring frost damage for the effects of climate change on growth of mixed temperate-zone deciduous forests. Climate Research. 7:31-41.
- Magnani, F., M. Mencuccini and J. Grace 2000. Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. Plant Cell and Environment. 23:251-263.
- Medlyn, B.E., C.V.M. Barton, M.S.J. Broadmeadow, R. Ceulemans, P. De Angelis, M. Forstreuter, M. Freeman, S.B. Jackson, S. Kellomaki, E. Laitat, A. Rey, P. Roberntz, B.D. Sigurdsson, J. Strassemeyer, K. Wang, P.S. Curtis and P.G. Jarvis 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO2 concentration: a synthesis. New Phytologist. 149:247-264.
- Bougeault P (1985) A simple parameterization of the large-scale effects of cumulus convection. Mon Weather Rev 113:2108-2121
- Cubasch U, Waszkewitz J, Hegerl G, Perlwitz J (1995) Regional climate changes as simulated in time-slice experiments. Clim Change 31:273-304
- Déqué M, Dreveton C, Braun A, Cariolle D (1994) The ARPEGE-IFS atmosphere model: a contribution to the French community climate modelling. Clim Dyn 10:249-266.
- Déqué M, Piedelievre JP (1995) High-Resolution climate simulation over Europe. Clim Dyn 11:321-339
- Déqué M, Marquet P, Jones RG (1998) Simulation of climate change over Europe using a global variable resolution general circulation model. Clim Dyn 14:173-189
- Douville H, Planton S, Royer JF, Stephenson DB, Tyteca S, Kergoat L, Lafont S, Betts RA (2000) The importance of vegetation feedbacks in doubled-CO2 time-slice experiments. J Geophys Res 105:14841-14861
- Frei C, Christensen JH, Déqué M, Jacob D, Jones RG, Vidale PL (2003). Daily precipitation statistics in regional climate models: evaluation and intercomparison for the European Alps. J. Geophys. Res. 108: ACL 91-19
- Gibelin AL, Déqué M (2003) Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. Climate Dynamics 20:327-339
- Gibson JK, Kållberg P, Uppala S, Hernandez A, Serano E (1997) ERA description. ECMWF Re-analysis project report series. ECMWF, Shinfield Park, Reading, RG2 9AX, UK
- Giorgi F, Mearns LO (1999) Regional climate modeling revisited. An introduction to the special issue. J Geophys Res 104:6335-6352

- Hu RM, Planton S, Déqué M, Marquet P, Braun A (2001) Why is the climate forcing of sulfate aerosols so uncertain ? Advances in Atmospheric Sciences 18: 1103-1120
- IPCC (2001) Climate Change 2001. The scientific basis. Contribution of Working Group I to the third assessment report of the IPCC. Houghton, Ding, Griggs, Noguer, Van der Linder, Dai, Maskell, Johnson (Eds). Cambridge University Press, Cambridge, UK. 881 pp
- Lott F (1999) Alleviation of stationary biases in a GCM through a mountain drag parameterization scheme and a simple representation of mountain lift forces. Mon Weather Rev 125:788-801
- Lott F, Miller MJ (1997) A new subgrid-scale orographic drag parametrization: its formulation and testing. Q. J. R. Meteorol Soc 123:101-127
- Machenhauer B, Windelband M, Botzet M, Christensen JH, Déqué M, Jones J, Ruti PM, Visconti G (1998) Validation and analysis of regional present-day climate and climate change simulations over Europe. MPI Report No 275, MPI, Hamburg, Germany, 87 pp
- Morcrette JJ (1990) Impact of changes to the radiation transfer parameterizations plus cloud optical properties in the ECMWF model. Mon Weather Rev 118:847-873
- New M, Hulme M, Jones PD (1999) Representing twentieth century space-time climate variability. Part 1: development of a 1961-90 mean monthly terrestrial climatology. J. Climate 12:829-856
- Reynolds RW, Smith TM (1994) Improved global sea surface temperature analyses using Optimum Interpolation. J. Climate 7: 929-948

Ricard JL, Royer JF (1993) A statistical cloud scheme for use in an AGCM. Ann. Geophysicae 11:1095-1115

- Royer JF, Cariolle D, Chauvin F, Déqué M, Douville H, Planton S, Rascol A, Ricard JL, Salas y Melia D, Sevault F, Simon P, Somot S, Tyteca S, Terray L, Valcke S (2002) Simulation of climate changes during the 21-st century including stratospheric ozone. Géosciences 334 (3):147-154
- Wilby RL, Wigley TML, Conway D, Jones PD, Hewitson BC, Main J, Wilks DS (1998) Statistical downscaling of general circulation model output: A comparison of methods. Water resources research 34:2995-3008

Volet D1 Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises

INTRODUCTION

Ce volet du projet avait pour objectif d'analyser à l'échelle du territoire national les effets des contraintes climatiques sur l'aire potentielle des principales essences forestières, et de modéliser l'effet des changements climatiques sur ces aires géographiques. L'approche conduite est assez similaire à celle du volet C et inclut une analyse de la situation présente basée sur les bases de données disponibles, la mise au point de modèles multivariables de distribution des aires géographiques sur le territoire national et une projection de ces aires dans le futur du 21^e siècle par le scénario climatique ARPEGE.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

RAPPEL SUR LES DONNEES DISPONIBLES

Données concernant la végétation

Toutes les données concernant la végétation proviennent des bases de l'Inventaire Forestier National. Les données disponibles regroupent, d'une part, des relevés dendrométriques et d'autre part, des relevés floristiques et écologiques. Après harmonisation des bases de données, géoréférencement des points de relevés, utilisation de données anciennes pour compléter les données manquantes, un ensemble de 104 259 relevés, réalisés de 1985 à 2001, permet l'analyse de la présence /absence de 67 espèces ligneuses sur l'ensemble du territoire.

Données climatiques pour la période actuelle

Les données climatiques de base utilisées dans le cadre du projet correspondent : i) aux interpolations du modèle AURELHY de Météo-France et ii) aux données du Service d'Archivage et de Traitement Météorologique des Observations Spatiales (SATMOS) – CNRS / Météo-France.

Les interpolations AURELHY au pas de 1 km correspondent à des normales trentenaires mensuelles et concernent les précipitations (période 1961 – 1990), les températures minimales et maximales (période 1961 – 1990) et le nombre de jours de gel (période 1971 – 2000). Ces données sont complétées par deux cartes annuelles correspondant aux nombres de jours avec température inférieure à -5° C et -10° C.

Un rayonnement global moyen mensuel est calculé à partir des synthèses décadaires de rayonnement du SATMOS. Ces flux d'éclairement solaire sont issus des données canal visible de l'imageur Météosat traitées par l'algorithme *SOFIA-ASTEX*. Ils couvrent la période 1996 – 2002 et la résolution moyenne des images est de 3 km.

D'autres descripteurs sont calculés à partir de ces données de base, et pour chaque maille AURELHY : températures moyennes mensuelles, moyennes annuelles, extrêmes de températures, amplitudes thermiques,

évapotranspirations potentielles mensuelles selon la formule de Turc (ETP), déficits pluviométriques mensuels (P – ETP). A ces données s'ajoutent des cumuls bimensuels, trimensuels et annuels.

Données climatiques futures

Les données du scénario ARPEGE n'ont pas été utilisées telles quelles mais adaptées afin de conserver le maillage AURELHY qui a servi à mettre au point le modèle de distribution. Elles ont été synthétisées sous forme de normales trentenaires mensuelles correspondant : i) aux périodes de référence des données climatiques actuelles ; ii) à un futur *proche* (période 2020-2049) et iii) un futur *éloigné* (période 2070-2099). Les anomalies sont calculées entre les périodes futures et la période actuelle, puis les climats futurs sont estimés en ajoutant aux données AURELHY les deux séries d'anomalies.

Caractéristiques édaphiques

Les relevés écologiques ne sont systématiques à l'IFN que depuis 1992. En conséquence il existe des manques importants sur le territoire. Pour prendre en compte la nature du substrat dans le contrôle des aires de répartition, la carte des sols de France au 1/1 000 000^{ème} (INRA-Orléans) a été dérivée à l'aide de fonctions de pédo-transfert en une carte thématique donnant trois classes d'acidité pour les substrats.

RÉSUMÉ DES PRINCIPAUX RÉSULTATS

Analyse et classification des aires de répartition observées

Analyse des cartes de répartition des essences

Les cartes individuelles de répartition des essences ont été éditées et classées afin d'identifier les espèces présentant des aires de répartition semblables et regrouper celles-ci en un nombre limité de groupes chorologiques. Les 67 espèces ligneuses choisies dans le cadre du projet ont été rassemblées en 13 groupes après une analyse visuelle de leur aire de répartition (**figure 1**).

Analyse en composante principale des variables climatiques actuelles

Une première analyse en composantes principales des variables climatiques associées aux points IFN montre la pertinence des 344 paramètres retenus pour discriminer les grandes zones climatiques françaises. Le premier axe factoriel de cette analyse (55% de la variance totale) est très fortement déterminé par les températures moyennes et les ETP auxquelles s'opposent les nombres de jours de gel et les déficits pluviométriques. Le second axe factoriel (16% de la variance) est lié aux rayonnements. Le troisième axe (11% de la variance) est déterminé par les hauteurs de précipitations. Enfin, le quatrième axe (4% de la variance) est lié aux amplitudes thermiques et dans une moindre mesure aux températures maximales de printemps (**figure 2**).

