

# UNIVERSITÉ PARIS-SUD

ECOLE DOCTORALE : SCIENCES DU VÉGÉTAL

LABORATOIRE ECOLOGIE, SYSTÉMATIQUE, EVOLUTION  
UMR 8079, Université Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech

DISCIPLINE : BIOLOGIE

## THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue le 17 Juin 2015 par

**Joannès GUILLEMOT**

**Etude de la productivité et de l'allocation du carbone  
des forêts européennes : une approche basée sur  
la modélisation des processus**

### SYNTHÈSE

<b>Directeur de thèse :</b>	Nicolas Delpierre	Maître de Conférences (Université Paris-Sud)
<b>Co-directeur de thèse :</b>	Eric Dufrière	Directeur de Recherches (CNRS)
<b>Composition du jury :</b>		
Présidente du jury :	Claire Damesin	Professeur (Université Paris-Sud)
Rapporteurs :	Annikki Mäkelä	Professor (University of Helsinki)
	Sönke Zaehle	Scientist (Max Planck Institute for Biogeochemistry)
Examineurs :	Guerric le Maire	Chercheur (CIRAD)
	Sebastiaan Luyssaert	Scientist (LSCE, CEA)



Les processus physiologiques déterminant la productivité forestière et l'allocation du carbone (C) entre les différents organes de l'arbre restent mal connus (Franklin et al., 2012; Palacio et al., 2014; Sala et al., 2012). La croissance forestière a longtemps été considérée comme limitée par le C, à travers un lien causal entre photosynthèse et croissance (contrôle de la croissance par la source de C). Ce paradigme C-centré est à l'origine des règles gouvernant l'allocation du C dans la plupart des modèles à base de processus (MBP) (Clark et al., 2011; Dufrêne et al., 2005; De Kauwe et al., 2014; Krinner et al., 2005; Sitch et al., 2003). Cependant, le contrôle de la croissance forestière par la source de C a été remis en cause par un certain nombre d'études mettant en lumière que l'activité des méristèmes est plus sensible aux stress environnementaux (stress hydrique, température basse) que ne l'est l'assimilation du C (contrôle de la croissance par l'activité du puits) (Fatichi et al., 2014; Körner, 2003; Palacio et al., 2014; Wiley and Helliker, 2012). De plus, l'effet de la gestion, qui influe fortement sur le fonctionnement de la forêt and sa croissance, n'est pas pris en compte dans la plupart des MBP utilisés pour projeter le futur puits de C terrestre (Fontes et al., 2010; Mäkelä et al., 2000). Notre objectif principal dans cette thèse est d'améliorer notre connaissance des contraintes qui affectent - ou affecteront - la productivité ligneuse des forêts européennes, depuis l'époque actuelle jusqu'à la fin du 21ème siècle. Nous avons abordé cet objectif à travers l'amélioration du modèle CASTANEA, sur la base d'une analyse détaillée des déterminants de la productivité ligneuse annuelle des forêts françaises sur les 30 dernières années. Les espèces étudiées sont *Fagus sylvatica*, *Quercus ilex*, *Quercus petraea*, *Quercus robur* et *Picea abies*.

Nos résultats suggèrent que la croissance annuelle des espèces étudiées est soumise à un contrôle complexe, impliquant des limitations par la source de C et par l'activité du puits (Guillemot et al., 2015, Fig. 1). La variabilité inter-site de la fraction de C allouée à la croissance est principalement expliquée par un déclin lié à l'âge (Fig. 2). La croissance annuelle à l'échelle de l'arbre est bien prédite par la taille des individus. Nous avons montré que l'asymétrie de la croissance, i.e., l'avantage des gros arbres dans la compétition pour les ressources, augmente avec la productivité, aux échelles inter-site et inter-annuelle (Fig. 3). Sur la base de ces résultats, nous avons développé un nouveau schéma d'allocation du C dans le modèle CASTANEA (Fig. 4). Le nouveau modèle a été capable de reproduire de manière satisfaisante la variabilité inter-annuelle et inter-site dans la croissance ligneuse aérienne le long de gradients environnementaux à l'échelle nationale (Fig. 5). Le modèle a également été validé en utilisant une méta-analyse de mesure de

réserve carbonées et des estimations satellitaires d'indices foliaires. Nos résultats indiquent que la représentation du contrôle de la croissance par l'activité du puits n'affecte pas les prédictions qualitatives de l'évolution de la productivité forestière européenne précédemment obtenues par les MBP C-centrés. Cependant, les MBP C-centrés sous-estiment certainement l'hétérogénéité spatiale des effets du changement climatique (Fig. 6).

