



Utilisation des traits fonctionnels au sein d'un modèle global de végétation : analyse de trois approches complémentaires axées sur les écosystèmes forestiers

Marc Peaucelle

► To cite this version:

Marc Peaucelle. Utilisation des traits fonctionnels au sein d'un modèle global de végétation : analyse de trois approches complémentaires axées sur les écosystèmes forestiers. Ecosystèmes. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2016. Français. NNT : 2016PA066238 . tel-01823844

HAL Id: tel-01823844

<https://theses.hal.science/tel-01823844>

Submitted on 26 Jun 2018

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

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

THÈSE DE DOCTORAT

ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT D'ILE DE FRANCE

**UTILISATION DES TRAITS FONCTIONNELS AU SEIN
D'UN MODÈLE GLOBAL DE VÉGÉTATION**
ANALYSE DE TROIS APPROCHES COMPLÉMENTAIRES AXÉES
SUR LES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

présentée par

Marc Peaucelle

Présentée et soutenue publiquement le 25 Mai 2016 devant le jury composé de :

Dr. Nicolas Viovy, Directeur de thèse

Dr. Philippe Ciais, Co-directeur de thèse

Dr. Pierre Ribstein, Président du jury

Dr. Eric Garnier, Rapporteur

Dr. Denis Loustau, Rapporteur

Dr. Isabelle Chuine, Examinateur

Dr. Paul Leadley, Examinateur

Remerciements

La thèse peut paraître un travail solitaire mais c'est en réalité une aventure partagée avec de nombreuses personnes : collègues, famille et amis. Voilà que ces trois années de thèse s'achèvent, il est temps de vous remercier.

Je tiens à remercier mes deux directeurs de thèse Nicolas Viovy et Philippe Ciais qui m'ont accueillis, guidé depuis la construction de mon projet jusqu'à son aboutissement, et qui se sont toujours montré disponibles durant ces trois années. Que ce soit d'un point de vu scientifique ou technique, je n'aurais jamais aboutit à ce manuscrit sans leurs conseils éclairés.

Valentin Bellassen, à l'origine de cette aventure et sans qui je ne serais pas arrivé au LSCE. Depuis le début de mon stage de master jusqu'au différents comités de thèse accompagné de Denis Loustau, ils m'ont toujours remis sur les rails lorsque j'avais tendance à m'égarer.

A l'ONF, je tiens à remercier Jean-François Dhôte et Christine Deleuze qui m'ont permis de travailler sur une problématique différente et m'ont fait découvrir un autre aspect de la recherche à travers la mission de conseil que j'ai effectué à leur côté, ainsi qu'aux côtés des différents acteurs impliqués dans le projet. Je remercie aussi Manuel Nicolas, toujours présent et de bon conseil, ainsi que toute l'équipe de RENECOFOR, dont les données d'observation, très précieuses, m'ont permis de mettre un pied dans le monde de la phénologie.

Je remercie Cédric Bacour pour son aide inestimable et les pauses café du midi, et sans qui une partie de ce travail n'aurait pu avoir lieu. Je remercie aussi Philippe Peylin, Fabienne Maignan, Natasha Macbean, Nicolas Vuichard et tous ceux ayant eu des remarques constructives tout au long de ce projet.

Un clin d'oeil particulier à Amélie, qui a supporté tout ce temps la vue de mon bureau si bien rangé et l'odeur de café, au habitants du 712 et à tous les collègues qui ont été présent durant ces trois années.

Je remercie aussi les différents membres du jury, acteurs fondamentaux de ce projet, d'avoir accepté de prendre le temps d'évaluer ce travail.

Enfin mes remerciements vont à mon entourage et à mes proches pour leur soutien et leur

confiance dans mes choix et qui m'ont permis de m'évader quand le cerveau commençait à surchauffer.

Résumé

Dans les modèles globaux de la biosphère continentale, toute la végétation mondiale est généralement représentée par une dizaine de grands groupes fonctionnels (PFT-*Plant Functional Type*), dont les caractéristiques (traits) sont fixes. Cette rigidité ne permet pas de représenter correctement l'évolution de la végétation face aux pressions environnementales et anthropiques grandissantes, et est à l'origine de nombreuses incertitudes pour l'estimation des cycles biogéochimiques associés.