Caractéristiques climatiques moyennes et présence des espèces

Pour vérifier l'hypothèse de concordance entre, d'une part, le classement des points de relevés par l'ACP sur une base uniquement climatique et, d'autre part, la présence des différentes espèces, le barycentre de la présence de chaque espèce à été calculé en utilisant les coordonnées des relevés sur les principaux axes factoriels (quand l'espèce considérée est présente). La position relative des différents barycentres est ensuite confrontée, d'une part, aux données autécologiques des essences et, d'autre part, aux groupes chorologiques présentés ci-dessus. Deux ensembles d'espèces s'opposent sur le premier axe factoriel (**figure 3**). On trouve, d'une part, le pin cembro et le pin à crochets, l'aulne vert, le mélèze, etc. L'olivier, le chêne liège et le chêne vert, le pin d'Alep, le figuier, etc. constituent le second groupe. Ces espèces montagnardes et méditerranéennes s'opposent, conformément à la définition du premier axe factoriel, selon un gradient de températures.

Sur le deuxième axe factoriel l'ensemble des espèces citées précédemment (méditerranéennes et montagnardes-subalpines) s'opposent au charme, aux bouleaux verruqueux et pubescent, aux chênes sessile et pédonculé et au tilleul à petite feuilles. Ces essences sont totalement absentes de la région méditerranéenne et des Alpes du Sud ; les aires de répartition de ces deux ensembles ne se recouvrent donc pas. Le deuxième axe factoriel oppose les espèces des régions soumises à de forts rayonnements (région méditerranéenne et Alpes du Sud) aux espèces dont la présence couvre les zones les plus septentrionales de l'échantillon étudié.

La figure 3 confirme la pertinence des groupes d'espèces constitués *a priori*. Le groupe 1 correspond à des essences de l'étage subalpin. Il est essentiellement représenté par des espèces des Alpes internes auxquelles s'ajoutent des espèces que l'on trouve jusque dans le Massif-central et les Pyrénées orientales. Le groupe 2 rassemble des espèces essentiellement présentes à l'étage montagnard dans les Alpes (à des altitudes inférieures aux espèces du groupe 1), les Pyrénées orientales, la bordure sud-ouest du Massif-central et le Jura. Le groupe 3 correspond à des espèces communes à l'ensemble des régions de montagne et pouvant s'étendre à l'étage collinéen dans le quart Nord-Est de la France ou ayant été introduites dans le Nord-Ouest (sapin et épicéa en particulier). Le groupe 4 est une extension du groupe 3 ; il correspond à des espèces communes en montagne (jusqu'à l'étage montagnard) et très présentes en plaine dans la moitié Nord de la France. Les espèces du groupe 5 sont principalement collinéennes mais peuvent s'étendrent jusqu'à l'étage montagnard (sauf Alpes du Sud). Elles sont toutes très communes sur une grande partie du territoire, sauf dans la région méditerranéenne. Le groupe 6 est un groupe intermédiaire entre les groupes 5 et 7. Il regroupe des espèces de l'étage collinéen, fréquentes dans le Sud et l'Ouest et plus rares dans le Nord et le Nord-Est. Le groupe 7 rassemble les espèces dont la plus forte présence est observée dans l'Ouest de la France. Le sous-groupe 7a correspond à l'ensemble des espèces de la moitié Ouest (principalement les Landes de Gascogne, le Massif armoricain, la Sologne) et pouvant s'étendre jusque dans le midi. Le sous-groupe 7b est proche du groupe 7a mais s'en distingue par une diminution de la fréquence des espèces dans l'Ouest et une augmentation en région méditerranéenne. Le groupe 8 rassemble l'ensemble des espèces méditerranéennes. Enfin, les espèces supraméditerranéennes essentiellement présentes dans les Alpes du Sud constituent un groupe 9, intermédiaire entre les groupes des espèces méditerranéennes et montagnardes. Cette figure démontre que la solution factorielle, malgré le nombre limité d'axes employés, est conforme aux hypothèses chorologiques de départ et que les groupes d'espèces constitués à partir des cartes de répartition s'ordonnent de façon cohérente.

Analyse discriminante des groupes chorologiques

Les variables climatiques séparant au mieux ces groupes chorologiques sont recherchées en réalisant une analyse discriminante des populations présentant la meilleure séparation spatiale (groupes chorologiques 1, 2, 3, 4, 6, 7a et 8) en fonction des paramètres climatiques actuels. Le meilleur modèle obtenu pour séparer les groupes fait intervenir l'ETP du mois de janvier, la température moyenne de février, le cumul des rayonnements des mois de mai, juin et juillet, l'ETP cumulée des mois de juin et juillet et enfin, l'ETP du mois de novembre. Ce modèle permet la reconnaissance correcte de 74% des points du groupe 8, 56% des points du groupe 7a, 55% des points du groupe 1, 52% des points du groupe 2, 44% des points du groupe 6, 32% des points du groupe 3 et 25% des points du groupe 4.

La *figure 4a* présente le résultat de la fonction discriminante appliquée au 551 716 points de la grille AURELHY. On distingue nettement une zone méditerranéenne (groupe 8a), trois zones de montagne (groupes 1, 2 et 3), un ensemble aquitain (groupe 7a), un ensemble atlantique (groupe 6) et une zone nord-est plus continentale (groupe 4). Malgré l'approche très réductrice employée, la carte résultante concorde, dans les grandes lignes, aux grands domaines phytogéographiques français.

Modélisation des aires de répartition des essences

Une première analyse des corrélations entre la présence / absence des espèces et les paramètres climatiques a été conduite. Bien qu'imparfait, ce test permet de classer les essences en grandes familles de réactions vis-à-vis des contraintes climatiques. Dans le cas du hêtre par exemple, on observe de fortes corrélations négatives avec les températures, le rayonnement et l'ETP. A l'inverse, les pluies, les déficits pluviométriques et le nombre de jours de gel sont positivement corrélés à la présence de cette essence. La présence du chêne vert est au contraire très positivement corrélée aux températures, au rayonnement et plus encore à l'ETP. Le nombre de jours de gel est corrélé négativement à sa présence. Les pluies et les déficits pluviométriques semblent peu corrélés à la présence du chêne vert.

La présence / absence de diverses essences a ensuite été analysée par régression logistique. La sélection des modèles est l'étape la plus sensible de la procédure et ne sera pas décrite *in extenso* ici. Du fait de la taille de l'échantillon, la plupart des variables climatiques présentes ont une contribution significative aux modèles et les critères classiques (objectifs) de sélection des modèles sont inefficaces. La sélection est donc réalisée de manière subjective : i) en limitant le plus possible le nombre de régresseurs ; ii) en évitant la colinéarité entre les régresseurs ; iii) en étudiant la pertinence du modèle pour classer les occurrences de présence ; iv) en vérifiant visuellement l'adéquation entre les cartes de présence / absence observées et les cartes de probabilités de présence modélisées. Les **figures 5ab** et **6ab** présentent deux exemples calculés pour le chêne vert et le hêtre.

Le modèle retenu pour le chêne vert fait intervenir l'ETP du mois de juillet (effet positif du paramètre sur la présence du chêne), l'amplitude thermique (effet négatif) et le nombre de jours avec des températures inférieures à -10°C (effet négatif).

Le modèle retenu pour le hêtre fait intervenir les déficits pluviométriques des mois de juin et juillet (effet positif de la variable sur la présence du hêtre) et la température maximal du mois d'octobre.



Figure 1 : Assemblage des cartes de répartition des 67 essences étudiées en groupes chorologiques.



Figure 2 : Projection des 104 259 relevés IFN en fonction de leurs coordonnées sur les quatre premiers axes factoriels de l'analyse en composantes principales des variables climatiques.

Application des modèles aux données climatiques futures

Les **figures 4b et 4c** présentent les résultats de la fonction discriminante des groupes chorologiques appliquée aux points de la grille AURELHY modifiée par les anomalies ARPEGE pour les périodes 2020-2049 et 2070-2099. Selon le scénario B2, les plus fortes évolutions sont observées pour le groupe 7a (17% du territoire actuellement contre 46% en 2100), et le groupe 8 (9% du territoire actuellement contre 28% en 2100). Tous les autres groupes auraient tendance à diminuer, notamment les groupes montagnards (groupes 1, 2 et 3) dont les surfaces de territoire passeraient de 16% à 6%.

Les **figures 5bc** et **6bc** présentent les projections des modèles logistiques ajustés à la présence du chêne vert et du hêtre. Pour le chêne vert, les probabilités de présence augmentent très fortement dans toute la moitié Sud de la France conformément à l'extension observée précédemment pour l'ensemble du groupe des espèces méditerranéennes. Ce résultat est convergent de la simulation des cartes de production potentielles du PFT 5 (cf partie C). A l'opposé, l'aire potentielle de distribution du hêtre (classée dans le groupe chorologique 4) tend à régresser fortement. Ce résultat converge avec la simulation de la production nette potentielle du PFT correspondant par le modèle ORHIDEE (PFT 6, cf volet C).

Des modèles identiques à ceux présentés ici ont également été calculés pour les essences de montagne (groupes 1 et 2), les essences méditerranéennes (groupes 8a), le pin d'alep, les chênes pubescent et tauzin, l'épicéa et le sapin.



Figure 3 : Projection du barycentre des 67 essences étudiées sur le premier plan factoriel déterminé par l'analyse en composantes principales des caractéristiques climatiques et groupes chorologiques (*cf.* figures 1).



Figure 4 : Répartition géographique de 7 groupes chorologiques (*cf.* figures 1 et 3) estimée par analyse discriminante en fonction des climats actuel (A) et futurs (B et C).