Nous avons enfin utilisé notre nouvelle connaissance des déterminants de la croissance ligneuse annuelle à l'échelle de l'arbre (i.e., les règles empiriques de la compétition) pour calibrer un module simulant la croissance individuelle dans CASTANEA (Guillemot et al., 2014). Le modèle couplé a été utilisé pour évaluer l'effet potentiel de la gestion sur le fonctionnement des forêts et la croissance ligneuse à l'échelle de la France (Fig. 7). Nous avons identifié les zones où la gestion pourrait être intensifiée pour réduire l'impact du changement climatique sur la productivité forestière nationale. Environ un quart des forêts françaises en hêtre et chênes tempérés sont en zone de forte vulnérabilité, zone dans laquelle la gestion pourrait donc être utilisée à profit pour limiter l'impact du changement climatique sur la récolte de bois.

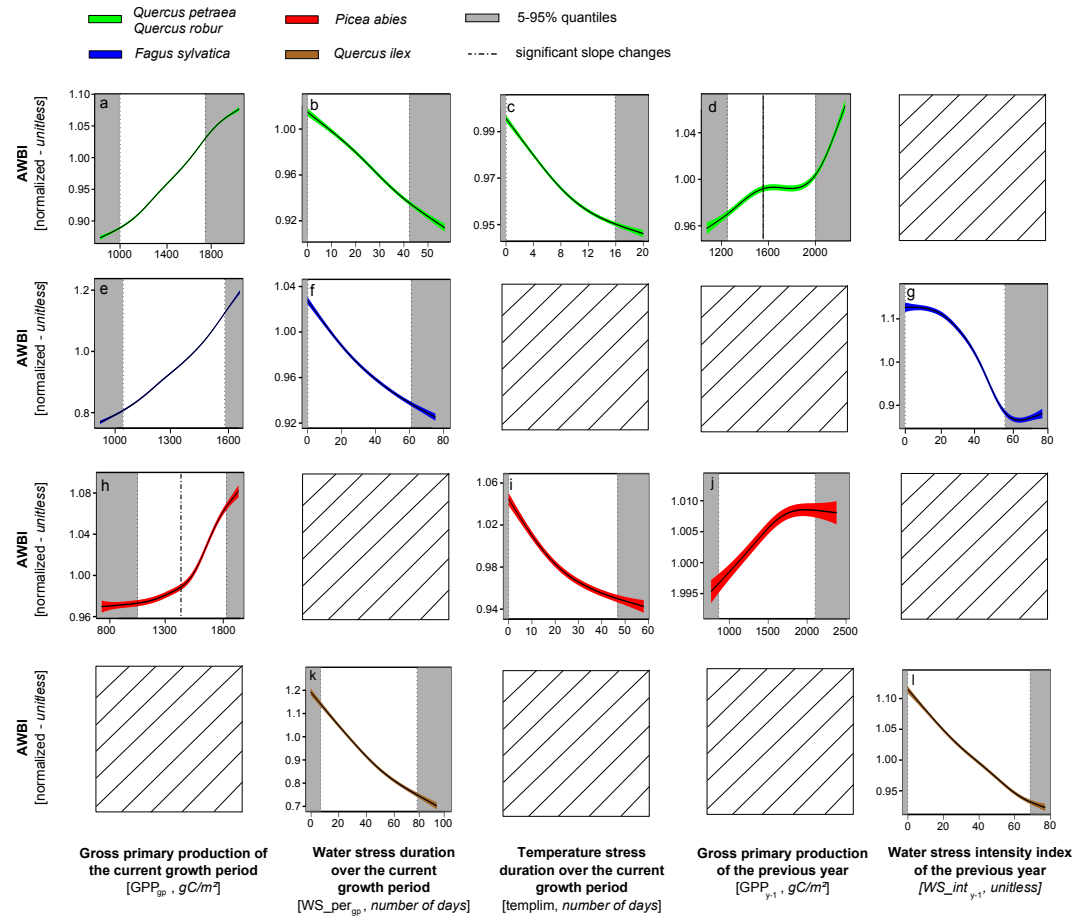