Trois approches complémentaires axées sur l'utilisation des traits fonctionnels ont été explorées à l'aide du modèle dynamique global de végétation ORCHIDEE afin d'améliorer la représentation des PFTs forestiers. La première approche consiste à augmenter le nombre de PFTs à partir d'une classification hiérarchique des espèces. La seconde approche permet d'extrapoler les traits observés pour chaque PFT existant grâce à des relations empiriques calibrées à partir de plusieurs variables environnementales. La dernière approche utilise la théorie de la coordination de la photosynthèse afin d'estimer des distributions continues de traits en conditions optimales de photosynthèse. En parallèle, cette étude s'interroge sur les capacités d'un modèle global à représenter correctement les traits fonctionnels lorsqu'il est optimisé pour un flux de carbone.

L'augmentation du nombre de PFTs permet d'améliorer significativement les caractéristiques et la représentativité spatiale des peuplements simulés de plus de 50%. Les deux autres approches permettent d'estimer des distributions de traits réalistes et mettent en évidence un rôle "tampon" important de la plasticité des traits sur les flux de carbone futurs. Les trois approches abordées ont mis en évidence certaines faiblesses du modèle liées à la représentation de la phénologie, de l'allocation de la biomasse ou encore du stress hydrique pour les conifères. Ces résultats ont mené à la mise en place d'une représentation explicite des processus phénologiques pour les conifères sempervirents dans ORCHIDEE, qui à présent reproduit les dynamiques de LAI observées par télédétection. Enfin, le modèle ORCHIDEE ne peut pas être paramétré avec des observations directes de traits, privilégiant l'approche théorique pour simuler les distributions de traits. Cependant, l'assimilation de données d'observations de flux de carbone permet de faire le lien entre les traits mesurés à l'échelle foliaire et leur intégration à l'échelle de la canopée. Elle permet de retrouver des distributions de traits cohérentes avec les observations, ainsi que des relations trait-trait et trait-environnement qui sont observées à l'échelle foliaire.

Mots-clé : modèle global de végétation, ORCHIDEE, changements climatiques, traits fonctionnels, carbone, gestion forestière, phénologie, conifères

Abstract

Earth system models currently use a discretized representation of vegetation, grouping together the whole world species into a dozen of Plant Functional Types (PFT), whose characteristics (traits) are fixed. This rigidity does not allow to accurately represent the evolution of ecosystems and their associated bio-geochemical cycles, while vegetation is facing stronger environmental and anthropogenic pressures.

Three complementary approaches based on functional traits were tested in order to improve the representation of forests in the dynamic global vegetation model ORCHIDEE. Based on a hierarchical classification of species, the first approach is to increase the number of PFTs. The second approach extrapolates observed traits for each PFT from empirical relationships calibrated against different environmental variables. The last one uses the photosynthesis coordination theory which allows the estimation of functional traits in optimal photosynthesis conditions. In addition, this study explores the capacity of a global model to represent functional traits when optimized against a given carbon flux.

Increasing the number of PFTs significantly improves the estimations of stand characteristics and their spatial distribution by more than 50%. The two other approaches managed to reproduce realistic traits distributions and highlighted the “buffer” role of traits plasticity on future carbon fluxes. Some weaknesses of the model linked to phenological processes, biomass allocation or hydric stress, emerged for conifers species. This led to the implementation of an explicit representation of the phenology for evergreen needleleaves PFTs in ORCHIDEE, which can now reproduce the LAI dynamic observed from remote sensing data. Finally, the ORCHIDEE model cannot be calibrated with *in situ* observations, emphasizing the theoretical approach to simulate continuous traits distributions. However, the assimilation of observed carbon fluxes allows to bridge the gap between traits measured at the leaf scale and the canopy. It reproduced consistent trait distributions with observations, and led to trait-trait and trait-environment relationships similar to those observed at the leaf scale.

