

Orsay  
Laboratoire d'Ecologie Systématique et Evolution UMR 8079  
Université Paris XI, Orsay

**Université de Paris XI  
U.F.R Scientifique d'Orsay**

**Développement d'un modèle forestier générique  
simulant les flux et les stocks de carbone et d'eau dans  
le cadre des changements climatiques**

---

Thèse présentée pour obtenir le grade de Docteur en Sciences de  
l'Université Paris XI-Orsay

Par

**Hendrik Davi**

Membres du jury :

Eric Dufrêne	(CNRS, ESE, Encadrant)
Franz Badeck	(Potsdam Institute for Climate Impact Research, Rapporteur)
Denis Loustau	(INRA, Bordeaux, Rapporteur)
Philippe Ciais	(CEA, LSCE Saclay, Examineur)
André Granier	(INRA Nancy, Examineur)
Paul Leadley	(Professeur, ESE, Examineur)

## REMERCIEMENTS

---

Avant d'exposer les résultats de mes recherches je tiens à remercier :

- Mon directeur de thèse, E. Dufrêne, qui m'a encadré et soutenu durant la thèse.
- Les membres du laboratoire : C. François pour les leçons d'informatiques, K. Soudani pour le SIG, la télédétection et les cafés, G. le Maire pour m'avoir supporté dans le même bureau (et ce malgré ma capacité à augmenter l'entropie du milieu), J. Liebert et D. Berveiller pour les mesures biochimiques, J.Y. Pontaillier et B. Legay pour leur aide sur le terrain (notamment en hiver à la Tillaie), C. Damesin pour la dernière ligne droite et B. Saugier pour les nombreuses et riches discussions scientifiques.
- C. Barbaroux pour sa bonne humeur et sa collaboration dans l'étude de l'allocation du carbone.
- V. le Dantec qui malgré sa migration à Toulouse a continué à répondre à toutes mes sollicitations notamment concernant le sol.
- O. Bouriaud et toute l'équipe de l'INRA de Champenoux, notamment, A. Granier, N. Bréda, E. Dreyer et P. Montpied qui ont mis à disposition leur énorme jeu de données.
- L'équipe EPHYSE de l'INRA de Bordeaux, notamment D. Loustau, A. Bosc, A. Colin, J. Ogée pour la collaboration dans le cadre du projet CARBOFOR.
- Mes valeureux stagiaires T. Deckx, A Lafont, et Y. Terrat.

## SOMMAIRE

<b>Introduction générale.....</b>	<b>1</b>
<b>Chapitre I.....</b>	<b>5</b>
<b>Les flux de carbone de la parcelle au globe .....</b>	<b>5</b>
1.1. <i>Les changements climatiques .....</i>	6
1.2. <i>La végétation constitue-elle un puits de carbone ?.....</i>	8
1.3. <i>L'estimation des flux de carbone de la parcelle au globe.....</i>	11
<b>1.3.1 Les flux de carbone et d'eau à l'échelle de la parcelle forestière.....</b>	11
<b>1.3.2 Les méthodes de changements d'échelle .....</b>	14
<b>1.3.3 Les mesures à l'échelle globale.....</b>	16
1.4. <i>Les différents types de modèle et leur utilisation .....</i>	17
<b>1.4.1. Introduction sur les modèles en écologie.....</b>	17
<b>1.4.2. Modèles empiriques versus mécanistes .....</b>	18
<b>1.4.3. Les différentes représentations du système sol plante .....</b>	19
<b>1.4.4. L'interception de la lumière et le bilan radiatif .....</b>	20
<b>1.4.5. Les modes de simulations de la photosynthèse du couvert.....</b>	21
<b>1.4.6. La simulation de la respiration de l'écosystème.....</b>	22
<b>1.4.7. Simulation de l'allocation du carbone.....</b>	24
<b>1.4.8. La simulation du bilan hydrique.....</b>	25
<b>1.4.9 Conclusion.....</b>	26
<b>Chapitre II .....</b>	<b>30</b>
<b>Validation d'un modèle forestier sur plusieurs espèces.....</b>	<b>30</b>
2.1 <i>Présentation d'un modèle simulant les flux et les stocks de carbone et d'eau dans les écosystèmes forestiers.....</i>	31
2.2 <i>Validation du modèle à Hesse.....</i>	36
<b>2.2.1 Introduction .....</b>	36
<b>2.2.2 Le site d'étude de Hesse .....</b>	36
<b>2.2.3 La paramétrisation de CASTANEA à Hesse .....</b>	37
<b>2.2.4 Validation intra annuelle .....</b>	50
<b>2.2.5 Validation inter-annuelle.....</b>	57
2.3 <i>Implémentation de la phénologie d'espèces sempervirentes .....</i>	63
2.4 <i>Paramétrisation et validation de la version de base de CASTANEA sur plusieurs sites et plusieurs espèces. ....</i>	64
<b>2.4.1 Paramétrisation .....</b>	64
<b>2.4.2 Résultats à l'échelle foliaire.....</b>	67
<b>2.4.3 Evaluation du modèle à l'échelle du couvert .....</b>	68
<b>2.4.4 Comparaison des bilans carbonés annuels sur 4 types d'écosystème.....</b>	74
2.5 <i>Conclusion.....</i>	75

<b>Chapitre III.....</b>	<b>78</b>
<b>Modifications apportées au modèle .....</b>	<b>78</b>
<b>3.1 Introduction .....</b>	<b>79</b>
3.2 <i>Implémentation de la résistance mésophyllienne.....</i>	81
<b>3.2.1 Adaptation du modèle de photosynthèse.....</b>	81
<b>3.2.2 Résultats à l'échelle foliaire.....</b>	85
<b>3.2.3 Résultats à l'échelle du couvert.....</b>	88
3.3 <i>Simulation de l'allocation du carbone et de la structure du couvert.....</i>	91
<b>3.3.1 Introduction .....</b>	91
<b>3.3.2 La simulation de l'allocation aux racines fines.....</b>	92
<b>3.3.3 La simulation de l'allocation aux réserves.....</b>	95
<b>3.3.4 La simulation de l'indice foliaire .....</b>	96
<b>3.3.5 Simulation de la densité de tiges, de la hauteur et du diamètre moyen. ....</b>	99
<b>3.3.6 Evaluation du modèle d'allocation à Hesse et à Fontainebleau .....</b>	102
<b>3.3.7 Evaluation du modèle de simulation de l'indice foliaire.....</b>	110
<b>3.3.8 Evaluation et robustesse du modèle d'allocation sur le long terme.....</b>	112
<b>3.3.9 Discussion sur l'effet âge.....</b>	117
3.4 <i>Simulation de la masse surfacique des feuilles (LMA) .....</i>	122
3.5 <i>Conclusion.....</i>	128
<b>Chapitre IV .....</b>	<b>130</b>
<b>Effet des changements climatiques sur les flux de carbone et d'eau des forêts.....</b>	<b>130</b>
4.1 <i>Introduction sur l'intérêt de la simulation d'une dérive climatique .....</i>	131
4.2 <i>Etude préliminaire de l'effet de la dérive climatique sur une hêtraie à Hesse au cours des 50 dernières années. ....</i>	132
4.3 <i>Utilisation du modèle météorologique ARPEGE et de CASTANEA pour estimer l'effet de la dérive climatique de 1960 à 2100, sur 6 peuplements forestiers représentatifs de la forêt française.....</i>	134
4.4 <i>Effet des pratiques sylvicoles à Hesse de 1960 à 2100 .....</i>	140
4.5 <i>Conclusion.....</i>	144
<b>Chapitre V.....</b>	<b>145</b>
<b>Effet de la variabilité spatiale sur le bilan de carbone simulé.....</b>	<b>145</b>
5.1 <i>Introduction.....</i>	146
5.2 <i>Analyse de sensibilité du modèle CASTANEA .....</i>	148
<b>5.2.1 Méthodes .....</b>	148
<b>5.2.2 Résultats .....</b>	149
5.3 <i>Effet de la variabilité spatiale sur trois cas d'étude à trois échelles différentes ..</i>	153
<b>5.3.1 Présentation des sites d'étude.....</b>	153
<b>5.3.2 Estimation <i>in situ</i> de la variabilité des paramètres d'entrée.....</b>	155
<b>5.3.3 Simulations.....</b>	160

5.4 Conclusion.....	165
<b>Chapitre VI .....</b>	<b>166</b>
<b>Estimation de l'indice foliaire de la parcelle à la région.....</b>	<b>166</b>
6.1 L'estimation de l'indice foliaire à différentes échelles .....	167
6.2 Estimation de l'indice foliaire et de l'agrégation à l'aide de photographies hémisphériques.....	170
<b>6.2.1 Présentation du site d'étude .....</b>	<b>170</b>
<b>6.2.2 Mesures effectuées.....</b>	<b>172</b>
<b>6.2.3 Calcul du LAI et de l'agrégation .....</b>	<b>173</b>
<b>6.2.4 Résultats .....</b>	<b>174</b>
<b>6.2.5 Conclusion.....</b>	<b>178</b>
6.3 Estimation de l'indice foliaire à partir de la distribution de NDVI mesurés dans la parcelle : approche empirique .....	178
<b>6.3.1 Matériels et méthodes .....</b>	<b>178</b>
<b>6.3.2 Résultats .....</b>	<b>179</b>
6.4 Etude théorique de la relation LAI- Ecart type du NDVI .....	180
6.6 Application à l'estimation du LAI sur le massif de Fontainebleau.....	186
6.6 Conclusion.....	189
<b>Conclusion générale .....</b>	<b>190</b>
<i>Validation et évaluation du modèle.....</i>	<i>191</i>
<i>Amélioration de son caractère générique .....</i>	<i>191</i>
<i>Simulation de l'accroissement en biomasse.....</i>	<i>192</i>
<i>Changements d'échelle de la parcelle à la région.....</i>	<i>193</i>
<b>Références bibliographiques .....</b>	<b>195</b>

## A Antibes

Rue de l'Hôpital  
Où l'herbe à chats surgit encore indemne entre les pavés  
Il y a un grand micocoulier  
Il est dans la cours de l'asile des vieillards  
Hé oui c'est un micocoulier  
Dit un vieillard assis sur un banc de pierre  
Et sa voix est doucement bercée par le soleil d'hiver  
Micocoulier  
Ce nom d'arbre roucoule dans la voix usée  
Et il est millénaire ajoute le vieil homme en toute simplicité  
Beaucoup plus vieux que moi mais tellement plus jeune encore  
Millénaire et toujours vert  
Et dans la voix de l'apprenti centenaire  
Il y a un peu d'envie  
Beaucoup d'admiration  
Une grande détresse  
Et une immense fraîcheur

Jacques Prévert Histoires

## **Introduction générale**

L'augmentation de la concentration en gaz carbonique dans l'atmosphère pourrait être à l'origine de changements climatiques importants. La végétation stocke une partie du carbone émis par les activités anthropiques (Keeling et al. 1996) : ~2Gt/an sur les 7Gt émises par an par les activités humaines sont stockés dans les écosystèmes terrestres. Il est donc indispensable de mieux quantifier le cycle du carbone dans les biomes terrestres (Adams et Piovesan, 2002). Cependant si cette quantification du cycle du carbone est nécessaire à une échelle globale, la réponse de la végétation à son environnement est bien connue à l'échelle de la feuille et commence à être correctement intégrée à l'échelle de la station écologique. En effet la communauté des écophysiologistes a développé des modèles de photosynthèse et de transpiration d'abord à l'échelle de la feuille puis à l'échelle du couvert homogène (Farquhar et al 1980 ; Penman 1948). Ces modèles ont pu être améliorés et évalués au niveau foliaire par de nombreuses mesures d'échanges gazeux. Le passage à l'échelle du couvert a été réalisé le plus souvent par une agrégation des différents processus dans une démarche dite « bottom up ». Les mesures de flux d'eau et de carbone au-dessus des couverts, réalisées par les méthodes micrométéorologiques (méthode des corrélations) permettent désormais de valider des modèles complexes de simulation de ces mêmes flux à l'échelle de la station. En parallèle, les mesures de flux de sève permettent de décomposer la part de transpiration et d'évaporation dans l'évapotranspiration des couverts (Granier et al. 2000b ; Wilson et al. 2001 ; Meresonne et al. 2003) et des mesures locales de respiration nous donne la possibilité de distinguer les différentes composantes du flux respiratoire, comme la respiration du sol et la respiration des organes aériens (Granier et al. 2000a). En plus de l'évaluation des modèles par comparaison avec les mesures intégratives (Evapotranspiration et échange net de carbone), il est donc aussi possible d'estimer leur capacité à correctement reproduire les différentes composantes de ces flux.

D'autre part les biogéochimistes ont développé des modèles globaux qui couplent bilan hydrique, énergétique et carboné à de grandes échelles ayant typiquement des mailles supérieures à 50 km sur 50 km (Sellers et al. 1997). Si la composante énergétique est bien simulée, la prise en compte de l'hétérogénéité du couvert y demeure sommaire. L'agrégation des paramètres concernant la végétation est réalisée principalement par des moyennes pondérées par la surface ou par le type de végétation dominante. La validation de ces modèles se fait essentiellement par comparaison aux réflectances simulées par le modèle et mesurées à partir des images satellites et par des mesures de concentration en CO<sub>2</sub> sur des hautes tours qui peuvent être interprétées à l'aide de modèles de circulation atmosphérique (Denning et al. 1996).

Entre l'échelle globale et l'échelle de la station écologique il subsiste, encore maintenant, un certain « vide » scientifique. Peu d'études ont notamment été effectuées à une échelle intermédiaire comme la région pour tester les algorithmes et les hypothèses d'agrégations implémentées dans les modèles globaux à l'aide de modèles basés sur les processus et validés à l'échelle de la station. C'est dans le cadre de cette problématique que le sujet de ma thèse a été conçu dans la continuité des travaux déjà effectués au laboratoire tant sur la caractérisation des peuplements à l'échelle régionale, que sur de la modélisation des flux et des stocks de carbone à l'échelle de la station (Le Dantec 2000).

La mise en œuvre de ce projet passe par trois étapes principales. La première étape est l'amélioration des modèles de processus à l'échelle de la station et **surtout** le renforcement de leur caractère générique. En effet, souvent ces modèles ont été développés pour répondre à un

certain type de questions précises sur un écosystème particulier. Il est donc nécessaire de modifier ces modèles afin qu'ils puissent rendre compte d'une plus grande variété de situations et d'évaluer leur capacité de prédiction le plus précisément possible. La seconde étape est l'analyse de l'effet de la variabilité spatiale des écosystèmes et donc des principaux paramètres conditionnant les modèles mis en œuvre, sur la simulation des bilans carbonés et hydriques. Enfin la dernière étape est l'amélioration des méthodes pour estimer les paramètres clés du fonctionnement des écosystèmes à l'échelle régionale, soit par l'utilisation de bases de données au sol, soit en faisant appel à la télédétection. Par la suite, nous entendons par **échelle régionale, l'échelle du massif forestier** de Fontainebleau soit 17 000 ha.

Au cours de ce travail de thèse, nous avons essayé d'avancer sur ces trois points distincts. Nous y avons rajouté une mise en perspective dans le cadre des changements climatiques, qui consiste à la fois en une synthèse des données existantes et en l'utilisation d'un modèle pour estimer les effets de ces changements climatiques sur les écosystèmes forestiers. La synthèse du travail de thèse effectué et présenté ici s'articule autour de six chapitres, qui s'appuient parfois sur les articles écrits, qui sont eux renvoyés en annexe.

L'objet du **premier chapitre** est une mise en perspective de l'ensemble de ce travail dans le cadre des changements climatiques. Au vu du caractère parfois polémique du sujet, il nous est apparu intéressant de présenter une synthèse courte des données concernant les changements climatiques et le rôle qui y joue les écosystèmes forestiers. Ce chapitre nous permet aussi de faire le point sur l'état de l'art dans le domaine de l'étude des flux de carbone dans les écosystèmes forestiers, tant en ce qui concerne les mesures, que la modélisation. Cette synthèse bibliographique nous permet à la fois de mieux éclairer les enjeux du sujet et donne au lecteur « des clés » pour mieux comprendre le reste de l'analyse.

Le **second chapitre** décrit le modèle utilisé (CASTANEA). Nous avons tout particulièrement travaillé sur la validation du modèle en le confrontant au maximum de mesures possibles, sur une large gamme de variabilités stationnelles, ce qui permet notamment de pointer certaines incohérences entre différents types de mesures ou entre des mesures et le modèle. Nous avons ensuite renforcé son caractère générique en adaptant le modèle, développé pour des feuillus décidus, à des conifères (pin sylvestre et pin maritime) et des feuillus sempervirents (le chêne vert).

L'objet du **troisième chapitre** est la description de modifications apportées au modèle. Nous avons travaillé plus précisément, sur l'implémentation de la résistance mésophyllienne des feuilles et l'allocation du carbone : la dynamique et les déterminants de la masse surfacique et de l'indice foliaire, la gestion des réserves et la croissance aérienne. La capacité des modèles à simuler l'accroissement en biomasse ou en volume du bois aérien est un enjeu essentiel. De plus, ces variables sont mesurées sur de vastes surfaces par les forestiers et constituent potentiellement d'importants moyens de validation des modèles à l'échelle régionale. D'autre part, une évaluation des effets des changements climatiques sur les écosystèmes forestiers nécessite, que ces mêmes modèles puissent simuler l'évolution de variables tel que l'indice foliaire ou de prendre en compte les arrières effets des sécheresses ou encore de la gestion sylvicole.

Le **quatrième chapitre** est principalement constitué d'une étude de sensibilité climatique entre 1960 et 2100 réalisée dans le cadre du projet CARBOFOR (Loustau et al. 2004). Nous avons voulu examiner quels étaient les effets possibles des changements globaux sur 6 peuplements représentatifs de la forêt française. Dans cette étude, nous n'avons pas pris

en compte leur évolution au cours du temps. Ce travail permet de dégager synthétiquement les différents effets climatiques et l'effet de l'accroissement du CO<sub>2</sub> atmosphérique sur le stockage de carbone.

Dans le **cinquième chapitre** nous avons synthétisé les résultats concernant l'effet de la variabilité spatiale des paramètres d'entrée. L'effet de l'agrégation des paramètres d'entrée d'un modèle est un point crucial dans la thématique du changement d'échelle. Quelle que soit l'échelle d'étude, nous sommes obligés de simplifier la diversité observée et souvent nous quantifions peu l'effet que cela induit sur nos résultats. Dans ce chapitre, nous avons voulu estimer la variabilité des flux nets de carbone et estimer quelle était l'erreur commise quand la moyenne d'un paramètre d'entrée du modèle est utilisée au lieu d'une distribution de valeurs. Nous avons mené ce travail pour différents types de paramètres et à différentes échelles. Nous avons étudié l'effet de l'hétérogénéité spatiale, tout d'abord de façon totalement théorique par une étude de sensibilité, et puis de manière plus contrainte par l'hétérogénéité effective observée à trois échelles différentes. Nous voulions voir quel était l'effet de l'utilisation de paramètres moyens dans des cas réels. Durant 3 ans, j'ai mesuré l'indice foliaire à l'aide de photographies hémisphériques tous les 10 m sur une placette très hétérogène de 0.8 ha dans une réserve de Fontainebleau où tous les arbres ont aussi été positionnés. Nous avons ainsi évalué l'effet de l'hétérogénéité à partir d'un maillage de carrés de 100 m<sup>2</sup>. En collaboration avec A. Granier et O. Bouriaud (INRA Champenoux), nous avons étudié l'effet de la variabilité spatiale en LAI, azote, masse surfacique et eau du sol, sur le flux net simulé en utilisant 10 placettes incluses dans le « footprint » du site Euroflux de Hesse (60 ha), chacune des placettes ayant une superficie (S) comprise entre 531 et 1385 m<sup>2</sup>. Enfin, nous avons aussi utilisé 9 parcelles de Hêtre du massif de Fontainebleau ( $S_{\text{moy}}=11.2$  ha) pour lesquelles nous avons estimé l'ensemble des paramètres clés du modèle afin de quantifier l'effet de l'hétérogénéité spatiale à l'échelle de la sous région (1000 ha). Nous avons recherché dans chaque cas l'existence de réponses non linéaires à certains paramètres.

L'estimation de l'indice foliaire est l'objet du **dernier chapitre**. Comme la réponse à certains paramètres d'entrées est non linéaire, il est nécessaire de pouvoir estimer spatialement ces paramètres à une échelle à laquelle leur variabilité est moindre. Dans les écosystèmes forestiers ce niveau de résolution est souvent la parcelle, qui correspond à une unité de gestion. L'indice foliaire est un paramètre forestier clé puisqu'il détermine la surface d'échange entre la végétation et l'atmosphère. Ce paramètre peut être estimé par télédétection, mais les relations entre l'indice foliaire (LAI) et les indices spectraux de végétation présentent un plateau de saturation pour les LAI élevés supérieurs à 3-4. Ceci constitue la principale limitation de leur utilisation en milieu forestier. Dans ce chapitre nous avons donc développé une nouvelle méthode pour estimer ce paramètre à l'échelle de la parcelle. Nous avons imaginé une nouvelle approche pour déterminer le LAI, en utilisant la variabilité spatiale des données radiométriques déterminées à partir d'images SPOT. Cette approche a été validée empiriquement à l'aide d'un important jeu de données dont disposait le laboratoire (Le Dantec et al. 2000) et ensuite fondée théoriquement, par une approche complémentaire par simulations. Enfin cet algorithme a été utilisé pour estimer l'indice foliaire à l'échelle régionale dans le cas du massif forestier de Fontainebleau (17 000 ha).

## **Chapitre I**

### **Les flux de carbone de la parcelle au globe**

## 1.1. Les changements climatiques

En comparaison avec l'ère préindustrielle, le climat terrestre est en train de changer aussi bien au niveau régional qu'à l'échelle globale (IPCC, rapport de synthèse 2001). Il existe trois types de preuves indiquant ce réchauffement : la hausse de la température elle-même, les effets de cette augmentation de température sur des variables physiques de notre environnement, comme la hausse du niveau des océans, et enfin les conséquences des changements climatiques sur les populations animales et végétales. Nous allons énumérer brièvement ces différentes preuves.

Au cours du XX<sup>ème</sup> siècle, la température moyenne de surface a augmenté de 0.6°C et cette augmentation a été plus forte à la surface des terres émergées, qu'à la surface des océans (Jones et al. 1999). Dans le rapport de l'IPCC de 2001, les auteurs indiquent aussi que dans l'hémisphère nord la décennie 1990-2000 est probablement la plus chaude du millénaire. Lors des cinquante dernières années, le nombre de jours de gel a chuté (Frich et al. 2002) et l'amplitude diurne a diminué (Easterling et al. 1997), les nuits se réchauffant plus que les journées. Enfin, la température n'a pas augmenté linéairement et l'ensemble des processus physiques décrits ci-dessus a surtout connu une accélération lors de deux périodes entre 1910 et 1945 et depuis 1976.

Cette hausse des températures a d'ores et déjà eu d'importantes conséquences sur des variables physiques de l'environnement naturel. Du fait de la fonte des glaces et de la dilatation de l'eau, elle a entraîné au cours du XX<sup>ème</sup> siècle une hausse annuelle de 1 à 2 mm du niveau des mers (Gornitz, et Lebedeff, 1987 ; Peltier et Tushingham, 1989 ; Douglas, 1997). L'étendue et le volume des glaces du Groenland (Krabill et al. 2000), d'Antarctique (Rignot 1998) ou des glaciers alpins ont diminué (Dyurgerov et Meier, 1997). Entre 81° et 90° de latitude nord, au niveau du méridien de Greenwich l'épaisseur de la glace sur les océans a chuté de 46% entre 1976 et 1996 (Wadhams et Davis, 2000). La diminution de l'étendue des glaces ou la hausse du niveau de la mer, ne sont pas les seules conséquences avérées de ces changements climatiques, une modification du régime des pluies est aussi observée. En effet les précipitations continentales ont augmenté de 5 à 10% dans l'hémisphère nord au cours du XX<sup>ème</sup> siècle. La répartition de ces pluies a été modifiée dans l'espace et dans le temps : une augmentation des fortes précipitations est observée aux Etats Unis (Groisman et al. 2001), alors que l'intensité et la fréquence des sécheresses ont augmenté dans certaines régions d'Asie et d'Afrique (Nicholson 1993). Enfin les événements « El Nino » ont été plus fréquents, plus longs et plus intenses de 1980 à 2000 (Kaplan et al. 1998).

Ces modifications du climat et de différentes variables physiques de notre environnement (dont la concentration en CO<sub>2</sub>) ont déjà eu des incidences sur des populations animales et végétales. Trois types de conséquences ont déjà pu être observées : une stimulation de la productivité végétale, une modification de la répartition des animaux et des végétaux et des changements significatifs de leur phénologie. L'amplitude des variations saisonnières de concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique est corrélée à l'activité photosynthétique durant la saison de végétation et depuis 1960, celle-ci a augmenté de 20% à Hawaï et de 40% dans l'arctique (Keeling et al. 1996). Un accroissement de la largeur de cerne des arbres a aussi été observé (Becker et al. 1994 ; Graybill et Idso 1993), mais cet accroissement n'est peut être pas la conséquence directe des seuls changements climatiques, il peut être en partie imputable à la fertilisation azotée et au type de gestion forestière. Ces changements climatiques semblent aussi avoir une incidence sur la physiologie foliaire. Plusieurs études ont ainsi démontré, que

la densité des stomates de plantes herbacées est aujourd'hui plus faible qu'il y a 70 ans (Beerling et Kelly 1997). De nombreuses populations modifient significativement leur aire de répartition. La densité de certaines plantes a notamment augmenté dans des endroits qui leur étaient autrefois peu favorables, par exemple dans l'île de Galindez, les effectifs d'une petite graminée *Deschampsia antarctica* sont passés de 500 à 12 030 individus entre 1964 et 1990 (Smith 1994). Sur 35 papillons européens non migrateurs 22 ont déplacé leur aire de répartition au cours du XX<sup>ème</sup> siècle de 35 à 240 km vers le nord (Parmesan et al. 1999). Néanmoins sur ces mêmes espèces, les changements des pratiques agricoles ont eu des effets bien plus graves et sont la cause de l'extinction de nombreuses espèces. Plus préoccupant pour la santé humaine, la répartition des moustiques, vecteurs de nombreuses maladies dont la malaria s'est déplacée vers le nord (Epstein et al. 1997). Dans une synthèse de Walther et al (2002), les auteurs notent entre autres, que l'aire de répartition de 12 espèces d'oiseaux de Grande Bretagne s'est déplacée en 20 ans d'environ 20 km vers le nord. Ces modifications sont aussi sensibles sur la phénologie de nombreuses populations. Par observations satellitaires, Myneni et al. (1997) ont estimé, que la durée de végétation a augmenté globalement de plus de 12 jours entre 1981 et 1991 entre 45N et 75N. Dans une synthèse des données phénologiques observées depuis 30 ans en Europe, Menzel et Fabian (1999) ont confirmé cette tendance. Concernant les populations animales Walther et al. (2002) indiquent que pour plusieurs espèces d'oiseaux, les migrations de printemps interviennent de 1.3 à 4.4 jours plus tôt par décennie et que la reproduction s'est avancée de 1.9 à 4.8 jours par décennie. Il est inutile ici de rallonger cette liste mais, on constate aisément, qu'il existe un faisceau de preuves indiquant des changements importants concernant le comportement, la répartition ou la phénologie de populations animales et végétales, qui sont fortement corrélés aux changements climatiques.

Ces changements climatiques sont donc de mieux en mieux établis mais sont-ils exceptionnels et sont-ils dus à l'homme ? Historiens du climat ou paléoclimatologistes rappellent au demeurant, que dans le passé le climat n'a cessé de fluctuer. Ces fluctuations ont d'ailleurs pu être parfois très rapides. Rappelons préalablement, que le climat passé peut être reconstitué de plusieurs manières : utilisation de documents historiques comme les dates de vendanges (Le Roy Ladurie 1967), étude d'indicateurs biologiques comme les récifs coralliens (Dunbar et Cole, 1999) ou les cernes des arbres (Briffa 2000), analyse du dépôt des sédiments marins (Hughen et al. 2000), du recul des glaciers de montagnes ou du signal isotopique de <sup>18</sup>O dans les colonnes de glace (Thompson et al. 1998, 2000). Grâce aux méthodes décrites ci-dessus, il a par exemple été démontré, qu'un petit âge glaciaire a prévalu au XVII<sup>ème</sup> et XVIII<sup>ème</sup> siècle en Europe (Bradley et Jones 1993). Selon l'historien le Roy Ladurie, en 1709, il a fait -10°C pendant 18 jours consécutifs à Paris et cette année là, la France a compté 800 000 habitants de moins sur un totale de 22 millions ! Mais si localement des changements climatiques ont pu être importants, ils ont rarement touché l'ensemble du globe. Mann et al. (1999) ont d'ailleurs montré que même si du XV au XIX<sup>ème</sup> furent les siècles les plus froids du millénaire, le petit âge glaciaire ne représente qu'une modeste baisse de la température de l'hémisphère nord comparée à la forte augmentation globale depuis 1910. Ce petit âge glaciaire n'a donc eu ni l'intensité ni le caractère global des changements actuels. A l'échelle du dernier millénaire les changements climatiques contemporains sont exceptionnels de part leur intensité, leur rapidité et leur caractère global.

Quant aux causes de ces changements climatiques, il existe de plus en plus de preuves indiquant que le réchauffement observé lors des cinquante dernières années est en partie du à l'activité humaine et plus particulièrement à l'émission des gaz à effet de serre. L'augmentation de la concentration de ces gaz dans l'atmosphère entraîne une augmentation

de l'absorption et de l'émission du rayonnement dans les grandes longueurs d'onde (infrarouge), ce qui accentue l'effet de serre naturel et réchauffe la planète. Les concentrations de ces gaz, qui correspondent à des molécules de plus de 3 atomes, ont fortement augmenté dans l'atmosphère, depuis l'ère préindustrielle. Alors que la teneur en CO<sub>2</sub> était restée entre 200 et 280 ppm au cours des 100 000 dernières années (Petit et al. 1999), elle est rapidement passée entre 1750 et 2000 de 280 à 368 ppm (soit une augmentation de 31%). Au cours de la même période, les teneurs en CH<sub>4</sub>, N<sub>2</sub>O et O<sub>3</sub> troposphérique ont augmenté respectivement de 151%, 17% et 33% (IPCC, 2001). Néanmoins l'activité humaine entraîne aussi une émission de divers aérosols, qui peuvent avoir un effet contraire aux gaz à effet de serre, limitant ainsi temporairement le réchauffement de la planète (Twomey et al. 1984). Ces aérosols sont de fines particules solides ou liquides en suspension dans l'air de nature diverse (particule d'acides sulfuriques, silicates, cendres, ammonium et sulfate de calcium). Ils ont un effet direct sur le climat en absorbant une partie du rayonnement solaire et un effet indirecte par l'augmentation de la réflectance des nuages, notamment car ils favorisent la formation de gouttelettes (Charlson et al. 1992). Cette émission d'aérosol explique en partie la stagnation des températures entre 1945 et 1976. Les modèles climatiques prenant en compte ses différents effets sont désormais capables de reproduire en tendance l'évolution des températures au XX<sup>ème</sup> siècle. Tous prédisent un **futur** réchauffement de la planète du fait des gaz à effet de serre, et des reconstructions de l'évolution du climat montrent aussi que l'existence d'une composante anthropogène est nécessaire pour expliquer le réchauffement du climat au XX<sup>ème</sup> siècle.

Les modèles climatiques prévoient d'ici 2100 et selon les scénarios une augmentation de température de 1.4°C à 5.8°C, associée à des augmentations de 5 à 20% des précipitations, de 0.09 à 0.88 m du niveau de la mer, ainsi qu'un accroissement des sécheresses et autres événements climatiques extrêmes (IPCC 2001). Dans ce contexte l'étude de la végétation et plus particulièrement des forêts revêt une importance toute particulière. Tout d'abord, les forêts jouent un rôle prépondérant dans le cycle du carbone et de l'eau et ont donc ainsi une influence directe sur l'effet de serre. Ces mêmes forêts sont aussi très sensibles aux modifications de leur environnement (température, précipitations et rayonnement) et sont de véritables bioindicateurs des changements climatiques. Enfin, une modification de leur fonctionnement du fait des changements globaux peut à la fois modifier leur important rôle économique (Gitay et al. 2001) et la biodiversité qu'elles représentent (Martin 1996 ; Sala et al. 2000).

## 1.2. La végétation constitue-elle un puits de carbone ?

La concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> s'accroît annuellement d'environ 0.5 à 3 ppm mais l'estimation des seules émissions anthropiques est supérieure à ces chiffres. Tout le CO<sub>2</sub> émis par l'homme dans l'atmosphère ne s'y accumule pas, plus de la moitié est stockée dans les océans et dans la biosphère terrestre (Keeling et al. 1989). Ainsi les écosystèmes terrestres ont un effet « tampon », qui limite l'effet de serre, mais la plupart des modèles simulant le cycle du carbone prédisent que ce stockage va décliner dans le futur après avoir atteint son maximum au cours du XXI<sup>ème</sup> siècle (Cramer et al. 2001). De plus, il existe d'importantes variations interannuelles dans ce stockage net de carbone (Keeling et al. 1995; Keeling et al. 1996). Actuellement, un des principaux thèmes de recherche concerne donc l'effet des changements climatiques ou des pratiques agricoles ou sylvicoles sur la capacité des écosystèmes à stocker du carbone (Adams & Piovesan., 2002). Ces études requièrent notamment une meilleure compréhension du fonctionnement du cycle du carbone à des échelles allant de la décennie au siècle (Cramer et al. 2001).

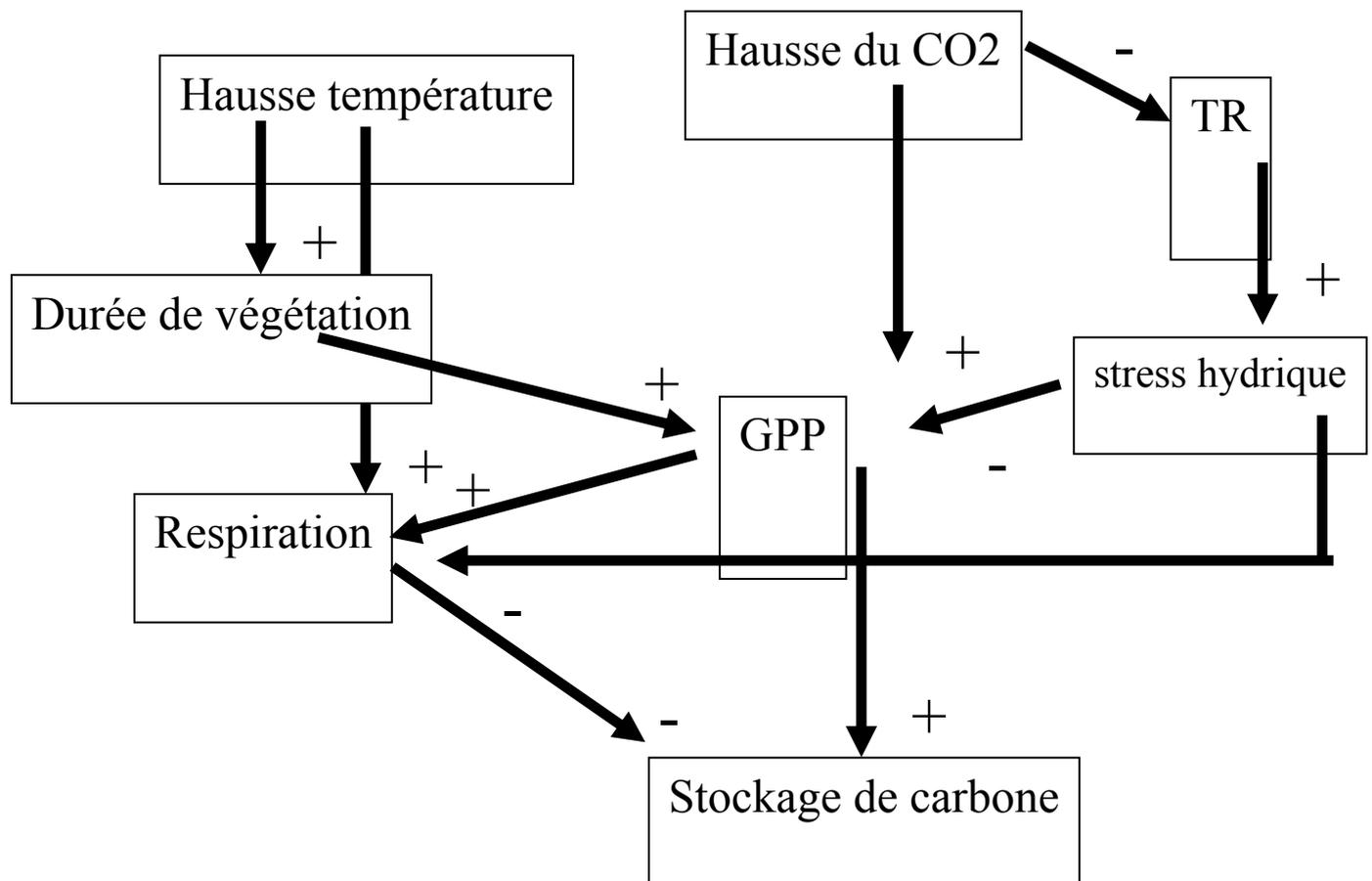
Les forêts jouent un rôle prépondérant dans le cycle du carbone par la surface qu'elles représentent et le stockage potentiel de carbone qu'elles constituent. La biomasse ligneuse est probablement le principal puits de carbone des apports anthropiques de CO<sub>2</sub> (Myneni et al. 2001). Une augmentation de la productivité des forêts a d'ailleurs été démontrée sur plusieurs types d'écosystèmes forestiers (D'Arrigo et al. 1987 ; Kauppi et al. 1992 ; Briffa 1992). Par exemple, en France, la croissance du bois a augmenté de 64% sur le chêne sessile de 1888 à 1987 (Becker et al. 1994). Les forêts semblent actuellement être un puits de carbone, mais nous devons mieux étudier comment se répartit ce puits et combien de temps ce puits va-t-il perdurer. Par exemple, le sol constitue aussi un important compartiment de stockage de carbone et les hausses de températures risquent d'augmenter la respiration hétérotrophe notamment aux hautes latitudes. Ceci peut ainsi fortement limiter l'augmentation du stockage de carbone par les écosystèmes.

Essayons de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents de cette stimulation du stockage de carbone et ses limites. L'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique et ses conséquences sur le climat ont des effets contrastés sur le stockage de carbone. D'abord rappelons que l'échange net de carbone d'un écosystème (NEE : Net Ecosystem Exchange en anglais) ou Flux Net de Carbone (FNC) est défini comme la différence entre la Production Primaire Brute (PPB) du couvert (GPP : Gross Primary Production en anglais) et de la respiration de l'écosystème (R<sub>eco</sub>) comprenant la respiration autotrophe et la respiration hétérotrophe du sol.

- **L'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique** a tout d'abord un effet directement fertilisant sur la photosynthèse des feuilles et donc sur la GPP (Curtis 1996). Mais en même temps les plantes diminuent leur ouverture stomatique (Curtis 1996 ; Beerling et Kelly 1997 ; Medlyn et al. 2001) ce qui diminue la transpiration, mais aussi limite l'effet fertilisant sur la photosynthèse. Une modification de la composition biochimique des feuilles a aussi été observée, mais elle change peu leur coût de construction et donc la respiration, qui lui est associée (Poorter et al. 1997).
- **L'augmentation des températures** rallonge la saison de végétation des espèces décidues, qui débourrent plus tôt et qui présente une chute des feuilles plus tardive. Sur 30 ans d'observations en Europe Menzel et Fabian (1999) démontrent, que le débourrement est plus précoce de 6 jours et la chute des feuilles plus tardive de 4.8 jours. Cette augmentation de la durée de végétation entraîne une augmentation de la photosynthèse annuelle et de la respiration foliaire. Mais un débourrement plus précoce augmente aussi le risque de gelées tardives (Kramer 1995) et l'intensité des stress hydriques édaphiques durant l'été. D'autre part, durant l'hiver, des températures plus élevées peuvent accroître la photosynthèse foliaire dans les écosystèmes où les faibles températures sont limitantes (Schaberg et al. 1998), mais aussi entraîner la dessiccation et la chute des aiguilles de conifères (Saxe 1993). Enfin, une augmentation de température implique aussi une augmentation de tous les processus respiratoires, que cela soit autotrophe (Amthor 1989) ou hétérotrophe (Lloyd et Taylor 1994). Néanmoins des phénomènes d'acclimatation ou l'existence d'autres facteurs limitants comme le stress hydrique peuvent limiter cette stimulation de la respiration de l'écosystème (Saxe et al 2001).
- Enfin **le régime des pluies** est aussi amené à changer (Bradley et al. 1987), ce qui peut affecter le bilan hydrique (Cooter et al. 2000). Le stress hydrique édaphique affecte les

processus de photosynthèse et de transpiration (Monteith 1995 ; Cornic 2000). Une augmentation de l'intensité et de la fréquence des stress hydriques a pour conséquence une diminution de la photosynthèse, mais aussi de la respiration hétérotrophe (Epron et al. 1999 ; Davidson et al. 1998) et une augmentation de la probabilité d'incendies (Mouillot et al. 2002).

L'ensemble de ces effets est résumé brièvement **figure I.1**. Afin de quantifier l'évolution du stockage de carbone dans les écosystèmes terrestres et de savoir s'ils deviennent un puits ou une source de carbone, il est nécessaire d'avoir une description **précise** de ces différents effets à l'échelle globale. De très faibles erreurs sur l'estimation de la photosynthèse ou de la respiration entraînent des erreurs importantes sur le stockage net de carbone. Pour cette raison, les mécanismes de photosynthèse et de respiration sont souvent simulés séparément même dans les modèles les plus simples (Running et al. 1999). Plus généralement, nous devons pouvoir déterminer la résultante de ces différents effets complexes pour différents sites et différentes espèces. A cette fin, la modélisation est évidemment indispensable, mais plusieurs questions se posent alors : à quelle échelle doit-on travailler ? quels types de modèle utiliser ? comment valider les modèles et quelles sont les améliorations indispensables ?



**Figure I.1** : Schéma des effets des changements climatiques sur le fonctionnement hydrique et carboné d'écosystèmes forestiers.

### 1.3. L'estimation des flux de carbone de la parcelle au globe

#### 1.3.1 Les flux de carbone et d'eau à l'échelle de la parcelle forestière

Il existe quatre principales méthodes pour estimer le stockage du carbone à l'échelle de la parcelle. La première est la quantification des variations de stocks de carbone dans le bois et dans le sol entre deux périodes. La seconde est l'utilisation de mesures micrométéorologiques au-dessus du couvert, qui permettent de mesurer conjointement les flux de CO<sub>2</sub> et H<sub>2</sub>O. La troisième, plus longue, passe par l'estimation des différents flux comme la respiration autotrophe aérienne, la respiration du sol et la photosynthèse, par l'utilisation de chambres à échanges gazeux. Souvent, nous disposons seulement de mesures instantanées et il est alors nécessaire de réaliser une extrapolation temporelle de ces données par corrélation avec d'autres paramètres environnementaux eux même mesurés en continue (comme la température). Ces mesures sont aussi locales, ce qui nécessite un changement d'échelle. La quatrième méthode pour estimer les flux de carbone à l'échelle de la parcelle est l'utilisation de modèles basés sur les processus. Les relations décrivant les différents processus sont d'abord paramétrées aux échelles pertinentes. Le modèle permet ensuite l'extrapolation temporelle et le changement d'échelle. La confrontation des résultats obtenus par ces trois méthodes, permet de valider les modèles utilisés et d'estimer plus précisément le stockage du carbone.

Les mesures micrométéorologiques les plus utilisées sont celles basées sur la **méthode des corrélations**. Des tourbillons se forment constamment au-dessus d'un couvert végétal et des échanges de masses d'air chaudes et froides ont lieu entre l'atmosphère environnant la canopée et l'atmosphère située au-dessus de celle-ci. Pendant la journée, du fait de la photosynthèse, le courant d'air ascendant est appauvri en gaz carbonique alors que le courant descendant est enrichi. Comme la vitesse de la composante verticale du vent est corrélée aux fluctuations en concentration de dioxyde de carbone, le produit de cette vitesse et des fluctuations en concentration de CO<sub>2</sub> donne une estimation du flux net de CO<sub>2</sub> entre la végétation et l'atmosphère (Leuning et Montcrieff, 1990).

Sur plus de 250 sites, un réseau mondial (FLUXNET) synthétise la plupart des mesures de flux de dioxyde de carbone et d'eau réalisées par la méthode des corrélations. Ces mesures de flux sont maintenant disponibles pour de nombreuses années en Amérique du Nord (AmeriFlux), en Asie (JapanNet, OzFlux), en Amérique latine (LBA) et en Europe (EUROFLUX). Ces sites représentent une très large gamme d'écosystèmes différents, même si les sites tropicaux humides et secs sont sous représentés (Running et al. 1999). Il existe aussi probablement un biais, quant à l'âge des peuplements, leur degré d'hétérogénéité et l'altitude des sites.

A partir des mesures des flux net de carbone (FNC), il est aussi possible de dériver des estimations de la production primaire brute du couvert (PPB) et de la respiration de l'écosystème (R<sub>eco</sub>). Pour ce faire, la respiration de l'écosystème est estimée à partir des mesures de nuits extrapolées à la journée en utilisant une relation dépendante de la température. La production primaire brute est ensuite déduite par la somme du flux net et de la respiration. Comme l'estimation des flux nocturnes est moins précise, car la turbulence est plus faible, cela peut nuire à la précision de ces estimations et conduire à une sous-estimation de près de 30% de la respiration (Law et al. 2002 ; Baldocchi 2003). De plus, l'hypothèse selon laquelle la respiration diurne ne diffère de la respiration nocturne que par les effets de la

température, est en partie fautive, notamment pour les feuilles, dont la respiration est inhibée à la lumière (Sharp et al. 1984; Brooks et Farquhar, 1985; Kirschbaum et Farquhar, 1987). Janssens et al. (2001) ont suggéré que cette méthode pouvait entraîner une surestimation d'au moins 15% de  $R_{eco}$ .

Une autre faiblesse de la méthode des corrélations est le fait que le bilan d'énergie ne soit pas fermé notamment pour les couverts forestiers. En effet, normalement l'équation (1) devrait être vérifiée pour tous les sites :

$$(1) LE+H=Rn-G-S-Q$$

La somme de l'énergie dissipée par évaporation (LE) ou par transfert thermique de chaleur (H) doit être égale à l'énergie disponible pour le système sol-plante, qui correspond à la différence entre le Rayonnement net (Rn) et la somme des flux de chaleur dissipés dans le sol (G), la végétation ou l'air (S) et de tous les autres puits ou sources additionnelles (Q). Wilson et al. (2002) ont estimé ses différentes composantes sur 22 sites du réseau FLUXNET et ils observent une sous-estimation de 20% de LE+H par rapport à Rn-G-S-Q. Ce résultat, indépendant des appareillages de mesures, suggère que soit l'énergie disponible soit le flux de chaleur latent ne sont pas correctement estimés. Dans la seconde hypothèse, il est probable que les estimations de flux net de carbone et d'évapotranspiration sont sous estimés par la méthode des corrélations. 5 hypothèses ont été avancées par Wilson et al. (2002). Il peut exister (1) une erreur systématique due à un footprint différent entre les mesures de flux et les mesures des autres composantes du bilan d'énergie, (2) un biais systématique des instruments de mesures, (3) la sous-estimation d'autres puits énergétiques, (4) des pertes de flux dues au fait de ne pas mesurer les turbulences à très haute et très basse fréquence, (5) l'existence d'advection verticale ou horizontale de chaleur ou de vapeur d'eau. Dans une synthèse Gash et Kabat (2003) concluent néanmoins qu'aucune des ces hypothèses n'explique pourquoi le même équipement et la même procédure entraîne parfois une fermeture du bilan d'énergie et parfois non. Gash et Dolman (2003) ont montré que les anémomètres étaient très sensibles aux erreurs cosinus. En effet, les capteurs des anémomètres sont assez grands pour interférer avec les flux et fausser la mesure de la direction du vent. Ceci peut causer une mauvaise estimation de l'angle d'attaque du flux et ainsi fausser la répartition entre la composante verticale et horizontale du vent. Van der Molen et al. (2004) ont introduit une correction des mesures de l'angle d'attaque et ont ainsi pu estimer que pour un couvert à forte rugosité (une pinède avec une hauteur dominante de 15 m) avec cette correction, l'estimation du flux de chaleur sensible augmente de 15%, l'estimation du flux de chaleur latente de 7% et le flux net de CO<sub>2</sub> de 9%.

Globalement les mesures de flux indiquent que les écosystèmes forestiers stockent du carbone. Law et al. (2002) donnent une synthèse de l'ensemble des mesures de flux annuelles sur le réseau FLUXNET. A partir de leur travail, on peut déduire que le flux net moyen sur les écosystèmes forestiers (n=50) est de -231 gC par an ; il est compris selon les sites et les années entre -870 gC et +105 gC par an avec un écart type de 243 gC. Les écarts de flux entre les différents types de peuplements ne sont pas significatifs, par contre le stockage est significativement supérieur (p<10%) en milieu océanique et tempéré (-285 gC) qu'en milieu boréal (-60 gC). La respiration de l'écosystème est en moyenne de 1016 gC par an dans une gamme allant de 526 à 1638 gC, alors que la production primaire brute estimée est en moyenne de 1236 gC variant selon les sites de 699gC à 2163 gC par an.

A partir de ces mesures de flux, de nombreuses études ont quantifié l'effet des variables environnementales et des paramètres stationnels sur le stockage de carbone. La variabilité de ce stockage de carbone peut être analysée à différentes échelles spatiales et temporelles. Le

réseau FLUXNET peut ainsi être utilisé pour mieux comprendre les variations horaires, journalières ou annuelles du flux net mais aussi pour comprendre sa variabilité géographique ou interspécifique.

Tout d'abord, l'intensité lumineuse a un effet direct sur le flux net, car son augmentation stimule la photosynthèse. A l'échelle horaire, la saturation de l'effet de la lumière intervient en générale autour de  $1000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Valentini 2003 ; Law et al, 2002 ; Granier et al. 2000a ; Goulden et al. 1996), mais en général le flux net continue tout de même à augmenter très faiblement au-dessus de cette valeur. D'autre part, la qualité de la lumière joue aussi un rôle important. En effet, pour une même intensité lumineuse, le flux net est plus important les jours nuageux (Law et al. 2002). La principale cause de ce phénomène est l'augmentation du rayonnement diffus, qui entraîne une plus grande pénétration de la lumière dans les couches inférieures du couvert (Gu et al. 1999). La température est aussi un facteur prépondérant. Les températures influencent à la fois les respirations et la photosynthèse instantanée ou la durée de végétation, ce qui stimule la PPB. Law et al (2002) ont ainsi estimé, que 50% de la variabilité de la PPB entre années estimée sur le réseau FLUXNET, est expliquée par la température annuelle moyenne. Néanmoins, la PPB n'est pas directement estimée par les mesures de flux (voir ci dessus) et les températures sont utilisées pour l'estimation de la  $R_{\text{eco}}$  et donc de PPB, ce qui augmente probablement artificiellement la variabilité de PPB expliquée par la température. Dans le même travail de synthèse, Law et al. (2002) montrent que 61% de la  $R_{\text{eco}}$  mensuelle est expliquée par la température moyenne du mois. La respiration de l'écosystème dépend aussi de l'humidité du sol, notamment dans les écosystèmes où le stress hydrique est un facteur limitant. Reichstein et al. (2002) ont ainsi montré sur deux peuplements de chêne vert qu'un modèle, fonction de la température et de l'humidité du sol, explique de 70% à 80% de la variance de la respiration de l'écosystème. Arneeth et al. (1998) ont aussi montré pour une plantation de *Pinus radiata* en Nouvelle Zélande, que le stress hydrique explique en grande partie la différence de stockage de carbone annuelle entre deux années, qui passe ainsi de 515 gC à 717 gC.

Des mesures ponctuelles d'échanges gazeux ont permis de préciser l'effet des variables environnementales sur la respiration aérienne, la respiration des racines ou la respiration hétérotrophe du sol. Par exemple Rey et al. (2002) ont analysé les réponses à la température et à l'humidité de la respiration de sols sous un taillis de chênes sempervirents en Italie. En réalisant des « trench plots » ils ont décomposé la respiration du sol en respiration de la matière organique, des racines et de la litière. Ils ont ainsi montré, que les relations exponentielles entre la respiration et la température variaient fortement selon les compartiments. Les  $Q_{10}$  sont ainsi de 3.48 pour la litière, de 2.89 pour la matière organique du sol et de 2.20 pour les racines. Dans tous les cas la température explique en grande partie la variabilité observée (de 53% pour les racines à 84% pour la matière organique du sol). Néanmoins, durant l'été c'est l'humidité du sol qui est la mieux corrélée aux respirations. Par cette méthode, ils ont ainsi pu estimer que la respiration racinaire correspondait à 23% de la respiration totale du sol. Dans une étude similaire, Epron et al. (1999) ont eux estimé que la respiration racinaire sous un couvert d'un jeune perchis de hêtres correspondait à 60% de la respiration totale du sol. La respiration du sol est aussi fortement dépendante de l'allocation du carbone et de la photosynthèse. Högberg et al (2001) ont ainsi montré que la suppression de l'allocation du carbone vers les racines diminuait de 54% la respiration du sol.

Concernant la respiration aérienne, Damesin et al (2002) ont estimé sur une jeune hêtraie que la respiration de maintenance correspondait à 54% de la respiration totale et se répartissait de manière équivalente entre les branches et les troncs. Les respirations de base et les  $Q_{10}$

varient selon la saison et selon le diamètre des tiges ou des branches (Cechia et al. 2002). Cechia et al. (2002) ont aussi montré que la variabilité des respirations de base entre les différents organes était assez bien corrélée au contenu en azote et au pourcentage de cellules vivantes : plus un organe a un contenu en cellules vivantes ou en azote élevé plus sa respiration de base est forte.

Peu d'études ont validé les estimations de flux net obtenues par la méthode des corrélations par des mesures indépendantes. Granier et al. (2000a) et Ehman et al. (2002) ont montré qu'il existait des écarts significatifs entre l'estimation du flux net par la méthode des corrélations qui est une mesure intégrative, et la somme des flux estimés par des mesures de croissance ou d'échanges gazeux. Un des problèmes concernant l'utilisation des flux mesurés par la méthode des corrélations est la méconnaissance de la surface exacte à laquelle correspond la mesure. Cette surface d'intégration nommée en anglais « footprint » varie en fonction de la hauteur de la mesure, de la rugosité de la surface et de la vitesse du vent (Schmid 2002). Dans un couvert hétérogène, la variabilité temporelle de ce « footprint » peut expliquer en partie des écarts entre différentes mesures qui ne sont pas faites sur les mêmes surfaces. La variabilité du « footprint » selon la vitesse ou la direction du vent peut aussi rendre compte d'une partie de la variabilité des flux nets journaliers mesurés.

### 1.3.2 Les méthodes de changements d'échelle

Les mesures de flux net de carbone par la méthode des corrélations ne permettent qu'une estimation relativement locale du stockage de carbone. La surface d'intégration dépend de la hauteur de mesure, de la vitesse du vent et de la stabilité atmosphérique et elle ne dépasse généralement pas 200 m de rayon. De plus, le flux net de carbone peut fortement varier d'un site à l'autre selon l'écosystème et le climat (Law et al. 2002). Il n'est pas possible d'appréhender les flux de carbone et d'eau à une échelle plus vaste uniquement en se basant sur les mesures basées sur la méthode des corrélations intégrant au plus plusieurs dizaines d'hectares. A cette fin, il est nécessaire de combiner, mesures de flux, télédétection et modélisation, soit par une approche intégrative à l'échelle globale, soit par une approche dite « bottom up » c'est-à-dire de l'échelle de la parcelle à l'échelle globale. Nous décrirons succinctement dans le paragraphe suivant les mesures intégratives (1.3.3), nous nous attacherons dans celui-ci à décrire la démarche et les difficultés du changement d'échelle requis par l'approche « bottom up ».

La plupart des modèles de changements climatiques globaux utilisent une grille dont l'unité de base est une maille de 100 km<sup>2</sup> à 250 km<sup>2</sup>. Or de nombreuses mesures, permettant de quantifier les processus caractérisant le rôle de la végétation dans le cycle du carbone, sont effectuées à l'échelle de parcelles (soit quelques hectares) souvent homogènes (Tenhunen et al. 1998). Il est donc indispensable de réduire cet écart d'échelle entre les mesures des processus et les simulations devant être implémentées dans les modèles climatiques globaux. L'échelle régionale est l'échelle intermédiaire la plus adéquate permettant une synthèse entre les modèles climatiques et les processus de stockage du carbone. Cette échelle permet aussi un lien entre les changements d'occupation du sol, les problèmes socio-économiques et la gestion des ressources naturelles (Tenhunen et al. 1998).

Une méthodologie du changement d'échelle est proposée par Running et al. (1999). À l'échelle de la parcelle des mesures des caractéristiques biophysiques du couvert et de flux par la méthode des corrélations permettent la paramétrisation et la validation de modèles simulant le transfert d'eau de carbone et d'énergie dans le complexe sol-végétation-atmosphère

(« SVAT models »). Sur une surface de 100 km<sup>2</sup>, des mesures des principaux paramètres permettant la paramétrisation des modèles à cette échelle, sont réalisées sur d'autres sites auxiliaires. Les simulations des modèles à l'échelle de 100 km<sup>2</sup> sont ensuite utilisées pour valider les modèles globaux par exemple les produits EOS (Earth Observation System) /MODIS (the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer).

Les mesures de télédétection peuvent être utilisées à plusieurs échelles. Tout d'abord, elles permettent la paramétrisation de modèles globaux. La plateforme EOS/MODIS utilise les mesures de réflectances issues du satellite MODIS pour implémenter dans le modèle EOS le degré de couverture de la végétation et le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) absorbé sur la surface de 100 km<sup>2</sup>. Mais il est aussi possible de les utiliser pour passer de l'échelle de la parcelle à l'échelle régionale. Sur les sites auxiliaires représentatifs de la zone des 100 km<sup>2</sup>, il est possible d'établir des algorithmes reliant les principales caractéristiques biophysiques du couvert (indice foliaire, biomasse, azote foliaire) à des mesures de réflectances issues des satellites. Ensuite ces algorithmes sont rappelés sur l'ensemble de la région, pour avoir une représentation la plus continue possible de l'hétérogénéité des paramètres biophysiques du couvert.

Pour être l'instrument du passage à l'échelle régionale, les modèles utilisés, qui prédisent les flux de carbone et d'eau à l'échelle de la parcelle, doivent être suffisamment génériques pour être utilisés sur de vastes surfaces hétérogènes en ce qui concerne le type d'espèce et les conditions du milieu. D'autre part, afin de valider ces modèles à l'échelle de la région, ils doivent être capables de simuler l'accroissement en biomasse, qui complètent efficacement les mesures aéroportées ou celles réalisées sur les très hautes tours. Pour cela, ils doivent être capables de prendre en compte l'effet de la sylviculture.

A cette fin, il est nécessaire d'avancer sur cinq objectifs intermédiaires :

- ✓ Il est nécessaire d'**évaluer** les modèles à l'échelle de la parcelle en comparant les flux simulés aux flux mesurés, et ainsi de déterminer leurs limites et les incertitudes qui demeurent, quant à la prise en compte de certains processus.
- ✓ Il faut accroître le **caractère générique** des modèles. Souvent ces modèles ont été développés pour une espèce, avec une phénologie et une allocation du carbone, qui lui sont propres. Ils ont été validés et paramétrés sur un seul site. Il est nécessaire de développer des modèles dont l'architecture est suffisamment souple pour fonctionner sur des écosystèmes variés à essences sempervirentes ou décidues, feuillues ou résineuses. Ce faisant, ils doivent demeurer suffisamment précis pour donner une estimation fiable du flux net de carbone (FNC) de l'écosystème et être validés sur le maximum de sites possibles.
- ✓ Il est important de coupler les modèles simulant la production primaire brute (PPB) et de respiration autotrophe du couvert (RA) à des modèles de bilan carboné du sol simulant la respiration hétérotrophe du sol (RH) pour avoir une estimation directe de FNC. De plus, pour permettre les comparaisons avec les inventaires forestiers de bois à l'échelle régionale, il est nécessaire que ces modèles puissent simuler **l'accroissement en biomasse et en volume** des peuplements et les **effets sylvicoles**.
- ✓ Ces modèles requièrent en général de nombreux paramètres d'entrée qui caractérisent le système sol-plante. Il est primordial de **hiérarchiser ces paramètres**, et d'estimer leurs **effets respectifs** afin de déterminer, quels sont ceux dont on peut ignorer la variabilité spatiale à l'échelle régionale, et ceux pour lesquels elle ne peut être négligée. Dans ce travail, il est nécessaire d'évaluer la variabilité réelle des paramètres à différentes échelles, la sensibilité des modèles à ces paramètres, et aussi la non

linéarité de la réponse du modèle à ces paramètres. En effet, même si un paramètre varie fortement à l'échelle régionale, l'utilisation de la moyenne du paramètre peut être justifiée si la réponse du modèle à ce paramètre est linéaire.

- ✓ Enfin, il est nécessaire de déterminer ces paramètres clés à l'échelle régionale soit par la **téledétection** soit par l'utilisation de **bases de données** au sol, existantes ou à développer.

Le développement de ces tâches est au cœur des objectifs de cette thèse et nous y reviendrons donc longuement par la suite. Le passage de la parcelle à la région questionne aussi le type de modèle utilisé en fonction de la question posée.

L'estimation des flux à l'échelle globale se fait ensuite à l'aide de modèles dits globaux. Ces modèles sont souvent conçus sur un schéma proche de ceux des modèles de type SVAT (soil-vegetation-atmosphere transfer) développés aux échelles plus fines. C'est surtout une forte agrégation des paramètres d'entrée sur une maille de 100 à 250 km<sup>2</sup>, qui constitue la simplification majeure par rapport aux modèles développés à l'échelle de la parcelle. De ce fait, les conclusions que nous pourrions trouver concernant le changement d'échelle de la parcelle à la région seront en partie utiles pour minimiser l'effet de l'agrégation des paramètres à l'échelle globale.

Dans la démarche que nous venons de présenter, ces modèles globaux peuvent être validés par confrontation aux résultats donnés par les modèles stationnels, à l'échelle régionale. Néanmoins, de manière complémentaire ces modèles sont aussi évalués par comparaison aux mesures d'échanges de CO<sub>2</sub> ou de discrimination isotopique.

### 1.3.3 Les mesures à l'échelle globale

Le réseau de mesures globales de CO<sub>2</sub> (National Oceanic and Atmospheric administration : NOAA/ Climate Monitoring and Diagnostics Laboratory : CMDL/ Cooperative Air Sampling Network) peut aussi être utilisé pour valider ou au moins contraindre les modèles globaux. La dynamique de ces mesures de CO<sub>2</sub> réalisées à des hauteurs variées (sur des tours de 50 à 500 m de haut) est interprétée à l'aide de modèles de circulations atmosphériques (Denning et al. 1996). A l'aide du filtre que constituent ces modèles atmosphériques, il est possible de déterminer les puits et les sources de carbone selon les zones géographiques et d'avoir une estimation régionale du FNC. La paramétrisation et la précision des modèles de circulation atmosphériques en 3D conditionnent néanmoins le résultat obtenu (Law et al. 1996 ; Running et al. 1999).

L'utilisation des compositions isotopiques du carbone (<sup>13</sup>C et <sup>12</sup>C) et de l'eau (<sup>18</sup>O et <sup>16</sup>O) permet l'estimation des différentes composantes du FNC, la photosynthèse et la respiration (Farquhar et al. 1993) et de l'évapotranspiration (évaporation du sol, transpiration).

Enfin, une méthode alternative pour estimer le FNC à l'échelle régionale est l'utilisation de mesures micrométéorologiques réalisées à partir de plateformes aéroportées réalisant des transects sur de grandes surfaces. La combinaison de mesures fixes sur les « petites » tours à flux donnant l'évolution temporelle et ces mesures instantanées au dessus de surfaces hétérogènes, permet l'estimation de l'évolution au cours du temps du FNC à l'échelle régionale (Desjardin et al. 1997).

## 1.4. Les différents types de modèle et leur utilisation

### 1.4.1. Introduction sur les modèles en écologie

Le terme *écologie* apparaît pour la première fois en 1866 sous la plume d'Ernst Haeckel qui en donne alors la définition suivante :

*« Par écologie nous entendons la science des rapports des organismes avec le monde extérieur, dans lequel nous pouvons reconnaître d'une façon plus large les facteurs de la "lutte pour l'existence". Ceux-ci sont en partie de nature inorganique (...). Sous le nom de conditions d'existence, nous comprenons [aussi] l'ensemble des relations des organismes les uns avec les autres, relations soit favorables soit défavorables. »*

Cette définition comporte déjà la notion de *système* : ensembles des organismes qui interagissent entre eux et interagissent avec l'environnement extérieur. La notion d'*écosystème* sera formalisée en 1935 par Tansley :

*« La notion la plus fondamentale est la totalité du système incluant non seulement le complexe des organismes mais aussi tout le complexe des facteurs physiques formant ce que l'on appelle le milieu du biome (...). Les systèmes ainsi formés sont du point de vue de l'écologiste les unités de base de la nature à la surface de la terre. »*

Tansley utilise ce concept pour trancher un débat qui opposait à l'époque ceux qui voyaient dans la végétation une simple collection d'individus (réductionnisme) et ceux qui y voyaient au contraire la végétation dans son ensemble comme un organisme à part entière (holisme). Comme le remarque J.-P. Delage dans son ouvrage intitulé *« Une Histoire de l'Ecologie »* :

*« Tansley insiste fortement sur le fait que les écosystèmes ne sont pas des données brutes de la nature mais une construction mentale qui nous permet de les isoler en imaginant une frontière entre eux et le reste de l'univers. »*

La définition du système étudié, l'étude des interactions entre les éléments de ce système et avec le milieu externe, constituent deux étapes fondamentales de la démarche scientifique et revêtent une importance toute particulière en écologie du fait de la complexité des systèmes étudiés. Les systèmes d'étude en écologie sont variés et peuvent d'un point de vue spatial et temporel, représenter des réalités très différentes, allant de la seconde au siècle et du cm<sup>3</sup> à la planète dans son ensemble. Plusieurs éléments font de l'écologie une science propice à la formalisation mathématique et à la modélisation :

- ✓ La complexité des interactions entre les éléments du système ;
- ✓ La nature 'systémique' de l'écologie (la notion d'écosystème) ;
- ✓ Les problèmes de spatialisation et de dynamique temporelle ;
- ✓ La hiérarchisation des échelles spatiales. En écologie tout particulièrement, les questions posées dépassent l'échelle humaine tant spatialement que temporellement.

Quel que soit l'objectif de l'utilisation des modèles, la démarche suivie est toujours la même. Elle débute par (1) la formalisation de questions à partir d'observations, (2) la délimitation d'un système d'étude en fonction des objectifs, (3) la formalisation

mathématique des variables d'état du système et des interactions entre les différents éléments, (4) la comparaison des simulations obtenues à des observations ou des expérimentations.

La définition du système ainsi que le choix du type de formalisation mathématique en fonction des objectifs recherchés constituent l'étape la plus délicate dans la création ou l'utilisation de modèles. En écologie, le choix de l'échelle en fonction du système défini, revêt une importance fondamentale, tant en ce qui concerne le choix du niveau d'observation, que du niveau de résolution ; le premier correspondant à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude, le second est la plus petite entité observée

Différents objectifs peuvent être poursuivis lors de l'utilisation de modèles :

- ✓ Le modèle peut être un outil **théorique**. Il peut être utilisé pour améliorer notre connaissance des processus étudiés à l'intérieur d'un système. A l'aide du modèle, on peut prédire l'évolution d'un système sous certaines hypothèses et établir un protocole expérimental pour vérifier ces prédictions. Si les mesures sont cohérentes avec les simulations on valide les hypothèses sinon on les invalide et on en recherche d'autres.
- ✓ Il peut aussi être un outil **méthodologique**. Le modèle peut servir à révéler les carences de nos connaissances pour la compréhension d'un système. Pour répondre à une question, un modèle est créé et on détermine ainsi les paramètres qu'il nous faut pour simuler un processus. On peut déterminer les paramètres, qui sont déjà accessibles par la mesure, et ceux dont on ne connaît pas la valeur. L'effet de chacun des paramètres sur les simulations peut aussi être testé, pour les hiérarchiser en terme d'importance. Le modèle permet ainsi de mieux cibler quelles sont les mesures à faire pour remédier aux lacunes dans nos connaissances.
- ✓ Le modèle peut être un puissant moyen de **synthétiser** les connaissances d'un domaine. Il peut servir à mieux analyser le comportement d'un système dont on connaît bien l'ensemble des processus. Il se présente comme une série d'équations souvent programmées informatiquement. Ceci permet de résumer l'ensemble des connaissances relatives à une question et de les hiérarchiser de manière puissante et efficace.
- ✓ Enfin le modèle peut servir à établir des **prédictions**. Il permet de prévoir l'évolution d'un système dynamique dans le temps sous certaines hypothèses. Cet aspect est très important en écologie en liaison avec les questions de société et pour l'établissement de bases scientifiques utilisables pour les décisions politiques.

La variété des modèles d'écologie fonctionnelle que nous allons décrire par la suite correspond souvent soit à une diversité de questions soit à une diversité de systèmes d'études. C'est donc avec cette grille d'analyse qu'il faut les classer.

#### 1.4.2. Modèles empiriques versus mécanistes

La liaison entre deux variables selon une série d'équations peut se faire de deux façons. La première possibilité est d'établir dans des conditions bien définies l'existence d'une relation statistique entre ces deux variables. On réutilise ensuite cette relation pour prédire l'une des variables à partir de l'autre dans des conditions proches de celle de l'établissement de la relation. Cette **méthode empirique** a l'avantage de ne nécessiter aucune connaissance précise des processus reliant les deux variables, elle est souvent précise et a un fort pouvoir prédictif pourvu que l'on reste dans le domaine de validité de la relation (c'est-à-dire dans des conditions similaires à celles de son établissement). La plupart des modèles de croissance utilisés par les forestiers pour déterminer la hauteur et l'accroissement en volume d'un

peuplement en fonction de l'âge sont de cette nature. L'utilisation de ce type de modèles qui représentent une synthèse des observations existantes, permet aussi de déterminer les effets de la gestion sylvicole, de la date et de l'âge sur le stockage du carbone dans le passé (Dhôte et Hervé 2000). Un autre exemple est l'utilisation d'une hyperbole équilatère pour décrire la relation entre la photosynthèse foliaire et la lumière.

Néanmoins, cette méthode empirique n'est pas toujours robuste. Dans le contexte des changements climatiques ou le futur n'est pas forcément prévisible uniquement à l'aide des tendances du passé, ces méthodes ont leurs limites y compris pour la gestion.

Une méthode plus analytique consiste à examiner l'ensemble des processus qui relient les deux variables, puis à quantifier ces relations sur des bases fondées théoriquement. La photosynthèse peut ainsi être décrite comme la résultante de l'absorption de la lumière, de sa conversion en énergie chimique, puis en glucides par des activités enzymatiques. L'ensemble de ces processus peuvent être décrits à l'aide de relations théoriques (physique du transport de photon, biochimie énergétique et cinétique enzymatique de Michaelis Menten). Cette approche « plus **mécaniste** » est plus robuste et plus générique, mais souvent aussi plus difficile à paramétrer et même parfois moins précise du fait des incertitudes qui pèsent sur tous les processus intermédiaires.

En réalité cette distinction entre modèles empiriques et mécanistiques est beaucoup moins tranchée qu'il n'y paraît. Elle recoupe en partie une autre distinction entre les approches **holistiques** et **réductionnistes**. L'un comme l'autre, ces schémas conceptuels ne prennent sens qu'en fonction de l'échelle d'étude et de l'objectif recherché (O'Neil et al. 1986). Prenons un exemple, pour un forestier qui vise à évaluer la productivité d'une forêt, un modèle de photosynthèse basé sur les cinétiques enzymatiques, est très mécaniste et trop réductionniste. Il ne peut avoir de sens, seulement pour répondre à une question bien précise, par exemple l'évolution de cette productivité dans le cadre de changements climatiques. En effet, seul ce degré de précision permet de donner une estimation robuste de la productivité sur le long terme dans le cadre de conditions totalement nouvelles (forte augmentation du dioxyde de carbone atmosphérique). Par contre, ce type de modèle peut paraître tout à fait empirique pour les biochimistes qui travaillent sur le transport d'électrons dans la membrane chloroplastique. Enfin, dans la plupart des modèles, il y a toujours une combinaison entre des processus décrits plus ou moins de manière mécaniste et empirique (Korzukhin et al. 1996).

### 1.4.3. Les différentes représentations du système sol-plante

Le couvert forestier peut être représenté comme une collection d'arbres, chacun étant individuellement caractérisé. Le couvert peut aussi être schématisé comme une entité en tant que tel. Le feuillage est alors représenté par une collection de feuilles distribuées plus ou moins aléatoirement dans l'espace. Et le tronc et les racines sont caractérisés comme ceux d'un arbre moyen du peuplement.

La représentation « arbre centré » est le plus souvent choisi, lorsque l'objectif recherché est l'estimation précise du bilan carboné à tous les niveaux de la plante afin de piloter l'architecture, d'estimer l'allocation du carbone vers les organes reproducteurs (très important pour les vergers) ou d'estimer la compétition. Chaque organe peut être positionné dans l'espace en 3D à partir de digitalisations (Rakocevic et al. 2000) ou en couplage avec des modèles d'architecture (Godin et al. 1999). Ce type de modèle est en général simplifié concernant le feuillage en utilisant des cellules 3D, dont la répartition est contrainte par la

forme du houppier. Mais à l'intérieur de ces cellules, la distribution du feuillage est aléatoire (Sinoquet et al. 2001).

Quand il s'agit de décrire un peuplement forestier dans son ensemble, ce type de modèle est inapplicable à cause d'une paramétrisation très difficile et d'un temps de calcul trop long. Par contre, il est possible d'utiliser des modèles « arbre centré » pour lesquels chaque individu est décrit par une forme de houppier. Une diversité aléatoire d'individus peut être générée pour reproduire les effets de l'hétérogénéité des arbres sur les caractéristiques du peuplement sans pour autant avoir un positionnement spatialement explicite de tous les individus et de tous les organes. Ce type de modèle s'avère utile quand le couvert est très hétérogène en structure et que la représentation en arbre moyen est trop éloignée de la réalité (Wang et Jarvis 1990), quand l'objectif est de déterminer la dynamique de la végétation (Bugmann et al. 1996) ou de quantifier la compétition entre les différents individus ou entre les espèces arbustives et herbacées (Simioni et al. 2000).

Quand le couvert est suffisamment homogène ou que les effets de l'hétérogénéité peuvent être négligés par rapport à l'objectif recherché, le couvert est schématisé par une ou plusieurs couches d'indice foliaire. Souvent, l'hétérogénéité verticale ne peut être négligée en milieu forestier à cause de la variabilité des caractéristiques biophysiques entre les feuilles de lumière et les feuilles d'ombre et de la non linéarité de la réponse de la photosynthèse à la lumière (Baldocchi et Harley 1995 ; Raulier et al. 1999 ; Friend 2001). Néanmoins, la prise en compte d'une série de couches de feuilles rallonge les temps de calcul et certains modèles globaux n'utilisent qu'une seule couche de feuille. Une alternative est d'utiliser seulement deux couches en ne séparant que les feuilles de lumière et d'ombre. De Pury et Farquhar (1997) ont montré que ce type de modèle donnent des résultats proches des modèles multicouches.

Le sol peut aussi être représenté de façons diverses. L'étude des processus d'interactions entre les racines et les communautés bactériennes ou celle de l'architecture racinaire (Danjon et al. 1999) requièrent une modélisation en 3D. La réalisation d'un bilan énergétique du sol précis et la simulation des transferts hydriques verticaux nécessitent une représentation multicouche. Enfin pour la réalisation d'un simple bilan hydrique et de ses effets sur la végétation, une à deux couches de sol sont suffisantes.

#### **1.4.4. L'interception de la lumière et le bilan radiatif**

L'estimation de la quantité de lumière interceptée par un couvert est une étape fondamentale de l'estimation de la photosynthèse des feuilles. La modélisation du transfert du rayonnement visible dans la canopée est aussi souvent associée à celui du bilan énergétique qui conditionnent l'évapotranspiration. On retrouve dans la modélisation des transferts radiatifs des schémas qui dépendent de la représentation du couvert choisi selon un objectif donné.

Avec une représentation en 3D, des modèles de lancer de rayons sont le plus communément utilisés. Le principe est de lancer aléatoirement des rayons à partir de différentes directions azimutales et zénithales du ciel afin de calculer de manière stochastique le rayonnement absorbé par la végétation. Les objets rencontrés qui atténuent le rayonnement sont, soit physiquement représentés en 3D (une feuille, une branche), soit des cellules de densité foliaire données (Sinoquet et al. 2001). Dans le second cas, l'extinction du rayonnement est à l'intérieur de la cellule modélisé comme dans un milieu turbide (voir ci

après). Ces modèles permettent notamment de prendre en compte des différences de photosynthèse en fonction des orientations Nord ou Sud des feuilles. Ils sont indispensables pour une estimation précise de l'assimilation des différentes zones du houppier et même pour une estimation à l'échelle d'un peuplement en milieu hétérogène (Wang et Jarvis 1990) ou montagnard à cause de l'effet pente (Courbaud et al. 2003).

Pour une représentation multicouche du couvert, les modèles supposent que la diffusion de la lumière se fait en milieu turbide. Ces modèles font l'hypothèse, que dans une couche, les feuilles sont les seuls objets présents et ont toutes les mêmes réflectances et absorbances. Ces objets sont distribués aléatoirement et dans ce type de milieu le rayonnement diminue selon la loi de Beer Lambert. Dans le cas d'une seule couche, une extinction exponentielle de la lumière est simplement utilisée (Monsi et Saeki 1953). Quand plusieurs couches sont utilisées, une modification des propriétés de réflectance des feuilles selon les couches (Verhoef, 1984; 1985) ainsi que l'existence de réflexions multiples entre différentes couches, peuvent être prise en compte. L'extinction des différents types de rayonnements, photosynthétiquement actif (PAR), global ( $R_g$ ) ou thermique, diffère selon les caractéristiques de réflectances et de transmittances des feuilles.

Enfin selon les modèles la séparation entre rayonnement direct et diffus est plus ou moins fine.

#### **1.4.5. Les modes de simulations de la photosynthèse du couvert**

La photosynthèse du couvert ou Production Primaire Brute (PPB), peut tout d'abord être estimée directement à l'échelle du peuplement à l'aide du PAR absorbé et d'une efficacité de conversion de la lumière (Monteith 1972, 1977). L'efficacité de conversion de la lumière varie en fonction de l'écosystème étudié (Matthews 1983). Le PAR absorbé peut être directement estimé à l'échelle globale par télédétection (Gower et al. 1999). Ce type de modèle simple et peu coûteux en temps de calcul est très efficace pour les études de stockage de carbone à l'échelle globale. Il a constitué la première génération de modèles globaux, mais il a été désormais remplacé par des modèles plus complets, qui permettent de prendre en compte l'effet fertilisant du  $CO_2$  et le couplage eau-carbone (Sellers et al. 1997).

Il est possible de considérer la canopée comme une large feuille et de simuler la photosynthèse à partir d'une relation entre photosynthèse foliaire et la lumière multipliée par l'indice foliaire (Norman 1993). Ce type modèle fonctionne en milieu forestier, que lorsque l'indice foliaire (LAI) est faible.

Quand il est nécessaire de prendre en compte la variabilité verticale des propriétés photosynthétiques, la photosynthèse foliaire moyenne est d'abord estimée pour chaque couche de feuilles. Puis la PPB du couvert est calculée en intégrant ces photosynthèses foliaires à l'échelle du couvert. En général, la photosynthèse doit être calculée sur un pas de temps court (heure) à cause de la non linéarité de la réponse de la photosynthèse à la lumière. Néanmoins, certains modèles utilisent un pas de temps journalier et limitent le biais encouru en séparant la photosynthèse par temps clair et par temps couvert (Bossel 1996).

La photosynthèse dépend de la température foliaire et de l'humidité de l'air à la surface de des feuilles. Ces variables peuvent être prises constantes et égales à leurs valeurs mesurées au-dessus du couvert. Mais ces variables micrométéorologiques varient dans le couvert, et certains modèles simulent le bilan énergétique pour chaque couche ou cellule de feuilles et

calcule ainsi une température et une humidité relative de surface (Sinoquet et al. 2001 ; Baldocchi et Meyers 1998 ; Ogée et al. 2003).

La réponse de l'assimilation à la lumière suit une courbe quasi-linéaire aux faibles éclaircissements puis au-delà de 500 à 1000  $\mu\text{mol photons m}^{-2}$  feuilles, elle sature à une assimilation maximum (Landsberg 1986). Ce type de relation peut être modélisé par une relation empirique correspondant à une hyperbole non équilatère (Norman 1993 ; Bossel 1996). Néanmoins, ce type de modèle ne permet pas la prise en compte de l'effet du  $\text{CO}_2$ , et requiert des mesures spécifiques à chaque site. Le modèle développé par Farquhar et al. (1980) permet de remédier à cela. La photosynthèse  $y$  est limitée soit par la vitesse de carboxylation de la RUBISCO (zone limitation par le  $\text{CO}_2$ ) soit par le flux d'électrons (zone de limitation par la lumière). Ce modèle requiert trois paramètres principaux : le rendement quantique ( $\alpha$ ), la vitesse maximale de carboxylation ( $V_{\text{cmax}}$ ) et la vitesse maximale du transport d'électrons ( $V_{\text{jmax}}$ ). Tous ses paramètres sont aisément mesurables expérimentalement (Farquhar et al. 1980). Le rapport entre  $V_{\text{cmax}}$  et  $V_{\text{jmax}}$  (Wulshleger 1996 ; Leuning 1997) d'une part et  $\alpha$  (Ehleringer et Björkman, 1977) d'autre part, sont relativement constants entre les sites et les espèces. Les feuilles de lumière et d'ombre ont des photosynthèses maximales qui diffèrent. L'utilisation de relations entre  $V_{\text{cmax}}$  ou  $V_{\text{jmax}}$  et l'azote par unité de surface permet de prendre cela en compte.

L'effet de la température sur la photosynthèse est pris en compte par l'intermédiaire de son action sur la diffusion du  $\text{CO}_2$  et de l' $\text{O}_2$  en phase liquide (Long 1991), sur la variation des capacités enzymatiques (Bernacchi et al. 2001) et directement sur le  $V_{\text{cmax}}$  et le  $V_{\text{jmax}}$  (Nolan et Smilie 1976 ; Medlyn et al. 2002 ; Dreyer et al. 2000 ; Bernacchi et al. 2001, 2003).

Le flux de carbone est couplé au flux d'eau car tous deux dépendent de l'ouverture et de la fermeture des stomates. Les stomates sont sensibles à la concentration en  $\text{CO}_2$  dans la chambre sous stomatique ( $C_i$ ), à la lumière incidente (PAR), à la pression de vapeur saturante (VPD) et au stress hydrique édaphique caractérisé par le potentiel de base du sol ( $\psi$ ) (Zeiger et al. 1987). La modélisation de la conductance stomatique peut se faire de deux façons. Elle peut être calculée à partir d'une conductance maximale, réduite par des fonctions dépendantes de l'ensemble des facteurs décrit ci-dessus (Jarvis 1976). Cette méthode requiert une paramétrisation précise du modèle pour chaque espèce et sur chaque site, car les fonctions de réductions sont fortement dépendantes des gammes de conditions dans lesquels elles sont paramétrées. D'autre part, ce type de modèles suppose qu'il n'existe pas d'effet de la photosynthèse sur la conductance stomatique sauf dans les rares versions qui incorporent l'effet de  $C_i$ . Une autre possibilité est d'utiliser une relation empirique développée par Ball et al. (1987), qui relie la conductance stomatique et le rapport entre l'assimilation et l'humidité relative (HR). Une variante de cette relation utilise le VPD à la place de HR (Leuning 1995), car les stomates sont plus sensibles au VPD. La pente de la relation de Ball & Berry est assez peu variable en condition édaphique optimum pour une même type de plante (Medlyn et al. 2001). D'autre part, cette pente est fortement corrélée au potentiel de base du sol (Sala et Tenhunen 1996) ce qui permet de prendre en compte efficacement la sécheresse édaphique. L'avantage de ce type de couplage est sa simplicité et son caractère générique, d'autant plus qu'il semble que cette relation empirique puisse être fondée théoriquement (Dewar 2003).

#### **1.4.6. La simulation de la respiration de l'écosystème.**

La respiration de l'écosystème comprend essentiellement deux composantes : la respiration autotrophe aérienne (tronc, branches, feuilles et sous étages) et souterraine

(racines) et la respiration hétérotrophe souterraine (surtout la respiration des décomposeurs du sol).

Dans la respiration autotrophe, on distingue en général une respiration de croissance et une respiration d'entretien (Mc Cree 1972). A partir de courbes représentant la respiration d'un organe en fonction de son accroissement en biomasse, il est en effet possible de distinguer deux composantes : la pente, qui constitue la respiration de croissance et l'ordonnée à l'origine qui correspond à la respiration de base ou d'entretien. La première correspond à la quantité de carbone nécessaire à la mise en place de nouvelles structures (en terme énergétique et en terme de structure). La seconde représente la quantité de carbone requise pour entretenir les structures vivantes (essentiellement le renouvellement des protéines).

Selon Kramer et Kozlowski (1979), le taux de respiration d'entretien des organes est une fonction de la proportion de tissu vivant. La plupart des modèles sont basés sur une relation fréquemment observée entre le taux de respiration et quantité d'azote de l'organe (Ryan 1991a ; Ryan et al. 1996 ; Vose et Ryan 2002 ; Cechia et al. 2002). La détermination de la part du bois vivant et son évolution avec l'âge est un point critique de ce type de modèle. Cette respiration dépend aussi du degré d'activité enzymatique et est donc fonction de la température, suivant une loi exponentielle du type  $Q_{10}$  (Arrhenius 1889 ; Belehradek 1930). La valeur du  $Q_{10}$  est en général proche de 2 (Amthor, 1984) mais cette valeur est loin d'être universelle et elle varie selon l'espèce (Turnbull et al. 2001), le type d'organe (Damesin et al. 2002 ; Cechia et al. 2002) et la température moyenne du site (Tjoelker et al. 2001).

La respiration de croissance peut être modélisée par le produit d'un coût de construction multiplié par la biomasse incrémentée. Le coût de construction dépend de la composition de l'organe en question (Penning de Vries 1974, 1975a, 1975b ; Merino et al. 1984). Il peut donc être calculé soit théoriquement à partir de la composition de l'organe soit mesuré à partir d'une relation entre respiration et croissance en biomasse (Damesin et al. 2002).

La dynamique temporelle de la respiration hétérotrophe du sol dépend essentiellement de facteurs climatiques : la température et de l'humidité du sol (Reichstein et al. 2002) et biologiques (croissance racinaire et pool de décomposeurs). Le niveau de respiration dépend lui du site et essentiellement du taux de décomposition de la matière organique. En plus de la température et de l'humidité, ce taux de décomposition est fonction de la composition de la matière organique et tout particulièrement de son rapport carbone sur azote (C/N). La respiration hétérotrophe du sol peut être modélisée de manière empirique à partir d'une respiration mesurée sur le site d'étude et de fonctions de réponse à la température et à l'humidité. Ce type de modèle est efficace lorsqu'on veut estimer le bilan carboné sur quelques années sur un site sur lequel la respiration hétérotrophe instantanée a été mesurée. Par contre, il ne permet pas d'estimer l'évolution des stocks de carbone dans le sol sur le long terme. A cet effet, des modèles mécanistes simulent l'évolution des différents pools de carbones du sol (passifs, actifs) en liaison avec les apports de litière, leur composition en carbone, azote, lignine et les facteurs du milieu comme la température ou l'humidité du sol (Parton et al. 1987). Un des points faibles de ces modèles est leur paramétrisation des taux de décompositions maximales souvent mesurés en laboratoire et leur initialisation de la répartition des stocks de carbone du sol entre les différents pools. Ces modèles représentent le cycle du carbone du sol mais ils peuvent être couplés au cycle de l'azote ou du phosphore (Greenwood et al., 2001a, 2001b). Le calcul des taux de décompositions peut être relié à la

dynamique des communautés microbiennes du sol. Une synthèse récente de ces différents types de modèle a été écrite par Homanna et al. (2000).

#### 1.4.7. Simulation de l'allocation du carbone

La simulation des flux de carbone à l'échelle de la station forestière et la modélisation de la productivité d'une parcelle correspondent à deux objectifs distincts. A l'origine, le premier intéressait plutôt les écophysiologistes alors que le second constituait l'objet d'étude des forestiers ou des dendrométriciens. La quantification des flux est modélisée à partir de la simulation plus ou moins mécanistique de la photosynthèse et de la respiration et le changement d'échelle s'opère plutôt avec des modèles multicouches ignorant la variabilité « inter arbre ». L'étude de la productivité forestière est plutôt réalisée à partir de modèles empiriques précis ou de modèles individus centrés, quand l'objet d'étude est la compétition et ses effets sur les semis ou sur la qualité du bois.

Cependant, concernant l'étude des flux de carbone, le changement d'échelle de la station à la région, requiert maintenant la validation des modèles à une échelle où les flux demeurent encore difficilement quantifiables. La comparaison des productivités, mesurées par inventaires forestiers, et simulées par les modèles peut être un des moyens pour valider ces modèles. D'autre part, l'utilisation des règles empiriques (tables de production) des forestiers pour planifier la gestion des peuplements trouvent ses limites. Du fait des changements climatiques, l'utilisation de lois empiriques fondées sur de longues séries du passé risque en partie de ne plus être valable. Plus généralement, les connaissances des processus et leur modélisation semblent avoir suffisamment avancées pour que les modèles basés sur les processus puissent maintenant devenir des outils puissants de la gestion forestière (Mäkela et al. 2000 ; Johnsen et al. 2001).

Ceci rend nécessaire la rencontre de ses deux types d'approche par le biais de la question de l'allocation du carbone photosynthétisé, entre les différentes parties de la plante et accessoirement entre les différents individus d'un peuplement. La modélisation de l'allocation peut se faire soit en modélisant les mécanismes de translocations du carbone soit en se focalisant plus sur les besoins de la plante. La translocation du carbone se définit comme sa transformation en saccharose, le chargement du phloème, le transport par diffusion puis le déchargement au niveau des puits pour l'entretien et la croissance des différents organes. Des modèles de diffusion (Thornley 1972) permettent de simuler ce transport du carbone des sources vers les différents puits à l'échelle de l'arbre. Néanmoins, à l'échelle de la parcelle les modèles basés sur les besoins sont plus faciles à mettre en œuvre et nous allons donc plutôt détailler ceux là.

Un cas simple consiste à établir des coefficients d'allocation constants pour les différents compartiments (MacMurtrie et Wolf 1983). Le coefficient d'allocation est la proportion de carbone photosynthétisé allouée à un compartiment fonctionnel. Prendre un coefficient constant ne signifie donc pas que le flux brut de carbone est fixe mais que celui-ci est seulement dépendant de la source de carbone. Néanmoins, ces coefficients varient en fonction de la fertilité du site (MacMurtrie 1985), du statut social de l'arbre (Mäkela et Hari 1986) ou de l'âge du peuplement (Magnani et al. 2000). Si l'on veut éviter d'avoir à paramétrer empiriquement à chaque fois un modèle sur un site, pour une espèce ou pour des conditions données, il est nécessaire de trouver des lois générales pour contraindre ces coefficients d'allocation. Une première étape est l'établissement d'allocations prioritaires (Bossel, 1987) à des compartiments comme les feuilles par exemple (Weinstein et Yanai, 1994) ou à des

processus comme la respiration d'entretien. Une seconde étape est de relier les coefficients d'allocation à des paramètres ou des caractéristiques du peuplement de manière empirique ou fonctionnelle. Il est possible de contraindre l'allocation en fonction de lois allométriques (Landsberg, 1986). Wirkström et Ericsson (1995) ont établi des relations entre le ratio feuilles/racines et la concentration en azote ou Magnésium dans le sol. Les relations entre les différents compartiments d'un arbre (racines fines, grosses racines, tronc, branches, feuilles) sont aussi très contraintes par les relations hydriques dans le continuum sol-plante. Les représentations de type « pipe model » de Shinozaki et al. (1964) peuvent aussi servir pour contraindre l'allocation entre les différents compartiments (Magnani et al. 2000). Les caractéristiques du peuplement, comme la hauteur dominante, le diamètre moyen ou le nombre de tiges à l'hectare, sont calculées en utilisant des relations empiriques (Landsberg et Waring, 1997 ; Bartelink 2000) qui dépendent de l'espèce, de l'âge et d'un indice de fertilité.

Deleuze (1996) propose une revue détaillée des différents modèles d'allocation et notamment plus précisément des modèles de diffusions non décrits ici.

#### **1.4.8. La simulation du bilan hydrique**

Le bilan carboné d'un écosystème forestier est fortement contraint par la disponibilité en eau. C'est pour cette raison que le système d'ouverture stomatique est aussi fondamental et c'est lui qui constitue l'élément prééminent du couplage entre les cycles de l'eau et du carbone. Le stress hydrique conditionne aussi d'autres processus comme la dynamique des fines racines, l'inhibition de la respiration hétérotrophe ou de la croissance. Les conditions hydriques du sol agissent sur le fonctionnement stomatique par le biais du potentiel hydrique de base. Pour cette raison la simulation d'un bilan hydrique, aussi frustré en soit la représentation, est indispensable pour modéliser les flux de carbone à l'échelle annuelle ou pluriannuelle. D'autre part, le contrôle du cycle de l'eau par les forêts est aussi un enjeu essentiel dans la simulation des inondations.