Figure 1: Dépendances temporelles de la croissance ligneuse annuelle : effets marginaux de chaque variable explicative. Les lignes représentent les splines ajustées avec 50% de fréquence de réponse. Les zones colorées indiquent les intervalles de confiance à 95%. Les quantiles 5% et 95% (zones grises) ne furent pas considérés. L'effet marginal d'une variable donnée X a été obtenu en fixant la valeur de X et en moyennant les prédictions du RF pour toutes les combinaisons de valeurs observées pour les autres variables (Cutler et al., 2007). Les prédictions marginales furent calculées pour la gamme observée de la variable X, en utilisant une grille régulière.

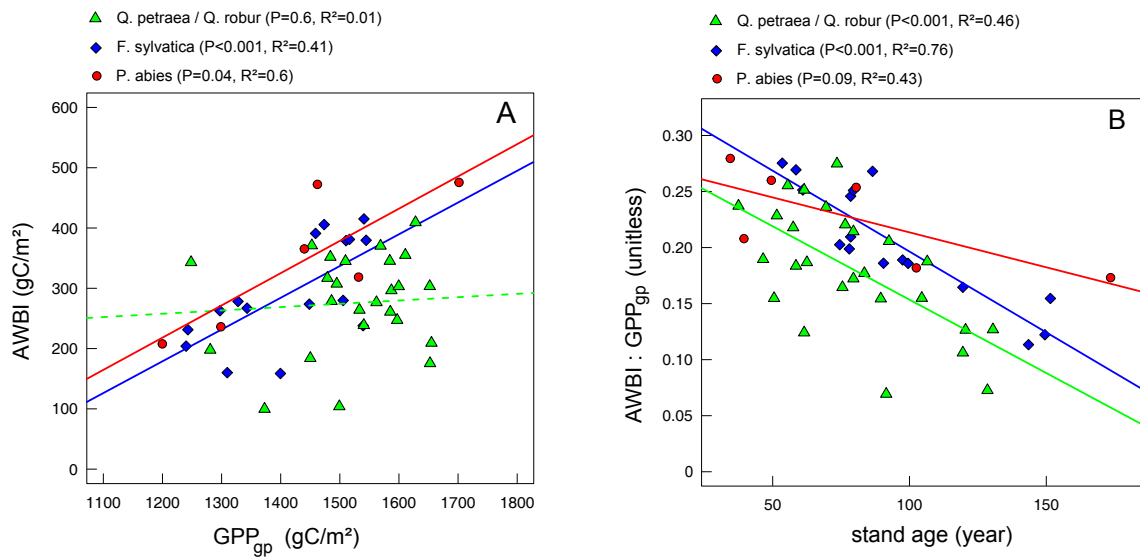


Figure 2: Dépendance spatiale de la croissance ligneuse annuelle. (a) Relation entre l'accroissement ligneux annuel (AWBI) et la productivité primaire brute annuelle (GPP), moyennés par sites. (b) Déclin avec l'âge de la fraction de carbone allouée à la biomasse ligneuse (AWBI/GPP).