B – climat actuel – données modélisées







Figure 5 : Analyse logistique de la présence du chêne vert. A – répartition actuelle observée par l'IFN ; B – modélisation de l'aire de répartition actuelle ; C et D – extrapolation du modèle logistique en utilisant les données climatiques futures









Légende des probabilités





Figure 6 : Analyse logistique de la présence du hêtre. A – répartition actuelle observée par l'IFN ; B – modélisation de l'aire de répartition actuelle ; C et D – extrapolation du modèle logistique en utilisant les données climatiques futures

CONCLUSION

La distribution des aires géographiques potentielle des essences sur le territoire national telle qu'elle est projetée au travers du scénario climatique fait apparaître un déplacement des groupes d'essences méridionaux vers le Nord et vers l'Est. Les groupes montagnards et continentaux tendent à régresser fortement, le cas du hêtre qui est réduit à l'extrême Nord-Est du territoire national en 2100 est emblématique à cet égard. Cette conclusion rejoint les résultats prédits en terme de fonctionnement et de production. Les espèces les plus sensibles et donc vulnérables sont les espèces supportant mal les sécheresses édaphiques et celles en limite Sud de leur aire naturelle comme le Hêtre. Il est opportun de noter que cette évolution est prédite dans un laps de temps de 50 ans, inférieur à la durée de révolution de la plupart des espèces forestières concernées et de rappeler l'optimisme du scénario B2 qui prédit l'accumulation en gaz à effet de serre la plus lente des scénarios considérés par le GIEC.

Les outils d'analyse utilisés ici sont intrinsèquement empiriques et les relations de causalité climat – aires de végétation demeurent en fait implicites. On peut déplorer l'absence en France de réseau multilocal de comparaison phénologique incluant les essences clés de la forêt française et qui permettrait à la fois de suivre les évolutions, renseigner les modèles et anticiper les effets du changement climatique et appeler de ses vœux sa création.

Concernant la production et le cycle du carbone, on observe ici une extension de la forêt méditerranéenne, de productivité faible, au détriment des forêts de production atlantique (les Landes de Gascogne) et des forêts de feuillus sociaux de plaine où se concentre actuellement le stock de biomasse sur pied le plus important (cf partie B).

Volet D2

Distribution géographique et impact des champignons pathogènes forestiers - Simulation des effets d'un changement climatique

INTRODUCTION

Avec la disponibilité de la ressource (plantes hôtes), les paramètres climatiques sont un facteur déterminant de la dynamique des populations de parasites et de leur impact (Coakley 1988). De nombreuses observations et études montrent les effets significatifs du climat sur le développement et l'intensité des maladies, notamment de plantes, expliquant les variations inter annuelles ou les différences géographiques d'impact des parasites (Houston & Valentine 1988, Jahn et al. 1996).

Le changement climatique en cours, par son intensité et sa vitesse (IPCC 2001), constitue une perturbation *a priori* favorable à une amplification du rôle des parasites (Harrington *et al.*, 2001).

Le changement climatique pourrait dans un premier temps affecter les pathosystèmes actuels, en particulier, à cause du réchauffement, entraîner une augmentation d'activité des champignons parasites dans les régions tempérées, par le relâchement de certaines contraintes sur leur cycle de vie (Harvell *et al.* 2002).

Un effet plus drastique du changement climatique pourrait être l'apparition de nouveaux pathosystèmes. En effet, une réponse attendue au changement climatique pour l'ensemble des espèces est une modification des aires de distribution géographique. Il est tout à fait probable que le changement climatique rapide aura un impact différencié sur les différentes espèces et qu'il est donc susceptible de modifier l'assemblage des espèces au sein des communautés (Walther *et al.* 2002), en particulier les interactions hôtes-parasites. Compte tenu du potentiel de dissémination très élevé de nombreux champignons, la colonisation de nouvelles zones climatiquement favorables pourrait s'effectuer de façon beaucoup plus rapide que les migrations de leurs plantes hôtes, en particulier arbres. Les parasites se retrouveraient ainsi en contact avec de nouvelles populations (génotypes ou espèces) sans co-évolution ou co-adaptation préalable, se comportant donc comme "organismes exotiques" avec les mêmes conséquences dramatiques potentielles que celles observées lors d'introductions

Dans cette perspective, la démarche générale de l'étude réalisée est de (1) décrire les distributions spatiales actuelles en France de quelques maladies d'arbres forestiers ; (2) analyser les données épidémiologiques, en complétant par une approche expérimentale et bibliographique, afin de définir les principaux déterminants climatiques du développement des agents pathogènes; (3) réaliser des simulations des effets d'un changement climatique à long terme sur l'aire géographique potentielle ou l'impact des espèces parasites en utilisant différents modèles biologiques, spécifiques ou génériques (Climex) avec le scénario Arpège-Climat.

MATERIEL ET METHODES

Parmi les parasites forestiers les plus couramment signalés en France, l'étude a été réalisée en priorité sur des parasites foliaires et corticaux pour lesquels les effets du climat sont potentiellement importants (Melampsora pinitorqua, Dothistroma pini, Sphaeropsis sapinea, Erysiphe alphitoïdes, Phytophthora cinnamomi, Cryphonectria parasitica, Melampsora larici-populina, M. allii-populina, M. medusae).

Les données de la base du Département Santé des Forêts et quelques études spécifiques (Protection des Végétaux, INRA) ont été utilisées pour caractériser les distributions géographiques et les variations temporelles des différentes maladies. Compte tenu de la méthode de collecte de la base du DSF, l'utilisation des données de façon quantitative a nécessité la mise au point de méthodes de standardisation, pour prendre en compte les effets observateurs. Le principe général retenu, par analogie avec les méthodes utilisées en épidémiologie médicale (Lawson, 2001), est de rapporter le nombre de mentions brutes pour une maladie donnée sur un(des) hôte(s) donné(s) à une référence de base, constituée par le nombre de mentions de l'ensemble des autres maladies sur le(s) même(s) hôte(s). L'unité d'agrégation, pour les mentions et les références, peut être spatiale (région IFN, département) ou temporelle (année).

RESUME DES PRINCIPAUX RESULTATS

L'exemple de l'oïdium illustre bien la différence entre nombre brut de mentions et taux standardisé, le grand nombre de mentions dans certaines régions (comme le nord-est) ne reflétant pas forcément une fréquence plus importante de la maladie mais une intensité plus importante d'observations.

Figure 1: Cartographie de l'impact de *Erysiphe alphitoïdes* à partir de la base de données DSF (*Q. petraea, Q. pubescens, Q. robur*, 1989-2002). A. Nombre de mentions d'oïdium sur chênes adultes, en problème 1-3 ; B. Taux de mention standardisé (1 représente le taux moyen). Les zones indiquées en trait gras sont celle utilisées pour l'étude de la variabilité inter-annuelle.



Un autre exemple de la distribution spatiale d'une maladie affectant plusieurs hôtes, Sphaeropsis sapinea sur différentes espèces de pins, est présenté dans la figure 2.





Des variations temporelles d'incidence des maladies peuvent également être mises en évidence, comme dans le cas de l'oïdium, avec 3 pics épidémiques au cours des 15 dernières années dans le sudouest (Figure 3).



Les distributions spatiales et variations temporelles des maladies ont été analysées pour déterminer les éventuelles variables climatiques explicatives. Dans le cas de l'oïdium par exemple, les températures moyennes hivernales ressortent comme principales variables explicatives, les taux élevés de mentions étant toujours associés à une température moyenne de janvier à mars supérieure à 8.2°C. Dans le cas de la rouille du Peuplier, Melampsora allii-populina, la distribution observée est simulée de façon satisfaisante par un modèle logistique à 2 variables (températures et bilan hydrique de l'été) (Figure 4), de même dans le cas du chancre du châtaignier, avec un modèle linéaire incluant des variables de pluie printanière et automnale et de températures hivernales(Figure 5). L'utilisation de ces modèles statistiques avec les données météorologiques du scénario Arpège-Climat permet alors de réaliser des simulations pour tester les effets du changement climatique à long terme (comparaison des périodes 1961-1990 et 2070-2099).

Pour les parasites pour lesquels un modèle statistique n'est pas disponible, le modèle bioclimatique générique Climex (Sutherst et al. 1999) a été utilisé. Une étude expérimentale sur la réponse de la croissance mycélienne de 17 espèces de champignons parasites forestiers a été réalisée afin de déterminer les paramètres d'entrée.

Enfin, dans le cas de Phytophthora cinnamomi sur chênes, nous avons utilisé un modèle spécifique précédemment développé (Marçais et al. 1996, 2004), où la survie hivernale du parasite, limitée par les basses températures, est le processus déterminant.

Figure 4 : Carte de répartition de *M. allii-populina* (à gauche) en % de clones de peuplier infectés par une espèce de *Melampsora* dans chaque site toutes années confondues (enquête SPV 1993-2003), et distribution simulée avec un modèle logistique, pour la période 1961-1990 (au centre) et 2070-2099 (à droite).



Figure 5 : Pourcentage d'arbres atteints par *C. parasitica* (pai) observé (en haut à gauche), estimé dans un sous-échantillon de154 placettes avec le modèle linéaire (en haut à droite), simulé avec le modèle linéaire (en bas à gauche) et avec Climex (en bas à droite) pour 65 stations avec les données d'Arpège Climat pour la période 2070-2099.



(Figure 6) et M. medusae. Dans le cas de l'oïdium, le réchauffement se traduirait par une augmentation très importante du risque en terme de fréquence, passant de 10% à 50-70% des années dans le sud-ouest. Pour les rouilles du Peuplier, parasites polycycliques, une augmentation de 1°C conduit à un avancement de la date des premières infections de 11 jours se traduisant potentiellement en fin de saison par une augmentation de 30% de la proportion de tissus malades.