En fonction des objectifs et des représentations du sol choisis différents types de modèles sont envisageables. Les modèles simulant les transferts hydriques en 3D ou même seulement verticaux peuvent être basés sur les équations physiques de transfert d'eau dans le sol (loi de Darcy). Ils nécessitent une connaissance des propriétés physiques du sol comme la conductivité hydraulique à saturation et de disposer de relation entre potentiel hydrique du sol et humidité volumique (Saxton 1986).

Des modèles plus simples représentent le sol comme un récipient, qui lorsqu'il est plein draine et lorsqu'il descend en dessous d'un certain seuil induit un stress hydrique à la plante (Granier et al. 1999). Le sol peut être représenté par une ou plusieurs couches chacune fonctionnant comme décrit ci-dessus. Les transferts hydriques entre couches sont alors simulés par des équations empiriques et requièrent une connaissance moins approfondie des propriétés physiques du sol.

Certaines espèces réouvrent leurs stomates après une pluie même quand l'ensemble du sol demeure sec. Pour cette raison, il peut être nécessaire de simuler le bilan hydrique pour au moins deux compartiments du sol : en surface où se concentrent les fines racines et en profondeur.

Dans tous les cas, le bilan hydrique dépend des pluies arrivées au sol, de l'évapotranspiration et du drainage. Il requiert donc outre les transferts en eau à l'intérieur du sol, une modélisation de l'interception de la pluie et de l'évapotranspiration.

L'évapotranspiration potentielle peut être simulée à partir du rayonnement net et des paramètres météorologiques suivant l'équation de Penman-Monteith (Monteith 1965). La transpiration peut être calculée de façon similaire si la conductance stomatique est connue. Sinon il est possible sur une base journalière d'utiliser une relation empirique entre évapotranspiration potentielle et transpiration qui dépend essentiellement du LAI (Bréda et Granier 1996).

L'interception peut être modélisée de manière relativement mécaniste (Rutter et al. 1971 ; Gash, 1979) ou par des relations empiriques calibrées sur un site (Aussenac 1968 ; Bréda 1994). Dans la première méthode, l'interception brute est d'abord calculée à partir de la fraction de trouées, qui dépend de l'indice foliaire et de l'angle d'inclinaison des feuilles. L'eau est ensuite soit rééaporée, soit elle s'égoutte au sol ou s'écoule le long du tronc. Pour simuler ces deux derniers processus, on représente la feuille comme un récipient, qui déborde une fois sa capacité maximale dépassée. Comme pour la photosynthèse, le couvert peut alors se schématiser comme une seule feuille ou comme une série de couches de feuilles mais contrairement à la photosynthèse, une seule couche est généralement suffisante. La détermination de la capacité de stockage en eau du couvert est un élément clé de ces modèles. Llorens et Gallart (2000) proposent une méthode simplifiée pour déterminer ces paramètres spatialement à partir de photographies hémisphériques et de mesures de stockage spécifique pour chaque organe réalisées suivant la méthodologie donnée par Crockford et Richardson (1990). Néanmoins, ces modèles entraînent généralement une surestimation de l'évaporation (Klaassen et al. 1998).

#### 1.4.9 Conclusion

Chaque modèle a été conçu pour répondre à un type de question dans un cadre conceptuel donné. Avoir cela à l'esprit permet d'éviter d'utiliser à mauvais escient un modèle afin de répondre à un objectif pour lequel il n'a pas été conçu. A partir des différents schémas décrits ci-dessus, il est aussi possible de classer les différents modèles simulant les flux et les stocks de carbone et d'eau dans les écosystèmes forestiers existant actuellement dans la littérature (**table I.1**).

Cela nous permet d'examiner quelles sont les lacunes de ces différentes approches pour répondre à nos objectifs et d'expliquer ce qui a motivé la réalisation d'un modèle dans notre équipe. CASTANEA a été construit avec 3 objectifs initiaux : permettre de tester nos connaissances concernant le fonctionnement des écosystèmes, prédire l'évolution des flux de carbone et d'eau à l'échelle de la station forestière et simuler l'évolution au cours du temps d'un écosystème. Notre objectif est désormais d'estimer le plus précisément possible le stockage de carbone à l'échelle de la région et d'évaluer l'effet des changements climatiques sur le bilan net de carbone.

Pour qu'un modèle ait la capacité de produire des résultats probants en environnement fluctuant, il est nécessaire qu'il soit le moins empirique possible. Cependant, il devient aussi important de simuler la dynamique d'un écosystème sur le long terme. Pour cette raison les modèles biophysiques simulant précisément les flux à l'échelle de la station doivent pouvoir intégrer une simulation correcte de l'allocation du carbone et de l'évolution des traits

fonctionnels ou de l'indice foliaire ou cours du temps. L'extension spatiale des modèles est le troisième facteur à prendre en compte. Si nous voulons pouvoir simuler le bilan de carbone à l'échelle régionale, le modèle utilisé ne doit pas nécessiter trop de paramètres d'entrée variant dans l'espace ni requérir des temps de calculs trop élevés.

Nous pouvons dégager trois grands types de modèles fonctionnels forestiers : des modèles génériques simulant le cycle du carbone et d'eau à de grandes échelles, des modèles simulant précisément les flux à l'échelle de la station et enfin des modèles prédisant l'évolution du couvert et surtout la croissance du bois. Pour répondre à notre objectif, il est nécessaire de se placer à l'interface de ces 3 grands types de modèle.

**Tableau I.1 : Caractéristiques de 10 modèles simulant le bilan de carbone à des échelles variées pour différents objectifs**

Nom du modèle	RATP	MAESTRO	CANNOAK	GOTILWA	TRIPLEX	COMMIX	FORGRO	FOREST-BGC	ORCHIDEE	CASTANEA
Références	Sinoquet et al. 2001	Wang et Jarvis 1990	Baldocchi 2001	Gracia et al. 1999	Peng et al. 2002	Bartelink 2000	Mohren 1997	Running et Coughlan 1998	Krinner et al. soumis	Dufrêne et al. soumis
Objectifs	Bilan carboné à l'intérieur d'un houppier	flux de CO <sub>2</sub> et H <sub>2</sub> O	flux de CO <sub>2</sub> micrométéo.	Croissance forestière	Croissance forestière	Croissance forestière	flux de CO <sub>2</sub> et H <sub>2</sub> O	Cycle eau, carbone et azote	flux de CO <sub>2</sub> à l'échelle globale	flux et stock eau et carbone
Espèce	Noyer	conifère	décidu	décidu, conif., feuill. sempervirent boréal, méditerranéen	conifère	décidu, conifère	décidu, conifère	décidu, conif., feuill. sempervirent boréal, méditerranéen	tous types	décidu, conif., feuill. sempervirent boréal, tempéré, méditerranéen
climat	Tempéré	boréal, tempéré	tempéré		boréal	tempéré	boréal, tempéré, méditerranéen	boréal, tempéré, méditerranéen	tous types	tempéré, méditerranéen
Représentation du couvert	cellule 3D milieu turbide	cellule 3D milieu turbide	multicouche	deux couches	monocouche	cellule 3D milieu turbide	multicouche	monocouche	monocouche	multicouche
Représentation du peuplement	1 arbre	populations d'arbres	arbre moyen	distribution d'arbre en classe	arbre moyen	populations d'arbres	Arbre moyen	arbre moyen	arbre moyen	arbre moyen
Facteur d'agrégation	oui	oui	oui	non	non	oui	oui	non	non	oui
Gradients RH, Ta verticaux	non	non	oui	non	non	non	non	non	non	non
Séparation direct/diffus	oui	oui	oui	oui	non	non	oui	non (?)	non	oui
Réflectance	oui	oui	oui	oui	non	non	oui	non (?)	non	oui
modèle d'assimilation	Farquhar (1980)	Farquhar (1980)	Farquhar (1980)	Farquhar (1980)	Landsberg et Waring 1997	Monteith 1977	Farquhar (1980)	Lohamar et al. (1980)	Farquhar (1980)	Farquhar (1980)
modèle de conductance	Ball & Berry (1987)	Ball & Berry (1987) ou Jarvis (1976)	Ball & Berry (1987)	Leuning (1985)	non	non	Ball & Berry (1987)	proche Jarvis (1976) couvert	Ball & Berry (1987)	Ball & Berry (1987)
résolution	horaire	horaire	horaire	horaire	mensuelle	annuelle	horaire	journalière	horaire	horaire
Respiration autotrophe	non	oui	oui	oui	non	non	oui	oui	oui	oui
séparation maintenance croissance		non	non	oui			oui	oui	oui	oui

Nom du modèle	RATP	MAESTRO	CANNOAK	GOTILWA	TRIPLEX	COMMIX	FORGRO	FOREST-BGC	ORCHIDEE	CASTANEA
modele respiration		fonction azote et biomasse	empirique R15	fonction azote et biomasse				fonction biomasse	fonction azote et biomasse	fonction azote et biomasse
effet température hétérotrophique	non	Q10 non	Q10 oui	Q10 oui			Q10 oui	Q10 oui	Q10	Q10 oui
type			empirique R15 + effet humidité	empirique Rbase	CENTURY (Parton et al. 1987)			CENTURY (Parton et al. 1987)	CENTURY (Parton et al. 1987)	CENTURY (Parton et al. 1987)
effet température Allocation du carbone	non	non	Q10 non	Q10 oui	Q10 oui	oui	Exponentiel			oui
type de modèle				Coefficients constants	balance fonctionnelle Landsberg et Waring 1997	balance fonctionnelle Bartelink (1998)		facteurs limitants	facteurs limitants Friedlingstein et al. 1998	Coefficients constants Barbaroux 2002
Références										
priorités				Feuilles et racines	non	non		Feuilles et racines	non	feuilles
résolution				journalière	mensuelle	annuelle		annuelle		journalière
simulation de l'indice foliaire maximale				oui à partir surface terrière				oui	oui	non
calcul température d'équilibre	oui	oui	oui	oui	non	non	oui	non		non
Transpiration	Penman foliaire	Penman foliaire	modèle de diffusion	oui (?)	non	non	oui	Penman couvert	Penman couvert	Penman couvert
Interception de la pluie	non			oui (?)	non	non	oui	oui	oui	oui
évaporation du sol	non			non	non	non	non	oui	oui	oui
représentation du sol	non	multicouche	non	monocouche	modèle multicouche	non		modèle multicouche	modèle multicouche	3 couches
modèle hydrique du sol	non	type "bucket model"	non	type "bucket model"	type "bucket model"	non		type "bucket model"	Sechiba (Decoudré et al. 1993)	type "bucket model"
Cycle de l'azote	non	non	non	non	CENTURY (Parton et al. 1987)	non		CENTURY (Parton et al. 1987)	non	non

## **Chapitre II**

### **Validation d'un modèle forestier sur plusieurs espèces**

## 2.1 Présentation d'un modèle simulant les flux et les stocks de carbone et d'eau dans les écosystèmes forestiers

Durant ma thèse, j'ai utilisé le modèle CASTANEA développé au laboratoire d'écophysiologie végétale à Orsay. Ce modèle a été conçu pour simuler les flux de carbone et d'eau au-dessus de couverts décidus à l'échelle de la station forestière. Comme nous l'avons déjà indiqué dans le chapitre précédent, l'équipe développe le modèle dans trois directions : augmentation de sa généralité, simulations des processus de croissance (Barbaroux 2002) et spatialisation de la station à la région.

Une description détaillée de la version de base du modèle a été réalisée (Dufrêne et al. soumis) et est renvoyée en **annexe 1**. Nous ne présentons donc qu'un résumé du fonctionnement de CASTANEA, augmenté de quelques points non décrits dans l'article.

Le modèle simule les flux suivants : la Production Primaire Brute (PPB), la respiration autotrophe aérienne et souterraine, la respiration hétérotrophe du sol, l'évapotranspiration du couvert et le drainage de l'eau. A partir de ces flux, l'évolution des stocks de carbone du sol, la croissance aérienne et souterraine du bois et la dynamique d'eau dans le sol sont calculées. Les flux sont calculés à un pas de temps semi-horaire alors que l'évolution des stocks (eau et carbone) est implémentée journalièrement. Le peuplement est représenté comme un arbre moyen avec 5 compartiments physiquement localisés : tiges, branches, feuilles, grosses racines et fines racines et un compartiment physiquement non localisé : les réserves glucidiques. Le couvert est schématisé par une série de strates horizontales d'indice foliaire identique. Seule la variabilité verticale des propriétés photosynthétiques et de la respiration des feuilles est prise en compte. Le modèle ne tient compte d'aucun type de variabilité horizontale. Les variables météorologiques, requises chaque demi-heure pour le fonctionnement de CASTANEA, sont le rayonnement global, la température de l'air, l'humidité relative, la vitesse du vent et les précipitations.

Quand nous ne disposons que de variables météorologiques journalières une dynamique sur 24 heures est recomposée (Mac Murtrie et Wolf, 1983 ; Le Dantec 2000). Néanmoins du fait de la non linéarité de la réponse de la photosynthèse au rayonnement, l'utilisation de données journalières induit une surestimation de la photosynthèse qui peut être corrigée empiriquement à *posteriori* (**figure II.1**). Nous avons quantifié cet effet à Hesse entre 1997 et 2003 ; sur ces 7 années, la PPB annuelle est en moyenne surestimée de 107 g<sub>C</sub> par an (soit ≈ 7%) si des données météorologiques journalières sont utilisées, plutôt que des données semi-horaires. Par contre, une dynamique journalière de la pluie n'est pas recomposée. Quand des données météorologiques journalières sont utilisées, l'interception est donc directement estimée sur une base journalière. Dans ce cas, un des paramètres conditionnant l'interception de la pluie, la réserve maximale d'eau du couvert, est recalculé.

L'interception du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) est calculée à partir du modèle SAIL (Verhoef, 1984; 1985). Les composantes diffuses et directes du rayonnement sont séparées selon l'équation de Spitters (1986) et Spitters et al. (1986). Le modèle calcule le rayonnement absorbé pour chaque couche horizontale de feuilles en séparant les feuilles recevant du rayonnement direct et diffus de celles ne recevant que du rayonnement diffus.

Les capacités photosynthétiques dépendent linéairement de « l'azote surfacique » des feuilles qui est directement fonction « d'un azote massique » (g<sub>N</sub> g<sub>MS</sub><sup>-1</sup>) constant et d'une

masse surfacique des feuilles ( $g_{MS} m^{-2}$ ), qui décroît exponentiellement du haut vers le bas du couvert. La photosynthèse est calculée suivant modèle de Farquhar et al. (1980) couplé au modèle de conductance de Ball et al. (1987). Une option permet aussi l'utilisation du modèle de Jarvis (1976) si l'on dispose du jeu de paramétrisation (voir aussi **Chapitre III**). L'effet de la température sur la photosynthèse est la résultante de la dépendance à la température des différentes composantes de la photosynthèse : parmi les différentes équations existantes dans la littérature, nous utilisons Nolan & Smillie (1976) pour la vitesse maximale de transport des électrons ( $V_{jmax}$ ), Long (1991) pour l'effet sur les concentrations en dioxyde de carbone ( $C_i$ ) et en oxygène ( $O_i$ ) au niveau de la chambre sous stomatiques et Bernacchi et al. (2001) en ce qui concerne l'effet sur la vitesse maximale de carboxylation ( $V_{cmax}$ ), la spécificité de la RUBISCO ( $S$ ) et le point de compensation du  $CO_2$  sans photorespiration ( $\Gamma^*$ ).

La respiration d'entretien d'un organe est fonction de sa biomasse, de l'azote par unité de masse (Ryan, 1991), de la teneur en cellules vivantes et d'une fonction de réponse exponentielle à la température ( $Q_{10}$ ). Notons que par rapport à la plupart des modèles nous avons ajouté une dépendance à la teneur en cellules vivantes qui permet de prendre en compte la baisse d'activité avec l'âge de l'arbre. La respiration de croissance ( $RG_{organ}$ ) dépend de la croissance de l'organe ( $BG_{organ}$ ) et du coût de construction ( $CR_{organ}$ ) calculée à partir de la composition biochimique suivant l'approche de Penning de Vries et al. (1974) et Penning de Vries (1975a; 1975b) ou forcée s'il est mesuré par ailleurs (**annexe I**).

$$RG_{dorgan} = BG_{organ} \times (CR_{organ} - 1) \quad (1)$$

La croissance est calculée sur une base journalière (eq. 1) or il est nécessaire de disposer d'une estimation de la respiration de croissance à l'échelle semi-horaire pour le calcul des Flux Net de Carbone (FNC). Nous recalculons donc des respirations semi-horaires avec la respiration de croissance journalière et une fonction de réponse à la température :

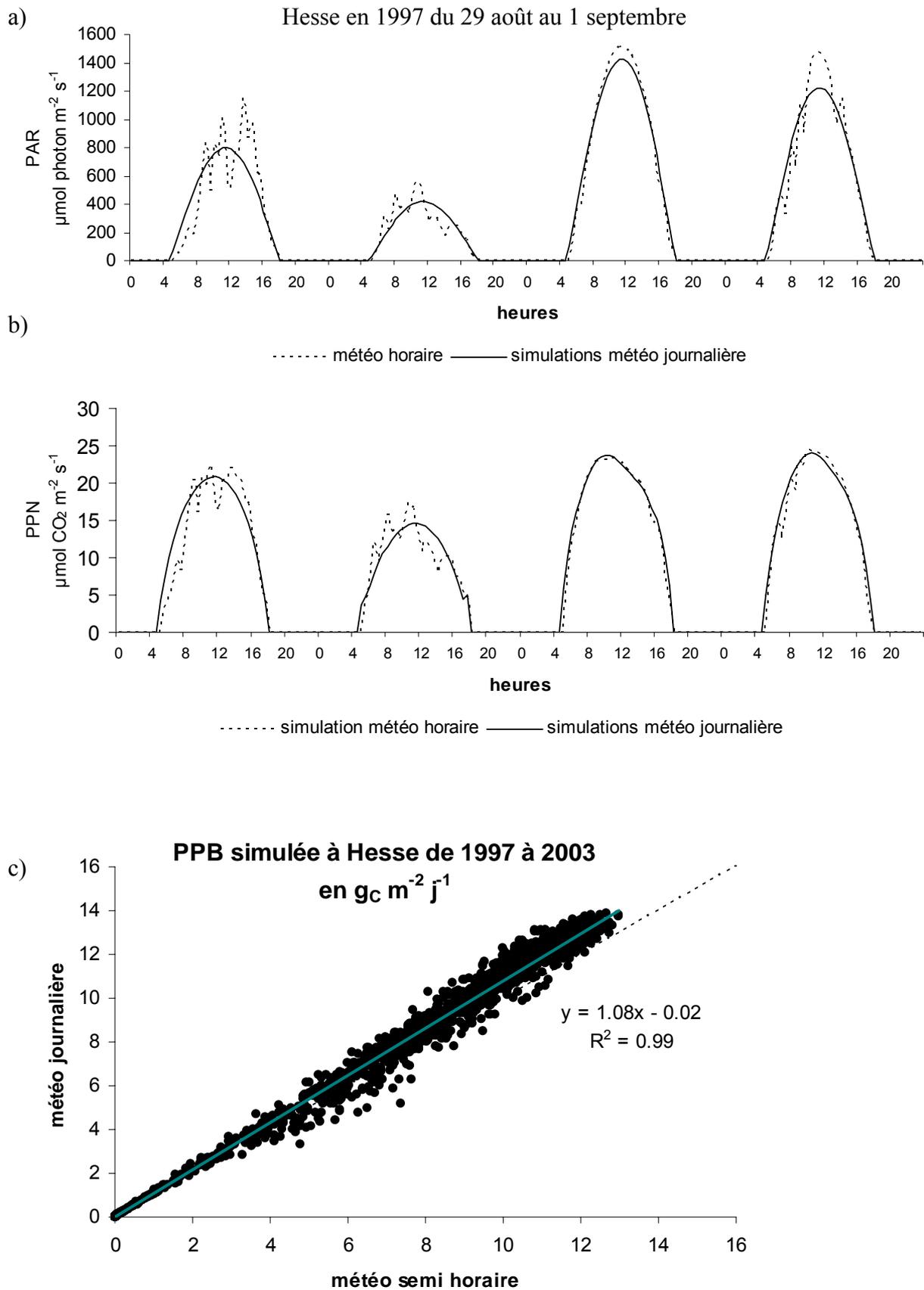
$$RG_{horgan} = RG_{dorgan} \times \frac{T_{heffect}}{T_{deffect}} \quad (2)$$

$T_{heffect}$  représente l'effet de la température sur une base semi-horaire et  $T_{GR}$  la température de base pour la respiration de croissance.

$$T_{heffect} = Q_{10GR}^{\left(\frac{T-T_{GR}}{10}\right)} \quad (3)$$

$$T_{deffect} = \sum_h T_{heffect} \quad (4)$$

La différence entre le carbone assimilé (PPB) et la respiration autotrophe de l'ensemble des organes (respiration d'entretien et de croissance) constitue le carbone disponible pour la croissance et la mortalité des organes. L'allocation du carbone entre les différents compartiments se fait sur une base journalière avec une priorité pour les feuilles et une allocation selon des coefficients constants entre les autres compartiments. Les dates de mise en place des feuilles (croissance en surface et en masse), des bourgeons et de chute des feuilles sont estimées à partir de sommes de températures.



**Figure II.1.** Effet de l'utilisation de données météorologiques journalières dans CASTANEA. Comparaison des PAR semi-horaire mesurés et simulés (a) et des photosynthèses du couvert (PPB) simulées et mesurées à l'échelle semi horaire (b) et journalière (c)

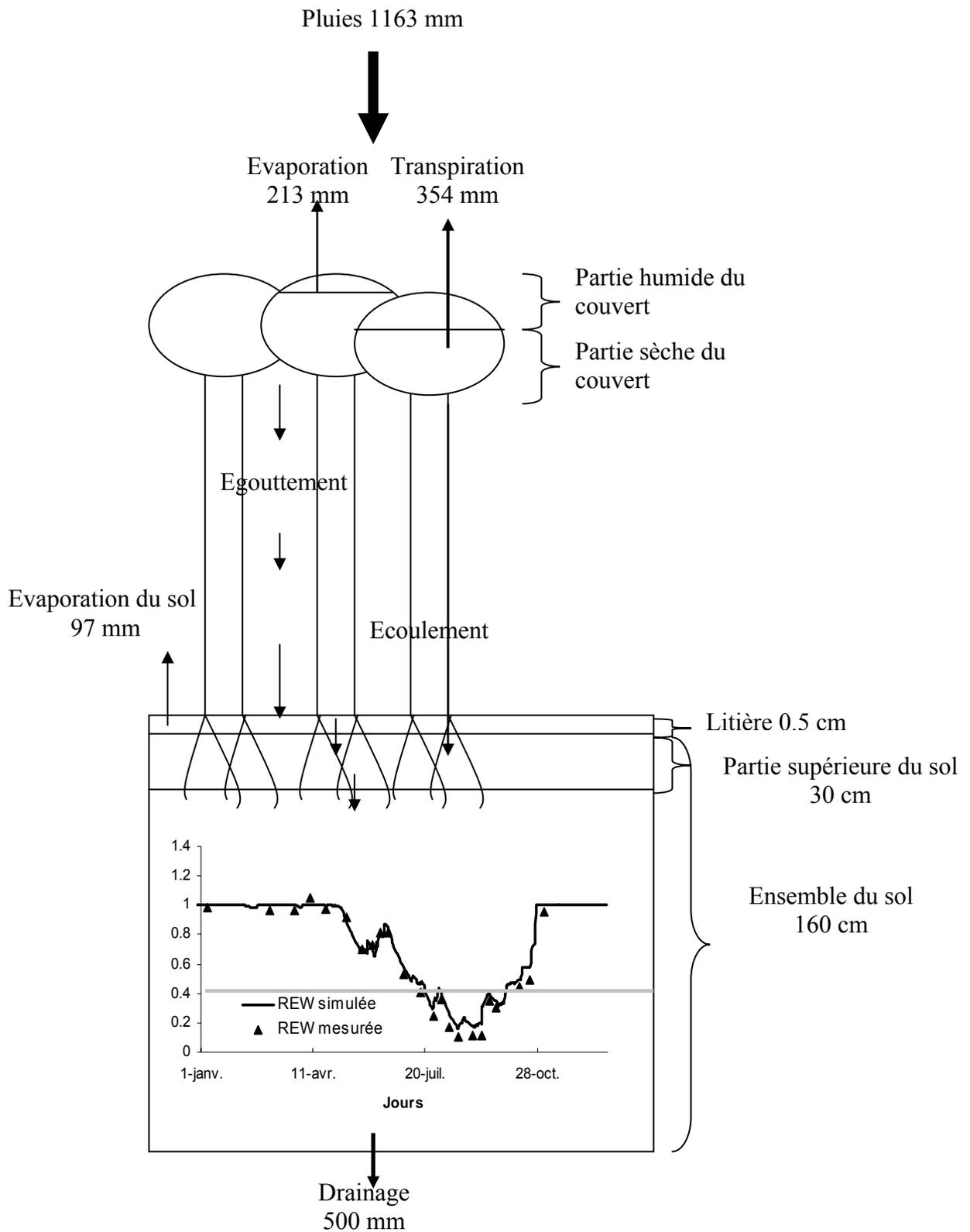
Pour le bilan hydrique, le modèle ne prend en compte qu'une seule strate de feuilles et trois strates de sol (litière, partie supérieure du sol, ensemble du sol). L'évapotranspiration est simulée selon Monteith (1965) en distinguant la transpiration, l'évaporation du couvert (quand il est humide) et l'évaporation du sol. L'interception de l'eau est estimée selon le modèle de Rutter et al (1971) en séparant l'écoulement le long des troncs et l'égouttement (**figure II.2**). Le drainage de l'eau dans le sol (DR) est calculé comme suit :

$$DR = \underbrace{C_{rest} \max(RW - RW_{fc}, 0)}_{\text{Drainage gravitationnel dans les microporosités du sol avec un temps de latence (1/C_{rest})}} + \underbrace{P_{macro} \times (Ec + D_{lit})}_{\text{Drainage dans les macroporosités du sol}} \quad (5)$$

Drainage gravitationnel dans les microporosités du sol avec un temps de latence ( $1/C_{rest}$ )      Drainage dans les macroporosités du sol

Avec RW la réserve en eau (en mm),  $RW_{fc}$  la réserve en eau à la capacité au champs (en mm),  $P_{macro}$  la proportion de macropores, Ec l'eau arrivant par écoulement le long du tronc (en mm) et  $D_{lit}$  le drainage en provenance de la litière (en mm). Dans la version de base de CASTANEA  $P_{macro}$  est pris égale à 0 et un temps de latence ( $C_{rest}$ ) à 1.

La modélisation de la dynamique du carbone organique du sol est dérivée du modèle CENTURY (Parton et al. 1987). Ce modèle a été implémenté dans CASTANEA par V. Le Dantec (Le Dantec 2000) et est résumé dans l'**annexe 1**. Contrairement à Parton et al. (1987), il ne comprend dans CASTANEA que deux compartiments. Il sépare le carbone du sol en trois composantes majeures qui sont les pools de carbone, actif, lent et passif. Les flux de carbone entre ces différents compartiments sont contrôlés par un taux de décomposition et un paramètre de respiration bactérienne, qui sont tous deux fonctions de la texture du sol, de sa température et de son degré d'humidité.



**Figure II.2.** Schéma explicatif du bilan hydrique de CASTANEA avec les valeurs annuelles simulées en moyenne pour 1998 et 1999 à Hesse et l'évolution de la réserve utile courante en valeur relative (REW) mesurée et simulée en 1998 à Hesse.

## 2.2 Validation du modèle à Hesse

### 2.2.1 Introduction

Un modèle simulant de nombreux processus comme CASTANEA dépend d'un grand nombre de paramètres d'entrée (169 dans la version de base) qui sont pour la plupart mesurables. Pour tester de manière rigoureuse les prédictions du modèle, il est nécessaire de disposer du jeu de paramètres le plus complet possible pour un site et de confronter les prédictions du modèle à des flux et des stocks mesurés. Il est possible de tester le modèle en confrontant les flux, de CO<sub>2</sub> et de vapeur d'eau, simulés aux flux mesurés par les méthodes micrométéorologiques. Mais plusieurs processus peuvent être mal simulés par le modèle (par exemple la photosynthèse et la respiration) alors qu'il peut donner une estimation seulement faiblement biaisée de leur différence (le flux net de carbone ou FNC), et ce à cause de phénomènes de compensation. Pour cette raison il est important de tester aussi la capacité du modèle à simuler correctement chaque composante du bilan carboné et hydrique. Enfin, une dernière étape consiste à examiner si le modèle validé sur une année est capable de reproduire les variations interannuelles de flux de carbone et d'eau.

Pour réaliser ce travail, nous avons choisi le site français de Hesse sur lequel de nombreuses données sont disponibles concernant les caractéristiques hydriques sol (Quentin et al. 2001), les biomasses aériennes et souterraines (Le Goff et Ottorini 2001), la dynamique d'accroissement du bois (Bouriaud 2003), les mesures d'indice foliaire, de PAR et d'azote foliaire (Montpied com pers. ; Bouriaud et al. 2003), la respiration aérienne du bois (Damesin et al. 2002 ; Cechia et al. 2002) et la respiration du sol (Epron et al. 2001). A partir de ces mesures et des estimations de FNC par les mesures micrométéorologiques, un bilan des différentes composantes du flux de carbone y a déjà été effectué (Granier et al. 2000a). De plus, des mesures de transpiration par flux de sève, d'eau du sol et d'interception des pluies, complémentaires aux estimations d'évapotranspiration réalisées à partir des mesures micrométéorologiques, permettent aussi l'établissement d'un bilan complet des flux d'eau (Granier et al. 2000b).

### 2.2.2 Le site d'étude de Hesse

La forêt de Hesse est située à une dizaine de kilomètre de Sarrebourg (48°40'N, 7°05'E). Le peuplement est principalement composé de hêtres (*Fagus sylvatica* L.) avec une strate herbacée très éparse. La parcelle étudiée couvre 0.63 ha, l'âge moyen des arbres était de 30 ans en 1997, avec une densité de 3482 tiges ha<sup>-1</sup> et une hauteur dominante proche de 14 m. Le sol est constitué d'une couche limoneuse à limono argileuse d'une épaisseur de 1 à 2 mètres reposant sur une roche gréseuse. Le sol brun lessivé s'y décline en 3 sous-types de sol selon le degré d'hydromorphie, le type de limon et la nature des grès : Brunisol Oligosaturé, Brunisol Oligosaturé Rédoxique, Néoluvisol Brunisol Oligosaturé Rédoxisol (Quentin et al. 2001). L'humus est de type mull mésotrophe. L'enracinement est important jusqu'à 35 cm profondeur à laquelle se trouve une nappe temporaire qui le limite. Au-delà l'enracinement est plus faible, mais il descend de façon homogène jusqu'à 1,20m. Enfin le climat présente une tendance continentale caractérisée par des écarts prononcés entre les mois de juillet août et janvier-février. La température moyenne annuelle est de 9.2°C et les précipitations de 820 mm. Les flux nets de carbone et d'eau ainsi que les variables météorologiques permettant le forçage du modèle (Températures, PAR, Rayonnement global, humidité relative, vent, pluie) y sont mesurées au-dessus de couvert et enregistrées chaque demi-heure depuis mai 1996. La description précise des méthodes de mesures est présentée dans Granier et al (2000a).

Le site de Hesse a subi une coupe durant l'hiver 1998-1999 et la tempête de décembre 1999 a touché les vieux peuplements des parcelles 221 et 222 situés à l'ouest du site Euroflux. La tour a aussi été endommagée par la tempête et les mesures de flux ont été interrompues, puis le système a été remis en place sur une tour plus haute. Enfin en 2003, la forêt de Hesse a été soumise comme le reste de la France à un été exceptionnellement chaud et à une forte sécheresse.

### 2.2.3 La paramétrisation de CASTANEA à Hesse

Une description précise de la paramétrisation est présentée dans le **tableau II.1**. Ce tableau présente les valeurs utilisées pour 98 paramètres d'entrée du modèle. Nous nous sommes efforcés de justifier la valeur de chaque paramètre, peu d'entre eux ayant été calibrés (**voir aussi annexe 1**). Ce point est important si l'on veut tester la validité d'un modèle et cela conditionne aussi sa valeur générique. En effet, il est aisé avec un tel nombre de paramètres de trouver une combinaison qui minimise le biais et maximise la corrélation avec des données mesurées. L'avantage d'un modèle relativement mécaniste comme celui-ci est que chaque paramètre peut être indépendamment mesuré et que les relations implémentées sont les plus génériques possibles (photosynthèse, respiration...). Si certains paramètres sont calés et non mesurés, on gagne probablement en précision, pour les simulations sur un site donné, mais on renforce l'aspect empirique, et on perd une partie de l'aspect générique que confère ce type de modèle. D'autre part, si l'on veut utiliser le modèle comme outil théorique et examiner des hypothèses concernant le fonctionnement des écosystèmes, l'analyse d'un biais avéré entre les simulations et les mesures peut nous donner des pistes quant à l'existence de facteurs importants non (ou mal) pris en compte dans le modèle...

**Tableau II.1:** Liste des paramètres de CASTANEA et leur valeur sur Hesse en 1997.

Symbole	Description	Unités	Valeur	Référence
<i>Rayonnement et structure du couvert</i>				
Long	Longitude	Degré	48.66	
Lat	Latitude	Degré	-7.08	
$\rho_{PAR}$	Réflectance foliaire pour le PAR	sans dimension	0.085	Val. moy. (François, com. pers.).
$\tau_{PAR}$	Transmittance foliaire pour le PAR	sans dimension	0.10	Val. moy. (François, com. pers.).
$\rho_{glo}$	Réflectance foliaire pour le $R_g$	sans dimension	0.25	Val. moy. (François, com. pers.).
$\tau_{glo}$	Transmittance foliaire pour le $R_g$	sans dimension	0.30	Val. moy. (François, com. pers.).
$\rho_{soild}$	Réflectance du sol sec pour le $R_g$	sans dimension	0.39	Nagler et al. (2000)
$\rho_{soilw}$	Réflectance du sol humide pour le $R_g$	sans dimension	0.25	Nagler et al. (2000)
$\alpha_L$	Angle foliaire moyen	Radians	0.42	Planchais et al. (1999)
$LMA_{sunmax}$	Masse surfacique des feuilles de lumière	$g_{dm} m^{-2}$	101	Montpied (pers. com.)
$k_{LMA}$	Coef. d'extinction du LMA dans le couvert	sans dimension	0.187	Montpied (pers. com.)
WAI	Indice de bois	$m_{wood}^2 m_{soil}^{-2}$	0.75	Damesin et al. (2002)
$L_{max}$	Indice foliaire maximum	$m_{leaf}^2 m_{soil}^{-2}$	5.6	Bréda (pers. com.)
Agreg	Facteur d'agrégation		0.79	Soudani (pers. com., data 2000)
<i>Carbone</i>				
<i>Photosynthèse de la feuille et du couvert</i>				
$C_a$	[CO <sub>2</sub> ] atmosphérique	$\mu mol CO_2 mol air^{-1}$	370	Granier (pers. com.)
$\alpha_{Na}$	Dépendance entre le $V_{Cmax}$ et l'azote surfacique	$\mu mol CO_2 g_N^{-1} s^{-1}$	20	Liozon et al. (2000)
$\beta$	Ratio entre $V_{Cmax}$ et $V_{Jmax}$	sans dimension	2.1	Liozon et al. (2000)
$\alpha$	Rendement quantique	$mol electrons (mol quanta)^{-1}$	0.292	Ehleringer & Björkman (1977)
$\theta$	Le degré de courbature de la relation entre le taux de transport d'électrons et la lumière	sans dimension	0.1	fixé
$g_{bCO_2}$	Conductance de couche limite de la feuille	$mol CO_2 m^{-2} s^{-1}$	1	Calculé à partir de la surface de la feuille
$g_0$	Ordonnée à l'origine de la relation de Ball et al. (1987)	$mol H_2O m^{-2} s^{-1}$	0.001	fixé
$g_{lmax}$	Pente de la relation de Ball et al. (1987) (val. max)	sans dimension	11.8	Medlyn et al (2001)
$g_{lmin}$	Pente de la relation de Ball et al. (1987) (val. min)	sans dimension	0.001	fixé
<i>Respiration d'entretien</i>				
$Q_{10 stem}$	Effet température pour les troncs	sans dimension	1.7	Damesin et al. (2002)
$Q_{10 branches}$	Effet température pour les branches	sans dimension	2.8	Damesin et al. (2002)
$Q_{10 coarse roots}$	Effet température pour les grosses racines	sans dimension	1.7	fixé
$Q_{10 fine roots}$	Effet température pour les fines racines	sans dimension	2.2	Epron et al. (2001)
$Q_{10 leaves}$	Effet température pour les feuilles	sans dimension	2.1	Vose & Bolstad (1999)
$T_{MR}$	Température de base pour la respiration d'entretien	°C	15	Damesin et al. (2002)
$N_{mleaves}$	Azote foliaire	$mg_N g_{dm}$	24.2	Montpied (pers. com.)
$N_{mbranches}$	Azote dans les branches	$mg_N g_{dm}$	5.50	Cechia et al. (2002)
$N_{mtrunks}$	Azote dans le tronc	$mg_N g_{dm}$	1.20	Cechia et al. (2002)
$N_{mcoarseroots}$	Azote dans les grosses racines	$mg_N g_{dm}$	1.20	fixé
$N_{mfineroots}$	Azote dans les fines racines	$mg_N g_{dm}$	9.90	van Praag et al (1988)
MRN	Dépendance de la respiration à l'azote	$mol CO_2 g_N^{-1} h^{-1}$	$5.5 \cdot 10^{-4}$	Ryan (1991)
$P_{leaf inhib}$	inhibition de la respiration foliaire à la lumière	sans dimension	0.62	Villar et al. (1995)

Symbole	Description	Unités	Valeur	Référence
<i>Phénologie: débourrement, croissance et chute des feuilles</i>				
<b>N<sub>Start1</sub></b>	Date de début de la somme des températures Pour le débourrement	Jour	25	Dufrêne (unpublished data)
<b>T<sub>2</sub></b>	Température de base pour le débourrement	°C	1	Dufrêne (unpublished data)
<b>F<sub>critBB</sub></b>	Seuil critique entraînant le débourrement	°C	580	Dufrêne (unpublished data)
<b>T<sub>3</sub></b>	base temperature for leaf growth	°C	0	fixé
<b>LA<sub>max</sub></b>	Surface foliaire maximale	m <sup>2</sup>	0.002	Le Dantec et al. (2000)
<b>N<sub>Start2</sub></b>	Date de début de la somme des températures pour la chute des feuilles	Jour	213	fixé
<b>T<sub>4</sub></b>	base temperature for forcing leaf fall	°C	20	fixé
<b>F<sub>critL.fall</sub></b>	Seuil critique entraînant la chute des feuilles	°C	225	Calé à Fontainebleau
<b>P<sub>fall</sub></b>	Paramètre impliqué dans la chute des feuilles	sans dimension	0.4	Calé à Fontainebleau
<b>F<sub>critLMA</sub></b>	Seuil critique à maturité foliaire	°C	424	Estimé
<i>Allocation</i>				
<b>AG<sub>aerialwood</sub></b>	Coef. d'allocation vers le bois aérien	sans dimension	0.51	Calculé par différence
<b>AG<sub>coarseroots</sub></b>	Coef. d'allocation vers les grosses racines	sans dimension	0.10	ratio du bois aérien (0.2)
<b>AG<sub>fineroots</sub></b>	Coef. d'allocation vers les fines racines	sans dimension	0.22	Estimé
<b>AG<sub>storage</sub></b>	Coef. d'allocation vers les réserves	sans dimension	0.18	Barbaroux (2002)
<b>TO<sub>fineroots</sub></b>	Taux de renouvellement des racines fines	jour <sup>-1</sup>	1/365	Bauhus & Bartsch (1996)
<b>P<sub>branch</sub></b>	Proportion de branches	sans dimension	0.125	Damesin et al. (2002)
<b>P<sub>alive branch</sub></b>	Proportion de cellules vivantes dans les branches	sans dimension	0.37	Cechia et al. (2002)
<b>P<sub>alive trunk</sub></b>	Proportion de cellules vivantes dans les troncs	sans dimension	0.21	Cechia et al. (2002)
<i>Respiration de croissance</i>				
<b>CR<sub>leaves</sub></b>	Coût de construction des feuilles	gC gC <sup>-1</sup> <sub>organe</sub>	1.20	Niinemets (1999)
<b>CR<sub>wood</sub></b>	Coût de construction du bois	gC gC <sup>-1</sup> <sub>organe</sub>	1.38	Damesin et al. (2002)
<b>CR<sub>fine roots</sub></b>	Coût de construction des fines racines	gC gC <sup>-1</sup> <sub>organe</sub>	1.28	Agren and Axelsson (1980)
<i>Respiration hétérotrophe du sol</i>				
<b>Rmob<sub>leaf</sub></b>	fraction de N non remobilisée avant la chute des feuilles	sans dimension	0.6	Montpied (com. pers..)
<b>Rmob<sub>fineroots</sub></b>	fraction de N non remobilisée avant la mort des racines fines	sans dimension	1.0	Fixé
<b>Lig<sub>leaf</sub></b>	Concentration en lignine des feuilles	mg g <sub>dm</sub> <sup>-1</sup>	196	Le Dantec. (2000)
<b>Lig<sub>fineroot</sub></b>	Concentration en lignine des racines fines	mg g <sub>dm</sub> <sup>-1</sup>	229	Chen et al. (2002)
<b>T<sub>b(top)</sub></b>	Température de base pour TD <sup>1</sup> dans le Sol. Sup.	°C	35.0	Parton et al. (1987)
<b>h(top)</b>	Paramètre pour l'effet température sur le TD dans le Sol. Sup.	sans dimension	2.63	Parton et al. (1987)
<b>T<sub>b(deep)</sub></b>	Température de base pour le TD dans le Sol. Prof.	°C	25.0	Parton et al. (1987)
<b>h(deep)</b>	Paramètre pour l'effet température sur le TD dans le Sol. Prof.	sans dimension	4.9	Parton et al. (1987)
<b>T<sub>b(surface)</sub></b>	Température de base pour le TD dans le compartiment de surface	°C	25.0	Le Dantec (2000), Käärik (1974), Rayner & Boddy (1988)
<b>h(surface)</b>	Paramètre pour l'effet température sur le TD dans le compartiment de surface.	sans dimension	4.9	Le Dantec (2000), Dommergues & Manganot (1970), Käärik (1974), Rayner & Boddy (1988)
<b>T<sub>silt(top)</sub></b>	fraction de limons dans le Sol Sup.	sans dimension	0.68	Farque (1997)

<sup>1</sup> TD : Taux de décomposition

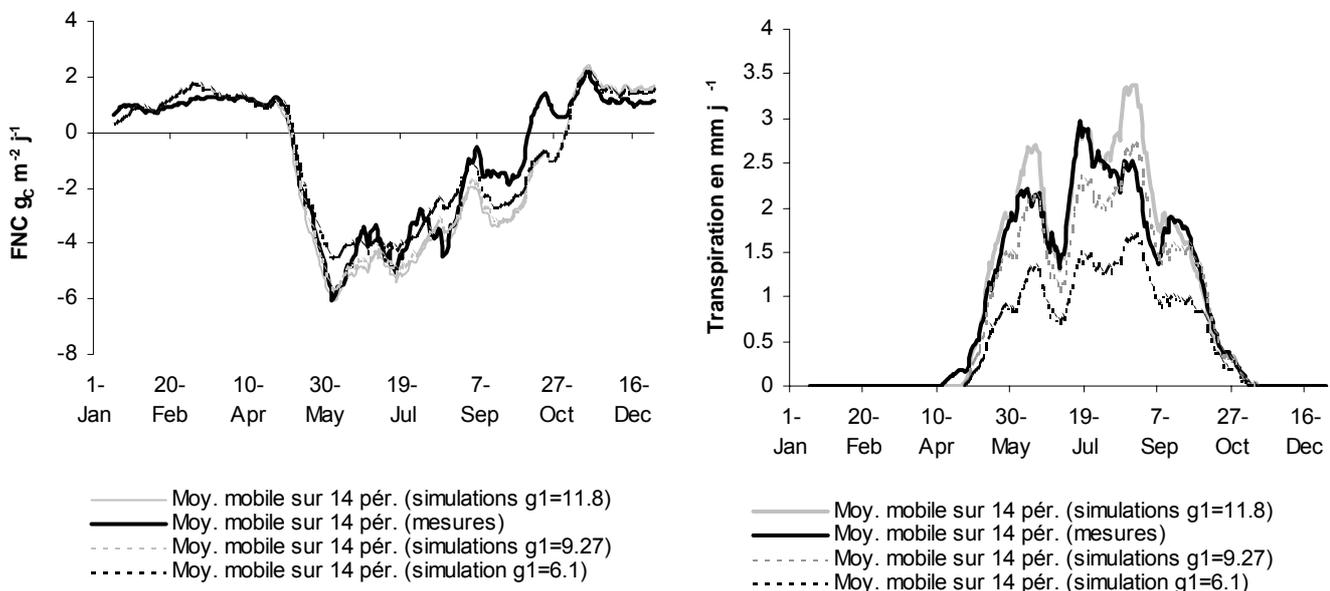
Symbole	Description	Unités	Valeur	Référence
<i>Respiration hétérotrophe du sol</i>				
<b>T<sub>clay(top)</sub></b>	fraction d'argiles dans le Sol Sup.	sans dimension	0.26	Farque (1997)
<b>T<sub>sand(top)</sub></b>	fraction de sable Sol <sup>1</sup> Sup.	sans dimension	0.06	Farque (1997)
<b>T<sub>silt(deep)</sub></b>	fraction de limons dans le Sol. Prof.	sans dimension	0.62	Farque (1997)
<b>T<sub>clay(deep)</sub></b>	fraction d'argile dans le Sol. Prof.	sans dimension	0.32	Farque (1997)
<b>T<sub>sand(deep)</sub></b>	fraction de sables dans le Sol. Prof.	sans dimension	0.06	Farque (1997)
<b>K<sub>LLst</sub></b>	taux maximum de décomposition pour le pool structural de surface	Jour <sup>-1</sup>	1.07 10 <sup>-2</sup>	Waelbroeck (1995)
<b>K<sub>LLm</sub></b>	taux maximum de décomposition pour le pool de litière métabolique de surface	Jour <sup>-1</sup>	4.05 10 <sup>-2</sup>	Waelbroeck (1995)
<b>K<sub>RLst(l)</sub></b>	taux maximum de décomposition pour tous les pools de litière structurale	Jour <sup>-1</sup>	1.34 10 <sup>-2</sup>	Waelbroeck (1995)
<b>K<sub>RLm(l)</sub></b>	taux maximum de décomposition pour les pools de litière métabolique	Jour <sup>-1</sup>	5.07 10 <sup>-2</sup>	Waelbroeck (1995)
<b>K<sub>Ca(lit)</sub></b>	taux maximum de décomposition pour le pool de C microbien actif de surface	Jour <sup>-1</sup>	1.64 10 <sup>-2</sup>	Waelbroeck (1995)
<b>K<sub>Ca(l)</sub></b>	taux maximum de décomposition pour le pool de C microbien actif du sol	Jour <sup>-1</sup>	2.00 10 <sup>-2</sup>	Waelbroeck (1995)
<b>K<sub>Cs(l)</sub></b>	taux maximum de décomposition pour le carbone lent du sol	Jour <sup>-1</sup>	5.48 10 <sup>-4</sup>	Waelbroeck (1995)
<b>K<sub>Cp(l)</sub></b>	taux maximum de décomposition pour le carbone passif du sol	Jour <sup>-1</sup>	1.23 10 <sup>-5</sup>	Waelbroeck (1995)
<i>Eau</i>				
<i>Précipitation et interception</i>				
<b>RA<sub>bark</sub></b>	Capacité de rétention d'eau du bois	mmH <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup>	0.30	estimé
<b>RA<sub>leaf</sub></b>	Capacité de rétention d'eau des feuilles	mmH <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup>	0.20	Nizinski and Saugier (1988)
<b>C<sub>ia</sub></b>	Coef. d'interception brute (pente)	sans dimension	0.85	Calculé
<b>C<sub>ib</sub></b>	Coef. d'interception brute (ordonnée à l'origine)	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>	1.9	Calculé
<b>PROP<sub>EC</sub></b>	Partition entre égouttement et écoulement	sans dimension	0.35	Calibré à Hesse
<i>Bilan hydrique dans le sol</i>				
<b>RW<sub>lit fc</sub></b>	Capacité de stockage de la litière	mm	1.7	Fixé
<b>g<sub>solmax</sub></b>	Conductance maximum du sol	m s <sup>-1</sup>	1/800	Kelliher et al. (1986)
<b>g<sub>solmin</sub></b>	Conductance minimum du sol	m s <sup>-1</sup>	1/12900	Schaap et al. (1997)
<b>H<sub>top</sub></b>	Hauteur du Sol Sup.	mm	300	Fixé
<b>H<sub>soil</sub></b>	Hauteur totale du sol	mm	1600	Granier et al. (2000b)
<b>θ<sub>ftop</sub></b>	Humidité volumique à la CC <sup>2</sup> du compartiment supérieur	cm <sup>3</sup> cm <sup>-3</sup>	0.373	Estimé
<b>θ<sub>fcsoil</sub></b>	Humidité volumique à la CC <sup>2</sup> de l'ensemble du sol	cm <sup>3</sup> cm <sup>-3</sup>	0.349	Granier et al. (2000b)
<b>θ<sub>wilttop</sub></b>	Humidité volumique au PFP <sup>3</sup> du compartiment supérieure	cm <sup>3</sup> cm <sup>-3</sup>	0.166	Estimé
<b>θ<sub>wiltsoil</sub></b>	Humidité volumique au PFP <sup>3</sup> de l'ensemble du sol	cm <sup>3</sup> cm <sup>-3</sup>	0.25	Granier et al. (2000b)
<b>P<sub>clay soil</sub></b>	Fraction d'argile	sans dimension	0.279	Granier et al. (2000b)
<b>prac</b>	Proportion de racines fines dans Sol. Sup.	sans dimension	0.63	Quentin et al. (2001)
<b>S<sub>Stress</sub></b>	Seuil de stress hydrique	sans dimension	0.4	Black (1979), Dufrêne et al. (1992), Bréda (1994)

<sup>2</sup>Capacité au Champ, <sup>3</sup> Point de Flétrissement Permanent

Néanmoins, il existe dans la littérature parfois plusieurs valeurs pour un même paramètre. Dans ce cas, nous avons pris le paramètre qui permettait une meilleure simulation des différents processus par comparaison aux mesures. Ceci représente finalement une forme de calibration qui mérite d'être discutée.

Nous allons illustrer plus particulièrement cela avec une discussion **concernant 5 paramètres d'entrée** : la pente de la relation de Ball & Berry ( $g_1$ ), la pente de la relation entre la vitesse maximale de carboxylation et l'azote par unité de surface des feuilles ( $\alpha_{Na}$ ), le degré de courbure de la relation entre le taux de transport d'électrons et la lumière ( $\theta$ ), la biomasse des racines fines ( $B_{\text{fineroot}}$ ) et leur taux de renouvellement ( $TO_{\text{fineroots}}$ ).

**a) Le paramètre  $g_1$**  conditionne la relation entre conductance stomatique et l'assimilation. Ce paramètre joue un rôle clé dans la prise en compte du couplage entre le flux de transpiration et le flux entrant de carbone. Il a initialement été mesuré sur de l'Eucalyptus à une valeur de 9.27 (Ball et al. 1987). En général, cette valeur est relativement conservée autour de 8-11 (Baldocchi, com pers). Sur le hêtre nous disposons à ma connaissance de deux estimations, Liozon (1998) a trouvé sur des jeunes plants de hêtre à Orsay une valeur de 6.1 et Medlyn et al. (2001) donne une valeur de 12.3 sur un peuplement de 35 ans au Danemark qui descend à 11.8 si l'on fixe la même ordonnée à l'origine que pour Liozon (1998). Il est possible que l'âge des arbres ou le site géographique joue fortement sur cette pente. Nous avons choisi la valeur de 11.8 qui a été mesurée sur du hêtre et sur des peuplements adultes. Nous avons évalué ce choix sur l'année 1997 à Hesse en comparant les flux nets de carbone simulés et estimés par la méthode des corrélations, ainsi que les transpirations du couvert simulées et estimées par des mesures de flux de sève (Granier, 1985 ; Granier et al. 2000b). Les résultats sont présentés **figure II.3**.

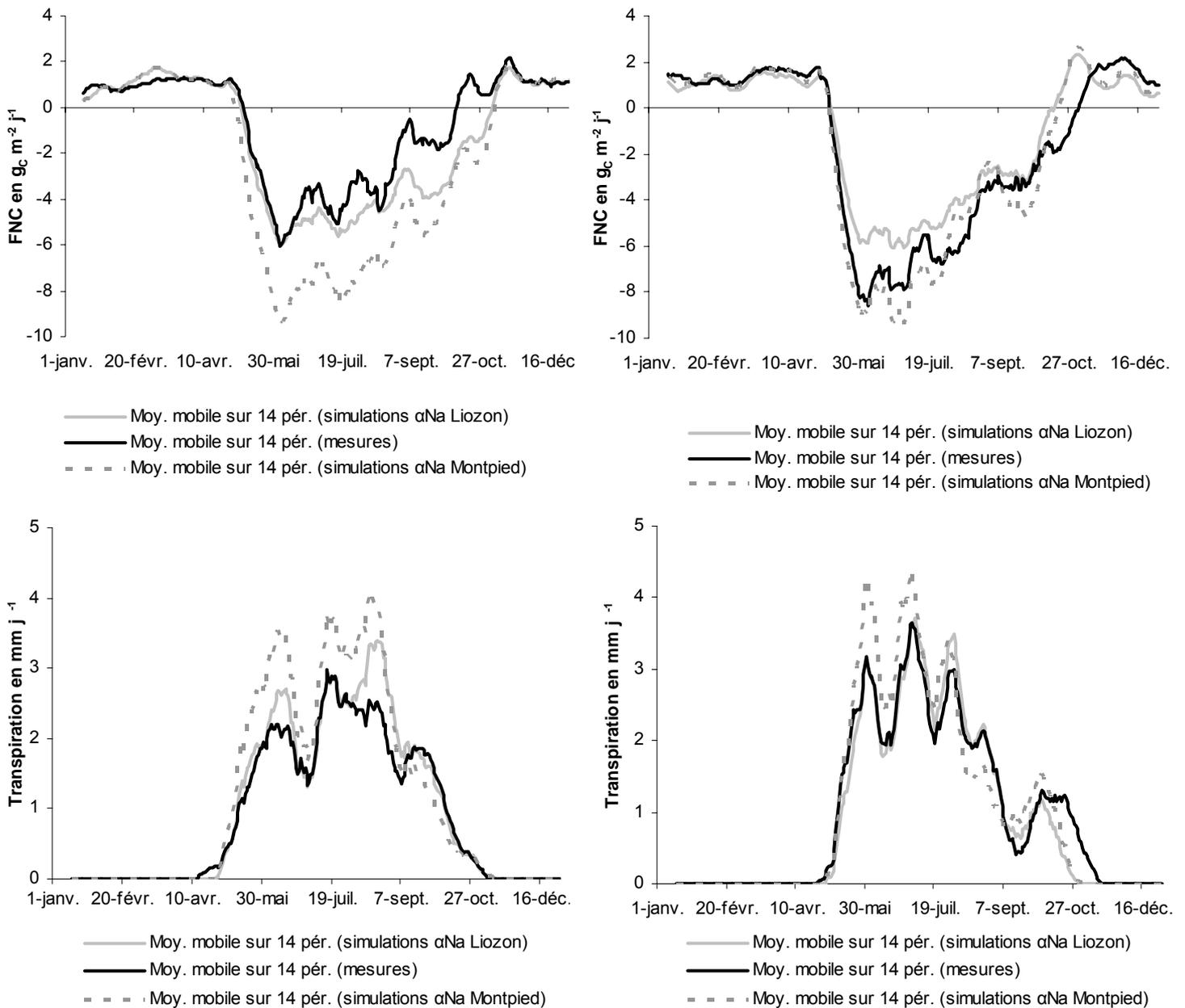


**Figure II.3 :** Effet de la pente de la relation de Ball & Berry ( $g_1$ ) sur la simulation par CASTANEA du Flux Net de Carbone (FNC) et de la transpiration sur Hesse en 1997. Comparaison avec les mesures de FNC estimés par la méthode des corrélations et de transpirations mesurées par flux de sève.

Les résultats, tant pour la transpiration que pour le FNC, sont moins bons avec les simulations réalisées avec une valeur de  $g_1$  prise à 6.1 ( $RMSE_{transpiration}=0.65$ ). Par contre, les résultats sont assez proches avec les deux autres valeurs testées :  $g_1=11.8$  et  $g_1=9.27$ , les erreurs moyennes ( $RMSE_{transpiration}$ ) sont alors respectivement de 0.32 et 0.29 mm. Avec 11.8, nous surestimons la transpiration de 9.5%, alors qu'elle est sous-estimée de 9.8% avec un  $g_1$  de 9.27. Il est évidemment possible d'estimer un  $g_1$  qui minimiserait l'erreur sur ces deux variables, mais ceci ne ferait peut être que compenser simplement d'autres erreurs dans le modèle. Nous avons choisi la valeur de 11.8 car elle avait été mesurée sur du hêtre adulte au Dannemark. Granier et al. (2002) ont montré que les FNC étaient relativement similaires sur le site de Hesse et un site danois. Cependant, avec cette valeur nous surestimons peut être la transpiration et l'évapotranspiration. L'utilisation d'une valeur générique autour de 10 pourrait être une alternative valable. L'effet de ce paramètre sur le FNC est plus faible que sur la transpiration. En effet la photosynthèse brute est moins sensible à ce paramètre que la transpiration, la valeur de  $g_1$  conditionne donc fortement l'Efficiencia d'Utilisation de l'Eau (EUE) simulée. A l'échelle annuelle, les EUE, simulées sur Hesse en 1997, sont respectivement de 4.43, 5.23 et 7.47  $g_C dm^{-3} an^{-1}$  pour les  $g_1$  pris respectivement égal à 11.8, 9.27, 6.1. Etant donné l'importance de ce paramètre sur le couplage eau carbone, il semble donc nécessaire de poursuivre des mesures sur des peuplements adultes sur plusieurs espèces et pour différentes années. De plus il est probable que ce paramètre change aussi avec les conditions édaphiques du sol (Sala et Tenhunen 1996) et avec l'âge et la hauteur des arbres.

**b) Le paramètre  $\alpha_{Na}$**  conditionne la Vitesse Maximale de Carboxylation ( $V_{cmax}$ ) et donc directement la photosynthèse. Il permet aussi la prise en compte de la diminution de la photosynthèse, depuis le haut vers le bas du couvert forestier. Ce paramètre est estimé en mesurant le  $V_{cmax}$  sur une large gamme de feuilles par des mesures d'échanges gazeux, et en corrélant les valeurs trouvées avec l'azote par unité de surface des feuilles sur lesquelles les mesures ont été effectuées (Liozon et al 2000). Pour le hêtre, nous disposons de deux jeux de données, le premier est issu de mesures sur de jeunes plants de hêtre décrits par Liozon et al (2000) et le second correspond à des mesures sur le site de Hesse sur des arbres adultes (Montpied com pers.) Les données de Liozon et al. (2000) ont été réutilisées pour trouver le paramètre  $\alpha_{Na}$  en forçant l'ordonnée à l'origine à 0 conformément aux équations du modèle. Nous avons comparé les résultats des simulations avec ces deux jeux de paramètres sur Hesse en 1997 et 2001 (**figure II.4**). Comme le FNC annuel mesuré par la méthode des corrélations varie fortement entre 1997 et 2003 (voir 2.2.5), nous avons choisi d'évaluer l'effet de  $\alpha_{Na}$  sur deux années : 1997 et 2001. L'effet est très important tant sur le FNC que sur la transpiration, ce qui s'explique par les valeurs très différentes trouvées pour  $\alpha_{Na}$  qui vaut 20  $\mu mol CO_2 g_N^{-1} s^{-1}$  selon Liozon et al. (2002) et 37.8  $\mu mol CO_2 g_N^{-1} s^{-1}$  d'après les mesures réalisées à Hesse au niveau de la tour (Montpied com pers). A priori, il serait plus juste d'utiliser les mesures réalisées sur des arbres adultes au niveau du site d'étude. Néanmoins, en 1997, l'utilisation de ce jeu de paramètre entraîne une forte surestimation du FNC et de la transpiration (**figure II.4**). Par contre, en 2001, seule la transpiration est surestimée, alors que comme le FNC mesuré a fortement augmenté, c'est l'utilisation du  $\alpha_{Na}$  tiré de Liozon et al. (2002) qui cause cette année là une sous-estimation. Il est donc difficile de trancher ; nous avons utilisé dans l'**annexe 1** la valeur donnée par Liozon et al. (2002) car nous avons plus particulièrement étudié l'année 1997 (voir 2.2.4). L'utilisation des deux types de paramétrisation donnent des résultats similaires avec le modèle ORCHIDEE (Ogée com.pers.). La variation de ce paramètre  $\alpha_{Na}$ , utilisé dans la plupart des modèles simulant le flux de  $CO_2$  des couverts forestiers, demeure peu documentée du fait du nombre de mesures importantes à entreprendre pour l'obtenir. D'autre part, le même paramètre est souvent utilisé pour rendre compte des

variations spatiales et verticales de la photosynthèse. La variabilité de photosynthèse entre deux parcelles de fertilité différente et dont l'azote foliaire diffère, est ainsi prise en compte dans le modèle grâce à une relation mesurée sur un profil vertical dans le couvert. Or il est probable, que la diminution des capacités photosynthétiques en relation avec l'atténuation de la lumière dans le couvert, diffère probablement de celle due à une baisse de fertilité. L'utilisation des modèles sur de grandes surfaces sur lesquelles l'azote foliaire varie, requiert que l'on réponde à ces questions, et que des mesures complémentaires soient effectuées.

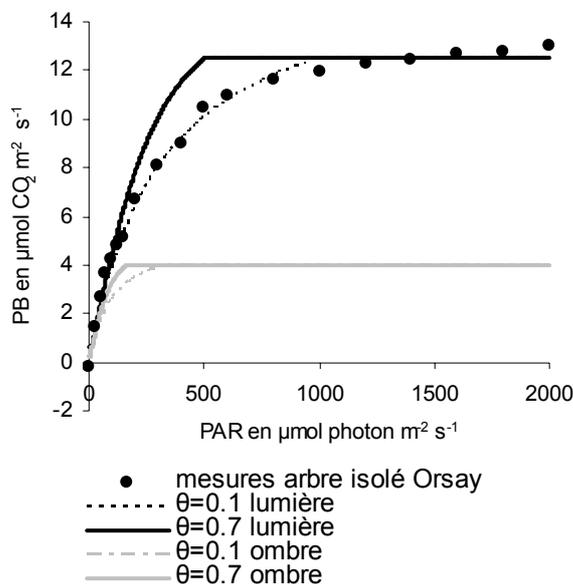


**Figure II.4 :** Effet de la pente de la relation de la relation entre Vitesse Maximale de Carboxylation ( $\alpha_{Na}$ ) et l'azote foliaire sur, le Flux Net de Carbone (FNC) et de la transpiration, simulés à Hesse par CASTANEA en 1997 et 2001. Comparaison avec les estimations de FNC mesurées par la méthode des corrélations et des transpirations mesurées par flux de sève.

**c) Le paramètre ( $\theta$ )** conditionne la réponse de la photosynthèse à la lumière. Il a un effet significatif pour des rayonnements photosynthétiquement actifs (PAR) intermédiaires entre 250 et 750  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Il intervient dans le calcul de la réponse du flux d'électrons ( $J$ ) à la lumière selon une hyperbole non équilatère (Farquhar et Wong, 1984).

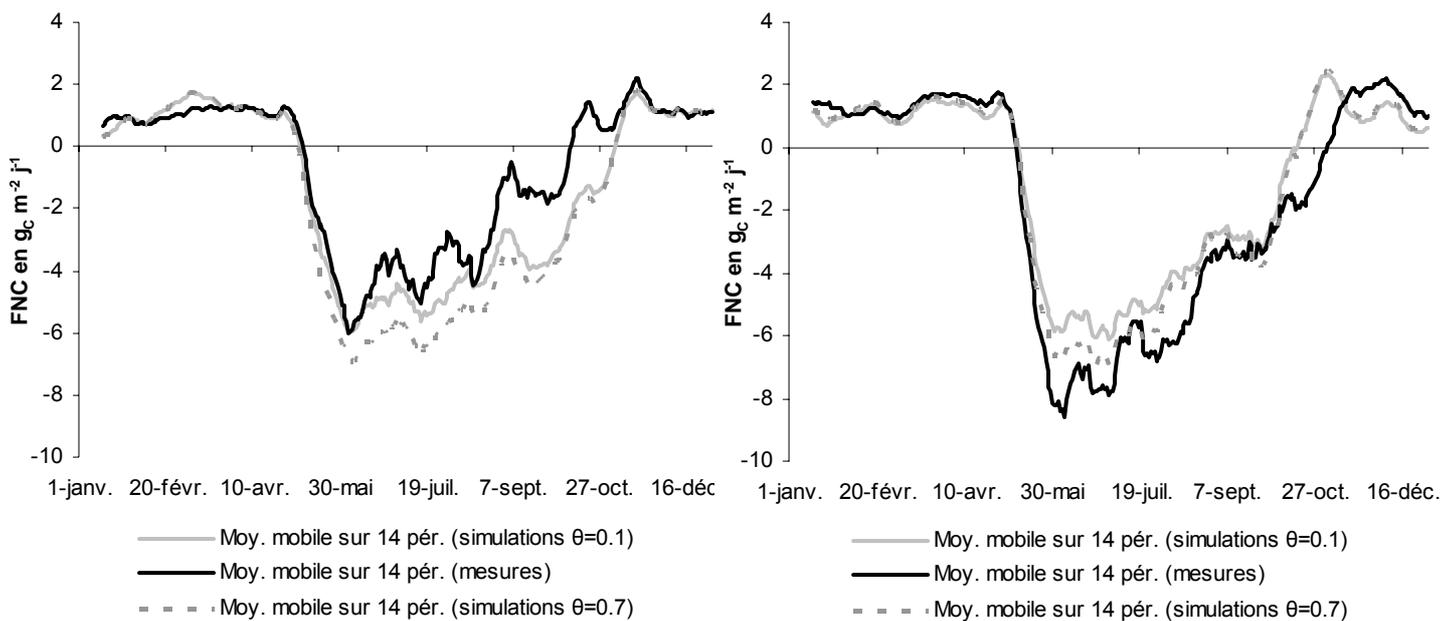
$$\theta J^2 - J(\alpha \text{PAR} + J_{\max}) + \alpha \text{PAR} J_{\max} = 0 \quad (6)$$

La **figure II.5** représente la réponse au PAR de la photosynthèse foliaire simulée d'une feuille de lumière et d'une feuille d'ombre de hêtre pour deux valeurs de  $\theta$  différentes. Entre les deux valeurs de  $\theta$ , la pente à l'origine de la relation demeure constante (elle dépend du rendement quantique) et la photosynthèse maximale aussi (elle dépend des capacités photosynthétiques) ; ce paramètre conditionne donc seulement la photosynthèse pour des rayonnements intermédiaires qui sont fréquents dans le couvert. L'estimation de ce paramètre se fait par régressions en utilisant les courbes A-Ci et A-PAR ou J-PAR à l'aide de la fluorescence (avec A l'assimilation et J le flux d'électrons). En général, par cette méthode mesures on obtient des valeurs de  $\theta$  soit élevées (0.7 à 0.9) soit très faible (0.1).



**Figure II.5 :** Effet de du degré de courbure de la relation entre le taux de transport d'électrons et la lumière ( $\theta$ ) sur la simulation par le modèle de Farquhar de la photosynthèse brute (PB) foliaire d'une feuille de lumière ( $LMA=95 \text{ g}_{MS} \text{ m}^{-2}$  et d'une feuille d'ombre ( $LMA=30 \text{ g}_{MS} \text{ m}^{-2}$ ) de hêtre, en utilisant la paramétrisation décrite dans le tableau I.1, et une humidité relative de 100% et une température de 25°C.

Sur Hesse en 1997, nous avons utilisé une valeur faible de 0.1, car l'utilisation de cette valeur donne de meilleurs résultats (**figure II.6**). Néanmoins cette conclusion s'inverse si l'on compare le FNC mesuré et simulé en 2001.



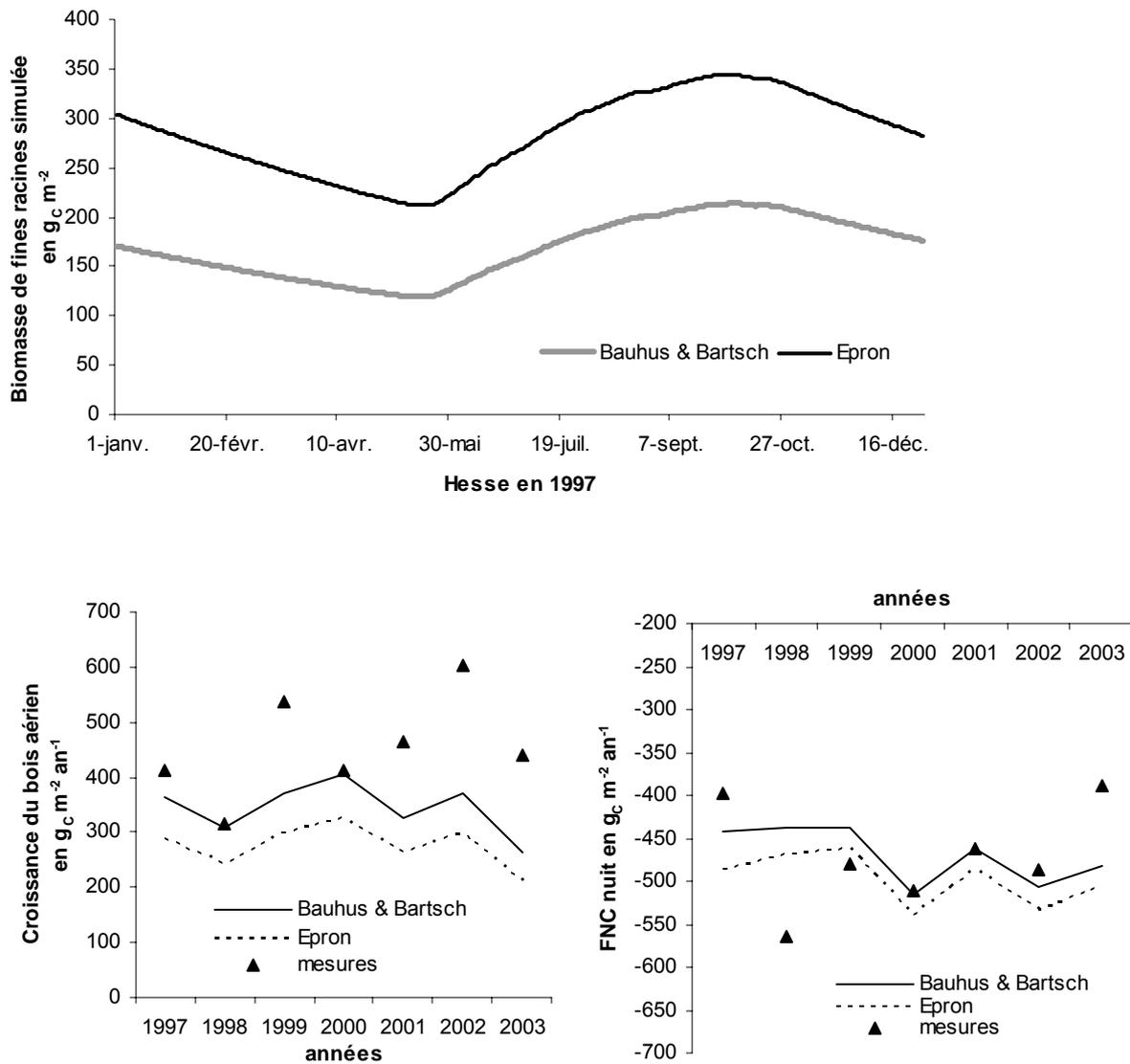
**Figure II.6 :** Effet de  $\theta$  sur la simulation par CASTANEA du FNC sur Hesse en 1997 et 2001.

**d) La biomasse des racines fines ( $B_{\text{fineroot}}$ ) et leur taux de renouvellement ( $TO_{\text{fineroots}}$ )** influencent fortement la respiration racinaire, qui représente une part importante de la respiration du sol et donc de la respiration de l'écosystème (Epron et al. 2001 ; Valentini et al. 2000). Pour ces paramètres, difficilement accessibles, nous avons comparé deux estimations, l'une réalisée par Bauhus et Bartsch (1996) sur un peuplement mature de Hêtre en Allemagne et l'autre par Epron et al. (1999) sur le site de Hesse. Dans la première référence, la biomasse de racines fines au mois de Juillet est estimée à  $190 \text{ gC m}^{-2}$  et le taux de renouvellement annuel à 100%. Dans la seconde, la biomasse de racines fines, atteint  $350 \text{ gC m}^{-2}$  avec un taux de renouvellement pris à 65%. Dans la **figure II.7**, nous avons comparé l'effet de l'utilisation de ces deux jeux de paramétrisation sur la simulation du FNC la nuit et de la croissance aérienne du bois. Pour l'utilisation des valeurs données par Epron et al. (1999), l'allocation des racines fines a aussi été recalculée par rapport à l'**annexe 1** de manière à ce que la biomasse des racines fines soient à l'équilibre ( $AG_{\text{fineroots}}=0.35$ ). L'augmentation de la biomasse de racines fines entraîne une plus forte respiration d'entretien et nécessite aussi une augmentation de la part de carbone allouée aux racines fines. Ainsi l'utilisation du jeu de données de Epron et al. (1999) cause une diminution de la croissance aérienne et une augmentation de la respiration. L'effet sur le FNC total est relativement faible, néanmoins sur la croissance aérienne cet effet est non négligeable. Pour cette raison, dans les articles de l'**annexe 1** et de l'**annexe 2**, nous avons pris le premier jeu de paramètres, qui entraîne un biais moins important sur la croissance aérienne. Cependant il est possible de critiquer ce choix. En effet, la simulation de la respiration annuelle des racines avec la paramétrisation de Epron et al. (1999) est plus proche (**Tableau II.2**) de l'estimation tirée à partir des mesures de respiration sol (**annexe 2**). Par ce test, nous mettons aussi en évidence la sensibilité du modèle à la biomasse de racines fines qui dans CASTANEA en l'absence de données, est prise égale à la biomasse foliaire. Ce résultat prouve aussi la nécessité d'implémenter des règles d'allocations plus réalistes si l'on

veut valider ce type de modèle en confrontant les simulations à des mesures de croissances aériennes.

**Tableau II.2** : Effet de la paramétrisation de biomasse de racines fines et de son taux de renouvellement sur la simulation par CASTANEA de la respiration annuelle du sol à Hesse en 1997.

	<i>Mesurée (cf annexe 2)</i>	<i>Simulée avec Bauhus &amp; Bartsch</i>	<i>Simulée avec Epron</i>
Respiration des racines en $g_C m^{-2} an^{-1}$	325	212	329
Respiration totale du sol en $g_C m^{-2} an^{-1}$	663	529	651



**Figure II.7 :** Effet de la biomasse de racines fines et de son taux de renouvellement sur la simulation par CASTANEA du Flux Net de Carbone annuel (FNC) sommé pendant la nuit et de la croissance du bois aérien sur Hesse entre 1997 et 2003. Comparaison avec les estimations de FNC mesurées par la méthode des corrélations et des accroissements estimés sur Hesse.

Enfin en collaboration avec G. le Maire et C. François, une étude d'incertitude a aussi été menée. La description précise de la méthode et l'analyse des résultats est en **annexe I**. A cette fin, nous avons utilisé la méthode de Monte Carlo, avec un bruit aléatoire gaussien. Chaque paramètre a d'abord été bruité séparément avec un coefficient de variation de 10% (avec 1000 simulations par paramètre) et nous avons ainsi déterminé les paramètres dont l'incertitude avait le plus d'effet sur le FNC (>2%). Nous avons présenté dans le **tableau II.3** les 17 paramètres ainsi retenus parmi les 169 paramètres utilisés.

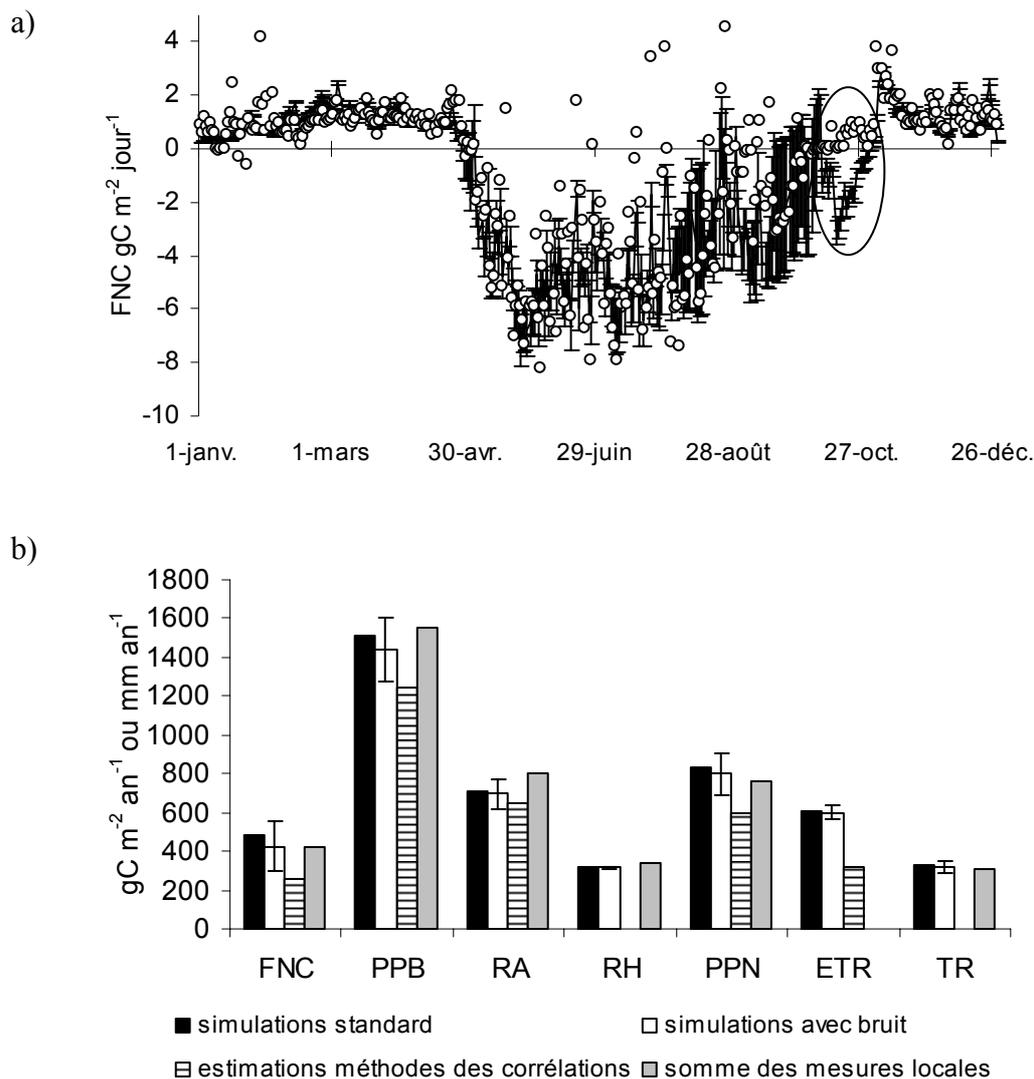
**Tableau II.3:** Liste des paramètres clés de CASTANEA en 1997 à Hesse classés par ordre décroissant en fonction de leur effet sur les variables de sortie (mesuré par le coefficient de variation en %): flux net de carbone (FNC en  $g_C m^{-2} an^{-1}$ ), production primaire brute (PPB en  $g_C m^{-2} an^{-1}$ ), la respiration hétérotrophe (RH), la respiration autotrophe (RA), la croissance aérienne (CB) (en  $g_C m^{-2} an^{-1}$ ), la transpiration (TR  $mm an^{-1}$ ) et l'évapotranspiration (ETR  $mm an^{-1}$ ). La signification des symboles des paramètres est indiquée **tableau II.1**.

Paramètres	FNC	PPB	RH	RA	CB	TR	ETR
$\theta_{fcsoil}$	13.1	5.0	0.3	1.9	5.1	6.4	3.4
$\alpha_{Na}$	12.0	4.9	0.2	2.4	5.7	3.1	1.5
$\theta_{wiltsoil}$	11.3	4.2	0.4	1.6	4.4	5.5	2.8
$\alpha$	9.7	4.0	0.1	2.0	4.8	2.0	1.0
$N_{mleaves}$	8.9	4.9	0.2	4.4	4.2	2.7	1.3
$LMA_{sunmax}$	8.4	4.7	0.2	4.4	5.1	2.5	1.3
MRN	8.2	0.1	0.0	5.8	3.1	0.3	0.1
$CR_{wood}$	7.5	0.0	0.0	5.2	3.9	0.0	0.0
$\theta$	7.2	2.9	0.1	1.5	3.4	1.7	0.8
$F_{critBB}$	6.0	2.8	0.2	1.8	2.8	2.2	1.3
Agreg	5.5	2.2	0.6	1.1	2.6	0.6	0.8
$H_{soil}$	3.2	1.2	0.2	0.6	1.5	2.7	1.4
$CR_{leaves}$	3.0	0.0	0.0	2.1	0.5	0.0	0.0
$CR_{fine roots}$	2.7	0.0	0.2	1.9	1.6	0.0	0.0
$B_{trunk} + B_{branch}$	2.5	0.0	0.0	1.7	0.8	0.0	0.0
$N_{mfineroots}$	2.3	0.0	0.0	1.6	0.7	0.0	0.0
$F_{critLfall}$	2.2	0.9	0.2	0.6	0.9	0.4	0.2

Il est possible de classer ces paramètres en 5 grands types :

- les paramètres conditionnant les relations entre la photosynthèse et les paramètres météorologiques (lumière, humidité relative) ou biochimiques (azote foliaire)
- les paramètres structuraux (masse surfacique des feuilles) ou biochimiques (azote foliaire)
- les paramètres du sol, qui influence le stress hydrique (réserve utile)
- les paramètres déterminant le taux de respiration des organes
- les paramètres qui contrôlent la phénologie (débourrement et chute des feuilles)

Ensuite, nous avons estimé l'incertitude réelle sur les 17 paramètres retenus à partir de leur variabilité intra parcellaire et des incertitudes concernant les mesures et les régressions associées à la détermination de ces paramètres. Nous avons ainsi pu calculer l'incertitude totale sur toutes les variables simulées par le modèle au cours de l'année ou en bilan annuel pour le FNC. L'incertitude, sur les 17 paramètres d'entrée retenus, explique seulement en partie les différences entre les mesures et les simulations. Par exemple, les écarts entre les mesures et les simulations de FNC journalier au moment de la mise en place et de la chute des feuilles ainsi que pendant la période de sécheresse édaphique (28 août-16 septembre), peuvent être expliqués par l'incertitude sur les paramètres d'entrée, par contre cette incertitude ne peut rendre compte de la chute du FNC mesuré en octobre (**figure II.8**).



**Figure II.8 :** (a) FNC mesuré par la méthode des corrélations et simulé avec ou sans bruit sur les paramètres d'entrée sur Hesse en 1997. (b) Bilan annuel des principales variables de sortie simulées avec ou sans bruit et estimé à partir de la méthode des corrélations ou par la somme des mesures locales (croissance ou flux). RA et PPN sont indirectement estimés à l'aide des mesures de flux par la méthode des corrélations en utilisant la valeur de RH estimée sur Hesse ( $\text{PPN} = \text{PPB} - \text{Reco} + \text{RH}$  et  $\text{RA} = \text{Reco} - \text{RH}$ )

Il existe un certain nombre d'incertitudes concernant la paramétrisation, nous avons essayé ici d'en quantifier les effets à l'échelle de la parcelle. Une des limites de cette approche utilisant la méthode de Monte Carlo avec un bruit aléatoire gaussien sur l'ensemble des paramètres est la non prise en compte d'éventuelles corrélations entre paramètres. Par exemple, la plupart des paramètres photosynthétiques ont été estimés à partir des mêmes courbes de réponse de la photosynthèse à la lumière ou au CO<sub>2</sub>. L'incertitude sur un de ces paramètres, n'est probablement pas indépendante de l'incertitude sur un autre. De plus, ces incertitudes augmentent, lorsque l'on veut modéliser les FNC à des échelles plus larges (la région par exemple) puisque la détermination précise de la variabilité de ces paramètres est des plus difficiles. Il est alors intéressant de considérer les modèles mécanistes basés sur les processus, comme des modèles hybrides. Certains processus mécanistes sont alors, en partie, simulés empiriquement (Makela et al. 2000). Il est ainsi possible de calculer les paramètres d'entrée en inversant le modèle afin d'améliorer ses capacités prédictives. Cette inversion doit se faire en tenant compte des connaissances a priori dont on dispose sur les paramètres (Hornberger et Cosby, 1985 ; Sievänen et Burk 1993 ; Green et al. 2000). Ce type de démarche renforce le caractère empirique des modèles, ce qui a le double effet de diminuer leur utilité théorique tout en renforçant la précision des estimations. Cette démarche peut s'avérer productive dans l'utilisation des modèles mécanistes pour la gestion des écosystèmes (Makela et al. 2000).

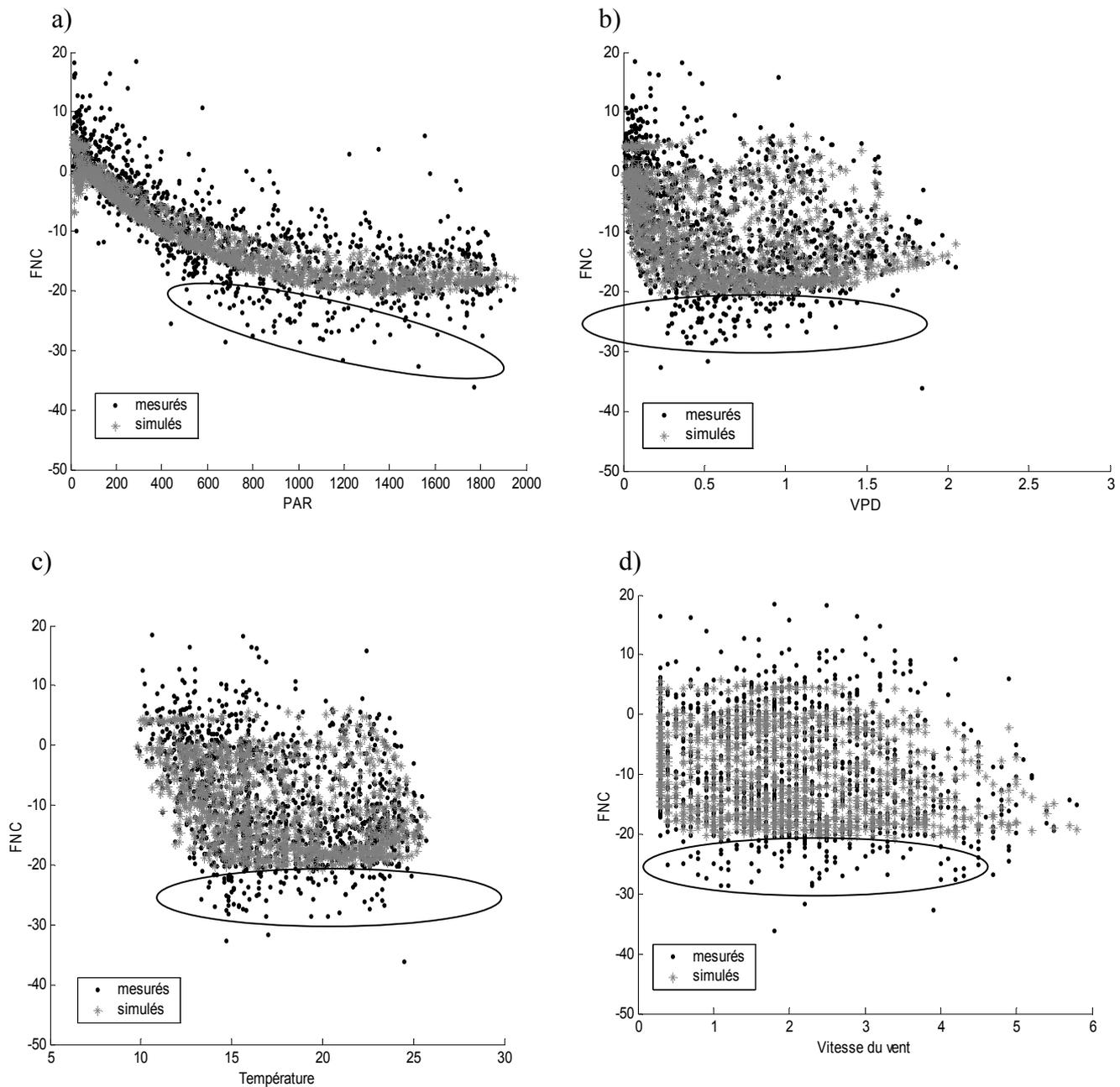
#### 2.2.4 Validation intra annuelle

Les résultats de cette étude portant sur l'année 1997, ont fait l'objet d'un article soumis à Ecological Modelling et sont présentés dans l'**annexe 2**.

Les modèles de processus incluent un grand nombre de paramètres et de variables, reliés entre eux dans différents sous-modèles, chacun de ces sous-modèles fonctionnant à des échelles spatiales et temporelles qui leurs sont propres. Ainsi, il est nécessaire de tester le résultat de l'interaction de ces différents sous-modèles non seulement par comparaison à des mesures intégratives à l'échelle de l'écosystème (FNC, évapotranspiration) mais aussi à des données correspondant à chaque compartiment de l'écosystème. Nous avons ainsi testé la validité du modèle pour estimer les flux nets de CO<sub>2</sub> et H<sub>2</sub>O en comparant les simulations aux mesures de flux par la méthode des corrélations sur 1 an sur le site Euroflux de Hesse. De plus, la plupart des sous-modèles, chacun décrivant un processus, a été évalué en utilisant des mesures auxiliaires sur le même site: croissance du bois, photosynthèse des branches, respiration du bois et du sol, transpiration, contenance en eau du sol et interception des pluies.

##### *Echelle semi-horaire*

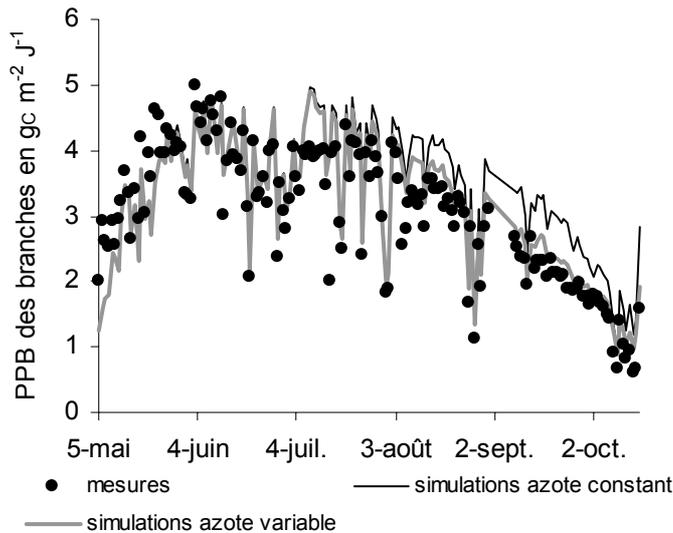
A l'échelle semi-horaire, le modèle sous-estime les fortes valeurs et surestime les valeurs intermédiaires de FNC. D'autre part, il ne reproduit pas les variations à très court terme et donne de meilleurs résultats si les mesures sont moyennées sur plusieurs heures (**annexe 2**). En complément du travail réalisé dans l'**annexe 2**, nous présentons ci-après la réponse du FNC mesuré et simulé aux différentes variables météorologiques pour mieux comprendre l'origine des écarts entre mesures et simulations. Les forts FNC mesurés (en dessous de  $-20 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) ne correspondent pas à des rayonnements spécialement importants (**figure II.9a**). Les sous-estimations par CASTANEA d'un grand nombre de mesures de FNC élevées ne s'expliquent pas d'avantage par l'humidité relative, ou par la température (**figure II.9bc**). Les conditions aérodynamiques ne semblent pas non plus expliquer ces flux, puisque qu'ils ne dépendent ni de la vitesse du vent (**figure II.9d**) et faiblement de la direction du vent.



**Figure II.9:** Réponse des FNC mesurés et simulés (en  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) au rayonnement incident (PAR en  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), à la pression de vapeur saturante de l'atmosphère (VPD en kPa) à la température de l'air (en  $^{\circ}\text{C}$ ) et à la vitesse du vent (en  $\text{m s}^{-1}$ ), en journée, durant le mois de juillet en 1997, à Hesse.

#### *Echelle saisonnière*

Nous observons une chute du FNC mesuré à partir du mois de septembre non reproduite par le modèle (**figure II.11a**). Cette chute est en partie due à une baisse de la photosynthèse, probablement causée par une diminution de la teneur en azote foliaire en fin de saison (voir **annexe 2** pour plus de détails). Mais cette explication ne semble pas être suffisante, puisque même quand le modèle reproduit partiellement la chute de la photosynthèse au niveau des branches en prenant en compte cette hypothèse (**figure II.10**), une forte surestimation du FNC persiste en fin de saison, après le pic de stress hydrique, début octobre (**figure II.11**).