Keywords : global vegetation model, ORCHIDEE, climate change, functional traits, carbon, forest management, phenology, conifers

TABLE DES MATIÈRES

Table des figures	x
Figures Supplémentaires	xii
Liste des tableaux	xii
Tableaux Supplémentaires	xiii
1 Contexte général de l'étude et problématique	1
1.1 La forêt et son impact sur le climat	3
1.2 Des pressions environnementales et anthropiques de plus en plus fortes	6
1.3 Répondre aux enjeux actuels par la modélisation	9
1.4 Vers une représentation de la végétation axée sur les traits fonctionnels	11
1.5 Le modèle biosphérique ORCHIDEE	13
1.6 Objectifs et étapes de cette étude	19
2 Approche 1 : Discrétisation optimale en plusieurs PFTs	21
2.1 Introduction	24
2.2 Method	26
2.3 Results	36
2.4 Discussion	40
2.5 Conclusion	47
2.6 Supplementary material	48
3 Validation de l'approche 1 : modélisation des peuplements de conifères français	51
3.1 Introduction	54
3.2 Method	55
3.3 Results	61
3.4 Discussion	68
3.5 Conclusion	74
3.6 Supplementary material	75
4 Amélioration de la simulation des processus phénologiques pour les conifères tempérés	81
4.1 Introduction	84
4.2 Method	86
4.3 Results	97
4.4 Discussion	114
4.5 Conclusions and perspectives	118
4.6 Supplementary material	119
4.7 Etudes complémentaires	127
5 Approche 2 : Acclimatation des traits aux conditions climatiques	135
5.1 Introduction	138
5.2 Méthode	141
5.3 Résultats	151
5.4 Discussion	174
5.5 Conclusion et perspectives	179
5.6 Informations supplémentaires	180

6 Approche 3 : Les traits du point de vue de la modélisation	185
6.1 Introduction	188
6.2 Méthode	189
6.3 Résultats	198
6.4 Discussion	216
6.5 Conclusions	226
6.6 Informations Supplémentaires	228
7 Conclusions et perspectives	229
7.1 Résumé des principaux résultats	230
7.2 L'objectif initial de thèse est-il atteint ?	232
7.3 Perspectives	233
Bibliographie	235
Annexe A : Mission de conseil au sein de l'ONF	255

TABLE DES FIGURES

1.1 Figure issue de Spracklen et al. 2008 résumant l'impact des différents processus bio-physiques et bio-chimiques liés aux milieux forestiers.	3
1.2 Figure issue de Pan et al. (2011). Représentation des flux de carbone pour différents biomes et différentes régions pour les périodes 1990-1999 et 2000-2007.	5
1.3 Structure du modèle ORCHIDEE	14
2.1 Representation of the ORCHIDEE-FM model and related processes.	26
2.2 Boxplot representation of parameters for each species.	37
2.3 Boxplot representation of parameters for each species.(continued)	38
2.4 Clusters of species.	40
2.5 Distribution of the difference between observed and simulated volume increment.	41
3.1 Relationship between <i>rdi</i> and the dominant height	57
3.2 Interpolated NFI observations for 50y and 90y old stands.	60
3.3 Synthesis of S1, S2 and S3 simulations with 1, 2 or 5 PFTs.	64
3.4 Stand volume error for S1	65
3.5 Distribution of stand variables for S2.	66
3.6 Comparison between reference and S3 simulation.	67
3.7 Synthesis of S3 simulations with 1, 2 or 5 PFTs.	68
4.1 Localization of the 51 coniferous sites.	86
4.2 Chilling and forcing temperatures sums for a <i>Pseudotsuga mensiezii</i> stand.	91
4.3 Budburst model optimization results for all species together.	99
4.4 Budburst model results for the validation dataset for each species and each model.	101
4.5 Results for each site and each year for the best model with all species together.	102
4.6 Comparison of optimization results for models M6, M7 and M9.	103
4.7 Possibility line between chilling and forcing units.	104
4.8 Correlation between F_{crit} and T_{long}	104
4.9 Comparison of optimization results with temperature acclimation.	105
4.11 Needle survivorship probabilities.	106
4.10 Budburst model results at 0.25° and 0.5° spatial resolution.	107
4.12 Relationship between μ and λ parameters and the critical needle age of trees.	108
4.13 Comparison between mean MODIS and simulated LAI.	109