Par contre, l'évolution du régime hydrique (baisse des précipitations pendant la saison de croissance) affecte très différemment les espèces selon leur biologie. Pour certaines espèces, comme C. parasitica et D. pini, l'effet favorable du réchauffement serait contre balancé par un effet défavorable de la diminution des pluies estivales, conduisant à une stabilisation voire régression des impacts

simulés pour la fin du siècle. Par contre, B. mediterranea et S. sapinea (Figure 7), dont l'incidence actuelle est associée à des stress hydriques, pourraient voir leur impact augmenter dans le futur. Le cas de S.sapinea illustre le fait que d'autres variables climatiques (grêle) ou sylvicoles (présence d'espèces sensibles) sont déterminantes pour expliquer la distribution de la maladie.

Figure 6 : Zonage des risques d'encre sur chênes : cartographie de l'indice $F_{0.5}$ = fréquence d'années pour lesquelles le taux annuel de survie estimé de *P. cinnamomi* (ASR) est inférieur ou égal à 0.5 ($F_{0.5} < 10\%$: risque fort ; $10\% < F_{0.5} < 40\%$: risque modéré ; $F_{0.5} > 40\%$: risque très faible) (Bergot *et al* 2004)



L'amélioration de la valeur prédictive des simulations nécessitera de développer des modèles bioclimatiques adaptés aux champignons et couplés avec la physiologie des arbres-hôtes. Le développement de systèmes d'acquisition de données quantifiées et spatialisées d'incidence des maladies est une nécessité pour évaluer les évolutions et améliorer les modèles de dynamique spatio-temporelle des parasites.

Plutôt que des prédictions, cette étude apporte la démonstration de la sensibilité des pathosystèmes au climat, et suggère donc fortement une évolution du « paysage phytosanitaire forestier » en lien avec les changements climatiques. Les changements projetés de distribution et impact des parasites conduisent à préconiser une gestion anticipative et préventive des risques, en particulier pour éviter ou limiter la dissémination des parasites dans leurs enveloppes climatiques potentielles. Une analyse par correspondance de climats permettrait d'identifier les principaux risques. Le choix des espèces ou variétés pour les reboisements devra être raisonné en fonction de ces risques.

Bibliographie

- Coakley, S. M. 1988. Variation in climate and prediction of disease in plants. Annual Review of Phytopathology 26: 163-181
- Harrington, R., Fleming R.A., Woiwod I.P., 2001. Climate change impacts on insect management and conservation in temperate regions: can they be predicted ? Agricultural and Forest Entomology, 3: 233-240.
- Harvell, C. D.; Mitchell, C. E.; Ward, J. R., *et al.* 2002. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. Science (Washington) 296 (5576): 2158-2162
- Houston DR, Valentine HT . 1988. Beech bark disease: the temporal pattern of cankering in aftermath forests of Maine. *Canadian Journal of Forest Research*, **18** (1), 38-42.
- IPCC 2001. Climate Change 2001. The scientific basis. Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change IPCC, Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Jahn M, Kluge E, Enzian S. 1996. Influence of climate diversity on fungal diseases on field crops evaluation of long-term monitoring data. *Aspects of Applied Biology*, **45**, 247-252.
- Lawson, A. B. (2001) Statistical Methods in Spatial Epidemiology. Wiley, New York
- Marçais B, Dupuis F, Desprez-Loustau ML. 1996. Modelling the influence of winter frosts on the development of the ink disease of oak, caused by *Phytophthora cinnamomi*. *Annals of Forest Science*, **53**,369-382
- Sutherst RW, Maywald GF, Yonow T, Stevens PM. 1999. Climex Predicting the effects of climate on plants and animals. CSIRO Publishing.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F . 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature (London)*, 416 (6879), 389-395.

Publications et communications liées au projet Carbofor

Bergot M, Cloppet E, Pérarnaud V, Déqué M, Marçais B, Desprez-Loustau ML. 2004. Simulation of potential range expansion of oak disease caused by *Phytophthora cinnamomi* under climate change. Global Change Biology (sous presse)

- Marçais B, Bergot M, Perarnaud V, Levy A & Desprez-Loustau ML. 2004. Prediction and mapping of the impact of winter temperatures on the development of *Phytophthora cinnamomi* induced cankers on red and pedunculate oak. Phytopathology (sous presse)
- Desprez-Loustau M.L., B M., Cloppet E., Pérarnaud V., Déqué M., Reynaud G., Capron G., Marçais B. 2004. Impact potentiel d'un changement climatique sur les parasites forestiers. Journées Jean Chevaugeon, 19-22/01/04, Aussois (Poster).
- Marçais B., Dutech C., Desprez-Loustau M.L. 2004. Approche épidémiologique et expérimentale de l'effet du climat sur les capacités invasives de l'oïdium des chênes. Journées MICCES, 22-23/01/04, Avignon (Poster).

En préparation :

- Marçais : Epidemiological analysis of spatio-temporal variations in oak powdery mildew. Simulation of the effects of climate change
- Husson & Marçais : Epidemiological analysis of spatio-temporal variations in poplar rusts in France. Simulation of the effects of climate change
- Piou & Desprez-Loustau : Epidemiological analysis of spatio-temporal variations in three diseases of pines in France: Dothostroma pini, Sphaerospis sapinea and Melampsora pinitorqua.
- Robin : Analysis of climatic determinants of chestnut canker distribution in France. Simulation of the effects of climate change
- Desprez-Loustau et al : Simulation of the effects of climate change on forest pathogens using a bioclimatic approach.

Articles mémoires et communications produites en rapport avec le projet CARBOFOR

NB. Cette liste n'est pas exhaustive, l'inventaire complet et définitif des publications de chaque participant sur le projet ne nous étant pas parvenue pour certains participants ou de façon fragmentaire pour d'autres.

Articles en préparation

- Bergot M, Cloppet E, Pérarnaud V, Déqué M, Marçais B, Desprez-Loustau ML. 2004. Simulation of potential range expansion of oak disease caused by Phytophthora cinnamomi under climate change. Global Change Biology (sous presse)
- Bréda N., Barbaroux C., Dufrêne E. Radial growth and climatic response of two constrasting broad leaved species, common beech and sessile oak.
- Davi H., 2004 Modélisation des bilans carbonés et hydriques d'écosystèmes forestiers dans le cadre des changements climatiques: Amélioration et validation d'un modèle générique (5 sites, 5 espèces), et changement d'échelle de la parcelle à la région (en cours).
- Davi H., Dufrêne E., Granier A., Le Dantec V., Barbaroux C., FrançoisC., Bréda N. Modelling carbon and water cycles in a Beech forest. Part II: Validation for individual processes from organ to stand scale. A Ecological Modelling (soumis).
- Delzon, S. and D. Loustau (2004). "Age-related decline in stand water use: sap flow and transpiration in a pine forest chronosequence." Agricultural & Forest Meteorology (submitted).
- Delzon, S., A. Bosc, L. Cantet and D. Loustau (2004). "Variation of the photosynthetic capacity across a chronosequence of maritime Pine correlates with needle phosphorus concentration." Annals of Forest Science (submitted).
- Desprez-Loustau et al : Simulation of the effects of climate change on forest pathogens using a bioclimatic approach .
- Dufrêne, E., H. Davi, et al. (2004). Modelling carbon and water cycles in a Beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. Submitted to Ecological Modelling.
- Granier A, Bréda N, Dufrêne E, Longdoz B. Environmental control of the interannual variation of carbon and water fluxes in a young beech forest over a 7 years time-series.
- Husson & Marçais : Epidemiological analysis of spatio-temporal variations in poplar rusts in France. Simulation of the effects of climate change
- Jourdan, C., Thongo, A., Nodichao, L., Noel, C., Saint-André, L., Roupsard, O., Nouvellon, Y., Joffre, R., Epron, D., Hamel, O. et Rouzière., A. (2004). Fine root dynamics and turnover within tropical perennial plantations. In preparation.
- Le Maire G. (en cours) Modélisation des flux et des stocks de carbone des forêts de plaine : de l'échelle de la parcelle à l'échelle nationale.
- Loustau, D., A. Bosc, A. Colin, M. Bakker, E. Dufrêne, C. François, H. Davi, M. Déqué and E. Cloppet 2004. Modelling subregional impacts of climate change on French forest in plains. Tree Physiology (soumis)
- Marçais : Epidemiological analysis of spatio-temporal variations in oak powdery mildew. Simulation of the effects of climate change
- Ogée J., Viovy N., et al. (2004) Carbon and water budget of forested areas in France from present to 2100: results from the global model ORCHIDEE. In preparation.
- Peiffer M, Le Goff N, Nys C, Ottorini JM, Granier A (2004) Bilan d'eau, de carbone et croissance des hêtraies de plaine. RFF, soumis.
- Piou & Desprez-Loustau : Epidemiological analysis of spatio-temporal variations in three diseases of pines in France: Dothostroma pini, Sphaerospis sapinea and Melampsora pinitorqua.
- Rambal S, Joffre R, Ourcival JM, Cavender-Bares J, Rocheteau A. The Growth respiration component in eddy CO2 flux from a Quercus ilex Mediterranean forest (submitted to Global Change Biology)
- Robin : Analysis of climatic determinants of chestnut canker distribution in France. Simulation of the effects of climate change
- Saint-André L., Daquitaine R., Mabiala A., Thongo A., Nouvellon Y., Jourdan C., Roupsard O., Hamel O. 2004. Monte Carlo Simulations for below- and Above-ground biomass in an Eucalypt age series in Congo. In preparation.