**Figure II.10:** PPB mesurés et simulés au niveau des branches de « lumière » à Hesse en 1997.

#### *Echelle annuelle*

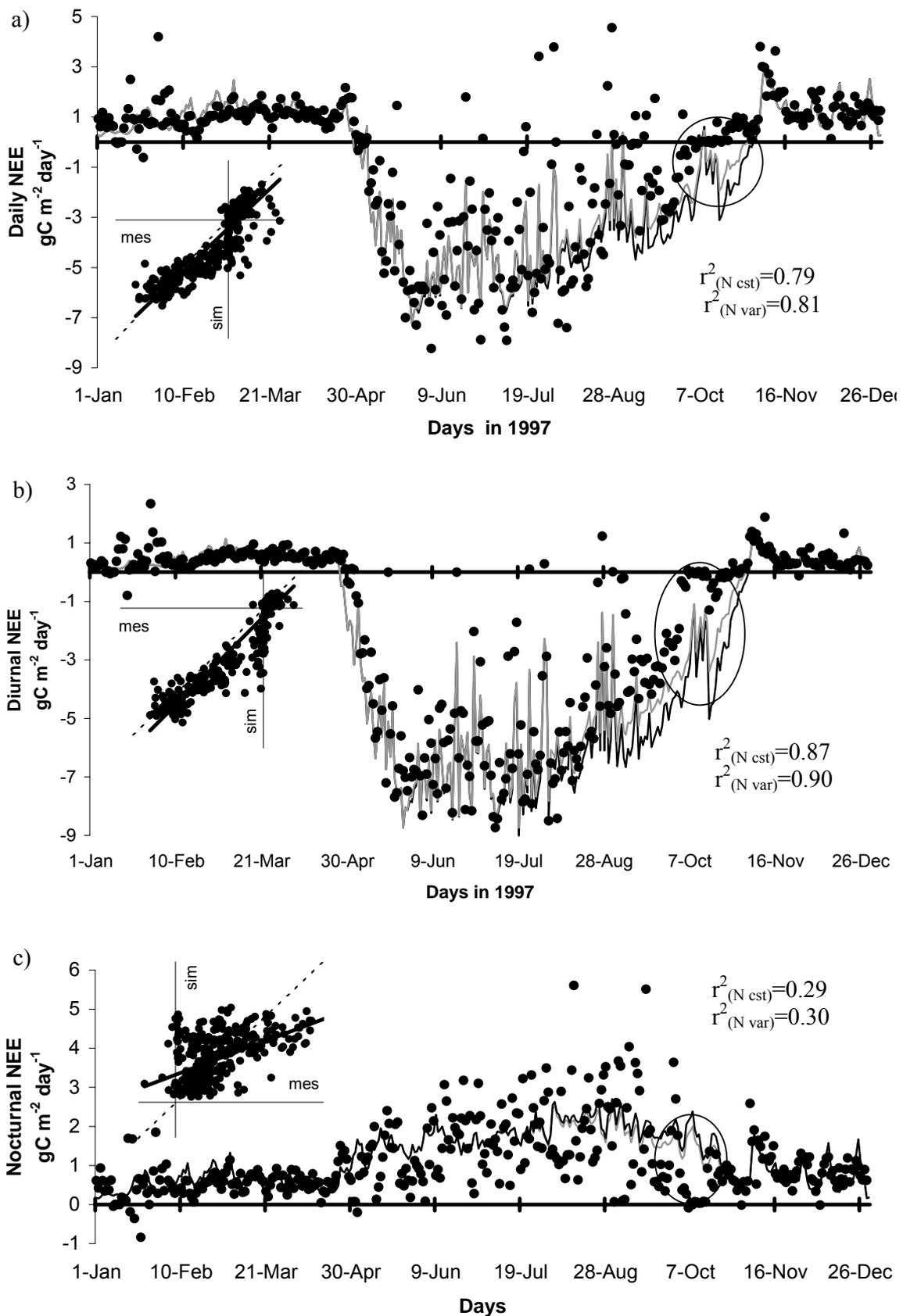
A l'échelle annuelle (**figure II.8b**), nous avons montré, que le modèle reproduisait bien les bilans carboné et hydrique calculés par la somme des flux locaux mesurés (correspondant chacun à un processus). Cependant, il existe un biais (surestimation), quand on compare les simulations annuelles et les flux mesurés par la méthode des corrélations (mesure intégrative). Ce résultat questionne notamment le processus de changement d'échelle lorsque l'on construit un modèle.

#### *Discussion*

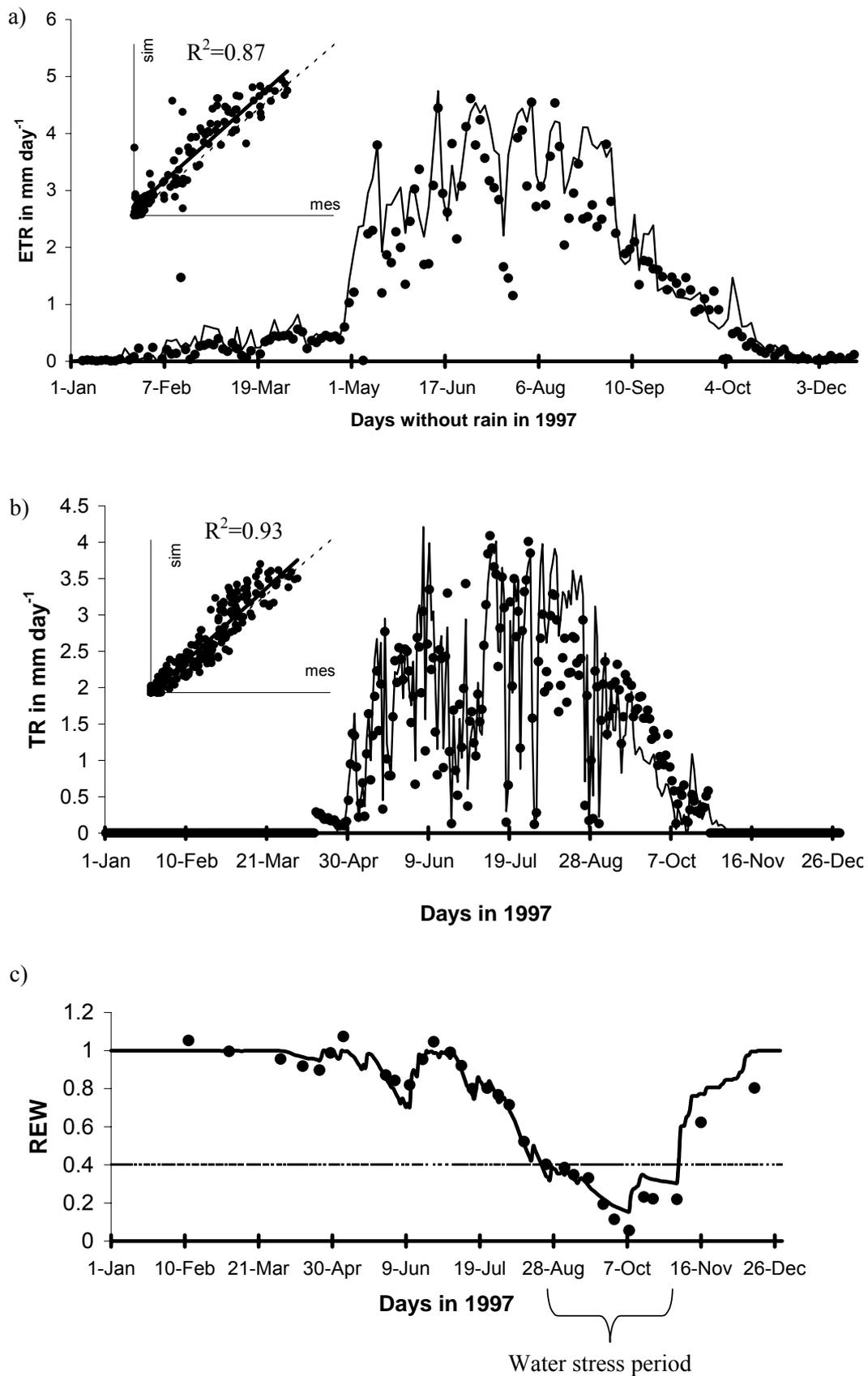
La surestimation du FNC journalier à partir de septembre explique en partie la surestimation du FNC annuelle, quand on compare les simulations aux mesures intégratives. Cependant, rappelons que ce biais n'existe pas si l'on compare les simulations avec la somme des flux locaux (**figure II.8**). Sur la **Figure II.11**, le modèle surestime à la fois le flux nocturne, donc la respiration de l'écosystème et le flux diurne donc la photosynthèse alors que l'analyse de la respiration annuelle du bois et du sol et l'estimation de la PPB annuelle par somme des flux locaux ne semblent pas l'indiquer

On peut supposer que la différence entre les mesures locales et les mesures intégratives de FNC peuvent s'expliquer en analysant plus précisément cette période de fin de saison. Dans l'**annexe 2**, nous avons émis l'hypothèse, que cela pouvait être du au footprint de la mesure de flux. Une zone (Z) contribuant au footprint pouvait présenter un FNC plus faible que sur le FNC généré par la placette Euroflux. Par exemple, si sur cette zone (Z) le peuplement est soumis à une sécheresse plus prolongée ou à plus d'arrière effets de la sécheresse, alors le FNC y sera plus faible en fin de saison. Pour tester cette hypothèse, nous avons décomposé les écarts entre les flux simulés et les flux mesurés selon les différentes directions du vent pour deux périodes respectivement de mai en septembre et en octobre. Nous observons ainsi une augmentation forte de l'écart au mois d'octobre, quand le vent vient de l'Ouest et du Nord Ouest (**figure II.13**) c'est-à-dire des parcelles 221 et 222. Cela indique que le modèle reproduit moins bien les flux en provenance de ces directions. Les zones correspondant à ces directions présentent des sols ayant de fortes traces d'hydromorphie (Bouriaud 2003). Mais la réserve utile (RU) de ces sols n'est pas très différente des RU

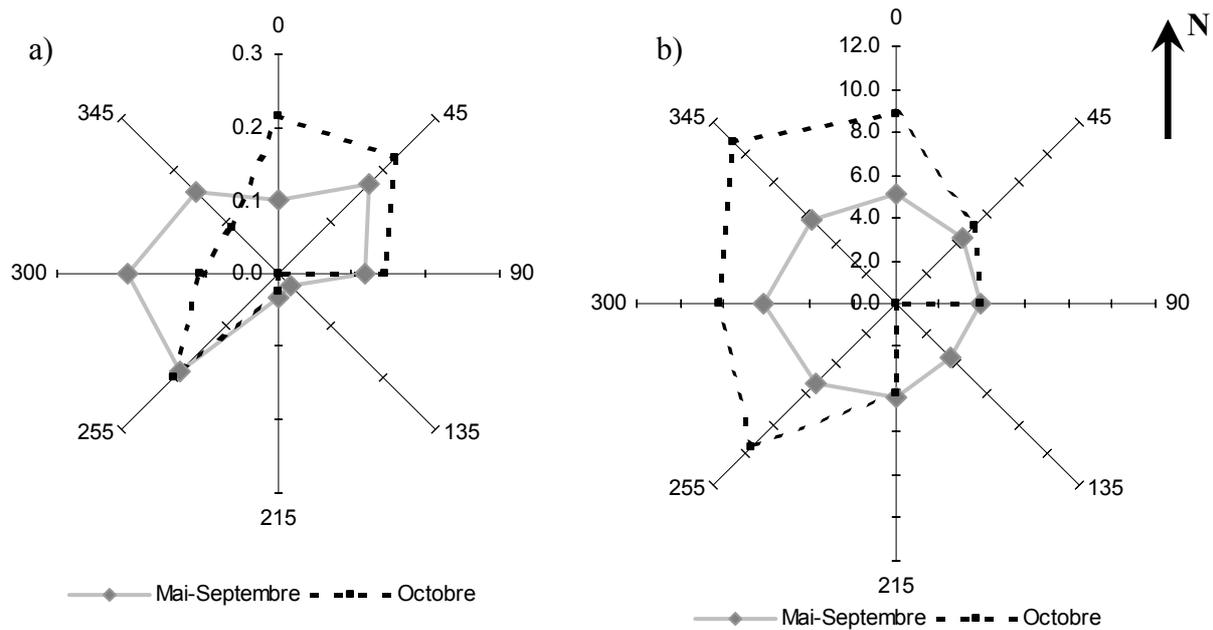
estimé sur le reste de la forêt de Hesse (Bouriaud 2003). Par contre, la parcelle 221 et la parcelle 222 présentent des arbres plus âgés (respectivement 30-60 ans et 60-90 ans). De plus, la parcelle 222, comporte une plus forte proportion de résineux. A ce stade, il n'est pas possible de conclure et un couplage entre le modèle CASTANEA et un modèle de footprint, ainsi que des mesures complémentaires sur ces parcelles sont nécessaires.



**Figure II.11:** FNC (ou NEE) journaliers mesurés (point) et simulés (traits) avec azote constant (noir) et azote variable (gris) à Hesse en 1997, sur la totalité de la journée (a) puis en distinguant période diurne (b) et nocturne (c).

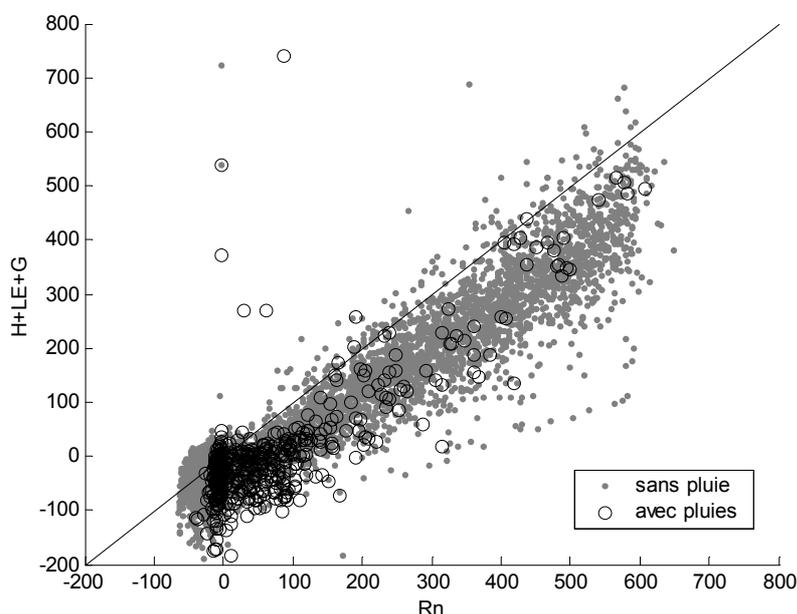


**Figure II.12:** (a) Evapotranspiration (b) Transpiration et (c) contenue en eau du sol en valeur relative (REW) journaliers mesurés (points) et simulés (traits) à Hesse en 1997.



**Figure II.13 :** (a) Fréquence des directions du vent et (b) écart en valeur absolue entre FNC moyen mesuré et simulé en fonction de 8 directions du vent en  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  à Hesse entre juin et août 1997 de 9H et 17h TU

Lors de cette même étude, nous avons aussi montré l'existence d'une surestimation importante de l'évapotranspiration simulée lors des jours de pluies. Néanmoins, cet écart ne se retrouve pas lorsqu'on décompose l'évapotranspiration à l'aide des mesures de transpiration, d'interception et d'eau du sol. Nous avons émis l'hypothèse que les mesures d'évapotranspiration par la méthode des corrélations étaient fortement sous estimées lorsqu'il pleuvait (**annexe 2**). Néanmoins, nous n'observons aucun écart en ce qui concerne la fermeture du bilan énergétique lors des jours des pluies (**figure II.14**) et cette sous-estimation de l'évapotranspiration par les mesures de flux souvent observée (Baldocchi et Vogel, 1996 ; Meiresonne et al. 2003) reste à expliciter.

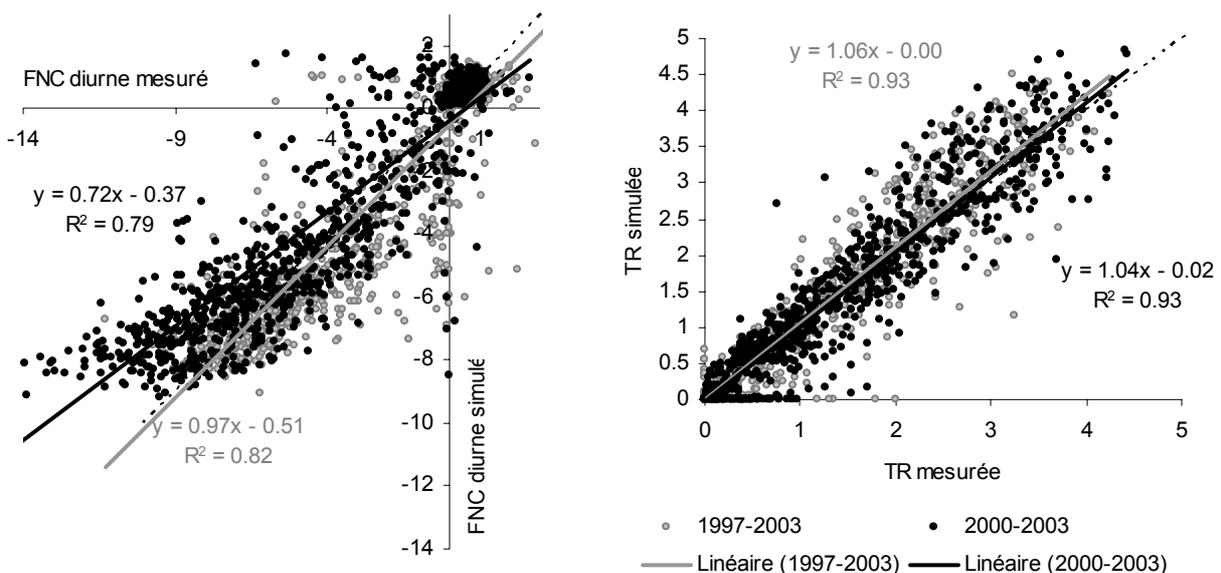


**Figure II.14 :** Fermeture du bilan énergétique, à Hesse, au cours du mois de juillet, en 1997, en  $\text{W m}^{-2}$ . Les résultats sont présentés en séparant les jours avec et sans pluie.

### 2.2.5 Validation inter-annuelle

De nombreuses tours à flux ont été mises en place depuis le début des années 1990, il devient désormais possible de comparer les simulations et les mesures sur de longues séries de données (Baldocchi et Wilson 2001), impliquant ainsi des années aux conditions climatiques variées. Nous avons réalisé ce travail, entre 1997 et 2003, sur le site de Hesse, où étaient disponibles des mesures de flux de carbone et d'évapotranspiration, des mesures de transpiration par flux de sève (voir **annexe 2** pour la description de ses mesures) et des estimations de l'accroissement en biomasse aérienne et souterraine. Ce travail permet de tester la robustesse du modèle, d'abord paramétré et évalué sur une année, et d'analyser les variations inter-annuelles.

L'indice foliaire a été estimé chaque année depuis 1996 et l'azote des feuilles a été mesuré de 1997 à 1999. Pour la période allant de 2000 à 2003, nous avons utilisé l'azote moyen mesuré entre 1997 et 1999. Les biomasses de bois, aérien et souterrain, sont initialisées comme indiqué dans le **tableau II.1**. L'allocation du carbone vers les réserves a été calé à partir des mesures de Barbaroux (2002) en 1998 sur le site de Hesse et l'allocation vers les racines fines est estimée en supposant l'équilibre : tel que  $B_{\text{racines fines}}(\text{année } n+1) = B_{\text{racines fines}}(\text{année } n)$ . L'allocation vers le bois aérien étant la résultante, cela permet ainsi une validation du modèle par confrontation des mesures et des simulations de l'accroissement en biomasse aérienne.



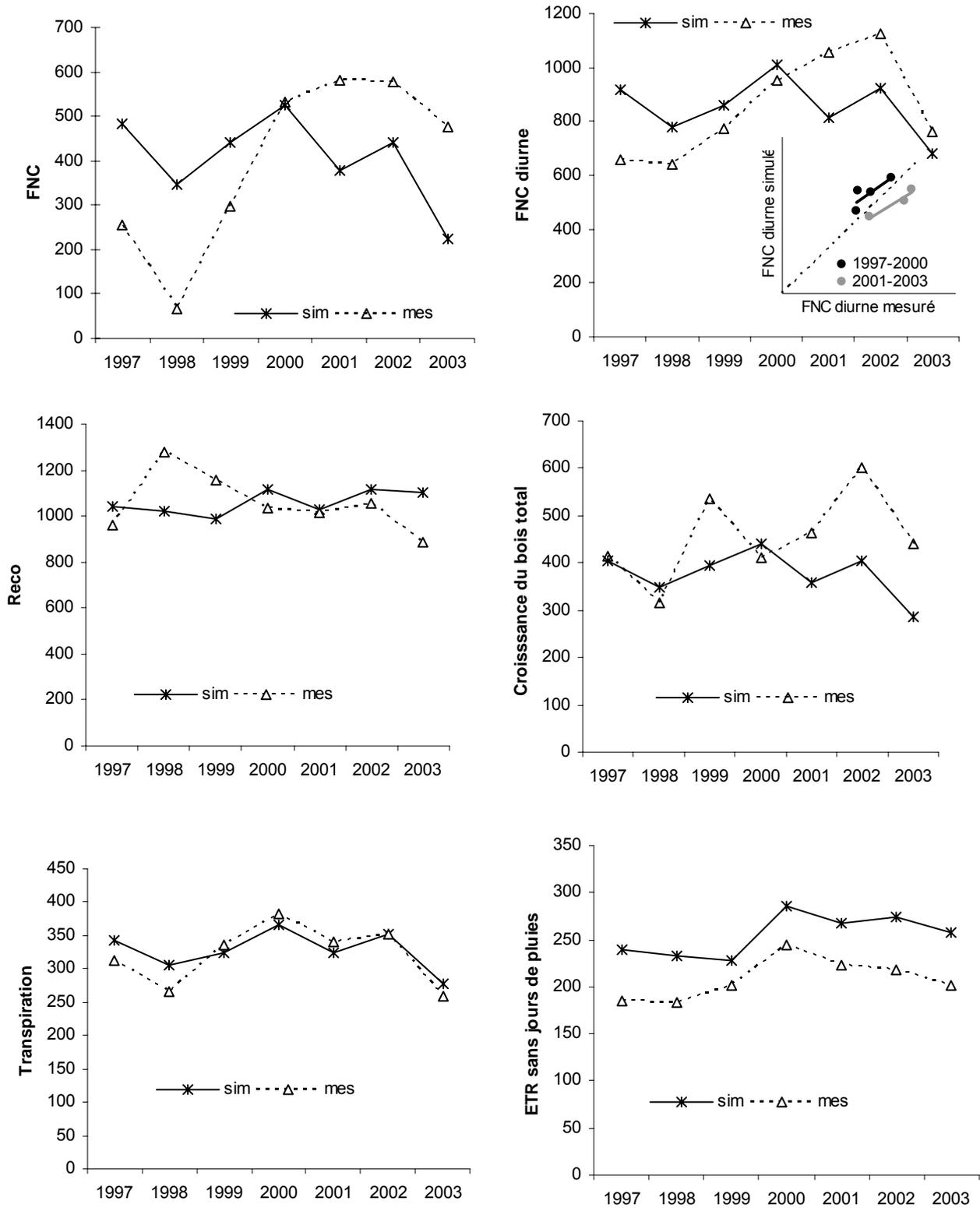
**Figure II.15** : Flux Net de Carbone diurne (FNC en  $g_C m^{-2} j^{-1}$ ) et Transpiration (TR en  $mm j^{-1}$ ), journaliers, simulés et mesurés, à Hesse, entre 1997 et 2003.

Le modèle reproduit bien les variations inter journalières de transpiration ( $r^2=0.93$ ) et de FNC ( $r^2=0.79$ ) entre 1997 et 2003, néanmoins le modèle sous estime les forts FNC d'autant plus à partir de 2000 (**figure II.15**). Ce biais ne s'observe ni sur les transpirations, ni sur les respirations. L'augmentation forte du FNC annuel mesuré de 1999 à 2002 n'est pas reproduite par le modèle (**figure II.16**). Néanmoins, globalement le modèle reproduit bien les variations inter-annuelles de FNC diurne excepté entre 2000 et 2001. Il y a donc sûrement deux phénomènes : une sous-estimation des FNC forts par le modèle mis en évidence dès 1997 à l'échelle semi-horaire, mais qui s'accroît très fortement à partir de 2000, et un effet local

entre 2000 et 2001 où le FNC diurne mesuré augmente, alors que le modèle simule une chute. Il est possible, que la tempête ayant eu lieu en 2000 soit la cause des différences entre mesures et simulations. Cependant, les différences entre les mesures et simulations de FNC annuel, ne s'observent pas sur les flux d'eau.

La variabilité des FNC horaires simulés augmente entre 1997 et 2001, néanmoins elle demeure très inférieure à la variabilité des FNC horaires mesurés (**figure II.17**). Sur la courbe de réponse au PAR, en 1997, le modèle ne capture donc pas les forts FNC horaires mesurés et il ne capture les faibles FNC qu'en 2001 (**figure II.17**). L'augmentation du FNC mesuré, entre 1997 et 2003, est associée à une augmentation de la photosynthèse maximale, qui induit une augmentation des FNC forts déjà observée et non expliquée en 1997 (**figure II.17**). Aucune des réponses du FNC aux différentes conditions environnementales présentées pour l'année 1997 (**figure II.9**) ne change significativement après 2000.

Nous avons donc essayé de tester d'autres hypothèses pour essayer d'expliquer l'augmentation du FNC mesuré entre 1997 et 2003. Comme la tempête a touché plus spécialement les parcelles 221 et 222 situées à l'ouest du footprint, il est envisageable que l'augmentation de FNC soit due à une zone du footprint plus qu'à une autre. De plus, sur ces mêmes parcelles, il existe aussi un certain nombre de placettes de résineux (Bouriaud 2003). Cette hypothèse semble en partie se vérifier puisqu'on observe sans modification forte du footprint, une augmentation des flux moyens mesurés dans la direction du sud ouest (parcelle 221) et une augmentation des écarts entre FNC mesurés et simulés notamment dans cette direction en 2001 et 2002 (**figure II.18**). Cependant, il n'est pas facile de comprendre pourquoi la photosynthèse aurait augmenté dans la zone plus touchée par la tempête ou serait plus forte dans une zone où il y a plus de résineux ; on s'attend dans les deux cas au phénomène inverse. Pour expliquer cette augmentation de FNC en liaison avec le footprint, il serait nécessaire de coupler CASTANEA avec un modèle de footprint et de réaliser des mesures complémentaires sur la parcelle 221. D'autres hypothèses ont été testées, mais ni la prise en compte de l'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique, ni une augmentation de l'agrégation après 1999 n'explique selon nos simulations l'augmentation brusque du FNC diurne moyen mesuré à partir de 2000 (**figure II.17**). La modification des paramètres de photosynthèse ( $V_{cmax}$  ou  $\theta$ ) selon les possibilités décrites au paragraphe 2.2.3 permet d'augmenter globalement le FNC simulé mais sans en modifier la dynamique entre 1997 et 2003 (résultats non montrés). Par contre, nous ne pouvons exclure des variations inter-annuelles de ces paramètres photosynthétiques.



**Figure II.16 :** Flux de carbone (en  $g_C m^{-2} an^{-1}$ ) et d'eau (en  $mm an^{-1}$ ) annuelles, simulés et mesurés, à Hesse, entre 1997 et 2003.

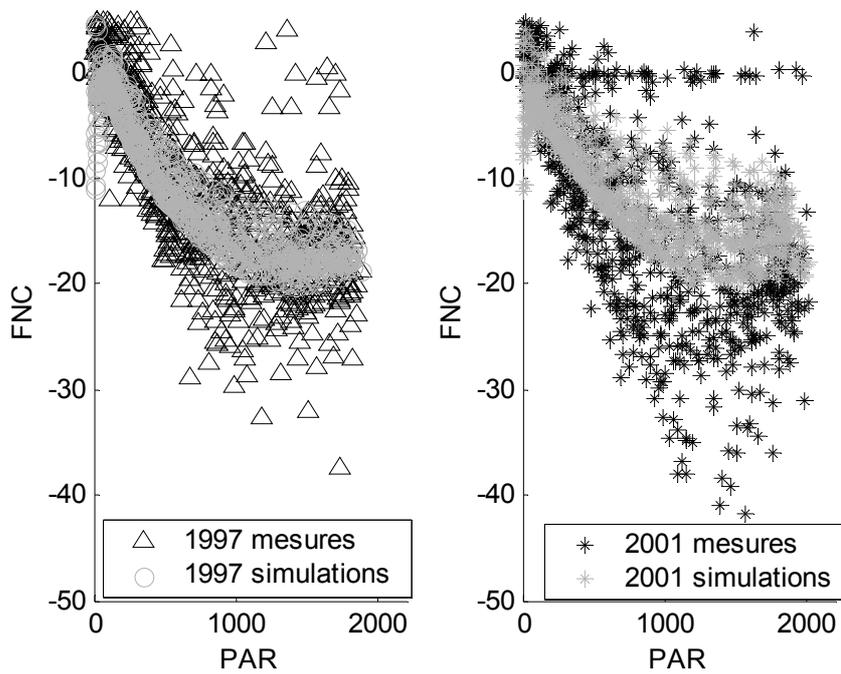


Figure II.17: Réponse des FNC mesurés et simulés (en  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) au rayonnement incident (PAR en  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en journée au mois de juillet en 1997 et 2001 à Hesse.

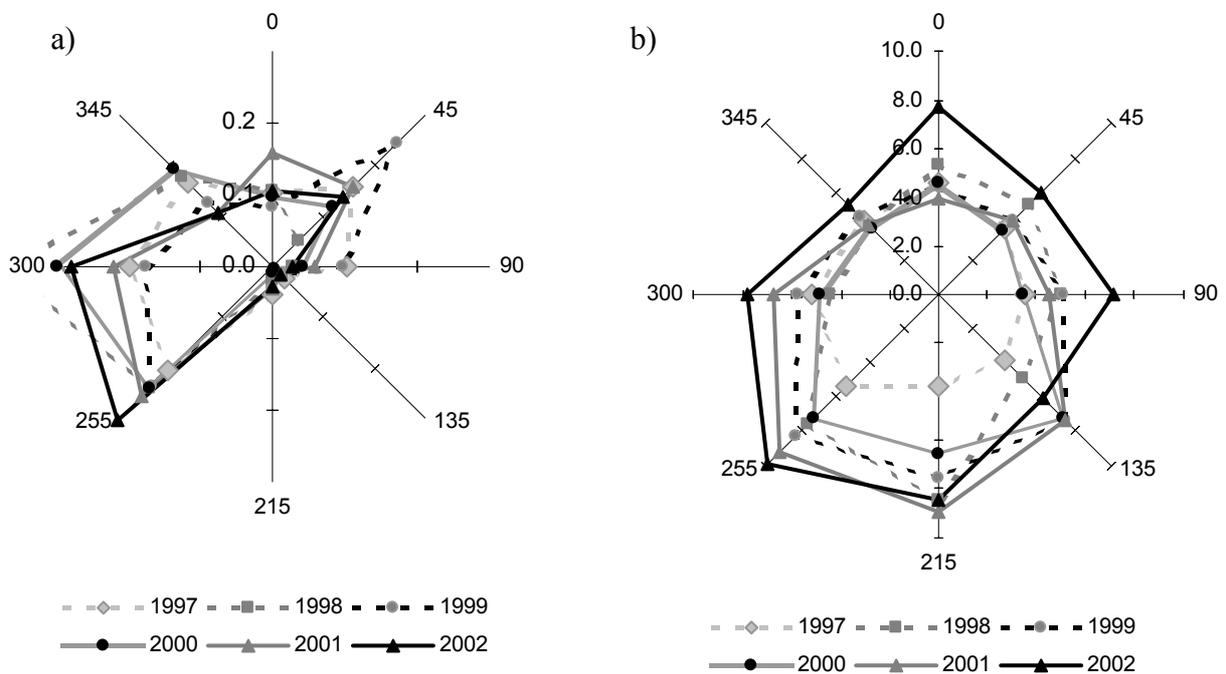
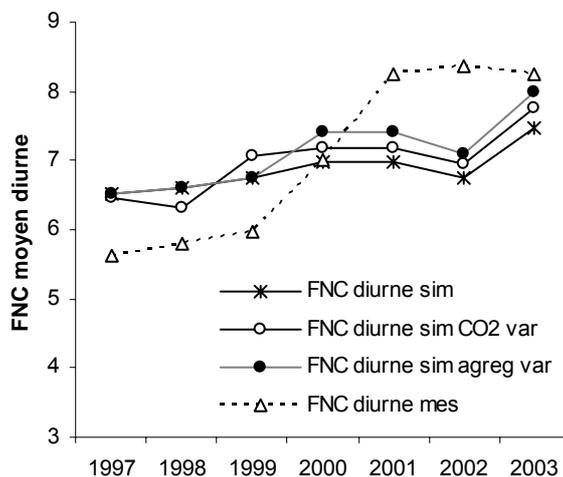


Figure II.18 : Fréquence des directions du vent (a) et écart entre les FNC semi-horaires mesurés et simulés moyens en fonction des différentes directions de vent (en  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) à Hesse entre juin et juillet et entre 9h et 17h TU (b).

L'augmentation du FNC diurne annuel mesuré entre 2000 et 2001 alors que le modèle prédit une chute est en partie causée par une mauvaise simulation de la phénologie en fin de saison en 2001. Le FNC simulé descend très vite après le 11 octobre, alors que le FNC mesuré chute moins fortement (**figure II.6**). Néanmoins, même en corrigeant cela en forçant la chute des feuilles 20 jours plus tard, le modèle simule une stagnation du FNC entre 2000 et 2001 et non une augmentation. L'écart restant est ainsi dû à l'augmentation forte du FNC mesuré en 2000 et 2001 discuté plus haut. Un effet de la tempête non démontré ne peut être écarté. Enfin même si l'accroissement total du bois augmente entre 1997 et 2003, il est surtout plus fort en 1999 et 2002, ce qui ne corrobore pas l'augmentation de FNC moyen journalier observé surtout en 2000 et 2001.

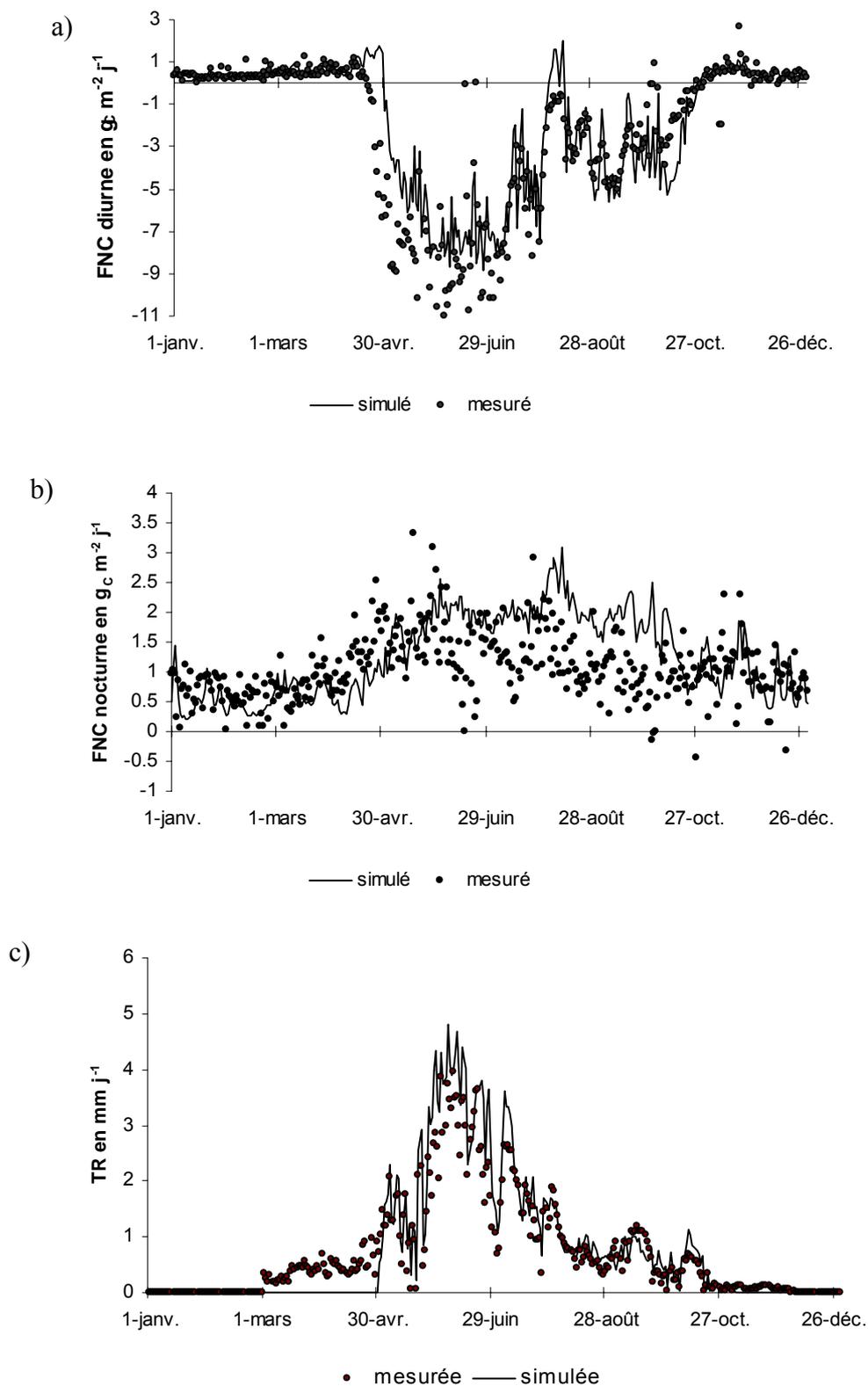
Pour conclure le changement de la tour et du dispositif de mesure ou une modification du fonctionnement du peuplement après la tempête et/ou après la coupe intervenue en 1999 (s'il existe 1 an de décalage entre la coupe et ses effets écophysiologicals) sont les hypothèses les plus probantes pour expliquer la dynamique de FNC observée entre 1997 et 2003 mais les mécanismes demeurent inexpliqués. Il nous faut aussi expliquer dans ce cas l'absence de modifications semblables entre 1997 et 2003 sur la transpiration et l'évapotranspiration.



**Figure II.19** : Flux Net de Carbone diurne (FNC en  $gC\ m^{-2}\ j^{-1}$ ) moyenné entre juin et août dans les périodes sans stress hydrique. Comparaison entre les mesures et les simulations, avec ou sans augmentation du  $CO_2$ , et changement d'agrégation après 2000

L'année 2003 est aussi marquée par un fort stress hydrique, ce qui permet de tester la robustesse du modèle dans des conditions extrêmes. Si le modèle reproduit très bien la dynamique de la transpiration (**figure II.20**) il surestime l'effet du stress sur le FNC diurne (donc sur la photosynthèse) et le sous estime concernant le FNC nocturne (donc sur la respiration). Ce dernier point s'explique du fait que dans le modèle, il n'existe aucune limitation de la respiration d'entretien par le stress et que, d'autre part, l'effet du stress hydrique sur la respiration hétérotrophe a été évalué en 1997 (Epron et al, 2000), année où le stress fut moins intense et moins long qu'en 2003. Il nous faut donc probablement reconsidérer les équations implémentées dans le modèle qui conditionnent l'effet du stress hydrique sur la respiration.

Notons aussi que le modèle reproduit finalement assez mal les variations phénologiques entre 1997 et 2003. Il simule un débourrement trop tardif en 1999 et 2003, trop précoce en 2002, et une chute des feuilles trop tardive en 1997 et en 2003, et trop précoce en 2001. Ceci confirme la difficulté de simuler les événements phénologiques chez le hêtre, difficulté déjà mise en évidence par Kramer (1994).



**Figure II.20 :** Comparaison des mesures et des simulations de FNC diurne, nocturne et des transpirations à Hesse en 2003, année marquée par une forte sécheresse

### 2.3 Implémentation de la phénologie d'espèces sempervirentes

Les espèces sempervirentes représentent près de 40% de la forêt française. Ce sont principalement des essences résineuses à l'exception notable du chêne vert (*Quercus ilex* L.). Le pin maritime (*Pinus pinaster* Ait) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) occupent à eux seuls 50% de la surface forestière occupé par les conifères. Nous avons donc adapté le modèle CASTANEA, qui a tout d'abord été développé sur le hêtre, au pin maritime, au pin sylvestre et au chêne vert. Ce travail permet de tester la validité et la robustesse du modèle sur des écosystèmes très variés et d'améliorer son caractère générique.

La principale modification concerne évidemment la phénologie, puisque ces trois espèces conservent une partie de leurs feuilles durant l'hiver. La paramétrisation des processus de photosynthèse et d'allométrie a aussi été adaptée et elle fait l'objet du paragraphe suivant. L'adaptation de la phénologie comme la paramétrisation sont aussi détaillées dans l'**annexe 4**. L'adaptation a été réalisée en utilisant les données issues de trois sites Euroflux sur lesquels de nombreuses mesures phénologiques et écophysiologicals ont été réalisées : dans l'Hérault à Puéchabon pour le chêne vert, au Bray, dans les landes, pour le pin maritime et au Pays Bas, à Loobos, pour le pin sylvestre. Les flux de carbone et d'eau, mesurés sur ces sites Euroflux permettent aussi l'évaluation du modèle.

Le débourrement est simulé comme pour les espèces décidues à partir d'une somme de température dont le modèle est décrit en **annexe 1**. Les paramètres conditionnant la date de débourrement ont été calculés sur chacun des sites et sont présentés dans le **tableau II.4**. Par contre, la chute des feuilles et l'évolution des différentes cohortes de feuilles sont simulées selon des relations empiriques indépendantes de la température. Dans une version de base, aucune différence concernant la biochimie et l'écophysiologicals des feuilles n'est prise en compte en fonction de leur âge. L'azote foliaire et les paramètres photosynthétiques sont donc des paramètres moyens sur l'ensemble du couvert. Pour le chêne vert, dans une version plus élaborée du modèle, nous différencions ces paramètres selon l'âge des feuilles. Nous avons testé que cela influençait peu les simulations (données non montrées).

Pour le chêne vert, nous avons utilisé les données de Rapp et Lossaint (1978), sur le site du Rouquet, pour simuler l'évolution de l'indice foliaire au cours de l'année. A partir de ces données, nous avons estimé les taux moyens de croissance et de chute des feuilles, en distinguant 5 périodes dans l'année. Comme la longévité moyenne d'une feuille de chêne vert est d'un an et demi, nous avons considéré deux cohortes de feuilles : les feuilles mises en place pendant l'année en cours et celles mises en place l'année précédente. Selon ces données, la croissance en surface des nouvelles feuilles prend 50 jours en moyenne.

Pour les conifères, nous avons utilisé le module phénologique développé par Desprez-Loustau et Dupuis (1994) sur le pin maritime. Le modèle est composé de 3 cohortes d'aiguilles. La croissance des nouvelles aiguilles s'étale jusqu'à 92 jours après le débourrement, la chute des aiguilles âgées de 1 an débute 61 jours après le débourrement et s'arrête durant l'hiver, alors que la seconde chute d'aiguilles, celles âgées de 2 ans, intervient 76 jours après le débourrement et continue linéairement jusqu'à disparition complète de la cohorte (après 3 ans).

Le même modèle est utilisé pour le pin sylvestre en utilisant que 3 cohortes d'aiguilles et en ne considérant qu'une chute d'aiguilles, qui a lieu 100 jours après le débourrement.

## 2.4 Paramétrisation et validation de la version de base de CASTANEA sur plusieurs sites et plusieurs espèces.

### 2.4.1 Paramétrisation

Nous avons évalué CASTANEA sur 5 sites différents caractérisés par 5 espèces différentes : La hêtraie de Hesse, une chênaie à Fontainebleau, un peuplement de pin sylvestre sur le site de Loobos, un peuplement de pins maritimes sur le site du Bray et un peuplement de chênes verts à Puéchabon. Les différents sites sont décrits dans le matériel et méthodes de l'**annexe 4**. A l'exception de la chênaie de Fontainebleau, ce sont tous des sites appartenant au réseau FLUXNET et EUROFLUX. Ces 5 essences représentent environ 65% de la superficie de la forêt française.

Nous avons listé l'ensemble des paramètres spécifiques dans le **tableau II.4** pour les 5 espèces, sur lesquelles CASTANEA a été adapté. La plupart des paramètres sont tirés de la littérature. Quand nous n'avons pas pu les déterminer sur une espèce étudiée, nous avons pris les paramètres d'une espèce proche (hêtre pour le chêne sessile, et pin maritime pour le pin sylvestre). Les paramètres spécifiques du site comme l'indice foliaire, la masse surfacique des feuilles, la concentration en azote foliaire, la réserve utile en eau du sol, la biomasse du peuplement, son âge et la hauteur dominante sont listées à la fin du **tableau II.4**. La séparation entre paramètres caractéristiques du site et caractéristiques de l'espèce est parfois arbitraire et ne reflète que le degré de nos connaissances sur la variabilité *in situ* de ces paramètres.

Sur le site du Bray, le sol présente une couche de sol indurée (alios) qui limite le drainage gravitationnel et entraîne l'existence d'une nappe temporaire qui peut au début de saison augmenter la réserve utile en eau. Cette particularité est prise en compte dans le modèle par le coefficient représentant le temps de latence du drainage ( $C_{rest}$  cf **eq. 5**). La paramétrisation de  $C_{rest}$  est tirée de Ogée et al. (2002), qui ont développé un modèle de bilan hydrique ce même site. Le sous étage de Molinies (*Molinia caerulea* L.) n'est pas pris en compte dans les simulations.

**Table II.4 :** Tableau récapitulatif des paramètres dépendant de l'espèce et du site.

	<b>Symbole</b>	<b>Unité</b>	<b>Hêtre</b>	<b>Chêne sessile</b>	<b>Chêne vert</b>	<b>Pin mar.</b>	<b>Pin sylv.</b>
<b>Paramètres dépendant de l'espèce</b>							
<b>Pente de la relation entre <math>V_{cmax}</math> et azote foliaire surfacique</b>	$\alpha_{Na}$	$\mu\text{molCO}_2 \text{ gN}^{-1}\text{s}^{-1}$	20	12.7	18	12.9 <sup>1</sup>	11.4 <sup>1</sup>
<b>Ordonnée à l'origine de la relation entre <math>V_{cmax}</math> et azote foliaire surfacique</b>	$\zeta_{Na}$	sans dimension	0	50	0	5.85 <sup>1</sup>	-0.64 <sup>1</sup>
<b>ratio entre <math>V_{cmax}</math> et <math>V_{jmax}</math></b>	$\beta$	sans dimension	2.2	2.2	2.1	1.9	2.1
<b>Le degré de courbure de la relation entre le taux de transport d'électrons et la lumière</b>	$\theta$	sans dimension	0.7 <sup>2</sup>	0.7	0.1	0.95	0.95
<b>Rendement quantique</b>	$\alpha$	$\text{mol e}^- \text{ mol phot}^{-1}$	0.292	0.292	0.292	0.19	0.19
<b>Pente de la relation de Ball &amp; Berry</b>	$g_{1max}$	sans dimension	11.8	11.8	6.2	10.8	10.8
<b>Angle des feuilles/aiguilles</b>	$\alpha_L$	degré	24	24	30	40	45
<b>Effet de la température sur la respiration (<math>Q_{10}</math>)</b>	$Q_{10}$	sans dimension	1.84	1.84	2.3	2.13	2.13
<b>Concentration en azote du tronc en%</b>	$N_{mtrunks}$	%	0.12	0.11	0.20	0.05	0.05
<b>Concentration en azote des branches en %</b>	$N_{mbranches}$	%	0.55	0.60	0.55	0.22	0.22
<b>Concentration en azote des fines racines en %</b>	$N_{mfineroots}$	%	0.99	0.99	0.33	0.31	0.96
<b>Concentration en azote des grosses racines %</b>	$N_{mcoarseroots}$	%	0.12	0.11	0.08	0.31	0.55
<b>Taux de renouvellement annuel des racines fines</b>	$TO_{fineroots}$	$\text{an}^{-1}$	1	1	0.9	0.8	1.5
<b>Ratio entre grosses racines biomasse aérienne</b>	$R_{shoot}$	sans dimension	0.2	0.2	1	0.2	0.2
<b>Facteur d'agrégation</b>	$Agreg$	sans dimension	0.79	0.79	0.84	0.64	0.58
<b>Somme des températures initiant le débourrement</b>	$F_{critBB}$	°C	580	594	913	1390	1100
<b>Coût de construction des feuilles</b>	$CR_{leaves}$	$\text{gC gC}^{-1} \text{ organe}$	1.24	1.21	1.30	1.16	1.16
<b>Coût de construction du bois</b>	$CR_{wood}$	$\text{gC gC}^{-1} \text{ organe}$	1.20	1.20	1.24	1.14	1.14
<b>Coût de construction des racines fines</b>	$CR_{fine roots}$	$\text{gC gC}^{-1} \text{ organe}$	1.21	1.21	1.28	1.22	1.23

			Paramètres dépendant du site				
Nom du site			Hesse	Fontainebleau	Puéchabon	Le Bray	Loobos
<b>Age du peuplement choisi</b>	Age		30	136	58	29	80
<b>Latitude</b>	Lat		48°40'N	48°25'N	43°44'N	44°43'N	52°10'N
<b>Longitude</b>	Long		7°05'E	2°40'E	3°35'E	0°46'W	5°44'E
<b>Indice foliaire maximum</b>	LAI <sub>max</sub>	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>	7	7.1	2.3	3.2	5.1
<b>Indice de bois</b>	WAI	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>	0.75	1.10	0.60	0.24	0.24
<b>Masse surfacique</b>	LMA	g m <sup>-2</sup>	102	108	221	308	226
<b>Azote massique</b>	Nm	%	2.5	3.0	1.2	1.2	1.2
<b>Réserve utile su sol</b>	SEW	Mm	180	111	113	110	110
<b>Biomasse aérienne de bois</b>	B <sub>aerial</sub>	t <sub>MS</sub> ha <sup>-1</sup>	70	235	66	94	73
<b>Rapport de la biomasse de racines fines sur la biomasse foliaire</b>	P <sub>fine roots</sub>	%	1	1	1.4	0.66	0.66
<b>Proportion de branches par rapport au tronc</b>	P <sub>branche</sub>	%	0.125	0.3 <sup>3</sup>	0.164	0.15	0.15
<b>Proportion de cellules vivantes dans le tronc</b>	P <sub>alive trunk</sub>	%	0.21 <sup>3</sup>	0.1 <sup>3</sup>	0.13 <sup>3</sup>	0.37 <sup>3</sup>	0.17 <sup>3</sup>
<b>Proportion de cellules vivantes dans les branches</b>	P <sub>alive branch</sub>	%	0.37 <sup>3</sup>	0.1 <sup>3</sup>	0.22 <sup>3</sup>	0.75 <sup>3</sup>	0.34 <sup>3</sup>
<b>Allocation vers les racines fines</b>	AG <sub>fineroots</sub>	sans dimension	0.22	0.28	0.40	0.25	0.40
<b>Allocation vers les réserves</b>	AG <sub>storage</sub>	sans dimension	0.23	0.22	0.03	0.04	0.04

<sup>1</sup> Sur une base hémisurfacique

<sup>2</sup> pris à 0.1 dans l'annexe 1 pour 1997 et 0.7 pour 2001 : cf discussion paragraphes 2.2.3 et 2.2.5

<sup>3</sup> varie en fonction de l'âge, les valeurs indiquées correspondent aux sites d'étude choisis

Par rapport à la version de CASTANEA présentée et paramétrée en **annexe 1**, quelques différences existent. Le paramètre  $\theta$  est pris à 0.7, car la comparaison entre Puéchabon, le Bray et Hesse est réalisée en 2001, année où l'on a montré, que cette valeur améliorerait les résultats à Hesse. Les coûts de constructions ont été simulés suivant l'approche de Penning de Vries *et al.* (1974) et Penning de Vries (1975a; 1975b) à partir de la composition biochimique des organes. Cette approche est préférée à l'utilisation d'un forçage des coûts de constructions (**annexe 1**), car elle permet de prendre facilement en compte la spécificité de chaque type de feuille. Le résultat est reporté dans le **tableau II.4**.

Les sources concernant le choix de certains paramètres sont précisées et discutées en **annexe 4** dans le paragraphe « model adaptation ». Certains paramètres ne sont pas faciles à déterminer, ils peuvent par contre être calculés à partir de mesures en inversant le module dans lequel ils jouent un rôle. Par exemple, dans CASTANEA, la respiration d'un organe est fortement conditionnée par le pourcentage de tissus vivants selon l'équation :

$$RM_{organ} = P_{live\ organ} \times B_{organ} \times MRN \times N_{morgan} \times Q_{10\ organ}^{\left(\frac{T_a - T_{MR}}{10}\right)} \quad (7)$$

avec  $RM_{organ}$  la respiration d'entretien d'un organe,  $Q_{10}$  l'effet température,  $N_m$  le contenu en azote,  $B_{organ}$  la biomasse,  $P_{live\ organe}$  la proportion de tissu vivant et  $MRN$  le taux de respiration de base. Dans CASTANEA, nous supposons le taux de respiration de base ( $MRN$ ) constant même entre deux espèces différentes. Ce qui modifie le taux de respiration effectif est la concentration en azote et la proportion de tissus vivants. Ce dernier paramètre se décompose en proportion d'aubier et proportion de cellules vivantes, car même dans l'aubier existe une mortalité diffuse.

$$P_{live\ organ} = P_{aubier} \times P_{cellv} \quad (8)$$

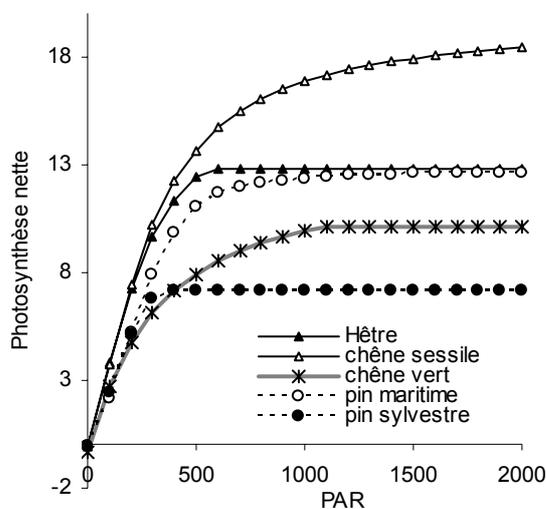
Si la proportion d'aubier est souvent connue pour une espèce à un âge donné, la proportion de cellules vivantes a peu été étudiée. Elle a été estimée chez le hêtre par Cechia (2002) à l'aide d'un colorant (le bleu de Comassie), mais sur le pin maritime, nous avons calculé ce paramètre à partir des mesures de respiration de Bosc *et al.* (2003). Connaissant la proportion d'aubier dans le tronc et dans les branches et le taux de respiration par mole d'azote, il est possible d'inverser les équations 6 et 7 afin d'estimer la proportion de cellules vivantes et la proportion de tissus vivants (**Tableau II.4**). La proportion de tissus vivants diminue avec l'âge de l'arbre, ce qui limite l'augmentation de la respiration avec l'âge, qui est due à l'augmentation de la biomasse. Ce facteur et sa variation avec l'âge conditionnent notamment la part de la baisse de productivité avec l'âge du peuplement qui est due à la respiration (Gower *et al.* 1996).

#### 2.4.2 Résultats à l'échelle foliaire

Les réponses au PAR incident, de la photosynthèse foliaire simulée pour des feuilles de lumière, sont présentées pour les 5 espèces **figure II.21**.

Les valeurs d'assimilation maximale foliaire simulée ( $PN_{max}$ ) sont, pour le chêne vert, dans la gamme des valeurs publiées en l'absence de stress hydrique. Infante *et al.* (1999) donne des valeurs  $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en juin et novembre et de  $6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en juillet. Par contre, dans un suivi annuel, Tetiach (1993) trouve des valeurs plus fortes en octobre et en novembre (supérieures à  $12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), alors que durant l'été ces valeurs sont proches de celles que nous simulons. Toujours sur le chêne vert, Gratani *et*

Bassani (1999) trouvent le même type de dynamique saisonnière qui est donc probablement mal prise en compte dans le modèle. La  $PN_{max}$  simulée pour le pin maritime ( $12.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) est un peu plus forte que les valeurs trouvées par Porté et Loustau (1998) sur le même site (11 et  $8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivement pour les aiguilles de l'année et de l'année précédente). Enfin la  $PN_{max}$  simulée pour le hêtre et le chêne est aussi dans la gamme des valeurs observées avec une plus forte photosynthèse foliaire pour le chêne que pour le hêtre. Raftoyannis et Radoglou (2002) ont par exemple mesuré la dynamique de l'assimilation maximale au cours de la saison dans une forêt mixte de hêtres et de chênes en Grèce. Ils trouvent des  $PN_{max}$  de 11 et  $17.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivement pour le hêtre et le chêne au cours du mois de juillet, après des pics respectivement à 15 et  $22.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en début de saison, et observent une chute des capacités photosynthétiques au mois d'août. Leuschner et al. (2001) donnent des valeurs d'assimilation maximale comprise entre 15 et  $20 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour le chêne sessile et autour de  $10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour le hêtre.



**Figure II.21** : Simulation de la photosynthèse nette foliaire ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en réponse à l'augmentation du PAR ( $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) pour 5 espèces différentes avec la paramétrisation donnée dans le **tableau II.4** et une humidité relative de 100% et une température de 25°C.

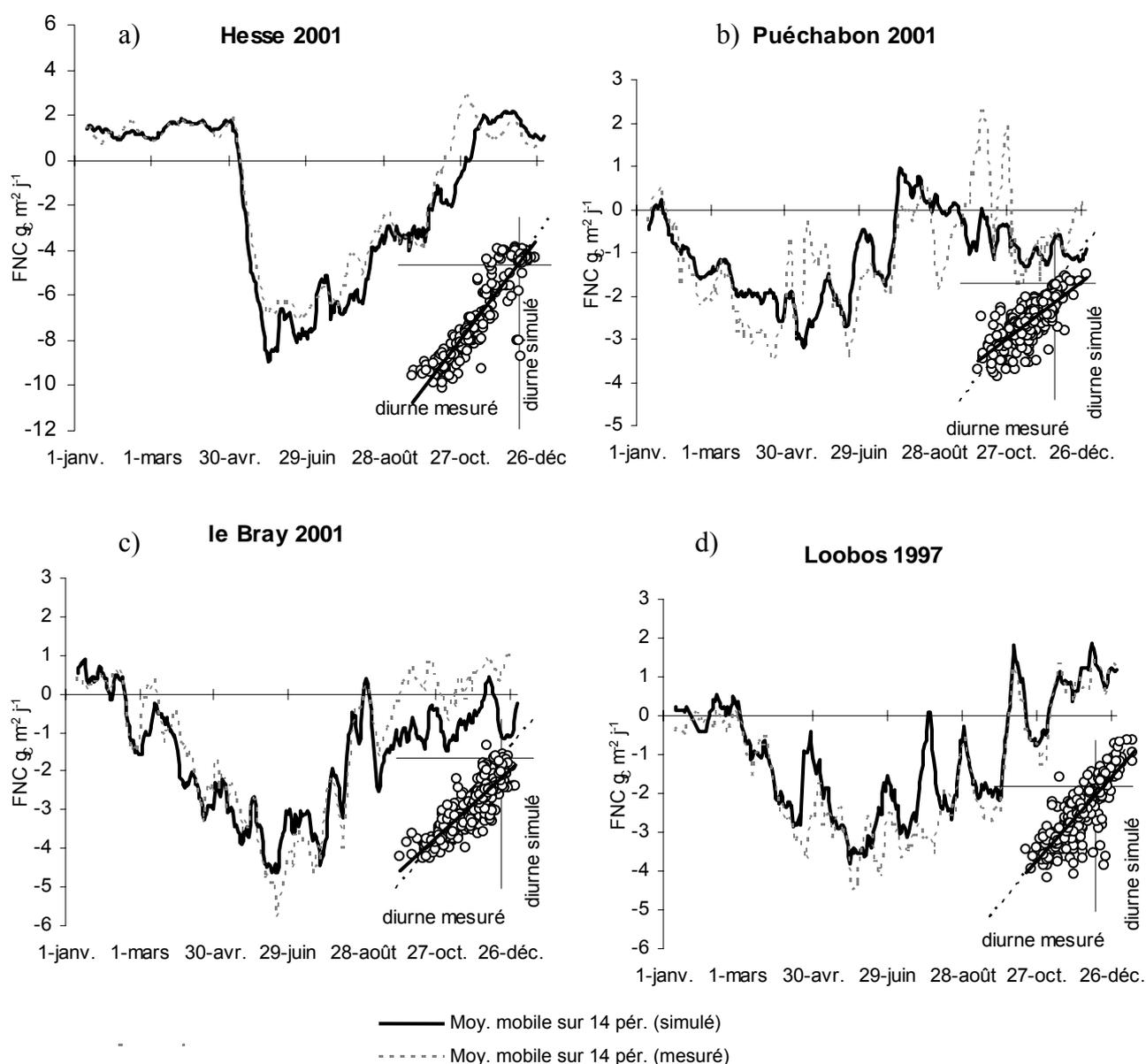
### 2.4.3 Evaluation du modèle à l'échelle du couvert

#### *Flux de carbone diurnes*

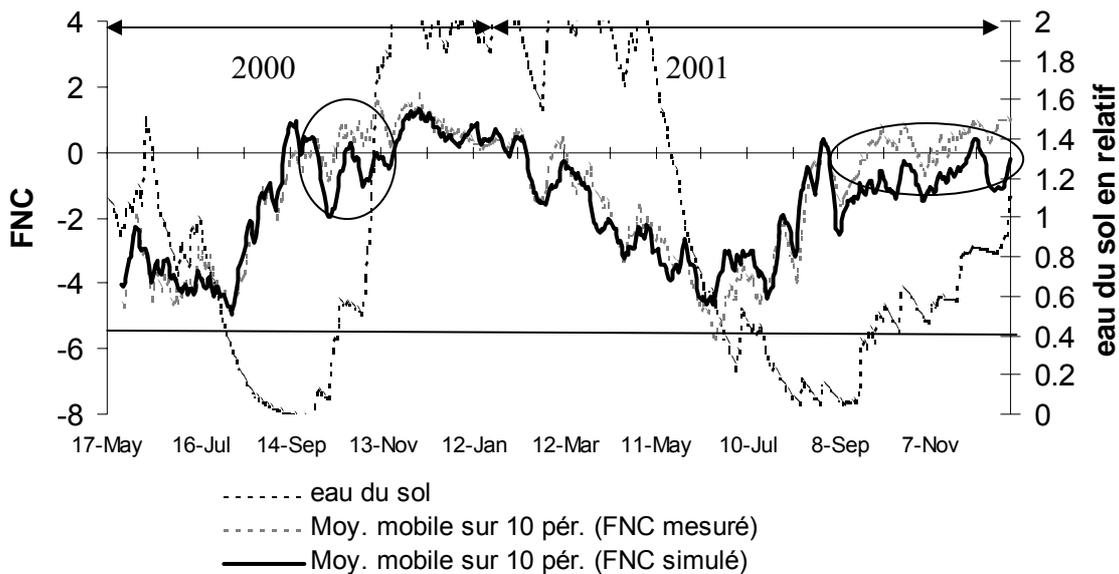
Les comparaisons entre les FNC mesurées et simulées sont présentées **figure II.22** et **tableau II.5** pour quatre sites et quatre espèces. Globalement le modèle reproduit les variations inter journalières de FNC même si certains événements saisonniers ne semblent pas correctement simulés. La chute des feuilles intervient trop tôt pour le hêtre à Hesse en 2001 (environ trois semaines). Pour le pin maritime, nous surestimons la photosynthèse en septembre 2000 et 2001 (**figure II.23**). Ceci peut être dû à (i) une mauvaise prise en compte des effets du refroidissement des températures, à (ii) des modifications dans les capacités photosynthétiques en fin de saison ou enfin à (iii) la pérennité de l'effet du stress hydrique. La dernière hypothèse semble la plus juste étant donné que l'on ne retrouve pas cette surestimation en hiver et au début du printemps. Il est probable qu'en fin de saison le seuil d'effet du stress hydrique est plus élevé (0.6), que la valeur de 0.4, fixée dans le modèle (**figure II.23**) et qu'ainsi le stress hydrique perdure plus longtemps, que ce que l'on simule avec CASTANEA. Enfin nous sous estimons la photosynthèse entre avril et mars pour le chêne vert. Ce dernier point est sûrement à mettre en relation avec les taux de  $PN_{max}$  simulés qui sont inférieurs à ceux en général mesurés au printemps et en automne (voir ci-dessus).

**Tableau II.5** Précision des prédictions du modèle, exprimée en variance expliquée ( $r^2$ ), erreur type systématique (RMSEs), erreur type totale (RMSE) et le biais moyen en % sur les FNC journaliers et les évapotranspirations durant les jours sans pluies.

	FNC $g_c m^{-2} j^{-1}$					ETR $mm j^{-1}$ sans pluies				
	n	$r^2$	RMSE	RMSEs	Biais	N	$r^2$	RMSE	RMSEs	Biais
Hesse	365	0.88	1.34	0.83	-11	151	0.89	0.70	0.43	+22.3
Bray	365	0.74	1.20	0.62	+32.6	142	0.42	1.10	0.33	+15.4
Puéchabon	294	0.48	1.21	0.88	-5.6	297	0.65	0.35	0.14	+10.6
Loobos	294	0.70	1.06	0.38	+17.1	165	0.86	0.72	0.36	+19.0



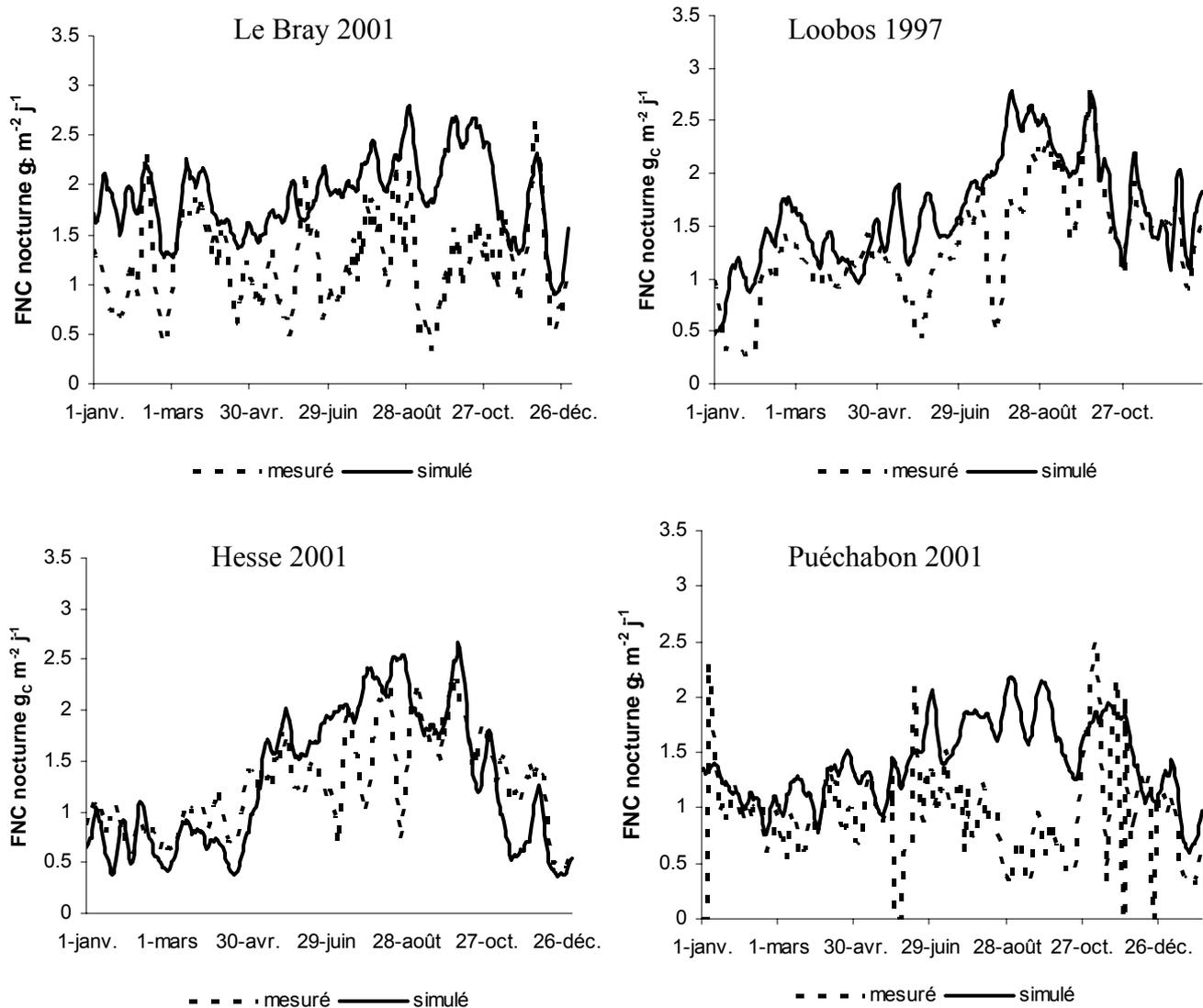
**Figure II.22** : FNC simulés (noir) et mesurés (pointillé gris) sur 4 sites EUROFLUX. Les résultats sont présentés en moyenne mobile sur 14 jours.



**Figure II.23** : Comparaison des mesures et des simulations de FNC au Bray entre 2000 et 2001 (en  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en réponse au contenu en eau du sol utile simulée (en valeur relative à la RU). Le stress étant effectif dans le modèle au-dessous du seuil de 0.4.

#### Flux de carbone nocturnes

L'analyse des flux simulés et mesurés pour les périodes nocturnes donne une indication quant à la capacité du modèle à simuler la respiration de l'écosystème. Nous avons présenté les résultats concernant les 4 sites EUROFLUX **figure II.24**. Même si certains flux faibles sont surestimés, la dynamique saisonnière et le niveau de respiration sont correctement reproduits par CASTANEA à Hesse (hêtre) et à Loobos (pin sylvestre). Par contre, nous surestimons globalement la respiration au Bray. La paramétrisation de la respiration autotrophe (notamment en ce qui concerne la proportion de tissus vivants) est détaillée au § 2.4.1. Il est possible, que nous ayons surestimé la proportion de tissus vivants calculés à partir des taux de respiration mesurés par Bosc et al. (2003) sur des tiges âgées de 20 ans et sur des branches du premier ordre. Néanmoins, notre estimation de la respiration annuelle de l'écosystème ( $1409 \text{ g}_C \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ) est inférieure à une estimation, indépendante des mesures de flux, réalisée sur le site du Bray, comprise selon les années entre  $1460$  et  $1890 \text{ g}_C \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  (Delzon com pers.). Il existe donc comme à Hesse (**annexe 2**) un écart entre les deux types d'estimation de la respiration : à partir des FNC mesurés ou à partir de l'intégration de flux locaux. CASTANEA donne des résultats, là aussi, plus proche de l'estimation réalisée par la somme des flux locaux. A Puéchabon, le modèle surestime la respiration surtout en été durant la sécheresse (**figure II.24**), comme à Hesse en 2003 (**figure II.20**), il est probable que nous sous estimions l'effet du stress hydrique, qui diminue normalement fortement la respiration hétérotrophe du sol (Reichstein et al. 2002).



**Figure II.24 :** Comparaison des mesures et des simulations de FNC en période nocturne sur 4 sites EUROFLUX. Les résultats sont présentés en moyenne mobile sur une semaine.

#### Flux d'eau

Comme à Hesse en 1997, le modèle surestime assez fortement l'évapotranspiration du couvert et ce même en absence de pluies : de 10 à 23% selon les sites (**tableau II.5**). Cette surestimation peut seulement être due à une surestimation de la transpiration ou de l'évaporation du sol, puisque sans pluie l'évaporation du couvert est faible. A Hesse, en 2001, nous disposons de mesures de transpiration par flux de sève, qui sont indépendantes des mesures d'évapotranspiration. Comme pour l'année 1997, le modèle simule correctement en 2001 la transpiration (**annexe 4**) et les sommes annuelles sont très proches :  $TR_{\text{simulée}}=341\text{mm}$  et  $TR_{\text{mesurée}}=340\text{mm}$ . Lors des jours sans pluies et lorsque l'indice foliaire est maximal, le rapport entre transpiration mesurée et évapotranspiration mesurée est de 1.07, alors qu'il vaut 0.88 dans les simulations. Or sans pluie, l'évapotranspiration est égale à la somme de la transpiration et de l'évaporation du sol, le rapport entre la transpiration et l'évapotranspiration ne peut donc dépasser 1. Par conséquent, soit l'évapotranspiration mesurée est sous estimée, soit la transpiration mesurée est surestimée. A Puéchabon, entre le

1<sup>er</sup> septembre 1998 et le 1<sup>er</sup> septembre 1999, le même rapport entre transpiration mesurée et évapotranspiration mesurée lors des jours sans pluie est de 1.09. Pour les autres sites, nous ne disposons pas des mesures de transpiration, des mesures sont en cours d'analyse au Bray pour l'année 2002. A Brasschaat sur une parcelle de pins sylvestres, Meiresonne et al. (2003) ont estimé l'évapotranspiration à partir de deux modèles (un de bilan hydrique WAVE, l'autre de type processus: SECRETS) et des mesures de flux. Leur estimation de la part de l'évaporation du sol dans le bilan total est de 33%, ce qui est supérieur à nos simulations sur Loobos, par contre leur estimation de l'interception (25% en moyenne) est proche de la notre (**tableau II.6**). A Hesse, la proportion moyenne d'évapotranspiration provenant de l'évaporation du sol est de 15%, ce qui est supérieur à l'estimation de Wilson et al. (2001) faite sur un peuplement décliné d'indice foliaire équivalent, mais ne peut pas quantitativement expliquer la totalité de la surestimation d'évapotranspiration. Enfin nos simulations d'évaporation du sol à Puéchabon (127mm) sont très proches des estimations de Tabarant (1999) réalisées à l'aide de FOREST BGC (120 mm) entre 1984 et 1996 et sont dans la gamme des valeurs connues pour ce type d'écosystème (Rambal 1993). Il est donc peu probable, que nous surestimions globalement l'évaporation du sol. Il est plus plausible que même lorsqu'on considère **que les jours sans pluies**, l'évapotranspiration mesurée par les flux soit surestimée. Les deux types de simulations de Meiresonne et al. (2003) surestiment aussi l'évapotranspiration totale par rapport aux mesures de flux. Ils concluent comme Baldocchi et Vogel (1996) que les mesures de flux d'évapotranspiration semblent sous estimer l'évapotranspiration réelle de 25 à 30%, ce qui est dans la gamme de nos surestimations.

**Tableau II.6** : Répartition en pourcentage de l'évapotranspiration pour les 4 sites Euroflux.

	Hesse	Puéchabon	Le Bray	Loobos
Période de simulation	1997-2003	1998-2001	1996-2001	1997-1999
Transpiration	53	48	47	52
Interception du couvert	32	23	29	25
Evaporation du sol	15	29	24	23

#### *Croissance des organes aériens*

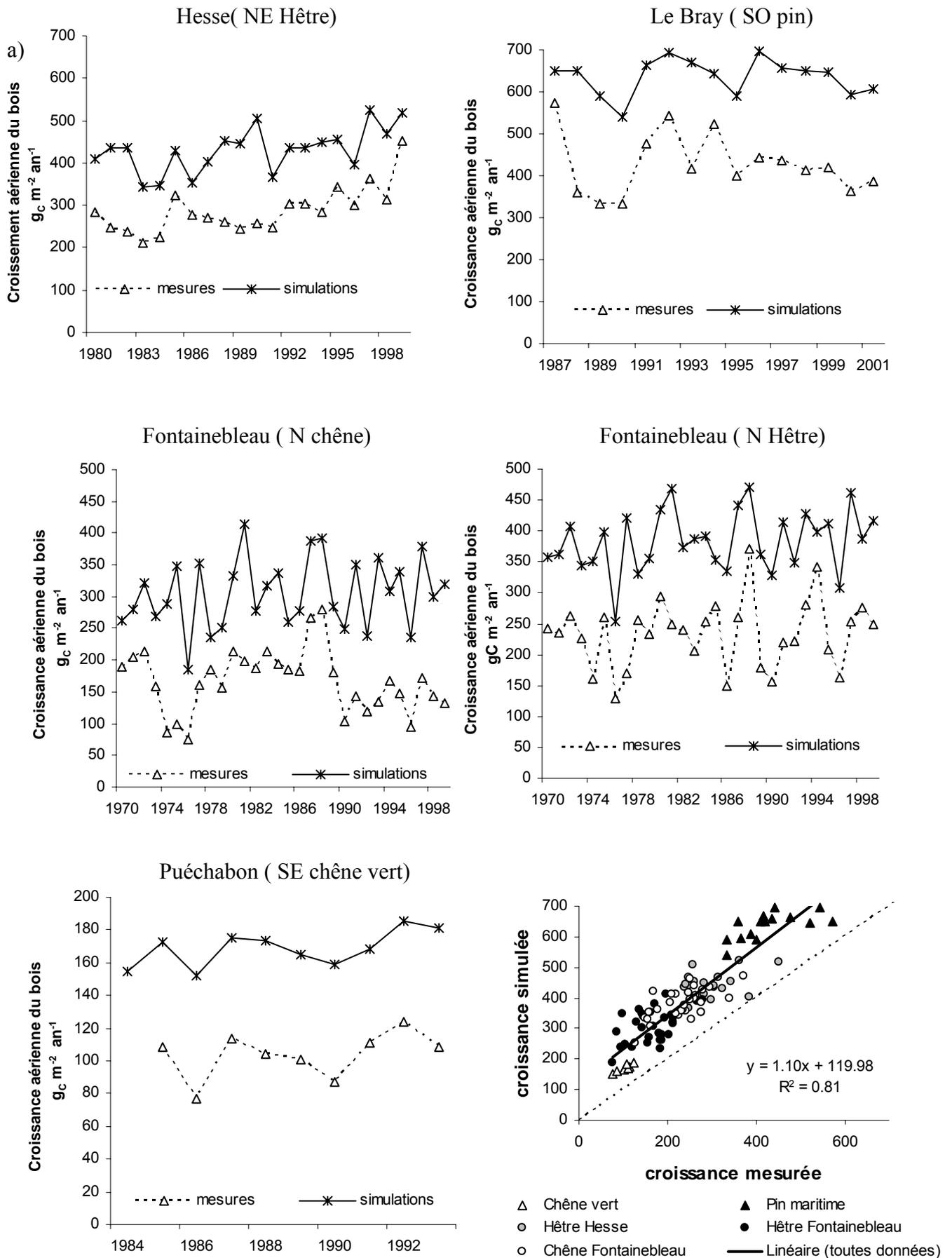
La production des organes aériens est un autre moyen de tester le bilan de carbone inter annuel simulé par le modèle, c'est d'ailleurs le seul moyen que nous ayons actuellement à disposition pour la chênaie à Fontainebleau. Nous avons testé le modèle sur 6 parcelles : les 4 sites Euroflux présentés ci-dessus et une hêtraie et une chênaie à Fontainebleau. Les périodes utilisées varient en fonction des sites: de 1980 à 1999 à Hesse, de 1987 à 2001 au Bray, de 1985 à 1993 à Puéchabon et de 1980 à 2000 à Fontainebleau (les sources de ses données sont précisées dans l'**annexe 4**). Les données météorologiques utilisées sur chaque site sont journalières, elles sont converties en données semi horaires par le modèle (le Dantec 2000) ce qui induit une surestimation de 5 à 10% de la PPB (voir paragraphe 2.1 et la **figure II.1**). Dans ces simulations nous n'avons ni pris en compte la sylviculture, ni l'évolution avec l'âge.

Le modèle reproduit 98% de la variabilité des croissances aériennes entre les différents types de peuplements, mais en surestime la moyenne de 58%. Plusieurs raisons peuvent y contribuer : (i) une surestimation de la PPB annuelle, (ii) une sous-estimation de la respiration ou (iii) une mauvaise allocation du carbone entre la croissance aérienne et la croissance racinaire (grosses racines et fines racines). La PPB annuelle est effectivement

probablement surestimée au Bray notamment à cause de la fin de saison (**figure II.23**) Concernant l'allocation du carbone, deux hypothèses peuvent être avancées. Dans la version de base du modèle, le rapport entre la biomasse de racines fines et la biomasse foliaire est pris à 1 pour les décidus et à 2/3 pour les conifères (**tableau II.4**). Or ce rapport augmente avec l'âge et surtout avec la hauteur du peuplement (Magnani et al. 2000). D'autre part, le taux de renouvellement des racines fines est accéléré avec l'augmentation de la sécheresse, ce qui entraîne aussi mécaniquement une augmentation de la production (Leuschner et al. 2001), non prise en compte par CASTANEA. Par contre, une sous-estimation de la respiration peut être écartée car par comparaison aux mesures de flux nocturnes, il semble que le modèle surestime plutôt la respiration de l'écosystème (**figure II.24**). Il est donc peu probable que la respiration autotrophe soit sous estimée sauf à supposer une très forte surestimation de la respiration hétérotrophe. Les variations interannuelles d'accroissement sont plus ou moins bien reproduites selon le site (**figure II.25, Tableau II.7**) : le modèle expliquant de 35 à 83% de la variabilité observée. L'indice de stress hydrique simulé par le modèle ( $I_{\text{stress}}$ ) explique 75% des variations de croissances mesurées à Puéchabon, 40% au Bray et 20% sur la chênaie de Fontainebleau, alors qu'à Hesse c'est plutôt la durée de végétation simulée (14%) et le rayonnement global moyen (13%), qui expliquent ces variations.

**Tableau II.7** Comparaison entre les croissances mesurées et simulées;  $r^2$  représente le pourcentage de la variabilité inter-annuelle de croissance aérienne mesurée expliquée par le modèle.

Site/Espèce	Période de mesures	Croissance aérienne mesurée $g_c m^{-2} an^{-1}$	Croissance aérienne simulée $g_c m^{-2} an^{-1}$	$r^2$
Hesse/hêtre	1980-1999	288	423	0.41
Bray/pin maritime	1987-2001	428	636	0.42
Puéchabon/chêne vert	1985-1993	104	170	0.83
Fontainebleau/chêne sessile	1980-2000	173	318	0.35
Fontainebleau/hêtre	1980-200	242	396	0.44



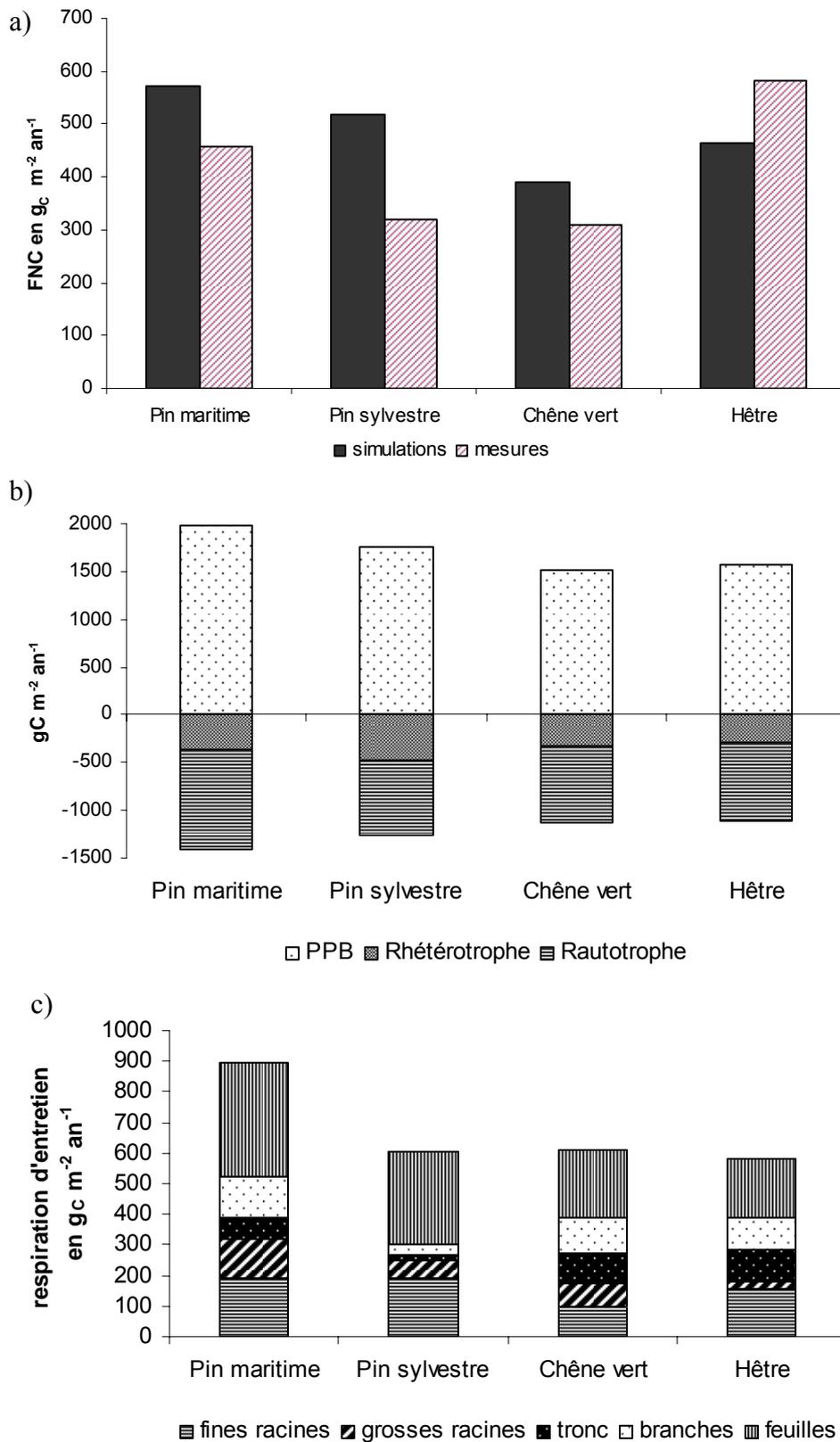
**Figure II.25 :** Comparaison des mesures et des simulations de croissance du bois aérien (tronc + branches) sur 4 sites et 5 parcelles

#### 2.4.4 Comparaison des bilans carbonés annuels sur 4 types d'écosystème

Enfin nous avons analysé le bilan annuel carboné simulé pour les 4 sites Euroflux sur les années étudiées (1997 pour Loobos et 2001 pour les autres sites). Le FNC, la PPB et la  $R_{eco}$ , simulés sont dans les gammes de valeurs recensées sur les sites FLUXNET par Law et al. (2002). Cependant la PPB et le FNC se situent plutôt dans la gamme haute de ces valeurs et nous surestimons globalement le FNC par rapport aux mesures excepté à Hesse (**figure II.26a**). Malgré une forte respiration d'entretien (**figure II.26c**), le FNC simulé est plus fort au Bray ( $620 \text{ g}_C \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ), que sur les autres sites où le FNC est compris entre 420 et  $480 \text{ g}_C \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ . Ceci est dû à une forte photosynthèse de  $1980 \text{ g}_C \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  largement supérieure aux autres sites et proche des valeurs de 2000 à  $2200 \text{ g}_C \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  estimées au Bray, indépendamment des mesures de flux (Delzon com pers.). La respiration hétérotrophe (RH) est beaucoup plus forte à Loobos, que sur les autres sites. La plus grande biomasse de feuilles et de racines fines, ainsi que le fort taux de renouvellement des racines fines (**table II.4**), qui conditionnent les chutes de litière, explique cette forte valeur de RH à Loobos. Cette valeur est probablement surestimée et des mesures en cours sur des parcelles de pins sylvestres à Fontainebleau visent à affiner le modèle de respiration du sol sur ce type d'écosystème. Néanmoins, sur ce même site, nous sous estimons la respiration autotrophe (RA), notamment la respiration du tronc, car le modèle d'évolution de la proportion de tissus vivants avec l'âge (calibré pour le chêne et le hêtre) n'est sûrement pas valable pour cette espèce. La sous-estimation de RA et la surestimation de RH à Loobos se compensant partiellement, il est probable, que la respiration de l'écosystème ( $Reco=RA+RH$ ) estimée à Loobos soit juste. Ceci expliquerait la relative absence de biais sur la simulation des FNC nocturnes sur ce site (**figure II.23**). La respiration du sol est comprise entre 540 et  $810 \text{ g}_C \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ , ce qui se situe dans la gamme des valeurs données par Davidson et al. (2002). La part de la respiration du sol dans la respiration de l'écosystème est de 49% à Hesse, de 53% en moyenne sur les deux pinèdes et de 65% sur le site de Puéchabon. Malgré leur diversité de fonctionnement, le rapport entre coût des feuilles ou des aiguilles (carbone requis pour leur croissance, la respiration de croissance et d'entretien) et la photosynthèse brute, est assez similaire entre les écosystèmes (28% pour les pinèdes, 27% pour la hêtraie et 24% pour le chêne vert). Enfin, le rapport entre la Production Primaire Nette (PPB-RA) et la PPB est de 50% en moyenne, seule la valeur de Loobos 56% est différente des autres (probablement à cause de la sous-estimation de sa respiration autotrophe).

#### 2.5 Conclusion

Un des objectifs de ce chapitre était d'évaluer la capacité de CASTANEA à simuler les flux d'eau et de carbone et leurs différentes composantes à différentes échelles temporelles (heure, journée, année, décennie). Les résultats sont plutôt encourageants, puisque le modèle reproduit la variabilité des flux à ces différentes échelles temporelles. Les résultats en terme de corrélation et d'erreur type sont au moins aussi bon que les comparaisons modèles/mesures déjà publiées (Clark et al. 2001 ; Baldocchi et Wilson 2001 ; Kramer et al. 2002 ; Churkina et al. 2003 ; Ogée et al. 2003). Néanmoins, les simulations présentent des biais sur les FNC nocturnes et diurnes ou sur l'évapotranspiration. Ces biais sont aussi intéressants à étudier en tant que tels car souvent ils questionnent le modèle, sa paramétrisation et les équations implémentées. Cela permet ainsi de mieux définir les lacunes de nos connaissances concernant certains processus et peut aider à trouver des limites concernant certaines méthodes de mesures.



**Figure II.26 :** Bilan de carbone de 4 sites EUROFLUX en 2001 à Hesse, Puéchabon et le Bray et en 1997 à Loobos

Le travail que nous avons effectué sur Hesse pose plusieurs questions. Un des points intéressants mis en lumière par l'étude en 1997 est l'existence d'incohérences entre les différents types de mesures et les incertitudes qui existent, quant à la quantification des différents processus. Le modèle donne des résultats proches de la somme des mesures locales, ce qui est cohérent puisque le changement d'échelle (ainsi que le mode de sommation des flux) sont les mêmes, alors que l'on note des biais importants par rapport aux mesures intégratives (FNC mesurés par la méthode des corrélations). Ce résultat questionne les méthodes de changements d'échelle ainsi que les méthodes de mesures. Finalement peu d'études ont été menées pour valider les mesures de flux par des mesures indépendantes et les études existantes ont montré l'existence d'écarts qui demeurent souvent inexpliqués (Granier et al. 2000a ; Ehman et al. 2002). Le modèle nous permet de tester un certain nombre d'hypothèses, même si actuellement aucune d'entre elles n'apparaît totalement démontrée. Néanmoins l'existence d'une structuration spatiale des écarts entre mesures et simulations en fin de saison (**figure II.13**) indique que nous pourrions probablement avancer en couplant CASTANEA avec un modèle de footprint. Pour cela, il serait nécessaire de réaliser des simulations tenant compte de la variabilité spatiale des paramètres d'entrée sur le footprint de la mesure du flux turbulent du CO<sub>2</sub>.

Enfin, nous avons montré que les incertitudes concernant certains paramètres ( $g_1$  ou  $\theta$ ) peuvent peser sur les résultats. Ceci met en lumière l'existence de zones d'ombres dans la paramétrisation du couplage eau carbone et dans la réponse de la photosynthèse au PAR dans les modèles actuels. De plus, CASTANEA surestime les effets du stress hydrique sur les FNC à Puéchabon en 2001 et à Hesse en 2003, et l'évapotranspiration est largement surestimée. Même si le dernier point est peut être dû à un problème de mesures, des incertitudes demeurent donc quant au couplage eau-carbone. Nous avons montré dans une étude précédente (Davi 2000) que l'introduction de la résistance mésophyllienne dans le modèle de photosynthèse induisait sur le chêne vert des changements tant sur le couplage eau-carbone que sur la réponse de la photosynthèse au PAR. Nous avons donc analysé dans le **chapitre III** l'effet de son introduction sur le hêtre à Hesse.

Tant la sensibilité à la paramétrisation de la biomasse racinaire que la surestimation des croissances simulées, nous ont poussés à travailler sur le modèle d'allocation. De plus l'analyse de la variabilité inter-annuelle sur Hesse entre 1997 et 2003 a démontré l'existence de fortes discontinuités entre le modèle et les simulations entre 1999 et 2000 pour la croissance et 2000 et 2001 pour le FNC diurne. Les effets de la coupe de 1999 et de la tempête de décembre 1999, sont probablement la cause de ces phénomènes. Pour le démontrer, il serait nécessaire de pouvoir mieux prendre en compte les effets sylvicoles et les effets perturbations. Une première étape consiste à simuler l'évolution du peuplement en terme de structure (agrégation, hauteur, diamètre). L'amélioration de l'allocation et la simulation de l'évolution de la structure du peuplement font aussi l'objet du **chapitre III**

## **Chapitre III**

### **Modifications apportées au modèle**

### 3.1 Introduction

A la lumière des validations que nous avons menées, deux types de modifications du modèle nous sont apparus nécessaires : (i) un travail sur le couplage eau carbone et (ii) une amélioration de l'allocation du carbone.