4.14	Comparison between mean MODIS and observed budburst.	110
4.15	Temporal evolution of the mean budburst dates simulated from 1970 to 2100 for each model	111
4.16	Spatial distribution of needle emergence dates simulated by each model.	112
4.17	Evolution of the spatial distribution of needle emergence from 1970 to 2100	113
4.18	Temporal evolution of the mean budburst date with temperature acclimation.	114
4.19	Comparison between optimizations using RMSE or DIST metrics.	115
4.20	ORCHIDEE-FM simulations with phenological processes	128
5.1	Résultats de la validation de la coordination de la photosynthèse par Maire et al. (2012)	140
5.2	Etapes d'estimation des traits via la coordination de la photosynthèse	147
5.3	Distribution spatiale des IC $Vcmax_{25}$ pour chaque PFT	151
5.4	Comparaison des $Vcmax_{25}$ simulés avec deux relations différentes	152
5.5	Distribution latitudinale des traits sur la période historique avec les relations traits-climat	153
5.6	Distribution latitudinale du ratio $Jmax/Vcmax$ sur la période historique avec ORCve	154
5.7	Distribution latitudinale des traits sur la période historique avec la coordination de la photosynthèse	156
5.8	Représentation de l'évolution spatio-temporelle de $Vcmax_{25}$ de 1901 à 2014	158
5.9	Représentation de l'évolution spatio-temporelle de SLA de 1901 à 2014	159
5.10	Représentation de l'évolution spatio-temporelle de $L_{age,crit}$ de 1901 à 2014	160
5.11	Distribution spatiale de $Vcmax_{25}$ et SLA simulés via ORCve	160
5.12	Distribution spatiale de $Vcmax_{25}$ et SLA simulés via ORColes	161
5.13	Représentation de l'évolution spatio-temporelle de $Vcmax_{25}$ de 2006 à 2090	162
5.14	Représentation de l'évolution spatio-temporelle de SLA de 2006 à 2090	163
5.15	Distribution latitudinale de la GPP pour chaque PFT pour la période 2000-2010	164
5.16	Carte des différences relatives de GPP simulées et observées	165
5.17	Évolution de la GPP sur la période 2010-2090	166
5.18	Évolution de la GPP sur la période 2010-2090 pour chaque PFT	167
5.19	Évolution de la variabilité spatiale et temporelle de la GPP sur la période 1982-2011	168
5.20	Distribution de la variabilité temporelle de la GPP	170
5.21	Impact de la sensibilité des traits au CO ₂	171
5.22	Évolution de la GPP sur la période 2010-2090 pour chaque PFT	172
5.23	Comparaison de différence de GPP avec les traits mis à jours tous les 5 ou 15 ans	172
5.24	Carte des différences relatives de GPP simulées et observées	173
5.25	Comparaison de la GPP simulée avec ORCco et ORColes sur la période 1910-2014	174
6.1	Représentation schématique du déplacement du CO ₂ au niveau de la canopée.	190
6.2	Répartition des différentes tours à flux du réseau FLUXNET	191
6.3	Classement des données de la base TRY en PFT d'ORCHIDEE	194
6.4	Schéma des paramètres optimisés	195
6.5	Densité des données de flux obtenues du réseau FLUXNET	197
6.6	Distribution des RMSE relatives et des coefficient de variation des traits	198
6.7	Comparaison des GPP optimisées pour chaque PFT	199
6.8	Matrice des correlations des erreurs sur les paramètres	200
6.9	Distribution des paramètres optimisés	201
6.10	Comparaison des corrélations entre traits selon la performance des optimisations.	202
6.11	Illustration des différences de corrélations obtenues selon le critère de sélection des optimisations.	203
6.12	Matrice des corrélations entre paramètres pour tous les PFTs	204
6.13	Relations linéaires globales entre différents paramètres	206
6.14	Comparaison de la variabilité temporelle et spatiale pour chaque paramètre	207
6.15	Comparaison des matrices de corrélations entre paramètres par groupes de PFTs	208
6.16	Relations $lai_max-mat$ et lai_max-sw pour tout les PFTs	209
6.17	Matrices de corrélations traits-environnement	210
6.18	Relations linéaires traits-environnement observées pour les PFTs décidus	211
6.19	Relations linéaires traits-environnement observées pour les PFTs sempervirents	212
6.20	Comparaison des RMSE avec ou sans contrainte du SLA	214
6.21	Comparaison des matrices de corrélations trait-trait avec ou sans $trade-off$ $SLA=f(L_{age,crit})$	215
6.22	Comparaison des matrices de corrélations trait-environnement avec ou sans $trade-off$ $SLA=f(L_{age,crit})$	215