Articles sous presse ou publiés

- Bergot M, Cloppet E, Pérarnaud V, Déqué M, Marçais B, Desprez-Loustau ML. 2004. Simulation of potential range expansion of oak disease caused by Phytophthora cinnamomi under climate change. Global Change Biology (sous presse)
- Bosc, A., D. Loustau and A. De Grandcourt 2003. Variability of stem and branch maintenance respiration in a Pinus pinaster tree. Tree Physiology. 23:227-236.
- Ceschia E., Damesin C., Lebaube S., Pontailler J.-Y. & Dufrêne E. (2002) Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (Fagus sylvatica). Annals of Forest Science, 59 : 801-812.
- Damesin C., Ceschia E., Le Goff N., Ottorini J.-M. & Dufrêne E. (2002) Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. New Phytologist, 153 : 159-172.
- Davi H., Soudani K., Deckx T., Dufrêne E., Le Dantec V., François C. Estimation of forest LAI from SPOT imagery using NDVI distribution over homogeneous stands. Accepté à Remote Sensing of Environment (révisions en cours).
- Delzon, S., M. Sartore, R. Burlett, R. Dewar and D. Loustau in press. Height-related constraints on the water balance of maritime pine trees. Plant Cell and Environment
- Epron D., Nouvellon Y., Roupsard O., Mouvondy W., Mabiala A., Saint-André L., Joffre R., Jourdan C., Bonnefond J-M., Berbigier P., Hamel O., 2003. Spatial and temporal variation of soil respiration in a Eucalyptus plantation in Congo. Forest Ecology and Management (Accepted).
- Epron, D., Ifo, S., Nouvellon, Y., et al., 2003. Partitioning between root and microbial components of soil respiration in three Eucalyptus plantations of different age. Forest Ecology and Management (Dec. 2003)
- Falge E, Baldocchi DD, ... Berbigier P, ... Granier A, ... Wofsy S (2002) Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. Agricultural and Forest Meteorology, 113, 53-74.
- Falge E, Tenhunen JD,..., Berbigier P, ... Bonnefond JM, ... Granier A, ... Wofsy S (2002) Phase and amplitude of ecosystem carbon release and uptake potentials as derived from FLUXNET measurements. Agricultural and Forest Meteorology, 113, 75-95.
- Gibelin, A.L. et Déqué, M., 2003: Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. Climate Dynamics, 20: 327-339.
- Granier A, Aubinet M, Epron D, Falge E, J G, Jensen NO, Kostner B, Matteucci G, Pilegaard K, Schmidt M, Tenhunen JD (2002) Deciduous forests: carbon and water fluxes, balances and ecophysiological determinants. Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests (Ed. Valentini R.), Ecological Studies, 163, 55-70.
- Granier A, Pilegaard K, Jensen NO (2002) Similar net ecosystem exchange of beech stands located in France and Denmark. Agricultural and Forest Meteorology, 114, 75-82.
- Huet S., Forgeard F., Nys C. (2004) : Above- and belowground distribution of dry matter and carbon biomass of Atlantic beech (Fagus sylvatica L.) in a time sequence. Ann. for. Sci., (sous presse).
- Hymus G.J., Pontailler J.Y., Jiahong Li, Stiling P., Hinkle C.R. & Drake B.G., 2002 Seasonal variability in the effect of elevated CO2 on ecosystem leaf area index in a scrub-oak ecosystem. Global Change Biology, 8 : 931-940.
- Janssens IA, Lankeijer H, Matteucci G, Kowalski AS, Buchmann N, Epron D, Pilegaard K, Kutsch W, Longdoz B, Grunwald T, Montagnani L, Dore S, Rebmann C, Moors EJ, Grelle A, Rannik U, Morgenstern K, Clement R, Gudmundsson J, Minerbi S, Berbigier P, Ibrom A, Moncrieff J, Aubinet M, Bernhofer C, Jensen NO, Vesala T, Granier A, Schulze ED, Lindroth A, Dolman AJ, Jarvis PG, Ceulemans R, Valentini R (2001) Productivity and disturbance overshadow temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. Global Change Biology, 7, 269-278.
- Joffre R, Ourcival JM, Rambal S, Rocheteau A, 2003. The key-role of topsoil moisture on CO2 efflux from a Mediterranean Quercus ilex forest. Annals of Forest Science 60, 519-526.
- Joffre, R. Nouvellon, Y., Epron, D., Roupsard, O. et al., 2003. Carbon and nitrogen forest floor dynamic in a tropical Eucalypt stand. Oikos (janvier 2004).
- Joffre, R., Nouvellon, Y., Mabiala, A., Roupsard, O., Epron, D., et al., 2003. Decomposition patterns in a Congolese eucalypt plantation. Canadian Journal of Forest Research (janvier 2004).
- Jourdan, C. et Rey, H. (1997). Architecture and development of the oil palm (Elaeis guineensis Jacq.) root system. Plant and Soil,189: 33-48.
- Karroum M., Guillet B., Laggoun-Defarge F., Disnar J-R., Lottier N., Villemin G. & Toutain F. Evolution morphologique des litières de hêtre (Fagus sylvatica L) et transformation des biopolymères, lignine et polysaccharides, dans un mull et un moder en Forêt de Fougères (Bretagne - France). Canadian J. of Soil Science, sous presse.

- Karroum M., Guillet B., Lottier N. et Disnar J-R. (2004). Importance et devenir des biopolymères (lignines et polysaccharides) dans les sols d'une chronoséquence de hêtraies (Fagus sylvatica), en forêt de Fougères (France). Annals of Forest Science, sous presse.
- Kowalski, A., D. Loustau and C. participants (sous presse.) Paired comparison of carbon flux between clear cut and mature stands across European forest sites. Global Change Biology.
- Kowalski, A.S., M. Sartore, R. Burlett, P. Berbigier and D. Loustau 2003. The annual carbon budget of a French pine forest (Pinus pinaster) following harvest. Global Change Biology. 9:1051-1065.
- Kramer K, Leinonen I, Bartelink HH, Berbigier P, Borghetti M, Bernhofer C, Cienciala E, Dolman AJ, Froer O, Gracia CA, Granier A, Grunwald T, Hari P, Jans W, Kellomaki S, Loustau D, Magnani F, Markkanen T, Matteucci G, Mohren GMJ, Moors EJ, Nissinen A, Peltola H, Sabate S, Sanchez A, Sontag M, Valentini R, Vesala T (2002) Evaluation of six process-based forest growth models using eddy-covariance measurements of CO2 and H2O fluxes at six forest sites in Europe. Global Ch. Biol., 8, 213-230.
- Le Maire, G., François, C. and Dufrêne E., 2004. Towards universal deciduous leaf chlorophyll indices using hyperspectral reflectance measurements and PROSPECT simulated database. Remote Sensing of Environment. 89 : 1-28.
- Marçais B, Bergot M, Perarnaud V, Levy A & Desprez-Loustau ML. 2004. Prediction and mapping of the impact of winter temperatures on the development of Phytophthora cinnamomi induced cankers on red and pedunculate oak. Phytopathology (sous presse)
- Medlyn, B., E. Dreyer, D. Ellsworth, M. Forstreuter, P. Harley, M. Kirschbaum, X. LeRoux, D. Loustau, P. Montpied, J. Strassemeyer, A. Walcroft and K. Wang 2002. Temperature response of parameters of a biochemically-based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. Plant, Cell and Environment. 25:1167-1179.
- Nouvellon, Y., Bonnefond, J-M., Roupsard, O., Epron, D., Saint-André, L., Joffre, R., Thongo, A., Jourdan, C., Hamel, O., et al., 2004. Measurement and modelling of water and CO2 fluxes within an Eucalypt stand in Congo. Agricultural and Forest Meteorology (January 2004).
- Nouvellon, Y., Epron, D., Saint-André, L., Joffre, R., Bonnefond, J-M., Roupsard, O., Thongo, A., Jourdan, C., Deleporte, P., Mabiala, A., Hamel, O., et al., 2004. The carbon budget of an Eucalypt stand in Congo. Global Change Biology or Functional Ecology (June 2004).
- Nouvellon, Y., Saint-André, L., Bonnefond, J-M., Roupsard, O., Epron, D., Mabiala, A., Thongo, A., Jourdan, C., Laclau, J-P., Berbigier, P., Hamel, O., ...(2003). Water and radiation-use efficiencies in a tropical Eucalypt stand. Forest Ecology and Management (January 2004)
- Pontailler J.Y., Hymus G.J. & Drake B., 2003 Estimation of Leaf Area Index using ground-based remote sensed NDVI measurements. Validation and comparison with two indirect techniques. Canadian Journal of Remote Sensing, 29(3): 381-387.
- Porté, A., P. Trichet, D. Bert and D. Loustau 2002. Allometric relationships for branch and tree woody biomass of maritime Pine (Pinus pinaster Aït.). Forest Ecology and Management. 158:71-83.
- Raffy M., Soudani K., Trautmann J., 2003 : On the variability of the LAI of homogeneous covers with respect to the surface size. International Journal of Remote Sensing, 24, 10, 2017-2035
- Rambal S, Ourcival, JM, Joffre R, Mouillot F, Nouvellon Y, Reichstein M, Rocheteau A, 2003. Drought controls over conductance and assimilation of a Mediterranean evergreen ecosystem: scaling from leaf to canopy. Global Change Biology 9, 1813-1824
- Reichstein M, Rey A, Freibauer A, Tenhunen J, Valentini R, Banza J, Casals P, Cheng YF, Grunzweig JM, Irvine J, Joffre R, Law BE, Loustau D, Miglietta F, Oechel W, Ourcival JM, Pereira JS, Peressotti A, Ponti F, Qi Y, Rambal S, Rayment M, Romanya J, Rossi F, Tedeschi V, Tirone G, Xu M, Yakir D, 2003. Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices. Global Biogeochemical Cycles 17, 4, Art n° 1104
- Soudani K., Trautmann J., Walter J.-MN., 2002 : Leaf area index and canopy stratification in Scots pine (Pinus sylvestris L.) stands. International Journal of Remote Sensing, 23, 18, 3605-3618
- Saint-André L., Mabiala A., N'Thongo A., Nouvellon Y., Jourdan C., Roupsard O., Deleporte Ph., Hamel O, A complete set of weighted equations taking stand age into account for above- and below-ground biomass of an Eucalyptus hybrid in Congo. Forest Ecology and Management (2004).
- Staudt M, Joffre R, Rambal S, 2003. How growth conditions affect the capacity of Quercus ilex leaves to emit monoterpenes New Phytologist 158, 61-73
- Walter J-MN, Fournier R., Soudani K. and Meyer E. (2003) : Integrating clumping effects in forest canopy structure : an assessment through hemispherical photographs. Canadian Journal of Remote Sensing (CJRS)- 29,3, 388-410.
- Wilson K, Baldocchi DD, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Dolman AJ, Falge E, Field C, Goldstein AH, Granier A, Grelle A, Thorgeirsson H, Hollinger D, Katul G, Law B, Lindroth A, Meyers T, Moncrieff J, Monson RK, Oechel W, Tenhunen JD, Valentini R, Verma S, Vesala T, Wofsy S (2002) Energy