- (i) La simulation de la sécheresse édaphique et le couplage eau-carbone posent un certain nombre de problèmes. Nous surestimons, à Hesse, en 2003, l'effet du stress sur l'assimilation du CO<sub>2</sub>, alors que cet effet est correctement simulé en ce qui concerne la transpiration (**figure II.20**). En 1997, nous constatons le phénomène inverse, nous surestimons l'effet de stress sur la transpiration et le sous estimons sur l'assimilation. Des difficultés concernant le couplage eau-carbone durant la sécheresse ont déjà été démontrées par Baldocchi (1997). Plus récemment, sur le site de Puéchabon, Reichstein et al. (2002) ont conclu que le couplage réalisé à l'aide du modèle de Ball et al. (1987) n'était pas valide pour simuler l'effet du stress hydrique. Selon ces auteurs, ce type de couplage prédit une augmentation de l'efficacité d'utilisation de l'eau (EUE) quand le stress augmente, alors que les mesures indiquent l'inverse. Dans l'**annexe IV**, nous discutons de ce point, contrairement à Reichstein et al. (2002), nous simulons une diminution de l'EUE durant la période de stress hydrique, du fait d'une paramétrisation différente de celle qu'ils utilisent. Nous avons montré que si l'EUE simulée augmentait avec l'augmentation du stress hydrique édaphique, elle diminuait avec l'augmentation du déficit hydrique de l'air à cause de l'augmentation de la part convective de l'évapotranspiration, et ce malgré une diminution du rapport assimilation sur conductance. Les deux phénomènes intervenant souvent en même temps, l'utilisation du couplage avec le modèle de Ball et al. (1987) n'est pas forcément contradictoire avec une diminution de l'EUE durant la période sèche. Néanmoins, avec CASTANEA nous surestimons fortement l'EUE sur ce site, alors qu'avec leur paramétrisation, Reichstein et al. (2002) simulent une valeur moyenne correcte. Etant donné les différentes incertitudes pesant sur le couplage eau-carbone, nous avons voulu tester dans ce chapitre si l'implémentation de la résistance mésophyllienne (qui n'agit que sur le CO<sub>2</sub>) ou l'utilisation du modèle de conductance de Jarvis (1976), amélioreraient ce couplage eau carbone.
- (ii) Un second point, qui se dégage du chapitre II, est la sensibilité du modèle à l'allocation du carbone entre les différents compartiments. Dans l'**annexe II**, nous montrons qu'une petite erreur sur la respiration racinaire modifie assez fortement le FNC annuelle. La paramétrisation de la biomasse racinaire et de son taux de renouvellement influence aussi très fortement la croissance aérienne simulée (**figure II.7 ; Tableau II.2**). La comparaison entre les croissances aériennes mesurées et simulées s'avère très utile si l'on veut valider le modèle à une échelle spatiale plus grande ou sur de longues séries temporelles. L'effet âge sur l'accroissement en biomasse des peuplements est reconnu mais les mécanismes ne sont pas totalement élucidés (Gower et al. 1996). C'est aussi un enjeu important pour la spatialisation du modèle car dans un massif forestier « hétérogène » des peuplements d'âge très divers coexistent. Ces effets « âge » sont divers : augmentation de la respiration (Ryan, 1991a), baisse de la photosynthèse, baisse de l'indice foliaire et augmentation de l'allocation vers les racines fines (Magnani et al. 2000) ou vers les organes reproducteurs (Eis et al. 1965). Afin de prendre en compte les pratiques sylvicoles, le couplage des modèles basés sur les processus et des modèles empiriques simulant la production de bois et l'évolution du peuplement en densité, diamètre et hauteur, est un autre enjeu essentiel (Makela et al. 2000). Pour simuler

l'effet âge et l'évolution de la structure du peuplement, nous avons donc développé un modèle empirique d'allocation, couplé à un modèle de simulation de l'indice foliaire.

Enfin, la masse surfacique des feuilles est un autre paramètre important des modèles de processus. C'est aussi un trait fonctionnel intégrateur des caractéristiques du milieu et de l'espèce. Pour améliorer le caractère générique du modèle, il est intéressant que la masse surfacique comme l'indice foliaire ne soient plus des paramètres externes au modèle mais des variables simulées par celui-ci en fonction de l'espèce et du site. Nous avons donc développé une méthode simple pour prédire la masse surfacique des feuilles en fonction de l'espèce et du Rayonnement Photosynthétiquement Actif (PAR) incident.

### 3.2 Implémentation de la résistance mésophyllienne

La plupart des modèles de photosynthèse ne prennent en compte, que les résistances au trajet du CO<sub>2</sub> comprises entre la surface des feuilles et les chambres sous stomatiques, alors que, quand le CO<sub>2</sub> diffuse jusqu'aux chloroplastes (**figure III.1**), il existe aussi des résistances internes (ou mésophylliennes) en phase liquide et en phase gazeuse (Loreto et al. 1992 ; Evans et von Caemmerer, 1996). Ces résistances peuvent être importantes notamment pour les feuilles des espèces arborées (Epron et al. 1995). Comme elles ne limitent le transfert que du CO<sub>2</sub>, elles peuvent ainsi modifier le couplage entre l'eau et le carbone. La variabilité des résistances internes entre différentes espèces permettraient peut être aussi de mieux comprendre la diversité des valeurs prises par les paramètres photosynthétiques ( $V_{cmax}$ ,  $V_{jmax}$ ) sur les espèces arborées (Wullschlegler 1996). De plus, leur prise en compte lors du calcul des paramètres photosynthétiques à partir de courbe A-Ci améliore la précision de la calibration du modèle de Farquhar et al. (1980) sur ces mesures (Ethier et Livingston, 2004).

#### 3.2.1 Adaptation du modèle de photosynthèse

Nous avons étudié l'effet de la prise en compte de ces résistances mésophylliennes sur la simulation du FNC du couvert de hêtre du site EUROFLUX de Hesse. La conductance interne a été mesurée par Epron et al. (1995) sur des jeunes plants de hêtres (100 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). L'implémentation de la résistance interne dans le modèle de photosynthèse implique le passage d'une photosynthèse calculée sur une base C<sub>i</sub> (concentration en CO<sub>2</sub> au niveau des sites évaporants) à celle calculée sur une base C<sub>c</sub> (concentration en CO<sub>2</sub> au niveau des chloroplastes). Il est donc nécessaire de recalculer l'ensemble des paramètres photosynthétiques dans ce nouveau référentiel : ceci correspond au passage de paramètres apparents ( $V_{cmax}$ ,  $V_{jmax}$ ,  $\Gamma^*$ ) à des paramètres réels. Le rapport entre  $V_{cmax}$  réel et  $V_{cmax}$  apparent est de 2.4 (Epron et al. 1995) et le rapport entre  $V_{jmax}$  réel et  $V_{jmax}$  apparent est de 1.3 (Epron et al. 1995). Le point de compensation réel au CO<sub>2</sub> sans respiration à l'obscurité ( $\Gamma^*_{réel}$ ) est calculé par le modèle à 25 °C à partir de la conductance interne ( $G_i$ ) et du  $\Gamma^*_{apparent}$  suivant les équations suivantes :

Selon l'équation dérivée de la loi de Fick:

$$C_c = C_i + A/G_i \quad (1)$$

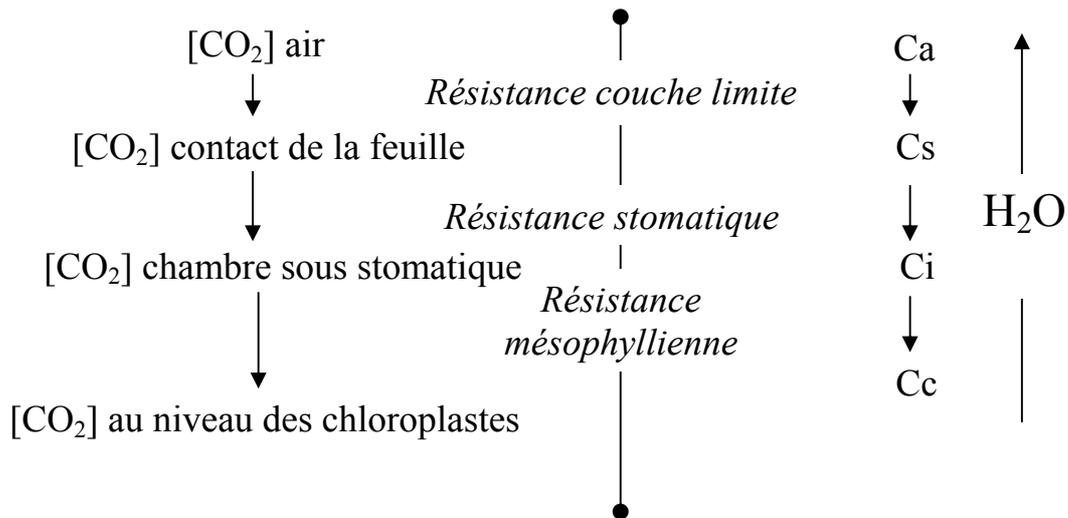
Au point de compensation pour le CO<sub>2</sub> on a :

$A = -R$   $C_i = \Gamma^*_{apparent}$  et  $C_c = \Gamma^*_{réel}$  avec A le flux net foliaire de CO<sub>2</sub> et R la respiration.

$$D'où \Gamma^*_{réel} = \Gamma^*_{apparent} - \frac{R}{G_i} \quad (2)$$

Il existe une bonne corrélation entre l'assimilation maximale et la conductance mésophyllienne (von Caemmerer et Evans 1991). Dans CASTANEA, les capacités photosynthétiques et donc l'assimilation maximale sont reliées à l'azote par unité de surface et donc à la masse surfacique (**annexe I et III**). Nous avons donc supposé, que  $G_i$  variait dans le couvert linéairement avec à la masse surfacique (LMA) selon l'équation :

$$G_i = G_{imax} \frac{LMA}{LMA_{sun\ leaves}} \quad (3)$$



L'ouverture stomatique dépend de la turgescence des cellules de garde

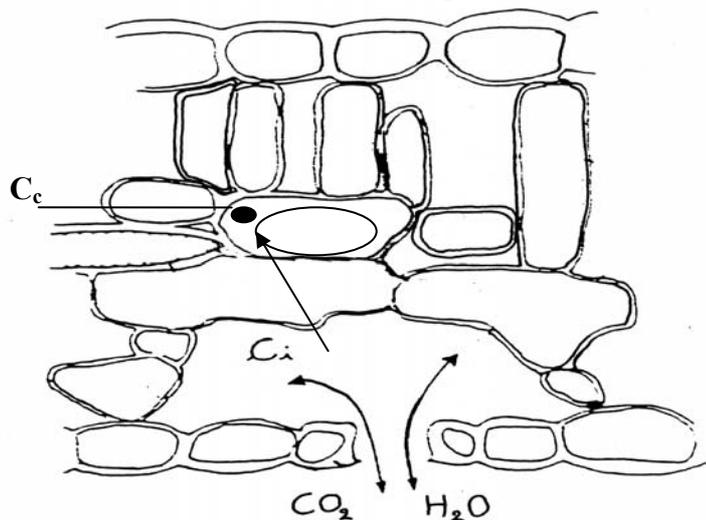


Figure III.1 : Représentation schématique de la diffusion du CO<sub>2</sub> et de H<sub>2</sub>O dans la feuille

Nous avons testé l'effet de l'implémentation de la résistance interne dans le modèle de photosynthèse (Farquhar et al. 1980) soit en le couplant avec le modèle de Ball & Berry (Ball et al. 1987) soit avec celui de Jarvis (1976). Dans chaque cas nous avons utilisé une version analytique. Dans le cas du couplage avec Ball et al. (1987), nous avons résolu les équations en négligeant la conductance de couche limite selon les équations (4) à (7), les symboles étant répertoriés **table III.1**:

⇒ Selon Farquhar et al. (1980) :

$$A = \gamma \times \left( \frac{C_c - \Gamma^*}{C_c + \beta} \right) - Rd \iff (A + Rd) \times (C_c + \beta) - \gamma \times (C_c - \Gamma^*) = 0 \quad (4)$$

Avec  $\beta = Kc \left( 1 + \frac{O_i}{K_o} \right)$  et  $\gamma = V_{cmax}$  si la vitesse de carboxylation est limitante;

$$\text{ou } \beta = 2 \times \Gamma^* \text{ et } \gamma = \frac{1}{4} \times \frac{\alpha \text{ PAR} + V_{jmax} - \sqrt{(\alpha \text{ PAR} + V_{jmax})^2 - 4\theta \alpha \text{ PAR} V_{jmax}}}{2\theta}$$

si la vitesse de transfert des électrons est limitante.

⇒ Selon Ball et al. (1987)

$$G_s = g_0 + A \times G \text{ avec } G = G_1 \times \frac{RH}{C_a} \quad (5)$$

⇒ Selon l'équation de diffusion du CO<sub>2</sub>

$$A = G_t \times (C_a - C_c) \text{ avec } G_t = \frac{1}{\frac{1}{G_s} + \frac{1}{G_i}} \Leftrightarrow G_t = \frac{1}{\frac{1}{G_i} + \frac{1}{g_0 + G \times A}} \quad (6)$$

$$C_c = C_a - A \times \left( \frac{1}{G_i} + \frac{1}{g_0 + G \times A} \right) \quad (5)+(6)$$

⇒ On remplace C<sub>c</sub> par son équivalent obtenu par (5)+(6) dans l'équation (4) ; on obtient une équation du troisième degré:

$$\begin{aligned} & A^3 \times \left( -\frac{1}{G_i} \times G \right) + A^2 \times \left[ -\frac{g_0}{G_i} - 1 + (C_a + \beta) \times G - \frac{R_d \times G}{G_i} + \gamma \times \frac{G}{G_i} \right] \dots \\ & + A \times \left[ (C_a + \beta) \times (g_0 + R_d \times G) - R_d \times \left( 1 + \frac{g_0}{G_i} \right) + \gamma - \gamma \times (C_a - \Gamma^*) \times G + \gamma \times \frac{g_0}{G_i} \right] \dots \\ & + R_d \times (C_a + \beta) \times g_0 - \gamma \times (C_a - \Gamma^*) \times g_0 = 0 \end{aligned} \quad (7)$$

On met sous la forme  $A^3 + p \times A^2 + q \times A + r = 0$  et on résout l'équation selon Press et al. (1989):

On garde seulement la troisième solution ( $x_3$ ) des 3 solutions existantes (Baldochi 1984) :

$$x_3 = -2 \times \sqrt{Q} \times \cos \left( \frac{\theta + 4 \times \pi}{3} \right) - \frac{p}{3}$$

$$\text{avec } Q = \frac{p^2 - 3q}{9} \quad R = \frac{2p^3 - 9pq + 27r}{54} \text{ et } \theta = a \cos \left( \frac{R}{\sqrt{Q^3}} \right)$$

La paramétrisation du modèle de Jarvis (1976) est faite selon les mesures de Lemoine (Lemoine pers com.) réalisé sur le site de Hesse. Selon Jarvis (1976) la conductance stomatique est modélisée suivant l'équation (8).

$$G_s = G_{smax} \times f(\text{PAR}) \times f(\text{VPD}) \times f(\text{Ta}) \times f(\text{soil stress}) \quad (8)$$

Avec pour le hêtre :

$$f(\text{PAR}) = \frac{\text{PAR}}{\text{PAR} + 50} \quad (9)$$

$$f(\text{VPD}) = -0.33 \times \text{VPD} + 1.4 \quad (10)$$

$$f(T_a) = 6.41e^{-3} \times (T_a - 15)(40 - T_a) \quad (11)$$

$$f(\text{soil stress}) = \left( \frac{\text{REW}}{S_{\text{Stress}}} \right) \quad (12)$$

REW étant le contenu en eau du sol.

$$\text{REW} = \frac{R_{\text{soil}} - R_{\text{soil wilt}}}{R_{\text{soil fc}} - R_{\text{soil wilt}}} \quad (13)$$

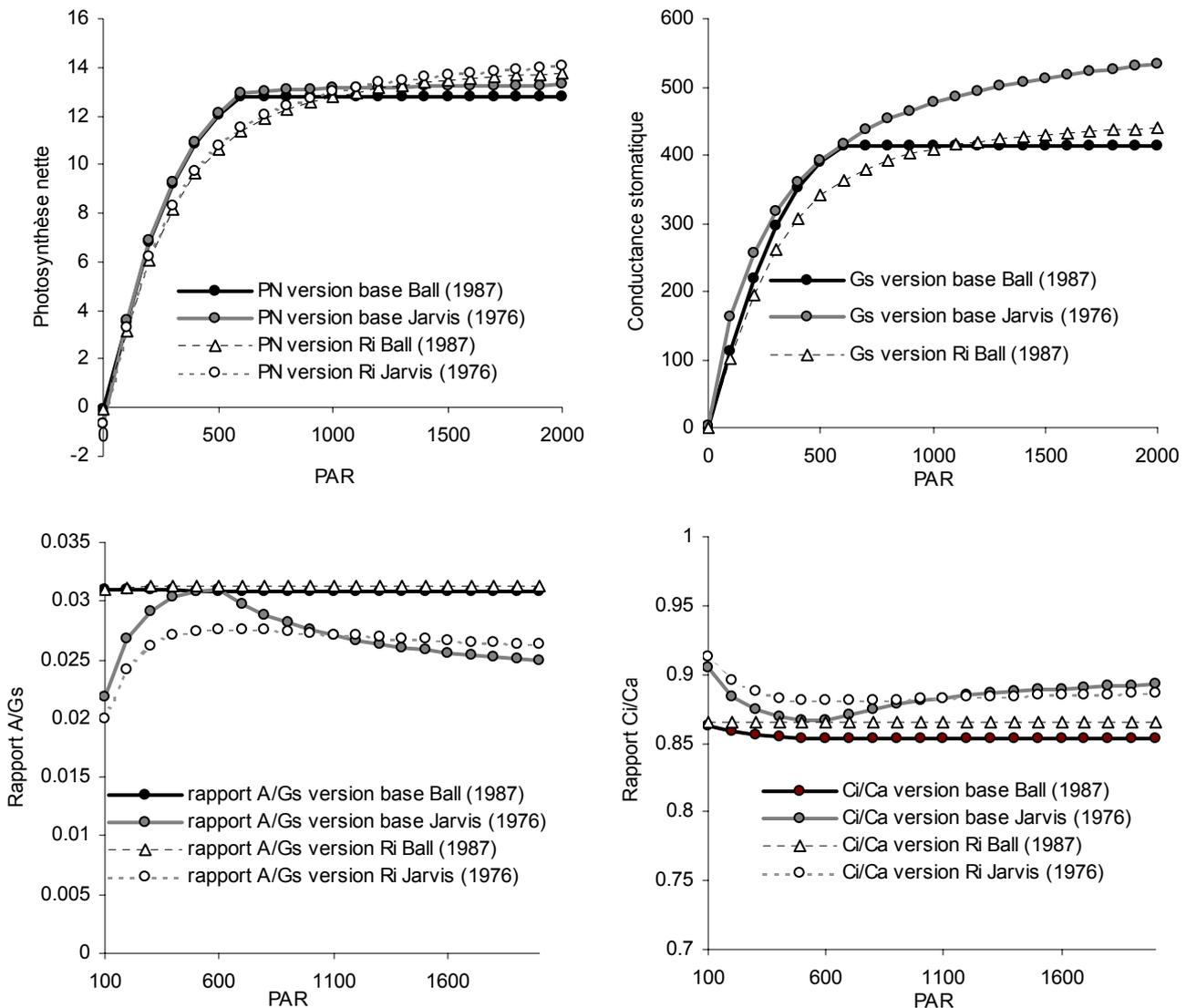
**Table III.1** : Liste des variables utilisées dans les équations (1) à (11)

Abréviation	Nom	Unité
A	Assimilation	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
C <sub>c</sub>	Concentration en CO <sub>2</sub> au niveau des chloroplastes	ppm
C <sub>i</sub>	Concentration en CO <sub>2</sub> au niveau des sites évaporants	ppm
C <sub>a</sub>	Concentration en CO <sub>2</sub> dans l'atmosphère	ppm
G <sub>0</sub>	Ordonnée à l'origine de la relation de Ball et al. (1987)	$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
G <sub>1</sub>	Pente de la relation de Ball et al. (1987)	sans dimension
G <sub>i</sub>	Conductance interne	$\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
G <sub>s</sub>	Conductance stomatique	$\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
G <sub>t</sub>	Conductance totale	$\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
PAR	Rayonnement photosynthétiquement actif	$\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
RH	Humidité relative	sans dimension
Rd	Respiration foliaire mitochondriale	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
T <sub>a</sub>	Température de l'air	°C
V <sub>cmax</sub>	Vitesse maximale de carboxylation	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
V <sub>jmax</sub>	Vitesse maximale de transfert des électrons	$\mu\text{mol électrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
VPD	Déficit de pression de vapeur	hPa
α	Rendement quantique	$\text{mol électrons (mol photons)}^{-1}$
Γ*	Point de compensation du CO <sub>2</sub> en l'absence de respiration	ppm
θ	Degré de courbure de la relation entre le flux d'électrons et le PAR	sans dimension
S <sub>stress</sub>	Seuil de stress hydrique	sans dimension
RW <sub>soil</sub>	Contenu en eau du sol	mm
RW <sub>soil fc</sub>	Contenu en eau du sol à la capacité au champs	mm
RW <sub>soil wilt</sub>	Contenu en eau du sol au point de flétrissement permanent	mm
G, β, γ	Variables intermédiaires pour le calcul	

Les différentes simulations sont effectuées à l'échelle foliaire et à l'échelle du couvert sur le site de Hesse. La paramétrisation utilisée est celle décrite pour Hesse dans la période 2001-2003 (avec θ=0.7).

### 3.2.2 Résultats à l'échelle foliaire

Pour mieux analyser les résultats, nous avons commencé par réaliser une étude de sensibilité à l'échelle foliaire. Nous avons voulu étudier plus précisément l'effet de l'implémentation de la résistance mésophyllienne sur le couplage eau carbone. En plus de la sensibilité au rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), nous avons donc détaillé la sensibilité à l'humidité relative (RH) et au contenu relatif en eau du sol (REW).



**Figure III.2 :** Simulation de la photosynthèse nette de feuilles de lumière ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), de la conductance stomatique pour l'eau ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) du rapport A/Gs ( $\mu\text{mol CO}_2$  par  $\text{mmol H}_2\text{O}$ ) et du rapport  $C_i/C_a$  en réponse à l'augmentation du PAR ( $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) pour 4 versions du modèle et avec  $RH=100\%$ ,  $T_a=25^\circ\text{C}$ ,  $\text{CO}_2=370 \text{ ppm}$ ,  $REW=1$

Pour chacune de ces trois variables, nous avons testé quatre types de versions du modèle: (1) la version de base décrite dans l'**annexe 1**, avec la conductance stomatique simulée selon Ball et al. (1987), (2) la version de base avec résistance interne, (3) la version

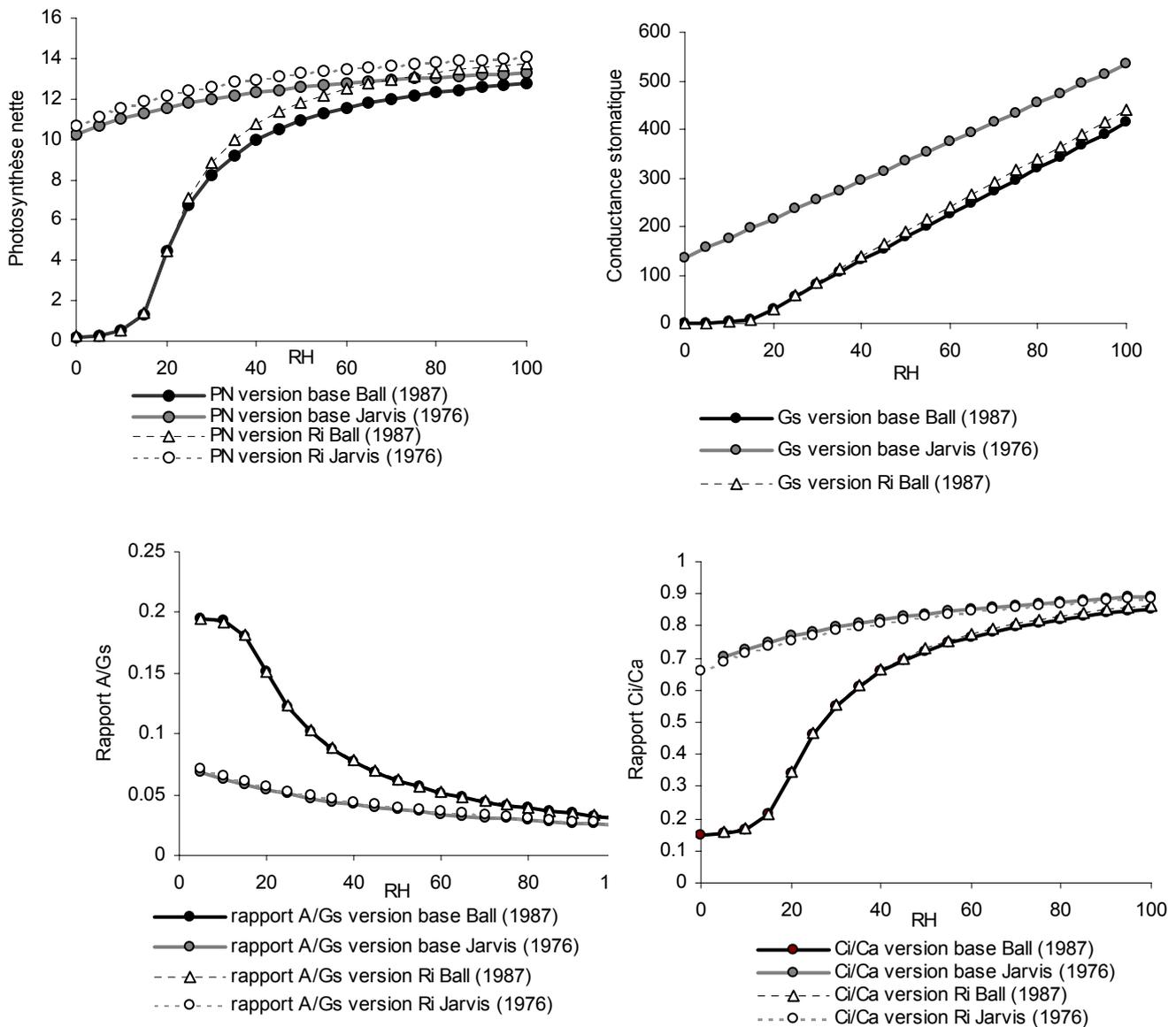
avec la conductance stomatique simulée selon Jarvis (1976) sans résistance interne ou (4) avec résistance interne. Nous avons étudié la réponse de l'assimilation (ou photosynthèse) nette de la feuille, de la conductance stomatique pour l'eau, du rapport photosynthèse sur conductance stomatique pour l'eau et du rapport  $C_i$  sur  $C_a$ .

La réponse de l'assimilation au PAR est identique, selon que l'on utilise Jarvis (1976) ou Ball et al. (1987), par contre l'intégration de la résistance mésophyllienne diminue fortement l'assimilation pour les éclaircissements intermédiaires et augmente légèrement l'assimilation maximum simulée (**Figure III.2**). La saturation a ainsi lieu pour des PAR plus élevés. Cet effet est assez similaire à une diminution de  $\theta$  (**Figure II.5**) et peut constituer une explication quant à la nécessité d'utiliser un  $\theta$  faible à Hesse en 1997, quand on ne prend pas en compte la résistance interne.

L'implémentation de la résistance interne a plus d'effet dans le cadre du couplage selon Ball et al. (1987), car elle entraîne aussi une modification de la conductance stomatique. Ce dernier point était prévisible puisqu'en ajoutant une résistance interne, cela modifie l'assimilation et donc aussi la conductance stomatique puisque les deux sont couplés selon le modèle de Ball et al. (1987). Une conséquence est que le rapport  $A/G_s$  par contre diffère très peu avec ou sans résistance interne avec Ball et al. (1987), alors que l'intégration de la résistance implique une diminution de ce rapport (et donc de l'Efficiencia d'Utilisation de l'Eau : EUE) avec le couplage selon Jarvis (1976). En effet dans ce dernier cas, l'implémentation de la résistance interne n'induit évidemment aucun effet sur la conductance stomatique, puisque celle-ci est calculée indépendamment de la photosynthèse, mais comme elle conduit à une baisse de l'assimilation pour des PAR élevés, le rapport  $A/G_s$  diminue. Enfin le rapport  $C_i/C_a$  est dans l'ensemble relativement élevé par rapport aux mesures qui sont en générale comprises entre 0.6 et 0.8 (Katule et al. 2003) et la prise en compte de la résistance interne modifie peu ce rapport.  $C_i$  correspond au point d'équilibre entre la demande en  $CO_2$  représentée par l'équation (4) et l'offre en  $CO_2$  modélisée par les équations (5) et (6). Un rapport  $C_i/C_a$  élevé est donc dû à une conductance élevée par rapport à la photosynthèse. Le rapport entre photosynthèse et conductance est contrôlé par l'équation (5) et plus précisément par la pente de la relation de Ball et al. (1987) ; le rapport  $C_i/C_a$  diminue avec cette pente et passe en dessous de 0.7 pour  $G_1=6$ . Il est donc possible que la pente mesurée égale à 11.8 soit trop élevée (voir discussion paragraphe 2.2.3 et **figure II.3**) car elle a pour conséquence un rapport  $C_i/C_a$  au-dessus des valeurs mesurées. Ceci pourrait expliquer l'existence d'une surestimation de l'évapotranspiration, mais rappelons que les comparaisons entre transpiration mesurées par flux de sève et simulées ne semblent pas l'indiquer (chapitre II, **annexe II**).

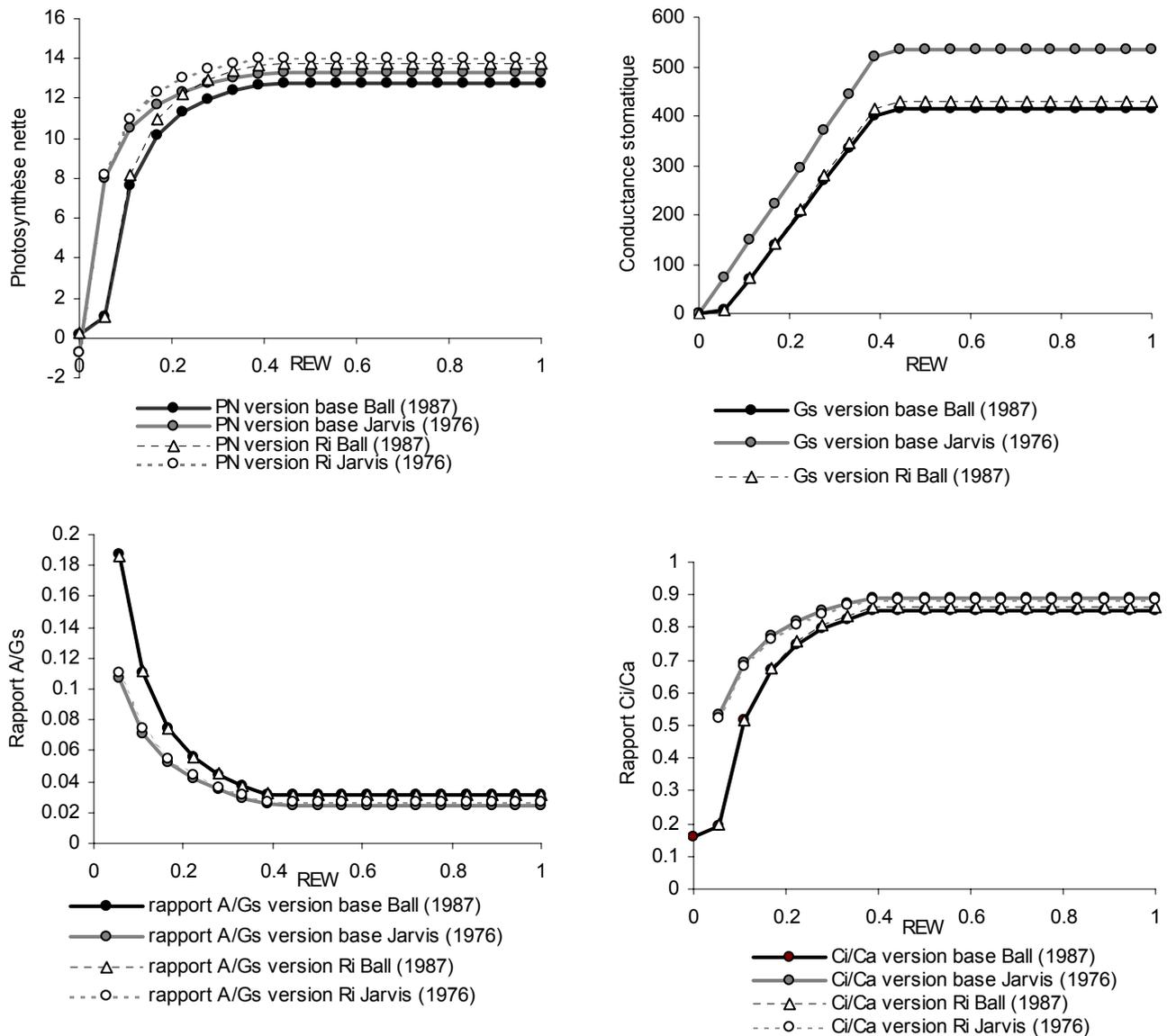
L'implémentation de la résistance interne a peu d'effet sur la réponse de l'assimilation à l'humidité relative (**figure III.3**) excepté une chute de la photosynthèse et de la conductance stomatique avec une pente légèrement plus forte. Par contre, nous constatons que dans la version avec le couplage selon Jarvis et al. (1976), l'effet de la baisse de l'humidité relative est beaucoup plus faible qu'avec Ball et al. (1987).

L'utilisation du couplage selon Ball et al. (1987) entraîne aussi une diminution plus rapide de l'assimilation en réponse au stress hydrique édaphique (**figure III.4**) ; par rapport à Jarvis (1976) cela accentue donc de façon non négligeable l'effet de ce stress, lorsque la REW tombe en dessous de 0.2. L'intégration de la résistance interne a, par contre, très peu d'effet. Enfin, on peut aussi noter que le rapport  $A/G_s$  augmente, quand le stress hydrique de l'air ou édaphique augmente, modérément avec Jarvis (1976) et fortement avec Ball et al. (1987).



**Figure III.3 :** Simulation de la photosynthèse nette de feuilles de lumière ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), de la conductance stomatique pour l'eau ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) du rapport A/Gs ( $\mu\text{mol CO}_2$  par  $\text{mmol H}_2\text{O}$ ) et du rapport  $C_i/C_a$  en réponse à l'augmentation de l'humidité relative (RH) pour 4 versions du modèle et avec  $\text{PAR}=2000 \mu\text{mol électrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $T_a=25^\circ\text{C}$ ,  $\text{CO}_2=370 \text{ ppm}$ ,

Pour conclure à l'échelle foliaire, l'implémentation de la résistance interne diminue l'EUE uniquement dans le cas du couplage selon Jarvis (1976) et diminue l'assimilation pour les PAR intermédiaires quel que soit le type de couplage choisi. Par contre cela a peu d'effet sur le type de réponse à l'humidité ou au stress hydrique du sol. Enfin, si l'on veut découpler l'effet de l'intégration de la résistance interne sur la photosynthèse de celui sur la conductance stomatique il est préférable d'utiliser Jarvis (1976).



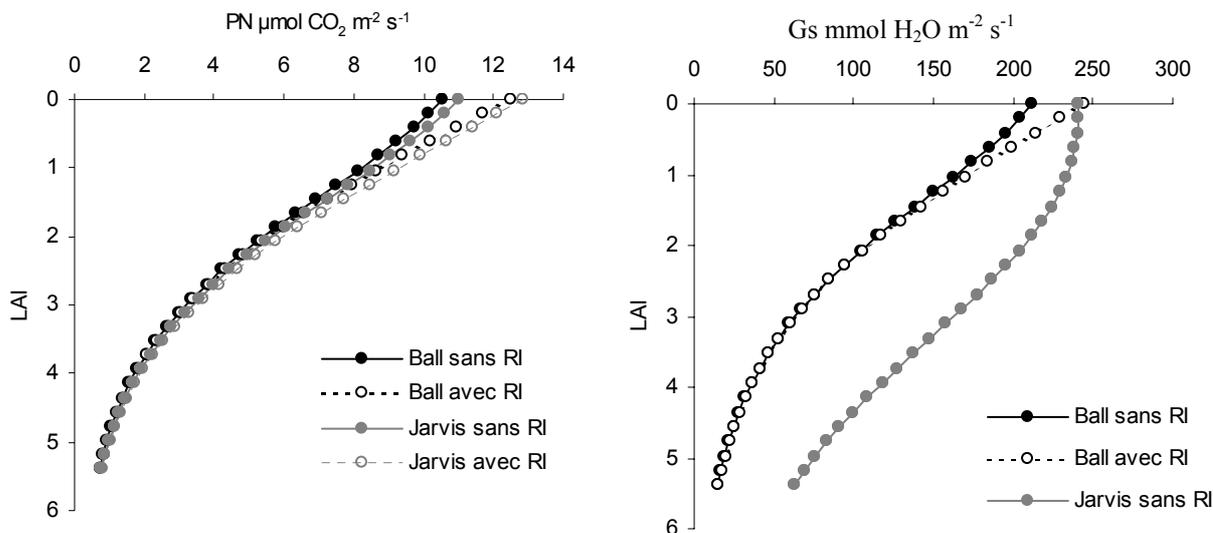
**Figure III.4 :** Simulation de la photosynthèse nette de feuilles de lumière ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), de la conductance stomatique pour l'eau ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) du rapport A/Gs ( $\mu\text{mol CO}_2$  par  $\text{mmol H}_2\text{O}$ ) et du rapport  $C_i/C_a$  en réponse à l'augmentation du stress hydrique édaphique (REW) pour 4 versions du modèle et avec  $\text{PAR}=2000 \mu\text{mol électrons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,  $T_a=25^\circ\text{C}$ ,  $\text{CO}_2=370 \text{ ppm}$ ,  $\text{RH}=100\%$ .

### 3.2.3 Résultats à l'échelle du couvert

Nous avons analysé les conséquences de l'utilisation des différents types de version du modèle foliaire présentés dans le paragraphe précédent, sur le couvert de Hesse. Nous utilisons la même version du modèle que celle présentée dans l'**annexe I** à l'exception de  $\theta$  dont la valeur est prise à 0.7.

Dans un premier temps, nous avons analysé le profil d'extinction de la photosynthèse et de la conductance dans le couvert. La photosynthèse nette simulée est plus forte en haut du couvert avec les versions intégrant la résistance interne. Cette différence s'estompe en dessous de 2 points d'indice foliaire (**figure III.5**). Il existe peu de différences concernant

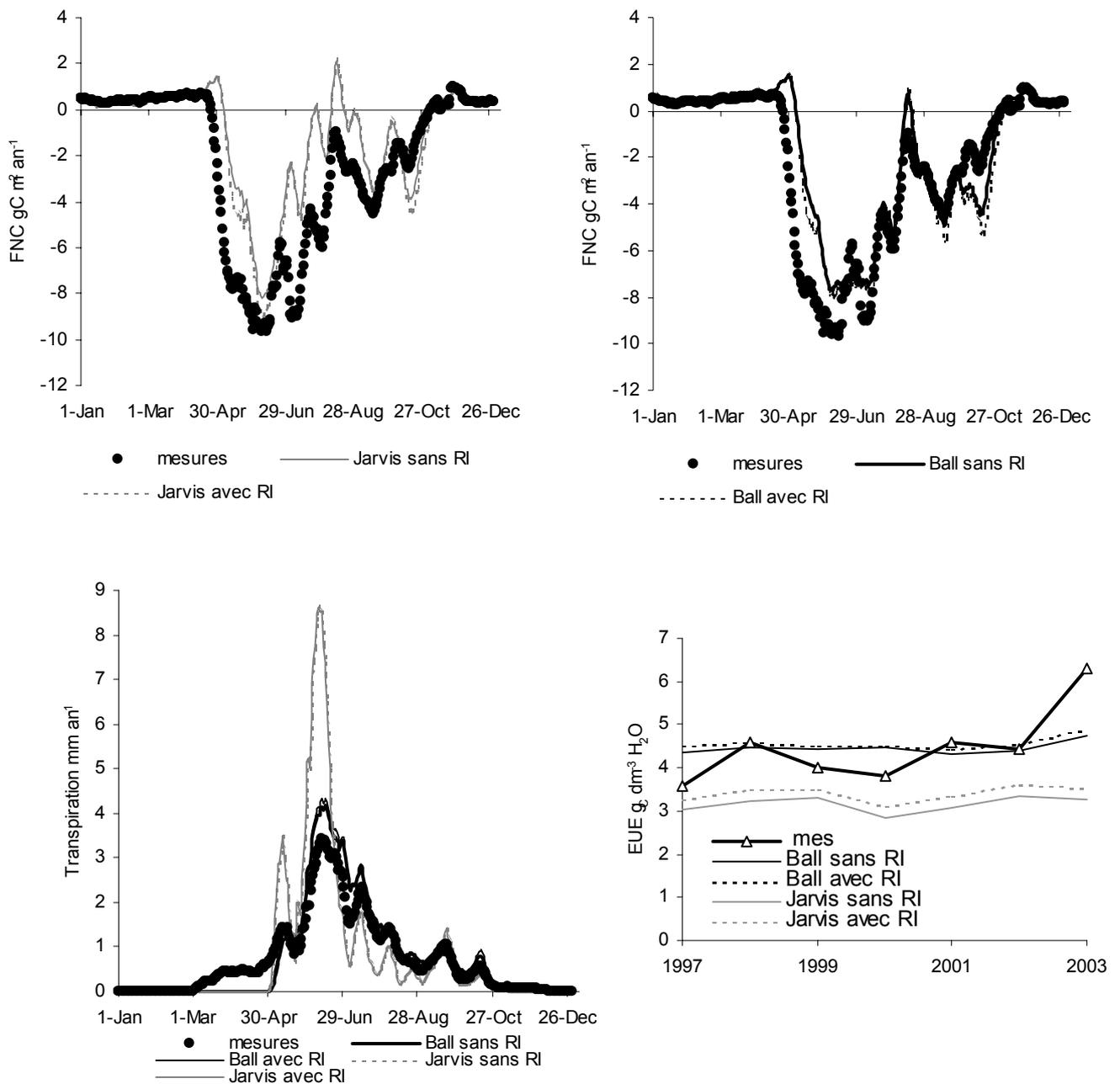
l'assimilation entre le couplage selon Jarvis (1976) et selon Ball et al. (1987), par contre la conductance stomatique est beaucoup plus forte en bas du couvert avec Jarvis (**figure III.5**).



**Figure III.5 :** Simulation de la photosynthèse nette ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) et de la conductance stomatique pour l'eau ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) par couche d'indice foliaire à Hesse le 21 juillet 1997 à 14 h TU

Nous avons ensuite comparé les 4 types de simulations avec les mesures de FNC en période diurne et de transpiration du couvert mesurée par flux de sève, pour l'année 2003, , année où la sécheresse a été la plus forte (**figure III.6**). Du fait de fortes conductances stomatiques simulées en bas du couvert, la version du modèle utilisant Jarvis surestime très fortement la transpiration en début de saison ce qui assèche le sol et entraîne une sous-estimation du FNC pour la fin de l'année. L'introduction de la résistance interne induit peu de différences si ce n'est une augmentation des forts FNC et des transpirations. Cela rapproche les simulations des mesures en début de saison, mais cela accentue aussi un peu l'effet de la sécheresse et détériore l'adéquation entre les mesures et les simulations durant celle-ci.

Pour conclure l'implémentation de la résistance mésophyllienne, modifie peu le couplage eau carbone si celui ci est simulé suivant Ball et al (1987) et le modifie plus s'il est simulé selon Jarvis (1976). Dans les deux cas, cela entraîne à l'échelle annuelle et sur l'ensemble du couvert une augmentation de l'EUE simulée (**figure III.6**). Par contre, de façon plus inattendue, l'introduction de la résistance interne cause une augmentation des FNC aux forts PAR et une diminution au PAR intermédiaires, ce qui peut modifier la réponse du modèle au PAR. Enfin globalement l'intégration de la résistance interne n'améliore pas l'adéquation entre mesures et simulations à Hesse entre 1997 et 2003 et tend même à la détériorer en entraînant une augmentation de la transpiration.



**Figure III.6 :** Effet des différents modes de couplage eau carbone et de l'introduction de la résistance interne sur les FNC et de TR journalières à Hesse en 2003 (en moyenne glissante sur 14 jours) et sur l'Efficiency d'Utilisation de l'Eau annuelle entre 1997 et 2003.

### 3.3 Simulation de l'allocation du carbone et de la structure du couvert

#### 3.3.1 Introduction

Lors de la validation du modèle par confrontation aux mesures de croissances (**Chap. II**), nous avons montré que CASTANEA surestimait constamment les croissances mesurées. Trois types d'hypothèses peuvent expliquer cette surestimation :

- ⇒ Une surestimation de la photosynthèse due à l'utilisation de données journalières, ou à une surestimation, soit des capacités photosynthétiques, soit de la conductance stomatique notamment pour les vieilles parcelles.
- ⇒ Une sous-estimation de la respiration autotrophe à cause d'une diminution trop forte de la proportion de tissus vivants avec l'âge.
- ⇒ Une surestimation de l'allocation du carbone vers bois du fait d'une sous-estimation de l'allocation vers d'autres compartiments, notamment les racines fines. En effet le rapport entre biomasse de racines fines et biomasse foliaire pris constant et égal à 1 est probablement supérieur à cette valeur quand le peuplement vieillit (Magnani et al. 2000) .

Dans ce chapitre, nous avons tenté de tester la dernière hypothèse. Le carbone disponible pour la mise en place de nouvelles structures est égal à la différence entre la Production Primaire Brute (PPB) et de la Respiration Autotrophe (RA) du couvert. Ensuite, ce carbone disponible est réparti entre les différents « compartiments », feuilles, bois aérien, grosses racines, fines racines selon des coefficients d'allocation. Comme nous l'avons indiqué dans le **chapitre I**, l'utilisation de coefficients d'allocation constants ne permet pas de prendre en compte des effets âges ou des effets fertilité, il est alors nécessaire d'implémenter des règles mécanistes d'allocation, ou de contraindre les coefficients d'allocation selon différents critères. Nous avons choisi la seconde solution car elle est plus facile à mettre en œuvre puisqu'elle ne nécessite pas d'importantes modifications de structure du modèle. Nous avons développé un modèle d'allocation pour les espèces décidues en utilisant deux sortes de contraintes fonctionnelles. La première est l'homéostasie de la quantité de réserves carbonées : au moment du débourrement il doit exister suffisamment de réserves pour mettre en place les nouvelles feuilles, et la concentration en réserves doit ensuite rester dans des gammes relativement stables (Babaroux et Bréda., 2002). Cette contrainte conditionne à la fois l'indice foliaire et l'allocation vers les réserves. La seconde contrainte correspond aux facteurs hydrauliques, l'arbre doit constamment maintenir un continuum d'eau entre le sol et les feuilles, ce qui conditionne sa surface de tissus conducteurs, sa conductance stomatique, et le rapport entre surface foliaire et surface racinaire. A partir de ce schéma, nous verrons par la suite qu'il est notamment possible de contraindre l'allocation aux racines fines.

La simulation de la dynamique du peuplement préalable à la prise en compte des effets sylvicoles est un autre objectif important. Cela nécessite la modélisation de la densité de tiges, puis de la répartition du carbone entre la croissance en hauteur et la croissance en diamètre des tiges. La densité de tiges dépend essentiellement des pratiques sylvicoles et d'une mortalité naturelle des tiges. Ces simulations permettent notamment de vérifier la robustesse du modèle sur de très longues séries. Pour cet objectif, nous avons conservé la représentation du peuplement par un arbre moyen, mais à terme la modélisation de la distribution des tiges en diamètre et hauteur se révélera probablement nécessaire.

Les modifications apportées au modèle sont ensuite testées, en comparant les simulations de croissance aérienne du bois (tronc+branche) et le cas échéant d'indice foliaire, avec des mesures réalisées sur 22 parcelles de Fontainebleau de hêtres et de chênes, de 1994 à 1999. D'autre part, la modélisation de l'évolution en structure du peuplement est validée à Hesse sur 50 ans et la robustesse du modèle est analysée sur deux vieilles parcelles de hêtres et de chênes à Fontainebleau par une simulation longue de 1868 à 2000.

### 3.3.2 La simulation de l'allocation aux racines fines

L'allocation aux racines fines conditionne la biomasse en racines fines et donc la surface développée par le système racinaire. Les modèles d'architecture hydrauliques prédisent l'existence d'une relation entre surface racinaire et surface foliaire (Shinosaki et al. 1964). Magnani et al. (2002) ont utilisé ces relations allométriques pour quantifier le puits de carbone que représente le renouvellement et l'accroissement des racines fines. Ils ont ainsi démontré que ce puits pouvait jouer un rôle important pour expliquer la baisse de productivité avec l'âge.

Nous avons développé un modèle empirique d'allocation contraint par les contraintes hydrauliques. Le coefficient d'allocation vers les racines fines est calculé chaque jour selon les équations suivantes :

$$\left( AG_{\text{fine roots}} \right)_{t+1} = \left( AG_{\text{fine roots}} \right)_t \times \left( \frac{B_{\text{theoretical fine roots}}}{\left( B_{\text{fine roots}} \right)_t} \right) \quad (14)$$

Avec  $AG_{\text{fine roots}}$ , l'allocation vers les racines fines et  $\left( B_{\text{fine roots}} \right)_t$  la biomasse de fines racines au jour t.  $B_{\text{theoretical fine roots}}$  correspond à une biomasse de racines fines théorique qui permet de maintenir l'équilibre hydraulique dans le continuum sol-plante. Cette biomasse est calculée chaque jour en fonction la biomasse foliaire (BF) et d'un coefficient de proportionnalité (*coef*). Ce coefficient (*coef*) peut être pris à une valeur constante qui dépend de l'espèce (**voir tableau II.2**) ou être calculé en fonction de la conductivité hydraulique, de la hauteur moyenne des arbres et du taux de renouvellement des racines fines.

$$B_{\text{theoretical fine roots}} = BF \times \text{coef} \quad (15)$$

Pour modéliser les variations ce coefficient (*coef*), nous avons inversé les équations données par Magnani et al. (2002). Dans leur travail, ils explicitent l'effet des contraintes hydrauliques sur les relations allométriques entre les biomasses de feuilles, de racines fines et d'aubier sur le pin sylvestre. En effet, à partir de l'équation de diffusion de l'eau dans le continuum sol-plante (eq. 16), il est possible de déduire des relations entre la transpiration, les potentiels hydriques dans le continuum sol-plante, la hauteur de l'arbre et les résistances au flux d'eau, situées dans les racines fines, dans les tissus conducteurs et les feuilles.

$$TR_{\text{max}} = \frac{\Psi_{\text{soil}} - \Psi_{\text{leaf}} - Hg\rho_w}{R_{\text{root}} + R_{\text{shoot}}} \quad (16)$$

Avec  $TR_{\text{max}}$  la transpiration maximale,  $\Psi_{\text{soil}}$  le potentiel hydrique au niveau du sol au contact des racines fines,  $\Psi_{\text{leaf}}$  le potentiel hydrique de la feuille, H la hauteur, g la constante

gravitationnelle,  $\rho_w$  la densité de l'eau et  $R_{root}$  et  $R_{shoot}$  respectivement les résistances totales au flux d'eau au niveau des racines et de la partie aérienne de l'arbre.

En explicitant chacune des variables de l'équation **16**, il est possible de déterminer des relations entre biomasse foliaire, biomasse racinaire et biomasse d'aubier. Si l'on suppose la **transpiration maximale constante**, plus l'arbre est haut plus il doit réduire les résistances  $R_{root}$  et  $R_{shoot}$  pour maintenir le même flux d'eau. Pour cela, il doit notamment augmenter sa surface racinaire par unité de surface foliaire. Magnani et al (2002) en déduisent une relation entre le rapport entre la biomasse racinaire et la biomasse foliaire et les différentes caractéristiques du peuplement. C'est ce même rapport que nous utilisons comme coefficient pour déterminer la biomasse théorique de racines fines vers laquelle doit tendre la biomasse de racines fines simulée (eq. **15**).

$$\text{coef} = \frac{1 + H \times c \times \frac{TO_{\text{sapwood}}}{TO_{\text{fine roots}}}}{K_r \times R_{\text{hyd}} \times LMA} \quad (17)$$

$$\text{avec } c = \sqrt{\left( \frac{K_r \times TO_{\text{fine roots}} \times \rho_s}{K_s \times TO_{\text{sapwood}}} \right)} \quad (18)$$

$\rho_s$  est la densité du bois,  $K_s$  la conductivité hydraulique de l'aubier,  $K_r$  la conductance hydraulique des fines racines et  $TO_{\text{fine roots}}$  et  $TO_{\text{sapwood}}$  respectivement les taux de renouvellement des racines fines et de l'aubier. La résistance hydraulique totale ( $R_{\text{hyd}}$ ) est calculée de la manière suivante :

$$R_{\text{hyd}} = \frac{\left( -\Psi_{\text{soil}} - \frac{H}{1000} \times 9.8 - \Psi_{\text{crit}} \right)}{TR_{\text{max}}} \quad (19)$$

$\Psi_{\text{crit}}$  étant le potentiel hydrique critique en deçà duquel le xylème subi l'embolie.

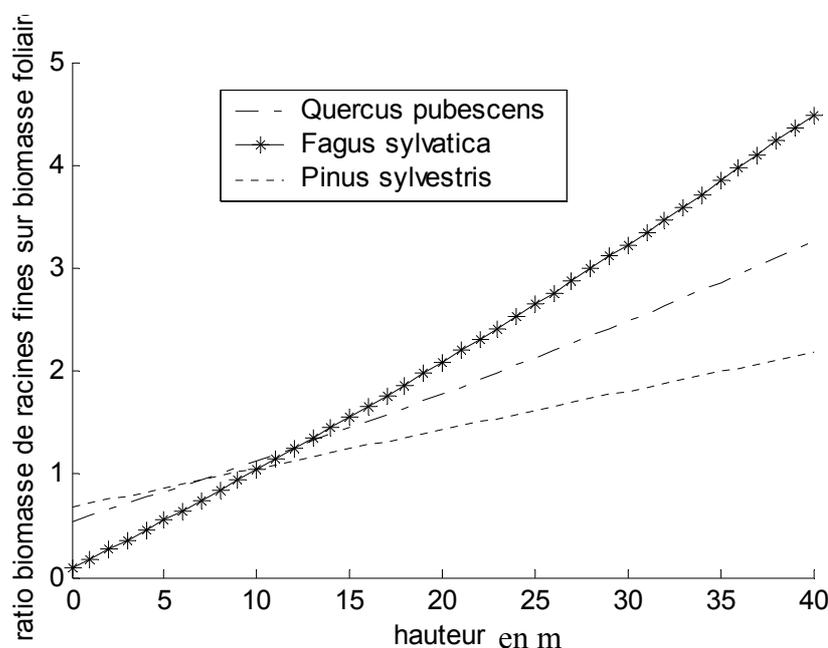
La transpiration maximale ( $TR_{\text{max}}$ ) peut être forcée en fonction de l'espèce ou calculée par CASTANEA dans la procédure transpiration.

Magnani et al. (2002) ont développé les équations allométriques pour le pin sylvestre, nous avons transposé au hêtre et au chêne en utilisant des paramètres existants dans la littérature. La récapitulation de la paramétrisation est donnée **tableau III.2** et une analyse de sensibilité du rapport  $B_{\text{theoretical fine roots}}/B_{\text{leaves}}$  en fonction de la hauteur est présentée pour les trois espèces **figure III.7**.

**Tableau III.2: Constantes impliquées dans la simulation de la biomasse théorique de racines fines.**

symbole	unité	Pinus sylvestris	Fagus sylvatica	Quercus petraea
$\Psi_{crit}$	Mpa	-2 <sup>1</sup>	-2.2 <sup>4</sup>	-1.85 <sup>6</sup>
$\rho_s$	Kg m <sup>-3</sup>	440 <sup>1</sup>	550 <sup>5</sup>	660 <sup>5</sup>
$K_r$	gH <sub>2</sub> O MPa <sup>-1</sup> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> g <sub>c</sub> <sup>-1</sup>	2.3e-7 <sup>1</sup>	4.7 <sup>e</sup> -6 <sup>2</sup>	6.2e-7 <sup>3</sup>
$K_s$	gH <sub>2</sub> O MPa <sup>-1</sup> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> m <sup>-1</sup>	1.3e-3 <sup>1</sup>	5.6 <sup>e</sup> -5 <sup>2</sup>	1.0e-3 <sup>3</sup>
TO <sub>fine roots</sub>	an <sup>-1</sup>	1.54 <sup>1</sup>	1 <sup>7</sup>	1 <sup>7</sup>
TO <sub>sapwood</sub>	an <sup>-1</sup>	0.025 <sup>1</sup>	0.025 <sup>1</sup>	0.025 <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Magnani et al. 2000 ; <sup>2</sup> Kowalic et al. 1997 ; <sup>3</sup> Nardini et Pitt., 1999 ; <sup>4</sup> Lemoine et al. (2002) ; <sup>5</sup> Barbaroux 2002 ; <sup>6</sup> Damesin 1996 ; <sup>7</sup> Bauhus & Bartsch (1996)



**Figure III.7 :** Simulation du rapport biomasse de racines fines sur biomasse foliaire en fonction de la hauteur suivant l'eq. 15.

Faute d'avoir pu trouver dans la littérature une paramétrisation pour le chêne sessile, les valeurs de conductivité et conductance hydraulique pour le chêne sont celles obtenues par Nardini et Pitt (1999) sur de jeunes plants de chênes pubescents (*Quercus pubescens* Willd.). De même la valeur de  $\Psi_{crit}$  est celle donnée par Damesin (1996) pour des chênes pubescents adultes. Le fait d'utiliser ces valeurs pour le chêne sessile est plus juste que d'utiliser des valeurs issues de hêtre dont le xylème diffère assez fortement. Néanmoins, sur de jeunes plants, les valeurs de  $K_r$  et  $K_s$  sont peut être différentes de valeurs obtenues des arbres adultes. De plus, le chêne pubescent est particulièrement résistant à la sécheresse, ce qui suggère des adaptations hydrauliques différentes de celle du chêne sessile. Enfin, la valeur de résistance hydraulique du bois aérien trouvée par Kowalic et al. (2002) est très élevée, ce qui explique le

fort rapport entre biomasse de racines fines et feuilles qui est simulée chez le hêtre (**figure III.7**).

Le calcul de la biomasse de racines fines aux jeunes âges tient aussi compte du rapport en grosses racines et bois aérien (RS) qui varie de 1.14 à 1 an à 0.2 après 20 ans. Pour éviter une incohérence entre la biomasse de grosses racines et la biomasse de fines racines avant 20 ans, le coefficient de l'équation 17 qui pilote l'allocation vers les fines racines est augmenté linéairement au jeune âge en fonction du RS.

$$\text{coef}_{\text{corr}} = \text{coef} \times \frac{\text{RS}}{0.2} \quad (20)$$

Le coefficient (*coef*) augmente avec la hauteur et donc avec l'âge des arbres. L'allocation aux racines fines augmente donc avec l'âge, ce qui diminue l'allocation vers le bois. Ceci peut ainsi en partie expliquer la diminution de la **productivité aérienne** avec l'âge.

### 3.3.3 La simulation de l'allocation aux réserves

Des réserves glucidiques sont immobilisées dans le bois afin de fournir de l'énergie pendant la période hivernale (Ögren 2000). De plus pour les espèces décidues, la mise en place des nouvelles feuilles requiert l'utilisation de réserves glucidiques dont la concentration diminue donc au moment du débourrement (Barbaroux 2002 ; Barbaroux et Bréda., 2002). Sur de longues périodes ces niveaux de concentration sont régulés faute de quoi les nouvelles feuilles ne peuvent être mises en place. Les mécanismes d'utilisation des réserves demeurent encore peu connus et ils varient probablement selon les espèces (Barbaroux et Bréda 2002). Nous avons donc développé et paramétré un modèle empirique simulant une certaine homéostasie de la concentration en réserves. Ce modèle très simple simule une dynamique inter-journalière et inter-annuelle du coefficient d'allocation, en supposant que plus le niveau des réserves est bas, plus le coefficient d'allocation vers les réserves est élevé. Comme le niveau de réserve ne peut être découplé de l'allocation vers le bois et les grosses racines, le coefficient d'allocation vers les réserves est aussi fonction des coefficients d'allocation vers ces deux compartiments. Cécile Barbaroux (2002) a aussi montré durant sa thèse, à l'aide de ses mesures complétées d'une synthèse bibliographique, que pour des peuplements matures, la teneur en réserve était bien conservée. Nous avons donc conditionné le coefficient d'allocation non par la biomasse de réserve mais par la teneur en réserve (et non la biomasse).

Connaissant l'allocation aux racines fines, les coefficients d'allocation aux réserves et au bois sont simulés selon les équations suivantes :

$$\text{Soit } [\text{reserves}] = \frac{B_{\text{reserves}}}{B_{\text{alive aerial wood}}} \quad (21)$$

$$\begin{aligned}
 \text{Si}([reserves]_t > 0.05) \quad \text{alors} \quad & \left\{ \begin{aligned}
 AG_{\text{aerial wood}} &= \frac{1 - AG_{\text{fine roots}}}{1 + \left( RS + R \times \frac{[reserves]_{th}}{[reserves]_t} \right)} \\
 AG_{\text{coarse roots}} &= RS \times AG_{\text{aerial wood}} \\
 AG_{\text{reserves}} &= AG_{\text{aerial wood}} \times R \times \frac{[reserves]_{th}}{[reserves]_t}
 \end{aligned} \right. \\
 \text{Sinon} \quad & \left\{ \begin{aligned}
 AG_{\text{fine roots}} &= 0.05 \\
 AG_{\text{reserves}} &= 0.5 \\
 AG_{\text{aerial wood}} &= (1 - AG_{\text{fine roots}} - AG_{\text{reserves}}) / (1 + RS)
 \end{aligned} \right.
 \end{aligned}
 \tag{22}$$

Les deux paramètres de ce modèle d'allocation sont la concentration « théorique » en réserve  $[reserves]_{th}$  et  $R$  le rapport entre l'allocation vers le bois et l'allocation vers les réserves, quand la concentration en réserve est proche de l'équilibre. Ces deux paramètres ont été estimés à partir des mesures de réserves glucidiques sur des hêtres à Hesse et des chênes à Champenoux (NE de la France) par C. Barbaroux (pour plus de détails voir aussi Barbaroux et al. 2002). Si les estimations de  $[reserves]_{th}$  sont directement issues des mesures, le paramètre  $R$  est estimé en inversant le modèle CASTANEA sur les deux sites d'étude. En effet, connaissant la photosynthèse et l'accroissement en quantité de réserves, il est possible d'estimer un coefficient d'allocation vers les réserves. De la même manière, connaissant l'accroissement en biomasse du bois on peut estimer l'allocation vers le bois. Le paramètre  $R$  est alors estimé à partir du rapport de ces deux coefficients d'allocation. Les paramètres, ainsi mesurés sur le chêne sessile et le hêtre sont donnés **tableau III.3**.

**Tableau III.3** : Paramètres du modèle d'allocation vers les réserves et le bois

	Symbole	Chêne sessile	Hêtre
Concentrations en réserves	$[reserves]_{th}^2$	0.3	0.2
Ratio entre allocation réserves et bois	$R$	0.5	0.35

Le chêne sessile alloue plus de carbone vers les réserves par rapport au hêtre, il dispose d'une plus grande quantité de réserves. C'est ce qui permet probablement chez cette espèce l'existence d'une croissance précoce du bois au moment du débourrement (Barbaroux, 2002).

### 3.3.4 La simulation de l'indice foliaire

Nous avons développé un modèle de simulation de l'indice foliaire pour le hêtre et le chêne. L'indice foliaire (LAI) se définit comme la moitié de la surface totale développée par les feuilles d'un couvert par unité de surface de sol. Ce paramètre est un élément clé du fonctionnement des écosystèmes puisqu'il conditionne la Production Primaire Nette (Jarvis et

<sup>2</sup> Concentration exprimée par rapport à la biomasse de bois vivant

Leverenz 1983; Vose et Allen, 1988), la transpiration du couvert (Granier et al. 2000b), l'interception de l'eau (Gash 1979) ou la respiration du sol par l'intermédiaire de la quantité de litière (Davidson et al. 2002) ou de la température au niveau du sol (**voir aussi chapitre VI**).

Dans la version de base de CASTANEA décrite dans l'**annexe I**, le LAI est forcé et dépend du site voire de l'année. Certains modèles simulent l'indice foliaire en fonction du bilan de carbone de l'année, souvent en attribuant une allocation prioritaire aux feuilles (Gracia et al. 1999 ; Running et Gower 1991). Ce type de modèle suppose ainsi que l'indice foliaire maximum de l'année en cours dépend du bilan carboné de la même année. La valeur d'indice foliaire ainsi trouvée peut ensuite être corrigée selon les disponibilités en azote et en eau (Running et Gower 1991). Une autre méthode consiste à trouver un LAI d'équilibre, qui optimise le bilan carboné ou limite l'effet de la sécheresse (Woodward 1987 ; Kergoat 1995). Dans le second cas, le LAI est déterminé comme étant le LAI maximum permettant de rester en dessous du nombre maximum de jours de sécheresses pouvant être toléré par l'écosystème. Les principales difficultés concernant la simulation du LAI sont (i) que la mise en place des feuilles a lieu dans une période courte dont la durée dépend de la température et que (ii) l'indice foliaire maximal d'une année dépend probablement de contraintes trophiques.

L'indice foliaire peut se décomposer en deux paramètres : la surface moyenne des feuilles et le nombre de feuilles par unité de surface de sol. Le nombre de feuilles est en partie défini l'année précédente au moment de la production des bourgeons, ensuite si les conditions au moment du débourrement sont défavorables (sécheresse ou niveau de réserve bas) il peut se produire une mortalité de bourgeons ou une diminution de la surface des feuilles émises. Il est donc évident que le LAI d'une année dépend non seulement des conditions « environnementales » de l'année en cours mais aussi de l'année précédente, lorsque les bourgeons ont été mis en place. Dans notre schéma d'allocation la seule variable intégrative du bilan hydrique et carboné de l'année précédente est la concentration en réserves. En effet, si le bilan carboné est mauvais au cours d'une année (forte sécheresse ou peu de rayonnement) alors à la fin de l'année, la concentration en réserves sera plus basse. Les contraintes hydrauliques dues à la hauteur des arbres influencent aussi la teneur en réserves dans notre schéma d'allocation, puisque l'allocation aux racines fines augmentent avec la hauteur ce qui limite l'allocation au bois et ainsi aux réserves.

Nous avons donc développé un modèle de simulation du LAI dont le nombre de feuilles mis en place l'année  $n$  dépend de la concentration en réserves au moment du débourrement, concentration qui intègre les conditions environnementales et les caractéristiques du peuplement de l'année  $n-1$ . Cette liaison entre réserves et indice foliaire permet de prendre en compte deux caractéristiques des variations spatiotemporelles du LAI, la baisse du LAI mis en place l'année suivant une sécheresse (Le Dantec et al. 2000) et la baisse de LAI avec l'âge.

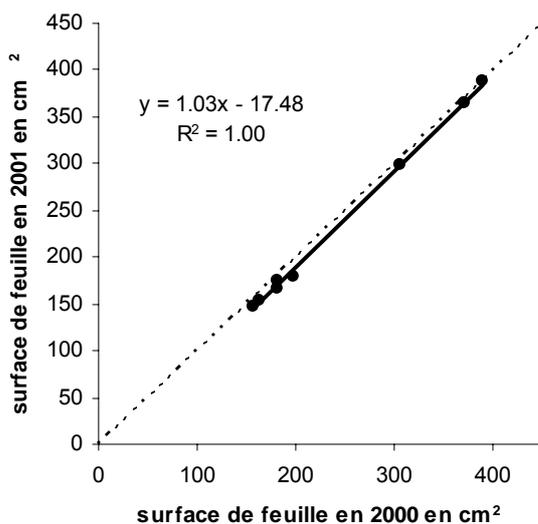
Cependant, les variations d'indice foliaire dépendent aussi étroitement des pratiques sylvicoles (Le Dantec et al. 2000). Lors d'une coupe, dans le modèle le nombre de feuilles diminue donc proportionnellement à la biomasse enlevée de manière indépendante des réserves. Une faiblesse du modèle de simulation tel qu'il est conçu est l'absence de liaison avec la densité de tiges. Nous discuterons de ce point par la suite.

Pour exprimer la relation entre concentration en réserves au moment du débourrement et nombre de feuilles émises, nous avons choisi une relation logistique suivant l'équation suivante :

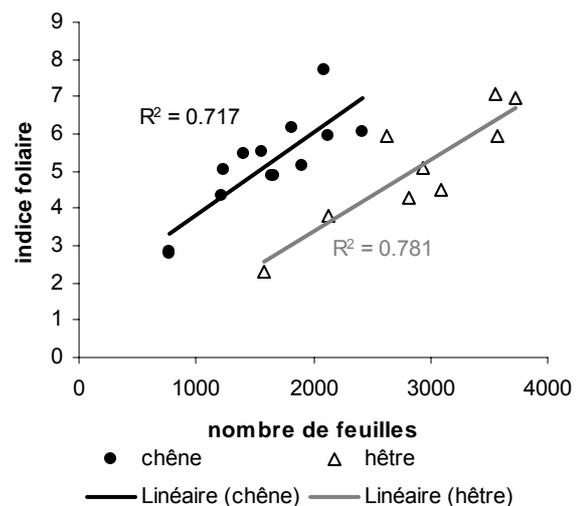
$$N_{\text{feuilles}} = R_{\text{minmax}} \times N_{\text{max}} + \frac{(1 - R_{\text{minmax}}) \times N_{\text{max}}}{1 + \left( \frac{[\text{reserves}]_{\text{debourement}}}{C_{\text{LAI2}}} \right)^{C_{\text{LAI1}}}} \quad (23)$$

Avec  $N_{\text{feuilles}}$  le nombre de feuilles émises,  $N_{\text{max}}$  le nombre maximal de feuilles par mètre carré de sol,  $R_{\text{minmax}}$  le rapport entre  $N_{\text{max}}$  et le nombre minimal de feuilles émises par mètre carré de sol pour une espèce donnée,  $[\text{reserves}]_{\text{debourement}}$  la concentration en réserves le jour du débourrement et  $C_{\text{LAI1}}$  et  $C_{\text{LAI2}}$  deux paramètres de calibration de l'équation logistique. Des relations de type sigmoïde ont aussi été testées, néanmoins elles donnent de moins bons résultats.

Ensuite l'indice foliaire maximal est calculé à partir de  $N_{\text{feuilles}}$  et de la surface moyenne des feuilles, prise à une valeur constante ne dépendant que de l'espèce. Nous avons supposé que sur le hêtre et le chêne les variations de l'indice foliaire étaient essentiellement dues à des variations du nombre de feuilles. En 2000 et 2001 des prélèvements de feuilles ont été menés sur 8 parcelles : quatre hêtraies et trois chênaies. Les surfaces de feuilles moyennes présentent peu de variations entre les deux années (**figure III.8**), ce qui semble confirmer cette hypothèse. D'autre part, en 2002 ces mêmes mesures ont été réalisées sur 22 parcelles représentatives du sud du massif de Fontainebleau, conjointement à des mesures d'indice foliaire. A partir des mesures de surface de feuilles et d'indice foliaire, il est possible d'estimer le nombre de feuilles par unité de surface de sol pour chacune de ces parcelles. Plus de 70% de la variabilité spatiale du LAI est expliquée par les variations du nombre de feuilles (**figure III.9**). Ces deux résultats démontrent la prépondérance du nombre de feuilles dans la détermination spatiale et temporelle de l'indice foliaire.



**Figure III.8 :** Surface moyenne des feuilles sur 8 parcelles à Fontainebleau en 2001 et 2002



**Figure III.9 :** Relation entre le nombre de feuilles et l'indice foliaire sur 22 parcelles à Fontainebleau en 2002

Nous avons supposé que le nombre de feuilles était compris dans certaines gammes de valeur. A partir des estimations du nombre de feuilles en 2002 sur 22 parcelles à Fontainebleau, il a ainsi été possible d'estimer le rapport entre le nombre minimal et le nombre maximal de feuilles émises ( $R_{\min\max}$ ) et ce en distinguant le hêtre et le chêne. Ce paramètre permet de borner le nombre de feuilles et donc l'indice foliaire dans des gammes plausibles. Nous supposons ici que la variabilité spatiale à Fontainebleau représente toute la gamme de variabilité d'indice foliaire.

Sur ce même réseau de parcelles nous disposons de l'ensemble des paramètres requis pour la paramétrisation de CASTANEA (azote foliaire, réserve utile en eau, biomasse, indice foliaire) et à sa validation (accroissement en biomasse). Les mesures d'indice foliaire et d'accroissement en biomasse ont été réalisées de 1994 à 1999. Une description des parcelles est donnée paragraphe 3.3.7. Les deux paramètres de l'équation logistique (23) ont ainsi été calibrés de manière à reproduire le mieux possible les mesures de LAI (voir partie évaluation du modèle). Les paramètres conditionnant la simulation de l'indice foliaire sont présentés **tableau III.4**.

**Tableau III.4** : Paramètres conditionnant la simulation de l'indice foliaire

	Symbole	Chêne sessile	Hêtre
Surface moyenne des feuilles cm <sup>2</sup>	$S_{\max}$	33	18
Nombre maximum de feuilles	$N_{\max}$	2800	5000
Nombre minimal de feuilles	$N_{\min}$	900	2100
Ratio entre le nombre minimal et maximal de feuilles pour l'espèce étudiée	$R_{\min\max}$	0.32	0.42
Paramètre de la logistique	$C_{LAI1}$	-0.8	-1
Paramètre de la logistique	$C_{LAI2}$	0.07	0.07

A terme,  $N_{\max}$  et  $R_{\min\max}$  devraient être reliés à la densité de tiges. En réalité le LAI n'est pas contraint uniquement par la quantité de réserves disponibles mais il existe aussi des contraintes « physiques ». Lorsque la densité de tiges est faible, le LAI ne peut pas dépasser une certaine valeur et ce, même si les conditions du milieu sont très favorables.

### 3.3.5 Simulation de la densité de tiges, de la hauteur et du diamètre moyen.

L'évaluation du modèle par confrontation à des données forestières sur le long terme ou sur de vastes étendues spatiales nécessite la simulation de trois variables forestières fondamentales : la densité de tiges, la hauteur et le diamètre. En général, les modèles forestiers simulent empiriquement ces variables en fonction de l'espèce, de l'âge et du degré de fertilité de la parcelle. L'utilisation d'un modèle basé sur les processus comme CASTANEA, présente le double intérêt de pouvoir simuler les variations inter-annuelles de croissance en permettant de quantifier les effets des sécheresses ou des pratiques sylvicoles et de pouvoir prédire sur le long terme l'effet des changements climatiques sur ces paramètres forestiers clés que sont la hauteur et le diamètre.

Nous avons implémenté dans CASTANEA des algorithmes simples et empiriques permettant la simulation de ces variables. Dans un premier temps, comme CASTANEA est un modèle peuplement, nous simulons les variables moyennes sur l'ensemble du peuplement (diamètre moyen et hauteur moyenne).

L'évolution de la densité de tiges dépend des coupes et de la mortalité naturelle due à la compétition. Le nombre de tiges est diminué d'une proportion de coupe ( $P_{coupe}$ ), qui est soit

connu à une date donnée, soit simulé selon un scénario sylvicole. Par défaut, la proportion de tiges enlevées est égale à la proportion de biomasse enlevée, mais cette hypothèse s'avère fautive dans la plupart des éclaircies. Il est donc possible, soit d'affecter un coefficient de proportionnalité entre le nombre de tiges enlevées et la proportion de biomasse enlevée, soit de forcer les deux types de proportions, quand cette information est disponible.

$$P_{\text{coupe tige}} = \beta_{\text{coupe}} \times P_{\text{coupe biomasse}} \quad (24)$$

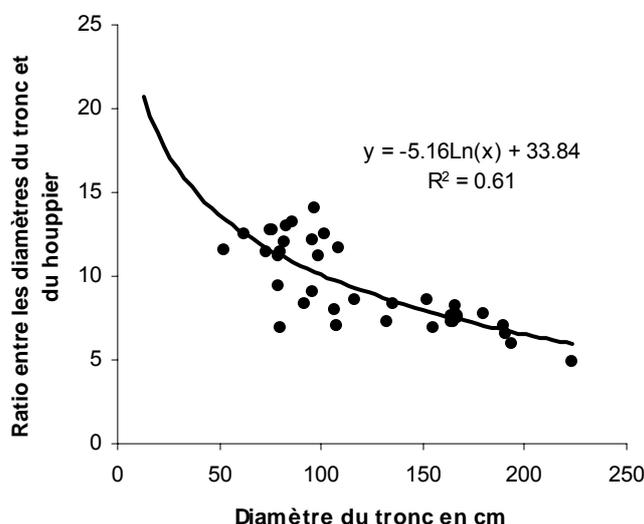
La mortalité naturelle dépend du degré de compétition et de l'état du peuplement. Le niveau de compétition ( $S_{tc}$ ) est estimé à partir du rapport entre le diamètre du tronc et celui du houppier ( $\lambda_c$ ) suivant Bossel (1996).

$$S_{tc} = \frac{\text{densite}}{10000} \frac{\pi}{4} (\lambda_c \times \text{Diam})^2 \quad (25)$$

*Diam* étant le diamètre du tronc en cm et *densite* le nombre de tige à l'hectare.

Le rapport entre le diamètre du tronc et celui du houppier ( $\lambda_c$ ) a été estimé à partir des mesures de projection de houppier et de diamètre de tronc, que nous avons effectuées sur une hêtraie de Fontainebleau (réserve intégrale de la Tillaie, voir chapitre 5 pour plus de détails). Ce rapport dépend du diamètre du tronc au jeune âge, puis devient constant après (**figure III.10**), nous l'avons donc modélisé par une équation logarithmique en fonction du diamètre du tronc.

$$\lambda_c = -5.16 * \ln(\text{Diam}) + 33.84 \quad (26)$$



**Figure III.10:** Relation entre le rapport entre les diamètres du tronc et du houppier ( $\lambda_c$ ) et le diamètre du tronc mesuré en 2002 à la Tillaie

La mortalité naturelle des tiges est ensuite estimée à partir de la quantité de réserves et de l'indice de compétition. Le modèle simule aléatoirement une variabilité de quantité de réserves suivant une loi normale d'écart type  $\sigma_{\text{reserves}}$  qui dépend du niveau de compétition. Chaque tige dont la quantité de réserves est négative est alors comptabilisée comme morte.

$$B_{\text{reserves}}(\text{tige } x) = (1 + Y \times \sigma_{\text{reserves}}) \times B_{\text{reserves}}(\text{parcelle}) \quad (27)$$

$Y$  est une variable aléatoire suivant une loi normale centrée et réduite.  $\sigma_{reserves}$  est calculé à partir de l'indice de compétition ( $S_{tc}$ ) et un coefficient empirique ( $\beta_{stc}$ ) comme suit :

$$\sigma_{reserves} = \beta_{stc} \times S_{tc} \quad (28)$$

Le coefficient  $\beta_{stc}$  a été calibré à Fontainebleau sur la simulation de 1869 à 2000 afin d'obtenir une densité de tige proche de celle estimée par le table de production de Hamilton classe de fertilité 10. Dans cette simulation, le pourcentage des coupes est estimé à partir d'un scénario sylvicole (voir paragraphe 3.3.8).

Les hauteurs et les diamètres moyens sont calculés à chaque fin d'année. L'accroissement en bois aérien simulé par CASTANEA ( $GB_{aerial\ wood}$ ) est d'abord réparti entre l'accroissement des branches et celui des troncs en fonction de la proportion de branches qui augmente avec l'âge du peuplement ( $age\_peup$ ) selon l'équation 29.

$$P_{branche} = \frac{B_{branche}}{B_{aerial\ wood}} = 0.004 \times age\_peup \quad (29)$$

$P_{branche}$  est ensuite borné entre 0.1 et 0.3 (pour des futaies régulières).

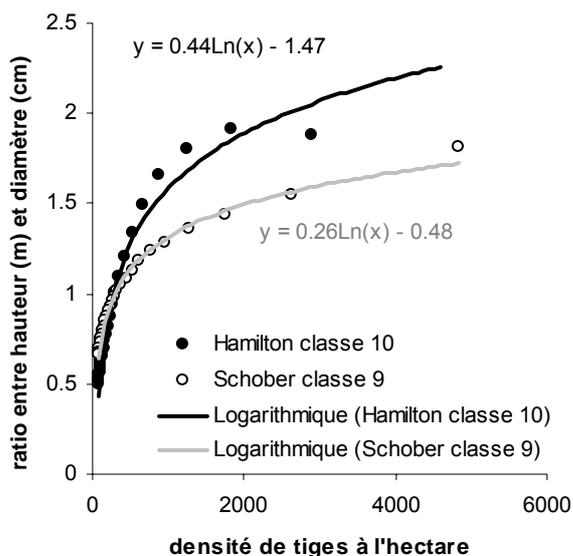
$$GB_{trunk} = (1 - P_{branche}) \times GB_{aerial\ wood} \quad (30)$$

Ensuite, les accroissements en diamètre ( $R_d$ ) et en hauteur sont calculés suivant l'approche utilisée dans TREEDYN3 (Bossel, 1996, Peng et al. 2002).

$$R_d = \frac{4 \times GB_{trunk}}{\pi \times \varphi \times \rho_s \times Diam^2 \times \left( 2 \frac{Hauteur}{Diam} + GF \right)} \quad (31)$$

$$R_h = GF \times R_d \quad (32)$$

Avec  $\rho_s$  la densité du bois (voir **tableau III.2**),  $\varphi$  le coefficient de forme du tronc (pris égal à 1/3 pour le hêtre) et  $GF$  un facteur de répartition de la croissance entre hauteur et diamètre.  $GF$  varie avec la densité d'arbres.  $GF$  a été paramétré pour le hêtre. Nous avons utilisé la table de production de Schober 1972 (pour le NE de la France) pour la classe de fertilité 7 et la table de Hamilton et Christie 1971 (pour le NO de la France) pour la classe de fertilité 10 (in Tessier du Cros 1981) pour en déduire une relation logarithmique entre le rapport  $Hauteur/Diam$  et la densité de tiges (**figure III.11**).



**Figure III.11:** Rapport entre la hauteur dominante (en m) et le diamètre du tronc (en cm) en fonction de la densité de tiges à l'hectare pour le Hêtre.

$GF$  est ensuite modélisé selon les sites (Fontainebleau ou Hesse) par l'une ou l'autre de ses équations logarithmiques.

### 3.3.6 Evaluation du modèle d'allocation à Hesse et à Fontainebleau

Nous avons tout d'abord évalué le modèle d'allocation vers les racines et les réserves seules. Dans ce modèle, l'allocation vers le bois est la résultante et les mesures de croissance du bois aérien à Fontainebleau n'ont servi à aucun moment à la paramétrisation du modèle. La comparaison entre les mesures et les simulations d'accroissement du bois aérien, constitue donc **une validation** du modèle CASTANEA. Nous avons évalué la capacité du modèle à reproduire les variations de croissance à la fois spatiales et temporelles. A chaque fois, nous avons comparé deux versions du modèle : la version avec allocation constante décrite dans l'**annexe I** et la version avec allocation variable décrite dans les paragraphes 3.3.2 et 3.3.3, qui permet de simuler une variabilité **inter-annuelle** et **spatiale** de l'allocation. Une partie de la variabilité spatiale correspond en fait à un effet âge entre les différents peuplements. A part ce qui concerne l'allocation, toutes les simulations sont réalisées avec la version de CASTANEA décrite dans l'**annexe I**, avec comme seule modification le paramètre  $\theta$  pris égal à 0.7 (voir discussion chapitre II).

Nous avons utilisé à cet effet deux jeux de données. Le premier est constitué par 22 parcelles du massif de Fontainebleau dont la superficie moyenne est de 11.2 Ha. Ces parcelles sont dominées par les chênes sessiles et pédonculés (*Quercus petraea* (Matus) Liebl., *Quercus robur* (Matus) Liebl.), et le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) Sur ce réseau de parcelles, représentatif des espèces décidues de la forêt de Fontainebleau (Le Dantec et al. 2002), un suivi de l'indice foliaire au PCA LAI 2000 (voir chapitre 6 et **annexe VI**) et des mesures ponctuelles des caractéristiques structurales et biochimiques des feuilles ont été entreprises depuis 1994. Des inventaires en circonférence en 1995 et 1999 ont permis l'estimation des biomasses (Le Dantec 2000 ; Barbaroux 2002). Enfin les accroissements en biomasse aérienne ont été estimés à partir de carottes réalisées sur 30 arbres sur chaque parcelle (Barbaroux 2002). Les mesures effectuées sont résumées **tableau III.5**.

**Tableau III.5** : Type de mesures effectuées sur le réseau de parcelles de Fontainebleau.

Type de mesures	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
Indice foliaire <sup>1</sup>	X	X	X	X	X	X		X	X	
Masse surfacique des feuilles (LMA)	X							X <sup>2</sup>	X	X
Azote foliaire	X							X <sup>2</sup>	X	X
Autres minéraux	X									
Biomasse aérienne		X				X				
Accroissement en biomasse <sup>3</sup>	X	X	X	X	X	X				

<sup>1</sup>le LAI n'a pas été mesuré chaque année sur toutes les parcelles; <sup>2</sup>Seulement sur 6 parcelles ; <sup>3</sup>Les carottes sont réalisées en 1999 et les estimations d'accroissement à partir des largeurs de cernes remontent jusqu'en 1970

Sur chacune des parcelles la réserve utile en eau et la texture du sol ont été estimées à partir d'un réseau de points de sondage effectué par l'ONF (**annexe VIII**). L'estimation de la réserve utile passe d'une part, par l'estimation de l'humidité au point de flétrissement permanent et à la capacité au champ selon des fonctions de pédotransfert dont les entrées sont la texture du sol (Saxton et al. 1996) et d'autre part par l'évaluation de la hauteur du sol. Plus de détails concernant les estimations de réserves utiles et du carbone du sol, sont dans l'**annexe VIII**. L'agrégation du couvert n'a pu être estimée, elle est donc spatialement constante et égale à sa valeur moyenne donnée **tableau II.4**. Les paramètres sont donnés des **tableaux III.6 et III.7**.

**Tableau III.6** : Liste des paramètres spatialement variables des 22 parcelles de Fontainebleau

N°ONF de la parcelle	Nom de la parcelle	Espèce dominante	Azote <sup>1</sup> foliaire %	LMA <sup>1</sup> gC m <sup>-2</sup> feuilles	RU mm	Biomasse bois aérien gC m <sup>-2</sup> sol (1994)	Age an (1994)
164	<b>C3</b>	Quercus	2.3	111	121	11131	161
178	<b>C19</b>	Quercus	2.41	113	178	14544	181
180-181	<b>CH4</b>	Quercus	2.22	111	111	11763	133
542-553	<b>C8</b>	Quercus	2.6	108	98	17560	199
566	<b>CH5</b>	Quercus	2.36	108	143	11705	207
552-551	<b>CH2</b>	Quercus	2.47	94	93	12939	163
676-666	<b>CH1</b>	Quercus	2.11	113	142	9232	111
40	<b>C10</b>	Quercus	2.05	108	88	7528	88
669	<b>C5</b>	Quercus.			156	15842	151
687	<b>C4</b>	Quercus	2.26	123	168	14077	148
576	<b>C6</b>	Quercus	2.26	117	189	14496	188
555	<b>C16</b>	Quercus	2.1	132	131	1069	13
543	<b>C18</b>	Quercus	2.52	112	157	2707	17
678	<b>H2</b>	Fagus	2.39	109	99	5021	46
675	<b>H1</b>	Fagus	2.33	115	112	6514	48
80-82	<b>H7</b>	Fagus	2.74	102	115	4194	44
637	<b>H4</b>	Fagus	2.29	97	126	11876	79
639	<b>H12</b>	Fagus	2.4	96	136	5570	80
179	<b>H8</b>	Mixte	2.19	113	101	4423	28
554	<b>H9</b>	Fagus	2.26	90	101	13628	131
174	<b>H10</b>	Fagus	2.5	104	106	2912	33
556	<b>H13</b>	Fagus	2.8	106	133	3494	29

<sup>1</sup> Nous avons utilisé les mesures de 2002

Pour la parcelle C5, nous ne disposions pas d'estimation de l'azote foliaire et de la masse surfacique en 2002, nous n'avons donc pas utilisé cette parcelle par la suite. Des mesures réalisées en 1994 ont été effectuées sur cette parcelle, mais comme il existe des écarts significatifs entre l'ensemble des mesures de 1994 et de 2002, notamment en ce qui concerne la masse surfacique, nous avons préféré utiliser les mesures réalisées la même année pour qu'un effet année ne vienne pas interférer avec l'effet spatial. Enfin la parcelle mixte H8, composé de chêne et de hêtres, a été simulée comme étant une hêtraie, car le modèle ne peut pas, pour l'instant, simuler des parcelles de type mixte.

**Tableau III.7** : Indice foliaire des 22 parcelles de Fontainebleau de 1994 à 1999

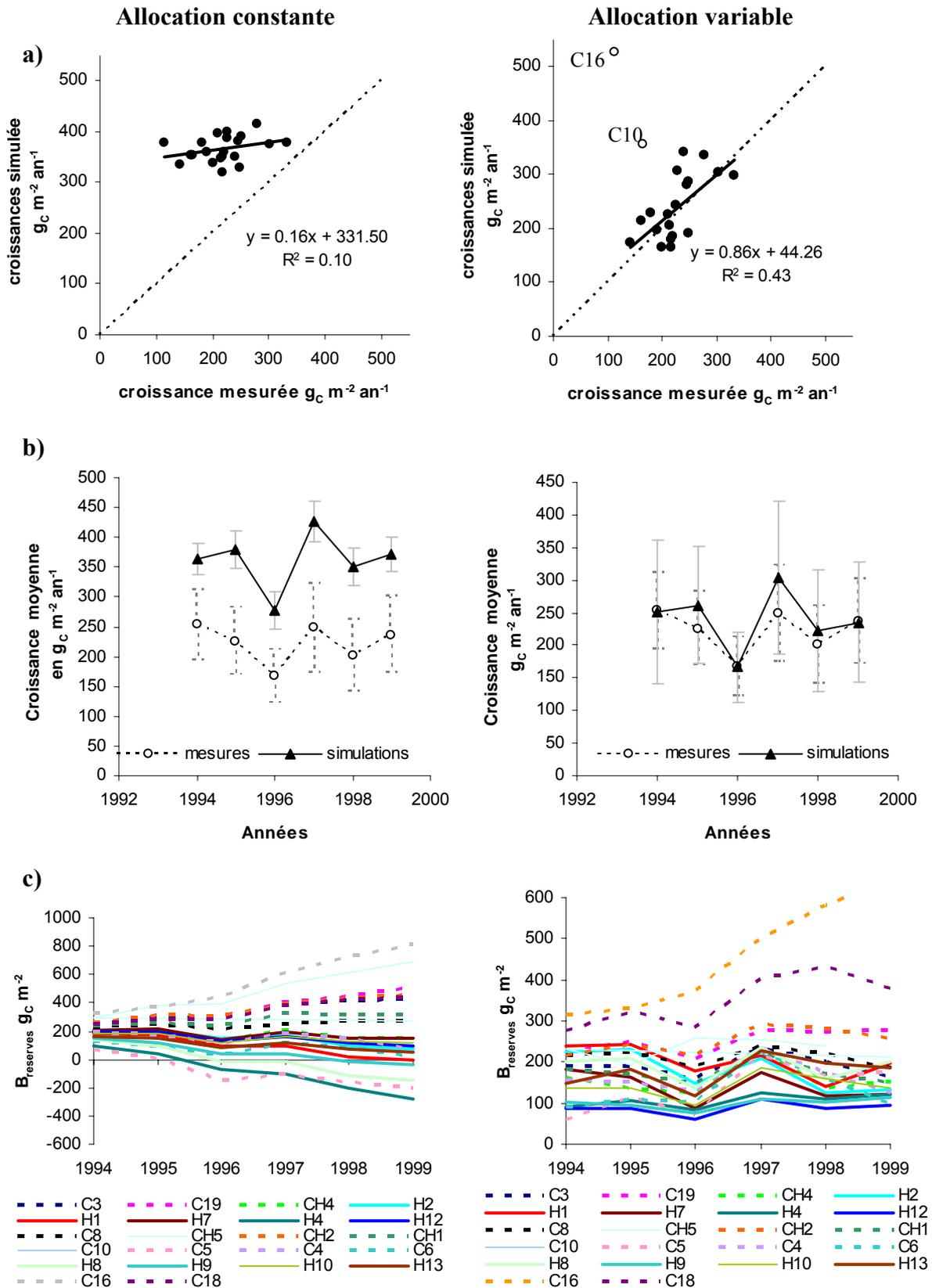
Nom de la parcelle	LAI					
	1994	1995	1996	1997	1998	1999
C3	6.39	6.28	6.79	5.72	6.45	6.33 <sup>1</sup>
C19	5.61	5.45	5.54	5.65	5.88	5.63 <sup>1</sup>
CH4	6.27	6.50	6.85	5.50	7.08	6.67
C8	4.97	5.39	5.57	4.98	6.70	6.58
CH5	6.61 <sup>1</sup>	6.55	7.05	5.87	6.99	6.61 <sup>1</sup>
CH2	6.11 <sup>1</sup>	6.71	6.02	5.32	6.37	6.11 <sup>1</sup>
CH1	6.07	6.64	7.11	6.13	7.02	6.44 <sup>1</sup>
C10	3.66 <sup>1</sup>	3.81	3.52	2.90	2.84	2.87 <sup>1</sup>
C5	6.61	4.86	5.38	4.69	5.53	5.20 <sup>1</sup>
C4	6.21	6.85	7.02	5.84	6.73	6.70
C6	5.79 <sup>1</sup>	4.88	5.88	5.40	6.10	5.79 <sup>1</sup>
C16	3.58 <sup>1</sup>	2.05	4.31	3.01	3.70	3.30
C18	6.80 <sup>1</sup>	6.85	8.04	6.39	5.92	6.80 <sup>1</sup>
H2	3.21	3.90	4.69	5.04	6.23	3.51
H1	3.58	4.29	4.94	5.49	6.42	4.30
H7	5.21	6.03	6.49	5.56	6.67	6.40 <sup>1</sup>
H4	5.00	4.18	4.95	4.60	5.56	5.60
H12	5.63 <sup>1</sup>	5.33	6.10	5.52	5.59	5.63 <sup>1</sup>
H8	6.43	6.48	6.60	5.82	7.35	6.54
H9	4.08	4.12	3.80	3.49	3.45	3.79 <sup>1</sup>
H10	7.96	7.72	7.83	6.20	6.62	7.84 <sup>1</sup>
H13	8.06	7.21	7.61	6.12	6.58	6.40 <sup>1</sup>

<sup>1</sup> LAI non mesuré cette année là sur la parcelle en question, le LAI utilisé est égal à la moyenne des valeurs mesurées sur la parcelle entre 1994 et 1999 en excluant les années après coupe.