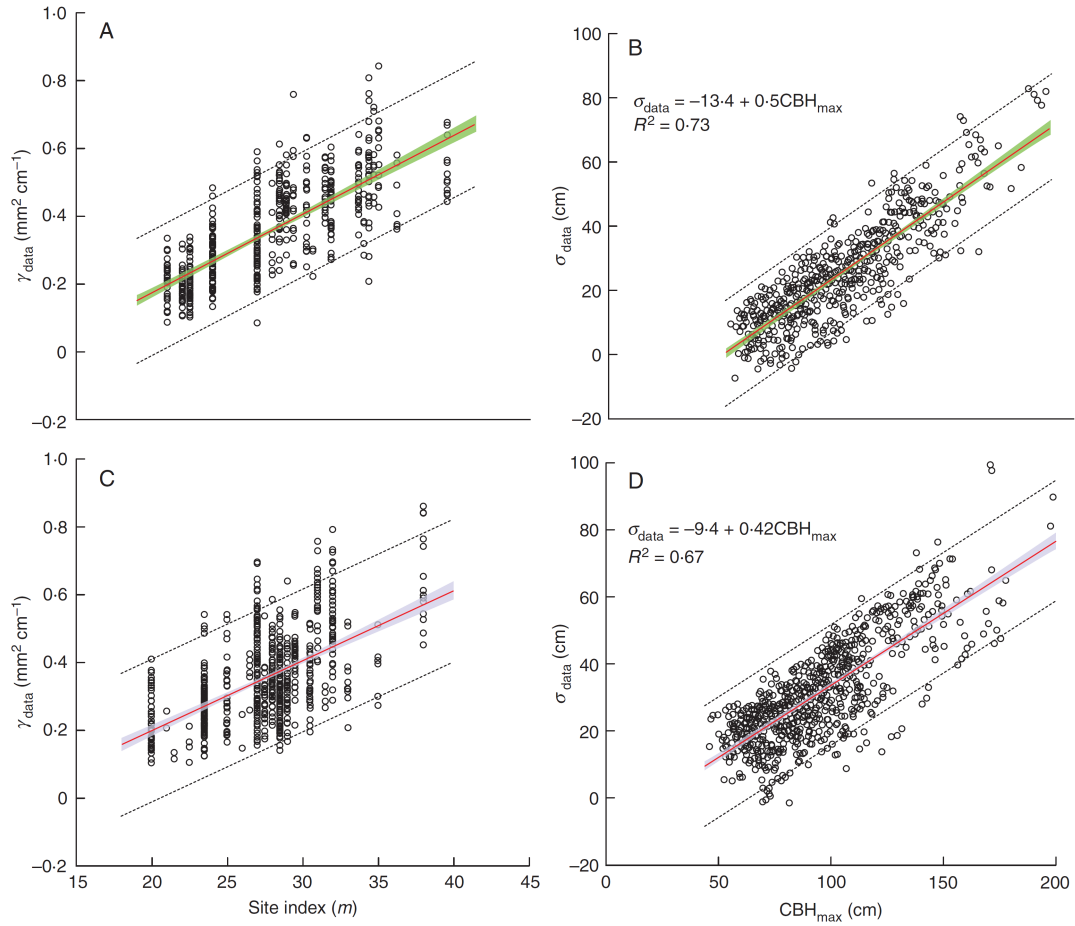


Figure 3: Dépendances spatiales de  $\gamma$  (assymétrie de la compétition) et  $\sigma$  pour le Hêtre (A,B) et les Chêne tempérés (C,D). Les lignes rouges sont des régressions, les lignes pointillées sont les intervalles de prédictions à 95%, les zones colorées sont les intervalles de confiance à 95%.