partitioning between latent and sensible eat flux during the warm season at FLUXNET sites. Water Resources Research, 38,

Wilson K, Baldocchi DD, Falge E, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Dolman AJ, Field C, Goldstein AH, Granier A, Hollinger D, Katul G, Law B, Meyers T, Moncrieff J, Monson RK, Tenhunen JD, Valentini R, Verma S, Wofsy S (2003) Diurnal centroid of ecosystem energy and carbon fluxes at FLUXNET sites. Journal of Geophysical Research, 108,

Mémoires de 3^e cycle et eq.

- Le Maire, G., 2002, Utilisation de la télédétection hyperspectrale pour la détermination des caractéristiques biophysiques et biochimiques des couverts végétaux : de l'échelle de la feuille à l'échelle du couvert, Rapport de DEA, ESE, Université Paris-Sud, 45 pp.
- Jeanningros, S. (2003). Paramètrage d'un modèle de photosynthèse foliaire pour deux clones d'Eucalyptus en plantation au Congo (EPF1 1-41 et UG 18-50). Mémoire de DEA Université Franche Comté (Besançon-France), septembre 2003, 30 p.
- Barbaroux C., 2002. Analyse et modélisation des flux de carbone de peuplements forestiers pour la compréhension de la croissance de deux espèces feuillues Quercus petraea et Fagus sylvatica. Thèse Univserité Parix XI-Orsay, 183 p + annexes.
- Cloppet, E. 2002. Impact d'un scénario climatique régionalisé 1960-2100 sur la phénologie et la production primaire de quelques espèces forestières françaises. Mémoire de fin de stage de l n° 808, 80 pages. Ecole Nationale de la Météorologie, TOULOUSE, p. 80.
- Delzon, S. (2004). Causes fonctionnelles et structurales du déclin de productivité des forêts avec l'âge : analyse expérimentale d'une chronoséquence de peuplements de Pin maritime. Thèse INRA-Bordeaux, Université Bordeaux I, France.
- Karroum M. 2002 Devenir des biopolymères (lignine et polysaccharides) et constitution d'humus (mull/moder) dans une chronoséquence de hêtre (Fagus sylvatica), en forêt de Fougères (France), Thèse de l'Université d'Orléans.

Communications

- Aumasson G, Rambal S, Joffre R, Ourcival JM, Rocheteau A, Verron T, 2003. Contrainte hydrique et flux de sève dans un taillis de chênes verts: premiers résultats d'une exclusion de pluie. 2èmes Rencontres d'Ecophysiologie de l'Arbre INRA, 8-11 décembre 2003. La Rochelle, France.
- Berveiller D, Damesin C (2003) Photosynthese et respiration des tigesd e hetre (Fagus sylvatica) : aspects écophysiologiques et anatomiques. Journées d'Ecologie Fonctionnelle, 12-14 mars, Nancy.
- Bréda N., Barbaroux C., Dufrêne E., 2002. Comparaison des dynamiques saisonnières de croissance, phénologie et réserves glucidiques chez le chêne sessile et le hêtre commun. Groupe d'Etude de l'Arbre, Biologie hivernale, Saint Flour, 21-22 mars 2002.
- Céline Meredieu, Yves Caraglio, Laurent Saint-André, François de Coligny, Jean-François Barczi "The advantages of coupling stand description from growth models to tree description from architectural models" TH International Workshop on Functional-Structural Plant Models en juin 2004 à Montpellier
- Cortés P, Joffre R, Rambal S, Draperi N Cavender-Bares J, 2003. Variabilité anatomique du xylème de Quercus ilex L. le long d'un gradient climatique dans le sud-est de la France. 2èmes Rencontres d'Ecophysiologie de l'Arbre INRA, , 8-11 décembre 2003, La Rochelle, France.
- Damesin C., Berveiller D., Barbaroux C., Pontailler J.-Y., 2003. Carbon isotope composition of tree components in relation to growth, use of reserve and respiration. Conférencier invité au Workshop "Stable isotopic signals of the terrestrial biosphere: linking ecosystem carbone fluxes to isotopic signals of plant components", European Science Foundation Scientific Programme, Stable Isotopes in Biosphericatmospheric exchange (SIBAE), organisateurs: Brugnoli E, Ehleringer J, Orvieto, Italie (18-21 Novembre)
- Davi, H., Dufrêne, E., Granier, A., 2003. Climate change effects over the 50 last years on canopy photosynthesis, transpiration and NPP in a beech forest (EUROFLUX site: Hesse). Vème Journées d'écologie fonctionnelles (JEF) du 12 au 14 Mars 2003 à Nancy
- Delzon, S., A. Bosc, A. Porté, R. Burlett, F. Bernier, C. Lambrot, P. Trichet, M. Sartore, P. Berbigier, J.-M. Bonnefond, B. Medlyn and D. Loustau 2003. Closing the carbon balance of a mature pine forest. In The

continental carbon cycle. Project Meetings and CarboEurope Conference". CARBOEUROPE., Lisbon, Portugal.

- Delzon, S., B. Medlyn, P. Berbigier, R. Burlett, D. Morel and D. Loustau 2002. Measuring and modelling the soil and understorey contributions to carbon exchanges in an Atlantic Pine stand. In 2nd Plenary CARBOEUROPE Meeting, Budapest.
- Delzon, S., D. Loustau and B. Medlyn 2001. Contribution du sous-étage au flux net de carbone dans un peuplement de Pin maritime des Landes de Gascogne. In Premières Rencontres d'Ecophysiologie de l'Arbre, 16-19 Janvier, Autrans, France.
- Delzon, S., D. Loustau, M. Sartore, R. Burlett and R. Dewar 2003. Effects of age and tree height on water potential, hydraulic conductivity and stomatal conductance of maritime pine. In Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Nancy.
- Déqué, M., 2003: Température et précipitations extrêmes sur la France dans un scénario de changement climatique. Actes de la conférence de l'Association Internationale de Climatologie. Varsovie, 10-12 septembre 2003, 4pp.
- François, C., et D. Richard, 2002, Filtre de Kalman d'ensemble généralisé et détermination des erreurs séquentielles de modèles de surface, in Actes des Ateliers de Modélisation de l'Atmosphère, CNRM, Météo-France, Toulouse, France, 17 déc – 19 déc 2002, sous presse.
- Hamel O., Nouvellon Y., Roupsard O., Jourdan C., Saint-André L., Joffre R, Bonnefond JM., Epron D., Thongo A., Mouvandy W., Mabiala A., Taga S., Sileye T. 2002, Evaluation de la sequestration de carbone chez deux plantations pérennes tropicales. Colloque « Regards croisés sur le Changement Climatique » -CNRS/CNES/CEA – Arles, novembre 2002, poster presentation, Proceedings (1PP).
- Huet, S., Epron, D., Forgeard, F. & Nys, C. (2004) : Evolution de la respiration du sol d'une hêtraie en fonction de son âge. Comparaison de quatre peuplements d'âges différents inclus dans une chronoséquence.
 6èmes Journées de l'Ecologie Fonctionnelle au Campus Beaulieu, Université de Rennes I, IFR [Institut Fédéral de Recherches], CAREN [Centre Armoricain de Recherches en Environnement] du 10 au 12 Mars 2004. (6; 10-12 mars 2004; Rennes, France). [Communication orale]
- Joffre R, Rambal S, Ourcival JM, Rocheteau A, 2003. Sensibilité des flux écosystémiques de carbone au climat. 2èmes Rencontres d'Ecophysiologie de l'Arbre INRA, 8-11 décembre 2003, La Rochelle, France.
- Joffre Richard, Rambal, Serge. Regional impacts of climate change on wood production and carbon storage in temperate forests.
- Le Maire, Davi H., François C., Dufrêne E., Granier A., 2003. Modélisation du cycle du carbone et du cycle de l'eau dans une hêtraie : étude d'incertitude. « Secondes rencontres d'écophysiologie de l'arbre », REA, 8-12 décembre 2003, La Rochelle.
- Loustau et tous les participants de CARBOFOR. 2004 Modelling subregional impacts of climate change on French forest in plains. In Modeling Forest production, consequence for forest management. in " Modelling as a forest management decision tool in response to climate change". IUFRo WorkShop, La Grande Motte, 14-19 Juin 2004.
- Loustau, D., A. Bosc, A. Colin, M. Bakker, E. Dufrêne, C. François, H. Davi, M. Déqué and E. Cloppet 2004. Modelling subregional impacts of climate change on French forest in plains. In Modeling Forest production. IUFRO, Vienne.
- Loustau, D., D. Arrouays, J.-F. Soussana and P. Ciais 2002. Flux et stocks de carbone de la biosphère continentale: méthodes d'estimation, contrôle anthropique et déterminants climatiques. In Regards croisés sur les changements globaux Ed. CNES, Arles.
- Reichstein M, Running S, Tenhunen J, Aubinet M, Bernhofer C, Buchmann N, Granier A, Grünwald T, Joffre R, Knohl A, Kowalski A, Loustau D, Pereira J, Rambal S, Valentini S, Seufert G, Vesala T, Zhao M, 2003. Evaluation of MODIS-driven estimates of vegetation productivity at European FLUXNET sites. EGS meeting, Session BG1.17, April 2003, Nice, France.
- Sabaté S, López BC, Ourcival JM, Joffre R, Rocheteau A, Gracia C, 2003. Respiration of ecosystem components in a Mediterranean holm-oak coppice. Society for Experimental Biology Meeting, 1-4 April 2003, Southampton, UK.