Le second jeu de données que nous avons utilisé pour valider l'allocation est un réseau de placettes dont les superficies sont comprises entre 531 et 1385 m<sup>2</sup>, et qui sont situées dans l'air de « footprint » des mesures de flux réalisées sur la hêtraie de Hesse (voir chapitre II). Les paramètres requis pour le modèle CASTANEA ont été mesurés par l'équipe de l'INRA de Champenoux sur 9 placettes, sur lesquelles l'accroissement en biomasse a aussi été estimé par des mesures de microdendrométrie (Bouriaud 2003). Les mesures d'accroissement du bois et d'indice foliaire (par chute de litière) ont été réalisées sur ces 9 placettes en 2001 et 2002 et les caractéristiques biochimiques et structurales des feuilles ont été mesurées en juin 2001. Les réserves utiles ont été estimées à partir du type de sol et de sa profondeur suivant Quentin et al. (2001). Les valeurs ainsi trouvées par O. Bouriaud dans sa thèse sont plus faibles que la valeur donnée par Granier et al. (2000b) sur la placette de EUROFLUX où est localisée la tour. Enfin, le facteur d'agrégation est ici estimé à partir des photographies hémisphériques (voir chapitre VI pour plus de détails). Nous avons forcé dans CASTANEA la date de débourrement mesurée par O. Bouriaud, qui varie entre les différentes placettes. Les paramètres ainsi estimés et permettant la paramétrisation de CASTANEA sont donnés dans le **tableau III.8**.

**Tableau III.8** : Liste des paramètres spatialement variables sur les 9 placettes de Hesse

N° placette	année	LAI	agrégation	LMA g <sub>c</sub> m <sup>-2</sup>	Azote foliaire %	RU mm	Biomasse aérienne g <sub>c</sub> m <sup>-2</sup>	Date de Débourrement Jour calendaire
24	2000	7.89	0.74	91	2.25	130	6192	120
24	2001	7.09	0.74	91	2.25	130	6757	126
35	2000	6.73	0.8	74	2.62	130	6765	120
35	2001	6.7	0.8	74	2.62	130	7327	125
53	2000	7.52	0.66	88	2.38	130	5311	117
53	2001	6.57	0.66	88	2.38	130	5754	126
73	2000	4.72	0.53	91	2.32	105	5079	114
73	2001	5.74	0.53	91	2.32	105	5730	122
75	2000	4.67	0.55	76	2.53	86	5787	114
75	2001	6.92	0.55	76	2.53	86	6515	122
91	2000	4.7	0.55	85	2.62	149	4857	114
91	2001	5.8	0.55	85	2.62	149	5351	127
106	2000	5.89	0.61	81	2.56	140	4741	115
106	2001	6.35	0.61	81	2.56	140	5174	125
128	2000	6.91	0.55	83	2.38	140	7714	116
128	2001	7.19	0.55	83	2.38	140	8316	121
656	2000	7.3	0.66	83	2.38	140	5135	114
656	2001	7.33	0.66	83	2.38	140	5683	121

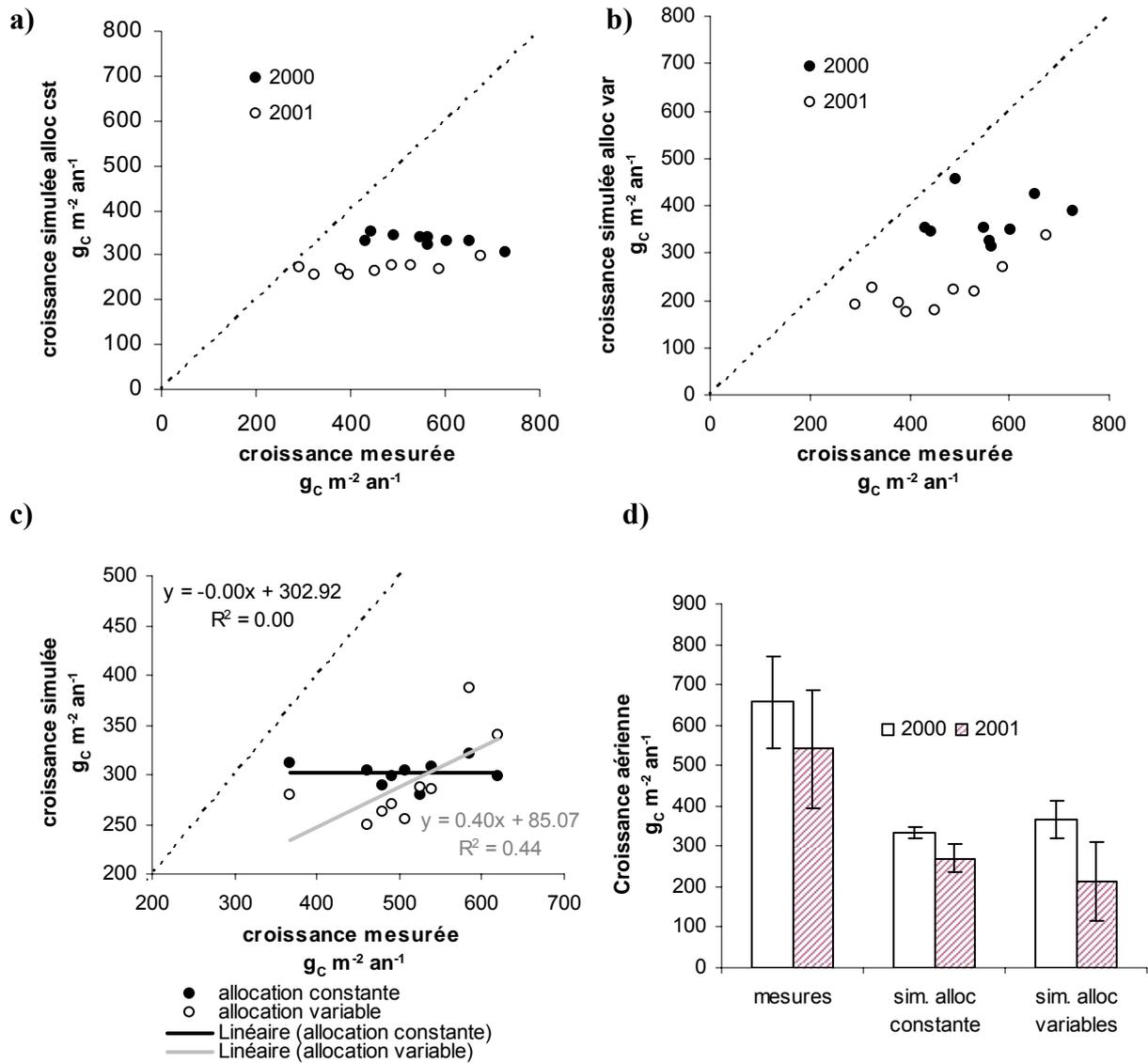


**Figure III.12:** Evaluation du modèle d'allocation à Fontainebleau. **(a) Variabilité spatiale des croissances aériennes :** croissances moyennées sur chaque parcelle entre 1994 et 1999, mesurées et simulées avec allocation constante (gauche) ou avec allocation variable (droite). **(b) Variabilité temporelle des croissances aériennes :** croissances moyennées sur 19 parcelles (sans C10 et C16 et C5) de 1994 à 1999, mesurées et simulées avec allocation constante ou variable. **(c) Biomasses de réserves simulées** avec allocation constante ou variable.

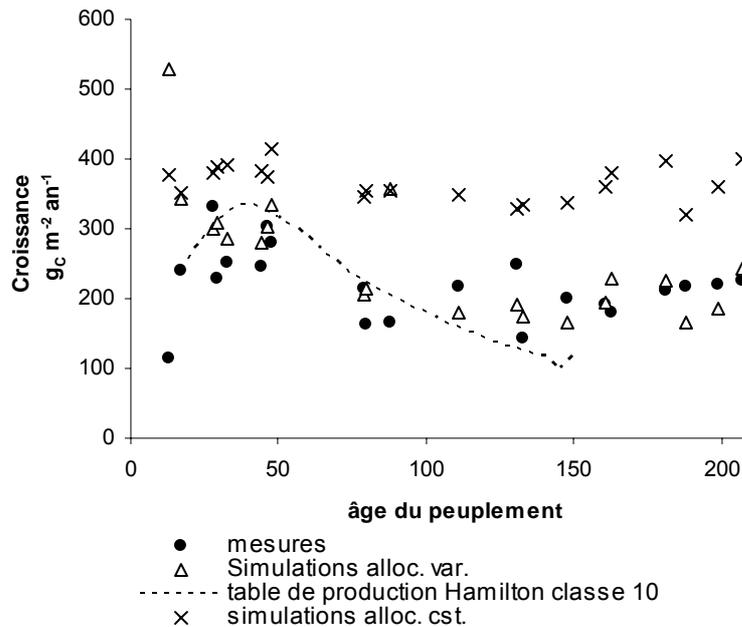
Dans le cas où les coefficients d'allocation sont pris constants dans le modèle, les simulations ne reproduisent pas **les variations spatiales** de croissance tant à Fontainebleau (**Figure III.12a**), qu'à Hesse (**figure III.13a**). De plus, la croissance est systématiquement surestimée à Fontainebleau (**Figure III.12ab**) et sous-estimée à Hesse (**figure III.13ab**). Par contre le modèle reproduit plus de 70% des **variations inter-annuelles** sur 6 ans à Fontainebleau. La simulation d'une variabilité spatiale et temporelle de l'allocation aux racines fines et aux réserves améliore la capacité du modèle à reproduire les variations spatiales, excepté sur 2 parcelles à Fontainebleau et une placette à Hesse. En effet, à Fontainebleau sur deux parcelles (C10 et C16), la simulation de la croissance du bois aérien diverge encore plus des mesures, qu'en allocation constante. Comme ces parcelles ont un indice foliaire faible, l'allocation aux racines fines y est plus faible, ce qui favorise l'accroissement en biomasse. Il est probable, que pour ces parcelles l'allocation aux racines fines soit en fait plus forte, que ce que nous simulons, l'une car elle est jeune (C16), l'autre car la réserve utile y est faible (C10). C10 présente aussi une très faible densité de tiges (433 tiges ha<sup>-1</sup> à 88 ans). Comme le modèle ne tient pas compte de l'effet des densités de tiges sur la croissance totale du peuplement, il la surestime probablement lorsque la densité de tiges est anormalement faible à cause de la sylviculture. Dans des conditions particulières, le modèle d'allocation ne semble donc pas suffisamment robuste. Ceci peut être amélioré en mieux tenant compte par exemple des effets de la sécheresse ou de la compétition sur le taux de renouvellement des racines fines et en intégrant un effet de la densité de tiges. Sur les 19 autres parcelles, les résultats sont plus concluants et le modèle reproduit alors 43% de la variabilité des croissances mesurées. A Hesse, la placette 53 présente un accroissement mesuré très faible, qui n'est pas simulé ni en allocation constante, ni en allocation variable. Sur cette placette le sol présente des traces d'une hydromorphie, qui limite probablement la croissance (Bouriaud 2003) et n'est pas prise en compte dans la version testée du modèle. Etant donné le peu de connaissance que nous avons concernant l'effet de l'hydromorphie sur la mortalité des racines ou sur l'inhibition de la photosynthèse, nous avons simplement pu tester avec CASTANEA que cette hypothèse pouvait en partie expliquer la faible croissance mesurée sur la placette 53, mais sans conclure si cette hypothèse seule pouvait suffire (données non montrées). Sur les 8 placettes restantes CASTANEA reproduit 75% des variations spatiales de croissance à Hesse (**figure III.13b**).

La prise en compte d'une allocation variable diminue fortement la surestimation de la croissance à Fontainebleau, mais accentue par contre légèrement le biais existant à Hesse, notamment en 2001. Ces changements d'allocation modifient peu les dynamiques inter-annuelles d'accroissement du bois à Fontainebleau et les accentuent légèrement à Hesse. Par contre, l'évolution des réserves glucidiques est bien plus stable avec allocation variable tout en maintenant une certaine variabilité spatiale et temporelle. Ce dernier point est important car cela permet la simulation d'arrière effets, notamment par le biais de la simulation de l'indice foliaire (voir paragraphe 3.3.7). Si les réserves étaient totalement maintenues proches de l'équilibre, l'indice foliaire simulé à partir des réserves demeurerait constant.

Avec l'allocation variable, l'effet âge est correctement reproduit pour les vieilles parcelles mais ne l'est pas pour les jeunes de moins de 25 ans (**figure III.14**). Enfin il est aussi intéressant de constater que la Production Primaire Brute simulée n'explique les **variations spatiales** ni à Hesse ( $r=-0.02$ ) ni à Fontainebleau ( $r=-0.27$  en excluant C10 et C16) et les corrélations entre PPB simulées et croissances mesurées sont même négatives.



**Figure III.13:** Evaluation du modèle d'allocation à Hesse. **(a)** Croissance mesurée et croissance simulée avec allocation constante **(b)** ou allocation variable. **(c)** Croissance mesurée et simulée en moyennant sur 2000 et 2001 pour illustrer la variabilité spatiale **(d)** Moyenne sur les 9 placettes en 2000 et 2001 des croissances mesurées et simulées pour illustrer la variabilité temporelle.



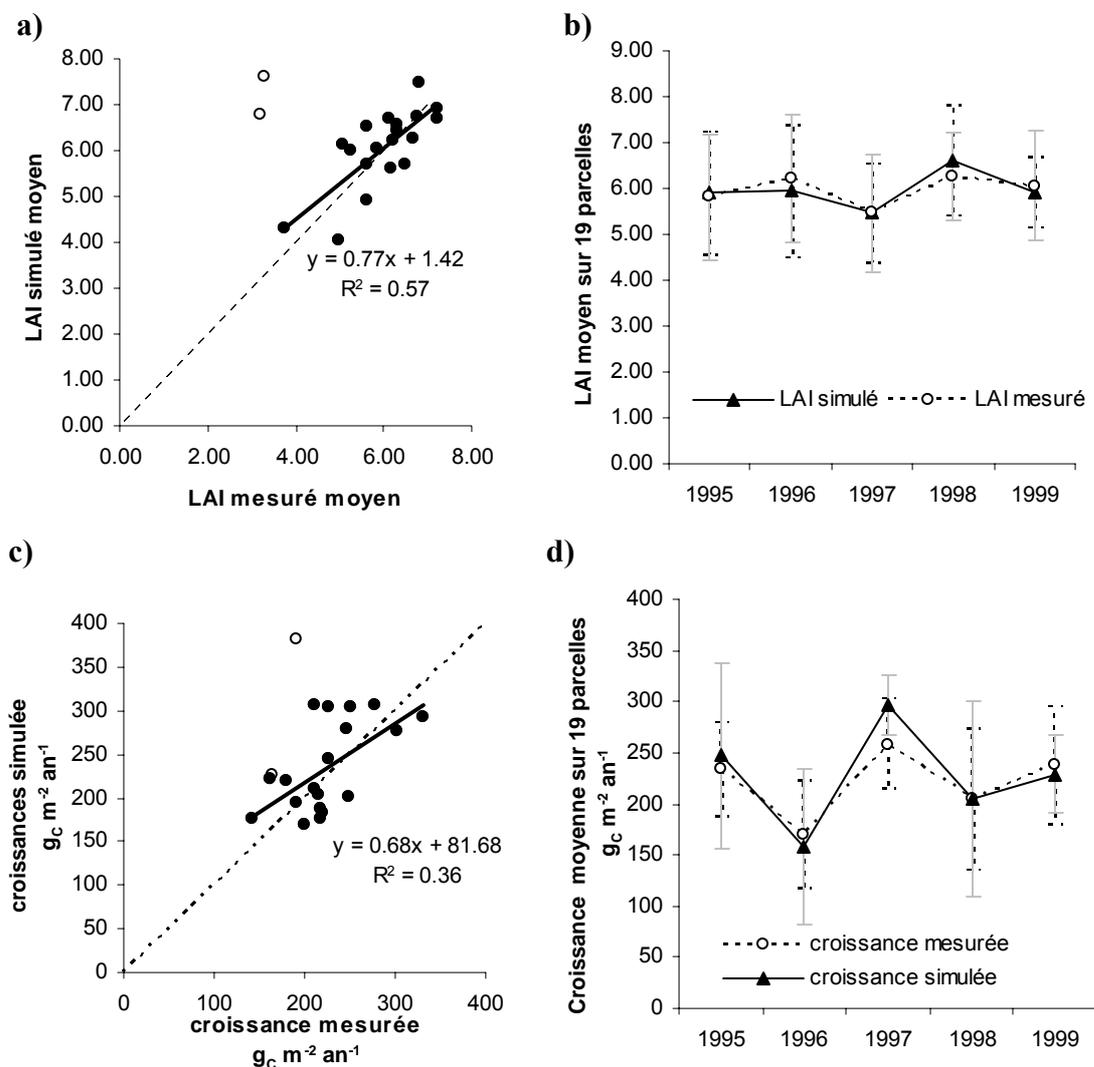
Ces résultats préliminaires sont encourageants sachant que le modèle ne tient pas compte de nombreux facteurs limitant la croissance : carence en phosphore ou potassium, effet du stress hydrique directement sur l'accroissement (division et élongation cellulaire) ou sur le taux de renouvellement des racines fines, effets de la carence azotée autres que sur la photosynthèse, effet de l'hydromorphie et des éclaircies. Par cette étude, nous avons montré le rôle prépondérant de l'allocation du carbone pour expliquer les variabilités spatiales d'accroissement, qui sont très faiblement corrélées aux simulations de Productivité Primaire Brute. Les variations d'allocation du carbone permettent aussi d'expliquer en partie l'effet âge sur la croissance.

Néanmoins, il est aussi possible que nous reproduisions une partie de la variabilité des croissances sans pour autant avoir cibler les bons facteurs de causalité (Mäkela et Valentine, 2001). En effet, il est concevable que **l'allocation simulée** aux racines fines et aux réserves soit seulement corrélée avec le vrai facteur de causalité. Pour vérifier cela, il est nécessaire de mesurer la variabilité effective de l'allocation aux réserves et aux racines fines, ceci peut être réalisé par des mesures directes ou indirectes. D'autre part, la variabilité simulée de la photosynthèse du couvert n'est pas validée. Des mesures de conductance stomatique ou de photosynthèse foliaire sur des parcelles d'âge ou de fertilité différentes permettraient de valider spatialement le modèle de photosynthèse. Cela permettrait de vérifier si la variabilité spatiale de Productivité Primaire Brute n'explique réellement pas la variabilité d'accroissement.

### 3.3.7 Evaluation du modèle de simulation de l'indice foliaire

L'évaluation de la simulation de l'indice foliaire a été réalisée sur 21 parcelles de Fontainebleau (22 parcelles moins C5). Comme les paramètres de la fonction logistique reliant le LAI à la concentration en réserves ont été calibrés à partir des mesures, seule la faisabilité de la démarche est validée. La validité de la paramétrisation n'est donc pas évaluée par cette méthode.

L'indice foliaire est forcé pour l'année 1994, puis est simulé pour les autres années selon l'équation 23. En effet, il faut au moins un an pour que le niveau des réserves représente les conditions physiologiques dans lesquels se trouve le peuplement. L'année 1994 est donc par la suite exclue de l'analyse.

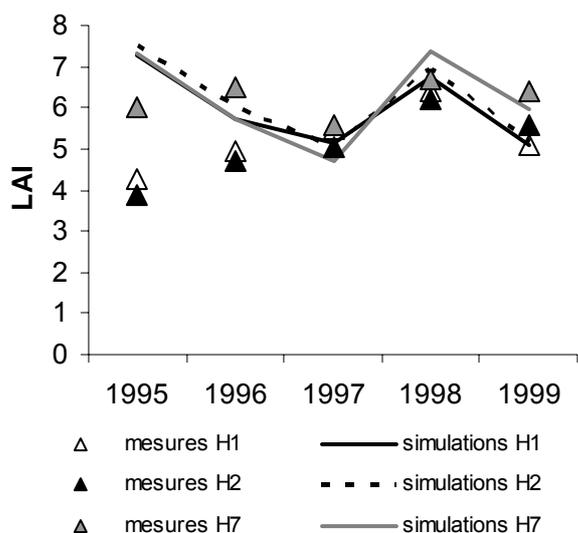


**Figure III.15:** Simulation du LAI à Fontainebleau. Indices foliaires (LAI) simulées et mesurées (a) par parcelle ou (b) par année et croissances mesurées et simulées avec allocation variable et LAI simulé (c) par parcelle ou (d) par année. Dans les mesures et simulations moyennés par année C10 et C16 ne sont pas pris en compte.

Le modèle reproduit 57% des variations spatiales d'indice foliaire si on exclu C10 et C16 qui étaient déjà les deux parcelles posant problème pour le modèle d'allocation (**figure III.15a**). Les variations inter-annuelles sont aussi bien simulées (**figure III.15b**) : on observe surtout l'effet de la sécheresse en 1996 qui conduit à une baisse à la fois de l'indice foliaire mesuré et simulé en 1997. La simulation de l'indice foliaire dégrade peu la simulation de l'accroissement en biomasse aérienne (**figure III.15cd**).

La dynamique de l'indice foliaire (LAI) après une coupe est par contre mal simulée. Sur les parcelles H1, H2 et H7 une coupe a eu lieu en 1993, ce qui explique que l'indice foliaire mesuré soit relativement faible en 1994. Ensuite l'indice foliaire remonte assez

lentement alors que l'indice foliaire simulé est beaucoup plus haut. En effet, le fait que le nombre de tiges ait diminué n'est pas pris en compte par notre modèle, il simule donc directement un indice foliaire proche de la valeur mesurée en 1998. De ce fait la dynamique de LAI simulé entre 1995 et 1998 est fautive (**figure III.15**). Sur H7 une seconde éclaircie a lieu en 1996, l'effet de la coupe est légèrement surestimé par le modèle et comme pour l'effet de la coupe de 1993, le LAI simulé remonte trop fortement en 1998 (**figure III.16**). Si l'effet de la coupe sur l'indice foliaire de l'année d'après est à peu près toujours correctement reproduit, la dynamique après coupe (c.a.d année n+2 et n+3) n'est pas bonne. L'introduction du nombre de tiges dans le modèle peut éventuellement améliorer cela.



**Figure III.16:** Indices foliaires simulés et mesurés pour trois hêtraies subissant des éclaircies en 1993 pour H1 et H2 et en 1993 et 1996 pour H7.

### 3.3.8 Evaluation et robustesse du modèle d'allocation sur le long terme

La validation du modèle d'allocation du carbone sur le long terme a été effectuée sur le hêtre à l'aide de deux simulations. La première a été effectuée à Hesse de 1950 à 2000. Les données météorologiques journalières sur Hesse ont été reconstituées par A. Granier (com pers.) entre ces deux dates. Les résultats des simulations sont comparés à partir de 1970 aux mesures de largeurs de cernes et d'accroissement en biomasse estimé par O. Bouriaud durant sa thèse (Bouriaud 2003). Ces mesures ont été réalisées sur 30 arbres des parcelles 221 et 222 du site de Hesse, qui sont situées à l'ouest du « footprint » des mesures de flux. Ces parcelles sont composées de peuplements plus âgés que ceux présents sur la parcelle où se situe la tour. Les arbres carottés sont âgés de 51 à 79 ans (Bouriaud 2003). Sur ces 30 arbres dominants, les mesures des largeurs moyennes de cernes ont été effectuées sur quatre rayons pour chaque rondelle au 1/100 de millimètre (Bouriaud 2003). L'évolution en biomasse du peuplement a été reconstituée par O. Bouriaud en supposant (i) que les arbres dominants représentaient 90% de la biomasse du peuplement et (ii) en reconstituant la densité d'arbres dominants dans le passé. La date et le pourcentage des coupes en biomasse ont aussi été estimés par O. Bouriaud (**Tableau III.9**). Pour les simulations de CASTANEA, nous avons converti le pourcentage des coupes en biomasse, en pourcentage de tiges enlevées en utilisant un facteur constant pris à 2.6 (i.e 2.6 fois plus de tiges enlevées que de biomasse): cela correspond à une valeur moyenne pour une sylviculture extensive pour une hêtraie simulée par FAGACEES (Dhôte 1991 ; Dhôte et Hervé, 2000), qui est un modèle forestier (Dhôte com pers.). Les simulations de l'évolution de la densité de tiges sont comparées aux valeurs de la table de production de Schober de classe de fertilité 8. Comme nous voulions comparer les simulations avec des mesures de largeur de cerne et d'accroissement en bois aérien de 1950 à 2000, en plus des

variations météorologiques et de l'effet âge, nous avons tenu compte de l'augmentation du CO<sub>2</sub> selon l'équation suivante (Ogée, com pers.) :

$$[\text{CO}_2] = \max(0.104 \times \text{annee} + 95, \max(0.303 \times \text{annee} - 279 \times \text{annee} - 2591.8)) \quad (33)$$

**Tableau III.9** : Date, pourcentage de coupes et nombre d'arbres dominant sur les parcelles 221 et 222 à Hesse de 1950 à 2000.

année	Proportion de biomasse enlevée	Nombre de dominants	Nombre de dominants
	%	avant coupe nombre de tiges ha <sup>-1</sup>	après coupe nombre de tiges ha <sup>-1</sup>
1969	5	400	350
1980	5	350	315
1982	12	315	250
1988	9	250	175
1996	6	175	150

La seconde simulation a été réalisée sur une vieille hêtraie de Fontainebleau (H9) âgée de 130 ans en 1994. Nous avons simulé son évolution de 1869 à 2000, soit de 5 ans à 136 ans. Comme nous ne disposions pas à Fontainebleau de données météorologiques journalières remontant aussi loin dans le passé, nous avons dupliqué quatre fois les données météorologiques, que nous avons entre 1968 et 2000. Les paramètres propres au site H9 sont donnés **Tableau III.6**. Contrairement à la simulation sur Hesse, nous évaluons seulement la robustesse du modèle à simuler l'évolution du peuplement au cours d'une rotation forestière. Nous comparons les simulations aux tables de production de Hamilton de classe de fertilité 10, (classe à laquelle correspond H9 si l'on considère sa hauteur dominante estimée en 1995) et aux simulations standards réalisées par J.F Dhôte pour une hêtraie avec une sylviculture extensive. Pour la période de 1970 à 1999, nous avons aussi comparé les simulations d'accroissement en bois aérien aux mesures de Barbaroux (2002). Les coupes ont été réalisées suivant les simulations de FAGACEES selon le scénario de sylviculture extensive (Dhôte com pers.), le pourcentage de coupe et les dates de coupes sont reportées **tableau III.10**.

**Tableau III.10** : Caractéristiques des coupes simulées par FAGACEES en scénario sylvicole extensif (Dhôte com pers.)

Age	Proportion de tiges enlevées	Proportion de volume enlevé
42	0.30	0.20
48	0.16	0.12
54	0.16	0.11
60	0.14	0.11
75	0.62	0.04
90	0.45	0.08
105	0.29	0.10
120	0.20	0.11
135	0.17	0.09



A Hesse, la simulation de l'évolution du peuplement en tenant compte des changements de biomasse, de LAI et de la variabilité d'allocation, améliore la simulation de l'accroissement en biomasse aérienne (**figure III.17a**), puisque le modèle ne surestime plus l'accroissement mesuré entre 1980 et 1999 (voir aussi **figure II.25a**). Par contre, cela n'améliore pas la capacité du modèle à reproduire les variations interannuelles. De plus le modèle surestime l'accroissement au jeune âge (**figure III.17b**). Néanmoins, l'estimation de croissance à partir des mesures de largeur de cerne sur 30 arbres dominants est probablement aussi biaisée, au moins jusqu'en 1970. De 1950 à 2000, les simulations reproduisent 41% de la variabilité interannuelle des largeurs de cernes (**figure III.17c**), mais ces largeurs sont globalement sous estimées par le modèle (**figure III.17d**). La sous-estimation des largeurs de cernes simulées est probablement due au fait que les mesures sont réalisées sur des arbres dominants, alors que nos simulations représentent l'ensemble du peuplement. Enfin l'indice foliaire est correctement simulé et la valeur d'équilibre est proche de celle mesurée sur le site (soit entre 5 et 7). Les valeurs maximales d'indice foliaire sont néanmoins légèrement sous estimées.

Sur la parcelle H9 de Fontainebleau, le biais observé (surestimation) sur les croissances simulées lorsque le peuplement était supposé constant (voir **figure II.25**) s'est inversé, quand on prend en compte l'évolution du peuplement et l'allocation variable, puisque le modèle sous estime maintenant les accroissements (**figure III.18a**). D'autre part, le modèle reproduit correctement l'effet de l'âge à l'exception du pic de productivité autour de 40 ans, qui est moins nette dans les simulations avec CASTANEA, que selon la table de production de Hamilton et Christie (1971). De plus, l'analyse de l'évolution des biomasses (**figure III.18b**), semble indiquer comme à Hesse, que le modèle surestime l'accroissement aux très jeunes âges. Par comparaison à la table de production la hauteur est correctement simulée, alors que le diamètre moyen est sous estimée (**figure III.18cd**). FAGACEES donne des accroissements en diamètre assez faibles et des accroissements en hauteur forts, ceci est probablement causé par la relative forte densité de tiges qu'il simule par rapport à CASTANEA et par rapport à la table de production (**figure III.18e**). Enfin, CASTANEA simule une chute de l'indice foliaire et une augmentation du rapport entre biomasse de racines fines et biomasse foliaire (**figure III.18f**) ; ce qui joue un rôle fondamental dans la simulation de l'effet de l'âge. L'indice foliaire moyen simulé après 1990 sur H9 est de 3.66 ce qui est assez proche de la valeur moyenne mesurée depuis 1994 (3.79). Cela confirme la validité du modèle de simulation de l'indice foliaire sur le long terme.

Notons pour conclure, que la version utilisée de CASTANEA ne simule ni mortalité, ni chute de branches. Ceci peut notamment expliquer la surestimation des biomasses simulées. L'implémentation et la validation d'algorithmes permettant de simuler ces processus de mortalité, constituent des axes de recherches restant à développer. Dans les milieux où la disponibilité en eau est le facteur limitant il est possible de simuler la mortalité en fonction des contraintes hydrauliques (Martinez-Vilalta et al. 2002). Une autre piste serait d'utiliser le niveau de réserves. Dans tous les cas il est nécessaire de corrélérer la mortalité au niveau de compétition entre arbres. Enfin une meilleure prise en compte de l'effet de la densité de tiges sur la croissance et l'indice foliaire rendrait le modèle plus réaliste.

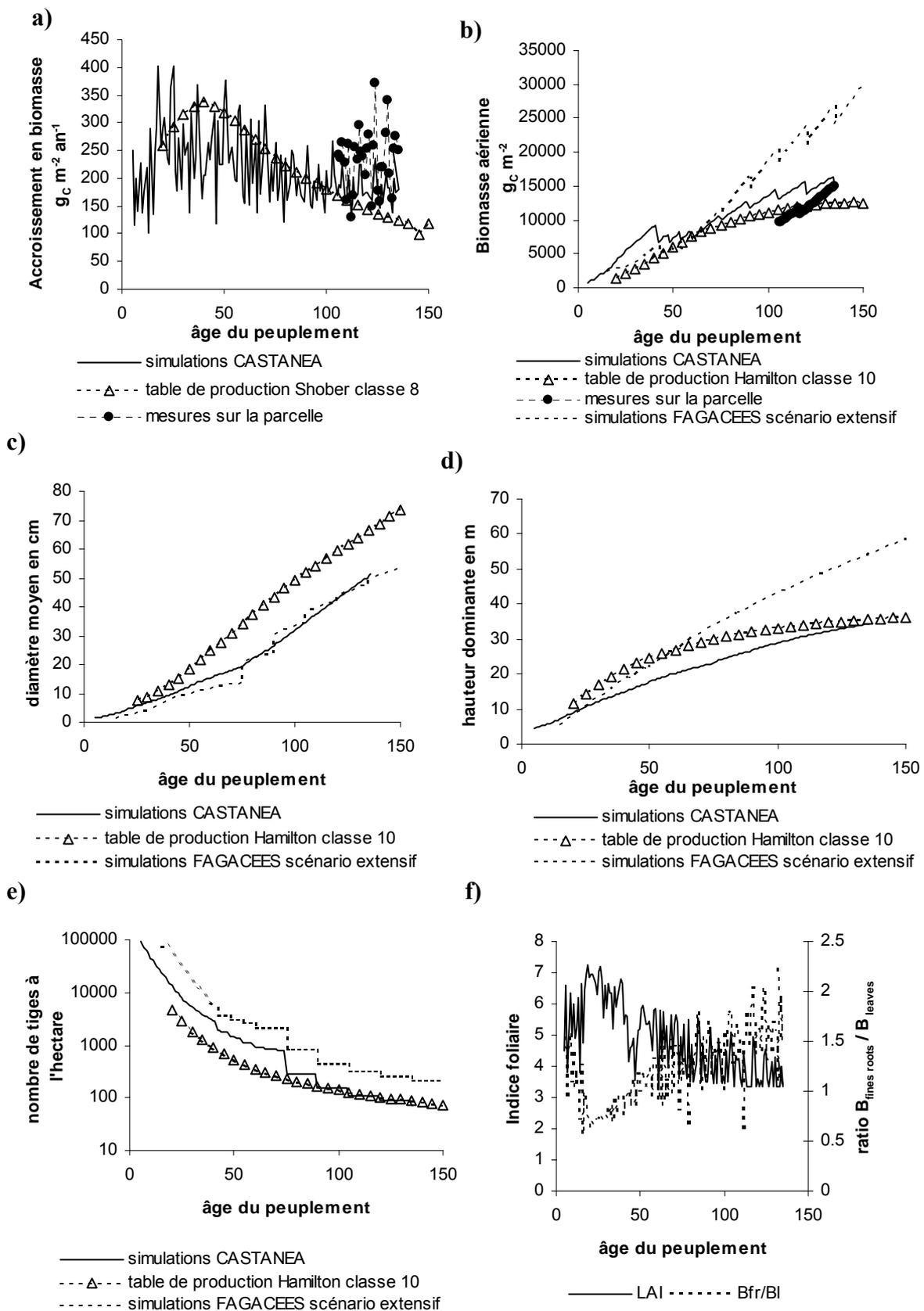
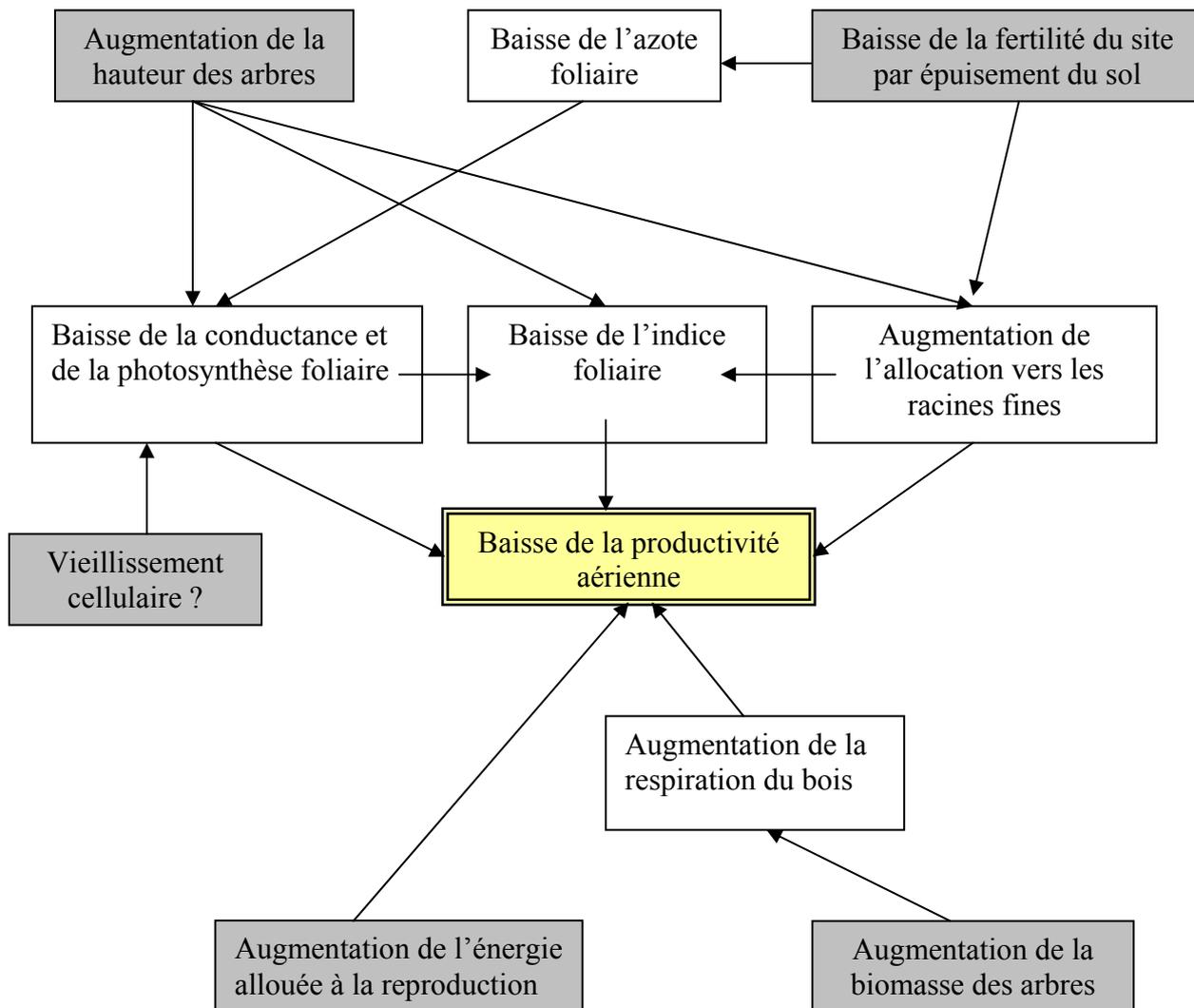


Figure III.18: Evaluation du modèle couplé (simulation du LAI, de l'allocation variable et de la densité de tiges) sur une hêtraie à Fontainebleau de 1869 à 2000

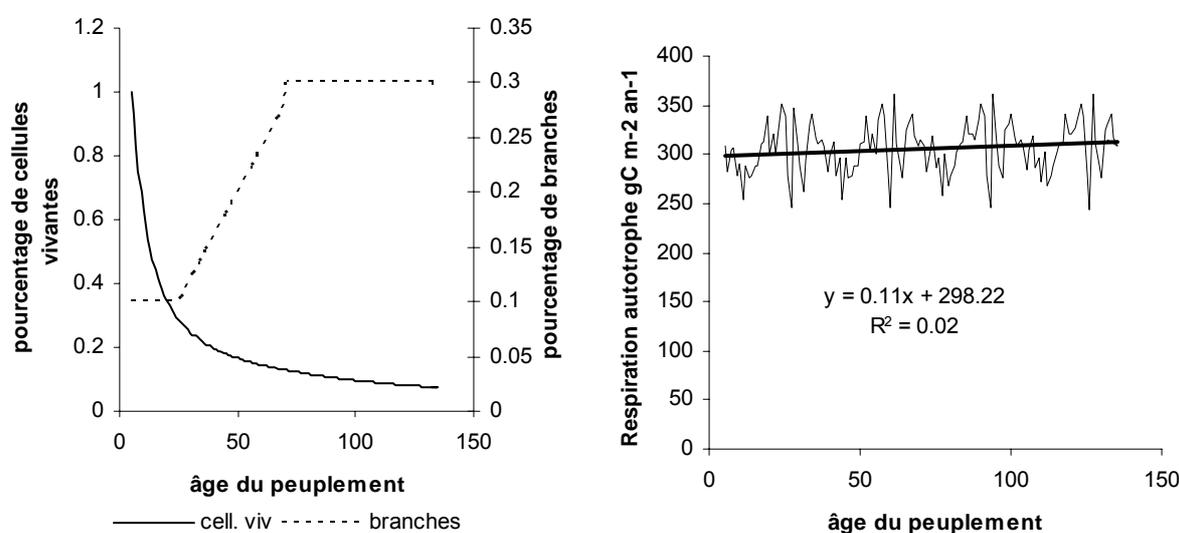
### 3.3.9 Discussion sur l'effet âge

La baisse de la productivité avec l'âge est bien documentée (Sprugel, 1985; Gower et al. 1996; Ryan et al. 1997; Bond-Lamberty et al. 2004) mais finalement les processus explicatifs demeurent encore mal cernés et commencent seulement à être quantifiés. Ce phénomène peut être dû à de multiples causes et mécanismes résumés **figure III.19**. Quatre grands types de causes sont envisageables : l'augmentation de la **hauteur** des arbres ou de la **biomasse** du peuplement, la baisse de la **fertilité** du site et l'augmentation de l'allocation du carbone vers **la reproduction**.



**Figure III.19:** Différentes hypothèses concernant la baisse de productivité avec l'âge, sur fond gris les causes, sur fond blanc les mécanismes.

Examinons chacune de ces hypothèses. L'augmentation de la biomasse entraîne une augmentation de la respiration d'entretien et donc potentiellement une diminution de la croissance. Dans CASTANEA, la respiration d'entretien dépend de la biomasse vivante, elle-même fonction de la biomasse totale et de la proportion de biomasse vivante ( $P_{\text{alive}}$ ).  $P_{\text{alive}}$  diminue avec l'âge et est plus forte dans les branches que dans le tronc. Dans CASTANEA, l'effet de l'âge sur la respiration dépend donc de l'évolution dans le temps de la biomasse totale, de  $P_{\text{alive}}$ , et de la proportion de branches. Avec les relations que nous avons implémentées dans CASTANEA (Barbaroux 2002), l'effet de l'augmentation de la biomasse sur l'augmentation de la respiration est faible (**figure III.20**). Il est possible que nous ayons surestimé la baisse de la proportion de cellules vivantes avec l'âge. Néanmoins, les études de Ryan (1991b) et Ryan et Waring (1992) ont abouti à des conclusions similaires puisque entre les vieux et les jeunes peuplements la respiration augmentait de 5% alors que la productivité diminuait de 40%.



**Figure III.20:** Simulation de l'évolution du pourcentage de branches, de la proportion de cellules vivantes et de la respiration autotrophe sur la parcelle H9.

Par la modélisation de l'allocation du carbone vers les racines fines en fonction des contraintes hydrauliques dues à l'augmentation de la hauteur des arbres, nous rendons compte de l'effet âge décrit par Magnani et al. (2000). De plus, une augmentation des racines fines entraîne une diminution des réserves et donc une baisse de l'indice foliaire. C'est aussi une conséquence envisageable de l'augmentation de la hauteur selon le pipe modèle (Shinosaki et al. 1964). Nous avons montré que la prise en compte de ces deux facteurs permettait de simuler une baisse de productivité plausible avec l'âge (**figure III.14** et **III.18**). Néanmoins, comme nous l'avons déjà discuté précédemment, nous ne pouvons pas exclure que les variations d'allocation ne soient seulement corrélées aux réels facteurs de causalités de l'effet âge (Mäkelä et Valentine 2001). Les autres hypothèses doivent donc être aussi analysées.

Dans notre approche la conductance hydraulique est constante, or elle peut augmenter à cause de l'augmentation de la surface d'aubier par unité de surface foliaire (Magnani et al. 2000). Barnard et Ryan (2003) ont notamment mis cela en évidence en comparant deux plantations d'*Eucalyptus saligna* d'âge différent. Delzon et al. (2004), ont trouvé le même résultat sur une chronoséquence de *Pinus pinaster*. Néanmoins, dans leur cas l'augmentation

du rapport entre la surface d'aubier et à la surface foliaire ne suffit pas à compenser l'augmentation en hauteur. Ils observent aussi une baisse de la conductance stomatique.

La baisse de la conductance stomatique et donc de la photosynthèse est un autre mécanisme envisageable non prise en compte dans notre approche. En effet, le modèle de Magnani et al. (2002) suppose, que la transpiration maximale et la conductivité hydraulique spécifique sont constantes. Or pour maintenir l'équilibre hydrique, il est aussi possible de baisser ces deux termes en fermant les stomates. Une baisse de la conductance stomatique avec l'âge de l'arbre a d'ailleurs été mise en évidence à de nombreuses reprises, que cela soit par des mesures foliaires ou par des mesures de flux (voir Niinemets 2002 qui en donne une synthèse). Ce mécanisme n'est pas implémenté dans CASTANEA. Pour remédier à cela, il me semble possible de lier la pente de la relation de Ball & Berry (1987) avec la hauteur des arbres. L'effet de la sécheresse est bien simulé par ce mécanisme (c.a.d une baisse de la pente  $G_1$  avec le stress hydrique édaphique), si l'on considère que l'augmentation de la taille constitue une forme de stress hydrique, l'utilisation du même paramètre  $G_1$  pour la prise en compte des deux types de phénomènes est envisageable. De plus une baisse de  $G_1$  avec l'âge entraînerait une augmentation de l'Efficiencia d'Utilisation de l'Eau simulée, or plusieurs auteurs ont montré expérimentalement par des mesures de signatures isotopiques, que cette efficacité augmentait avec l'âge (Dupouey et al. 1993 ; Dusquesnay et al. 1998 ; Ponton et al. 2001). Si la réalisation d'un tel modèle semble possible, sa paramétrisation et sa validation, requièrent de nombreuses mesures. Il est nécessaire d'estimer la pente de la relation de Ball et al. (1987) pour plusieurs arbres sur une chronoséquence. Comme cette pente joue fortement sur le rapport  $C_i/C_a$  (voir paragraphe 3.2), il est aussi peut être envisageable de valider le modèle par des mesures de discrimination isotopique du carbone ( $\delta^{13}C$ ) sur les feuilles ou le bois, le  $\delta^{13}C$  étant fortement sensible au rapport  $C_i/C_a$  (Farquhar et al. 1982). Cependant, une diminution de la carboxylation peut avoir l'effet inverse de la chute de la conductance stomatique sur le  $\delta^{13}C$  du bois (Sakata et al. 2001), ce qui peut compliquer son interprétation dans l'étude de l'effet âge.

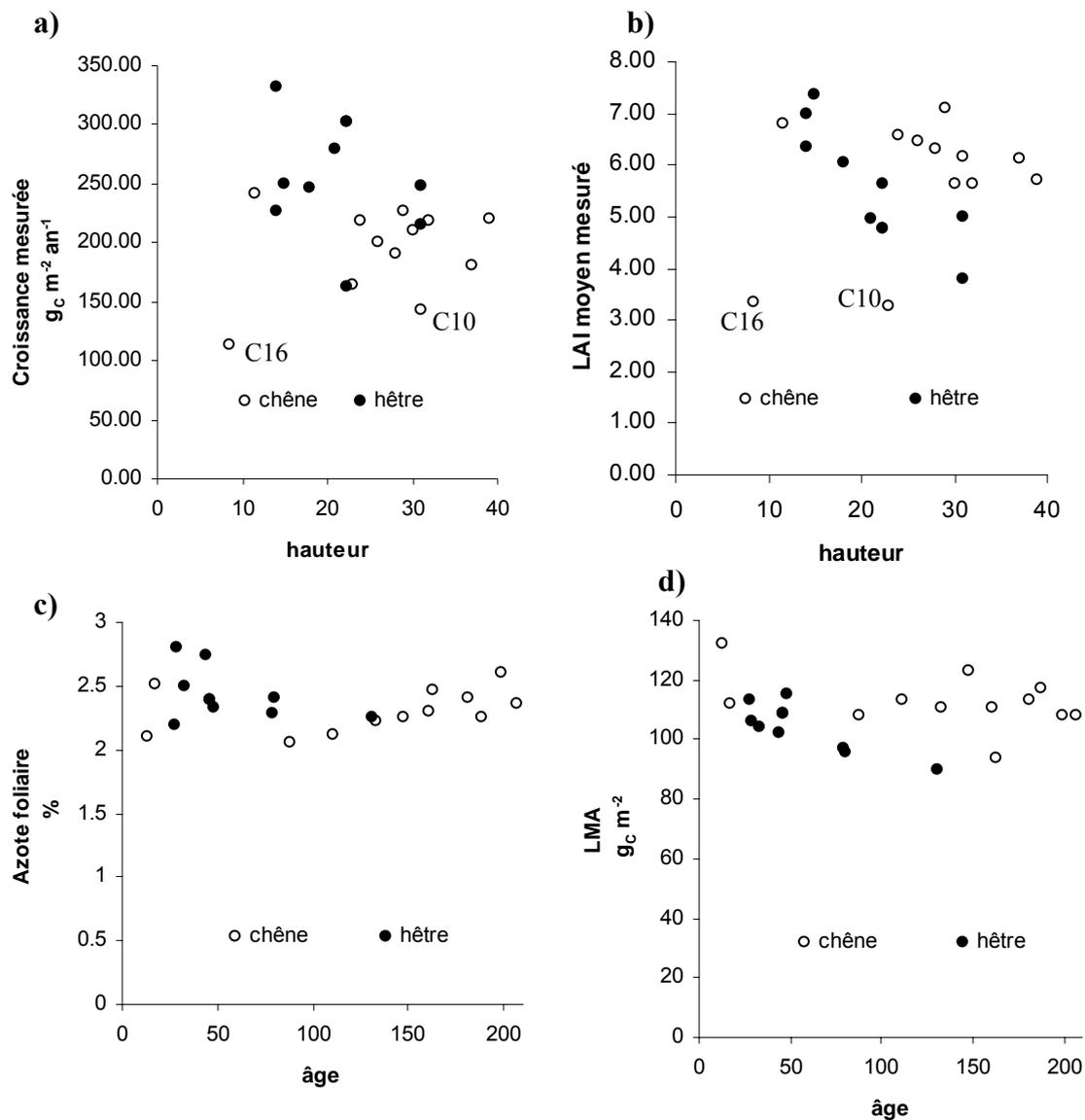
La baisse de la conductance stomatique n'explique pas toujours totalement la baisse de photosynthèse observée quand l'âge des arbres augmente (Day et al. 2001 ; Niinemets 2002). Celle-ci pourrait être due à une baisse de l'azote foliaire ou à des modifications morphologiques des feuilles (Day et al. 2001). L'augmentation de la masse surfacique pourrait notamment entraîner une augmentation de la résistance interne (Niinemets 2002). Néanmoins, à Fontainebleau l'azote foliaire ne semble pas corrélé à l'âge, tandis que la masse surfacique au lieu d'augmenter avec l'âge, semble diminuer tout du moins chez le hêtre (**figure III.21**).

L'accumulation de litière ligneuse réduit la qualité de la litière (rapport C/N augmente) et diminue son taux de décomposition. Ceci accroît la proportion de nutriments immobilisés (Murty et al. 1996) et entraîne la dégradation de l'humus avec l'âge. La prise en compte de la diminution des nutriments disponibles n'est pas possible avec CASTANEA puisque le modèle ne simule ni le cycle de l'azote, ni les cycles des autres minéraux (phosphore, potassium). Cependant, une carence azotée est peu probable, vu les fortes teneurs en azote foliaires mesurées, et ce même sur des vieilles chênaies. Par contre, les mesures foliaires en teneur en phosphore et en potassium en 1994 indiquent l'existence de déséquilibres nutritionnels (Barbaroux 2002). Il est donc possible que les autres minéraux soient un facteur limitant, mais aucune tendance négative n'est trouvée entre les teneurs en phosphore et potassium foliaire et l'âge du peuplement. Si ces teneurs peuvent contribuer à expliquer la variabilité de croissance, elle ne semble jouer aucun rôle dans l'effet âge.

L'investissement dans la reproduction peut être important, une bonne fâinée consomme une grande partie des produits de la photosynthèse. La biomasse totale des composantes d'une fructification peut atteindre  $217 \text{ g}_{\text{MS}} \text{ m}^{-2}$  (Nielsen 1977). Néanmoins les bonnes fâinées sont rares (une tous les cinq ans) et l'effet sur l'accroissement est donc forcément discontinu, ce qui n'est pas le cas de l'effet âge qui présente en général une tendance continue. Par contre, la prise en compte des fâinées peut probablement expliquer des variations interannuelles de croissances mesurées non reproduites par le modèle.

Sur Fontainebleau, si l'on examine la variabilité spatiale des croissances mesurées en fonction de l'âge ou de la hauteur des peuplements (**figure III.21**), il est difficile de trancher entre ses différentes hypothèses car trop de facteurs interagissent et l'échantillon est trop petit (9 hêtraies et 12 chênaies). L'effet âge est peu marqué notamment sur les parcelles dominées par le chêne et ni l'azote foliaire, ni la masse surfacique ne présentent de tendance significative avec l'âge. Néanmoins, la diminution de l'indice foliaire avec la hauteur est prononcée pour le hêtre. Ceci est compatible avec une plus grande sensibilité chez le hêtre du ratio entre biomasse de racines fines et biomasse foliaire prédite par le modèle d'allocation (**figure III.7**).

Enfin, l'effet âge n'est pas seulement constitué de la baisse de productivité aérienne avec l'âge, mais aussi d'une augmentation de la productivité au jeune âge. La reproduction de ce phénomène requiert notamment une meilleure prise en compte des effets négatifs de la compétition tant pour la lumière que pour l'absorption des éléments minéraux.



**Figure III.21:** Effet de l'âge ou de la hauteur sur la croissance (a), l'indice foliaire (b), l'azote foliaire et la masse surfacique des feuilles de lumière, mesurés sur 21 parcelles à Fontainebleau.

### 3.4 Simulation de la masse surfacique des feuilles (LMA)

Ce travail fait l'objet d'un article à part entière renvoyé en **annexe III**, nous en résumons ici les principaux résultats.

La masse surfacique (LMA) est un trait fonctionnel des feuilles, qui joue un rôle majeur, dans la productivité de la plante et du couvert (Lambers & Poorter, 1992; Garnier, 1992 ; Poorter & Evans, 1998 ; Evans & Poorter, 2001), dans son adaptation à l'environnement lumineux (Niinemets, 1995 ; Uemura et al. 2000) ou hydrique (Rambal et al. 1996). La simulation du LMA est donc importante pour l'estimation des bilans carbonés sur différents écosystèmes mais aussi pour comprendre les stratégies adaptatives des espèces.

Le LMA décroît exponentiellement dans la plupart des couverts forestiers et cette adaptation à l'environnement lumineux a aussi été mis en évidence chez les plantes herbacées (Rosati et al. 2001 ; Evans & Poorter, 2001). Field (1983) a montré que pour maximiser son bilan carboné, la plante devait ajuster la photosynthèse et donc l'allocation de l'azote en suivant la décroissance de la lumière incidente à l'intérieur du couvert. Cet ajustement se réalise essentiellement par un ajustement du LMA (Evans & Poorter, 2001), l'azote massique étant constant dans le couvert ou même présentant une légère augmentation chez les feuilles d'ombre (Jayasekera & Schlessler, 1988; Niinemets 1995 ; Evans & Poorter, 2001). Néanmoins la décroissance du LMA est beaucoup moins forte que celle du PAR et l'optimisation du couvert pour le bilan carboné ne semble pas totalement réalisée (Warren & Adams, 2001; Meir et al. 2002). La diminution de la lumière dans le couvert peut se modéliser suivant la loi de Beer Lambert par une exponentielle décroissante (Monsi & Saeki, 1953):

$$PAR_n = PAR_0 \times \exp(-k_{PAR} \times LAI) \quad (34)$$

Avec  $PAR_n$ , le Rayonnement Photosynthétiquement Actif incident au-dessus la couche n,  $PAR_0$  le PAR incident au-dessus du couvert, LAI l'indice foliaire au-dessus de la couche n et  $k_{PAR}$  le coefficient d'extinction du PAR.

Par analogie, la décroissance de la masse surfacique est généralement bien reproduite par le même type d'équation.

$$LMA_n = LMA_{sunleaves} \times \exp(-k_{LMA} \times LAI) \quad (35)$$

Avec  $LMA_n$  la masse surfacique des feuilles de la couche n,  $LMA_{sunleaves}$  la masse surfacique des feuilles de lumière et  $k_{LMA}$  le coefficient de décroissance du LMA.

Dans la plupart des couverts, le coefficient  $k_{PAR}$  est plus grand que 0.6 alors que  $k_{LMA}$  est inférieur à 0.2. A partir de données de la littérature ou mesurées par P. Montpied à Hesse et à Fougère, nous avons résumé dans le **tableau III.11** différentes valeurs de LMA, de  $k_{LMA}$  et de  $k_{PAR}$  pour plusieurs couverts forestiers. Une description des sites ainsi que les méthodes de mesures sont décrites dans l'**annexe III**.

**Tableau III.11:** Résumé des mesures d'indice foliaire, de masse surfacique ( $g_{MS} m^{-2}$ ) des feuilles d'ombre et de lumière ainsi que les coefficients d'extinction du LMA ( $k_{LMA}$ ) et du PAR correspondants ( $k_{PAR}$ ).

Site	espèce	année	LAI	LMA lumière	LMA ombre	$k_{LMA}$	$k_{PAR}^1$	$k_{LMA}/k_{PAR}$
Hesse	Fagus sylvatica	1997	5.3	95	38	0.19	0.65	0.29
Hesse	Fagus sylvatica	1998	7.0	102	28	0.17	0.60	0.28
Hesse	Fagus sylvatica	1999	5.9	115	29	0.22	0.56	0.40
Fougère	Fagus sylvatica	1998	8.2	101	25	0.17		
Fougère	Fagus sylvatica	1999	7.8	100	25	0.21		
Solling	Fagus sylvatica	1986	5.1	105	47 <sup>2</sup>			
Solling	Fagus sylvatica	1987	6.2	103	58 <sup>2</sup>			
Solling	Fagus sylvatica	1988	5.4	98	51 <sup>2</sup>			
Champenoux	Quercus robur	1999	3.9	106	55	0.18		
Puéchabon	Quercus ilex	1999	2.3	244	172	0.14	0.58	0.24
Collelongo	Fagus sylvatica	1995	4.5	104	30	0.21		
Collelongo	Fagus sylvatica	1996	5.9	90	30	0.20		
Collelongo	Fagus sylvatica	1997	6.2	122	30	0.22		

<sup>1</sup> en moyenne sur plusieurs journées et hauteurs du soleil

<sup>2</sup> valeurs ne correspondant probablement pas aux feuilles les plus basses de la canopée

En général, le LMA est correctement simulé par l'exponentielle négative sauf sur le site alpin de Collelongo (Mateucci 1998), où la masse surfacique de la première strate de feuilles sort fortement de la relation exponentielle. Ceci est probablement dû à la pente et à l'asymétrie du rayonnement incident que présente ce site montagnard. Nous n'avons donc pas utilisé les données disponibles sur ce site par la suite. La masse surfacique des feuilles de lumière de hêtre varie peu sauf à Hesse en 1999 et à Collelongo. A Hesse en 1999, le rapport  $k_{LMA}/k_{PAR}$  est aussi très différent. La masse surfacique des feuilles d'ombre varie plus que celle des feuilles de lumière. Comme il était prévisible, le LAI explique en grande partie cette variabilité. Plus le LAI est fort, moins les feuilles d'ombre reçoivent de rayonnement et plus leur LMA est faible. Malgré la diversité des écosystèmes, le coefficient d'extinction du LMA ( $k_{LMA}$ ) varie peu (de 0.14 à 0.22) et reste toujours très inférieur à l'extinction du PAR.

A partir des équations (32) et (33) nous avons proposé un modèle permettant la simulation du LMA pour une date (X) et à un niveau du couvert (n), à partir de la somme du PAR absorbé depuis le débourrement par la strate de feuilles n (voir **annexe III** pour les détails):

$$LMA_{layer\ n}[jour\ X] = LMA_{base} + \frac{S_{frcLMA}}{F_{critLMA}} \times pente_{LMA} \times \left( \sum_{budburst}^X PAR_{a_{layer\ n}} \right)^{puiss_{LMA}} \quad (36)$$

Le paramètre  $puiss_{LMA}$  « correspond » au rapport  $k_{LMA}/k_{PAR}$ , il quantifie la différence entre la distribution verticale du LMA dans le couvert et la distribution de la lumière. Le paramètre  $pente_{LMA}$  correspond à un facteur de conversion empirique de l'énergie lumineuse en matière sèche par unité de surface.  $LMA_{base}$  est à la masse surfacique au moment du débourrement, comme nous le montrons dans l'**annexe III**, il sert aussi à prendre en compte les variabilités interspécifiques. Il peut aussi être relié au rayonnement absorbé pendant la mise en place des bourgeons et ainsi de rendre compte de l'acclimatation des feuilles au rayonnement de l'année précédent (Uemura et al. 2000).  $S_{frcLMA}$  correspond à la somme des températures depuis le débourrement. Lorsque cette somme atteint le seuil  $F_{critLMA}$  la

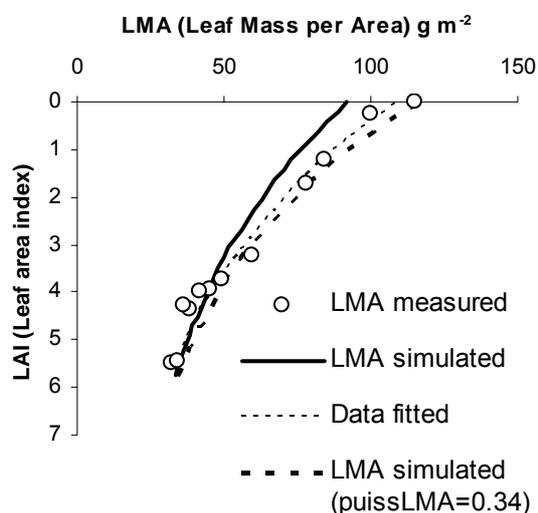
croissance en masse des feuilles prend fin. La paramétrisation a été réalisée sur Hesse en 1997 (**Tableau III.12**).

**Tableau III.12:** Résumé de la paramétrisation du sous-modèle stimulant le LMA (Hesse 1997, excepté  $F_{critLMA}$ )

Symbol	Unit	Valeur	espèce
$F_{critLMA}$	°C	424	Toutes
$puiss_{LMA}$	dimensionless	0.29	Toutes
$pen_{LMA}$	$g_{MS} MJ^{-1}$	21	Toutes
$LMA_{base}$	$g_{MS} m^{-2}_{feuilles}$	10	Fagus sylvatica
$LMA_{base}$	$g_{MS} m^{-2}_{feuilles}$	20	Quercus robur
$LMA_{base}$	$g_{MS} m^{-2}_{feuilles}$	130	Quercus ilex

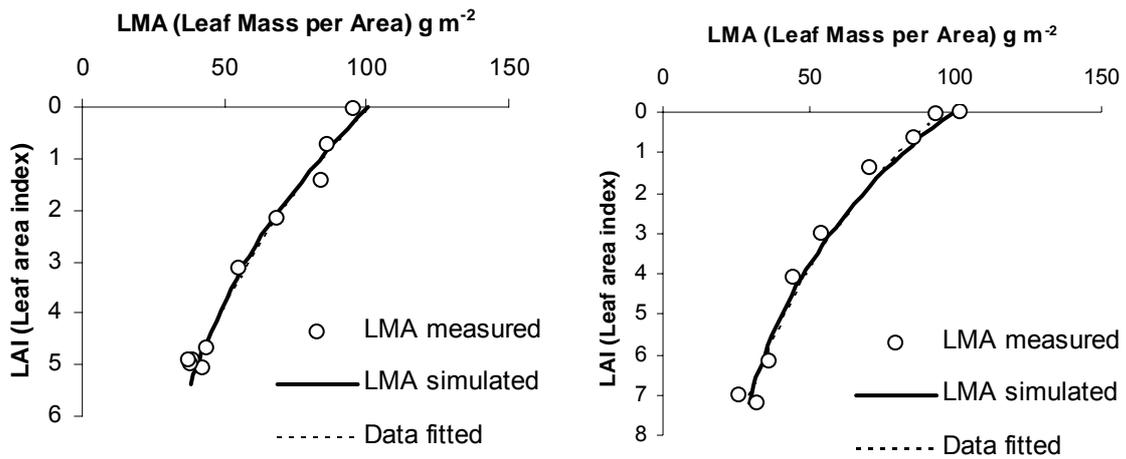
Comme d'autres auteurs (Rosati et al. 2000 ; Meir et al. 2002) et contrairement à ce qui est parfois utilisé (Niinemets, 1995), nous montrons qu'il est nécessaire d'utiliser une relation non linéaire entre le PAR absorbé et le LMA. Ceci est dû à la décroissance plus faible du LMA que celle du PAR dans le couvert ( $k_{LMA}/k_{PAR} \neq 1$ ).

Ensuite, nous avons intégré l'algorithme simulant le LMA (équation 34) dans CASTANEA. La masse surfacique au lieu d'être calculée à partir d'une exponentielle décroissante paramétré chaque année est simulée à partir du rayonnement absorbé calculé par le sous modèle SAIL implémenté dans CASTANEA (Dufrêne et al. soumis, **annexe I**). Le modèle a été ensuite évalué sur plusieurs sites et plusieurs années par comparaison des profils de LMA simulés et mesurés. Le modèle reproduit correctement la plupart des profils (**figure III.23**) à l'exception de celui de Hesse en 1999 (**figure III.22**). Une coupe a été effectuée durant l'hiver 1998-1999. Ceci a pu modifier la compétition entre les arbres et changer l'environnement lumineux. Par certains aspects ce profil ressemble à ceux de Collelongo (présentant des  $k_{LMA}$  fort), par contre il est assez bien modélisé par une exponentielle négative, ce qui n'est pas le cas à Collelongo. L'hypothèse la plus probable est donc une plus grande hétérogénéité spatiale de l'environnement lumineux, qui peut expliquer une différence de distribution du LMA. Néanmoins, cette explication ne peut rendre compte du fort LMA des feuilles de lumière, alors que le rayonnement incident au cours de la période de croissance en masse des feuilles a peu changé par rapport à 1997 et 1998. Une diminution de la compétition et/ou des conditions plus favorables que les autres années, peuvent être l'expliquer. Par conséquent, à ce stade nous ne pouvons pas expliquer ce profil particulier, qui se rapproche plus de l'optimum (le  $k_{LMA}$  étant supérieur), que les autres profils présentés **figure III.23**.

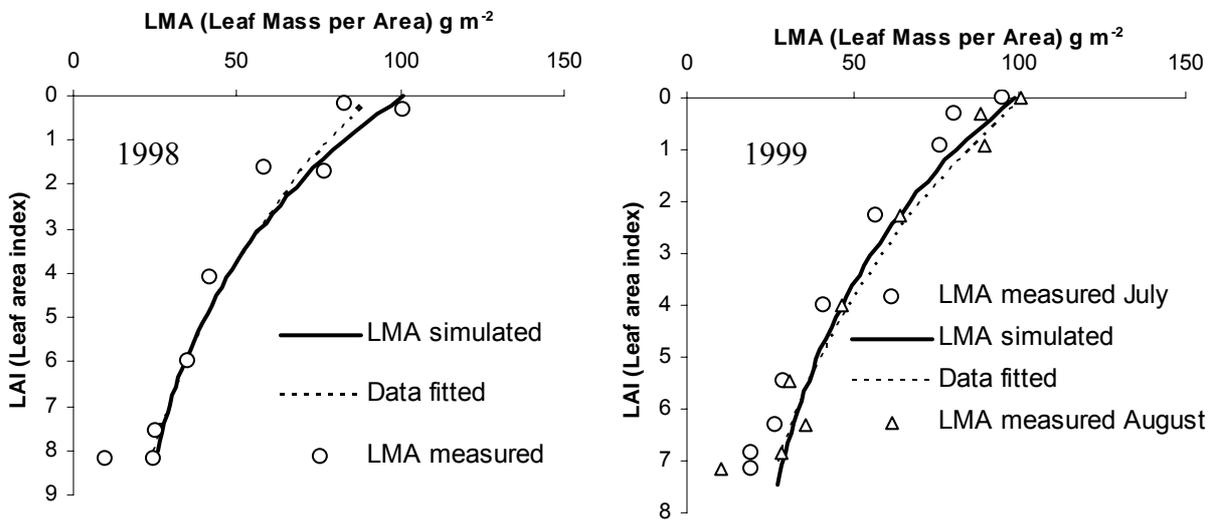


**Figure III.22 :** Comparaison des profils mesurés et simulés de la masse surfacique (LMA) en fonction de l'indice foliaire (LAI) du haut vers le bas du couvert à Hesse en 1999

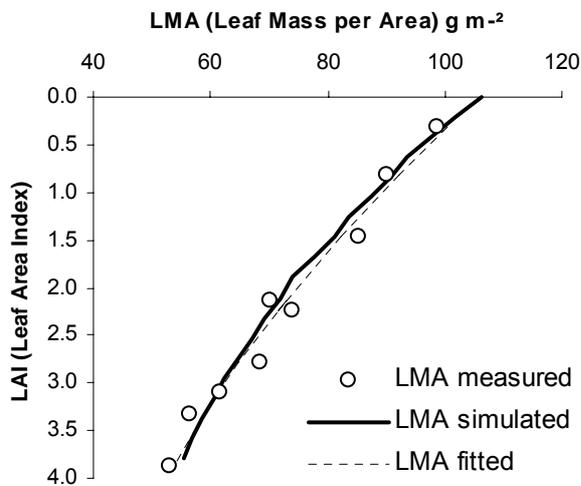
NE France (Hesse Fagus s.)



NO France (Fougère Fagus s.)



NE France (Quercus robur)



SE France (Quercus ilex)

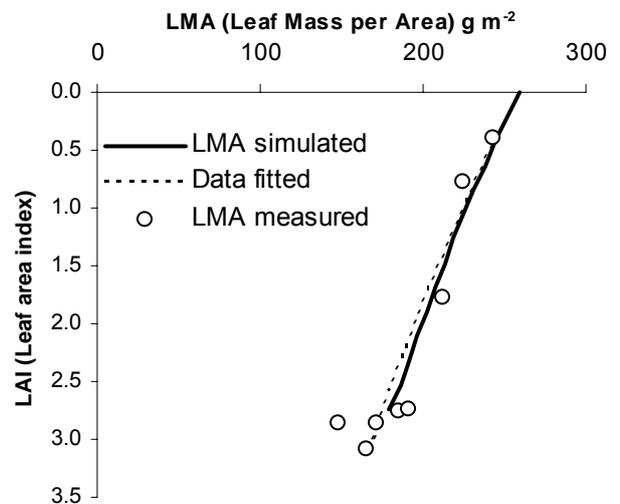
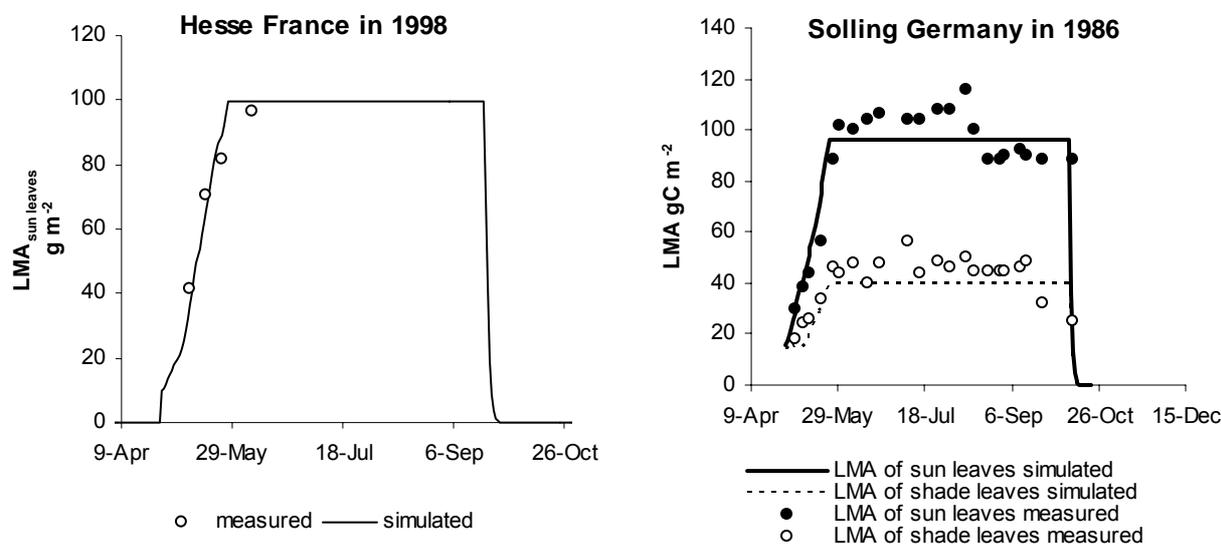


Figure III.23 : Profils de masse surfacique (LMA) simulés et mesurés sur 4 sites différents en fonction de l'indice foliaire (LAI) du haut vers le bas du couvert

Nous avons aussi testé la capacité du modèle à reproduire l'évolution temporelle de LMA sur deux sites (**figure II.25**): à Hesse en 1998 et à Solling en 1986.



**Figure III.24:** Masse surfacique (LMA) des feuilles de lumière et d'ombre simulée et mesurée à Hesse en 1998 et Solling (1986)

Nous avons ensuite réalisé une étude de sensibilité sur les deux paramètres  $\text{pente}_{\text{LMA}}$  et  $\text{puiss}_{\text{LMA}}$  à Hesse de 1997 à 2003. Nous avons analysé la sensibilité à ces paramètres plus précisément sur quatre sorties : la masse surfacique des feuilles de lumière ( $\text{LMA}_{\text{sunleaves}}$ ), le  $k_{\text{LMA}}$  du profil simulé, le bilan entre la photosynthèse moins les coûts foliaires (eq 37) et la biomasse de réserves au moment du débourrement (**figure III.25**).

$$C_{\text{benefice}} = \text{PPB} - \text{GB}_{\text{leaves}} - \text{RM}_{\text{leaves}} - \text{RG}_{\text{leaves}} \quad (37)$$

PPB est la photosynthèse annuelle brute du couvert.  $\text{GB}_{\text{leaves}}$  est la croissance annuelle des feuilles,  $\text{RM}_{\text{leaves}}$  leur respiration d'entretien annuelle et  $\text{RG}_{\text{leaves}}$  leur respiration de croissance

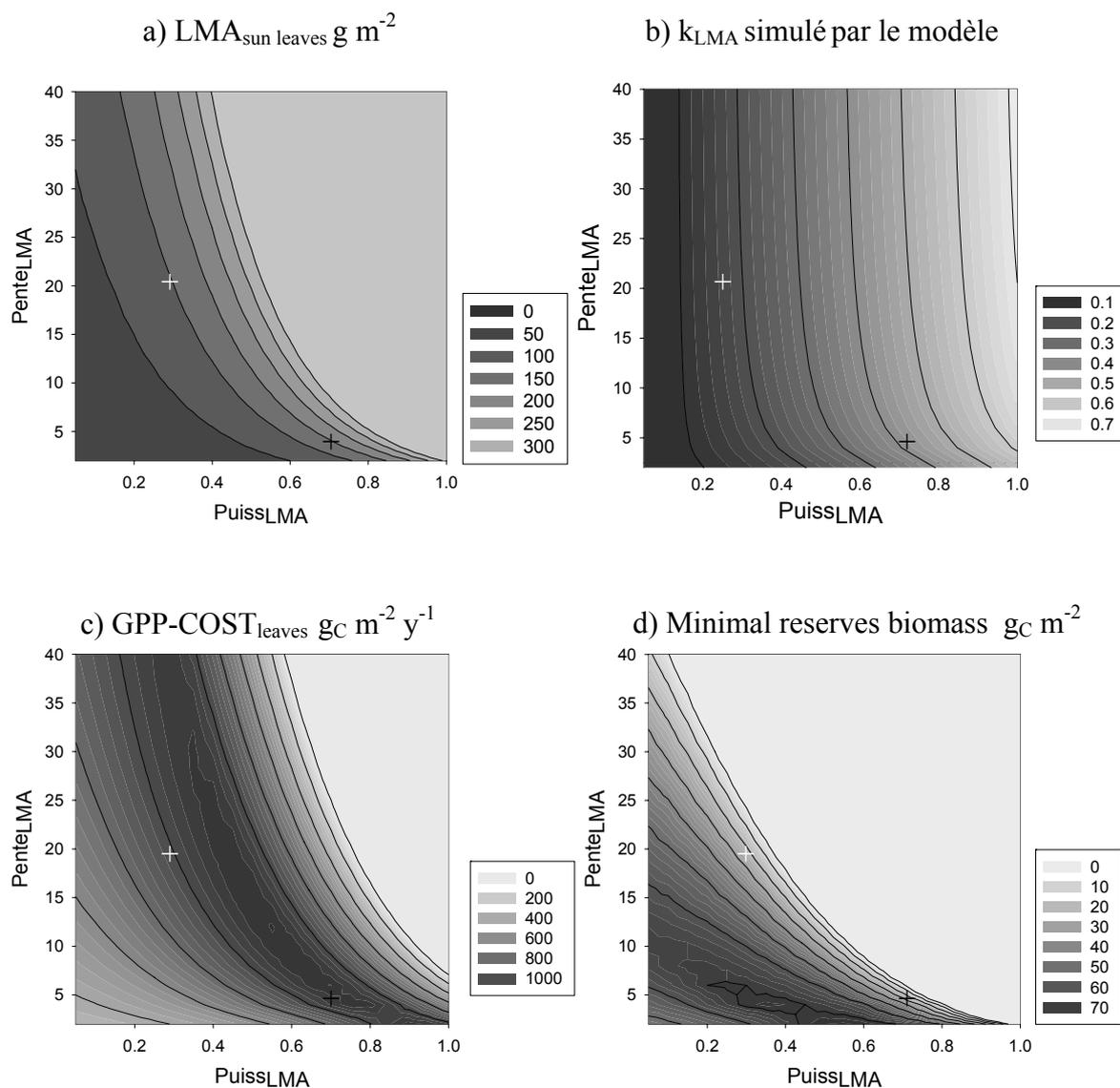
Nous avons ensuite recherché le couple ( $\text{puiss}_{\text{LMA}}$ ,  $\text{pente}_{\text{LMA}}$ ), qui optimisait le bilan annuel du carbone ( $C_{\text{benefice}}$ ). Le niveau des réserves au moment du débourrement a aussi été pris en compte. Plus le LMA est élevé plus le coût en carbone durant la croissance des feuilles est fort, ce qui diminue le niveau des réserves au moment du débourrement. Celles ci ne pouvant être négatives, cela rajoute une contrainte sur le couple optimal.

Les résultats de l'étude de sensibilité sont présentés **figure III.25**. Quatre figures sont présentées, chacune d'entre elles présentant en niveau de gris la sensibilité d'une des quatre variables de sortie en fonction de  $\text{puiss}_{\text{LMA}}$  (abscisse) et de  $\text{pente}_{\text{LMA}}$  (ordonnée). Quand les paramètres  $\text{puiss}_{\text{LMA}}$  et  $\text{pente}_{\text{LMA}}$  augmentent, le LMA des feuilles de lumière augmente de 0 à plus de 300  $\text{g}_{\text{MS}} \text{m}^{-2}$ . Par contre, la valeur du  $k_{\text{LMA}}$  simulé dépend surtout de  $\text{puiss}_{\text{LMA}}$ . Le bilan carboné annuel ( $C_{\text{benefice}}$ ) est maximisé pour une bande de couples ( $\text{puiss}_{\text{LMA}}$ ,  $\text{pente}_{\text{LMA}}$ ), comprise entre les couples (0.4,30) à (0.9,4). Le couple ( $\text{puiss}_{\text{LMA}}$  et  $\text{pente}_{\text{LMA}}$ ) obtenu à Hesse en 1997 et figuré par une croix blanche ne se situe pas dans cette bande. La prise en compte de la nécessité d'avoir une quantité positive de réserves diminue fortement la surface de la

bande d'optimums. Avec un  $\text{puiss}_{\text{LMA}}$  supérieure et un  $\text{pente}_{\text{LMA}}$  plus faible que ceux mesurés à Hesse, il est possible d'obtenir une meilleure optimisation du bilan de carbone sans avoir un niveau de réserve négatif. Nous avons pu déterminer le profil optimum, qui est simulé avec  $\text{puiss}_{\text{LMA}}=0.72$  et  $\text{pente}_{\text{LMA}}=5.2$ . Avec cette paramétrisation la masse surfacique des feuilles de lumière atteint  $202 \text{ g}_{\text{MS}} \text{ m}^{-2}$  alors que les feuilles d'ombre présentent alors une valeur faible de  $18 \text{ g}_{\text{MS}} \text{ m}^{-2}$ . Le profil optimisé de masse surfacique se rapproche fortement du profil de lumière.

L'écart entre le profil optimisé et celui observé est discuté dans l'**annexe III**. Deux hypothèses me semblent intéressantes :

- une contrainte mécanique, physiologique ou une adaptation à la prédation peut empêcher la masse surfacique des feuilles d'ombre d'être plus petite
- D'autre part, il est possible qu'un écart trop important de photosynthèse et de transpiration entre les feuilles de lumière et d'ombre ne soit pas viable pour la plante. L'existence d'un écart trop important entre la masse surfacique des feuilles de lumière et celle des feuilles d'ombre serait impossible. Ceci empêcherait l'augmentation du  $k_{\text{LMA}}$  vers une valeur plus optimal.



**Figure III.25 :** Analyse de la sensibilité (a) du LMA des feuilles de lumière ( $\text{LMA}_{\text{sunleaves}}$ ), (b) du coefficient d'extinction du LMA simulé ( $k_{\text{LMA}}$ ), (c) de la différence entre la photosynthèse et les coûts foliaires et (d) des réserves au moment du débourrement aux paramètres  $\text{puiss}_{\text{LMA}}$  et  $\text{pente}_{\text{LMA}}$  du modèle simulant le LMA à Hesse de 1997 à 2003. Une croix blanche indique le couple ( $\text{puiss}_{\text{LMA}}$ ,  $\text{pente}_{\text{LMA}}$ ) estimé à Hesse en 1997 et une croix noire le couple permettant l'optimisation du bilan carboné.

### 3.5 Conclusion

Nous avons implémenté et testé trois modifications majeures dans le modèle CASTANEA, l'une concerne la photosynthèse foliaire et le couplage eau carbone, la seconde la simulation de l'allocation du carbone, et la dernière la simulation de la masse surfacique des feuilles (LMA). De façon opérationnelle, les principales avancées concernent la simulation de l'accroissement du bois aérien et de la structure du peuplement.

Il est intéressant de constater que nous avons choisi deux voies différentes concernant la simulation du LAI et celle du LMA. Ces deux variables dépendent de la disponibilité en carbone et de son allocation entre les différents compartiments. De plus « **en retour** », ces deux paramètres conditionnent très fortement la photosynthèse et le bilan de carbone. Dans le cas de l'indice foliaire, nous avons choisi de le faire dépendre de la teneur en réserves et indirectement des caractéristiques de l'architecture hydraulique par le biais des racines fines et de leur coût. Ce choix est relativement mécaniste : les réserves constituent une bonne variable intégrative, de plus leur quantité limite directement l'indice foliaire (sans réserves il n'y a pas de feuilles au débourrement !) et par le biais du schéma d'allocation il est possible de prendre indirectement en compte les effets hydrauliques. Cependant, de nombreuses incertitudes pèsent sur les processus mis en jeu, ce qui limite le caractère prédictif du modèle. Il est finalement semi-empirique, peut être un peu compliqué pour simplement simuler l'accroissement du bois sans être suffisamment proche des processus pour être un puissant outil théorique. Néanmoins ce caractère hybride peut s'avérer utile pour faire converger les approches empiriques et mécanistes et les communautés scientifiques d'écophysiologistes et de forestiers. Makëla et al. (2000) notamment pointent l'importance du développement de ce type de modèle dans les années à venir. Par contre, nous avons choisi de simuler la masse surfacique en fonction du seul rayonnement incident sans lien mécaniste avec l'allocation du carbone. Le modèle LMA simule une croissance en masse par unité de surface, sans découpler la croissance en masse de celle en surface. Or les mécanismes de ces deux types de croissance diffèrent probablement. Ce modèle simple permet de prédire assez efficacement la distribution de la masse surfacique. Nous l'avons aussi utilisé pour analyser la question de l'optimisation de la structure du couvert. Cependant pour mieux comprendre les contraintes physiologiques limitant la masse surfacique des feuilles, il sera sans doute nécessaire de l'intégrer dans un schéma d'allocation plus mécaniste. Cette différence d'approche entre la simulation du LMA et du LAI est intéressante car elle reflète deux choix, qui ont été utilisés en fonction du type de question posée. Ce qui nous intéressait avant tout dans la simulation du LAI était la possible prise en compte d'arrière effets de sécheresse ou de mauvaises années climatiques alors que pour le LMA nous recherchions un algorithme simple permettant de simuler son évolution et sa distribution dans le couvert. Pour le LMA, l'accent n'ayant pas été mis sur la dynamique interannuelle et les arrière effets, un modèle assez empirique comme celui là suffisait. Mais il trouve notamment ses limites quand il s'agit de comprendre la distribution très différente du LMA en 1999, à Hesse après la coupe.

Un second point traverse ce chapitre : la question du fonctionnement hydraulique de l'arbre. Nous avons vu, qu'il nous manquait des données pour mieux choisir le type de couplage eau carbone. La conductance stomatique malgré le très grand nombre d'études dont elle fait l'objet, est encore mal modélisée. Sur le plus long terme, nous ne savons pas exactement, quelle stratégie les chênes et les hêtres mettent en œuvre face à l'augmentation de la hauteur, qui est une cause probable de l'effet âge sur la productivité : baisse de la conductance stomatique, augmentation de la proportion de tissus conducteurs et de la conductivité hydraulique dans le tronc, baisse de l'indice foliaire ou augmentation de la

surface racinaire. Selon les sites et les espèces, différentes stratégies sont probablement possibles et la part de chacune reste difficile à quantifier. Des études sur des chronoséquences commencent à apporter certaines réponses et l'utilisation de la discrimination isotopique peut être un moyen intégrateur pour étudier cette question.

Enfin dans l'utilisation de CASTANEA, nous avons souvent été limités dans la généralisation des résultats, par l'absence de modélisation du cycle complet de l'azote. Pour mieux comprendre et modéliser la croissance du bois aérien et ses variations entre sites, il semble nécessaire de coupler la décomposition du carbone du sol avec l'azote et les autres minéraux, ainsi que de travailler sur l'absorption racinaire. Néanmoins, sur les sites que nous avons étudiés, l'azote foliaire étant assez élevé, ce n'est donc probablement pas un des facteurs les plus limitants.

## **Chapitre IV**

### **Effet des changements climatiques sur les flux de carbone et d'eau des forêts**

#### 4.1 Introduction : intérêt de la simulation d'une dérive climatique

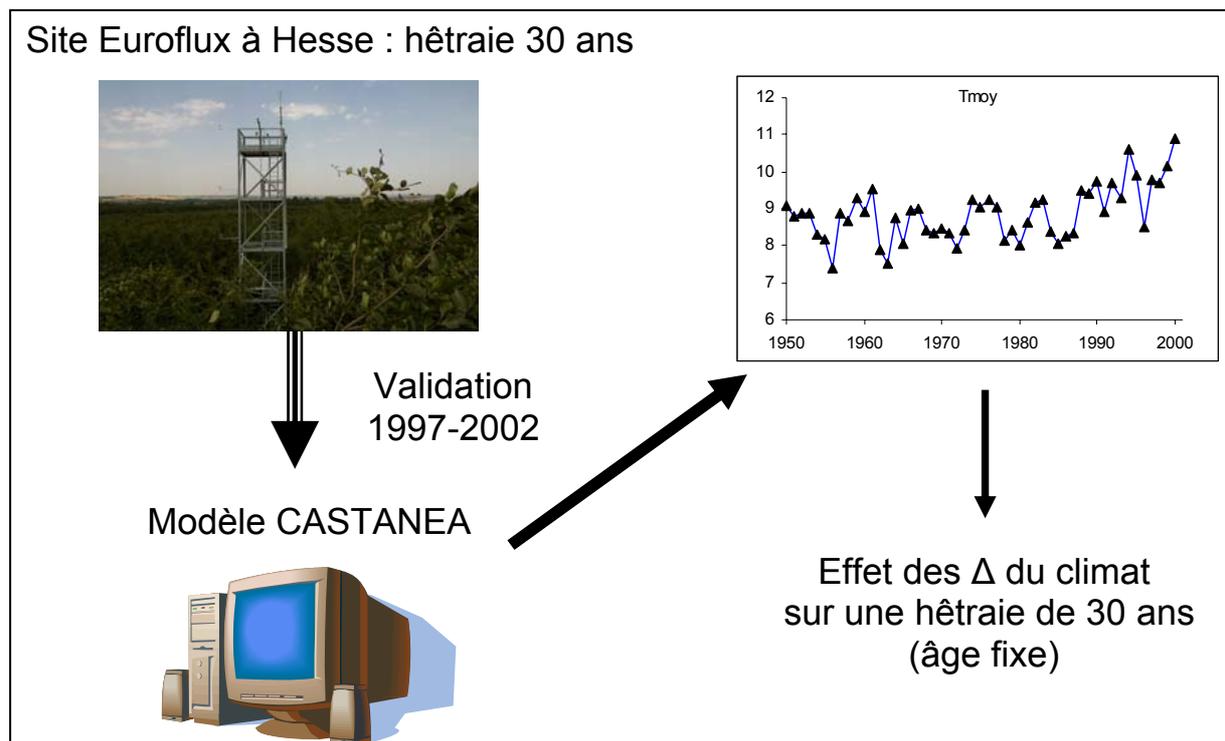
A l'échelle des décennies, les évolutions des peuplements forestiers sont conditionnées par plusieurs facteurs : les changements climatiques (augmentation de la température, modifications du régime des pluies...), l'accroissement du dioxyde de carbone atmosphérique, les modifications des pratiques sylvicoles, le vieillissement des peuplements (effet âge sur la production) et les modifications de fertilité (soit par fertilisation azoté, soit par appauvrissement du sol avec l'âge). Sur ces longues séries temporelles, le stockage de carbone dans le bois peut être appréhendé à l'aide des mesures de dendrochronologie qui donnent une estimation de l'accroissement en biomasse aérienne du peuplement. Néanmoins, il est difficile de séparer les effets de ces différents changements sur la croissance. Ceci nécessite l'utilisation de modèles statistiques complexes et l'utilisation d'importantes bases de données forestières (Dhôte et Hervé., 2000). De plus, ces modèles statistiques ne sont valables que pour le passé puisqu'ils reposent sur des relations empiriques établis dans des conditions actuelles et passées en ce qui concerne le climat (température, précipitations) et la fertilité (CO<sub>2</sub> et azote).

Nous disposons maintenant de modèles climatiques prédisant des évolutions plausibles du climat futur selon différents scénarios d'émissions des gaz à effet de serre. Dans ce contexte, l'utilisation de modèles à base écophysologique peut permettre d'estimer l'évolution future du stockage de carbone dans les écosystèmes forestiers. Ces modèles à base mécanistes sont théoriquement plus à même de reproduire les effets de changements globaux. Néanmoins ces mêmes modèles sont moins aptes à simuler les effets de l'âge, les effets de la fertilité ou les effets sylvicoles. Pour cette raison, une première étape intéressante consiste à utiliser des modèles à base écophysologique pour calculer une dérive climatique. Dans ce type de simulation, seul le climat varie et on peut ainsi aisément quantifier la contribution des différents effets climatiques qu'ils soient directs (température) ou indirects (le stress hydrique) sur les tendances observées concernant le Flux Net de carbone (FNC) ou l'évapotranspiration (ETR). La définition de la part de chaque effet dans l'évolution du FNC est en soit un enjeu scientifique important car les changements globaux ont plusieurs effets contradictoires sur le FNC et l'ETR. La fertilisation due au CO<sub>2</sub> stimule la photosynthèse et diminue la transpiration donc potentiellement le stress hydrique, alors que l'augmentation de température augmente la respiration et la demande évaporative. Il est probable que ces effets antagonistes sur le FNC jouent différemment selon le type d'écosystèmes. Si l'on tient compte simultanément des effets sylvicoles, de la fertilisation azotée et de l'effet âge sur un très grand nombre d'écosystèmes, on aura une vision plus exhaustive du bilan carboné des écosystèmes forestiers mais le résultat sera difficilement interprétable, d'où la nécessité de commencer par une étude de la dérive climatique (ou de sensibilité au climat).

Dans une seconde étape, il sera nécessaire de prendre en compte les effets que nous ne traitons pas ici. Pour cela, deux options sont possibles : soit nous pouvons utiliser les mêmes modèles à base écophysologique, complétés par des modules simulant la gestion sylvicole et ses effets, soit il est possible aussi d'implémenter les dérives climatiques trouvées dans ce chapitre, dans des modèles forestiers empiriques comme celui de Dhôte et Hervé (2000).

#### 4.2 Etude préliminaire de l'effet de la dérive climatique sur une hêtraie à Hesse au cours des 50 dernières années.

La méthodologie de l'étude de la dérive climatique est présentée **figure IV.1**. Le modèle CASTANEA a été notamment validé sur le site EUROFLUX de Hesse. Il est donc capable de reproduire l'effet de la variabilité climatique entre journées et ce sur plusieurs années. Nous avons donc émis l'hypothèse, qu'il devait pouvoir reproduire de manière assez fiable l'effet de la variabilité climatique sur le long terme sur le **même site** et le **même peuplement**, puisque cette variabilité n'est pas quantitativement très différente d'une variabilité intra annuelle.