6.23	Figure issue de Musavi et al. (2015) représentant le concept de propriétés fonctionnelles de l'écosystème.	219
6.24	Résumé des relations trait-trait obtenues pour les PFTs sempervirents	223
6.25	Résumé des relations trait-trait obtenues pour les PFTs décidus	224

FIGURES SUPPLEMENTAIRES

2.1	Representation of the Mahalanobis distance between each species for photosynthesis and biomass parameters.	48
2.2	Evolution of the relative density index against the dominant height over a rotation for a stand of <i>Picea abies</i>	49
3.1	Hierarchical classification without $Vcmax_{25}$	79
3.2	Comparison of mean seasonal GPP variations between MODIS observations and ORCHIDEE outputs	80
4.1	Budburst model optimization results for all species using the validation dataset.	119
4.2	Budburst model optimization results for firs using the validation dataset.	120
4.3	Budburst model optimization results for pines using the validation dataset.	121
4.4	Results for each site and each year for the best fit obtain with pines (model M7).	122
4.5	Evolution of mean budburst from 1970 to 2100 without M4 and M5.	123
4.6	Comparison of mean budburst with linear or exponential acclimation to longterm temperatures	123
5.1	Comparaison des $Jmax_{25}$ simulés avec deux relations différentes	180
5.2	Distribution spatiale des IC SLA pour chaque PFT	181
5.3	Représentation de l'évolution spatio-temporelle de $Jmax_{25}$ de 1901 à 2014	182
5.4	Représentation de l'évolution spatio-temporelle de $Jmax_{25}$ de 2006 à 2090	183
5.5	Représentation de l'évolution spatio-temporelle de $L_{age,crit}$ de 2006 à 2090	183
6.1	Schéma récapitulatif des corrélations observées pour les PFTs décidus et sempervirents.	228

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Liste des stocks et flux de carbone à différentes échelles spatiales.	5
1.2	Liste des PFTs définis dans la version standard d'ORCHIDEE	16
2.1	List of parameters used in ORCHIDEE-FM, equations and processes involved.	29
2.2	Median values reviewed for each species, values from previous otpimization of parameters and current values used in ORCHIDEE.	30
2.3	Number of values retrieved for each parameter	31
3.1	Forcing files and management conditions used for simulations.	58

3.2	Correlations table between observed and modeled stand variables	65
3.3	Comparison between MODIS and ORCHIDEE GPP cycles.	71
4.1	Observed budburst date (Day of the Year) in the RENECOFOR network over the period 1997-2011.	97
4.2	Observed litterfall in the RENECOFOR network over the period 1997-2007.	98
4.3	Best model for each species	100
4.4	Mean budburst dates between 1970 and 2100	111
4.5	Correlations table between observed and modelled stand variables	128
5.1	Distribution des valeurs de $Vcmax$ et $Jmax$ extraits de la base TRY	142
5.2	Distribution des valeurs de SLA extraits de la base TRY	142
5.3	Variables climatiques utilisées pour établir les relations de traits.	142
5.4	Relations empiriques traits-climat pour $Vcmax$ et $Jmax$	144
5.5	Relations empiriques traits-climat pour SLA	145
5.6	Relations liant SLA et $L_{age,crit}$ aux concentration en azote	148
5.7	Liste des simulations effectuées	150
6.1	Liste des paramètres d'ORCHIDEE optimisés.	195
6.2	Liste des variables explicatives testées pour les relations entre traits (paramètres optimisés). .	196

TABLEAUX SUPPLEMENTAIRES

2.1	Parameters used in the sensitivity analysis of Bellassen et al. (2010)	49
2.2	Optimized parameters in Kuppel 2012	50
2.3	Data sources for French sylvicultural reference systems	50
3.1	Height and volume error associated with height computation.	76
3.2	Relative difference between simulated and observed stand variables for 50y old stand.	77
3.3	Relative difference between simulated and observed stand variables for 50y old stand.(continued)	78
4.1	Needle survivorship curves references	124
4.2	Daily optimization parameters with all species for models M2 to M5.	125
4.3	Daily optimization parameters with all species for models M6 to M9.	126

CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE ET PROBLÉMATIQUE

COMMENT représenter la diversité et la complexité du monde végétal afin d'estimer au mieux les flux de matière et d'énergie à l'échelle globale ?