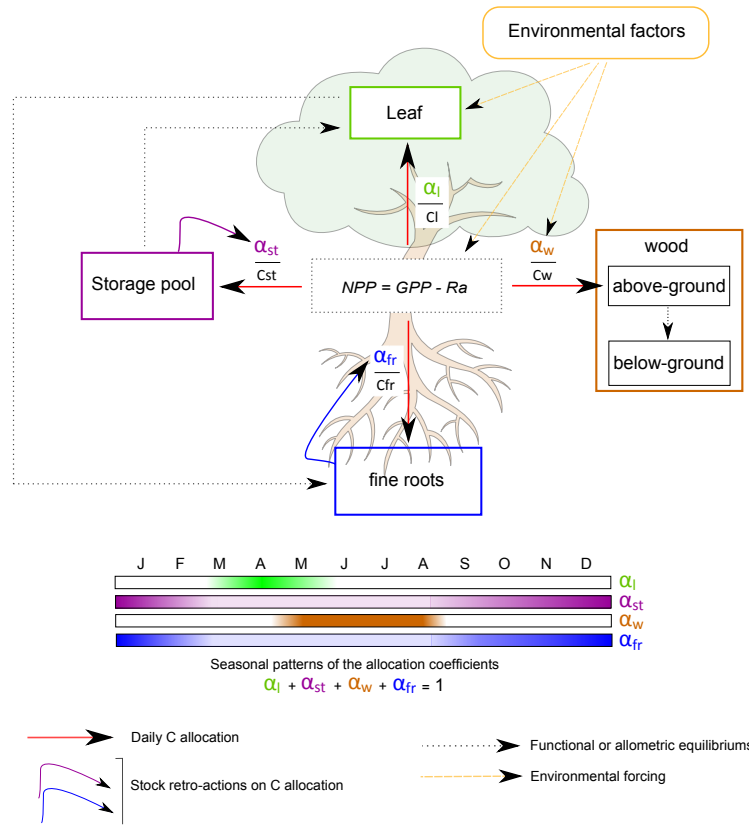


Figure 4: Diagramme représentant le schéma d'allocation implémenté dans CASTANEA. Les symboles  $\alpha$  correspondent aux coefficients d'allocation. NPP: Productivité primaire nette, GPP: Productivité primaire brute, Ra: Respiration autotrophe.



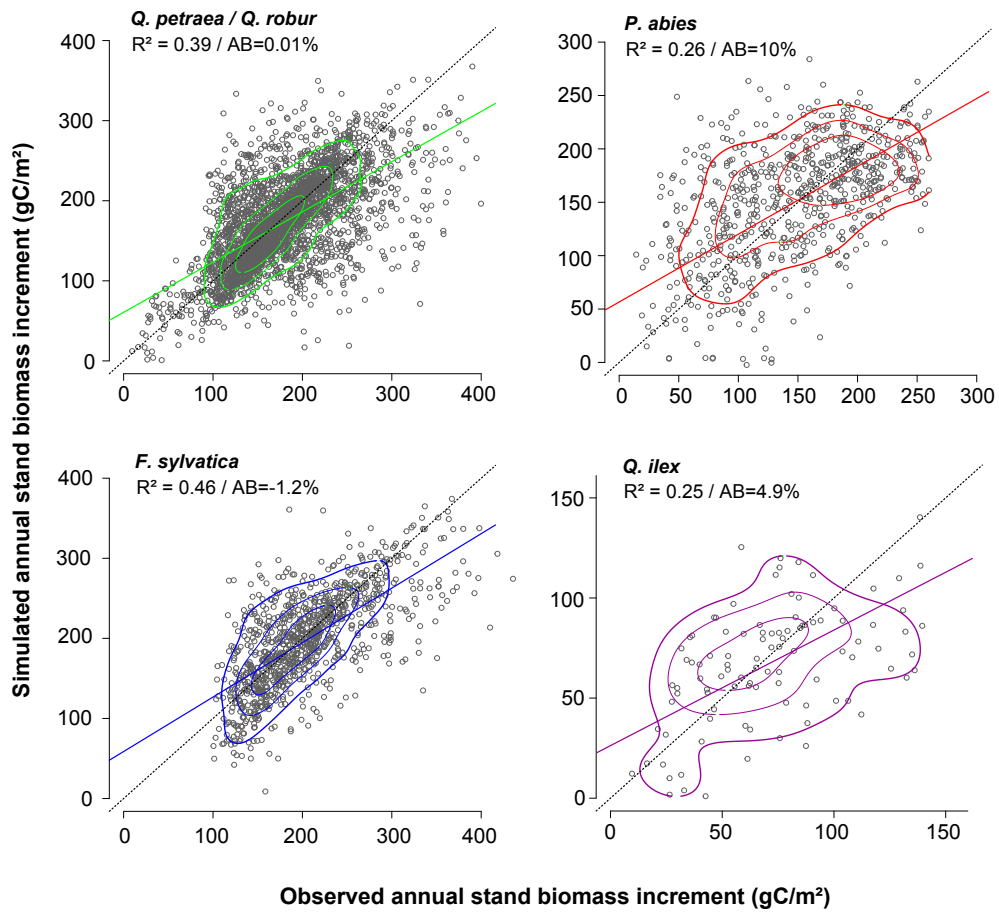


Figure 5: Evaluation spatiale de CASTANEA utilisant le jeu de données de l'IFN. Chaque point correspond à 5 ans d'incrément en biomasse ligneuse aérienne sur un site particulier. Les lignes colorées sont des régressions, les lignes noires sont des droites 1:1.