Annexes





administrative et département.

		Dernier inventaire						Inventaire précédent					
Région administrative	Dép	Date	Surface boisée totale	Surface boisée de productio n	Volume IFN	Masse de carbone	Date	Surface boisée totale	Surface boisée de production	Volume IFN	Masse de carbone	Variation du stock	
			1000 ha	1000 ha	m3/ha	tC/ha		1000 ha	1000 ha	m3/ha	tC/ha	1000 tC/an	
Ile-de-France	75	1994	143	123	173	86	1979	134	116	136	65	237	
	77	1993	134	127	168	81	1978	126	120	131	62	192	
total région		1994	277	250	170	83	1979	260	237	134	64	429	
Champagne- Ardennes	08	1998	149	146	185	81	1987	147	146	157	71	154	
	10	1994	135	129	164	82	1983	140	135	132	64	194	
	51	1997	136	120	197	88	1986	131	117	160	75	195	
	52	1997	245	245	164	83	1985	241	239	141	70	292	
total région		1997	666	640	175	83	1985	659	637	146	70	836	
Picardie	02	1991	125	120	157	78	1977	122	118	139	69	105	
	60	2001	122	117	183	91	1990	120	116	166	80	143	
	80	1989	53	51	152	79	1976	52	50	127	66	56	
total région		1995	300	288	166	84	1982	294	284	148	73	303	
Haute- Normandie	27	1988	124	121	144	74	1975	120	117	129	65	108	
	76	1989	100	97	176	88	1976	94	90	177	86	59	
total région		1988	224	218	158	81	1975	214	207	150	74	167	

Centre	18	1999	172	169	152	76	1986	162	158	123	61	238
	28	1992	72	70	153	75	1977	67	66	120	58	103
	36	1997	118	115	141	75	1988	108	106	134	68	167
	37	1999	150	145	151	75	1985	135	130	131	62	213
	41	1998	206	202	137	64	1982	186	180	120	53	200
	45	1992	168	163	134	64	1979	164	158	112	52	171
total région		1997	886	864	144	71	1983	822	799	123	58	1 093
Basse-	14	2001	46	43	137	70	1987	40	39	136	68	33
Normandie												
	50	2001	26	25	118	60	1987	21	21	113	58	23
	61	2001	96	93	173	80	1988	88	87	175	78	63
total région		2001	168	161	155	74	1988	150	146	156	72	119
Bourgogne	21	1990	317	315	123	63	1980	312	310	101	51	407
	58	1996	226	224	176	86	1985	228	224	127	64	443
	71	1989	200	199	136	66	1980	185	182	110	54	374
	89	1999	226	222	148	73	1986	221	218	128	64	198
total région		1993	969	960	144	72	1983	945	935	115	58	1 422
Nord-Pas-de- Calais	59	2000	44	41	179	91	1986	42	40	161	79	48
	62	2000	46	42	148	79	1986	39	36	127	68	71
total région		2000	91	82	163	85	1986	82	76	145	74	120
Lorraine	54	1990	163	161	193	92	1980	169	166	178	80	152
	55	1991	224	222	163	82	1980	227	227	141	68	262
	57	1993	172	166	242	109	1982	171	168	242	102	120
	88	1992	281	279	252	99	1981	282	281	242	90	210
total région		1992	840	828	215	95	1981	849	841	202	85	745
Alsace	67	2002	174	170	249	98	1989	170	168	259	99	21
	68	1999	143	137	256	103	1988	141	139	223	89	196
total région		2001	316	307	252	100	1989	311	308	243	94	217
Franche-Comté	25	1994	218	213	241	96	1982	215	210	226	84	238
	39	1992	223	216	185	79	1980	227	220	162	65	234
	70	1996	224	223	207	105	1984	220	219	178	87	367
	90	1996	26	26	227	106	1984	25	25	194	91	38
total région		1994	690	677	211	94	1982	686	673	188	79	877
Pays-de-Loire	44	2000	56	47	135	67	1985	44	40	124	59	75
	49	1997	84	79	131	62	1983	76	70	110	51	95
	53	1999	36	34	162	78	1983	34	32	126	61	45
	72	1999	108	104	160	75	1984	104	100	143	65	86
	85	1994	35	32	107	52	1984	34	31	104	47	20
total région		1998	318	297	143	68	1984	292	273	125	58	322
Bretagne	22	1995	83	81	133	65	1981	66	64	116	54	125
	29	1996	75	72	115	54	1981	54	51	114	53	75
	35	1995	57	55	160	76	1980	56	54	131	60	64
	56	1998	113	110	129	60	1980	89	82	109	48	139
total région		1996	327	317	132	62	1980	266	251	117	53	402
Poitou- Charentes	16	1993	118	116	116	59	1983	111	109	101	49	153
	17	1993	103	98	127	59	1984	99	95	118	51	115
	79	1995	49	47	113	60	1985	46	45	106	53	48
	86	1996	113	109	124	65	1986	103	101	124	60	113
total région		1994	382	370	121	61	1984	360	349	113	53	429
Aquitaine	24	1992	397	391	129	63	1982	372	364	114	52	563
	33	1998	483	466	147	60	1987	473	457	138	49	535
	40	1999	577	563	166	64	1988	563	554	149	50	812
	47	2000	129	123	149	68	1989	119	116	144	57	180
	64	1995	211	194	166	93	1985	192	179	149	80	421

Programme GICC 2001 "Gestion des impacts du changement climatique" Convention Gip ECOFOR n° 3/2001

II IINI	2004
JUIN	2004

total région		1997	1 797	1 737	152	66	1986	1 719	1 670	138	54	2 511
Midi-Pyrénées	09	1990	201	161	139	70	1978	192	184	114	56	285
	12	1994	246	234	112	62	1981	225	221	97	53	259
	31	2000	125	116	156	80	1987	125	116	127	63	170
	32	2001	85	82	144	78	1989	77	74	123	61	161
	46	2002	215	208	95	56	1990	202	199	82	44	250
	65	1997	132	120	186	90	1986	121	106	160	76	239
	81	1992	164	158	126	62	1979	157	153	106	52	144
	82	2001	69	65	110	62	1989	58	56	87	48	125
total région		1996	1 237	1 145	129	68	1984	1 156	1 109	109	55	1 632
Limousin	19	2003	267	263	162	75	1990	267	263	141	64	225
	23	1991	155	153	158	74	1981	147	145	130	60	265
	87	1991	141	138	153	74	1981	135	132	129	62	202
total région		1997	563	554	159	75	1985	549	540	135	63	693
Rhône-Alpes	01	1995	179	167	179	77	1983	177	168	148	60	258
	07	1995	253	205	126	61	1981	224	219	93	46	366
	26	1996	285	237	93	47	1982	263	252	81	38	232
	38	1997	254	210	201	82	1984	243	207	168	65	386
	42	1993	126	124	197	76	1981	123	120	154	58	203
	69	1994	69	66	197	78	1982	71	67	156	60	99
	73	2000	194	135	242	92	1985	179	132	206	75	289
	74	1998	178	140	321	113	1987	171	142	250	86	486
total région		1996	1 537	1 284	183	75	1983	1 451	1 307	147	58	2 319
Auvergne	03	2001	123	118	200	94	1987	122	121	155	75	171
	15	1989	159	151	146	71	1977	146	137	126	59	224
	43	2002	186	181	228	81	1991	182	177	184	65	305
	63	1988	236	229	179	73	1976	236	229	147	59	277
total région		1994	704	679	188	78	1982	686	664	154	63	977
Languedoc- Roussillon	11	1989	180	145	108	52	1978	151	146	87	40	294
	30	1993	217	124	91	48	1982	171	165	57	31	463
	34	1997	203	191	60	34	1983	162	155	46	27	176
	48	1992	232	222	109	48	1979	206	204	84	38	266
	66	1991	141	120	94	49	1980	114	109	87	42	190
total région		1993	974	802	92	46	1980	805	779	72	35	1 389
Provence- Alpes-Côte d'azur	04	1999	344	317	91	42	1984	298	285	74	34	298
	05	1997	194	167	125	53	1983	161	151	115	46	198
	06	2002	225	184	129	55	1985	191	155	107	43	241
	13	1988	97	83	41	21	1977	81	73	35	17	63
	83	1999	352	318	57	35	1986	341	315	44	27	232
	84	2001	132	119	55	30	1986	123	117	46	24	63
total région		1999	1 342	1 189	85	41	1984	1 195	1 096	70	33	1 095
Corse	2A	1988	134	82	136	86	1977	131	124	84	55	398
	2B	1988	118	72	160	92	1977	97	89	133	84	248
total région		1988	252	155	147	89	1977	228	213	105	67	646
Total France		1996	14 863	13 808	154	71	1984	13 979	13 393	133	59	18 741





forests to climate change in terms of the carbon and water cycles, wood production biogeography and vulnerability to pathogens. The French national metropolitan area covers four different biogeographic zones: the temperate oceanic, temperate continental, Mediterranean and alpine. Forest tree species considered are therefore diverse. The age class and species distribution are mainly determined by the silviculture which adds to this biodiversity an additional spatial and temporal variability of the forest canopy structure as the result of thinnings, understorey control and clearcuttings.