**Figure IV.1** : Schéma représentant la démarche de l'étude de sensibilité climatique

Les tendances observées et simulées de 1950 à 2000 ont été quantifiées à partir de la pente de la régression linéaire et la significativité a été estimée à partir du coefficient de corrélation de Spearman.

Sur ces 51 années, la température moyenne annuelle a augmenté significativement de 1.25°C (soit de 15%), mais cette augmentation n'est que de 0.9°C durant la saison de végétation. Le rayonnement global a aussi augmenté de 9%. Nous n'avons pas mis en évidence de tendances significatives concernant la quantité des précipitations sans doute en raison de la forte variabilité interannuelle.

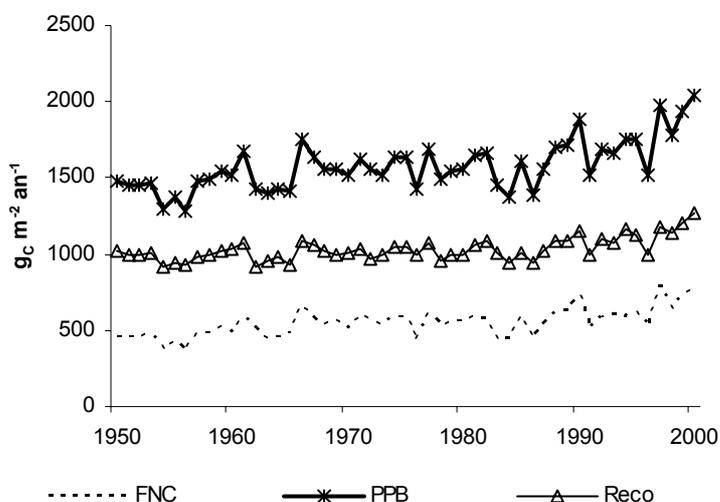
La durée de végétation simulée augmente de près de 14 jours entre 1950 et 2000, ceci est dû à un avancement de 9 jours de la date de débourrement et d'une chute des feuilles qui intervient 5 jours plus tard. Cela correspond à des taux annuels de +0.27, -0.18, +0.10 jours par an respectivement pour la durée de végétation, la date de débourrement et la date de chute des feuilles. L'augmentation de la durée de végétation estimée est deux fois et demi supérieure à celle trouvée pour *Fagus sylvatica* dans la base de données phénologiques

allemande (Menzel et al. 2001). Le modèle surestime donc probablement l'effet de la température sur la durée de végétation. Ceci est probablement propre au hêtre, dont la phénologie réagit relativement peu aux températures hivernales (Kramer, 1995 ; Menzel et al. 2001). L'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique et de la durée de végétation conduisent à une forte augmentation de la Production Primaire Brute (+26.5% en 51 ans), qui font plus que compenser l'augmentation de respiration due aux changements de température (**Tableau IV.1** et **figure IV.2**). Le Flux Net de Carbone, ainsi que la croissance aérienne du bois sont donc stimulés. La stimulation de l'accroissement est de 30%, ce qui est proche de celle mesurée sur 50 ans par Becker et al (1994) sur le chêne sessile (+32%). La transpiration ne présente pas de tendance significative, comme la PPB augmente fortement le rapport des deux (Efficience d'Utilisation de l'Eau : EUE) augmente.

**Tableau IV.1 :** Moyennes et tendances des principales variables simulées par CASTANEA sur la hêtraie de Hesse entre 1950 et 2000 à âge constant.

Variables	Moyenne	Tendance entre 1950 et 2000		Taux annuel
Durée de végétation	177 jours	14 jours	8%	0.27 jours
PPB	1579 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>	370 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>	26.5%	7.3 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>
R <sub>autotrophe</sub>	451 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>	137 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>	21.2%	2.7 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>
R <sub>hétérotrophe</sub>	318 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>	24 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>	8%	0.5 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>
FNC	548 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>	209 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>	47%	4.1 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>
C <sub>aerial wood</sub>	410 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>	107 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>	30%	2.1 g <sub>C</sub> m <sup>-2</sup>
TR	277 mm	29 <sup>2</sup> mm	11 <sup>2</sup> %	0.6 mm
EUE	5.73 g <sub>C</sub> dm <sup>-3</sup>	0.7 g <sub>C</sub> dm <sup>-3</sup>	14%	0.014 g <sub>C</sub> dm <sup>-3</sup>

<sup>2</sup>tendance non significative



**Figure IV.2 :** Simulation de la Production Primaire Brute (PPB), de la respiration de l'écosystème (Reco) et du Flux Net de Carbone (FNC) sur le site de Hesse de 1950 à 2000 pour une hêtraie à âge constant (50 ans).

Cette étude préliminaire n'a été menée que sur 51 ans et une seule espèce, ce qui limite la portée des conclusions auxquelles nous sommes arrivés. Pour cette raison nous avons poursuivi le même type de démarche en étendant l'étude à 6 peuplements différents (5 espèces et 4 climats) et en utilisant les simulations météorologiques du modèle ARPEGE (Déqué et al. 1994,1995) de 1960 à 2100.

### 4.3 Utilisation du modèle météorologique ARPEGE et de CASTANEA pour estimer l'effet de la dérive climatique de 1960 à 2100, sur 6 peuplements forestiers représentatifs de la forêt française

Une étude détaillée de ce travail est présentée dans un article soumis à Global Change Biology qui est reporté en **annexe 4**. Nous présentons donc les grandes lignes en synthétisant les principaux résultats.

#### 4.3.1 Matériels et méthodes

L'étude de sensibilité climatique a été menée de 1960 à 2099 sur 6 parcelles correspondant à 4 sites géographiques distincts dont les principales caractéristiques sont résumées **Tableau IV.2**. Ces sites comprennent une hêtraie (*Fagus sylvatica*) du Nord Est de la France, un taillis de chênes verts dans l'Hérault (*Q. ilex* L.), une pinède (*Pinus pinaster* Ait) du sud ouest et enfin pour étudier l'effet espèce sur un même site nous avons choisi une hêtraie, une chênaie (*Quercus robur* (Matus) Liebl) et une pinède (*Pinus sylvestris* L) de la forêt de Fontainebleau.

**Tableau IV.2** : Description des 6 parcelles tests utilisées dans l'étude de sensibilité climatique

Site	Hesse	Le Bray	Puéchabon	Fontainebleau		
<b>Espèce</b>	Hêtre	Pin maritime	Chêne vert	Hêtre	Chêne sessile	Pin sylvestre
<b>Latitude</b>	48°40'N	44°43'N	43°44'N	48°25'N		
<b>Longitude</b>	7°05'E	0°46'O	3°35'E	2°40' E		
<b>Altitude en m</b>	300	62	270	120		
<b>Précipitations moyenne en mm an<sup>-1</sup></b>	820	930	883	720		
<b>Température moyenne en °C</b>	9.2	12.5	13.6	10.2		
<b>Densité en tige ha<sup>-1</sup></b>	3482	520	8500	622	1025	530
<b>LAI max en m<sup>2</sup>m<sup>-2</sup></b>	7	3.2	2.3	4.5	7.1	5.0
<b>LMA en g m<sup>-2</sup></b>	102	308	224	90	108	226
<b>Nm en %</b>	2.5	1.2	1.2	2.3	3.0	1.4
<b>RU en mm</b>	180	110	113	136	111	116
<b>B<sub>aérienne</sub> en t<sub>MS</sub> ha<sup>-1</sup></b>	70	94	66	272	235	183
<b>Age en années</b>	30	29	58	135	136	100
<b>Hauteur en m</b>	15	19	6	33	33	24
<b>Traitement sylvicole</b>	Futaie équienne		Vieux taillis	Futaie équienne		

Les données météorologiques sont issues du modèle ARPEGE/IFS (Déqué et al. 1994,1995) dont les simulations sont réalisées selon le scénario B2 (IS92) donné par l'IPCC. Ce scénario représente plutôt un scénario intermédiaire concernant le réchauffement de la planète. La résolution spatiale du modèle ARPEGE est de 60 km et nous avons à chaque fois choisi le point de la grille le plus proche de notre site d'étude excepté à Puéchabon où le second point le plus proche a été utilisé car le plus proche correspondait à une altitude trop

élevée. La validité du modèle ARPEGE en climat actuel et passé a été analysée en comparant ses simulations aux données météorologiques mesurées sur les sites d'étude.

Nous avons utilisé la version de CASTANEA décrite dans l'**annexe I**. La paramétrisation du modèle est donnée **tableau II.4**. Ce modèle a été choisi car il a été validé sur 3 de ses sites (sites EUROFLUX) par confrontation **(1)** aux mesures de Flux Net de Carbone (FNC) et d'évapotranspiration (ETR) mesurées par la méthode des corrélations et **(2)** aux valeurs de croissance aérienne (chapitre II). L'analyse de la dérive climatique et la comparaison inter site est plus facile à mener quand le même modèle est utilisé pour tous les sites. Des simulations réalisées avec GRAECO sur le pin maritime au Bray ont abouti à des résultats similaires à ceux de CASTANEA (Loustau com pers.).

Les simulations ont été faites en tenant compte de l'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique selon l'équation 1.

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{if } (an < 2000) \text{ [CO}_2\text{]} = 1.48 \times (an) - 2591.8 \quad (1) \\ \text{if } (an > 2000) \text{ [CO}_2\text{]} = 369 \times (1.00522)^{(an-2000)} \end{array} \right.$$

Comme nous voulions analyser la seule dérive climatique, les peuplements sont considérés stables et les variables d'état caractérisant les écosystèmes (Biomasse de bois, carbone du sol) n'évoluent pas avec la date et sont ainsi réinitialisées chaque année. Dans un premier temps les biais induits par l'utilisation du modèle ARPEGE ont été estimés en comparant sur les mêmes périodes 2 séries de simulations avec CASTANEA dans le passé: (1) en utilisant des données météorologiques mesurées et (2) avec des données météorologiques simulées par ARPEGE.

Ensuite, nous avons étudié à la fois la dynamique observée entre 1960 et 2099 et la tendance globale observée sur 140 ans. Cette tendance globale a été plus particulièrement analysée sur le FNC. Pour ce faire, nous avons estimé la contribution de différents facteurs par l'utilisation de plusieurs séries de simulations. Par exemple, pour analyser l'effet du stress hydrique, une simulation a été réalisée en inactivant le stress hydrique dans le modèle. La comparaison des tendances observées sur 140 ans sur le FNC avec ou sans stress hydrique donne ainsi une idée de la contribution du stress hydrique dans la tendance globale observée. Nous avons ainsi pu quantifier les effets du stress hydrique, de la durée de végétation, de la concentration en dioxyde de carbone, et des effets climatiques directs, qui sont principalement constitués par l'action de la température sur la respiration.

#### 4.3.2 Résultats

Des études antérieures ont d'ores et déjà démontrés que le modèle ARPEGE sous-estimait les événements climatiques extrêmes. Nous avons aussi observé, que sur les 4 sites d'étude, il surestimait les pluies (surtout hivernales) au nord et les sous estimait dans le sud. Pour tous les sites, il surestime aussi l'humidité relative et sous estime le rayonnement global. Néanmoins, ces différents biais ont seulement une incidence significative sur l'évapotranspiration (qui est surestimée) mais peu d'effet sur le bilan de carbone du fait de l'existence de compensations entre des effets antagonistes.

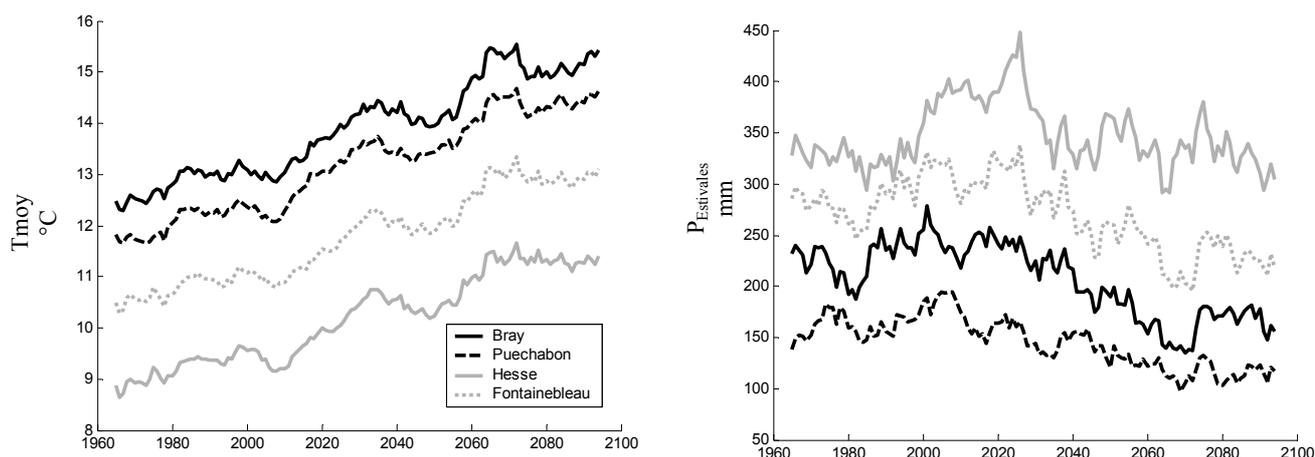
Les tendances climatiques observées sur les 4 sites géographiques sont présentées **Tableau IV.3** et **figure IV.3**. Les températures augmentent fortement entre 1960 et 2100 (de

27 à 35%), l'augmentation est plus accentuée dans le nord-est. Les précipitations estivales décroissent fortement (+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, puisque l'augmentation de température intervient surtout de 2010 à 2030 et de 2050 à 2070 et les précipitations estivales augmentent de 1980 à 2020 à Hesse et de 1980 jusqu'à 2010 sur les autres sites avant de fortement diminuer après.

**Table IV.3** Tendances en pourcentage des variables météorologiques simulées de 1960 à 2099.

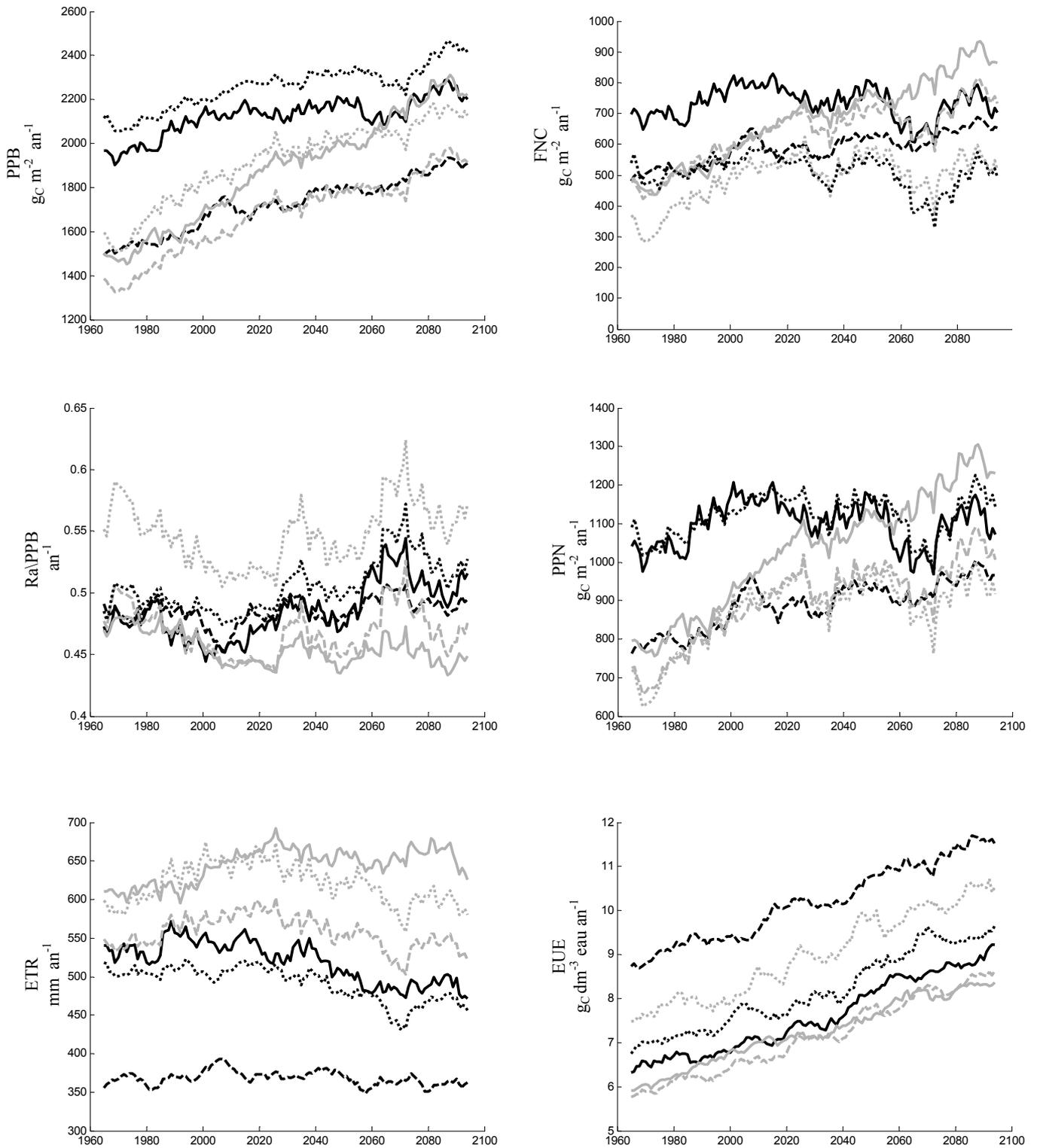
	Hesse	Bray	Puéchabon	Fontainebleau
Température	34.5	26.8	28.3	29.9
Pluies	2.0	-9.3	-5.5	-3.3
Pluies estivales <sup>1</sup>	-6.0	-38.9	-34.1	-28.8
Rayonnement global	5.7	4.9	3.7	7.2
Humidité relative	-2.4	-6.2	-4.4	-4.9

En fond gris sont représentés les tendances significatives ; <sup>1</sup>durant la saison de végétation



**Figure IV.3** : 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 (PPB) augmente rapidement au moins jusqu'en 2020, puis l'augmentation est plus lente ou même fait place à une stagnation selon les sites avant de remonter fortement après 2070 (**figure IV.4**). Le taux de croissance de la PPB est plus fort 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). La respiration de l'écosystème ( $R_{eco}$ ) croît aussi fortement (+38% pour les décidus et +25% pour les sempervirents) mais le pattern est différent de celui de la PPB : la respiration autotrophe augmente de manière quasi continue même si suivant les variations de température, le taux s'accélère en 2010 et en 2050. Même si les différents écosystèmes présentent des réponses aux changements globaux assez similaires en ce qui concerne la PPB et la  $R_{eco}$ , le FNC étant la différence de ces deux flux, il présente lui des tendances et des patterns variés selon les sites.



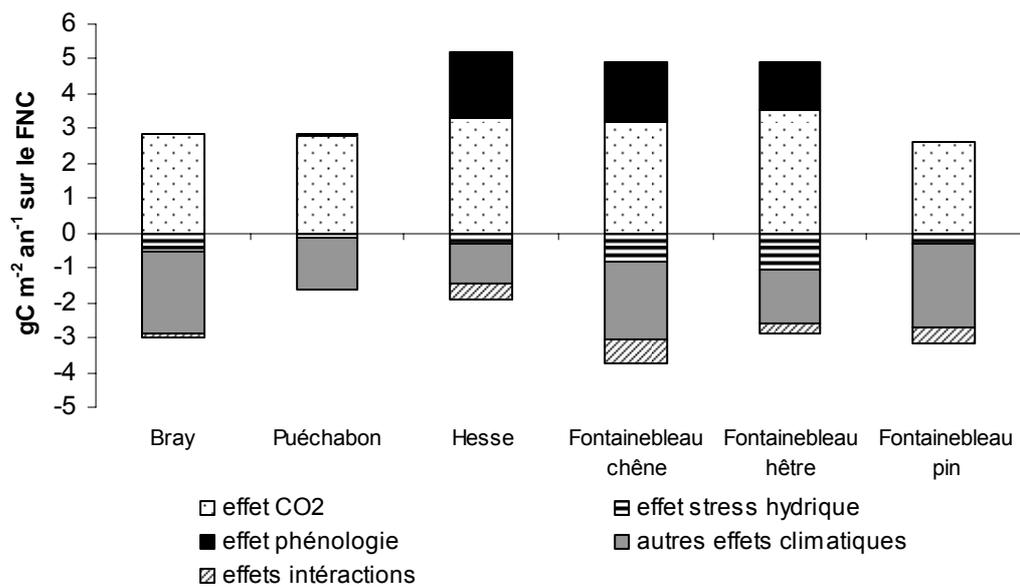
**Figure IV.4:** Dynamique des flux annuels simulés par CASTANEA pour des peuplements matures de 1960 à 2100. Les résultats sont présentés en moyenne mobile sur 10 ans.

- Pinus pinaster (SO)
- - - Quercus ilex. (SE)
- Fagus sylvatica (NE)
- ..... Quercus robur.(N)
- - - Fagus sylvatica (N)
- ..... Pinus sylvestris(N)

A Hesse le FNC augmente très fortement et de façon presque continue jusqu'en 2100, les FNC de la hêtraie et de la chênaie de Fontainebleau suivent des dynamiques identiques au pattern observée sur Hesse, jusqu'en 2060 pour la première et 2020 pour la seconde, dates auxquelles l'augmentation du stress hydrique et de la température stoppe la progression et différencie ainsi les dynamiques des forêts du nord est et du centre (**figure IV.5**). Les écosystèmes dominés par les espèces sempervirentes ont un FNC qui augmente entre 1980 et 2020, car l'augmentation de PPB due à la fertilisation par le CO<sub>2</sub> est plus forte que l'augmentation de R<sub>eco</sub> causée par la hausse des températures. Ensuite le FNC diminue sur le pin sylvestre, stagne pour le pin maritime et continue d'augmenter légèrement pour le chêne vert. On observe aussi que le FNC des deux pinèdes répond plus négativement aux hausses de température de 2010 et 2050 que les feuillus, probablement car la part de la respiration d'entretien (des feuilles notamment) est plus importante dans leur bilan carboné. Ces différentes dynamiques du FNC s'expliquent en partie par le rapport entre la respiration autotrophe (R<sub>a</sub>) et la PPB. Enfin on peut remarquer que l'ordre des écosystèmes lorsqu'on les classe en fonction de leur FNC, change totalement entre 1960 et 2100 ; la hêtraie du nord-est profite plus largement des changements climatiques, notamment à cause du maintien de la pluviométrie estivale.

L'évapotranspiration (ETR) évolue peu, par contre le rapport entre la PPB et la transpiration (EUE) augmente très fortement pour toutes les espèces. Ceci est du à 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 surestimées pour les espèces soumises à un fort stress hydrique. Pour ces dernières, il serait plus juste d'augmenter la pente de la relation de Ball et al. (1987) quand le CO<sub>2</sub> atmosphérique augmente (Medlyn et al. 2001).

Tous les écosystèmes répondent positivement à l'augmentation du CO<sub>2</sub> (**figure IV.6**), les décidus profitant seulement légèrement plus de cet effet fertilisant. Mais, ces mêmes espèces décidues semblent plus profiter des changements globaux, essentiellement à cause de la forte augmentation de leur durée de végétation simulée (+38 jours en 140 ans). Néanmoins, comme le modèle ne prend pas en compte les conséquences des gelées tardives, sur le très long terme il surestime probablement l'augmentation de la durée de végétation. De plus, il est possible que des phénomènes d'acclimatation se produisent, limitant ainsi l'augmentation de la durée de végétation. D'autre part, chez les espèces sempervirentes, le maintien d'une importante biomasse foliaire, qui respire tout au long de l'année amplifie l'effet négatif de l'accroissement de la température. Enfin, malgré une diminution des précipitations estivales, globalement le stress hydrique n'apparaît pas comme un facteur prépondérant. Néanmoins, la seule étude de tendance entre 1960 et 2100 masque en fait des effets forts du stress hydrique sur de courtes périodes comme en 2070. De plus, le stress hydrique explique l'atténuation de l'augmentation de PPB notamment à Fontainebleau. Enfin, l'augmentation très forte de l'efficacité d'utilisation de l'eau (EUE) entraînant ainsi une diminution de la transpiration limite le stress hydrique. Les conclusions concernant le stress hydrique demeurent donc dépendantes de la capacité des modèles à coupler efficacement les bilans de carbone et d'eau en période de stress (Reichstein et al. 2002) et lorsque le CO<sub>2</sub> atmosphérique augmente.



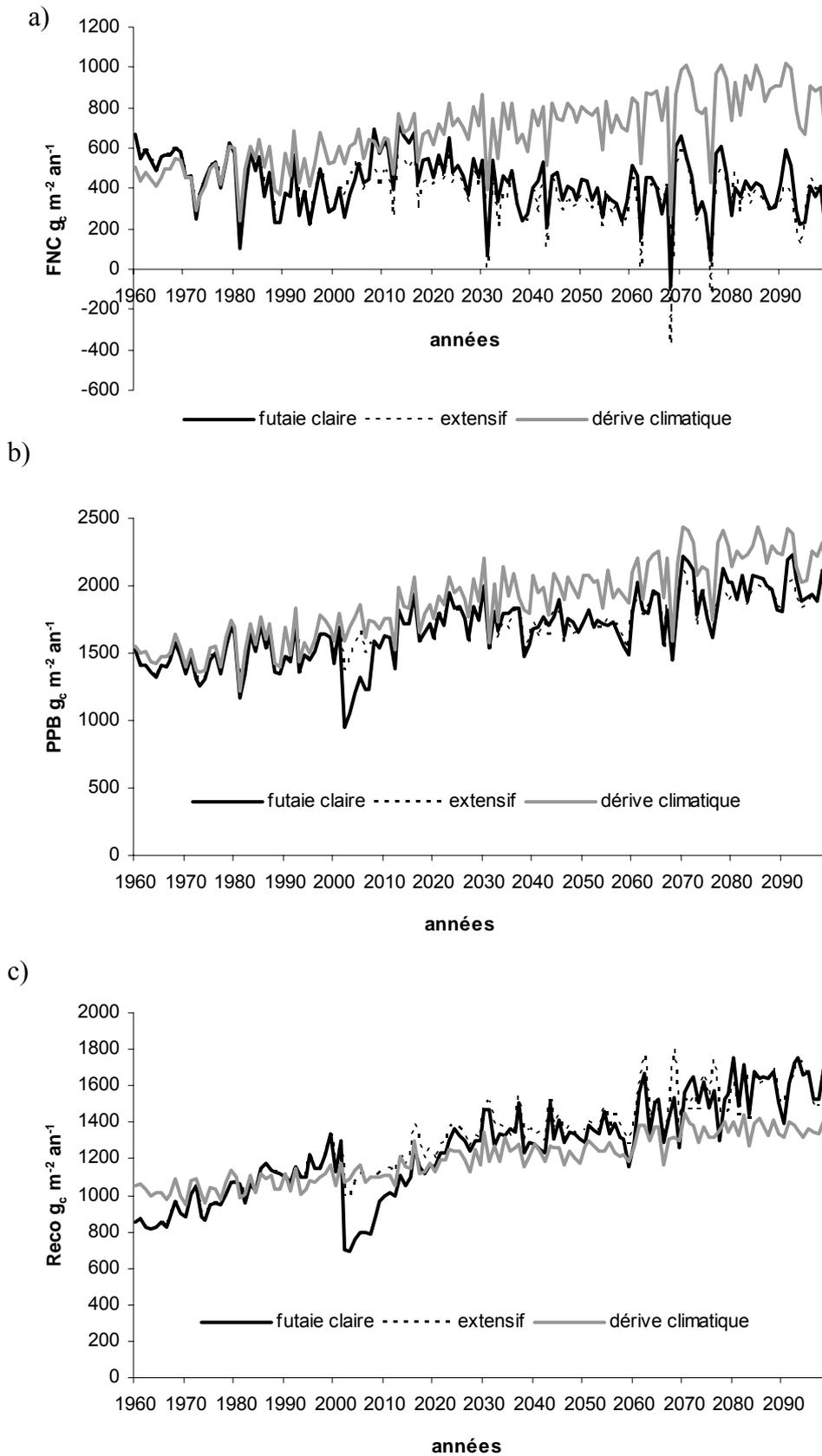
**Figure IV.5:** Résumé de la contribution de chaque facteur dans la tendance observée sur le FNC entre 1960 et 2100

#### 4.4 Effet des pratiques sylvicoles à Hesse de 1960 à 2100

Sur le site de Hesse, nous avons utilisé la version de CASTANEA simulant l'évolution du peuplement avec l'âge sur la période 1960-2100 avec les données ARPEGE. La version utilisée est celle décrite chapitre III.3 : avec simulation de l'indice foliaire et de la hauteur ainsi que la prise en compte des variations de l'allocation. Nous avons ainsi pu comparer les résultats obtenus avec la simulation précédente qui a été réalisée en réinitialisant le peuplement chaque année. En plus de l'effet climatique, se rajoute donc un effet âge. Nous supposons le peuplement semé en 1960 et nous le faisons évoluer jusqu'en 2099, soit sur 140 ans. Pour ces nouvelles simulations nous avons utilisé deux types de scénarios sylvicoles fournis par J.F Dhôte (com pers.) à partir de simulations de FAGACEES (voir chapitre III). Le premier correspond au scénario sylvicole extensif déjà utilisé dans le chapitre III, le second correspond à un scénario dit de « Futaie claire ». Les caractéristiques de ces deux scénarios sont récapitulées **tableau IV.4**. Normalement le scénario « futaie claire » est un scénario à rotations courtes avec une coupe finale intervenant avant 100 ans. Pour pouvoir faire une comparaison jusqu'en 2100 avec l'autre scénario nous l'avons prolongé jusqu'à 140 ans en supposant une coupe tous les 9 ans d'intensité équivalente à la coupe ayant lieu à 90 ans.

**Tableau IV.4** : Caractéristiques des coupes simulées par FAGACEES en scénario sylvicole extensif et futaie claire

Age	Scénario extensif		Age	Scénario futaie claire	
	Proportion de tiges enlevées	Proportion de volume enlevé		Proportion de tiges enlevées	Proportion de volume enlevé
42	0.30	0.20	42	0.64	0.43
48	0.16	0.12	48	0.26	0.21
54	0.16	0.11	54	0.25	0.20
60	0.14	0.11	63	0.65	0.08
75	0.62	0.04	72	0.43	0.13
90	0.45	0.08	81	0.27	0.15
105	0.29	0.10	90	0.21	0.14
120	0.20	0.11			
135	0.17	0.09			

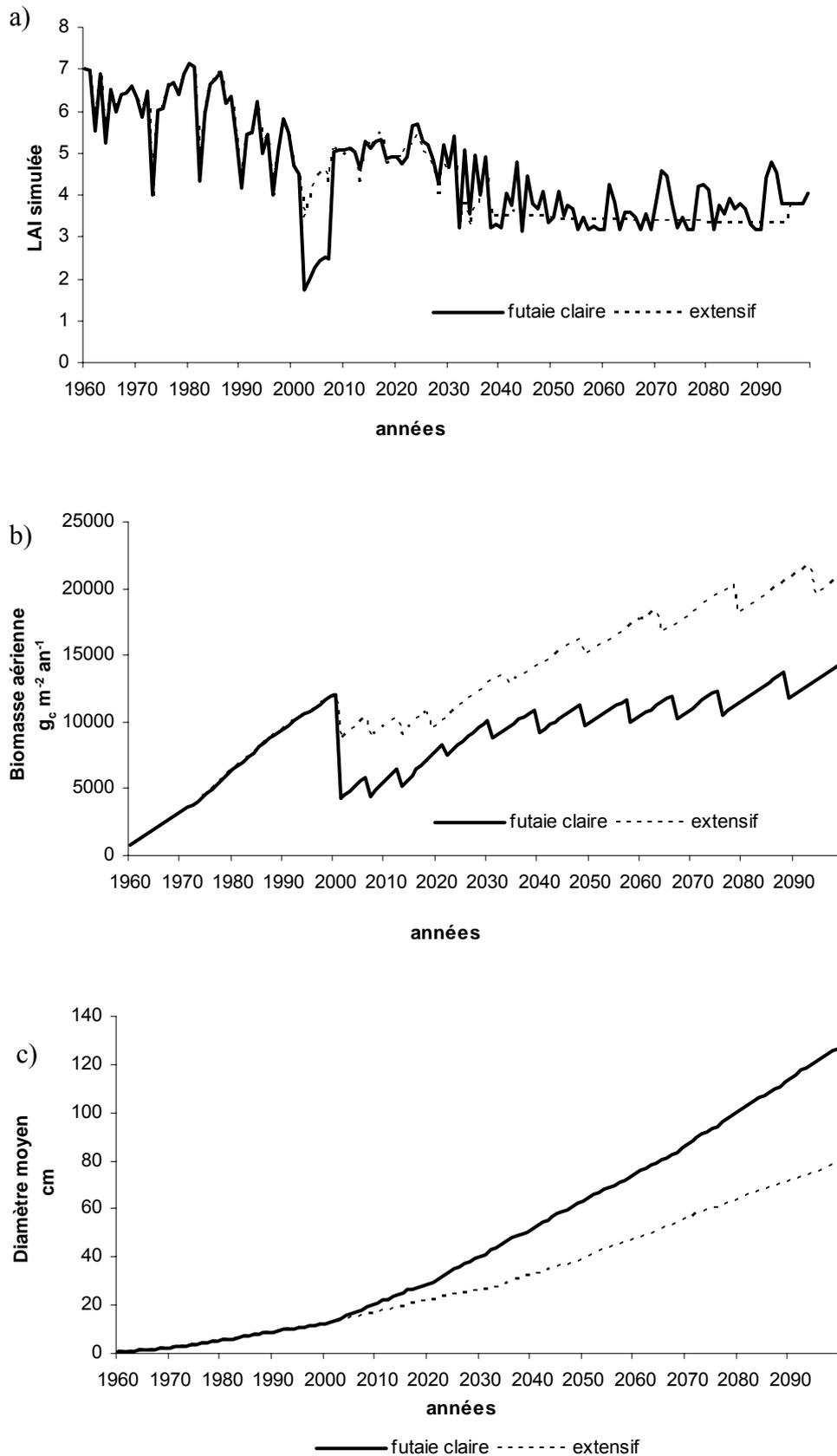


**Figure IV.6:** Simulations du Flux Net de Carbone (FNC), de la Production Primaire Brute (PPB) et de la Respiration de l'écosystème (Reco) entre 1960 et 2100 avec les sorties du modèle climatique ARPEGE sur Hesse. Comparaison de trois types de simulations : sans évolution du peuplement (dérive climatique), avec évolution du peuplement en scénario extensif ou en futaie claire

Alors que le FNC doublait entre 1960 et 2100 lorsqu'on ne simulait aucune évolution du peuplement (dérive climatique), le FNC baisse avec le scénario extensif et reste stable avec le scénario en futaie claire (**figure IV.6a**, **figure IV.7b**). Contrairement à ce que l'on pouvait attendre, ceci n'est pas seulement dû à l'augmentation de respiration à cause d'une plus grande biomasse, mais aussi à cause d'une diminution de photosynthèse (**figure IV.6b**) provoquée par une chute de l'indice foliaire (**figure IV.7a**). Le scénario le plus intensif (en futaie claire) est plus favorable. Il permet le maintien des réserves à un niveau plus élevé (non montré) et donc l'indice foliaire simulé est plus fort au vieil âge (**figure IV.7a**). La respiration du bois y est aussi légèrement plus faible mais comme la biomasse foliaire est plus élevée, les respirations de l'écosystème sont paradoxalement similaires entre les deux types de gestion. Comme il était prévisible, la gestion intensive favorise des accroissements en diamètre (**figure IV.7c**) et en hauteur plus élevés. A 140 ans, dans le peuplement géré en sylviculture extensive, la hauteur des arbres atteint 40 m, alors que dans la gestion en futaie claire la hauteur atteint 45 m. Cette dernière valeur est proche de la valeur donnée par la table de production de Schober en classe de fertilité 9 pour le même âge (44,1 m). L'effet sur l'accroissement moyen est par contre plus faible, puisqu'on passe seulement de 11 à 11,3 m<sup>3</sup> par an quand la gestion est plus intensive. Ceci est dû à un plus fort investissement racinaire dans le cas de la gestion sylvicole intensive à cause d'un indice foliaire plus élevé. Ce résultat prouve la limite du modèle d'allocation, la faible biomasse de racines fines, observée en gestion extensive (140 g<sub>C</sub> en moyenne contre 240 g<sub>C</sub> en gestion futaie claire) n'a pas de conséquence sur les simulations. Or elle pourrait en avoir par le biais de l'absorption des minéraux.

Il est donc intéressant de constater, que les modifications d'indice foliaire, qui sont la conséquence à la fois des changements climatiques et surtout de l'effet âge, peuvent inverser les conclusions données dans l'étude de sensibilité climatique. Pour avoir une vision plus juste de l'évolution probable du puits de carbone constitué par les forêts françaises, il est nécessaire d'étudier ces effets sur une large gamme de peuplements représentant des âges et des conditions stationnelles variées. L'inconvénient de la méthodologie adoptée ici est qu'elle ne permet pas de séparer l'effet climatique, de l'effet sylvicole et de l'effet âge. Dans la réalité, il existera une mosaïque de peuplements d'âges très variés et ce qui nous intéresse est de savoir comment le stockage de carbone de cette mosaïque va évoluer, et non pas celui d'une seule parcelle plantée en 1960.

Dans une autre étude menée dans le cadre du projet CARBOFOR, avec CASTANEA, Loustau et al. (soumis) ont étudié le stockage de carbone sur une rotation complète pour différentes conditions de sol et d'indice foliaire et ce à 4 dates différentes 1980, 2015, 2045 et 2080 (en utilisant à chaque fois un climat moyen de 30 ans centré autour de ces dates). De cette manière, ils peuvent séparer l'effet du climat et de la gestion et ils intègrent aussi l'effet âge pour chaque période climatique, puisque chacune de leurs simulations est réalisée sur une rotation entière. Ils trouvent aussi un effet du type de sylviculture puisque le FNC est plus fort en rotation courte. Pour les sites du Nord, l'évolution du stockage de carbone au cours des quatre dates est assez proche des simulations faites sans évolution du peuplement. Ceci tend à démontrer, qu'en moyenne si l'on prend une rotation dans son ensemble, la prise en compte de l'effet âge modifie peu les tendances trouvées par les simulations sans évolution du peuplement (dérive climatique).



**Figure IV.8:** Simulations de l'indice foliaire (LAI) de la biomasse aérienne et du diamètre moyen entre 1960 et 2100 avec les sorties du modèle climatique ARPEGE sur Hesse. Comparaison de deux types de simulations : en scénario sylvicole extensif ou en « futaie claire »

## **4.5 Conclusion**

Dans ce travail, nous avons montré, que les effets des changements climatiques sur l'évolution du stockage de carbone des forêts françaises différaient selon le type d'écosystème. Si le stockage de carbone demeure positif, il augmente seulement sur 4 des sites, stagne pour 1 et diminue pour le dernier. Si l'effet fertilisant du CO<sub>2</sub> entraîne une augmentation de la PPB équivalente sur tous les sites étudiés, l'augmentation de température handicape plus les sempervirents que les décidus. Ces derniers profitent largement de l'augmentation de la durée de végétation. Les effets du stress hydrique augmentent surtout pour les espèces décidues et contribuent à une atténuation de l'augmentation de leur PPB et du FNC.

Enfin, nous avons aussi montré, que si l'on simulait l'évolution réelle d'une hêtraie de 1960 à 2100 et de 1 à 141 ans, le FNC change peu, voir diminue selon le type de sylviculture ; la rotation courte et intensive semblant plus favoriser le stockage de carbone. Néanmoins, de nombreuses incertitudes demeurent sur l'effet âge et l'absence de prise en compte de variations concernant le cycle de l'azote limite encore la portée de nos conclusions.

## **Chapitre V**

### **Effet de la variabilité spatiale sur le bilan de carbone simulé**

L'ensemble du travail présenté ici fait l'objet d'un projet d'article renvoyé en **annexe V**.

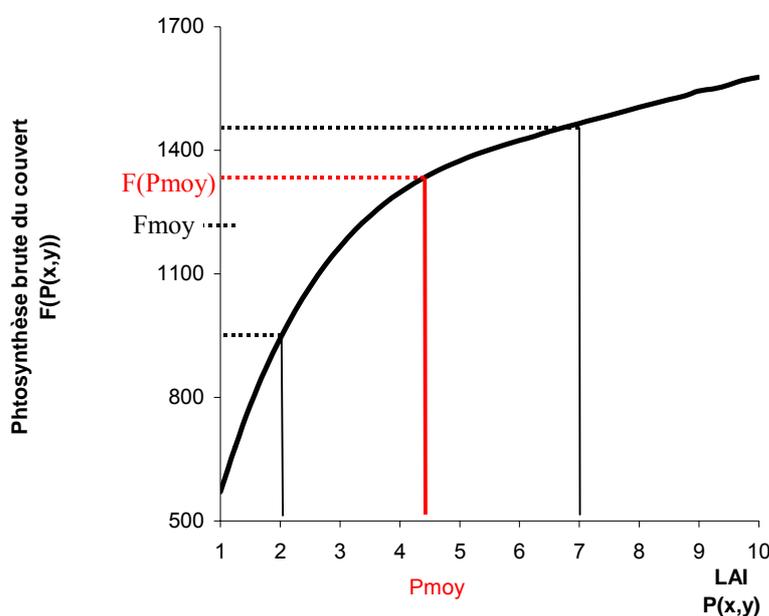
## 5.1 Introduction

La prise en compte de la variabilité spatiale des caractéristiques des écosystèmes est un enjeu essentiel pour la détermination des flux et des stocks de carbone à de larges échelles (paysage, région, échelle globale). A l'échelle d'un massif forestier comme celui de Fontainebleau, le massif peut être considéré comme une mosaïque de parcelles, dont les caractéristiques du couvert dépendent des espèces présentes, de la fertilité du sol, des pratiques forestières ou de la pente. Si l'on est capable de déterminer sur chaque parcelle les caractéristiques conditionnant les Flux Nets de Carbone (FNC) et d'eau (ETR), il est possible de réaliser des cartes du FNC ou d'ETR sur l'ensemble du massif avec un modèle comme CASTANEA. La parcelle constitue alors le niveau de résolution de l'étude. Mais pour déterminer le FNC et l'ETR directement à l'échelle du massif forestier, au lieu de réaliser près de 3000 simulations, chacune d'entre elles correspondant à une parcelle, une seule simulation peut être réalisée à partir des paramètres moyens sur le massif. Une parcelle « moyenne » est ainsi sensée représenter le massif forestier. C'est ce type de simplification qui est fait dans les modèles fonctionnant aux échelles continentales ou globales (Sellers, 1997). Ces modèles utilisent souvent les mêmes algorithmes que ceux utilisés dans CASTANEA, mais les paramètres d'entrée sont spatialement plus agrégés afin de fonctionner à une résolution plus faible, au mieux de 50 km sur 50 km, qui est adaptée à un couplage avec les modèles climatiques (GCM). Dans cette approche, seuls les grands types de végétation sont considérés (forêts, cultures, prairies, etc.) de façon statistique à l'intérieur de l'unité spatiale de base. Ensuite chaque grand type de végétation est paramétré avec des paramètres moyens pour chaque maille.

L'utilisation d'une « parcelle moyenne » pour décrire un massif forestier constitue une simplification analogue à celle faite dans CASTANEA, lorsqu'un arbre moyen est utilisé pour représenter la parcelle forestière. Seule l'échelle diffère, et dans les deux cas, il est nécessaire d'évaluer l'erreur qu'entraîne ce type de simplification. Les flux de carbone et d'eau constituent la résultante de processus qui parfois présentent des réponses non linéaires aux caractéristiques du milieu. Par exemple, plus l'indice foliaire (LAI) est élevé, plus la photosynthèse du couvert par unité de sol (PPB) est importante et donc plus le FNC est fort. Mais au-dessus d'un LAI donné, la majeure partie de la lumière ayant été absorbée, l'augmentation de la PPB est plus faible. La réponse du FNC au LAI sature donc, elle est non linéaire. Dans ce cas, la moyenne des FNC simulés sur différentes parcelles présentant des LAI différents est inférieure à une simulation réalisée à partir de la moyenne des LAI (**figure V.1**). Ce type de résultat est toujours obtenu, quand la réponse du modèle à certains paramètres suit une fonction  $f(x)$  avec  $f'(x) > 0$  et  $f''(x) < 0$  (voir chapitre 2 et annexe 1). Si l'on procède à une agrégation spatiale de paramètres (par l'utilisation d'un peuplement ou d'un arbre moyen) présentant une variabilité pour laquelle la réponse du FNC sature, les estimations du FNC sont alors en théorie positivement biaisées.

Dans ce chapitre, nous avons étudié l'effet de la variabilité spatiale des principaux paramètres d'entrée de CASTANEA sur la simulation du FNC. Cela nous permet de quantifier l'effet de chaque paramètre et d'étudier les éventuels biais dus à leur « agrégation spatiale ». Dans ce chapitre, par « **agrégation spatiale** », nous entendons l'usage de la moyenne d'un paramètre à la place de sa distribution statistique pour une surface de forêt

considérée. Dans un premier temps, nous avons réalisé une étude de sensibilité pour les principaux paramètres d'entrée de CASTANEA qui varient spatialement. Cette étude de sensibilité permet de déterminer pour quels paramètres, le FNC et l'ETR présentent des réponses non linéaires. Six paramètres ont été pris en compte dans cette étude de sensibilité : L'indice foliaire (LAI), l'agrégation du couvert ( $\Omega$ ), la concentration en azote dans les feuilles (N), la masse surfacique des feuilles de lumière (LMA), la biomasse aérienne du bois (B), la réserve utile en eau du sol (RU). Cependant, une étude de sensibilité théorique ne permet pas de prendre en compte la variabilité réellement observée et les éventuelles corrélations spatiales entre différents paramètres. L'estimation *in situ* de la variabilité spatiale de ces paramètres d'entrée a donc aussi été entreprise dans trois études distinctes correspond à trois échelles spatiales différentes (1 ha, 60 ha, 1000 ha). Pour chacune de ces études, nous avons ensuite utilisé CASTANEA pour déterminer (1) la part de variation de FNC et d'ETR expliquée par chacun de ces paramètres et (2) l'effet de « l'agrégation spatiale » des paramètres.



**Figure V.1** Réponse de la photosynthèse brute d'un couvert forestier aux variations de LAI. Illustration schématique du biais provoqué par l'utilisation d'un LAI moyen de 4.5 à la place de sa distribution comprise entre 2 et 7.

L'homogénéité est en écologie une caractéristique toute relative. Les six paramètres que nous étudions plus précisément dans ce chapitre, varient tous à des échelles allant de l'hectare (voir moins pour certains) au massif forestier (17 000 ha pour Fontainebleau). La question de « l'agrégation spatiale » des paramètres d'entrée se pose en théorie autant lorsqu'on travaille à l'échelle de la station, de la parcelle ou du massif. Certains paramètres peuvent même présenter une variabilité plus forte à fine échelle (c'est possible évidemment uniquement dans le cas où la résolution de l'étude diminue aussi avec l'échelle). Par exemple, la biomasse moyenne du bois aérien peut varier plus entre deux zones de 100 m<sup>2</sup> dans une parcelle, qu'entre deux parcelles. Pour cette raison, nous avons quantifié l'effet de la variabilité spatiale pour des peuplements de hêtre à trois échelles différentes:

- Une zone, de 1 ha, située dans une réserve naturelle de Fontainebleau

- Une zone, de 60 ha, située dans l'aire du « footprint » des mesures de flux à Hesse (en collaboration avec l'INRA de Nancy)
- Une zone, couvrant 1000 ha, située au sud du massif de Fontainebleau

## 5.2 Analyse de sensibilité du modèle CASTANEA

### 5.2.1 Méthodes

L'analyse de sensibilité est réalisée sur six paramètres (**table V.1**) pour le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Les valeurs minimales et maximales sont déterminées à partir des valeurs mesurées par notre équipe sur des hêtraies à Fontainebleau et issues du rapport RENECOFOR (**table V.1**). Cinq valeurs, réparties régulièrement l'intervalle (mini, maxi), sont utilisées pour chaque paramètre. Toutes les combinaisons de paramètres sont testées, ce qui implique la réalisation de  $5^6$  simulations. Chacune des simulations est réalisée sur 6 ans en utilisant les données météorologiques journalières mesurées sur Fontainebleau entre 1994 et 1999 (voir chapitre III). Pour chaque simulation les stocks en carbone du sol sont initialisés en supposant par calcul analytique de l'équilibre. L'effet de la variabilité de ces paramètres est analysé pour quatre variables de sorties, en somme annuelle moyennée entre 1994 et 1999 : la Production Primaire Brute (PPB), la respiration de l'écosystème ( $R_{eco}$ ), le Flux Net de carbone (FNC) et l'évapotranspiration de l'écosystème (ETR). Les résultats sont présentés sous la forme de courbes de réponses moyennes de chacune des 4 variables de sorties en fonction des 6 paramètres d'entrée. Sur une courbe de réponse à un paramètre X, pour chacune des valeurs que prend X, il existe  $5^5$  combinaisons des autres paramètres, il y a donc  $5^5$  valeurs pour les variables de sorties qui permettent le calcul d'un écart type quantifiant l'effet combiné des autres paramètres.

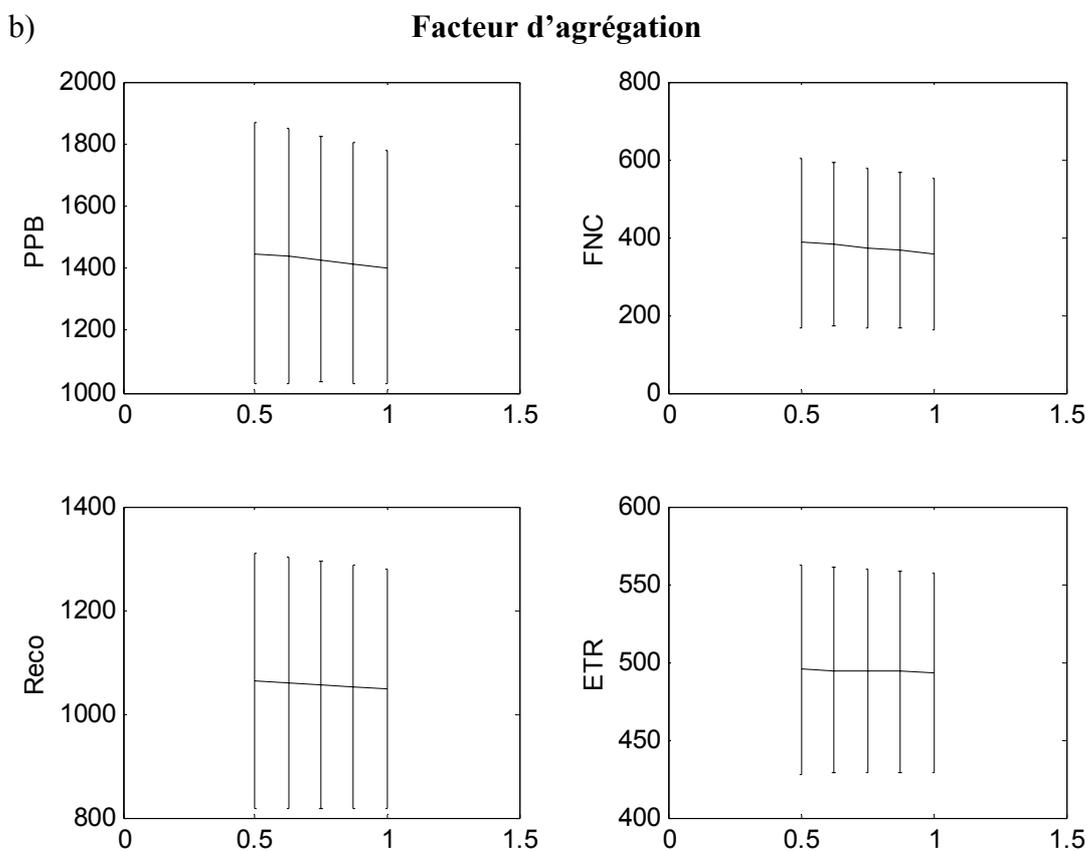
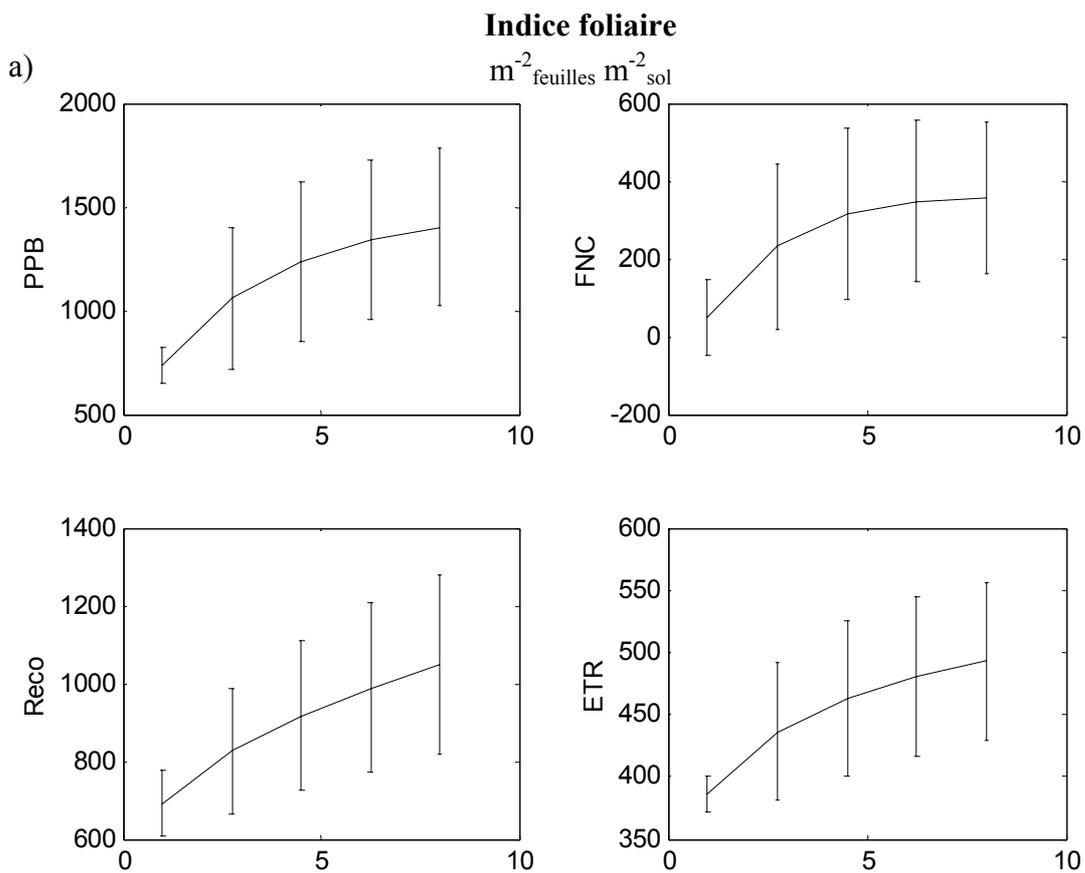
**Tableau V.1:** Valeurs minimales et maximales des paramètres d'entrée utilisés dans l'étude de sensibilité.

Paramètre	Symbole	Unité	Valeur minimale	Valeur maximale
Concentration en azote foliaire	N	% $g_N g_{MS}^{-1}$	2	3
Masse surfacique des feuilles de lumière	LMA	$g_{MS} m^{-2}$	90	120
Indice foliaire	LAI	$m^2 m^{-2}$	1	8
Facteur d'agrégation	$\Omega$	sans dimension	0.5	1
Réserve utile	RU	mm	80	200
Biomasse du bois aérien	B	$g_C m^{-2}$	1000	15000

Pour éviter des incohérences concernant la respiration, lorsque la biomasse aérienne varie, l'âge du peuplement et la hauteur sont calculées à partir de la biomasse selon des relations allométriques déterminées à partir de la simulation sur une hêtraie de Fontainebleau (H9) entre 1869 à 2000 réalisée dans le chapitre III. **Enfin, dans tout ce chapitre, la version de CASTANEA utilisée est la version de base : sans variation de l'allocation avec l'âge et le site, et sans simulation ni du LMA, ni du LAI qui sont forcés.**

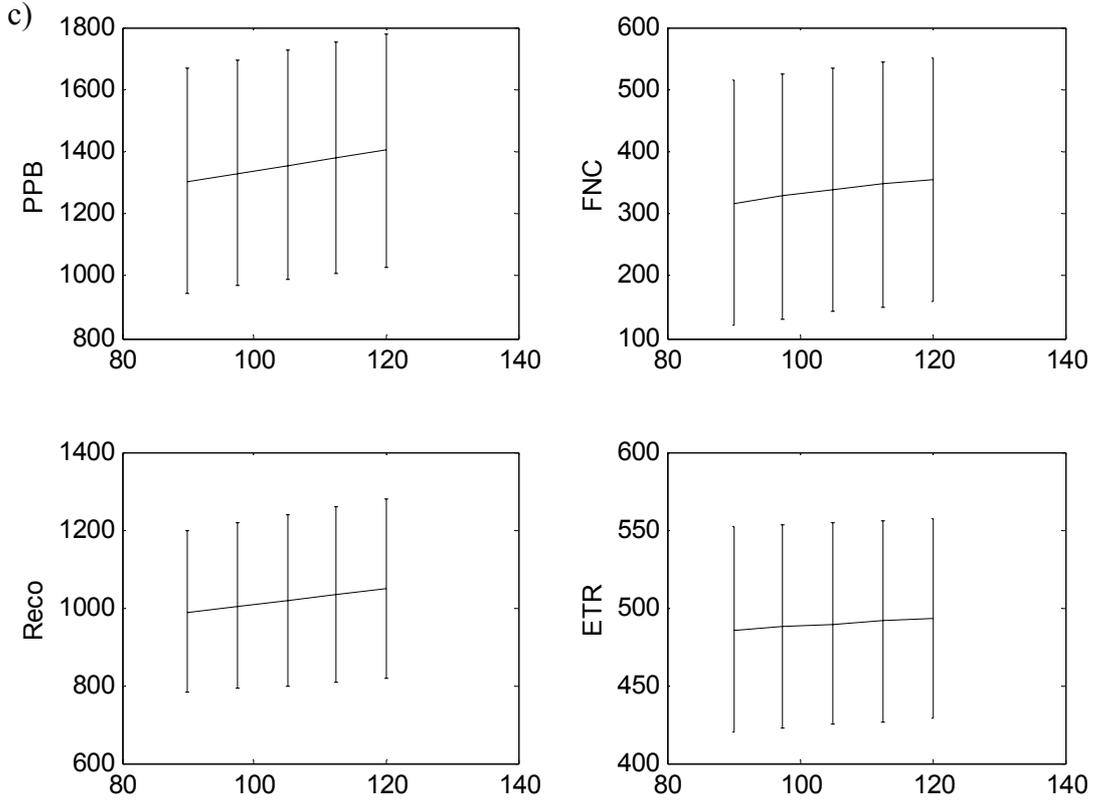
### 5.2.2 Résultats

La PPB et l'ETR augmentent lorsque la surface d'échange entre le couvert et l'atmosphère (LAI) augmente. Mais cette augmentation présente un plateau de saturation pour les forts LAI (**figure V.2a**) et cela en raison de la saturation du rayonnement absorbé par le couvert pour des LAI relativement faibles (4 à 5 selon l'architecture du couvert). Par contre, si  $R_{eco}$  augmente moins vite que le PPB aux faibles LAI, cette augmentation présente une faible saturation pour les LAI supérieurs à 5. Ceci est dû à trois phénomènes: (i) l'augmentation de la respiration foliaire, (ii) l'augmentation de la respiration hétérotrophe du sol du fait de l'augmentation de la quantité de litière, (iii) l'augmentation de la croissance et donc de la respiration de croissance. Lorsque le LAI augmente, la combinaison d'une augmentation quasi linéaire de  $R_{eco}$  et d'une saturation de la PPB pour les forts LAI conduit à une augmentation du FNC qui présente une saturation plus marquée que celle observée pour la PPB. Dans CASTANEA, le facteur d'agrégation ( $\Omega$ ) diminue la proportion de feuilles interceptant de la lumière du fait de leur distribution agrégée dans le couvert. Lorsque ce facteur augmente l'agrégation diminue. L'étude de sensibilité indique qu'au-dessus de 0.5 ce facteur a un faible effet négatif sur les quatre variables de sorties (**figure V.2a**). Lorsque l'agrégation augmente, les feuilles d'ombre reçoivent plus de lumière, ce qui permet d'augmenter leur photosynthèse. Les feuilles situées dans la partie supérieure du couvert absorbent certes moins de lumière, mais cela entraîne peu de diminution de leur photosynthèse, car celle-ci est plus limitée par les capacités photosynthétiques que par la lumière.



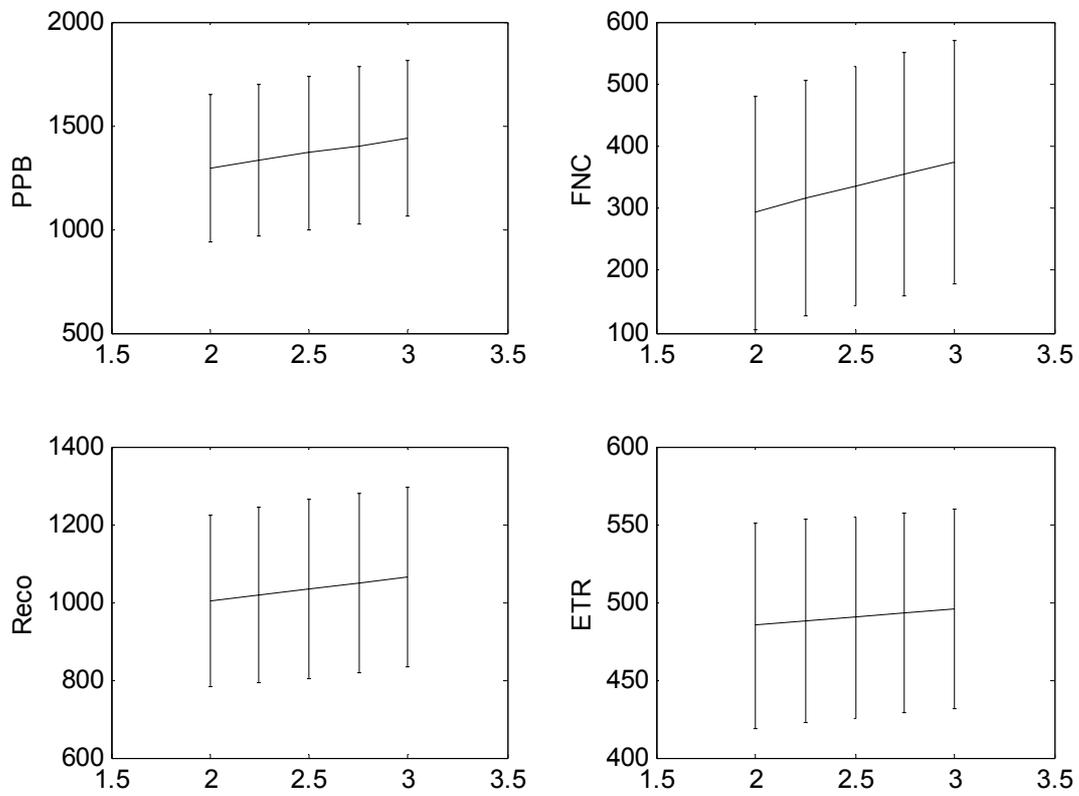
**Masse surfacique des feuilles de lumière**

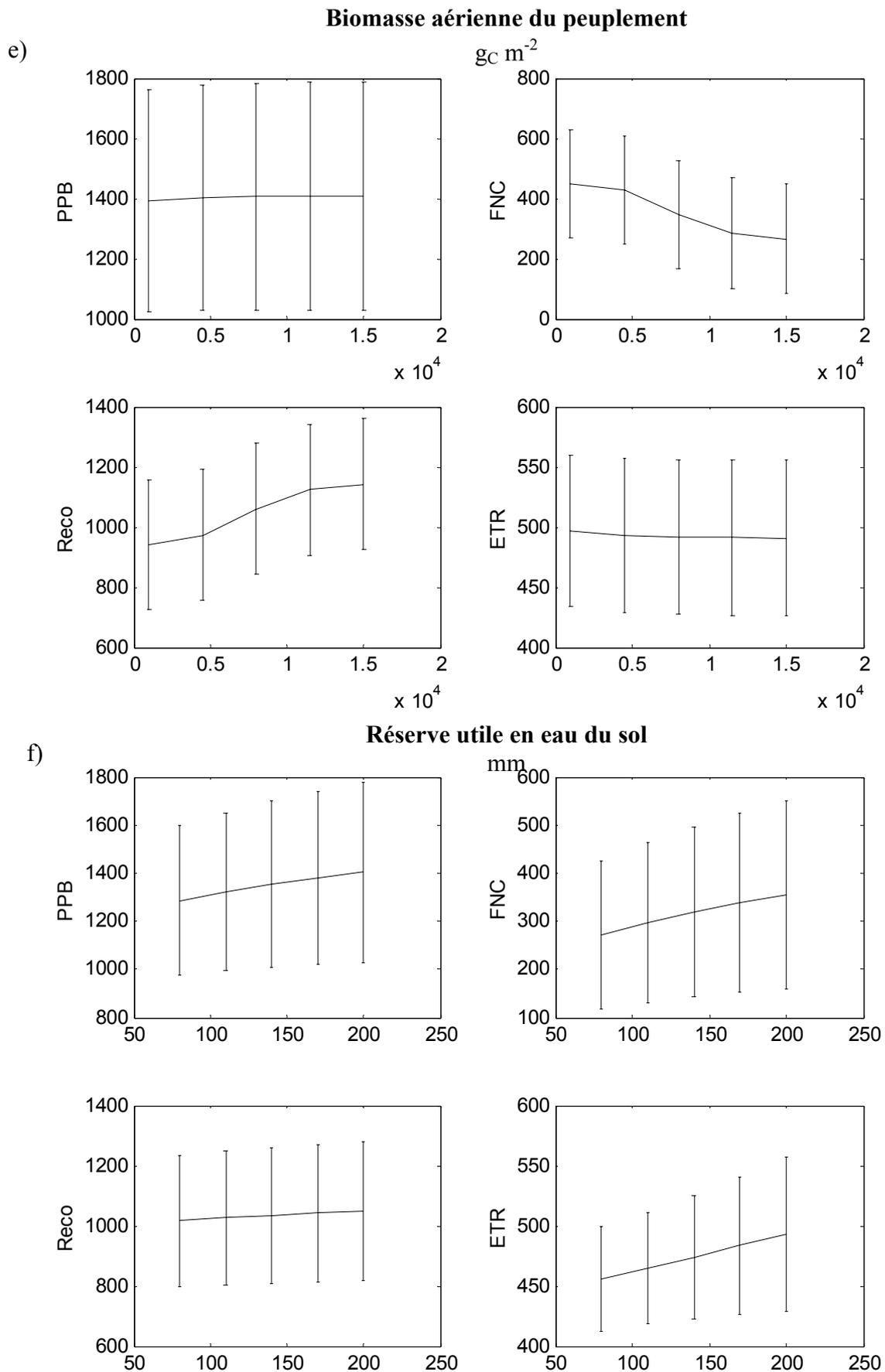
$g_{MS} m^{-2}$



d) **Concentration en azote des feuilles**

$g_N g_{MS} * 100$





**Figure V.2:** Sensibilité de la Production Primaire Brute ( $PPB \text{ g}_C \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ), du Flux Net de Carbone ( $FNC \text{ g}_C \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ), de la respiration de l'écosystème ( $Reco \text{ g}_C \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ ) et de l'évapotranspiration ( $ETR \text{ mm an}^{-1}$ ) aux paramètres d'entrée décrits dans le tableau V.1

L'augmentation du LMA et de N a pour conséquence une augmentation des capacités photosynthétiques, de la respiration d'entretien des feuilles et enfin de la respiration hétérotrophe du sol par le biais de la quantité et de la qualité de la litière. Ceci explique que les quatre variables de sortie (PPB,  $R_{eco}$ , FNC, ETR) augmentent avec le LMA et N. Dans les gammes de valeurs choisies, l'augmentation de PPB est quasi linéaire, ce qui peut s'expliquer du fait que dans CASTANEA, les capacités photosynthétiques de chaque strate verticale de couvert sont linéairement reliées à l'azote surfacique ( $LMA \cdot N$ , voir chapitre 2 et **annexe I**).

La biomasse aérienne (B) n'a évidemment pas d'effet direct sur ETR et PPB. Par contre, dans l'étude de sensibilité la hauteur moyenne du peuplement varie en même temps que la biomasse, cela induit de légers effets sur ETR par le biais du calcul des résistances aérodynamiques. L'augmentation de B a un effet positif sur  $R_{eco}$ , mais qui est non linéaire. La respiration autotrophe est linéairement reliée à la biomasse vivante. Mais cette biomasse vivante dépend de la biomasse totale et de la proportion de cellules vivantes, qui varient toutes les deux non linéairement avec l'âge du peuplement. Dans l'étude de sensibilité, l'âge du peuplement varie de façon exponentielle avec la biomasse. La combinaison de ces effets non linéaires explique, que  $R_{eco}$  réponde non linéairement à B. Néanmoins, l'évolution de  $R_{eco}$  avec la biomasse demeure encore mal connue et des mesures complémentaires restent à effectuer (voir chapitre III.2 sur les effets âge) pour vérifier les hypothèses du modèle.

La réserve utile en eau du sol (RU) conditionne le niveau potentiel de sécheresse édaphique. Dans les gammes utilisées, les quatre variables de sortie répondent positivement et linéairement à RU. En théorie, pour de très fortes valeurs de RU, les réponses devraient saturer mais nous ne sommes pas dans ces gammes de valeur. Ceci est en partie contradictoire avec les résultats de l'article 1 sur l'analyse d'incertitude à Hesse (**annexe I**). Dans l'analyse d'incertitude, trois paramètres conditionnant la RU ont été bruités **en même temps**: la profondeur du sol, l'humidité volumique au point de flétrissement permanent, et l'humidité volumique à la capacité au champ. Ceci induisait une forte incertitude sur la RU, qui variait alors de 114 à 210 mm. De plus, pour une même réserve utile, la sécheresse édaphique est plus forte à Fontainebleau entre 1994 et 1999, dont les données météorologiques ont servi à l'étude de sensibilité, qu'à Hesse en 1997. En effet, les précipitations pendant la saison de végétation sont plus faibles à Fontainebleau de près de 35% par rapport à Hesse en 1997. Pour ces raisons, il est probable, qu'à Hesse, dans l'étude d'incertitude le FNC n'augmente plus pour les fortes RU, alors qu'il continue à augmenter linéairement à Fontainebleau, même pour des RU proches de 200 mm. Ceci explique l'existence d'un biais sur le FNC à Hesse lorsque l'on compare la simulation réalisée à partir de la moyenne des paramètres et la moyenne des simulations lorsque ces mêmes paramètres sont bruités.

Pour conclure, le FNC présente des réponses non linéaires seulement pour le LAI et la biomasse respectivement par le biais de PPB et  $R_{eco}$ .

### 5.3 Effet de la variabilité spatiale sur trois cas d'étude à trois échelles différentes

#### 5.3.1 Présentation des sites d'étude

##### *La Tillaie (échelle 0.8 ha)*

Une zone de 0.8 ha a été choisie dans la réserve naturelle de la Tillaie (36 ha) située au centre du massif forestier de Fontainebleau. Cette réserve naturelle, ne fait l'objet d'aucune exploitation et présente ainsi une forte hétérogénéité en structure du peuplement. Elle est majoritairement dominée par du hêtre. La zone de 0.8 ha, que nous avons choisie, est

caractérisée par un gradient concernant l'ouverture du couvert entre une clairière située au sud-ouest et un perchis dense à l'est. La Tillaie et la zone étudiée de 0.8 ha font l'objet d'une description plus précise dans le chapitre VI. Sur la zone de 0.8 ha, 99 piquets ont été disposés tout les 10 m, permettant la réalisation d'un quadrillage (11 lignes \* 9 colonnes). A partir de ce quadrillage, il est possible de délimiter 80 carrés de 100 m<sup>2</sup> chacun. Nous avons ensuite estimé les paramètres d'entrée de CASTANEA pour chacun des 80 carrés. Cette expérience permet de quantifier la variabilité spatiale à une échelle proche d'un hectare. A cette échelle, nous avons choisi la zone, la plus hétérogène possible. Cela permet d'évaluer dans des conditions naturelles (sans sylviculture) l'effet d'une forte variation spatiale des paramètres d'entrée.

#### *Hesse (échelle 60 ha)*

La forêt de Hesse se situe dans le Nord-Est de la France, une description du site a été donnée dans le chapitre 2 (voir aussi **annexes I et II**). L'équipe de l'INRA de Champenoux a étudié la variabilité spatiale des principaux paramètres caractérisant le milieu, dans l'aire du « footprint » des mesures de FNC (Bouriaud, 2003). Une grille, ayant une résolution de 50 m et couvrant 60 ha, a été réalisée autour de la placette EUROFLUX décrite dans le chapitre II. A partir de cette grille, 182 placettes circulaires, de rayon égal à la hauteur des arbres, ont été définies. L'estimation de l'indice foliaire et une analyse floristique ont été réalisées sur les 182 placettes. Un sous échantillon de 9 placettes, a été retenu de manière à être représentatif de la variabilité observée sur les 182 placettes, en ce qui concerne l'indice foliaire et le type de sol. 5 placettes (N° 656, 106, 73, 75, 91) sur les 9 ont fait l'objet d'une éclaircie en 1999. Enfin l'âge moyen des arbres est compris entre 30 et 40 ans pour 8 placettes et entre 50 et 60 ans sur la placette 128. L'étude à l'échelle de 1 ha et celle à l'échelle du massif, sont situées à Fontainebleau. Le choix de Hesse pour l'échelle intermédiaire pose un problème car un effet site peut altérer l'effet échelle. Néanmoins, ce choix a été fait car les mesures des principaux paramètres d'entrée y étaient disponibles et que des mesures de FNC (chapitre II) et d'accroissement du bois (chapitre III) réalisées sur ce site permettent d'évaluer le modèle.

#### *Fontainebleau (échelle 1000 ha environ)*

9 parcelles de hêtre ont été choisies sur un plateau situé dans la partie sud de la forêt de Fontainebleau. Elles sont représentatives des hêtraies de Fontainebleau en terme d'âge, de biomasse et de densité de tiges. Ces parcelles font partie des hêtraies décrites au chapitre III. Elles présentent une gamme d'âges allant de 28 à 131 ans.

**Tableau V.2** Résumé des caractéristiques des trois cas d'étude.

Cas d'étude	Tillaie	Hesse	Hêtraies de Fontainebleau
site	Massif de Fontainebleau	Forêt de Hesse (NE France)	Massif de Fontainebleau
	0.8 ha	60 ha	1000 ha
Nombres d'échantillons	80	9	9
Résolution	100 m <sup>2</sup>	Placette (531-1385 m <sup>2</sup> )	Parcelle (5.6-14.7 ha)
Espèce dominante	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
Paramètres	LAI, $\Omega$ , N, B, RU <sup>1</sup>	LAI, $\Omega$ , LMA, N, B, RU, Deb <sup>1</sup>	LAI, LMA, N, B, RU <sup>1</sup>

<sup>1</sup> LAI: indice foliaire,  $\Omega$  facteur d'agrégation du couvert, N: concentration en azote foliaire, LMA: masse surfacique des feuilles de lumière, B: Biomasse aérienne du peuplement, RU: réserve utile en eau du sol, Deb: date de débourrement des feuilles.

### 5.3.2 Estimation *in situ* de la variabilité des paramètres d'entrée

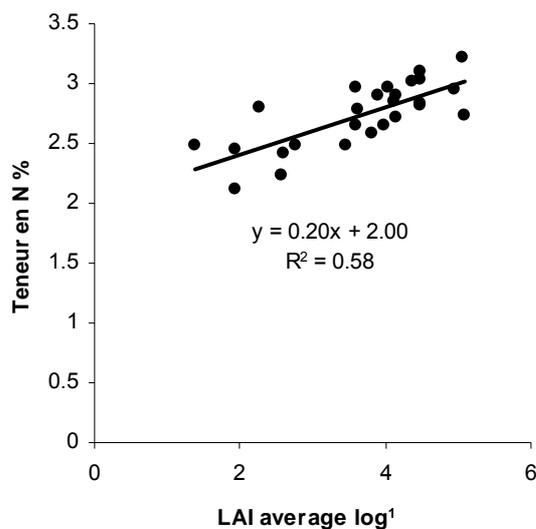
#### *Méthodes de mesures*

Les indices foliaires ont été estimés à la Tillaie en 2002 à partir de photographies hémisphériques prises à l'aplomb de chacun des 99 piquets. L'analyse et le traitement des photographies hémisphériques sont détaillés dans le chapitre VI. Sur les 9 placettes de Hesse en 2001 et 2002 et sur les 9 parcelles de hêtre de Fontainebleau de 1994 à 1999, l'indice foliaire a été estimé à l'aide du Plant Canopy Analyser (PCA-LAI2000, LI-COR, Nebraska, USA). Le protocole de mesure, qui a été suivi est décrit dans Le Dantec et al. (2000) et dans le chapitre VI. L'agrégation est estimée seulement à Hesse et à la Tillaie en utilisant les photographies hémisphériques (chapitre VI). La biomasse aérienne est calculée à partir d'inventaires de distribution en diamètre et en hauteurs des tiges selon Bouchon (1982) à la Tillaie et Fontainebleau et selon Le Goff et Ottorini (2001) à Hesse. La réserve utile en eau du sol est calculée à partir des caractéristiques du sol déterminées à partir de points de sondage à la tarière et d'une fonction de pédotransfert pour passer de la texture à la RU. A Hesse (Bouriaud 2003) et Fontainebleau (Barbaroux, 2002), la masse surfacique (LMA) et la teneur en azote foliaire (N) sont déterminées sur chacune des 9 parcelles ou placettes pour des feuilles de lumière et d'ombre de 5 arbres. A la Tillaie, le protocole choisi est différent vu le nombre de zones (80 !). Nous avons donc pris des échantillons de feuilles sur 27 arbres dans des carrés différents. Les 27 arbres ont été choisis équitablement dans 3 zones différentes (clairière, zone de transition, perchis). Pour chaque arbre, des échantillons de 10 feuilles ont été prélevés dans deux orientations (Nord, Sud) et pour trois hauteurs réparties dans le houppier. Ensuite nous avons cherché des corrélations entre les mesures de LMA et N et les autres paramètres du milieu afin de déterminer ces deux paramètres sur les 80 zones (voir ci-après). Une description plus détaillée de chaque type de mesures, est donnée dans l'**annexe V**.

#### *Variabilité mesurée à la Tillaie*

Sur les 27 arbres échantillonnés à la Tillaie, une relation linéaire a été trouvée entre N et le LAI mesuré dans les carrés où se situent les arbres sur lesquels les feuilles ont été prélevées (**figure V.3**). Par contre, aucun paramètre du milieu ne semble expliquer les

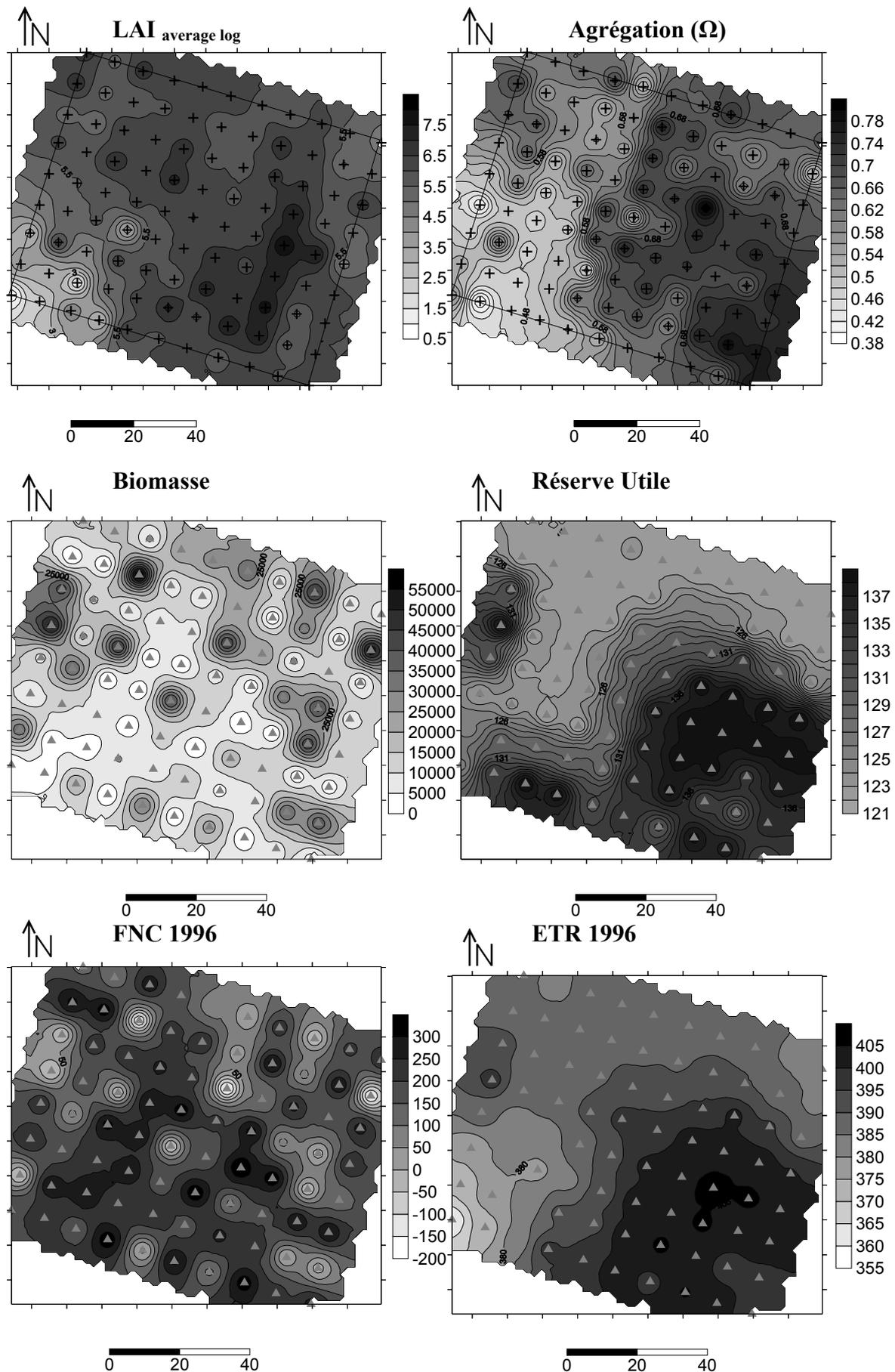
variations du LMA (entre 84 et 113  $\text{g}_{\text{MS}} \text{m}^{-2}$ ) des feuilles de lumière (données non montrées). Une valeur moyenne de 98  $\text{g}_{\text{MS}} \text{m}^{-2}$  est donc utilisée.



**Figure V.3:** Relation entre la teneur en azote foliaire par unité de masse ( $N$  in %) et le LAI équivalent ( $LAI_{\log}$  average<sup>1</sup>) du carré dans lequel les prélèvements ont été fait.

<sup>1</sup> $LAI_{\log}$  average ou LAI équivalent est défini dans le chapitre VI.

Le LAI vrai ( $LAI_{\text{average log}}$ ) estimé au-dessus des 99 piquets présente une très forte variabilité entre 0.75 à 2.5 dans la clairière à plus de 8 dans le perchis dense (**Figure V.4**). Sur les 0.8 ha, la valeur moyenne est de 5.79. Globalement, le couvert est plus agrégé lorsque le LAI est faible. Le facteur d'agrégation ( $\Omega$ ) a une valeur moyenne de 0.62 et présente des variations comprises entre 0.38 et 0.81. Sur les 80 zones, l'azote foliaire déterminé à partir de la relation établie sur les 27 arbres, varie de 2.28 à 3.02%, présentant une moyenne de 2.75%. La biomasse aérienne varie fortement de 215 à 60 000  $\text{g}_C \text{m}^{-2}$  (moyenne de 14 900  $\text{g}_C \text{m}^{-2}$ ), essentiellement en relation avec le diamètre moyen et la densité de tiges et sans corrélation avec le LAI. La réserve utile (RU) varie peu de 120 mm dans la partie nord de la zone étudiée à 140 mm dans la partie sud.



**Figure V.4:** Distribution spatiale sur 0.8 ha de la Tillaie de l'indice foliaire ( $LAI_{average\ log}$ ), du facteur d'agrégation ( $\Omega$ ), de la biomasse ( $B$  en  $g\ C\ m^{-2}$ ) et de la réserve utile ( $RU$  en mm) et du FNC annuelle ( $g\ C\ m^{-2}\ an^{-1}$ ) et de l'ETR ( $mm\ an^{-1}$ ) simulés en 1996. Croix indiquent la position des 99 piquets et les triangles la position des 80 carrés. L'échelle est indiquée en mètre.

*Variabilité mesurée à Hesse*

Les paramètres mesurés en 2000 et 2001 sur les 9 placettes de Hesse sont donnés **tableau V.3**. La variabilité de la teneur en azote (N) varie de 2.25% à 2.60%, mais comme elle est négativement corrélée au LMA ( $r=-0.76$ ), l'azote par unité de surface (LMA\*N), qui pilote la photosynthèse varie moins. L'éclaircie, qui a lieu en janvier 1999 pour 5 placettes, explique en partie à la fois le LAI, qui varie de 4.7 à 7.9 et le facteur d'agrégation qui varie de 0.55 à 0.80. La RU est comprise entre 86 à 149 mm alors que la biomasse mesurée en 2000 passe de 4740 à 7714  $g_C m^{-2}$ . La variabilité des biomasses est en partie expliquée par la coupe et l'âge moyen des arbres. La placette 128, dont les arbres sont de 20 ans plus vieux, présente une biomasse de près de 30% supérieure aux huit autres placettes et les placettes qui n'ont pas subi de coupes en 1999 présentent des biomasses de 25 % supérieures aux autres.

**Tableau V.3:** Principaux paramètres d'entrée sur 9 placettes de hêtre à Hesse en 2000 et 2001.

Nom	année	N %	LMA $g_{MS} m^{-2}$	LAI $m^2 m^{-2}$	Agrégation $\Omega$	RU mm	B $g_C m^{-2}$	Date de débourrement
24	2000	2.25	91	7.89	0.74	130	6192	120
24	2001	2.25	91	7.09	0.74	130	6757	126
35	2000	2.62	74	6.73	0.80	130	6765	120
35	2001	2.62	74	6.70	0.80	130	7327	125
53	2000	2.38	88	7.52	0.66	130	5311	117
53	2001	2.38	88	6.57	0.66	130	5754	126
73	2000	2.32	91	4.72	0.53	105	5079	114
73	2001	2.32	91	5.74	0.53	105	5730	122
75	2000	2.53	76	4.67	0.55	86	5787	114
75	2001	2.53	76	6.92	0.55	86	6515	122
91	2000	2.62	85	4.70	0.55	149	4857	114
91	2001	2.62	85	5.8	0.55	149	5351	127
106	2000	2.56	81	5.89	0.61	140	4741	115
106	2001	2.56	81	6.35	0.61	140	5174	125
128	2000	2.38	83	6.91	0.55	140	7714	116
128	2001	2.38	83	7.19	0.55	140	8316	121
656	2000	2.38	83	7.30	0.66	140	5135	114
656	2001	2.38	83	7.33	0.66	140	5683	121

*Variabilité mesurée à Fontainebleau*

Les paramètres mesurés sur les 9 parcelles de Fontainebleau sont donnés **tableau V.4**. Les teneurs en azote (N) varient plus qu'à Hesse, puisqu'elles sont comprises entre 2.19% et 2.8% (voir aussi **tableau V.6**). Contrairement à Hesse, il n'y a pas de corrélation entre le LMA et N. La variabilité de N n'est donc pas contrebalancée par les variations de LMA, dont les valeurs sont comprises entre 96 et 115  $g_{MS} m^{-2}$ . Le LAI varie de 3.9 à 7.7 en 1995 et de 3.8 à 7.8 en 1996. La RU présente relativement peu de variations (valeurs comprises entre 99 et 136 mm) par rapport à ce qu'on peut attendre à ce type d'échelle. Le coefficient de variation de la RU est même plus faible qu'à Hesse (**tableau V.6**). Enfin la biomasse varie de 2900 à 12 000  $g_C m^{-2}$ .

**Tableau V.4** Principaux paramètres d'entrée sur 9 parcelles de hêtres à Fontainebleau et surface des parcelles.

Nom	N %	LMA $\text{g}_{\text{MS}} \text{m}^{-2}$	LAI (1995) $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	LAI (1996) $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	RU mm	Biomasse $\text{g}_C \text{m}^{-2}$	Age ans	Surface ha
<b>H2</b>	2.39	109	3.90	4.69	99	5021	46	6.6
<b>H1</b>	2.33	115	4.29	4.94	112	6514	48	6.0
<b>H7</b>	2.74	102	6.03	6.49	115	4194	44	8.2
<b>H4</b>	2.29	97	4.18	4.95	126	11876	79	8.6
<b>H12</b>	2.40	96	5.33	6.10	136	5570	80	10.4
<b>H8</b>	2.19	113	6.48	6.60	101	4423	28	5.6
<b>H9</b>	2.26	90	4.12	3.80	101	13628	131	11.8
<b>H10</b>	2.50	104	7.72	7.83	106	2912	33	6.7
<b>H13</b>	2.80	106	7.21	7.61	133	3494	29	14.7

Sur la Tillaie et à Fontainebleau, la biomasse est de loin le paramètre variant le plus alors qu'à Hesse c'est plutôt l'indice foliaire (**Tableau V.5**).

**Tableau V.5** Coefficient de variation (CV en %) des différents paramètres d'entrée pour les 3 cas d'étude.

Paramètres	Symbole	Tillaie	Hesse	Fontainebleau
Indice foliaire	LAI	14	21	26
Facteur d'agrégation	$\Omega$	12	15	non mesuré
Masse surfacique des feuilles de lumière	LMA	non mesuré	7	8
Concentration en azote foliaire	N	6	6	9
Biomasse du bois aérien	B	108	17	59
Réserve utile	RU	5	16	12
Date de débourrement	Deb	non mesuré	2	non mesuré

### 5.3.3 Simulations

#### Méthodes

En utilisant CASTANEA et les mesures *in situ* de la variabilité des paramètres d'entrée dans les trois cas d'étude, nous avons trois objectifs : (i) estimer la variabilité spatiale des flux d'eau et de carbone, (ii) déterminer les principaux paramètres d'entrée qui conditionnent cette variabilité spatiale, (iii) évaluer l'effet de l'agrégation spatiale des paramètres d'entrée (que se passe-t'il si on utilise la moyenne d'un paramètre à la place de sa distribution?). Pour chaque cas d'étude, les simulations sont réalisées pour deux années climatiques contrastées, une année humide et une année sèche.

- (i) A la Tillaie, 80 simulations sont réalisées, une pour chaque carré de 100 m<sup>2</sup>, en utilisant les paramètres d'entrée déterminés pour chaque carré. Pour Hesse et la zone sud de Fontainebleau, les simulations sont réalisées respectivement pour 9 placettes et 9 parcelles. Ensuite, dans chaque cas, la moyenne annuelle des variables de sortie (PPB, FNC, R<sub>eco</sub>, ETR) et leurs écarts types sont calculés ( $std_{base\ Var\ Y}$ ).
- (ii) Ensuite on quantifie la part de chaque paramètre dans l'explication de la variabilité des variables de sortie. A cet effet, pour chaque cas d'étude, sur les  $n$  paramètres d'entrée dont la variabilité spatiale a été quantifiée,  $n-1$  paramètres sont pris à leur valeur moyenne alors que le dernier ( $X$ ) demeure spatialement variable. Pour chaque variable de sortie, un nouvel écart type est calculé ( $std_{Par\ X\ Var\ Y}$ ). Il correspond à la part des variations spatiales des variables de sorties expliquée par le seul paramètre  $X$ . On réitère cela pour les  $n$  paramètres. La comparaison des différents  $std_{Par\ X\ Var\ Y}$  calculés pour chacun des  $n$  paramètres permet de déterminer quel paramètre explique le plus les variations de la variable de sortie  $Y$ . Enfin pour chaque variable de sortie  $Y$ , un écart type équivalent ( $std_{sum\ Var\ Y}$ ) est calculé à partir des  $n$  écarts types  $std_{Par\ X\ Var\ Y}$ :

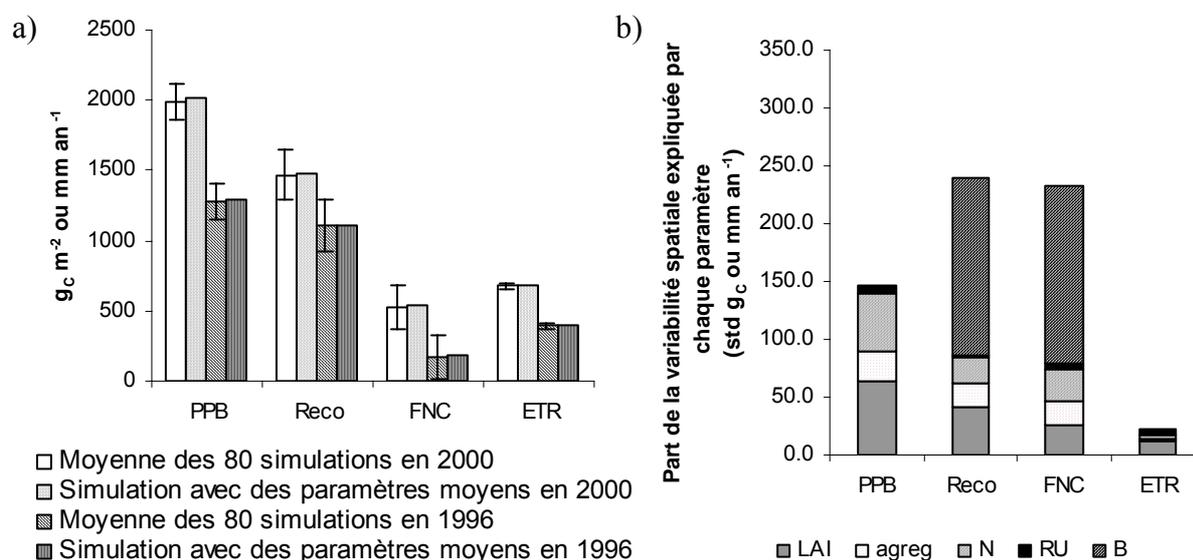
$$std_{sum\ var\ Y} = \sqrt{\left( \sum_{X=1, n} (std_{Par\ X\ Var\ Y})^2 \right)}. \text{ La comparaison des } std_{sum} \text{ et des } std_{base}, \text{ permet de}$$

quantifier l'existence de compensations entre paramètres. Si  $std_{sum}$  est supérieur à  $std_{base}$ , la variabilité d'une variable de sortie est plus faible lorsque tous les paramètres varient en même temps, que la « somme » des variabilités obtenues lorsque les paramètres varient un à un. Cela indique l'existence de compensations. Par exemple, si deux paramètres qui entraînent un effet positif sur le FNC simulé, sont négativement corrélés, le FNC variera moins si les deux paramètres varient en même temps que si l'on additionne les variations obtenues lorsque chacun des paramètres varie seul.