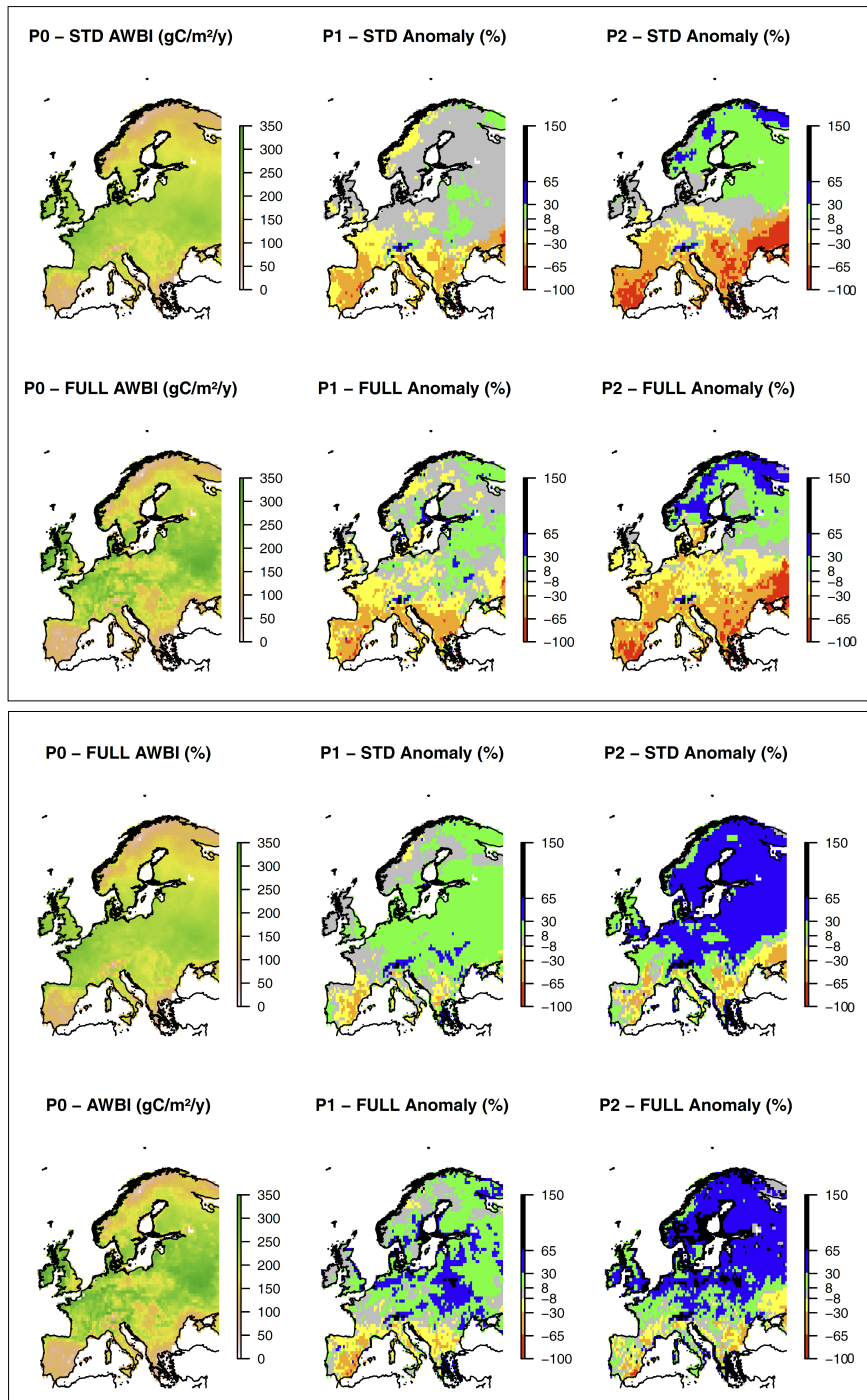


Figure 6: Cartes des projections de la croissance ligneuse Européenne avec le scénario d'émission RCP 8.5. Les simulations des versions STD (contrôle de la croissance par la source de C) et FULL (contrôle de la croissance par la source de C et par le puits) sont comparées sous l'hypothèse d'un effet persistant de la fertilisation liée au  $\text{CO}_2$  élevé (graphiques du bas) et d'une absence de fertilisation (graphiques du haut).

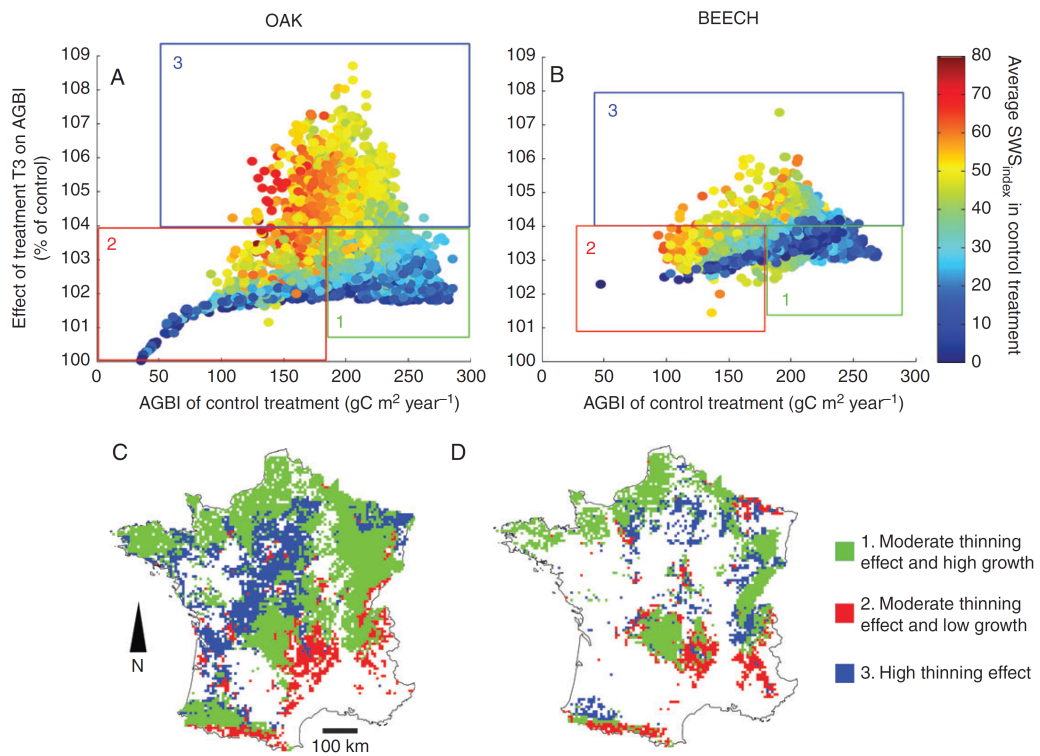


Figure 7: Effet de l'éclaircie sur la croissance ligneuse forestière à l'échelle de la France (moyenné sur une révolution): relation entre la croissance absolue dans le traitement de contrôle et le stress hydrique (A, B), et localisation des groupes identifiés (C, D).

## BIBLIOGRAPHIE

Clark, D. B., Mercado, L. M., Sitch, S., Jones, C. D., Gedney, N., Best, M. J., Pryor, M., Rooney, G. G., Essery, R. L. H., Blyth, E., Boucher, O., Harding, R. J., Huntingford, C. and Cox, P. M.: The Joint UK Land Environment Simulator (JULES), model description Part 2: Carbon fluxes and vegetation dynamics, *Geosci. Model Dev.*, 4(3), 701–722, [10.5194/gmd-4-701-2011](https://doi.org/10.5194/gmd-4-701-2011), 2011.