The main outcomes of the project allowed:

to revise the carbon stock estimate of the national French forests,

to clarify the interactions between climate and silviculture according to the ecological profile of main species

to describe the changes in species area distribution for forest trees and pathogens,

as summarised below.

Different approaches for estimating the national carbon stock in forest biomass were investigated such as biomass equations and architectural models. Both of them appear promising at the tree and stand scales but the data requested for application at a smaller scale such as the national inventory are incomplete or missing. Therefore, the IPCC approach based upon conversion coefficients and expansion factor was applied at the country level. We revised the values of expansion factor and wood density using information collected from an extensive -although not exhaustive- inventory of aerial volume of broadleaved and coniferous species. This led to a new estimate that is 20 % higher than previous values published by e.g. Dupouey et al. (Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture, 85, 1999). The carbon stock in

the forest biomass was estimated at 71tC.ha-1 (corresponding to 154 m³ stemwood .ha⁻¹) for the last national inventory centred on the year 1996. The corresponding estimate for the whole country area was 1059 Mt C in 1996, forest area being 14.86 Mha and 1984 estimate is 830 Mt C. The net annual increment in carbon stock over 1984-1996 was therefore 15.6 MtC.an⁻¹ for production forests and 18.6 MtC.an⁻¹ when including non production forests. The previous estimate by Dupouey et al. (1999) was 10.5 Mt C. an⁻¹ for the period 1979-1991. The highest stock are accumulated in hardwood standards having a rotation cycle of 130-180 year long and located in the northern and north-eastern parts of France: Alsace, Lorraine, Franche-Comté, the Northern Alps and western Pyreneans. The geographical distribution of the carbon sink is quite different with the highest net carbon sink in biomass being found in fast growing stands located along a diagonal from South West to North East including Aquitaine, Auvergne, Morvan. The enhancement in the net carbon sink in biomass was firstly attributed to the improvement of forest management and secondarily to a "natural" component which is not clearly identified (Nitrogen deposition, increase in the growing season length, CO_2 ...). This trend in carbon storage was well predicted by the forest growth models based upon ecophysiological processes as used in the project.

We analysed the response of different forest canopies to environmental and biophysical determinants using the information produced from the French network of Flux sites where CO₂ and H₂O fluxes have been monitored since 1996. We showed that the behaviour of the various canopies considered in terms of energy, water and carbon exchanges are weakly dependent on species but strongly affected by climate and canopy structure. In particular, the Leaf Area Index (LAI), standing biomass, canopy height and vertical structure and stem density are influencing the canopy behaviour to a considerable extend. The Gross Primary Production (GPP) ranged from1000 to 2500 gC.m-2.an.⁻¹ (10 to 25 tC.ha⁻¹.an⁻¹). The Ecosystem Respiration (RE) was the main cause of the interannual and between-sites variations in Net Ecosystem Exchange (NEE) at least for wet years: low values of NEE corresponded to high values of RE. RE includes autotrophic and heterotrophic components. Their determinants are numerous and their respective influence difficult to partition and quantify. The harvest and regeneration practices such as coppicing or clearcutting determines the age structure of forest stands, their LAI and standing biomass, which affects profoundly the ecosystem functioning and its internanual variability.

Soil carbon dynamics is equally affected by forest management regime as characterised by carbon datation and biochemical studies carried out for Fagus and Pinus stands considered in the project. The organic matter implied in the heterotrophic soil respiration is relatively young, varying from less than 5 years-old for Oh horizon to 150 years old in the A1 horizon. During stand ageing, the humus layers evolves from a Mull to a Moder form as observed under both Fagus and Pinus cover. This evolution is attributed to harvest residues burying during clearcutting and harvest, changes in litter production during stand ageing and related acidification of top soil layers, cations leaching and the progressive disappearance of earthworms. Accounting for the change in organic matter accumulation in the forest floor and humus layer along the life cycle of managed forests is therefore important for modelling carbon dynamics over entire rotations.

The process-based models of forest growth used for describing and predicting the ecosystem functioning and production were improved through adaptation to the various species considered and the inclusion of management effects as specified in the silviculture scenarios considered. Models were quantitatively evaluated and compared. The uncertainty on carbon flux modelled was estimated for the model CASTANEA through Monte Carlo analysis to \pm 60 gC.m⁻².an.⁻¹ for growth and \pm 80 gC.m⁻² an.⁻¹ for NEE which is 26% of mean annual value. We conclude that mechanistic models utilised in the CARBOFOR project were robust enough for predicting the response of the main canopy and soil fluxes over long temporal series affected by climate or silvicultural changes. However, a larger uncertainty

was expected for variables such as the soil water balance and standing biomass depending on the site and species considered.

The numerical experiment carried out for building a consistent climate scenario 1960-2100 with a 0.5 $^{\circ}$ (50 km) spatial resolution was based on the atmospheric CO₂ accumulation scenario B2 from the IPCC. It predicts an elevation in temperature for all seasons but higher for summer, an increase in winter precipitation for the western part of France and Mounts. The soil water availability is reduced everywhere for all the year except winter. These predictions correspond to an optimistic view of the future climate in France, the CO₂ accumulation scenario being the slowest proposed by IPCC.

The potential of primary production over 1960 to 2100 was enhanced globally, in particular for broadleaf species which growing season would be lengthen. This enhancement is more marked in northern France where soil water is less affected y the climate scenario. The mean annual increment over different management scenarios at four dates 1960, 2015, 2045 and 2080 was changed differentially according to site conditions, management scenarios and geographical location. The variations predicted were explained by the balance between the positive impacts of CO₂ and temperature increase and negative effects of the increased water stress. The overall effect is positive for northern broadleaved forests and showed a decreasing trend from East to West. In south-western France, the climate change effects on forest production varies from slightly positive to negative from West to East. The climate changes effect decreased with rotation length and was magnified in more fertile sites either negatively or positively. Mapping these results over the entire national area makes explicit the geographical variation in the forest production as predicted. Maps predicted at different dates for three functional types and two soil water holding capacity show a clear geographical gradient in climate effects with a negative impact in the Mediterranean and to a lesser extend oceanic zones and a positive effect in north-eastern France and mounts.

The modelling of the geographical distribution of main forest species groups based on automated classification techniques and mulivariate models confirms the previous results. It shows that the Mediterranean group will extend and occupy the entire Southern half of France at the end of the century whereas the temperate oceanic group will replace the temperate continental zone. The alpine species group will be restricted to the topmost areas in Alps and Pyreneans. Most vulnerable species are those at their southernmost limit such as Pinus silvestris and Fagus. The case of Fagus, which is predicted to disappear from the western and central areas of France, is illustrative in this respect. Although, the disppearance of the maritime Pine forest in southwestern France during the last part of the 21th century is remarkable.

The climate change impacts on forest pathogens are mainly an extension of the geographical area for species limited by low temperature or soil freezing. For oïdium species, the warming predicted would increase the frequency of annual infections from 10 to 50-70%. For poplar rusts which are polycyclic, an increase of 1°C in mean air temperature leads to an advancement of 11 days in the initial infection dates and a 33% increase in the proportion of infected tissues at the end of the growing season.

These results give together a consistent view of a probable evolution of the French metropolitan forests during the 21th century. Some conclusion in terms of adaptation scenario can be drawn.

- The global production potential of the French forest will be changed. The effects will be globally positive for northern forests and negative for southern forests. The present distribution of forest potentialities will be dramatically changed.
- This change is rapid and will occur over a time interval shorter than average tree life duration. The climate change is not monotonous and shows a maximal production at

2040 and a decrease afterwards. This questions the classical view of managing forests based on empirical observations and the assumption that the climate does not change.

- Species substitution and changing practices must be considered from now.
- The soil water holding capacity and the nutrient availability interact strongly with the climate effects and are therefore target factors for adapting forest stands to future changes.
- The dramatic change in the potential area distribution of most pathogens over France leads us to recommend strong regulations for avoiding dissemination of fungal diseases and to anticipate the pathogen risks through e.g. species substitution.

In matter of research needs, we call for a development in research about species ecophysiology, in particular adaptations under conditions of heat and drought stresses, phenology and the impacts of multiple trophic limitations, i.e. CO_2 , Light, Water, Nitrogen and Phosphorus. Adaptation silviculture appears as a key matter for future management. The application of similar predicting approaches to irregular and multi-species stands should now be considered.