- (iii) Enfin, pour chaque cas d'étude, une dernière simulation est réalisée avec les paramètres moyens. La comparaison entre les variables de sorties obtenues par cette simulation et les moyennes des variables de sorties obtenues, quand tous les paramètres varient spatialement, permet de quantifier l'effet de l'agrégation spatiale des paramètres d'entrée. D'autre part, la comparaison de la simulation réalisée avec les paramètres moyens et la moyenne de simulations où seul un paramètre  $X$  varie, permet de déterminer la part du paramètre  $X$  dans le biais total obtenu lors de l'agrégation spatiale des paramètres.

#### Simulations

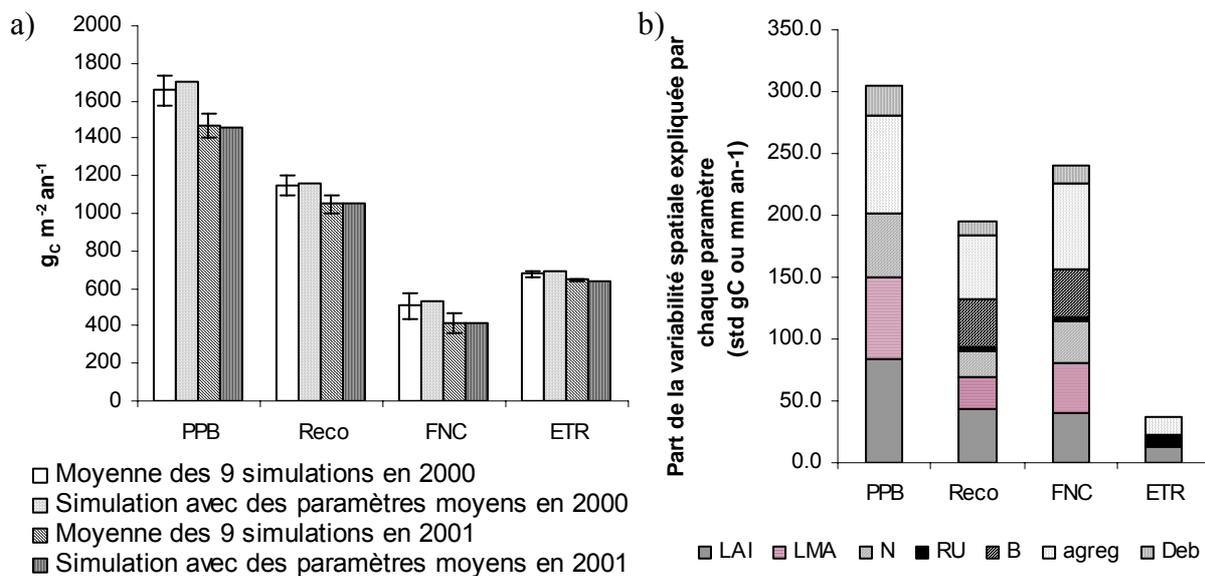
A la Tillaie, la variabilité spatiale du FNC simulé en 1996, suit principalement le pattern de la biomasse du peuplement, alors que le LAI et la RU expliquent les variations spatiales de l'ETR (**figure V.4**). En fait, les fortes valeurs locales de  $R_{eco}$  sont dues aux fortes variations de biomasses, qui masquent l'effet des autres paramètres qui agissent pourtant sur la photosynthèse (N, LAI,  $\Omega$ ). D'ailleurs l'écart type de  $R_{eco}$  lorsque tous les paramètres varient ( $std_{base}$ ) est plus élevé que celui de PPB (**figure V.5a**). Cette conclusion est renforcée par l'analyse des causes de la variabilité spatiale (**figure V.5b**), la variabilité de la biomasse aérienne expliquant à elle seule près de 65% de la variabilité totale du FNC, alors que ce chiffre tombe à 12%, 11%, 9% respectivement pour N, LAI et  $\Omega$ . Le FNC est fortement réduit en 1996 par rapport à 2000, à cause d'un plus fort effet du stress hydrique (données non présentées). Pour les deux années, de très faibles biais sont observés sur les variables de sorties lorsque les paramètres sont spatialement agrégés (**figure V.5a**). En 2000, la simulation avec agrégation des paramètres d'entrée, surestime de 28, 10 et 18  $g_C m^{-2} an^{-1}$  respectivement PPB,  $R_{eco}$  et FNC (environ 3% sur FNC en 2000 et 6% en 1996). Enfin, il n'y a quasiment pas d'effet compensatoire entre les paramètres sur le FNC (**Tableau V.7**), puisque  $std_{sum}$  ( $160 g_C m^{-2} an^{-1}$ ) est très proche de  $std_{base}$  ( $154 g_C m^{-2} an^{-1}$ ).



**Figure V.5:** (a) Simulation en 2000 et 1996 sur une surface de 0.8 ha de la Tillaie de la Production Primaire Brute (PPB), du Flux Net de Carbone (FNC), de la respiration de l'écosystème ( $R_{eco}$ ) en  $g_C m^{-2} an^{-1}$  et de l'évapotranspiration (ETR) en  $mm an^{-1}$  avec ou sans agrégation spatiale des paramètres d'entrée. (b) Part de variabilité spatiale de chacune des variables de sorties, expliquée par chacun des paramètres d'entrée en 2000 : l'indice foliaire (LAI), l'agrégation du couvert (agreg), la teneur en azote (N), la réserve utile (RU) et la biomasse aérienne (B).

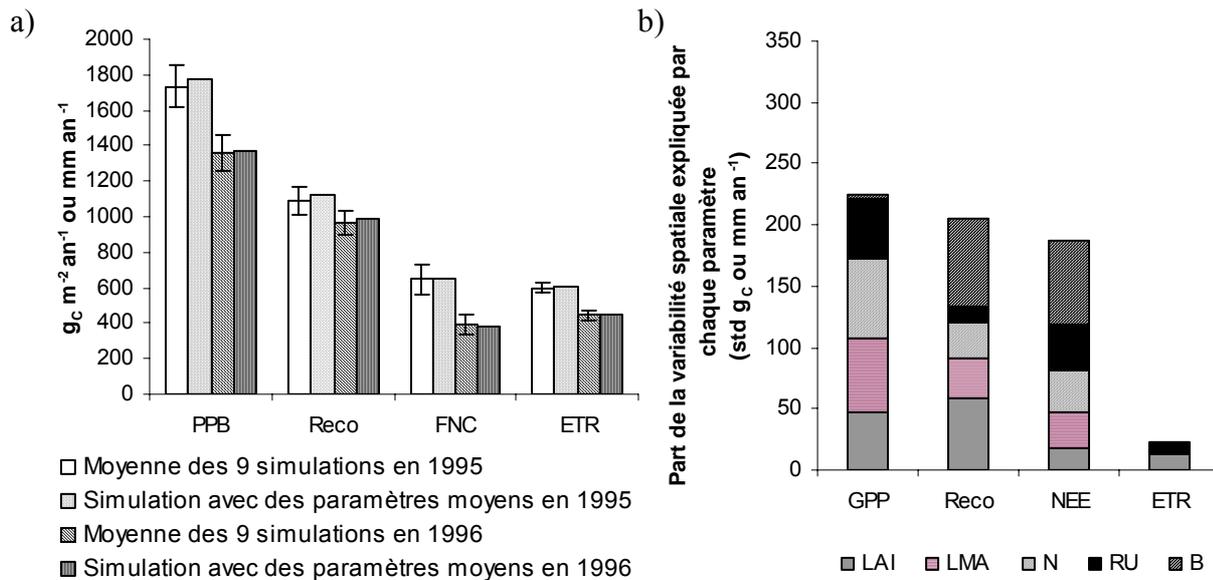
A Hesse, la moyenne du PPB est légèrement plus faible qu'à la Tillaie, mais cela est compensé par une  $R_{eco}$  beaucoup plus faible du fait de la plus faible biomasse du peuplement. (**figure V.6a**). Les variabilités du FNC et de l'ETR sont plus faibles à Hesse qu'à la Tillaie (**Tableau V.6**). Les variations de FNC résultent de l'influence de nombreux facteurs : agrégation ou  $\Omega$  (29%), LAI (17%), LMA (17%), biomasse (16%) et azote (14%) (**figure V.6b**). Contrairement à la Tillaie aucun paramètre seul n'explique donc la majorité de la variabilité du FNC simulé. Ceci est dû à un effet plus faible des biomasses, en raison de leur plus grande homogénéité. Ces résultats montrent l'importance de l'effet des coupes sur la

variabilité spatiale du FNC, puisque les variations spatiales de deux des paramètres prépondérants,  $\Omega$  et le LAI, sont essentiellement dues à ces coupes. Les effets LMA, N et LAI sont plus faibles sur le FNC que sur la PPB. En fait, lorsque LAI, LMA ou N augmentent, PPB et  $R_{eco}$  augmentent tous les deux, comme FNC est la différence des deux, les variations de LAI, LMA, N sont atténuées concernant le FNC. L'écart type obtenu lorsqu'on « somme » les simulations ou un seul paramètre varie ( $std_{sum}$ ) est très supérieur à  $std_{base}$  qui correspond à l'écart type obtenu, lorsque tous les paramètres varient en même temps (**tableau V.7**). Cela indique l'existence de compensations entre paramètres, probablement entre le LMA et N qui sont négativement corrélés. Comme à la Tillaie, l'utilisation de paramètres moyens influence peu les variables de sorties (**figure V.6a**). L'agrégation spatiale des paramètres d'entrée cause en 2001 respectivement pour PPB,  $R_{eco}$  et FNC des biais positifs de 44, 18 et 26  $g_C m^{-2} an^{-1}$ .



**Figure V.6:** (a) Simulation en 2000 et 2001 sur 9 placettes de Hesse de la Production Primaire Brute (PPB), du Flux Net de Carbone (FNC), de la respiration de l'écosystème ( $R_{eco}$ ) en  $g_C m^{-2} an^{-1}$  et de l'évapotranspiration (ETR) en  $mm an^{-1}$ , avec ou sans agrégation spatiale des paramètres d'entrée (b) Part de variabilité spatiale de chacune des variables de sortie expliquée par chacun des paramètres d'entrée en 2001 : l'indice foliaire (LAI), la masse surfacique des feuilles de lumière (LMA), l'agrégation du couvert (agreg), la teneur en azote (N), la réserve utile (RU), la biomasse aérienne (B) et la date de débourrement des feuilles (deb).

Sur les 9 parcelles de Fontainebleau, la biomasse du peuplement varie plus qu'à Hesse et explique par conséquent près de 37% des variations de FNC. Les variations de FNC sont aussi expliquées par les variations de RU (20%), de N (19%), de LMA (15%) et de LAI (9%) (**figure V.6b**). La RU joue un rôle plus important que dans les deux autres cas d'étude : la variabilité de RU y est plus forte que sur la Tillaie (effet échelle) et le stress hydrique est plus important à Fontainebleau qu'à Hesse (effet climat). Comme à Hesse, les effets de N, LMA et LAI sur le FNC sont atténués par leurs effets antagonistes par le biais de la PPB et de  $R_{eco}$ . Il y a peu de compensation entre les paramètres (**tableau V.7**). L'agrégation spatiale des paramètres d'entrée en 1995 cause respectivement pour PPB,  $R_{eco}$  et FNC des biais positifs de 37, 32 et 5  $g_C m^{-2} an^{-1}$ .



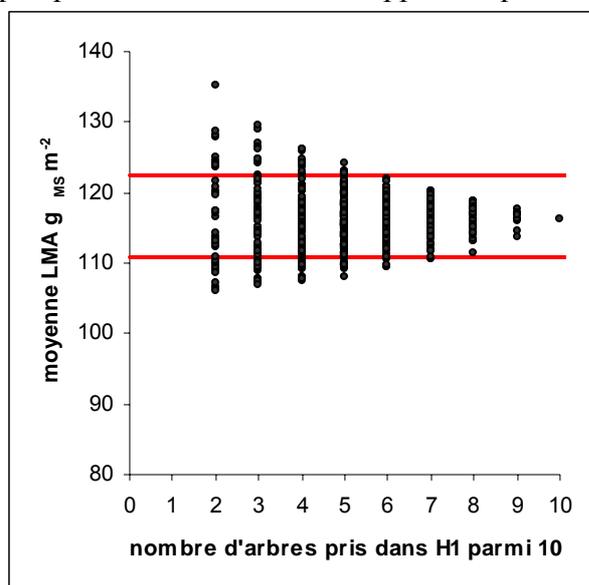
**Figure V.7:** (a) Simulation en 1995 et 1996 sur 9 parcelles de hêtre à Fontainebleau de la Production Primaire Brute (PPB), du Flux Net de Carbone (FNC), de la respiration de l'écosystème ( $R_{eco}$ ) en  $g_C\ m^{-2}\ an^{-1}$  et de l'évapotranspiration (ETR) en  $mm\ an^{-1}$  avec ou sans agrégation spatiale des paramètres d'entrée. (b) Part de variabilité spatiale de chacune des variables de sorties expliquée par chacun des paramètres d'entrée en 1995: l'indice foliaire (LAI), la masse surfacique des feuilles de lumière (LMA), la teneur en azote (N), la réserve utile (RU) et la biomasse aérienne

Dans les trois cas d'étude, pour une année « humide », l'agrégation spatiale des paramètres d'entrée induit un très faible biais positif sur le FNC (de +3.4 à +5.3%), alors même que la variabilité *in situ* de ses paramètres (LAI, B) se trouvent dans des gammes de valeurs pour lesquelles le FNC présentent des réponses non linéaires. Lors des années dites « sèches » le biais sur le FNC est encore plus faible et parfois négatif (de -2.64% à Fontainebleau à + 0.85% à la Tillaie). Dans les trois cas, le biais positif observé à la fois sur la PPB et sur  $R_{eco}$  contribue à atténuer le biais sur le FNC. Enfin nous avons pu vérifier que les biais positifs sur PPB étaient seulement dus au LAI et que les biais sur  $R_{eco}$  étaient dus soit au LAI ou à B selon le site (données non montrées). Les variations spatiales des flux d'eau sont plus faibles que celles des flux de carbone. L'agrégation spatiale des paramètres induit aussi un biais positif sur l'ETR, mais celui ci est très faible (de 3 à 8 mm) et peut être négligé.

**Tableau V.7:** Comparaison des écarts types calculés lorsque tous les paramètres varient ( $std_{base}$ ) et les écarts types correspondant la somme des variations lorsque chaque paramètre varie un par un ( $std_{sum}$ )

	<b>Ecart type</b>	<b>PPB</b>	<b>R<sub>eco</sub></b>	<b>FNC</b>	<b>ETR</b>
<b>Tillaie</b>	$std_{base}$	126.2	180.5	154.1	22.6
	$std_{sum}$	64.3	40.8	25.2	12.5
<b>Hesse</b>	$std_{base}$	70.4	68.0	52.9	13.7
	$std_{sum}$	87.2	28.2	43.6	12.5
<b>Fontainebleau</b>	$std_{base}$	119.5	80.4	86.5	26.9
	$std_{sum}$	46.7	58.3	18.2	12.5

Dans l'**annexe V**, nous pointons aussi les incertitudes qui demeurent concernant l'estimation de la variabilité *in situ* des paramètres d'entrée. Par exemple, l'échantillonnage des feuilles de lumière se faisant à partir de branches tirées au fusil, il existe peut être une sous-estimation des valeurs de LMA lorsque le couvert est fermé (notamment à Hesse). D'autre part, la méthode d'estimation de l'agrégation du couvert n'a pas encore fait l'objet de validation indépendante (voir chapitre VI). Enfin, peu d'études ont analysé la significativité des échantillons de feuilles pour caractériser un couvert à une échelle donnée. Sur les parcelles de Fontainebleau, les feuilles échantillonnées sont prélevées sur 5 arbres. Est ce suffisant pour caractériser le LMA ou le N moyen sur une parcelle ? Sur une jeune hêtraie en 2001, les prélèvements ont exceptionnellement été réalisés sur 10 arbres. Il est ainsi possible de tester l'effet du nombre d'arbres utilisés pour caractériser la moyenne du LMA (**figure VII.8**). Sur cette parcelle, avec 5 arbres la moyenne du LMA est estimée avec une marge d'un peu plus de 5% d'erreur en supposant que la moyenne sur 10 arbres est non entachée d'erreur.



**Figure V.8:** Calcul de la moyenne des masses surfaciques des feuilles de lumière en fonction du nombre d'arbres échantillonnés sur une hêtraie de Fontainebleau en 2000 (H1). Les traits marquent la limite de 5% de variations par rapport à la moyenne obtenue avec 10 arbres.

Enfin, il est aussi nécessaire d'évaluer l'effet sur nos conclusions de l'échantillonnage des parcelles ou placettes. En effet, est ce que 9 parcelles de hêtres suffisent pour analyser l'effet de l'agrégation spatiale des paramètres d'entrée ? Pour étudier cela, nous envisageons d'utiliser la Tillaie ou la zone d'un hectare a été totalement quadrillée. Il est ainsi possible de voir si les conclusions obtenues sur les 80 zones sont modifiées, si l'on sous échantillonne 10, 20, ou 50 zones parmi les 80 pour analyser l'agrégation spatiale.

## 5.4 Conclusion

A l'aide de CASTANEA, nous avons étudié l'effet de la variabilité spatiale des principaux paramètres d'entrée sur les flux de carbone et d'eau. Une étude de sensibilité nous a permis de montrer que le FNC répondait non linéairement au LAI et à la biomasse. Néanmoins, l'analyse de la variabilité *in situ* sur trois cas d'étude, semble indiquer que lors de l'agrégation spatiale des paramètres d'entrée, cette non linéarité induit des biais négligeables sur le FNC et l'ETR. Ce résultat est très important, car il permet d'utiliser les modèles simulant les flux d'eau et de carbone en agrégeant les paramètres d'entrée pour travailler sur des échelles allant de la station au paysage (surface 1000 ha). Il n'est peut être donc pas nécessaire de déterminer la variabilité spatiale des paramètres d'entrée à une échelle fine, une estimation correcte de leur moyenne sur une large échelle peut suffire.

Ce travail permet aussi de déterminer à différentes échelles, quels sont les paramètres prépondérants dans l'explication de la variabilité spatiale des flux d'eau et de carbone. Ce type de résultat permet de mieux cibler les recherches concernant l'estimation des paramètres d'entrée par des méthodes indirectes (télédétection par exemple). La variabilité de l'ETR est expliquée par le LAI et la RU. La variabilité du FNC s'explique différemment selon les cas d'étude : à la Tillaie, la biomasse est prépondérante, à Hesse  $\Omega$ , LMA, N, LAI et B jouent tous un rôle important, alors qu'à Fontainebleau en plus de B, LMA, N et du LAI, la RU aussi paraît importante. L'agrégation du couvert ( $\Omega$ ) paraît jouer un rôle non négligeable, ce qui implique que plus de travaux soient menés concernant ce paramètre, actuellement surtout étudié sur les conifères.

A **fine échelle**, pour un couvert hautement hétérogène, il n'est pas évident que CASTANEA soit apte à reproduire la variabilité spatiale (arbre moyen, couvert homogène horizontalement sur 100m<sup>2</sup>). Sur la zone de 0.8 ha à la Tillaie, tous les arbres ont été positionnés et les hauteurs des arbres, ainsi que les projections des houppiers ont été mesurées (voir aussi chapitre VI). Une perspective consiste donc à paramétrer sur cette zone un modèle, qui représente le couvert explicitement en trois dimensions (Wang et Jarvis, 1990 ; Sinoquet et al. 2001). Par comparaison des simulations réalisées avec un tel type de modèle et celles que nous avons présentées ici, il sera ainsi possible d'évaluer l'effet de la structuration en trois dimensions du couvert sur les simulations des flux d'eau et de carbone.

A plus **large échelle**, l'effet de l'agrégation spatiale des paramètres d'entrée peut être étudié à l'échelle du massif forestier de Fontainebleau (avec plusieurs espèces). Les paramètres d'entrée ont été déterminés à cette échelle par télédétection et utilisation de bases de données (**annexe VIII**). Les flux d'eau et de carbone ont ainsi pu être estimés sur chacune des 2992 parcelles composant le massif forestier. L'étude de l'effet de l'agrégation spatiale des paramètres d'entrée à cette échelle est en cours.

## **Chapitre VI**

### **Estimation de l'indice foliaire de la parcelle à la région**

## 6.1 L'estimation de l'indice foliaire à différentes échelles

L'indice foliaire (LAI) correspond à la surface de feuilles développée rapportée à la surface de sol. Les feuilles réalisent la photosynthèse à partir de la lumière absorbée et contrôlent le flux d'eau par le biais du fonctionnement stomatique ; elles constituent la principale surface d'échange entre la plante et l'atmosphère. La surface foliaire développée, le LAI, conditionne donc fortement plusieurs processus de l'écosystème : la photosynthèse et la productivité primaire (Jarvis et Leverenz, 1983; Linder 1985; Vose et Allen, 1988; Coyea et Margolis, 1994; Maguire et al. 1998), l'interception du rayonnement (Machado et Reich, 1999, Vargas et al. 2002), la transpiration (Granier et al. 2000c), l'interception de la pluie (Gash, 1979), et la respiration du sol par le biais de la quantité de litière (Davidson et al. 2002). La variabilité spatiale et temporelle du LAI est aussi une donnée essentielle pour les modèles globaux (Sellers et al. 1997 ; Behrenfeld et al. 2001).

A l'échelle de la parcelle forestière, l'indice foliaire peut être estimé directement par les chutes de litières dans le cas des espèces caducifoliées (Vose et al. 1995) ou par des relations allométriques entre l'indice foliaire et certaines caractéristiques du couvert telles que le diamètre du tronc, la surface terrière ou la surface du bois d'aubier (Albrekston, 1984; Shelbrune et al. 1983). Le LAI peut aussi être estimé indirectement à l'aide d'instruments optiques (Chen 1996) qui mesurent le taux de trouée dans différentes directions zénithales et azimutales (PCA-LAI2000, photographies hémisphériques, Sunscan, Demon). Ces différentes méthodes sont recensées et explicitées par Jonckere et al. (2004) et Bréda et al. (2002). Chacune de ces méthodes présente des avantages et des inconvénients. La collecte de litière requiert plus de temps que les mesures optiques, n'est applicable que dans des forêts feuillues et le résultat obtenu est sensible au protocole de mesure, en particulier à l'échantillonnage (nombre et surfaces des bacs à litière utilisés). Cette mesure n'en demeure pas moins une mesure de référence. Les mesures optiques sont basées sur des modèles de transfert radiatif, qui relient le LAI, la proportion de trouées et le rayonnement transmis. A partir du rayonnement transmis dans différentes directions zénithales et azimutales, il est possible de déduire la proportion de trouées  $P(\theta)$  selon les différentes directions zénithales ( $\theta$ ). Un des algorithmes les plus utilisés est basé sur l'équation de Miller (1967).

$$LAI = 2 \int_0^{\frac{\pi}{2}} -\cos(\theta) \times \sin(\theta) \times \ln(P(\theta)) d\theta \quad (1)$$

Le PCA (LAI2000, LI-COR Inc, Nebraska, USA) comporte cinq cellules au silicium arrangées en cercle concentriques de champs angulaires zénithaux ( $\theta$ ) centrés sur 7°, 23°, 38°, 53° et 68°. Il est nécessaire de mesurer simultanément le rayonnement solaire diffus au-dessus et en dessous de la canopée ; le rapport des deux pour chaque classe d'angle donne une estimation de la transmittance et de la proportion de trouée. En appliquant l'équation 1, il est ainsi possible d'estimer le LAI. Si l'on utilise que les trois « premiers anneaux » (i.e. angles zénithaux les plus faibles) sur les cinq existants, les estimations d'indice foliaire du PCA-LAI 2000 sont proches des données litières (Chen, 1996 ; Dufrene et Bréda, 1995 ; Soudani et al. 2001). L'équation 1 présuppose néanmoins une distribution aléatoire des feuilles en azimut, ce qui est rarement le cas (voir discussion sur l'agrégation).

L'analyse de photographies hémisphériques permet aussi l'estimation de l'indice foliaire, de l'agrégation du couvert, voir de l'angle des feuilles (Gardigen et al. ,1999 ; Castro et al. 1999 ; Walter et al. 2003). Les résultats obtenus peuvent fortement différer selon le type

d'algorithme choisi et selon le type d'appareil utilisé, numérique ou argentique (Frazer et al. 2001). Le seuillage des photographies permet de passer des niveaux de gris à une image binaire en noir et blanc, autrement dit sous forme de présence-absence de feuille. On peut ainsi estimer la proportion de trouées pour les différents secteurs délimités. Le seuillage constitue une étape peu documentée, et cela en dépit de son aspect empirique et de la forte sensibilité du résultat à ce paramètre (i.e. calcul de LAI). Généralement, les résultats donnés par les photographies hémisphériques sont bien corrélées aux estimations effectuées à partir des chutes de litière ou à partir des autres méthodes optiques, mais présentent souvent une sous-estimation systématique (Soudani et al. 2001 ; Mussche et al. 2001). Néanmoins les photographies hémisphériques présentent l'avantage de permettre l'utilisation de l'ensemble de l'hémisphère et de choisir le degré et le type de quadrillage en zénith et en azimut (i.e. sectorisation).

Enfin, l'échantillonnage des points de mesures dans une parcelle peut aussi s'avérer important dans la mise en oeuvre de toutes ces méthodes (Nackaert et al. 2000 ; Weiss et al. 2004) qu'elles soient directes ou indirectes.

Comme les feuilles réfléchissent d'avantage de lumière dans certaines longueurs d'onde (proche infrarouge) que dans d'autres (notamment le rouge), il est possible d'estimer l'indice foliaire à partir des mesures de réflectances réalisées par télédétection. A l'échelle régionale ou globale, on peut distinguer deux approches fréquemment utilisées pour estimer l'indice foliaire: l'inversion de modèles de réflectances ou BRDF (Goel et Thompson, 1984ab ; Gastellu et al. 1999 ; Qi et al. 2000) ou l'utilisation directe d'indices de végétation dérivés des mesures de réflectances (Badhwar et al. 1986 ; Spanner et al. 1994 ; Chen et Cihlar, 1996). A partir de ses deux types de méthodes de nombreuses cartes d'indice foliaires commencent à être disponibles tant à l'échelle globale (Mynneni et al. 1997b ; Bicheron et Leroy, 1999), qu'à l'échelle régionale (Chen et al. 2002).

Les BRDF sont des modèles qui simulent les réflectances dans les différentes longueurs d'ondes en fonction des caractéristiques du sol et du couvert. Il est possible d'utiliser les réflectances mesurées par télédétection en « inversant le modèle » afin d'estimer les caractéristiques du couvert. Cette méthode présente l'avantage de reposer sur des bases théoriques et elle est moins empirique, que l'utilisation d'indices de végétation. Cependant, l'indice foliaire n'est pas le seul paramètre qui contribue au signal de réflectances. La masse surfacique, la teneur en chlorophylle ou en eau modifient les réflectances des feuilles (Jacquemoud et Baret, 1990). D'autres facteurs, tels que la structuration verticale et horizontale du couvert et sa rugosité de surface, la présence ou non d'un tapis herbacé (Huete, 1988 ; Soudani et al. 2002; Kalácska et al. 2004), les conditions d'acquisition (géométrie de la visée et les effets atmosphériques), affectent fortement le signal de réflectances (Mynneni et Asrar, 1994; Gastellu-Etcheberry et al. 1999). Le grand nombre d'inconnues, rend l'inversion des modèles difficile à mettre en oeuvre, particulièrement pour des applications à grandes échelles. L'augmentation du nombre de bandes spectrales disponibles sur les nouveaux capteurs utilisés (le Maire et al. 2003) facilitera probablement l'inversion des BRDF. Enfin ces modèles sont aussi un outil théorique permettant l'établissement d'indices de végétation plus performants.

Il est aussi possible d'utiliser directement des indices de végétation dérivés de la combinaison des réflectances dans différentes bandes spectrales. Parmi le très grand nombre d'indices existants, les deux plus utilisés sont le Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) et le simple ratio (SR) :

$$\text{NDVI} = \frac{\rho_{\text{NIR}} - \rho_{\text{RED}}}{\rho_{\text{NIR}} + \rho_{\text{RED}}} \quad (2)$$

$$\text{SR} = \frac{\rho_{\text{NIR}}}{\rho_{\text{RED}}} \quad (3)$$

$\rho_{\text{NIR}}$  étant la réflectance dans le proche infrarouge et  $\rho_{\text{RED}}$  dans le rouge.

Cependant, les relations entre les LAI mesurées *in situ* et les données radiométriques sont en général assez dispersées et souvent les régressions dépendent du site d'étude (Turner et al. 1999, Colombo et al. 2003). De plus en milieu forestier, elles présentent le plus souvent un plateau de saturation, au-dessus duquel le signal de réflectances n'est plus sensible à l'augmentation du LAI. (De Fourny et al. 1997 ; Tian et al. 2000). Ce niveau de saturation est variable et dépend de l'espèce, mais généralement il correspond à des indices foliaires compris entre 3 et 5 (Turner et al. 1999). Or en milieu forestier, les indices foliaires supérieurs à 5 sont très fréquents et le plus souvent majoritaires. Il est donc particulièrement difficile d'étudier la variabilité de l'indice foliaire sur de vastes massifs forestiers, ainsi que ses effets sur les échanges d'eau et de carbone, en utilisant ce type d'indices. Dans la mesure où le signal sature (visible et proche infrarouge), l'inversion de BRDF présente le même type de limitation, puisqu'il est alors difficile d'avoir une bonne précision sur le paramètre à inverser.

L'indice foliaire est typiquement une variable dépendante de l'échelle. On peut calculer un indice foliaire pour 10m<sup>2</sup>, 1ha ou 5000 km<sup>2</sup>. La variabilité du signal de réflectances ou sa texture ont souvent été étudié pour analyser l'hétérogénéité du couvert (Woodcock et Strahler, 1987; St Onge et Cavayas, 1995 ; Wasseige, & Defourny, 2002). Mais peu d'études ont utilisé la distribution de la réflectance pour affiner l'estimation de l'indice foliaire moyen sur une zone donnée. La plupart du temps, l'indice foliaire est mesuré à l'aide de méthodes optiques sur des sites ou parcelles, puis comparé aux indices de végétation calculés à partir des réflectances moyennes mesurées par satellite sur la même surface (Chen et al. 2002).

Les objectifs de ce chapitre concernent les développements méthodologiques et algorithmiques permettant l'estimation de l'indice foliaire à la fois à l'échelle du peuplement et sur l'ensemble du massif forestier. Nous avons appliqué différentes méthodes de calcul du LAI et de l'agrégation du couvert, afin d'étudier l'effet de l'hétérogénéité du peuplement sur les Flux Net de Carbone (voir aussi chapitre V) à l'échelle de la station. Pour atteindre cet objectif, nous avons plus particulièrement utilisé des photographies hémisphériques sur une petite zone très hétérogène de 0.8 ha. A l'échelle du massif forestier, nous nous sommes efforcés de trouver des indices de végétation dont le signal ne saturait pas pour les forts indices foliaires. Pour ce faire, nous disposons, sur le massif forestier de Fontainebleau, de mesures d'indices foliaires sur plusieurs dizaines de parcelles et d'images SPOT, et cela depuis 1994.

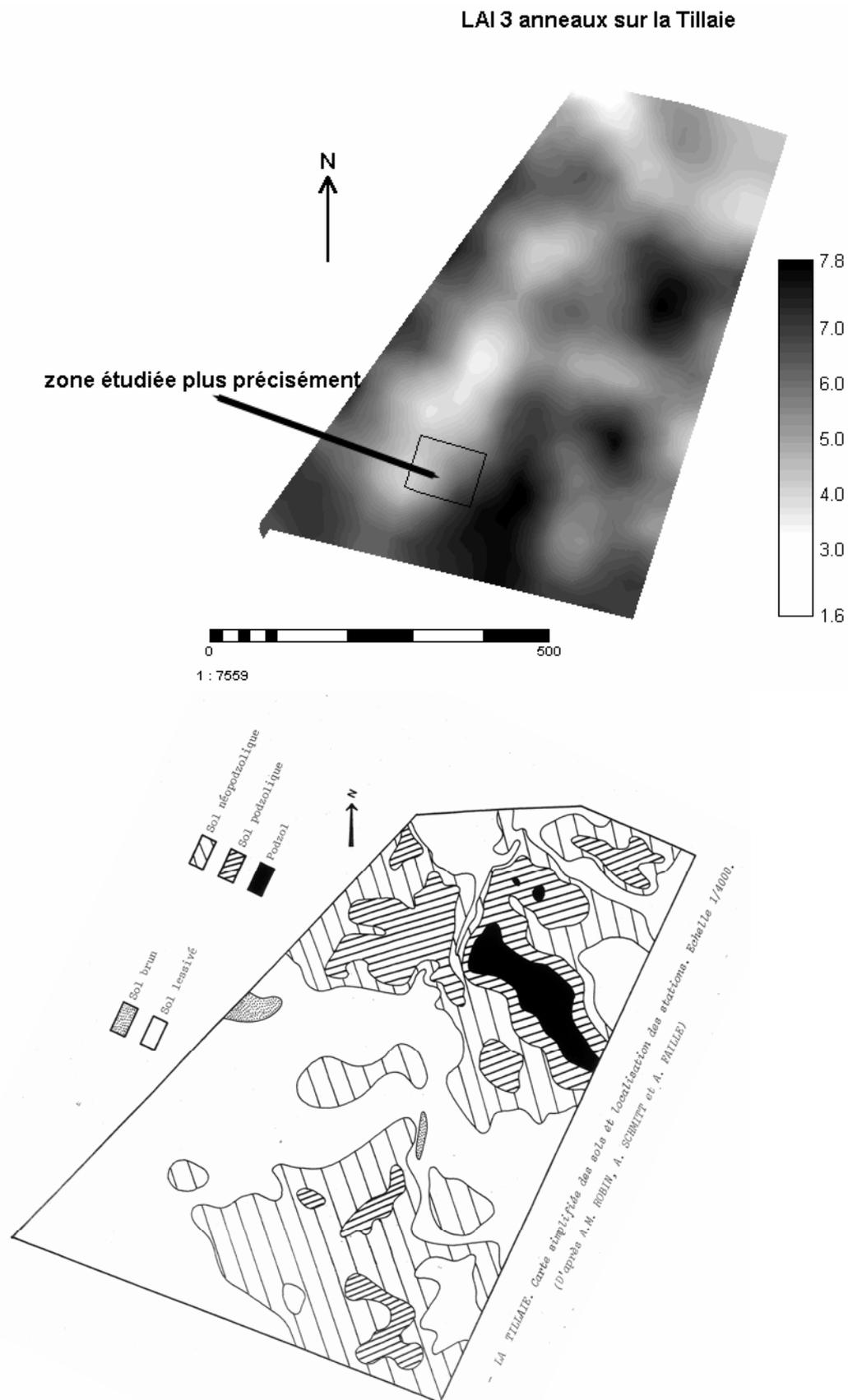
## 6.2 Estimation de l'indice foliaire et de l'agrégation à l'aide de photographies hémisphériques.

### 6.2.1 Présentation du site d'étude

Pour étudier l'effet de l'hétérogénéité de la structuration du peuplement sur les simulations des FNC, présenté dans le chapitre V, nous avons choisi la parcelle de La Tillaie en forêt de Fontainebleau qui est une des plus ancienne réserve intégrale en Europe. Cette réserve de 36 ha ne fait l'objet d'aucune exploitation ni d'aucune intervention sylvicole. L'origine de la réserve remonterait au roi Louis XIV, la parcelle était alors destinée aux chasses royales. L'absence de sylviculture depuis plus de trois siècles favorise l'hétérogénéité du milieu. A la suite des chablis, s'ouvrent des trouées, le microclimat lumineux est donc très divers et plus variable que dans une forêt gérée. La pédogenèse s'est développée au sein de limons de plateaux (Robin 1968), les sols sont de type lessivés à podzolique. Le substrat calcaire se trouve à un peu moins d'un mètre dix de profondeur et l'humus est de type mull à moder.

Nous avons plus particulièrement travaillé sur une zone de 80 m sur 100 m (0.8 ha). Elle a été choisie car elle présente une forte hétérogénéité spatiale sur une surface relativement restreinte. Elle est marquée par une clairière à l'ouest alors qu'un perchis dense couvre la partie est, et qu'entre les deux se trouve un peuplement mature semi-ouvert. Cette zone a été piquetée tous les 10 m (soit 99 piquets en tout). Ceci a permis de délimiter 80 carrés d'une surface de 100 m<sup>2</sup>. 527 arbres, tous des hêtres, ont été dénombrés, soit une densité de 659 tiges/ha.

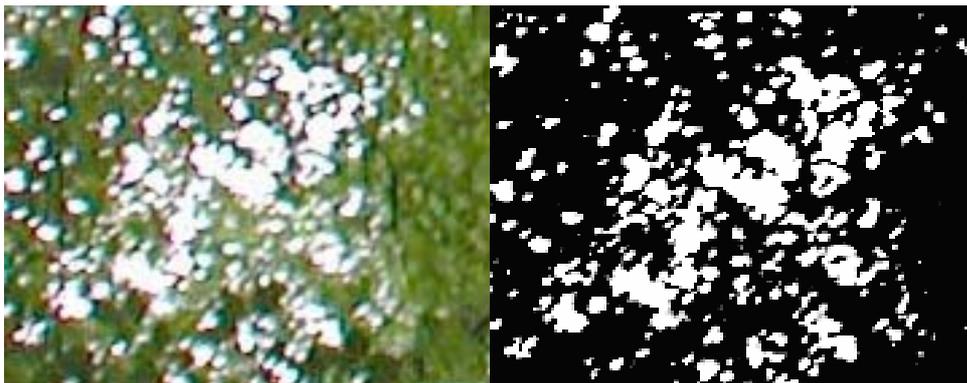
En 2000, le LAI a été mesuré tout les 40 m sur les 36 ha de la tillaie à l'aide du PCA-LAI2000 (Pontaillier com pers.). Ces mesures permettent l'établissement d'une carte d'indice foliaire par interpolation en distance inverse (Figure VI.1a). D'après la classification des sols de Robin (1968), une carte simplifiée des sols a aussi été établie par Bouchon et al. (1973) (Figure VI.1b)



**Figure VI.1:** Indice foliaire et types de sol sur la réserve intégrale de la Tillaie. Les mesures d'indices foliaires ont été réalisées en 2000 avec le PCA-LAI2000 en ne retenant que les trois premiers anneaux.

### 6.2.2 Mesures effectuées

Une photographie hémisphérique a été prise à l'aplomb de chacun des 99 piquets, positionnés tous les 10 m dans la zone de 0.8 ha. Les mesures ont été réalisées en 2001, 2002 et 2003. Nous présentons les résultats des mesures effectuées le 25 et 31 juillet 2002. Les photographies sont prises à l'aide d'un appareil numérique (Nikon CoolPix 990, Nikon Corporation, Tokyo, Japan) avec objectif Fisheyes (Nikon FC-E8). L'appareil est monté sur un trépied à 1.5 m de haut, orienté dans l'alignement des piquets soit à 18° par rapport au Nord géographique, et l'horizontale est déterminée à vue. Les mesures sont effectuées par temps couvert pour éviter les problèmes des réflexions multiples dans le couvert dus au rayonnement direct. Le seuillage de la photographie est réalisé par zone en utilisant les outils disponibles sous Photoshop 5.5 (ADOBE LE). En utilisant la fonction « niveau » dans le mode réglage, la photographie est d'abord éclaircie, puis on "zoom" sur une zone pour effectuer le seuillage en déterminant le niveau de couleur limite (**figure VI.2**). On réitère cette opération sur plusieurs zones de façon couvrir la gamme de variations de luminosité. Les proportions de trouées sont ensuite déterminées avec Gap Light Analyser 2.0 (GLA, Frazer et al. 2000). A partir de ces photographies hémisphériques, le LAI et l'agrégation du couvert sont ensuite calculés sous MATLAB à l'aide d'un programme que nous avons développé (voir les algorithmes décrits chapitre 6.2.3).



**figure VI.2 :** Détermination de la couleur limite pour effectuer le seuillage et séparer les éléments de feuillage et de ciel, à partir des photographies hémisphériques

Des mesures du Rayonnement Photosynthétiquement Actif (PAR) sous couvert ont aussi été effectuées au niveau de chacun des piquets (le 26 août 2001). Les mesures ont été réalisées à l'aide d'une barre de Quantum sensor LI-COR lors de journées nuageuses. Les mesures sont enregistrées toutes les secondes sur une centrale d'acquisition Campbell. Pour chaque piquet, nous retenons la moyenne sur 30 secondes de mesure. Des mesures du PAR incident à l'aide d'un capteur isolé de Quantum sensor (Pontallier 1990) ont simultanément été effectuées dans une clairière proche de la Tillaie. La barre de PAR et le capteur isolé ont été préalablement inter-calibrés au laboratoire. Le rapport du PAR mesuré sous couvert sur le PAR mesuré dans la clairière donne une estimation de la proportion de PAR transmis. Ces mesures permettent d'évaluer le module d'absorption du PAR de CASTANEA et la variabilité spatiale des LAI estimées à partir des photographies hémisphériques.

En collaboration avec K. Soudani, une évaluation de la méthode a aussi été réalisée à Hesse par confrontation à des données de litière. Des photographies hémisphériques ont été prises par K. Soudani sur le site de Hesse en 2002 sur 8 placettes de Hesse (placettes décrites

aux chapitres III.3 et III.5 moins la placette EUROFLUX). Nous les avons traitées de la même manière que celles prises sur la Tillaie. La comparaison des LAI ainsi obtenus avec les estimations réalisées à partir des chutes de litière (Bouriaud, 2003) permet de valider l'estimation de LAI à partir de photographies hémisphériques. Sur la Tillaie, la petite taille des zones et leur juxtaposition ne permettaient pas une validation par des mesures de chute de litière.

### 6.2.3 Calcul du LAI et de l'agrégation

La discrétisation des images s'effectue en appliquant une grille hémisphérique orthographique (18 classes de 5° d'intervalle zénithal et 36 classes de 10° d'intervalle azimutal). Cela permet la détermination pour chaque portion de la voûte végétale du pourcentage de trouées. Nous ne conservons que les 45 premiers degrés zénithaux à partir du zénith (soit les 9 premières classes). La surface ainsi couverte par la mesure correspond à un cercle centré sur le piquet de diamètre égal à la hauteur moyenne des arbres situés dans la surface de visé de l'objectif avec 45°.

A partir des proportions de trouées estimées sur les 324 zones du ciel (9 classes zénithales multipliées par les 36 classes azimutales), il est possible d'estimer le LAI selon différents algorithmes. Nous avons plus particulièrement utilisés trois algorithmes dérivés de l'équation de Miller (1967).

$$LAI_{licor} = -2 \sum_{i=1,3} \ln P(\theta_i) \times \cos(\theta_i) \times K_i \quad (4)$$

$$LAI_{log\ average} = - \frac{2 \sum_{i=1,9} \ln P(\theta_i) \times \cos(\theta_i) \times \sin(\theta_i)}{1 - \cos\left(\frac{\pi}{2}\right)} \quad (5)$$

$$LAI_{average\ log} = - \frac{2 \sum_{i=1,9} \sum_{j=1,36} \ln P(\theta_i, \omega_j) \times \cos(\theta_i, \omega_j) \times \sin(\theta_i, \omega_j)}{1 - \cos\left(\frac{\pi}{2}\right)} \quad (6)$$

Dans toutes ces équations,  $\theta_i$  correspond à l'angle zénithal de la classe  $i$  et  $\omega_j$  l'angle azimutal de la classe  $j$ , enfin  $P$  symbolise la proportion de trouée dans une direction du ciel donnée et  $K_i$  les coefficients empiriques donnés par LI-COR.

$LAI_{licor}$  correspond à l'algorithme standard LI-COR du PCA-LAI 2000 avec 3 anneaux (0-13°, 16°-28°, 32°-43°). Le programme calcule donc trois proportions de trouées correspondant à chacun des intervalles zénithaux du LI-COR pour tous les azimuts. Comme la formule de Miller (1967) n'est valable que sur  $0-\pi$ , les  $K_i$  correspondent à  $\sin(\theta_i)$  multiplié par un facteur de correction pour tenir compte du fait que seulement une petite partie des directions zénithales est utilisée. Les valeurs des  $K_i$  pour trois anneaux sont respectivement 0.034, 0.104, 0.862 pour  $i$  allant de 1 à 3 (0-13°, 16°-28°, 32°-43°).

$LAI_{\log \text{ average}}$  correspond à l'algorithme de Miller (1967). Le calcul est réalisé ici uniquement sur les 45 premiers degrés (soit 9 classes en zénith), il est donc nécessaire de corriger *à posteriori* le LAI en divisant par  $1-\cos(45^\circ)$ .

Alors que pour le  $LAI_{\log \text{ average}}$ , le calcul du logarithme s'effectue sur la moyenne des proportions de trouées sur tous les angles azimutaux pour un angle zénithal donné, pour  $LAI_{\text{average log}}$  il s'effectue pour chaque direction azimutale. Le calcul du  $LAI_{\log \text{ average}}$  ne présuppose pas la distribution aléatoire des feuilles en azimut alors que c'est une hypothèse du calcul du  $LAI_{\log \text{ average}}$ . Le rapport des deux types d'estimation du LAI donne ainsi une estimation de l'agrégation en azimut.

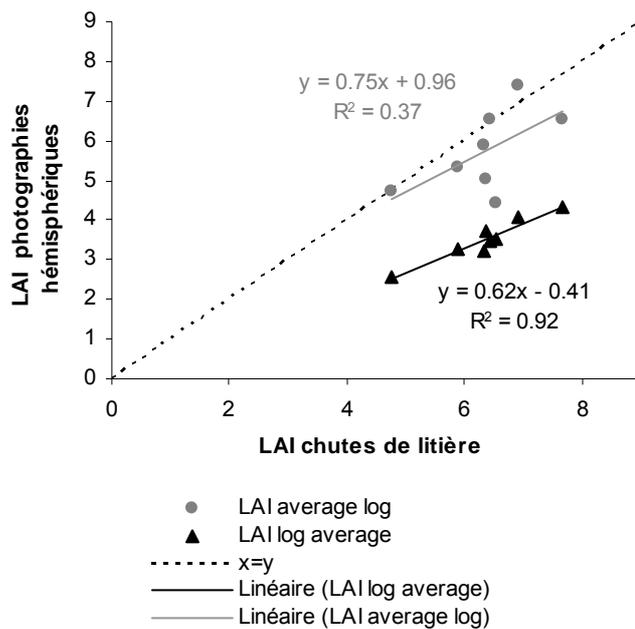
Les proportions de trouées doivent être différentes de zéros afin que le logarithme soit défini. Quand une proportion de trouées est égale à zéro, elle est fixée par défaut à un pixel sur le nombre de pixels que comporte la zone considérée. Ceci est surtout problématique dans le cas de l'équation 6, car la probabilité de n'avoir aucune trouée est plus forte lorsque le calcul de la proportion de trouées est effectué sur une petite surface. Ceci peut conduire à surestimer le taux de trouées et donc à sous estimer le LAI.

Ensuite le facteur d'agrégation azimutale (agreg ou  $\Omega$ ) est calculé suivant Gardigen et al. (1999) en divisant le LAI estimé à partir de la moyenne des logarithmes sur celui estimé à partir du logarithme des moyennes.

$$CF = \frac{1}{\Omega} = \frac{LAI_{\text{average log}}}{LAI_{\log \text{ average}}} \quad (7)$$

#### 6.2.4 Résultats

Tout d'abord, nous avons comparé les indices foliaires calculés à partir des photographies hémisphériques et ceux estimés à partir des chutes de litière sur 8 placettes à Hesse. Le  $LAI_{\log \text{ average}}$  reproduit bien les variations du LAI estimé par les chutes de litière, mais il présente une sous-estimation systématique de près de 40% (**figure VI.3**). Le  $LAI_{\text{average log}}$  reproduit moins bien la variabilité mais présente un biais beaucoup moins important.

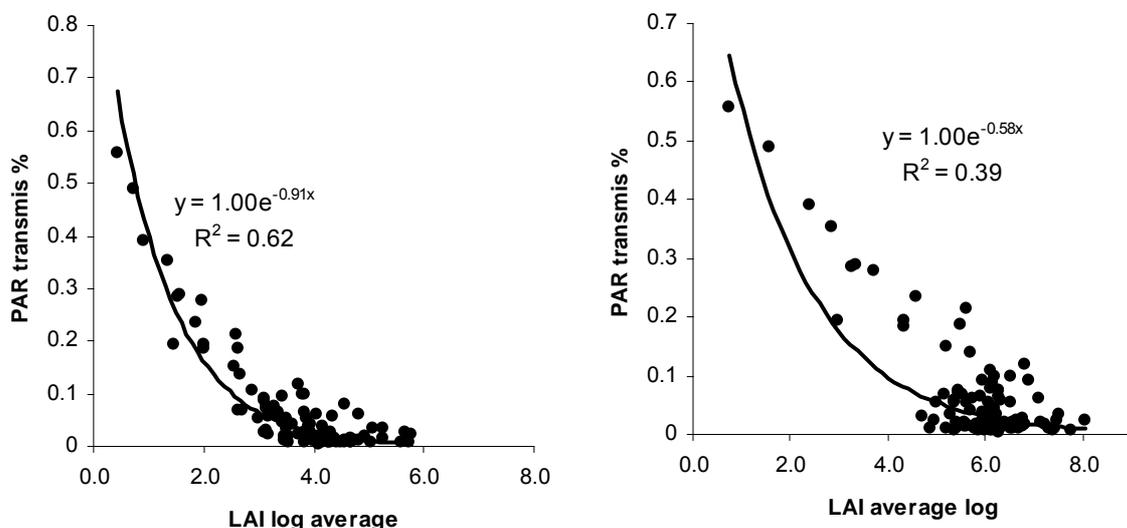


**Figure VI.3 :** Comparaison des estimations de LAI par chutes de litières et par les photographies hémisphériques en prenant ou non en compte l'agrégation du couvert en azimut.

A la Tillaie, au niveau des 99 piquets, nous avons ensuite comparé le PAR transmis estimé à partir des mesures de rayonnement sous couvert et l'indice foliaire estimé à partir des photographies hémisphériques. Nous obtenons une relation exponentielle entre les deux variables (**figure VI.3**). Cette relation est bien meilleure si l'on utilise le LAI<sub>log average</sub> ou LAI équivalent que le LAI<sub>average log</sub>, ce qui est compréhensible puisque l'extinction du PAR est plus sensible au LAI qui ne tient pas compte de l'agrégation. Ce résultat est conforme à la théorie dans le modèle de Markov :

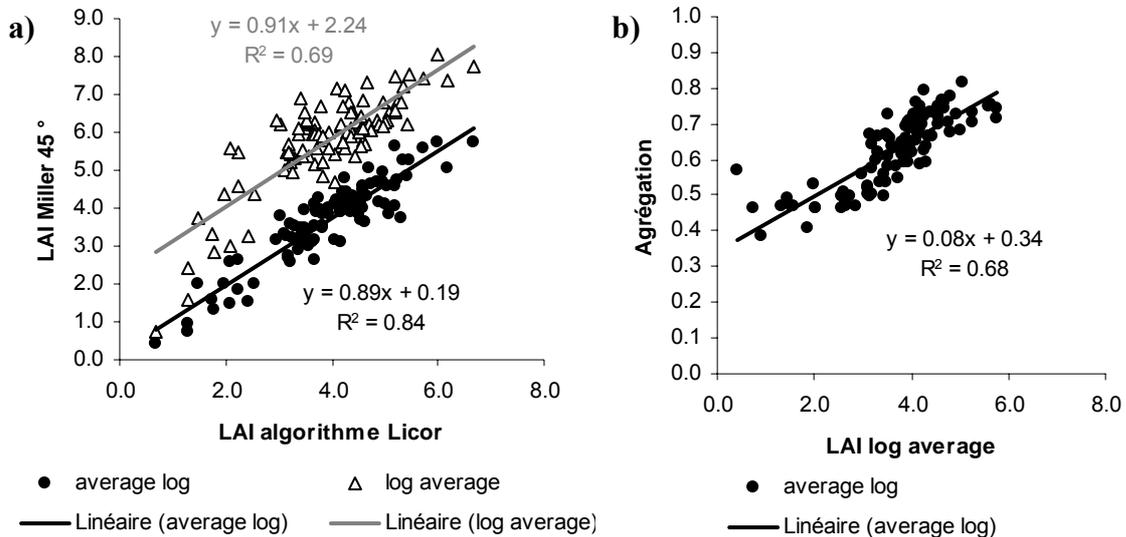
$$\frac{PAR_{transmis}}{PAR_{ref}} = \exp(-k_{PAR} \times \Omega \times LAI \text{ vrai}) \quad (8)$$

Avec  $\Omega$  le facteur d'agrégation, LAI « vrai » correspond à notre LAI<sub>average log</sub> et on retrouve LAI<sub>log average</sub> (ou LAI équivalent) =  $\Omega \times LAI \text{ vrai}$ .



**Figure VI.4 :** Comparaison du PAR transmis sous couvert et du LAI estimé à partir des photographies hémisphériques à l'aplomb de 99 piquets disposés tous les 10 m dans une zone de 0.8 Ha de la Tillaie.

L'utilisation de l'algorithme LI-COR donne une estimation très proche de celle obtenue par le  $LAI_{\log \text{ average}}$  (**figure VI.5**). Par contre, comme le couvert est fortement agrégé, il donne une estimation très inférieure au  $LAI_{\text{average log}}$ . Le facteur d'agrégation est lui bien corrélé avec le  $LAI_{\log \text{ average}}$ . Plus le couvert est ouvert plus l'agrégation en azimut est forte, plus le facteur d'agrégation  $\Omega$  est petit.



**Figure VI.5 :** (a) Comparaison des différentes estimations de LAI à partir des photographies hémisphériques. (b) Facteur d'agrégation ( $\Omega$  inversement corrélé au degré d'agrégation du couvert), en fonction du  $LAI_{\log \text{ average}}$ .

Nous avons ensuite réalisé une spatialisation du LAI, de l'agrégation et du PAR transmis. L'interpolation est réalisée sur une grille de 1 m de résolution, selon l'inverse de la distance au carré avec un rayon d'interpolation pris à 20 m. Ces cartes mettent en évidence l'hétérogénéité du milieu : au sud on distingue bien le gradient d'indice foliaire existant entre la partie ouest où se situe la clairière et la partie est où se situe le perchis dense (**figure VI.6**). Le facteur d'agrégation ( $\Omega$ ) varie de 0.4 dans la clairière à près de 0.8 dans le perchis.

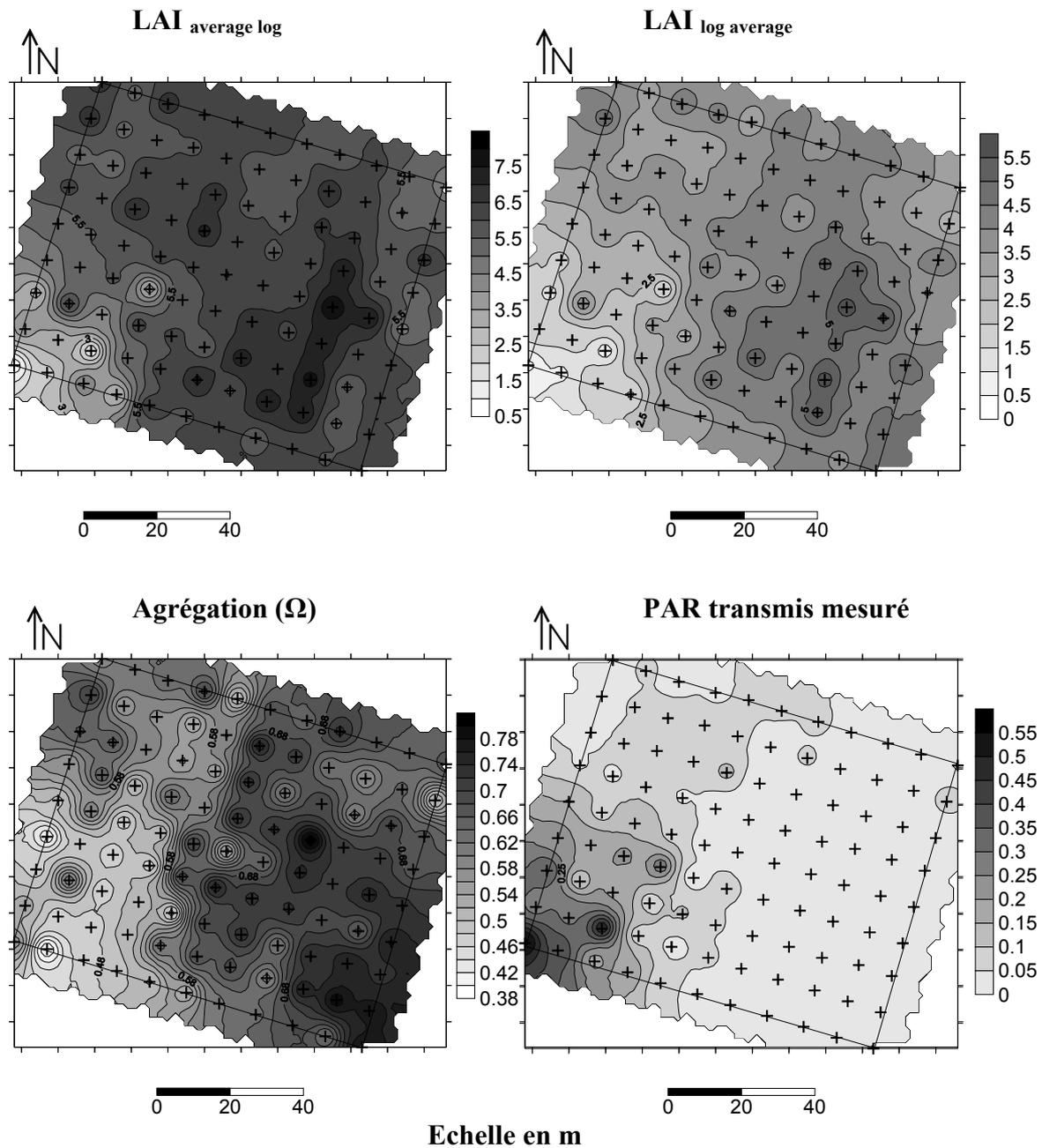


Figure VI.6 : Spatialisation des LAI, des facteurs d'agrégation et des PAR transmis sur la zone d'étude à la Tillaie.

### 6.2.5 Conclusion

Nous avons montré que la sous-estimation des LAI estimés à partir des photographies hémisphériques, qui est généralement observée (**figure VI.3**), peut s'expliquer par la non prise en compte de l'agrégation en azimut. L'utilisation de l'algorithme tenant compte de l'agrégation ( $LAI_{\text{average log}}$ ) donne une estimation peu biaisée du LAI. Il semble possible d'estimer le facteur d'agrégation à partir de la méthode donnée par Gardigen et al. (1999), néanmoins une validation indépendante de ce paramètre reste encore à effectuer. Pour ce faire il faudrait sur la même gamme de variabilité estimer l'indice foliaire par chute de litière et disposer d'une estimation de l'agrégation indépendante (projection de houppier, mesures allométriques). Sur la zone de 0.8 ha, nous avons mesuré la projection des houppiers sur 56 arbres. Nous avons trouvé une relation entre la circonférence à 1m30 et la surface projetée des houppiers. Nous pouvons établir une carte de la projection des houppiers et du positionnement de chaque arbre. A partir de ces données et en émettant un certain nombre d'hypothèses concernant la répartition de la densité foliaire au sein des houppier, il sera probablement possible ultérieurement de disposer d'une estimation spatiale de l'agrégation indépendante des photographies hémisphériques.

Le seuillage des photographies hémisphériques demeure un élément limitant de l'utilisation de cette technique. Nous avons observé qu'il était plus aisé de réaliser le seuillage sur les images couleurs car on y distingue mieux les feuilles. Néanmoins, le choix de la limite demeure subjectif et la sensibilité au niveau de seuillage du LAI calculé est assez forte ( $\pm 1$  point de LAI). Il est probable qu'une analyse automatisée basée sur les histogrammes de distribution des couleurs diminuerait les erreurs liées au seuillage.

### 6.3 Estimation de l'indice foliaire à partir de la distribution de NDVI mesurés dans la parcelle : approche empirique

Les résultats décrits dans cette partie font l'objet d'un article renvoyé en **annexe VI**.

#### 6.3.1 Matériels et méthodes

Comme la relation entre l'indice foliaire et le NDVI sature (De Fourny et al. 1997 ; Turner et al. 1999 ; Tian et al. 2000 ; voir aussi **figure VI.7**), nous avons supposé que l'écart type de la distribution de NDVI sur une parcelle devait être plus faible plus le LAI est fort. Il est aussi possible que la variabilité du LAI et donc aussi celle du NDVI soient reliées à la valeur moyenne de l'indice foliaire. Plus le LAI moyen d'une parcelle est fort moins il est probable, que la distribution de LAI présente de faibles valeurs de LAI, en revanche le LAI maximum est vraisemblablement borné pour des raisons physiques et biologiques et même sur les parcelles à faible LAI moyen on observe des valeurs locales élevées sous les houppiers des arbres. Nous avons donc testé l'hypothèse selon laquelle la distribution du NDVI pouvait comporter des « informations » permettant d'améliorer la relation entre le LAI et les indices de végétations issues de la télédétection.

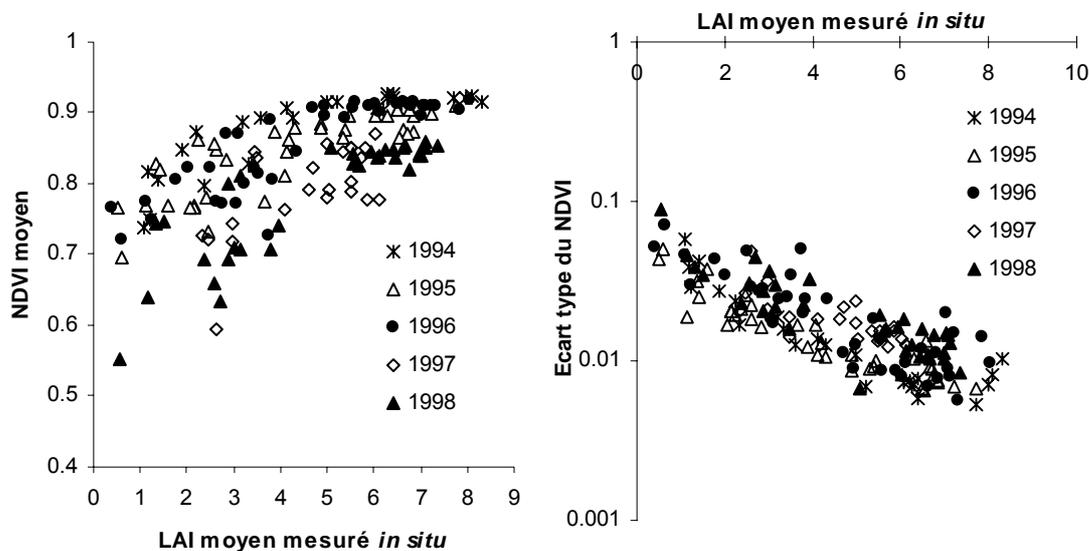
Pour cela, nous avons utilisé un jeu de données existant à Fontainebleau (le Dantec et al. 2000). De 1994 à 1998, le LAI a été estimé à l'aide du PCA-LAI2000 sur 40 parcelles (12 dominées par le hêtre, 17 par le chêne et 11 par le pin sylvestre). Les mesures ont été effectuées entre fin juin et fin-juillet lorsque l'indice foliaire a atteint sa valeur maximale. Elles sont réalisées lors de journées sans nuages lorsque le soleil est encore bas sur l'horizon :

2h après le levée du jour ou 2 h avant le couché du soleil. Selon la taille de la parcelle 40 à 170 mesures sont effectuées sur chacune des 40 parcelles. Les mesures sont effectuées selon des transects aléatoirement distribués dans la parcelle. Le rayonnement incident est mesuré dans une zone ouverte (clairière, carrefour, etc.) à proximité de chaque parcelle. Une série de mesures est réalisée avant les mesures sous couvert et une autre après sans que le délai excède 20 minutes entre les deux séries. Le rayonnement incident est ensuite interpolé linéairement dans le temps de façon à pouvoir apparier chaque mesure de rayonnement sous couvert avec une valeur de rayonnement incident. L'interpolation linéaire est quasi parfaite quand le ciel est bleu et quand la durée n'excède pas 30 mn (données non montrées). Il est ainsi possible d'estimer sur chacune des parcelles, à la fois le LAI moyen et la distribution statistique de ses valeurs locales (la position spatiale précise des mesures de LAI n'est pas relevée).

Cinq images SPOT, prises entre juin et août de 1994 à 1998 ont été utilisées. La résolution des images est de 20 m et nous avons utilisé les bandes dans le rouge (XS1 510-600 nm), le vert (XS2 610-720 nm) et l'infrarouge (XS3 760-950 nm). Le géo-référencement des images et leur traitement sont plus longuement détaillés dans l'**annexe VI**. Sur chacune des 40 parcelles étudiées, nous avons extrait les moyennes et les distributions dans les trois bandes utilisées. Pour les espèces décidues, le LAI ne varie pas de la mi-juin à début octobre (données non montrées) sauf cas exceptionnels comme par exemple une très forte sécheresse. Il est donc possible de comparer des images SPOTS et des mesures *in situ* de LAI même lorsque les dates de mesures ne coïncident pas exactement. Par contre, cela peut induire des biais concernant le pin sylvestre dont le LAI varie pendant cette période.

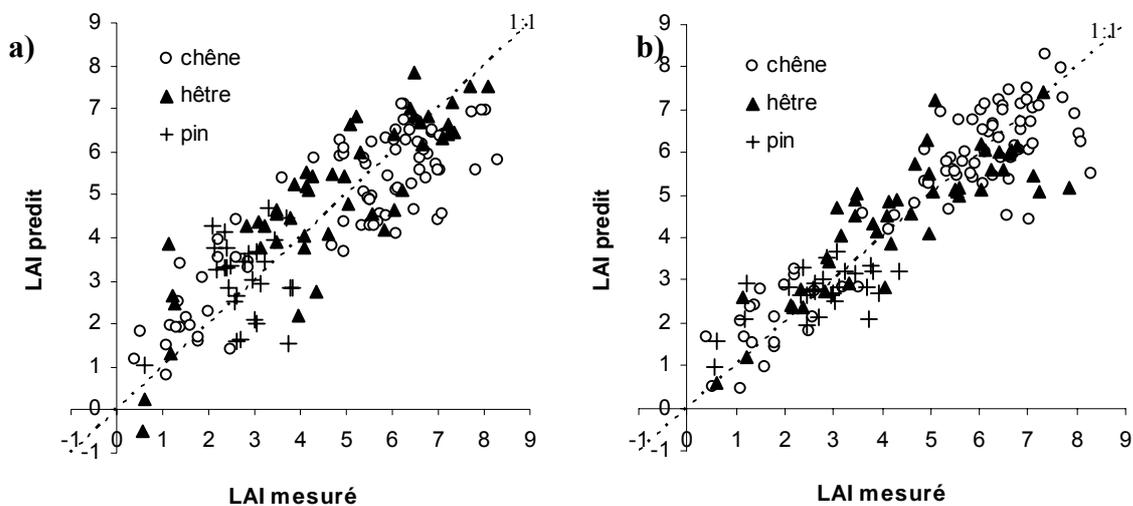
### 6.3.2 Résultats

La relation entre le LAI mesuré et le NDVI est très dispersée et elle sature pour des LAI moyens allant de 3 à 5 selon les années. Par contre, il existe une forte relation entre le logarithme de l'écart type du NDVI et le LAI moyen mesuré (**figure VI.7**). Il existe un effet année sur la moyenne et l'écart type du NDVI, alors qu'il n'existe pas sur le LAI. Cet effet année est probablement dû à un effet de la date d'acquisition de l'image (voir **annexe VI**). Nous observons en effet une baisse de la réflectance dans le proche infrarouge en août par rapport aux mois de juin et juillet.



**Figure VI.7 :** Relation entre LAI mesuré et moyenne du NDVI ou l'écart type du NDVI (en échelle logarithmique pour le second) à Fontainebleau sur 40 parcelles de 1994 à 1998.

Il est donc possible d'estimer le LAI moyen d'une parcelle à partir de l'écart type du NDVI (**figure VI.8**). Nous avons testé plusieurs modèles multilinéaires reliant le LAI mesuré à la moyenne et aux caractéristiques de distribution du NDVI. Le logarithme népérien de l'écart type du NDVI ( $\log(\text{std}_{\text{NDVI}})$ ) est le facteur le mieux corrélé au LAI et l'ajout de la moyenne du NDVI dans un modèle multilinéaire n'améliore pas significativement ce coefficient de corrélation. Néanmoins, il existe un effet espèce et un effet année sur la régression linéaire entre le LAI moyen et le  $\log(\text{std}_{\text{NDVI}})$ . La relation est donc meilleure, si elle est calibrée chaque année en séparant selon l'espèce dominante (**figure VI.8**), cependant, cela diminue la généralité et la stabilité de la relation. Enfin, l'utilisation de cette méthode requiert la délimitation *a priori* de parcelles relativement homogènes (typiquement une unité de gestion) à partir de photographies aériennes et/ou de bases de données terrain. En effet, une zone hétérogène présentera une forte variation de NDVI sans que le LAI soit pour autant faible.



**Figure VI.8** : Relation entre le LAI mesuré et le LAI calculé à partir a) d'un seul modèle statistique ou (b) à partir de 15 modèles (même équation mais paramétrisation différente) dont les coefficients dépendent de l'année et de l'espèce.

#### 6.4 Etude théorique de la relation LAI- Ecart type du NDVI

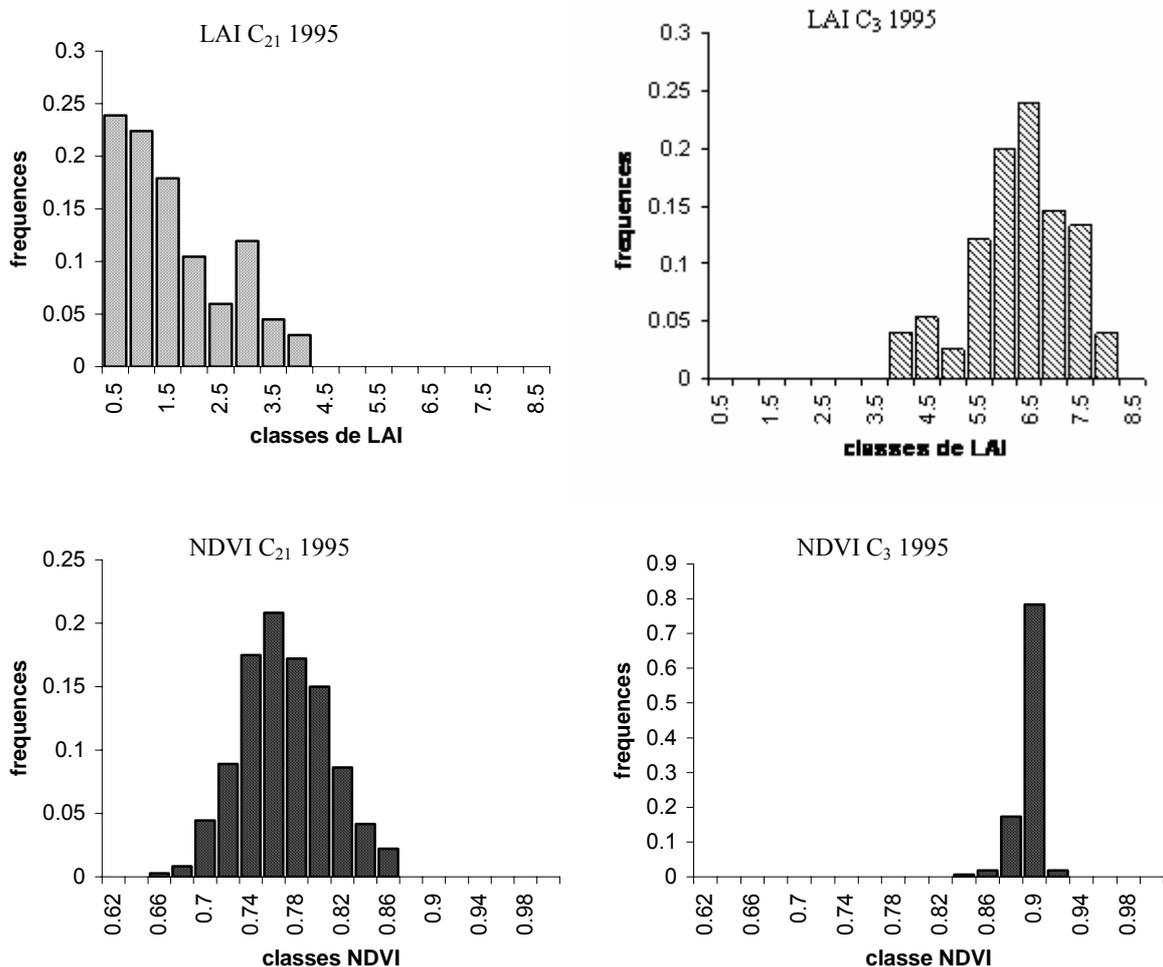
Nous avons ensuite cherché à mieux comprendre les raisons théoriques de l'existence d'une relation entre l'écart type du NDVI et la moyenne du LAI (**annexe VII**). Pour cela, il est nécessaire de mieux comprendre les relations entre LAI moyen, écart type du LAI et écart type du NDVI. La saturation de la relation NDVI-LAI a pour conséquence que pour les forts LAI, l'écart type de la distribution de NDVI est plus faible. C'est la principale hypothèse que nous voulions tester. Pour illustrer cette hypothèse, nous avons représenté **figure VI.9** les distributions de LAI et de NDVI mesurées en 1995 sur deux parcelles de chêne : l'une présentant un fort LAI moyen ( $C_3$ ,  $\text{LAI}_{\text{mean}}=6.29$ ) et l'autre un faible LAI moyen ( $C_{21}$ ,  $\text{LAI}_{\text{mean}}=1.61$ ), mais présentant des écarts types de la distribution du LAI assez similaires. On observe très nettement une réduction de l'écart type du NDVI pour la parcelle  $C_{21}$ , qui n'est pas associée à une modification de l'écart type du LAI.

Nous avons donc (1) étudié la relation entre LAI moyen et distribution du LAI (2) généré 27 distributions théoriques de LAI pour 27 LAI moyen (3) déduit 27 distributions théoriques de NDVI en supposant une relation LAI-NDVI saturant et (4) déduit une relation

théorique entre LAI moyen et écart type du NDVI. Les seules hypothèses de cette étude théorique sont l'existence d'une saturation dans la relation entre LAI moyen et NDVI moyen et le fait que la distribution du LAI à l'intérieur d'une parcelle homogène présente un pattern que l'on peut reproduire connaissant le LAI moyen et une fonction de distribution. Si de cette manière on retrouve la relation LAI-log(std<sub>NDVI</sub>), on peut conclure que ces deux hypothèses suffisent à elles seules pour générer ce type de relation..

Les distributions de LAI ont été analysées en regroupant toute les données concernant les parcelles dominées par le hêtre et le chêne en 9 classes selon leur LAI moyen. Des distributions de Weibull (à deux paramètres) ont été calibrées sur les distributions mesurées (**figure VI.10**). La distribution de Weibull à deux paramètres (Weibull, 1951, 1961) a la densité de fonction suivante (b et c étant des paramètres positifs et x une variable aléatoire) :

$$f(x) = \frac{c}{b} \times [x/b]^{c-1} \times e^{-[x/b]^c} \quad (9)$$



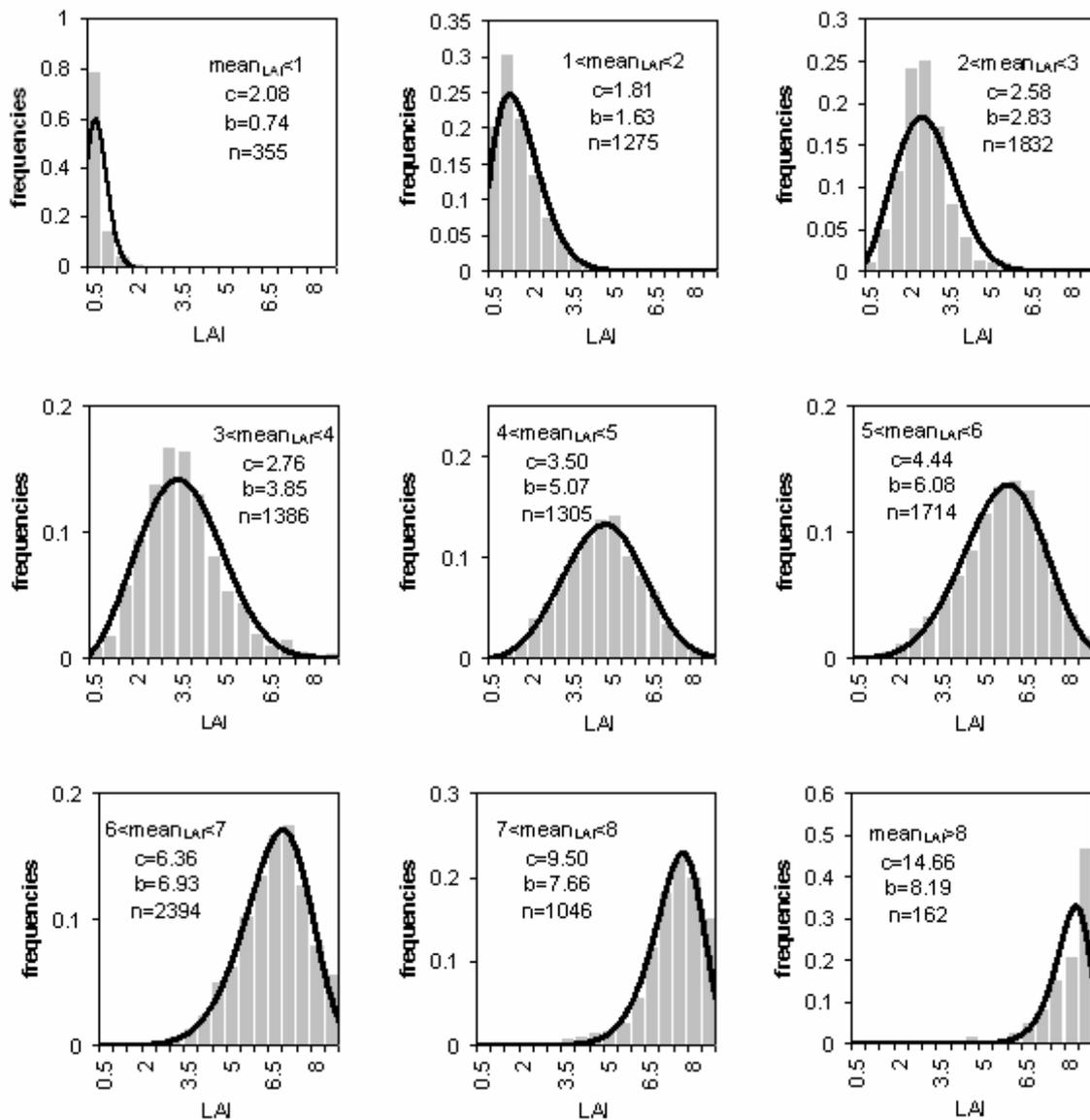
**Figure VI.9:** Histogrammes des valeurs de NDVI et de LAI sur deux parcelles de chêne aux LAI contrastés (C<sub>21</sub> LAI=1.61 +/- 1.00 et C<sub>3</sub> LAI=6.29+/-0.94) en 1995.

Après avoir testé plusieurs types de distribution, la distribution de Weibull est apparue comme celle convenant le mieux. L'écart type du LAI est maximal pour des LAI moyens intermédiaires et il diminue pour les forts et les faibles LAI. Il est ensuite possible de relier les paramètres de la fonction de Weibull avec le LAI moyen. Le paramètre d'échelle b (scale parameter) est linéairement relié au LAI moyen alors qu'il est nécessaire d'avoir recours à un

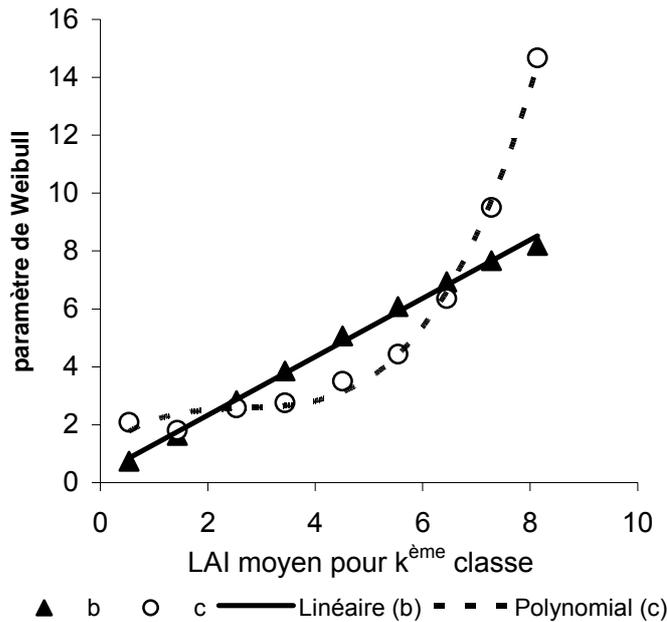
polynôme du troisième degré pour expliciter le paramètre de forme  $c$  (shape parameter) en fonction du LAI moyen (**figure VI.11**). Notons, que théoriquement pour une distribution de Weibull, le paramètre d'échelle correspond à la moyenne de la distribution, ce qui explique la relation linéaire que nous avons trouvée entre le LAI moyen d'une distribution et le paramètre  $b$ .

Il est possible de générer des distributions théoriques de NDVI pour différents LAI moyens en utilisant la relation entre LAI moyen et distribution de LAI, puis entre LAI et NDVI (**figure VI.12**). La relation LAI-NDVI utilisée correspond à la relation trouvée entre LAI moyen et NDVI moyen entre 1994 et 1998. En utilisant le modèle SAIL, qui simule les réflectances du couvert dans différentes longueurs d'onde en fonction des caractéristiques du couvert, des relations LAI-NDVI théoriques ont aussi été générées (le Maire communication personnelle). Toutes les relations trouvées saturent et présentent le même type de forme et quelque soit la relation utilisée, les résultats présentés par la suite demeurent valables, seuls les paramètres de la régression linéaire entre LAI et  $\log(\text{std}_{\text{NDVI}})$  peuvent être changés (le Maire communication personnelle).

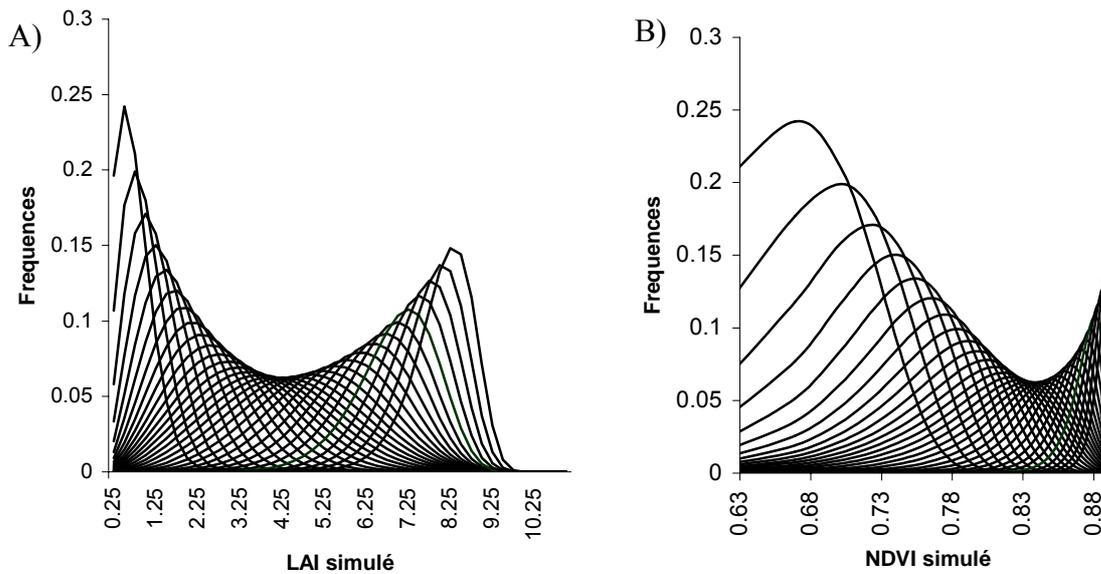
$$\text{NDVI} = 0.0792 \times \ln(\text{LAI}) + 0.7238 \quad (10)$$



**Figure VI.10:** 9 distributions de Weibull correspondant à 9 classes de LAI. Chaque distribution représente toutes les données locales sur les parcelles dominées par le hêtre et le chêne, dont le LAI moyen ( $mean_{LAI}$ ) est compris dans une des gammes de LAI moyens des 9 classes. Le nombre de données ( $n$ ) et les paramètres des Weibull ( $c$ =forme et  $b$ =échelle) sont aussi indiqués.



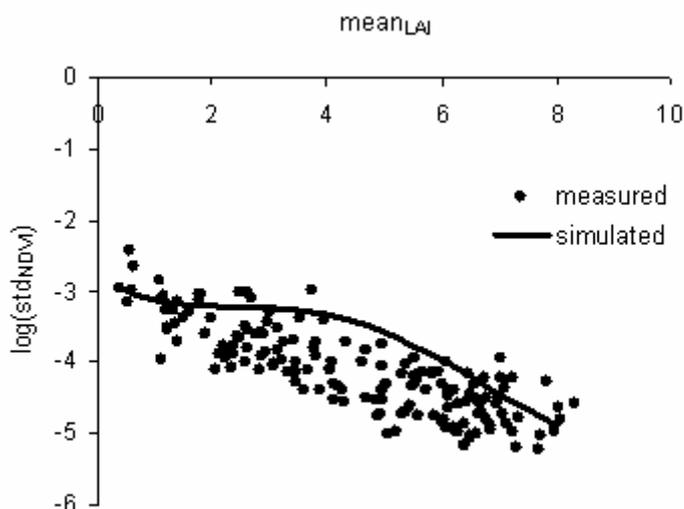
**Figure VI.11 :** Relations entre les 2 paramètres ( $c$ =forme et  $b$ =échelle) de la distribution de Weibull et les LAI moyens de la distribution de LAI répartis en 9 classes.



**Figure VI.12:** 27 distributions de LAI (a) et de NDVI (b), chacune d'entre elles est constituée de 44 classes de LAI. Les distributions de LAI sont estimées à partir de distributions de Weibull dont les paramètres sont fonction du LAI moyen. Les distributions de NDVI sont ensuite calculées en convertissant chaque LAI simulé en NDVI par le biais d'une relation logarithmique entre LAI et NDVI.

La relation théorique observée entre le LAI et l'écart type du NDVI suit un pattern assez proche des données mesurées (**figure VI.13**). Ceci tend à prouver que les deux hypothèses sous jacentes à l'étude théorique peuvent expliquer en grande partie la relation observée entre le LAI moyen et le logarithme de l'écart type du NDVI. L'écart type du NDVI théorique est plus faible que les mesures, il existe donc d'autres facteurs de variabilité du NDVI non pris en compte dans l'approche théorique. Le sol n'a pas été pris en compte dans

cette étude théorique, or il est probable qu'il joue un rôle non négligeable dans l'écart type du NDVI sur une parcelle, surtout pour les faibles LAI. La relation théorique sature pour les faibles LAI. En effet, dans ce cas la relation LAI-NDVI ne saturant pas, l'écart type de NDVI est faiblement relié au LAI. Cette conclusion émerge de la seule étude théorique alors que la relation observée à partir des mesures ne semble pas saturer, la dispersion des points masquant peut-être le phénomène.



**Figure VI.13** : Relation entre le LAI moyen et le logarithme de l'écart type du NDVI. Mesurée pour chaque parcelle (point noir) et simulée (ligne) à partir de distributions théoriques de LAI et d'une relation logarithmique entre LAI et NDVI.

Nous avons aussi analysé l'effet sur l'estimation du LAI moyen de la combinaison de parcelles. C'est une manière d'évaluer l'effet de l'hétérogénéité sur la relation étudiée. La relation LAI moyen et  $\log(\text{std}_{\text{NDVI}})$  estimé à partir de paires de parcelles présentant la même structure de distribution du LAI et avec des LAI moyens proches, ne diffère pas significativement de celle obtenue précédemment. Par contre, la combinaison de parcelles dont les LAI diffèrent fortement entraîne une forte sous-estimation du LAI moyen. Ce résultat souligne la nécessité de déterminer *a priori* des zones homogènes (unités sylvicoles ou écosystèmes).

Lors de l'utilisation de cette relation à l'échelle régionale, les unités de bases utilisées sont les unités de gestion forestière (source ONF). Néanmoins certaines unités de gestions peuvent être « hétérogènes ». Il est alors préférable d'éliminer *a posteriori* les parcelles dont l'écart type du NDVI est très élevé. Ces parcelles peuvent correspondre à une combinaison de plusieurs types de peuplement ayant des structures très différentes. De plus nous avons vu que la relation théorique (LAI-  $\log(\text{std}_{\text{NDVI}})$ ) sature pour les faibles LAI (et donc les forts écarts type de NDVI). Dans l'article de l'**annexe VII**, nous concluons donc, qu'il est possible de combiner deux relations pour estimer l'indice foliaire à l'échelle régionale :

Si  $\log(\text{std}_{\text{NDVI}}) > -4$  on utilise la relation LAI-NDVI

Si  $\log(\text{std}_{\text{NDVI}}) < -4$  on utilise la relation LAI-  $\log(\text{std}_{\text{NDVI}})$

La valeur limite pour  $\log(\text{std}_{\text{NDVI}})$  prise à  $-4$ , est donnée à titre indicatif, elle n'a pas encore fait l'objet d'une étude plus approfondie permettant la détermination plus rigoureuse de cette limite.

En 1995, en regroupant toutes les parcelles, quelle que soit l'espèce dominante, on obtient les relations suivantes :

$$LAI_1 = -11.26 - 3.60 * \log(\text{std}_{\text{NDVI}}) \quad (11)$$

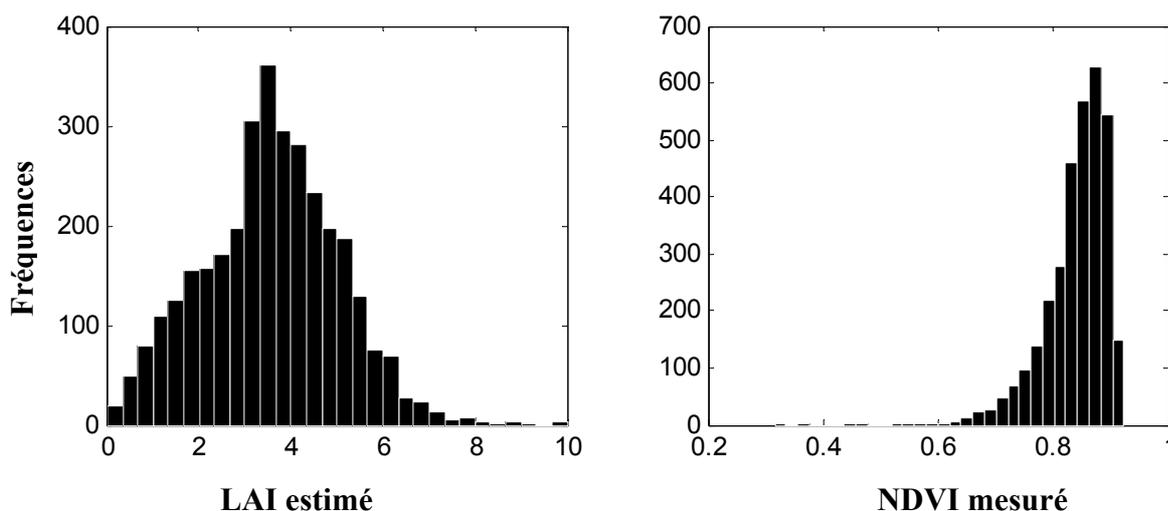
$$LAI_2 = 7.4e-4 * \exp(10.1 * \text{mean}_{\text{NDVI}}) \quad (12)$$

$LAI_1$  et  $LAI_2$  sont ensuite bornés entre 0 et 10.