Dufrêne, E., Davi, H., Francois, C., Le Maire, G., Le Dantec, V. and Granier, A.: Modelling carbon and water cycles in a Beech forest. Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE, *Ecol. Modell.*, 185(2-4), 407–436, [10.1016/j.ecolmodel.2005.01.004](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.01.004), 2005.

Fatichi, S., Leuzinger, S. and Körner, C.: Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling, *New Phytol.*, 201(4), 1086–1095, [10.1111/nph.12614](https://doi.org/10.1111/nph.12614), 2014.

Fontes, L., Bontemps, J., Bugmann, H., Oijen, M. Van, Gracia, C., Kramer, K., Lindner, M., Rötzer, T. and Skovsgaard, J. P.: Models for supporting forest management in a changing environment, *For. Syst.*, 3(4), 8–29, 2010.

Franklin, O., Johansson, J., Dewar, R. C., Dieckmann, U., McMurtrie, R. E., Brännström, Å. and Dybzinski, R.: Modeling carbon allocation in trees: a search for principles, *Tree Physiol.*, 32(6), 648–666, 2012.

Guillemot, J., Delpierre, N., Vallet, P., François, C., Martin-StPaul, N. K., Soudani, K., Nicolas, M., Badeau, V. and Dufrêne, E.: Assessing the effects of management on forest growth across France: insights from a new functional structural model, *Ann. Bot.*, 114(4), 779–793, [10.1093/aob/mcu059](https://doi.org/10.1093/aob/mcu059), 2014.

Guillemot, J., Martin-StPaul, N. K., Dufrêne, E., François, C., Soudani, K., Ourcival, J. M. and Delpierre, N.: The dynamic of annual carbon allocation to wood in European forests is consistent with a combined source-sink limitation of growth: implications for modelling, *Biogeosciences Discuss.*, 12(3), 2213–2255, 2015.

De Kauwe, M. G., Medlyn, B. E., Zaehle, S., Walker, A. P., Dietze, M. C., Wang, Y., Luo, Y., Jain, A. K., El Masri, B. and Hickler, T.: Where does the carbon go? A model data intercomparison of vegetation carbon allocation and turnover processes at two temperate forest

free air CO<sub>2</sub> enrichment sites, *New Phytol.*, doi: 10.1111/nph.12847, 2014.

Körner, C.: Carbon limitation in trees, *J. Ecol.*, 91(1), 4–17 [online] Available from: <http://www.blackwell-synergy.com/links/doi/10.1046%2Fj.1365-2745.2003.00742.x>, 2003.

Krinner, G., Viovy, N., de Noblet-Ducoudré, N., Ogée, J., Polcher, J., Friedlingstein, P., Ciais, P., Sitch, S. and Prentice, I. C.: A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system, *Global Biogeochem. Cycles*, 19(1), 2005.

Mäkelä, A., Landsberg, J., Ek, A. R., Burk, T. E., Ter-Mikaelian, M., Agren, G. I., Oliver, C. D. and Puttonen, P.: Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation., *Tree Physiol.*, 20(5<sub>6</sub>), 289–298 [online] Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12651445>, 2000.

Palacio, S., Hoch, G., Sala, A., Körner, C. and Millard, P.: Does carbon storage limit tree growth?, *New Phytol.*, 201(4), 1096–1100, [10.1111/nph.12602](https://doi.org/10.1111/nph.12602), 2014.

Sala, A., Woodruff, D. R. and Meinzer, F. C.: Carbon dynamics in trees: feast or famine?, *Tree Physiol.*, 32(6), 1–12, [10.1093/treephys/tpr143](https://doi.org/10.1093/treephys/tpr143), 2012.

Sitch, S., Smith, B., Prentice, I. C., Arneth, A., Bondeau, A., Cramer, W., Kaplan, J. O., Levis, S., Lucht, W. and Sykes, M. T.: Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model, *Glob. Chang. Biol.*, 9(2), 161–185, 2003.

Wiley, E. and Helliker, B.: A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth, *New Phytol.*, 195(2), 285–289, 2012.