## 6.6 Application à l'estimation du LAI sur le massif de Fontainebleau

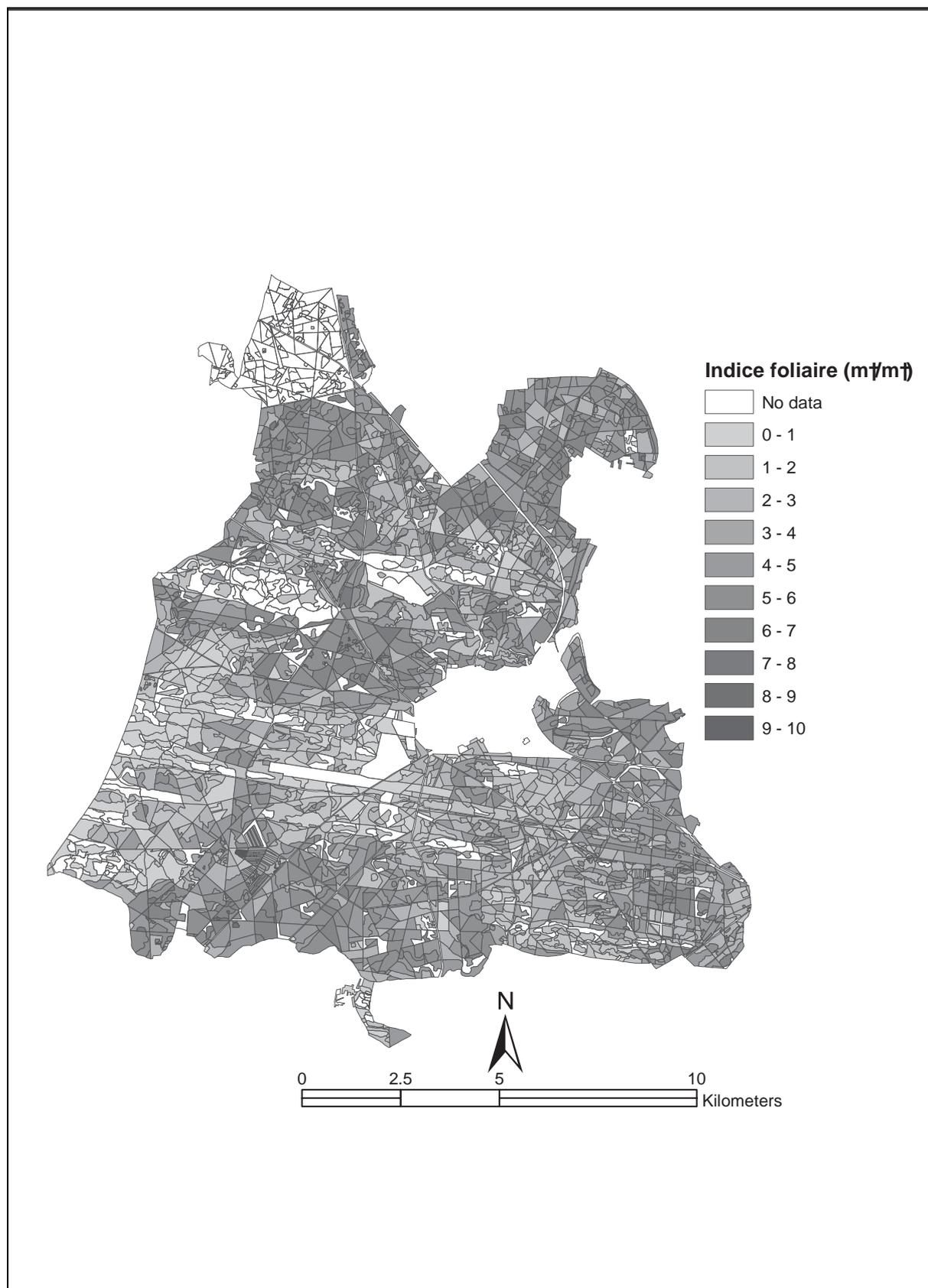
Nous avons estimé le LAI à l'échelle du massif de Fontainebleau à l'aide des relations LAI-  $\log(\text{std}_{\text{NDVI}})$  et LAI-NDVI établies en 1995 suivant l'algorithme combiné présenté dans la conclusion du paragraphe précédent (**équations 11 et 12**). Nous avons choisi le même algorithme pour toutes les espèces. Le LAI estimé sur la totalité du massif de Fontainebleau à partir des valeurs obtenues pour chaque unité de gestion est de 3.59, le NDVI moyen est de 0.84 et le  $\log(\text{std}_{\text{NDVI}})$  moyen de -3.82. A partir de l'algorithme combiné, lorsque la valeur limite de  $\log(\text{std}_{\text{NDVI}})$  de -4 est choisie, pour 40% des pixels le LAI est calculé selon **l'équation 11** et pour 60% selon **l'équation 12**. Si **l'équation 11** (relation LAI- $\log(\text{std}_{\text{NDVI}})$ ) est utilisée seule à la place de l'équation combinée, la moyenne du LAI sur le massif est estimée à 2.7 ce qui est probablement sous estimée. Si **l'équation 12** (relation LAI-NDVI) est utilisée seule à la place de l'équation combinée, le LAI moyen sur l'ensemble du massif est alors de 4.0.

La distribution des valeurs de LAI présente une forme un peu particulière (**figure VI.14**). Elle correspond probablement à l'agrégation de deux distributions, l'une pour les conifères, l'autre pour les feuillus dont les LAI sont plus élevés. Le mode de la distribution de LAI est de 3.43 et le coefficient de variation ( $CV = \text{std}/\text{mean}$ ) de 41%. La distribution des NDVI est moins étendue ( $CV = 7\%$ ) que celle du LAI du fait de la saturation du signal de réflectances.



**Figure VI.14** : Distribution de NDVI mesuré et de LAI estimé en utilisant de façon combinée le NDVI et l'écart type du NDVI. (ég. 11 et 12), sur l'ensemble de la forêt de Fontainebleau.

La cartographie de l'indice foliaire à l'échelle du massif forestier de Fontainebleau est présentée **figure VI.15**. Les LAI faibles se situent dans toute la partie centrale (légèrement au sud) du massif là où se trouvent les platières gréseuses et où les peuplements sont souvent dominés par des conifères. Les LAI moyens (autour de 5) sont plutôt dans la partie sud, alors que des forts LAI (au dessus de 7) se situent au nord.



**Figure VI.15 :** Cartographie de l'indice foliaire sur les parcelles forestières de la région de Fontainebleau en 1995 en utilisant de façon combinée le NDVI et l'écart type du NDVI.

## 6.6 Conclusion

Nous avons développé des méthodes pour estimer et étudier la variabilité du LAI et ce à plusieurs échelles. A une échelle locale inférieure à un hectare, nous avons montré que les photographies hémisphériques constituaient un outil puissant pour estimer la structuration spatiale du couvert, tant en terme de LAI moyen que d'agrégation de la canopée. Néanmoins, nous n'avons pas encore pu valider l'estimation de l'agrégation donnée par les photographies hémisphériques par des mesures indépendantes bien que des mesures des projections de houppier ainsi que le positionnement de tous les arbres déjà réalisés sur le site devraient le permettre.

A l'échelle de la parcelle (quelques dizaines d'ha) nous avons montré que les distributions de LAI pouvaient être reconstituées à partir de distributions de Weibull dont les paramètres dépendent du LAI moyen. Ce résultat est intéressant car il permet de prendre en compte une éventuelle distribution du LAI à la place du LAI dans les modèles basés sur les processus (application au calcul d'erreur). Ceci peut améliorer la simulation des flux de carbone à l'échelle de la parcelle, puisque la réponse de ces mêmes flux à l'indice foliaire n'est pas linéaire. Cependant, l'effet de cette non linéarité semble faible selon les résultats trouvés dans le chapitre 5 (un faible effet de l'agrégation des paramètres). Pour mieux comprendre la distribution du LAI et l'effet de la gestion sylvicole, il est aussi possible de comparer les distributions de LAI à des distributions de diamètre des arbres. Comme d'autres études l'ont déjà montré (Bailey et Dell, 1973), une analyse préliminaire sur les hêtres de Fontainebleau indique que les distributions de diamètre suivent aussi des lois de Weibull.

Enfin, nous avons montré qu'il était possible de tirer partie de la saturation des indices de végétation lorsque les LAI sont élevés. Plus le LAI est élevé, plus le nombre de pixels dont le signal de reflectances (e.g NDVI) sature est important, ce qui entraîne une diminution de l'écart type du NDVI. Le logarithme de l'écart type du NDVI sur une parcelle constitue donc un estimateur efficace du LAI moyen d'une parcelle forestière gérée. Nous avons montré la validité d'une telle relation ainsi que les limites de la généralité d'une telle relation à travers les effets espèce et année qui peuvent la modifier. Enfin, nous avons établi les causes théoriques qui sous tendent l'existence d'une telle relation et nous avons cherché à évaluer l'effet de l'hétérogénéité par des combinaisons aléatoires de parcelles qui diffèrent fortement en ce qui concerne leur structure et leur LAI moyen. Nous avons pu ainsi montrer que la méthode proposée requiert une identification *a priori* des unités de peuplements résultants de la gestion sylvicole.

## **Conclusion générale**

L'objectif de la thèse était de mieux définir les méthodes et les limites de l'utilisation des modèles à base écophysologique pour estimer les flux et les stocks de carbone sur les écosystèmes forestiers à différentes échelles. Dans le chapitre I (**paragraphe 1.3.2**), nous avons avancé différents objectifs intermédiaires nécessaires pour atteindre ce but. Il nous semblait important de poursuivre l'**évaluation** de CASTANEA à l'échelle de la parcelle, d'accroître son **caractère générique** afin qu'il puisse simuler les flux d'eau et de carbone sur divers sites et pour diverses espèces, d'améliorer la simulation **des accroissements** en biomasse, d'évaluer les **effets** respectifs **des paramètres** caractérisant les écosystèmes et qui varient spatialement et d'améliorer la **détermination** de certains de ces **paramètres** d'entrée à l'échelle du massif forestier.

### **Validation et évaluation du modèle**

Une évaluation précise du modèle permet de déterminer les lacunes existantes et donne une estimation de la précision avec laquelle les flux d'eau et de carbone sont simulés. Le modèle a d'abord été évalué sur le site de Hesse entre 1997 et 2003. Les résultats sont plutôt encourageants, puisque le modèle reproduit très correctement la variabilité des flux à différentes échelles temporelles (heure, journée, décennie). Les résultats en terme de corrélation et d'erreur type sont au moins aussi bons que les comparaisons modèles/mesures déjà publiées (Baldocchi et Wilson 2001 ; Clark et al. 2001 ; Kramer et al. 2002 ; Churkina et al. 2003 ; Ogée et al. 2003). Mais certains biais entre simulations et mesures ont été trouvés. En 1997, les simulations du modèle ont été confrontées à des mesures locales en plus des mesures intégratives (flux mesurés par la méthode des corrélations). Ceci permet de mieux évaluer la confiance que l'on peut avoir dans les simulations du modèle. Nous avons ainsi pu montrer, que le modèle reproduisait bien la plupart des « flux locaux ». Ceci permet de valider indépendamment les différents processus simulés par le modèle. Par contre, un biais entre les simulations et les mesures intégratives a été mis en évidence. L'existence en fin de saison d'une structuration spatiale des écarts entre mesures et simulations indique qu'une variation dans le « footprint » est l'explication la plus probable. Nous avons montré que la forte augmentation des FNC, entre 1997 et 2003, sur le site de Hesse, ne pouvait s'expliquer avec CASTANEA. Comme pour le biais observé en 1997, nous avons testé l'hypothèse d'une variation du « footprint ». Néanmoins il est difficile de conclure. Nous pourrions probablement avancer sur ces deux points par l'investigation de la variabilité spatiale autour de la tour de flux (Bouriaud, 2003) et en couplant CASTANEA avec un modèle de « footprint ».

Nous avons aussi analysé l'incertitude pesant sur les différents paramètres d'entrée de CASTANEA. Au vu de ce travail, il semble important de mieux connaître ce qui détermine trois paramètres : la pente de la relation de Ball & Berry ( $G_1$ ), la pente de la relation entre la vitesse maximale de carboxylation et l'azote par unité de surface des feuilles ( $\alpha_{Na}$ ), le degré de courbure de la relation entre le taux de transport d'électrons et la lumière ( $\theta$ ). Une étude systématique de l'effet de l'incertitude des paramètres d'entrée démontre aussi qu'il est peut être nécessaire de générer de manière stochastique une incertitude sur ces mêmes paramètres lors de nos simulations pour éviter d'éventuels biais dus à des réponses non linéaires à certains paramètres.

### **Amélioration du caractère générique**

Nous avons modifié CASTANEA pour qu'il puisse simuler les flux d'eau et de carbone sur des espèces sempervirentes, feuillus et conifères. Le modèle a été paramétré et

validé sur trois sites EUROFLUX. CASTANEA simule les flux d'eau et de carbone sur ces sites avec une bonne précision. Il reproduit les variabilités temporelles mais aussi les variations de productivité entre écosystèmes. Ceci indique qu'un même modèle peut probablement être utilisé pour toutes les espèces européennes. Néanmoins, certaines variations saisonnières de flux ne sont pas correctement prédites. Il semble nécessaire de mieux comprendre les variations saisonnières de photosynthèse et de respiration ou même la phénologie (débourrement du hêtre). Des relations empiriques peuvent être utilisées pour améliorer la prise en compte de ces variations saisonnières, mais à terme, il serait intéressant de disposer d'un schéma conceptuel plus mécaniste permettant de les simuler.

Le caractère générique a aussi été amélioré par la modélisation sur des bases mécanistes de l'allocation du carbone, de l'indice foliaire et de la masse surfacique des feuilles. Ceci permet « d'internaliser » certains paramètres d'entrée et d'utiliser le modèle sur des sites où ces paramètres ne sont pas mesurés. Concernant la simulation de l'indice foliaire, les perspectives sont l'intégration d'un effet densité de tiges sur le nombre maximal de feuilles par mètre carré de sol et la validation du modèle sur d'autres espèces et sites (en cours sur le pin maritime et le chêne vert). Enfin, un des points qui limite encore l'utilisation de CASTANEA est l'absence de simulation du cycle de l'azote. La fertilité du sol n'est pas directement prise en compte et l'azote foliaire, paramètre pas toujours disponible, est indispensable pour que CASTANEA soit utilisé. L'implémentation du cycle de l'azote dans CASTANEA constitue donc une perspective indispensable pour le développement de ce modèle dans l'avenir.

### **Simulation de l'accroissement en biomasse**

Le carbone disponible pour la mise en place de nouvelles structures est égal à la différence entre la Production Primaire Brute (PPB) et de la Respiration Autotrophe (RA) du peuplement. Ensuite, ce carbone disponible est réparti entre les différents « compartiments », feuilles, bois aérien, grosses racines, fines racines selon des coefficients d'allocation (AG). L'accroissement annuel en biomasse aérienne du peuplement dépend donc des trois variables PPB, RA et  $AG_{\text{bois}}$ . Nous avons montré que la variabilité de PPB et de RA expliquait correctement les variabilités temporelles de croissance observée (chapitre II). Par contre, la variabilité spatiale des croissances entre les parcelles d'un massif forestier n'est pas expliquée par ces deux variables. Pour reproduire cette variabilité, il est alors nécessaire de prendre en compte une variabilité spatiale de l'allocation  $AG_{\text{bois}}$ . Pour démontrer cela, nous avons implémenté des règles mécanistes concernant l'allocation vers les réserves, les racines fines, les grosses racines et les feuilles, l'allocation vers le bois étant la résultante. Dans cette démarche, la paramétrisation du modèle et les mesures des accroissements en biomasse, sont indépendantes, ces mesures peuvent donc servir de validation au modèle. De cette manière, nous montrons que les variations spatiales d'allocation expliquent une grande partie de la variabilité spatiale des accroissements du bois aérien. Une partie de cette variabilité spatiale correspond à un effet âge car les peuplements sont d'âge différent.

Néanmoins, même si ces résultats sont encourageants des mesures et des analyses complémentaires doivent être entreprises pour valider ces conclusions. Nous pouvons dégager trois perspectives de ce travail :

- Utiliser CASTANEA pour mieux séparer les différents facteurs, qui, notamment par le biais de la variabilité des coefficients d'allocation, expliquent les variations d'accroissement (effet biomasse, effet LAI, effet hauteur...).

- Tenter de valider la variabilité de biomasses de racines fines simulée par le modèle, en investiguant par mesures directes ou indirectes (flux respiratoires) les relations entre LAI, hauteur et biomasse de racines fines.
- Vérifier que la variabilité des PPB n'explique effectivement pas les variations de croissance aérienne du bois et l'effet âge.

Concernant l'évolution dans le temps des écosystèmes forestiers, il semble aussi indispensable de mieux prendre en compte les effets sylvicoles. Cela nécessite probablement aussi une réflexion plus approfondie en ce qui concerne la représentation du couvert et les passerelles existantes entre les modèles « arbre moyen » et les modèles « arbre centré ».

### Changement d'échelle de la parcelle à la région

Le changement d'échelle peut s'opérer de deux manières :

- soit en simulant directement les flux de carbone et d'eau à l'échelle du massif, c'est-à-dire en utilisant des paramètres moyens sur la totalité du massif.
- soit en déterminant explicitement les paramètres d'entrée du modèle avec une résolution assez fine (la parcelle par exemple).

Durant la thèse, nous avons avancé sur ces deux points.

En utilisant CASTANEA, nous avons étudié l'effet de la variabilité spatiale des principaux paramètres d'entrée sur les flux de carbone et d'eau. Une étude de sensibilité nous a permis de montrer que le FNC répondait non linéairement au LAI et à la biomasse. Néanmoins, l'analyse de la variabilité *in situ* sur trois cas d'étude, semble indiquer que lors de l'agrégation spatiale des paramètres d'entrée, cette non linéarité induit des biais négligeables sur le FNC et l'ETR. Ce résultat est très important, car il permet d'utiliser les modèles simulant les flux d'eau et de carbone en agrégeant les paramètres d'entrée pour travailler sur des échelles allant de la station au paysage (surface 1000 ha). Dans notre cas, une seule espèce a été étudiée. L'effet de l'agrégation spatiale de paramètres photosynthétiques qui diffèrent selon l'espèce n'a donc pas encore été considéré. Cette étude est en cours à l'échelle de la totalité du massif forestier et constitue une extension du travail déjà réalisé à l'échelle du massif et présenté en **annexe VIII**.

Nous avons aussi cherché des moyens pour estimer la variabilité du LAI entre différentes unités de gestion d'un massif forestier. Le LAI est un paramètre important du fonctionnement des écosystèmes et la détermination de sa variabilité à différentes échelles est un enjeu clé. Nous avons montré, qu'il était possible d'utiliser l'écart type du NDVI obtenu par télédétection sur une parcelle pour améliorer l'estimation du LAI moyen sur la parcelle.

Enfin la version « de base » de CASTANEA décrite dans l'annexe I, a été utilisée pour estimer les FNC sur 2992 parcelles de Fontainebleau en 1995 (**annexe VIII**). Pour cela, les principaux paramètres de CASTANEA ont été dérivés à partir d'une base de données au sol et des mesures de réflectances issues des images SPOT. Nous avons montré que le massif forestier était globalement un puits de carbone, le FNC annuelle atteignant  $388 \text{ gC.m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ . La production primaire nette simulée est de  $683 \text{ gC.m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ . L'accroissement relatif en biomasse à l'échelle du peuplement est proche des estimations de l'IFN. Néanmoins, il est probable que nous sous estimions la variabilité spatiale de la croissance. L'utilisation du

modèle modifié, tenant compte des variations spatiales d'allocation (chapitre III), n'a pas encore été mise en oeuvre et constitue une perspective intéressante.

Entre les différentes perspectives mises en avant, il me semble que l'intégration du cycle de l'azote et la poursuite du travail concernant la variabilité spatiale (variabilité du LAI et de l'allocation, effet de l'âge des peuplements...), sont les plus intéressantes. Ceci permettrait d'avoir une meilleure confiance dans la modélisation de la variabilité spatiale des flux de carbone et d'eau et de rendre plus fiable la validation des modèles par comparaison aux inventaires forestiers.

## **Références bibliographiques**

- Adams, J.M. et G. Piovesan, 2002: Uncertainties in the role of land vegetation in the carbon cycle. *Chemosphere* 49, 805-819.
- Ågren, G.I., et B. Axelsson, 1980: A tree growth model. In Persson T. (Ed.), Structure and function of Northern coniferous forests, an ecosystem study. *Ecological Bulletin, Stockholm*, 525-536.
- Albrekston A., 1984: Sapwood basal area and needle mass of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in Central Sweden. *Forestry*, 57(1), 35-43.
- Amthor, J.S., 1984: The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant cell and Environment*, 7, 561-569.
- Amthor J.S. 1989: Respiration and crop productivity. New York: Springer-Verlag.
- Arneth, A., F.M. Kelliher, T.M. Mcseveny, et J.N Byers, 1998: Assessment of annual carbon exchange in a water stressed *Pinus radiata* plantation: an analysis based on eddy covariance measurements and an integrated biophysical model. *Global Change Biology*, 5, 531-545.
- Arrhenius, S., 1889: Über die Reaktionsgeschwindigkeit bei der Inversion von Rohrzucker durch Säuren. *Zeitschrift für Physikalische Chemie*, 4, 226-248.
- Aussenac, G., 1968: Interception des précipitations par le couvert forestier. *Annales des Sciences Forestières*, 25, 135-156.
- Badhwar, G.D., R.B. MacDonald, N.C. Metha, 1986: Satellite derived leaf-area-index and vegetation maps as input to global carbon cycle models: a hierarchical approach. *International Journal of Remote Sensing*, 7, 265-281.
- Bailey, R.L., T.R. Dell, 1973: Quantifying diameter distributions with the weibull function. *Forest Science*, 19, 97-104.
- Ball, J.T., I.E. Woodrow, J.A. Berry, 1987: A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In "Progress in photosynthesis research" (Ed.J.Biggins) vol 4, 221-224.
- Baldocchi, D., 1994: An analytical solution for coupled leaf photosynthesis and stomatal conductance models, *Tree Physiology*, 14,1069–1079.
- Baldocchi, D.D., 1997: Measuring and modelling carbon dioxide and water vapour exchange over a temperate broad-leaved forest during the 1995 summer drought. *Plant Cell and Environment*, 20, 1108– 1122.
- Baldocchi, D.D., et P.C. Harley, 1995: Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II. Model testing and application. *Plant Cell of Environment*, 18(10), 1157-1173.
- Baldocchi, D.D., et C.A. Vogel, 1996: Energy and CO<sub>2</sub> flux densities above and below a temperate broad-leaved forest and a boreal pine forest. *Tree Physiology*, 16, 5-16.
- Baldocchi, D.D et T.P. Meyers, 1998: On using eco-physiological, micrometeorological and biogeochemical theory to evaluate carbon dioxide, water vapor and gaseous deposition fluxes over vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* 90, 1-26.
- Baldocchi, D.D., et K.B. Wilson, 2001: Modeling CO<sub>2</sub> and water vapor exchange of a temperate broadleaved forest across hourly to decadal time scales. *Ecological Modelling*, 142, 155-184.
- Baldocchi, D.D., 2003: Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future, *Global Change Biology*, 9, 479-492
- Barbaroux, C. et N. Bréda, 2002: Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, 22:1201–1210
- 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 de Doct. en Sci., Univ. Paris-Sud, Orsay, 182 p+annexes.
- Barnard, H.R., M.G. Ryan, 2003: A test of the hydraulic limitation hypothesis in fast-growing *Eucalyptus saligna*, *Plant, Cell and Environment*, 26(8 ),12-35
- Bartelink, H.H., 2000: A growth model for mixed forest stands. *Forest Ecology and Management*, 134, 29-43.
- Bauhus, J., et N. Bartsch, 1996: Fine-root growth in beech (*Fagus sylvatica*) forest gaps. *Canadian Journal of Forest Research*, 26: 2153-2159.

- Becker, M., T.M. Nieminen, F. Géréma, 1994: Short-term variations and long term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO<sub>2</sub>. *Annals of Forest sciences*, 51, 477-492.
- Beerling, D.J. et C.K. Kelly, 1997: Stomatal density responses of temperate woodland plants over the past seven decades of CO<sub>2</sub> increase: A comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. *American Journal of Botany* 84: 1572-1583.
- Behrenfeld, M.J., J.T. Randerson, C.R. McClain, G.C. Fledman, S.O. Los, C.J. Tucker, P.G. Falkowski, C.B. Field, R. Fouin, W.E. Esaias, D.D. Kolber, N.H. Pollak, 2001: Biospheric Primary Production During an ENSO Transition. *Science*, 291, 2594-2597.
- Belehradek, J., 1930: Temperature coefficients in Biology. *Biological Reviews*, 5, 30-58.
- Bernacchi, C.J., E.L. Singaas, C. Pimentel, A.R. Portis, et S.P. Long, 2001: Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell and Environment*, 24, 253-259.
- Bernacchi, C.J., C. Pimentel, S.P., Long, 2003: In Vivo Temperature Response Functions of Parameters Required to Model RuBP-Limited Photosynthesis. *Plant Cell and Environment*, 26(9), 1419-1430.
- Bicheron, P., M. Leroy, 1999: A method of biophysical parameter retrieval at global scale by inversion of a vegetation reflectance model. *Remote Sensing of Environment*, 67, 251- 266.
- Black, T.A., 1979: Evapotranspiration from Douglas firs stands exposed to soil water deficits. *Water Resources Research*, 15(1), 164-170.
- Bond-Lamberty, B., C. Wang et S.T. Gower, 2004: Net primary production and net ecosystem production of a boreal black spruce wildfire chronosequence, *Global Change Biology*, 10, 473-487
- Bosc A, A. de Grandcourt, D. Loustau, 2003: Variability of stem and branch maintenance respiration in a *Pinus pinaster* tree, *Tree Physiology*, 23, 227-236
- Bossel, H., 1996: TREEDYN3 forest simulation model. *Ecological Modelling*, 90, 187-227.
- Bossel, H., 1987: Dynamic models of forest ecosystem components, Man and Biosphere, Mitteilung 24: "Ecologic socioeconomic system analysis and simulation". Ed.: Bruenig E.F., Bossel H., 51-76.
- Bouchon, 1982: Tarifs de cubage à deux entrées pour le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en France. *Revue Forestière Française*, 34, 225-235.
- Bouriaud, O., K. Soudani, N. Bréda, 2003: Leaf area from litter collection: impact of specific leaf area variability within a beech stand. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 29 (3), 371-380.
- Bouriaud, O., 2003. Analyse fonctionnelle de la productivité du hêtre : influences des conditions de milieu, de la structure du peuplement et du couvert, effets de l'éclaircie. Thèse de Doct. en Sciences forestières, ENGREF, 240 p+annexes.
- Bouchon, J., A. Faille, G. Lemée, A.M. Robin, A. Schmitt, 1973 : Carte et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. Laboratoire Ecologie Végétale, Orsay, 10p.
- Bradley, R.S. et P.D. Jones, 1993: 'Little Ice Age' summer temperature variations: their nature and relevance to recent global warming trends. *The Holocene*, 3, 367-376.
- Bradley, R.S., H.F. Diaz, J.K. Eischeid, P.D. Jones, P.M. Kelly, C.M. Goodess, 1987: Precipitation fluctuations over Northern Hemisphere land areas since the mid-19th century. *Science* 237, 171-175
- Bréda, N., 1994: Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Lieb) et pédonculé (*Quercus robur* L.) en conditions naturelles ; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. Thèse Université Nancy I, 50pp.
- Bréda, N., et A. Granier, 1996: Intra- and inter-annual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). *Annales des Sciences Forestières*, 53, 521-536.
- Bréda, N, K. Soudani, J.C Bergonzini, 2002: Mesure de l'indice foliaire en forêt. Edition Ecofor, 2002, ISBN/2-914770-02-2. 157 pages.
- Briffa, K.R., 1992: Increasing productivity of "natural growth " of conifers in Europe over the last century. In Tree rings and environment. Proceedings International dendrochronological

- symposium "Tree rings environment", Ystad (Sweden), 3-9 September 1990, Lundqua report 34, 64-71.
- Briffa, K.R., 2000: Annual climate variability in the Holocene: interpreting the message of ancient trees. *Quaternary Science Reviews*, 19, 87-105.
- Brooks, A., et G.D. Farquhar, 1985: Effect of temperature on the CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. Estimates from gas-exchange measurements on spinach. *Planta*, 165, 397-406.
- Bugmann, H.K.M., Y. Xiaodong, M.T. Sykes, Ph. Martin, M. Lindner, P.V. Desanker, S.G. Cumming, 1996: A comparison of forest gap models: Model structure and behaviour. *Climatic Change*, 34, 289-313.
- Castro F., N. Fetcher, 1999: The effect of leaf clustering in the interception of light in vegetal canopies: Theoretical considerations. *Ecological Modelling*, 116, 125-134.
- Cechia, E., C. Damesin, S. Lebaube, J.Y. Pontailler, et E. Dufrêne, 2002: Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Annals of Forest Sciences*, 59, 801-812.
- Charlson, R. J., S. E. Schwartz, J. M. Hales, R. D. Cess, J. A. Coakley, Jr., J. E. Hansen, et D. J. Hofmann, 1992: Climate forcing by anthropogenic aerosols, *Science*, 25, 426-430.
- Chen, J.M., 1996: Optically-based methods for measuring seasonal variation of leaf area index in boreal conifer stands. *Agricultural Forest and Meteorology*, 80, 135-163
- Chen, J.M., et J.J. Cihlar, 1996: Retrieving Leaf Area Index of Boreal Conifer Forests Using Landsat TM Images, *Remote Sensing of Environment*, 55, 153-162
- Chen, H., ME. Harmon, J. Sexton, B. Fasth, 2002a: Fine-root decomposition and N dynamics in coniferous forests of the Pacific Northwest, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 32 (3), 20-331.
- Chen, J.M., G. Pavlic, L. Brown, J. Cihlar, S.G. Leblanc, H.P. White, R.J. Hall, D.R. Peddle, D.J. King, J.A. Trofymow, E. Swift, J. Van der Sanden, P.K.E. Pellikka, 2002b: Derivation and validation of Canada-wide coarse resolution leaf area index maps using high-resolution satellite imagery and ground measurements. *Remote Sensing of Environment*, 80, 165-184.
- Churkina, G., J. Tenhunen, P. Thornton, E.M Falge, J.A. Elbers, M. Erhard, T. Günwald, A.S. Kowalski, I. Rannik, et D. Sprinz, 2003: Analyzing the Ecosystem Carbon Dynamics of Four European Coniferous Forests Using a Biogeochemistry Model. *Ecosystems*, 6, 168-184.
- Clark K.L., W.P. Cropper, H. L. Gholz, 2001: Evaluation of Modeled Carbon Fluxes for a Slash Pine Ecosystem: SPM2 Simulations Compared to Eddy Flux Measurements, *Forest Science*, 47(1), 52-59.
- Colombo, R., D. Bellingeri, D. Fasolini, C.M. Marino, 2003: Retrieval of leaf area index in different vegetation types using high resolution satellite data, *Remote Sensing of Environment*, 86, 120-131
- Cooter, E., M.B. Richman, P.J. Lamb, D.A. Sampson, 2000: The development of a climate change database for biological assessments in the Southeastern United States. *Climatic Change*, 44, 89-121.
- Cornic G., 2000: Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis, a comment *Trends in Plant Science*, 187-188, 5
- Courbaud, B., F. Coligny, T. Cordonnier, 2003: Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology*, 16,1-18.
- Coyea, M.R., H.A. Margolis, 1994: The historical reconstruction of growth efficiency and its relationship to tree mortality in balsam fir ecosystems affected by spruce budworm. *Canadian Journal of Forest Research*, 24, 2208-2221.
- Cramer, W., A. Bondeau, F. I. Woodward, I. C. Prentice, R. A. Betts, V. Brovkin, P. M. Cox, V. Fisher, J. Foley, A. D. Friend, C. Kucharik, M. R. Lomas, N. Ramankutty, S. Sitch, B. Smith, A. White, et C. Young-Molling, 2001: Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO<sub>2</sub> and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, 7, 357-373
- Crockford, R.H., et D.P. Richardson, 1990: Partitioning of rainfall in a eucalypt forest and pine plantation in South-eastern Australia: III. Determination of the canopy storage capacity of a dry sclerophyll eucalypt forest. *Hydrological Processes*, 4,157-167.

- Curtis, P.S., 1996: A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant, Cell and Environment* 19: 127-137.
- Danjon F, H. Sinoquet, C. Godin, F. Colin, M. Drexhage, 1999: Characterisation of structural tree root architecture using 3D digitising and AMAPmod software. *Plant and Soil*, 211, 241-258.
- Damesin C., 1996 : Relations hydriques, photosynthèse et efficacité d'utilisation de l'eau chez deux chênes méditerranéens caducs et sempervirents cooccurrent, 1996: Thèse Université Paris XI.
- Damesin, C., E. Cechia, N. Le Goff, J.M Ottorini, E. Duffrène, 2002: Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. *New Phytologist*, 153, 159-172.
- D'Arrigo R.D., G.C., Jacoby., I.Y., Fung, 1987: Boreal forests and atmosphere-biosphere exchange of carbon dioxide. *Nature* 329, 321-323.
- Davi, H, 2000 : Amélioration d'un modèle de flux d'eau et de carbone dans un écosystème méditerranéen soumis à un fort stress hydrique, rapport de DEA, Orsay, 43p + annexes.
- Davidson E.A , K. Savage, P. Bolstad, D.A. Clark, P.S. Curtis, D.S. Ellsworth, P.J. Hanson, B.E. Law, Y. Luo, K.S. Pregitzer, J.C. Randolph, D. Zak, 2002: Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, 39-51.
- Davidson, E.A., E. Belk., R.D. Boone, 1998: Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology* 4, 217 - 228.
- Day, M.E., M.S. Greenwood, A.S. White, 2001: Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age. *Tree Physiology*, 21, 1195-1204.
- Defourny, P., C. de Wasseige, R. De Wulf, E. Grosjean, F. Malaisse, V. Van Mol, 1997: Tropical forest experiment for remote sensing signal interpretation: forest architecture and seasonality study. Final report. Office for Scientific, Technical and Cultural affairs, Bruxelles, 137pp.
- Desprez-Loustau M.L., F. Dupuis, 1994: Variation in the phenology of shoot elongation between geographic provenances of maritime pine (*Pinus pinaster*) – implications for the synchrony with the phenology of the twisting rust fungus, *Melampsora pinitorqua*, *Ann. Sci. For.*, 51, 553-568.
- De Pury, D.G.G., et G.D., Farquhar, 1997: Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant Cell and Environment*, 20, 537-557.
- Dewar. C., 2003: The Ball-Berry-Leuning and Tardieu-Davies stomatal models: synthesis and extension within a spatially aggregated picture of guard cell function. *Plant Cell and Environment*, 25, 11, 1383-1398.
- Dhôte, J.F., 1991: Modélisation de la croissance des peuplements réguliers de hêtre: dynamique des hiérarchies sociales et facteurs de production. *Annales des Sciences Forestières*, 48: 389-416.
- Dhôte, J.F., et J.C. Hervé, 2000: Changements de productivité dans quatre forêts de chêne sessiles depuis 1930 : une approche au niveau du peuplement. *Annales des Sciences Forestières*, 57, 651-680.
- Deleage, J.P., 1991: Histoire de l'écologie, une science de l'homme et de la nature. Editions de La Découverte, Paris 1991. 330p. Coll. Histoire des sciences.
- Deleuze, C., 1996: Pour une dendrométrie fonctionnelle: essai sur l'intégration des connaissances écophysiologiques dans les modèles de production ligneuse. Thèse de doctorat. Université Claude Bernard, Lyon 1, 305p.
- Delzon, S., M. Sartore, R. Burllett, R. Dewar, 2004: Hydraulic responses to height growth in maritime pine trees. *Plant, Cell and Environment*, in press.
- Denning, A.S., D.A. Randall, G.J. Collatz, P.J. Sellers, 1996: Simulations of terrestrial carbon metabolism and atmospheric CO<sub>2</sub> in a general circulation model. Part 2: Simulated CO<sub>2</sub> concentrations, *Tellus*, 48B, 543-567.
- Desjardins, R.J., J.I. MacPherson, L. Mahrt, P. Schuepp, E. Pattey, H. Neumann, D. Baldocchi, S. Wofsy, D. Fitzjarrald, H. McCaughey, et D.W. Joiner, 1997: Scaling up flux measurements of the boreal forest using aircraft-tower combinations. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 102(D24), 29125-29134
- Dommergues, S.Y., et F. Manganot, 1970: Écologie microbienne du sol. Masson & Cie, Paris, 796 p.
- Douglas, B.C., 1997: Global sea rise: a redetermination. *Surveys in Geophysics*, 18, 279-292.

- Dreyer E., X. Le Roux, P. Montpied, F.A. Dautet, F. Masson, 2000: temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiology*, 21, 223-232.
- Dufrêne, E., B. Dubos, H. Rey, P. Quencez, B. Saugier, 1992: Changes in evapotranspiration from oil palm stand (*Elaeis guineensis* Jacq.) exposed to seasonal water deficits. *Acta Oecologia*, 13(3), 299-314.
- Dufrêne, E., N. Bréda, 1995: Estimation of deciduous forest leaf area index using direct and indirect methods. *Oecologia*, 104, 156-162.
- Dufrêne, E., H. Davi, C. François, G. le Maire, V. Dantec, et A. Granier. Modelling carbon and water cycles in a Beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. Soumis à Ecological Modelling.
- Dunbar, R.B. et J.E. Cole, 1999: Annual Records of Tropical Systems, (ARTS): A PAGES Report 99-1/CLIVAR Initiative: Recommendations for Research. Summary of scientific priorities and implementation strategies: ARTS Planning Workshop, Kauai, Hawaii, PAGES Report 99-1.
- Dupouey, J.L., S. Leavitt, E. Choisnel et S. Jourdain, 1993: Modelling carbon isotope fractionation in tree rings based on effective evapotranspiration and soil water status. *Plant Cell and Environment*, 16, 939-947.
- Duquesnay A., N. Bréda, M. Stievenard et J.L. Dupouey, 1998: Changes of tree-ring  $\delta^{13}\text{C}$  and water use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in northeastern France. *Tree Physiology*, 20, 13-22.
- Dyurgerov, M.B., et M.F. Meier, 1997: Year-to-year fluctuations of global mass balance of small glaciers and their contribution to sea level changes. *Arctic and Alpine Research*, 29, 392-402.
- Easterling, D.R., B. Horton, P.D. Jones, T.C. Peterson, T.R. Karl, D.E. Parker, M.J. Salinger, V. Razuvayev, N. Plummer, P. Jamason et C.K. Folland, 1997: Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science*, 277, 364-367.
- Eis, S., J. Garman, et L.F. Ebell, 1965: Relation between cone production and diameter increment of Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), grand fir (*Abies grandis* (Dougl.) Lindl.) and Western white pine (*Pinus monticola* (Dougl.)) *Canadian Journal of Botany* 43, 1553-1559.
- Ehman, J.L., H.P. Schmid, C.S.B. Grimmond J.C. Randolph, P.J. Hanson, C.A. Wayson, F.D. Copley, 2002: An initial intercomparison of micrometeorological and ecological inventory estimates of carbon exchange in a mid-latitude deciduous forest. *Global Change Biology*, 8, 575-589.
- Ehleringer, J., et O. Björkman, 1977: Quantum yields for  $\text{CO}_2$  uptake in  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  plants. Dependence on temperature,  $\text{CO}_2$  and  $\text{O}_2$  concentration. *Plant Physiology*, 59, 86-90.
- Epron D., D. Godard, G. Cornic, B. Genty, 1995: Limitation of net  $\text{CO}_2$  assimilation rate by internal resistances to  $\text{CO}_2$  transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. & *Castanea sativa* Mill.). *Plant, Cell and Environment*, 18, 43-51.
- Epron, D., L. Farque, E. Lucot, P.M. Badot, 1999: Soil  $\text{CO}_2$  efflux in a beech forest: dependence on soil temperature and soil water content. *Annals of Forest Sciences*, 56, 221-226.
- Epron, D., V. Le Dantec, E. Dufrêne, A. Granier, 2001: Seasonal dynamics of soil carbon efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. *Tree Physiology*, 21, 145-152.
- Epstein, P.R., H.F. Diaz, S. Elias, G. Grabherr, N.E. Graham, W.J.M. Martens, E.M. Thompson, J. Susskind, 1998: Biological and Physical Signs of Climate Change: Focus on Mosquito-borne Diseases. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 79(3), 409-417.
- Ethier, G.J., et N.J. Livingston, 2004: On the need to incorporate sensitivity to  $\text{CO}_2$  transfer conductance into the Farquhar von Caemmerer\_Berry leaf photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27, 137-153.
- Evans, J.R., et S. Von Caemmerer, 1996: Carbon Dioxide Diffusion inside Leaves. *Plant physiology*, 110, 339-346.
- Evans, J.R. et H. Poorter, 2001: Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximising carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 24, 755-767.
- Farque, L., 1997 : Contribution des racines de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) au bilan carboné d'un sol forestier. DEA d'Ecologie, Université Paris XI-Orsay, 28 p.

- Farquhar, G.D., S. von Caemmerer, J.A. Berry, 1980: A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 149, 78-80.
- Farquhar, G.D., M.H. O'Leary, J.A. Berry, 1982: On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentrations in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 121-137.
- Farquhar G.D et S.C. Wong, 1984: An empirical model of stomatal conductance. *Australian Journal of Plant Physiology* 11, 191-210.
- Farquhar, G. D., J. Lloyd, J.A. Taylor, L.B. Flanagan, J.P. Syvertsen, K.T. Hubick, S.C. Wong, J.R. Ehleringer, 1993: Vegetation effects on the isotope composition of oxygen in atmospheric CO<sub>2</sub>. *Nature* 363, 439-443.
- Field, C.B., 1983: Allocating leaf nitrogen for maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 56, 348-355.
- Frazer, G.W., J.A. Trofymow, K.P. Lertzman, 2000: Gap Light Analyser (GLA), Version 2.0: image – processing software to analyse true-color, hemispherical photographs. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81, 191-197
- Frazer, G.W., R.A. Fournier, J.A. Trofymow, R.J. Hall, 2001: A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural Forest and Meteorology*, 109, 249-263.
- Frich, P., L.V. Alexander, P. Della-Marta, B. Gleason, M. Haylock, A. Klein Tank, T. Peterson, 2002: Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the 20th century. *Climate Research*, 19, 193-212
- Friedlingstein, P., G. Joel, C.B. Field, I. Fung, 1998: Toward an allocation scheme for global terrestrial carbon models. *Global Change Biology*, 5, 755-770.
- Friend A.D., 2001: Modelling canopy CO<sub>2</sub> fluxes: are 'big-leaf' simplifications justified *Global Ecology & Biogeography*, 10, 603-619.
- Gardingen, P.R., G.E. Jackson, S. Hernandez-Daumas, G. Russel, L. Sharp, 1999: Leaf area index estimates obtained for clumped canopies using hemispherical photography. *Agricultural Forest and Meteorology*, 94, 243-257.
- Garnier, E., 1992: Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology*, 80, 665-675.
- Gash, J.H.C., 1979: An analytical model of rainfall interception by forests. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 105, 43-55.
- Gash, J.H.C. et A.J. Dolman, 2003: Sonic anemometer (co)sine response and flux measurement: I. The potential for (co)sine error to affect sonic anemometer-based flux measurements, *Agricultural and Forest Meteorology*, 119, 195-207
- Gash, J.H.C., Kabat, P., 2003: Further insight from large-scale observational studies of land/atmosphere interactions. In: Kabat, P., Claussen, M., Dirmeyer, P.A., Gash, J.H.C., Bravo de Guenni, L., Meybeck, M., Pielke Sr., R.A., Vörösmarty, C., Hutjes, R.W.A., Lütkeemeier, S. (Eds.), *Vegetation, Water, Humans and the Climate: A New Perspective on an Interactive System*. Springer, Heidelberg (in press).
- Gastellu-Etchegorry J.P., P. Guillevic, F. Zagolski, V. Demarez, V. Trichon, D. Deering, M. Leroy, 1999: Modeling BRF and Radiation Regime of Boreal and Tropical Forests :I. BRF. *Remote Sensing of Environment*, 68, 281-316.
- Gitay, H., S. Brown, W. Easterling, B. Jallow, with J. Antle, M. Apps, R. Beamish, T. Chapin, W. Cramer, J. Frangi, J. Laine, L. Erda, J. Magnuson, I. Noble, J. Price, T. Prowse, T. Root, E. Schulze, O. Sirotenko, B. Sohngen, and J. Soussana et al. 2001: Ecosystems and their goods and services. Chapter 5, pp. 237-342 in: McCarthy, J.J., O.F. Canziani, N.A. Leary, D.J. Dokken and K.S. White (eds.), *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Goel, N.S., R.L. Thompson, 1984a: Inversion of vegetation canopy reflectances models for estimating agronomic variables. IV. Total inversion of the SAII model. *Remote Sensing of Environment*, 15, 237-253.
- Goel, N.S., R.L. Thompson, 1984b: Inversion of vegetation canopy reflectances models for estimating agronomic variables. V. Estimation of LAI and average leaf angle using measured canopy reflectances. *Remote Sensing of Environment*, 15, 237-253.

- Godin C., E. Costes, H. Sinoquet, 1999: A plant architecture description method integrating topology and geometry, *Annals of Botany*, 84, 343-357.
- Gornitz, V., et S. Lebedeff, 1987: Global sea level changes during the past century. In: sea level Fluctuation and Coastal Evolution, D. Nummedal, O.H. Pilkey and J.D. Howard (eds.), Society for Economic Paleontologists and Mineralogists, pp. 3-16 (SEPM Special Publication No. 41).
- Goulden, M.L., J.W. Munger, S.M. Fan, B.C. Daube, S.C., Wofsy, 1996: Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy. *Global Change Biology*, 2, 169-182
- Gower, S.T., R.E. Mc Murtrie, D. Murty, 1996: Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends Ecology Evolution*, 11, 378-382.
- Gower, S.T., C.J. Kucharik, J.M. Norman, 1999: Direct and Indirect Estimation of Leaf Area Index, fAPAR, and Net Primary Production of Terrestrial Ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 70, 29-51.
- Gracia, C.A., E. Tello, S. Sabate, J. Bellot, 1999: GOTLWA : An integrated model of water dynamics and forest growth. In: Impacts of Global Change on Tree physiology and Forest Ecosystems (eds F Roda, J Retana, CA Garcia, J Bellot). Springer-Verlag Berlin.
- Granier, A., 1985: Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestières*, 44(1), 193-200.
- Granier, A., N. Bréda, P. Biron, S. Villette, 1999: A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, 116, 269-283.
- Granier, A., E. Cechia, C. Damesin E. Dufrière, D. Epron, P. Gross, S. Lebaube, V. Le Dantec, N. Le Goff, D. Lemoine, E. Lucot, J.M. Ottorini, J.Y. Pontailler, B. Saugier, 2000a: The carbon balance of a young Beech forest. *Functional Ecology*, 14, 312-325.
- Granier, A., P. Biron, D. Lemoine, 2000b: Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agricultural Forest and Meteorology*, 100, 291-308.
- Granier, A., D. Loustau, N. Breda, 2000c : A generic model of forest canopy conductance dependent on climate, soil, water availability and leaf area index. *Annals of Forest Sciences*, 57, 755-765
- Granier, A., K. Pilegaard, N.O. Jensen, 2002: Similar net ecosystem exchange of beech stands located in France and Denmark, *Agricultural and Forest Meteorology*, 114, 75-82.
- Gratani, L., et R. Bassani, 1999: Stomatal conductance correlates with photosynthetic activity in *Quercus ilex* L. during the year. *Ecologia mediterranea*, 25 (1), 87-94.
- Graybill, D.A. et S.B. Idso, 1993: Detecting the aerial fertilization effect of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment in tree-ring chronologies. *Global Biogeochemical Cycles* 7:81-95.
- Green, E.J., D.W. MacFarlane, H.T. Valentine, 2000: Bayesian synthesis for quantifying uncertainty in predictions from process models. *Tree Physiology*, 20, 415-419.
- Greenwood, D.J., T.V. Karpinets, D.A. Stone, 2001a: Dynamic Model for the effects of Soil P and Fertilizer P on crop Growth, P uptake and Soil P in Arable Cropping: Experimental Test of the Model for field Vegetables. *Annals of Botany*, 88, 293-306.
- Greenwood, D.J., T.V. Karpinets, D.A. Stone, 2001b: Dynamic Model for the effects of Soil P and Fertilizer P on crop Growth, P uptake and Soil P in Arable Cropping: Model description. *Annals of Botany*, 88, 279-291.
- Groisman, P.Ya., R.W. Knight et T.R. Karl, 2001: Heavy precipitation and high streamflow in the United States: Trends in the 20th century. *Bulletin of the Meteorological Society of America*, 82, 219-246.
- Gu, L., J.D. Fuentes, H.H. Shugart, R.M. Staebler, T.A. Black, 1999: Responses of net ecosystem exchanges of carbon dioxide to changes in cloudiness: results from two north American deciduous forests. *Journal of Geophysical Research*, 104, 31421-31434.
- Hamilton, G.J., J.M. Christie, 1971: Forest management tables (metric). *For. Comm. Booklet*, 34, 201p.
- Hogberg, P., A. Nordgren, N. Buchmann, A.F.S. Taylor, A. Ekblad, M.N. Hogberg, G. Nyberg, M. Ottosson-Lofvenius, D.J. Read, 2001: Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411(6839):789-792.
- Homanna, P.S., R.B. McKane, P. Sollins, 2000: Belowground processes in forest-ecosystem biogeochemical simulation models. *Forest Ecology and Management*, 138, 3-18.

- Hornberger, G.M. et B.J. Cosby, 1985: Selection of parameter values in environmental models using sparse data: a case study. *Applied Mathematics Computing*, 17, 335-355.
- Huete, A.R., 1988: A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote Sensing of Environment*, 25, 295-309.
- Hughen, K.A., J.T. Overpeck, R. Anderson, 2000: Recent warming in a 500-year paleoclimate record from Upper Soper Lake, Baffin Island, Canada. *The Holocene*, 10, 9-19.
- IPCC. Climate Change 2001, Synthesis report. Published for the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- Infante, J.M, C. Damesin, S. Rambal, R. Fernandez-Alès, 1999 : Modelling leaf gas exchange in holm-oak trees in southern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 95, 203-223.
- Jayasekera, R., G.H. Schlessler, 1988: Seasonal changes in potential net photosynthesis of sun and shade leaves of *Fagus sylvatica* L. *Journal of Plant Physiology*, 133, 216-221.
- Jacquemoud, S., et F. Baret, 1990: PROSPECT: a model of leaf optical properties spectra. *Remote Sensing of Environment*, 34, 75-91.
- Janssens, I.A., H. Lankreijer, G. Matteucci, A.S. Kowalski, N. Buchmann, D. Epron, K. Pilegaard, W. Kutsch, B. Longdoz, T. Grunwald, L. Montagnani, S. Dore, C. Rebmann, E.J. Moores, A. Grelle, U. Rannik, K. Morgenstern, S. Oltchev, R. Clement, J. Gudmundsson, S. Minerbi, P. Berbigier, A. Ibrom, J. Moncrieff, M. Aubinet, C. Bernhofer, N.O. Jensen, T. Vesala, A. Granier, E.D. Schulze, A. Lindroth, A.J. Dolman, P.G. Jarvis, R. Ceulemans, R., Valentini, 2001: Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 7, 269-278.
- Jarvis, P.G., 1976: The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Ph. Trans. R. Soc. London, Series B*, 273, 593-610.
- Jarvis, P.G., et J.W. Leverenz, 1983: Productivity of temperate deciduous and evergreen forest. In: Lango, O.L., Nobel, p.S., Osmond, V.B., Ziegler, H. (Eds.), Ecosystem processes: mineral cycling, productivity and man's influence, vol. 12D. Physiological plant ecology new series. Encyclopaedia in physiology, NS. Springer, Berlin, 233-280.
- Johnsen, K., L. Samuelson, R. Teskey, S. McNulty, T. Fox, 2001: Process Models as Tools in Forestry Research and Management. *Forest Science*, 47(1), 2-8.
- Jones, P.D., M. New, D.E. Parker, S. Martin and I.G. Rigor, 1999: Surface air temperature and its changes over the past 150 years. *Rev. Geophys.*, 37, 173-199.
- Jonckheere, I., S. Fleck, K. Nackaerts, B. Muysa, P. Coppin, M. Weiss, F. Baret, 2004: Review of methods for in situ leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121, 19-35.
- Käärik, A.A., 1974: Decomposition of wood. In: C.H. Dickinson & G.J.F. Pugh (eds.), Biology of plant litter decomposition, Volume I, Academic Press, London, 129-174.
- Kalácska, M. G.A. Sánchez-Azofeifa, B. Rivard, J.C. Calvo-Alvarado, A.R.P. Journet, 2004: Leaf area index measurements in a tropical moist forest: A case study from Costa Rica. *Remote Sensing of Environment*, 91, 134-152.
- Kaplan, A., M.A. Cane, Y.A. Kushnir and A.C. Clement, 1998: Analyses of global sea surface temperature, 1856-1991. *J. Geophys. Res.*, 103(C9), 18567-18589.
- Katul G., R. Leuning, R. Oren, 2003: Relationship between plant hydraulic and biochemical properties derived from a steady-state coupled water and carbon transport model, *Plant, Cell and Environment*, 26 (3), 339-350.
- Kauppi, P.E., K. Mileikakainen, K. Kuusela, 1992: Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990, *Science*, 256 (5053), 70-74.
- Keeling, C., R. B. Bacastow, A. F. Carter, S. C. Piper, T. P. Wharf, M. Heimann, W. G. Mook, H. Roeloffzen, 1989: A three-dimensional model of atmospheric CO<sub>2</sub> transport based on observed winds. 1: Analysis of observational data. Aspects of Climate Variability in the Pacific and Western Americas, *American Geophysical Union*, 165-236.
- Keeling, C. D., T.P. Whorf, M. Wahlen, J. Plicht, 1995: Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature*, 375, 666-670.
- Keeling, C.D., J.F.S. Chin, T.P. Whorf, 1996: Increased activity of northern hemispheric vegetation inferred from atmospheric CO<sub>2</sub> measurements. *Nature*, 382, 146-149.

- Kelliher, F.M., T.A. Black, D.T. Price, 1986: Estimating the effects of understorey removal from Douglas fir forest using a two-layer canopy evapotranspiration model. *Water Resources Research*, 22: 1891-1899.
- Kergoat, L., 1995: Contribution à la modélisation du fonctionnement de la biosphère terrestre. Liens avec l'observation spatiale. Université Paul Sabatier Toulouse.
- Kirschbaum, M.U.F., G.D., Farquhar, 1984: Temperature dependence of whole-leaf photosynthesis in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. *Australian Journal of Plant Physiology*, 11, 519-538.
- Klaassen, W., F. Boseveld, E. de Water, 1998: Water storage and evaporation as constituents of rainfall interception. *Journal of Hydrology*, 212-213, 36-50.
- Korzukhin, M.D., M.T Ter-Mikaelian et R.G. Wagner, 1996: Process versus empirical models: which approach for forest ecosystem management ? *Canadian Journal of Forest Research*, 26, 879-887.
- Kowalik, P., M. Borghetti, L. Borselli, F. Magnani, G. Sanesi, R. Tognetti, 1997: Diurnal water relations of beech (*Fagus Sylvatica* L.) trees in the mountains of Italy, *Agricultural and Forest Meteorology*, 84, 11-23.
- Krabill, W., W. Abdalati, E. Frederick, S. Manizade, C. Martin, J. Sonntag, R. Swift, R. Thomas, W. Wright, and J. Yungel, 2000: Greenland Ice Sheet: high-elevation balance and peripheral thinning, *Science*, 289, 428-430.
- Kramer, K., 1994: Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. *Journal of Applied Ecology*, 31, 172-181.
- Kramer, K. 1995: Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant Cell and Environment*, 18, 93-104.
- Kramer, K., I. Leinonen, H.H. Bartelink, P. Berbigier, M. Borghetti, C. Bernhofer, E. Cienciala, A.J. Dolman, O. Froer, C.A. Gracia, A. Granier, T. Grunwald, P. Hari, W. Jans, S. Kellomaki, D. , F. Magnani, T. Markkanen, G. Matteucci, G.M.J. Mohren, E. Moors, A. Nissinen, H. Peltola, S. Sabate, A. Sanchez, M. Sontag, R. Valentini et T. Vesala, 2002: Evaluation of six process-based forest growth models using eddy-covariance measurements of CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes at six forest sites in Europe, *Global Change Biology*, 8, 213-230.
- Kramer, P.J., et T.T. Kozlowski, 1979: Physiology of woody plants. Academic Press, London. 810p.
- Lambers, H. et H. Poorter, 1992: Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23, 187-261.
- Landsberg J.J., 1986: Physiological Ecology of Forest Production. Academic Press, London. 198p.
- Landsberg, J.J., et R.H. Waring, 1997: A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology and Management*, 95, 209-228.
- Law, R.M., , P. J. Rayner, A. S. Denning, D. Erickson, I. Y. Fung, M. Heimann, S. C. Piper, M. Ramonet, S. Taguchi, J. A. Taylor, C. M. Trudinger, and I. G. Watterson, 1996: Variations in modeled atmospheric transport of carbon dioxide and the consequences for CO<sub>2</sub> inversions, *Global Biogeochemical Cycles*, 10 (4), 783-796.
- Law, B.E., E. Falge, L. Gu, D.D. Baldocchi, P. Bakwin, P., Berbigier, K. Davis, A.J. Dolman, M. Falk, J.D. Fuentes, A. Goldstein, A. Granier, A. Grelle, D. Hollinger, I.A. Janssens, P. Jarvis, N.O. Jensen, G. Katul, Y. Malhi, G. Matteucci, T. Meyers, R. Monson, W. Munger, W. Oechel, R. Olson, K. Pilegaard, K.T. Paw, H. Thorgeirsson, R. Valentini, S. Verma, T. Vesala, K. Wilson, S. Wofsy, 2002: Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, 97-120
- Le Roy Ladurie, 1967: Histoire du climat depuis l'an mil. Paris, Editions Flammarion.
- Le Treut, H, 1997: Climat pourquoi les modèles n'ont pas tort ? *La recherche*, 68-73.
- Le Dantec V., E. Dufrière, B. Saugier, 2000: Interannual and spatial variation in maximum leaf area index of temperate deciduous stands. *Forest Ecology and Management*, 134, 78-81.
- Le Dantec V., 2000 Modélisation des échanges carbonés et hydriques dans un écosystème forestier : un modèle couplé sol-plante Thèse de Doct. en Sci., Univ. Paris-Sud, Orsay, 140 p+annexes.
- Le Goff, N., J.M. Ottorini, 2001: Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France. *Annals of Forest Sciences*, 58, 1-13.

- Le Maire, G., C. François, E. Dufrêne, 2004: Towards universal broad leaf chlorophyll indices using PROSPECT simulated database and hyperspectral reflectance measurements. *Remote Sensing of Environment*, 89, 1-28.
- Lemoine, D, H. Cochard, A. Granier, 2002: Within crown variation in hydraulic architecture in beech (*Fagus sylvatica* L): evidence for a stomatal control of xylem embolism. *Annals of Forest Sciences*, 59 (2002) 19–27 19.
- Leuning, R., 1995: A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants, *Plant, Cell and Environment*, 18, 339-355.
- Leuning, R., 1997: Scaling to common temperature improves the correlation between the photosynthesis parameters  $J_{max}$  and  $V_{cmax}$ . *Journal of Experimental Botany*, 48, 345-347.
- Leuning, R., et J. Moncrieff, 1990. Eddy-covariance CO<sub>2</sub> flux measurements using open-path and close path CO<sub>2</sub> analysers. Corrections for analyser water vapour sensitivity and damping of fluctuations in air sampling tubes. *Boundary Layer Meteorol.* 53, 63-67.
- Leuschner C, D. Hertel, H. Coners, V. Büttner, 2001: Root competition between beech and oak: a hypothesis. *Oecologia*, 126, 276-284.
- Linder, S. 1985: Potential and actual production in Australian forest stands. In: Landsberg, J.J, Parson, W. (Eds.) Research for forest management. CSIRO, Melbourne, pp. 11-35.
- Liozon, R., F.W. Badeck, B. Genty, S. Meyer, B. Saugier, 2000: Leaf photosynthetic characteristics of beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings during three years of exposure to elevated CO<sub>2</sub> concentration. *Tree Physiology*, 20, 239-247.
- Liozon R., 1998 - Effets d'un enrichissement en CO<sub>2</sub> sur la photosynthèse et la croissance de petits couverts de hêtres. Thèse de Doct. en Sci. Université Paris-Sud, Orsay, 184p
- Llorens P., F. Gallard, 2000: A simplified method for forest water storage capacity measurement. *Journal of hydrology*, 240, 131-144.
- Lloyd J. et J.A.Taylor, 1994: On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*. 8, 315-323.
- Long, S.P., 1991: Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO<sub>2</sub> concentration: Has its importance been underestimated? *Plant Cell. Environ.*, 14, 729-739.
- Loreto, F., P.C. Harley, G. Di Marco, T.D. Sherkey, 1992: Estimation of Mesophyll Conductance to CO<sub>2</sub> Flux by Three Different Methods. *Plant Physiology*, 98, 1437-1443.
- Loustau, D., et al, 2004: Rapport final du projet, 140p. GICC et GIP-ECOFOR. INRA Bordeaux, Unité EPHYSE.
- Machado, J.L., et P.B. Reich, 1999: Evaluation of several measures of canopy openness as predictors of photosynthetic photon flux density in deeply shaded conifer dominated forest understory. *Canadian Journal of Forest Research*, 29,1438–1444.
- MacMurtrie, R., et L. Wolf, 1983: Above and below ground growth of forest stands: a carbon budget model, *Annals of Botany*, 52, 449-458.
- MacMurtrie, R., 1985: Forest productivity in relation to carbon partitioning and nutrient cycling: a mathematical model attributes of trees as crop plants. Ed.: Cannell M.G.R et Jackson J.E., ITE, Monks Wood, Abbots Ripton, Hunts, UK, 194-204.
- Magnani, F., M. Mencuccini, J. Grace, 2000: Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints, *Plant, Cell and Environment*, 23, 251, 263.
- Maguire, D.A., J.C. Brissette, L. Gu, 1998: Crown architecture and growth efficiency of red spruce in uneven-aged, mixed species stands in Maine. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 1233-1240.
- Mäkelä, A. et P. Hari, 1986: Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees. *Ecological Modelling*, 33, 205-229.
- Makelä, A., J. Landsberg, A.R. Ek, T.E. Burk, M. Ter-Mikaelian, G.I. Agren, C.D. Oliver, P. Puttonen, 2000: Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. *Tree Physiology*. 20, 289-298.
- Mäkelä, A. et H.T. Valentine, 2001: The ratio of NPP to GPP: evidence of change over the course of stand development. *Tree Physiology*, 21, 1015-1030.
- Mann, M.E., R.S. Bradley, and M.K. Hughes, 1999: Northern Hemisphere Temperatures During the Past Millennium: Inferences, Uncertainties, and Limitations. *Geophys. Res. Lett.*, 26, 759-762.

- Machado J.-L. et P.B Reich, 1999: Evaluation of several measures of canopy openness as predictors of photosynthetic photon flux density in deeply shaded conifer-dominated forest understory. *Can. J. For. Res.* 29, 1438–1444.
- Martin P.H., 1996: Will forest preserves protect temperate and boreal biodiversity from climate change? *Forest Ecology and Management*, 85, 335-341.
- Martinez-Vilalta, J., J. Pinol, K. Beven, 2002: A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecological Modelling*, 155, 127, 147.
- Matteucci, G. 1998: Bilancio del carbonio in una faggeta dell'Italia Centro-Meridionale: determinanti ecofisiologici, integrazione a livello di copertura e simulazione dell'impatto dei cambiamenti ambientali. Tesi di dottorato, Università degli studi di Padova. Padova: 227 pp.
- Matthews, E., 1983: Global vegetation and land use: New high resolution database for climate studies, *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 22,474-453.
- Mc Cree, K.J., 1972: Test of current definitions of photosynthetically active radiation against leaf photosynthetically active radiation against leaf photosynthesis data. *Agricultural Meteorology*, 10, 442-453.
- Medlyn, B. E., E. Dreyer, D. Ellsworth, M. Forstreuter, P. C. Karley, M. U. F. Kirschbaum, X. Le Roux, P. Montpied, J. Strassemeier, A. Walcroft, 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.
- Medlyn B.E., C.V.M. Barton, M.S.J. Broadmeadow, R. Ceulemans, P. De Angelis, M. Forstreuter, M. Freeman, S.B. Jackson, S. Kellomäki, E. Laitat, A. Rey, P. Roberntz, B. D. Sigurdsson, J. Strassemeier, K. Wang, P.S. Curtis, P.G. Jarvis, 2001: Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> concentration: a synthesis. *New Phytologist*, 149, 247–264.
- Meir, P., B. Kruijt, M. Broadmeadow, E. Barbosa, O.F. Kull, F. Carswell, A. Nobre P.G Jarvis, 2002: Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area, *Plant, Cell and Environment*, 25, 343–357.
- Meiresonne L., D.A. Sampson, A.S. Kowalski, I.A. Janssens, N. Nadezhdina, J. Cermak, J. Van Slycken, R. Ceulemans, 2003: Water flux estimates from a Belgian Scots pine stand: a comparison of different approaches. *Journal of Hydrology*, 270, 230-252.
- Merino, J., C. Fied, H.A. Mooney, 1984: Construction and maintenance costs of Mediterranean-climate evergreen and deciduous leaves, II. Biochemical pathway analysis. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 5(19), 211-229.
- Menzel, A., N. Estrella, P. Fabian, 2001: Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Global Change Biology*, 7, 657-666.
- Menzel, A., et P. Fabian, 1999: Growing season extended in Europe. *Nature* 397: 659.
- Miller, J.B., 1967: A formula for average foliage density. *Australian Journal of Botany*, 15, 141-144.
- Mohren G.M.J., 1997: Simulations of direct effects of CO<sub>2</sub> and temperature increase on forest growth: the LTEEF project. In : *Impacts of global Change on Tree physiology and Forest Ecosystems* (eds G.M.J Mohren, K Kramer, S. Sabate), *Forest sciences*, 52, 307-317, Kluwer Academic Publishers.
- Monsi, M., et T. Saeki, 1953: Über den lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion. *Jpn. J. Bot.*, 14, 22-52.
- Monteith, J.L., 1965. Evaporation and environment. In *The state and movement of water in living organisms*, XIX TII Symposium of the Society for Experimental biology, Ed Cambridge Univ.Press, New York, 205-233.
- Monteith, J.L., 1972: Solar radiation and productivity in tropical ecosystems, *Journal of Applied Ecology*, 9, 747-766.
- Monteith, J.L., 1977: Climate and the efficiency of crop production in Britain, *Philos. Trans. Soc. London B.*, 277-294.
- Monteith, J.L., 1995: A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant Cell and Environment*, 18, 357-364.
- Mouillot, F., S. Rambal, R. Joffre R., 2002: Simulating climate change impacts on fire frequency and vegetation dynamics in a Mediterranean-type ecosystem. *Global Change Biology* 8, 423-437.

- Murty, D., R.E. Mc Murtire, M.G. Ryan, 1996: Declining forest productivity in aging forest stands: a modelling analysis of alternative hypotheses. *Tree Physiology*, 16: 187-200.
- Mussche, S., R. Samson, L. Nachtergale, A. De Schrijver, R. Lemeur, N. Lust, 2001: A comparison of optical and direct methods for monitoring the seasonal dynamics of Leaf Area index in deciduous forests. *Silva Fennica*, 35(4), 373-384.
- Myneni, R.B., et G. Asrar, 1994: Atmospheric effects and spectral vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, 47: 390-402.
- Myneni R.B, C.D. Keeling, C.J Tucker, G. Asrar, R.R Nemani, 1997a: Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, 386 (6626), 698-702.
- Myneni, R.B., R.R. Nemani, S.W. Running, 1997b: Estimation of global leaf area index and absorbed PAR using radiative transfer models. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 35, 1380– 1393.
- Myneni, R.B., J. Dong., C.J. Tucker, R.K. Kaufmann, P.E, Kauppi, J. Liski, L. Zhou, V. Alexeyev, M.K. Hughes, 2001: A large carbon sink in the woody biomass of northern forests. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 98(26), 14784-14789.
- Nackaerts, K., P. Coppin, B. Muys, M. Hermy, 2000: Sampling methodology for LAI measurements with LAI-2000 in small forest stand. *Agricultural and Forest Meteorology*, 101, 247-250.
- Nagler, P.L., C.S.T. Daughtry, S.N. Goward, 2000: Plant Litter and Soil Reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 71, 207-215.
- Nardini, A., et F. Pitt, 1999: Drought resistance of *Quercus pubescens* as a function of root hydraulic conductance, xylem embolism and hydraulic architecture. *New Phytologist*, 143, 485-493.
- Nicholson, S.E., 1993: An overview of African rainfall fluctuations of the last decade. *J. Climate*, 6, 1463-1466.
- Nielsen O., 1977: Seasonal and annual variation in litter fall in a beech stand 1967-75. *Forstl. Forsoegsvaes. Dan.*, 35 (1), 16-38
- Nizinski, J.J., et B. Saugier, 1988: Mesures et modélisation de l'interception nette dans une futaie de chênes. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum*, 9: 311-329.
- Nolan, W.G., et R.M. Smillie, 1976: Multi-temperature effects on Hill reaction, activity of barley chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta*, 440, 461-475.
- Norman, J.M., 1993. Scaling Processes between Leaf and Canopy Levels. In "Scaling physiological processes leaf to globe" (J.R. Ehleringer and C.B. Field Eds.), pp 41-76. Academic Press, Inc. 388p.
- Niinemets, U., 1995: Distribution of foliar carbon and nitrogen across the canopy of *Fagus sylvatica* : adaptation to a vertical light gradient. *Acta Oecologica*, 16 (5), 525-541.
- Niinemets, U., 2002: Stomatal conductance alone does not explain the decline in foliar photosynthetic rates with increasing tree age and size in *Picea Abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology*, 22, 515-535.
- Ogée, J., Y. Brunet, D. P. Berbigier, S. Delzon, 2003: MuSICA, a CO<sub>2</sub>, water and energy multilayer, multileaf pine forest model: evaluation from hourly to yearly time scales and sensitivity analysis. *Global Change Biology*, 9 (5), 697-717.
- Ogée, J., Y. Brunet, 2002: A forest floor model for heat and moisture including a litter layer, *Journal of Hydrology*, 255, 212-233.
- O'Neill, R.V., D.L. De Angelis, J.B. Waid, T.F.H Allen, 1986: A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, Princeton, NJ, 253p.
- Ögren, E., 2000: Maintenance respiration correlates with sugar but not nitrogen concentration in dormant plants. *Physiologia Plantarum*, 108, 295–299.
- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J.K. Hill, C.D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W.J. Tennent, J.A. Thomas, and M. Warren, 1999: Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399: 579-583.
- Parton, W.J., D.S. Schimel, C.V. Cole, D.S. Ojima, 1987: Analysis of factors controlling soil organic matters levels in great plains grasslands. *Soil Science Society of America Journal*, 51: 1173-1179.
- Peltier, W.R. et A.M. Tushingham, 1989: Global sea level rise and the greenhouse effect: Might they be connected? *Science*, 244, 806-10.

- Peng, C., J. Liu, Q. Dang, M.J Apps, H. Jiang, 2002: TRIPLEX : a generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics. *Ecological modelling*, 153, 109-130.
- Penman, H.L, 1948: Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proceeding of the Royal Society of London, Series A*, 193, 120-145.
- Penning de Vries, F.W.T., Brunsting, A.H.M., Van Laar H.H., 1974: Products, requirement and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. *Journal of Theoretical Biology*, 45, 339-377.
- Penning de Vries, F.W.T., 1975a: Use of assimilates in higher plants. In: Photosynthesis and Productivity in different environments, Ed. Cooper J.P., International Biological Programme 3. Cambridge University Press, Londres, 459-480.
- Penning de Vries, F.W.T., 1975b: The cost of maintenance processes in plant cells. *Annals of Botany*, 39, 77-92.
- Petit, J.R., J. Jouzel, D. Raynaud, N.I. Barkov, J.M. Barnola, I. Basile, M. Bender, J. Chappellaz, M. Davis, G. Delaygue, M. Delmotte, V.M. Kotlyakov, M. Legrand, V.Y. Lipenkov, C. Lorius, L. Pepin, C. Ritz, E. Saltzman, and M. Stievenard, 1999: Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 399, 429-436.
- Planchais, I., et J.Y. Pontailler, 1999: Validity of leaf areas and angles estimated in a beech forest from analysis of gap frequencies, using hemispherical photographs and a plant canopy analyzer. *Annals of Forest Sciences*, 56, 1-10.
- Pontailler, J.Y., 1990: A cheap quantum sensor using a gallium arsenide photoide. *Functional Ecology*, 4, 591-596.
- Ponton S., J.L. Dupouey, N. Bréda., F. Feuillat, C. Bodénès, et E. Dreyer, 2001: Carbon isotope discrimination and wood anatomy variations in mixed stands of *Quercus Robur* and *Quercus Petraea*. *Plant, Cell and Environment*, 24, 861-868.
- Poorter, H, Y. Van Berkel, B. Baxter, M. Bel, J. Den Hertog, P. Dijkstra, R.M. Gifford, K.L. Griffin, C. Roumet, and S.C. Wong, 1997: The Effect of Elevated CO<sub>2</sub> on the Chemical Composition and Construction Costs of Leaves of 27 C3 Species, *Plant Cell and Environment*, 20, 472-482.
- Poorter, H. et J.R Evans, 1998: Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116, 26-37.
- Porté. A, et D. Loustau, 1998: Variability of the photosynthetic characteristics of mature needles within the crown of a 25-year-old *Pinus pinaster*. *Tree Physiology*, 18,223-232.
- Porté, A., 1999: Modélisation des effets du bilan hydrique sur la production primaire et la croissance d'un couvert de pins maritime (*Pinus pinaster* Ait.) en lande humide. Phd Thesis, Université d'Orsay-Paris XI, Orsay.
- Press W.H., B. P. Flannery, S.A. Teukolsky, W. T. Vetterling, 1989: Numerical Recipes in C - The Art of Scientific Computing. Cambridge University Press, 2nd. édition.
- Qi, J., Y.H. Kerr, M.S. Moran, M. Wetz, A.R. Heute, S. Sorooshian, R. Bryant, 2000: Leaf area index estimates using remotely sensed data and BRDF models in a semiarid region. *Remote Sensing of Environment*, 73, 28-30.
- Quentin, C., F. Bigorre, A. Granier, N. Bréda, D. Tessier, 2001: Etude des sols de la forêt de Hesse (Lorraine). Contribution à l'étude du bilan hydrique. *Etude et gestion des sols*, 8, 279-292.
- Raftoyannis, Y et K. Radoglou, 2002: Physiological Responses of Beech and Sessile Oak in a Natural Mixed Stand During a Dry Summer. *Annals of Botany*, 89, 723-730.
- Rakocevic, M., H. Sinoquet, A. Christophe, C. Varlet-Grancher, 2000: Assessing the geometric structure of a white clover (*Trifolium repens*) canopy using 3-D digitising. *Annals of Botany*, 86, 519-526
- Rambal S., 1993: The differential role of mechanisms for drought resistance in a Mediterranean evergreen shrub: a simulation approach, *Plant, Cell and Environment* 16, 35-44.
- Rambal, S., C. Damesin, R. Joffre, M. Methy, D. Lo Seen, 1996: Optimization of carbon gain in canopies of mediterranean evergreen oaks. *Annals of Forest Sciences*, 53, 547-560.
- Rapp M, et P. Lossaint, 1978: La forêt méditerranéenne de chêne verts (*Quercus ilex* L.). In: Problèmes d'Ecologie: écosystèmes terrestres pp. 129-185. Paris.
- Raulier, F., P.Y. Bernier, C.H. Ung, 1999: Canopy photosynthesis of sugar maple (*Acer saccharum*): comparing big-leaf and multilayer extrapolations of leaf-level measurements, *Tree Physiology*, 19, 407-420

- Rayner, A.D.M., et L. Boddy, 1988: Fungal decomposition of wood: its biology and ecology. John Wiley & Sons, Chichester, 587 p.
- Reichstein, M., J.D. Tenhunen, O. Roupsard, J.M. Ourcival, S. Rambal, S. Dore, R. Valentini, 2002: Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm Oak forests: drought effects and decomposition dynamics. *Functional Ecology* 16 (1), 27-39
- Reichstein M, J.D. Tenhunen, O. Roupsard, J.M. Ourcival, S. Rambal, F. Miglietta A. Peressotti, M. Pecchiari, G. Tirone, R. Valentini R, 2002: Severe drought effect on ecosystem CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology* 8, 999-1017.
- Rey, A., E. Pegoraro, V. Tedeschi, I. De Parri, P.G. Jarvis, R. Valentini, 2002: Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy, *Global Change Biology*, 8, 851-866
- Rignot, E.J., 1998: Fast recession of a West Antarctic glacier. *Science*, 281, 549-551.
- Robin, A.M., 1993: Catalogue des principales stations forestières de la forêt de Fontainebleau. ONF / Université Pierre et Marie Curie, p. 371.
- Rosati, A., F.W. Badeck, M. Dejong, 2001: Estimating light canopy interception and absorption using leaf mass per unit leaf area in *Solanum melongena*, *Annals of botany*, 88, 101-109.
- Running, S.W., et S.T. Gower, 1991: FOREST-BGC, A general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets, *Tree Physiology*, 9, 147-160.
- Running S.W. et J.C Coughlan, 1998: A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological modelling*, 42, 125-154.
- Running, S.W., D.D. Baldocchi, D.P. Turner, S.T. Gower, P.S. Balkwin, K.A. Hibbard, 1999: A global Terrestrial Monitoring Network Integrating Tower fluxes, Flask Sampling, Ecosystem Modeling and EOS Satellite Data. *Remote Sensing of Environment*, 70, 10-127.
- Rutter, A.J., K.A. Kershaw, P.C. Robins, A.J. Morton, 1971: A predictive model of rainfall interception in forests. I. Derivation of the model from observations in a plantation of Corsican pine. *Agricultural Meteorology*, 9, 367-384.
- Ryan, G.M., 1991a: Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*, 1(2), 157-167.
- Ryan, G.M., 1991b: A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystems. *Tree Physiology*, 9, 255-266.
- Ryan, G.M., et R.H. Waring, 1992: Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest. *Ecology*, 73, 2100-2108.
- Ryan, G.M., R.M. Hubbard, S. Pongracic, R.J. Raison, R.R. McMurtrie, 1996: Foliage, fine-root, woody tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology*, 16, 333-343.
- Ryan, M.G., D. Binkley, J.H., Fownes, 1997: Age-related decline in forest productivity: pattern and process. In: *Advances in Ecological Research*, Vol. 27 (eds Begon M, Fitter AH), pp. 214-252. Academic Press, London.
- Sakata, M., K. Susuki, T. Koshiji, 2001: Variation of wood  $\delta^{13}\text{C}$  for the past 50 years in declining Siebold's beech (*Fagus crenata*) forests. *Environmental and experimental Botany*, 45, 33-41.
- Sala, A., et J.D. Tenhunen, 1996: Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 78, 203-222.
- Sala, O.E., F. S. Chapin, J.J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, O. Dirzo, E.H. Sanwald, L.F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D.M. Lodge, H.A. Mooney, M. Oesterheld, N.L. Poff, M.T. Sykes, B.H. Walker, M. Walker, D.H. Wall, 2000: Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100, *Science*, 287, 1770-1774.
- Saxe H., 1993: Triggering and predisposing factors in the "Red" decline syndrome of Norway spruce (*Picea abies*). *Trees* 8: 39-48.
- Saxe, H, M.G.R. Cannell, O. Johnsen, M.G Ryan, G. Vourlitis, 2000: Tree and forest functioning in response to global warming. Tansley Review no. 123. *New Phytologist* 149: 369-400.

- Saxton, K.E., W.J. Rawls, J.S. Romberger, R.I. Papendick, 1986: Estimating generalised soil-water characteristics from texture. *Soil Science Society of America Journal*, 50, 1031-1036.
- Sellers, P.J., R.E. Dickinson, D.A. Randall, A.K. Betts, F.G. Hall, J.A. Berry, G.J. Collatz, A.S. Denning, H.A. Mooney, C.A. Nobre, N. Sato, C.B. Field, A. Henderson-Sellers, 1997: Modeling the Exchanges of Energy, Water, and Carbon Between Continents and the Atmosphere, *Science*, 275, 502-509.
- Schaap, M.G., J.M. Bouten, J.M. Verstratent, 1997: Forest floor water content dynamics in a Douglas fir stand. *Journal of hydrology*, 201: 367-383.
- Schaberg, P.G., J.B. Shane, P.F. Cali, J.R. Donnelly et G.R. Strimbeck., 1998: Photosynthetic capacity of red spruce during winter. *Tree Physiology*, 18, 271-276.
- Shelbrune V.B., R.L. Hedden, R.M. Allen, 1993: The effects of site, density and sapwood permeability on the relationship between leaf area and sapwood area in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Forest Ecology and Management*, 58, 193-209.
- Schmid, H.P., 2002: Footprint modeling for vegetation atmosphere exchange studies: a review and perspective. *Agricultural Forest and Meteorology*, 113, 159-183.
- Schober, R., 1972: Die Rotbuche 1971. Frankfurt: J.P Sauerländer's Verlag. 333p.
- Schulte, M., 1993: Saisonale und interannuelle des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels von Buchen (*Fagus sylvatica* L.)- Bestimmung von C-Bilanzen mit Hilfe eines empirischen Modells. Aachen: Verlag Shaker.
- Sharp, R.E, M.A. Matthews, J.S. Boyer, 1984: Kok effect and the quantum yield of photosynthesis. *Plant Physiology*, 75, 95-101.
- Shinosaki K., K. Yoda, K. Hozumi, T. Kira, 1964: A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. I Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, 14, 97-105.
- Sievänen, R., et T.E. Burk, 1993: Adjusting a process-based growth model for varying site conditions through parameter estimation. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 1837-1851.
- Sinoquet H, X. Le Roux, B. Adam, T. Améglio, F.A. Daudet, 2001: RATP, a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant Cell and Environment*, 24, 395-406.
- Smith, R.I.L., 1994: Vascular plants as bioindicators of regional warming in Antarctica. *Oecologia* 99, 322-328.
- Simioni G., X. Le Roux, J. Gignoux, H. Sinoquet, 2000: TREEGRASS: A 3D, process-based model for simulating plant interactions in tree-grass ecosystems. *Ecological Modelling*, 131, 47-63.
- Soudani, K., J. Trautmann, J.M. Walter, 2001: Comparaison de méthodes optiques pour estimer l'ouverture de la canopée et l'indice foliaire en forêt feuillue. *C.R Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie*, 324, 381-392.
- Soudani K., Trautmann J., Walter J.M., 2002: Leaf area index and canopy stratification in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. *International Journal of Remote Sensing*, 23, 3619-3648.
- Spanner, M. A., L. Johnson, J. Miller, R. McCreight, J. Freemantle, J. Runyon, P. Gong, 1994: Remote sensing of seasonal leaf area index across the Oregon transect. *Ecological Applications*, 4, 258-271.
- Spitters, C.J.T., 1986: Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modelling canopy photosynthesis. Part II. Calculation of canopy photosynthesis. *Agricultural Forest and Meteorology*, 38, 231-242.
- Spitters, C.J.T., H.A.J.M. Toussaint, J. Goudriaan, 1986: Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modelling canopy photosynthesis. Part I. Components of incoming radiation. *Agricultural Forest and Meteorology*, 38, 217-229.
- Sprugel, D.G., 1985: Natural disturbance and ecosystem energetics. In: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (eds Pickett STA, White PS), pp. 335-352. Academic Press, Orlando, FL.
- St-Onge, B.A., et F. Cavayas, 1995: Estimating forest stand structure from high resolution imagery using the directional variogram. *International Journal of Remote Sensing*, 16(11), 1999-2021.
- Tabarant F., 1999: Apport de la télédétection et de la modélisation à l'étude de la dynamique de production d'un écosystème méditerranéen de Chêne vert dans le sud de la France. Thèse Paris XI.
- Tenhunen, J.D., V. Ricardo, B. Köstner, R. Zimmermann, A. Granier, 1998: Variation in forest gas exchange at landscape to continental scales. *Annales des Sciences Forestières*, 55, 1-11.

- Teissier du Cros R., F. Le Tacon, G. Nepveu, J. Pardé, R. Perrin, J. Timbal, 1981: Le Hêtre, Institut National de la Recherche Agronomique, Département des recherches forestières, ISBN 2-85340-372-6, 613pp.
- Tetiach, M., 1993: Photosynthesis and transpiration of evergreen Mediterranean and deciduous trees in an ecotone during a growing season. *Acta Oecologica*, 14(3), 341-360.
- Tian, Y., Y. Zhang, Y. Knyazikhin, R.B. Myneni, J.M. Glassy, G. Dedieu, S.W. Running, 2000. Prototyping of MODIS LAI and FPAR Algorithm with LASUR and LANDSAT Data. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 38(5), 2387-2401.
- Thompson, L.G., M.E. Davis, E. Mosley-Thompson, T.A. Sowers, K.A. Henderson, V.S. Zagorodnov, P.N. Lin, V.N. Mikhalenko, R.K. Campen, J.F. Bolzan, J. Cole-Dai, B. Francou, 1998: A 25,000-year tropical climate history from Bolivian ice cores. *Science*, 282, 1858-1864.
- Thompson, L.G., T. Yao, E. Mosley-Thompson, M.E. Davis, K.A. Henderson, P.N. Lin, 2000: A high resolution millennial record of the South Asian Monsoon from Himalayan ice cores. *Science*, 289, 1916-1919.
- Thornley, J.H.M., 1972: A model to describe the partitioning of photosynthates during vegetative plant growth. *Annals of Botany*, 36, 419-430.
- Tjoelker, M.G., J. Olesksyn, P.B. Reich, 2001: Modelling respiration of vegetation: evidence for general temperature-dependent  $Q_{10}$ . *Global Change Biology*, 7, 223-230.
- Turnbull, M.H., D. Whitehead, D.T. Tissue, W.S.F. Scuster, K.J. Brown, K.L. Griffin, 2001: Responses of leaf respiration to temperature and leaf characteristics to three deciduous tree species vary with site water availability. *Tree Physiology*, 21, 571-578.
- Turner, P.D., W.B. Cohen, R.E. Kennedy, K.S. Fassnacht, J.M. Briggs, 1999: Relationships between Leaf Area Index and Landsat TM Spectral Vegetation Indices across Three Temperate Zone Sites. *Remote Sensing of Environment*, 70, 52-68.
- Twomey, S., M. Piepgrass, T.L. Wolfe, 1984: An assessment of the impact of pollution on global cloud albedo. *Tellus*, 36B, 356-366.
- Uemura, A., A. Ishida, N. Takashi, T. Ichiro, H. Tanabe, Y. Matsumoto, 2000: Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous year and current year solar irradiances. *Tree Physiology*, 20, 945-951.
- Valentini, R., 2003: Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests. Ecological Studies, Vol 163. R. Valentini (Ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2003.
- Valentini, R., G. Matteucci, A.J. Dolman, E.D. Schulze, C. Rebmann, E.J. Moors, A. Granier, P. Gross, N.O. Jensen, K. Pilegaard, A. Lindroth, A. Grelle, C. Bernhofer, T. Grunwald, M. Aubinet, R. Ceulemans, A.S. Kowalski, T. Vesala, U. Rannik, P. Berbigier, D. , J. Gudmundsson, H. Thorgeirsson, A. Ibrom, K. Morgenstern, R. Clement, J. Moncrieff, L. Montagnani, S. Minerbi, P.G. Jarvis, 2000: Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 404, 861-865.
- Van der Molen, M.K., J.H.C. Gashet J.A. Elbers, 2004: Sonic anemometer (co)sine response and flux measurement: II. The effect of introducing an angle of attack dependent calibration, *Agricultural and Forest Meteorology*, 122, 95-109.
- Van Praag, H.J., S. Sougnez-Remy, F. Weissen, G. Carletti, 1988: Root turnover in a beech and spruce stand of the Belgian Ardennes. *Plant Soil*, 105, 87-103.
- Vargas L.A., M.N. Andersen, C.R. Jensen, U. Jørgensen, 2002: Estimation of leaf area index, light interception and biomass accumulation of *Miscanthus sinensis* 'Goliath' from radiation measurements, *Biomass and Bioenergy*, 22, 1-14.
- Verhoef, W., 1984: Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modeling : the SAIL model. *Remote Sensing of Environment*, 16, 125-141.
- Verhoef, W., 1985: Earth observation modelling based on layer scattering matrices, *Remote Sensing of Environment*, 17, 165-178.
- Villar, R., A.A. Held, J. Merino, 1995: Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and a deciduous plant species. *Plant physiology*, 107, 421-427.
- von Caemmerer, S., J.R. Evans, 1991: Determination of the average partial pressure of  $CO_2$  in chloroplasts from the leaves of several  $C_3$  plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 18, 287-305.

- Vose, J.M., et H.L. Allen, 1988: Leaf area, stemwood growth and nutrition relationships in loblolly pine. *Forest Science*, 34, 546-563.
- Vose J.M., N.H. Sullivan, B.D. Clinton, P.V. Bolstad, 1995: Vertical leaf distribution, light transmittance, and the application of the Beer-Lambert Law in four mature hardwood stands in the Southern Appalachians. *Canadian Journal of Forest Research*, 25, 1063-1043.
- Vose, J.M., et P.V. Bolstad, 1999: Challenges to modelling NPP in diverse eastern deciduous forests: species-level comparisons of foliar respiration responses to temperature and nitrogen. *Ecological Modelling*, 122, 165-174.
- Vose, J.M., et M.G. Ryan, 2002: Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N, and photosynthesis. *Global Change Biology*, 2002, 8, 182-193.
- Wadhams, P. et N.R. Davis, 2000: Further evidence of sea ice thinning in the Arctic Ocean. *Geophys. Res. Lett.*, 27, 3973-3976.
- Waelbroeck, C., 1995: Modélisation des échanges de CO<sub>2</sub> entre la biosphère et l'atmosphère dans la Toundra. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, 182 p.
- Walter, J.M. R.A. Fournier, K. Soudani, E. Meyer, 2003: Integrating clumping effects in forest canopy structure: an assessment through hemispherical photographs. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 29(3), 388-410.
- Walther, G.R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, 2002: Ecological Responses to Recent Climate Change. *Nature* 416, 389-395.
- Wang, Y.P., et P.G. Jarvis, 1990: Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis and transpiration in Sitka spruce: Application of a model (MAESTRO). *Tree physiology*, 7, 297-316.
- Warren C.R. et M.A. Adams, 2001: Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant Cell and Environment*, 24, 597-609.
- Wasseige, C., et P. Defourny, 2002: Retrieval of tropical forest structure characteristics from bi-directional reflectance of SPOT images *Remote Sensing of Environment*, 83, 362-375.
- Weibull, W., 1961: Fatigue Testing and Analysis of Results, Pergamon Press, 1961.
- Weibull, W., 1951: A Statistical Distribution Function of Wide Applicability, *Journal of Applied Mechanics*, 18, 293-297.
- Weinstein, D.A., et R.D. Yanai, 1994: Integrating the effects of simultaneous multiple stresses on plants using the simulation model TREGRO. *Journal of Environmental Quality*, 45, 219-223.
- Weiss M., F. Baret, G.J. Smith, I. Jonckheere, P. Coppin, 2004: Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination. Part II. Estimation of LAI errors and sampling. *Agricultural Forest and Meteorology*, 121, 37-53.
- Wikstöm, F., et T. Ericsson, 1995: Allocation of mass in trees subject to nitrogen and magnesium limitation. *Tree Physiology*, 15, 339-344.
- Wilson, K.B., A.H. Goldstein, E. Falge, M. Aubinet, D. Baldocchi, P. Berbigier, Ch. Bernhofer, R. Ceulemans, H. Dolman, C. Field, A. Grelle, B. Law, T. Meyers, J. Moncrieff, R. Monson, W. Oechel, J. Tenhunen, R. Valentini, S. Verma, 2000: Energy balance closure at FLUXNET sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, 223-243.
- Wilson, K.B., P.J. Hanson, P.J. Mulholland, D. Baldocchi, S.D. Wullschleger, S.D., 2001: A comparison of methods for determining forest evapotranspiration and its components: sap-flow, soil water budget, eddy covariance and catchment water balance. *Agricultural and Forest Meteorology*, 106, 153-168.
- Woodcock, C.E., A.H. Strahler, 1987: The factor of scale in remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 21, 311-332.
- Woodward, F.I., 1986: Climate and plant distribution. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Wullschleger, S.D., 1996: Biochemical limitations to carbon assimilation in C<sub>3</sub> plants- a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, 44, 907-920.
- Zeiger, E., G.D. Farquhar, I.R. Cowan, 1987: Stomatal Function. Stanford University Press, Stanford, California, 1987, 503p.

« La nature est grandiose, et j'ai toujours aimé y retourner pour m'y changer du mouvement de l'histoire, mais l'histoire me semble encore plus grandiose que la nature. Il a fallu des millions d'années à la nature pour produire des êtres vivants conscients, et il faut maintenant des milliers d'années à ces êtres conscients pour agir consciemment ensemble ; conscients de leurs actions non seulement en tant qu'individus, mais aussi en tant que masse ; agissant ensemble et poursuivant en commun un but commun préalablement voulu. Nous y sommes maintenant presque parvenus. Le spectacle de ce processus, de l'approche progressive de quelque chose d'inouï jusqu'à présent dans l'histoire de notre terre, mérite me semble t'il qu'on s'y attarde, et durant toute ma vie je n'ai pu en détourner les yeux. Mais cela est fatigant, surtout lorsque l'on croit être appelé à participer activement à ce processus ; c'est alors que l'étude de la nature apparaît comme un grand soulagement et comme un remède. Car en fin de compte, la nature et l'histoire sont les deux composantes qui nous font vivre et être ce que nous sommes... »

Engels, Londres le 11 avril 1893.