Les écosystèmes forestiers absorbent à eux seul 25% des émissions de carbone anthropique à l'échelle mondiale. Outre leur rôle dans le cycle des éléments, le maintien de ces écosystèmes a de nombreux intérêts sociétaux comme la protection des sols ou encore leur impact sur le cycle de l'eau.

Cependant, les forêts sont soumises à de plus en plus de pressions naturelles et anthropiques fortes. Les changements environnementaux augmentent les risques de mortalité et les politiques actuelles promeuvent des prélèvement accrus en biomasse afin de substituer aux matières fossiles. Ainsi de nombreuses incertitudes pèsent sur l'évolution de nos forêts et leur capacité d'adaptation face à ces pressions sur le long terme.

Ce chapitre d'introduction illustre la nécessité d'améliorer notre compréhension des interactions entre les écosystèmes forestiers et leur environnement afin de lever ces incertitudes.

Parmi d'autres méthodes, les modèles de végétation permettent d'intégrer les connaissances éco-physiologiques nécessaires afin d'évaluer différentes hypothèses sur le fonctionnement de la biosphère continentale.

Nos connaissances actuelles ne permettent pas de représenter dans un modèle toute la diversité du monde végétal, qui se retrouve ainsi catégorisée en grands groupes fonctionnels. Cependant, cette diversité est une des clés de l'adaptation de la biosphère aux changements globaux.

Ainsi, cette thèse propose d'évaluer trois approches complémentaires afin de représenter une certaine plasticité de la végétation au sein d'un modèle biosphérique global, ORCHIDEE.

1. CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE ET PROBLÉMATIQUE

1.1	La forêt et son impact sur le climat	3
1.1.1	L'influence biophysique et biochimique des forêts	3
1.1.2	Le rôle des forêts dans le cycle du carbone.	4
1.2	Des pressions environnementales et anthropiques de plus en plus fortes	6
1.2.1	La forêt face aux changements globaux	6
1.2.2	Une demande accrue en biomasse	7
1.3	Répondre aux enjeux actuels par la modélisation	9
1.3.1	La représentation de la végétation dans les modèles globaux : les PFTs	9
1.3.2	Les limites d'une représentation par PFTs	10
1.4	Vers une représentation de la végétation axée sur les traits fonctionnels	11
1.4.1	Les traits fonctionnels	11
1.4.2	L'utilisation actuelle des traits fonctionnels dans les modèles globaux	12
1.5	Le modèle biosphérique ORCHIDEE	13
1.5.1	Structure du modèle	13
1.5.2	Photosynthèse et conductance	14
1.5.3	Couvert végétal, phénologie et sols	16
1.6	Objectifs et étapes de cette étude	19
1.6.1	Les enjeux scientifiques	19
1.6.2	Déroulement de cette étude et plan du manuscrit	19

1.1 La forêt et son impact sur le climat

1.1.1 L'influence biophysique et biochimique des forêts

La forêt influence le climat via différents processus : d'une part de manière locale par la réflexion du rayonnement solaire (albedo), et d'autre part de manière locale et régionale par son action sur le cycle de l'eau (évapotranspiration) et le cycle du carbone. La forêt est aussi émettrice de méthane et de composés organiques volatiles, eux aussi pouvant impacter sur l'effet de serre (Fig.1.1).

L'albedo résulte du type de couvert, de l'humidité du sol, de la couverture neigeuse et de l'incidence et du type des rayonnement reçus. Il s'agit donc d'un processus sensible à l'usage des sols et au type de couvert. Les milieux forestiers possèdent généralement un albedo plus faible que les autres milieux et par conséquent absorbent plus de rayonnement (Anderson et al., 2010), ce qui se traduit par un réchauffement local plus fort que dans les autres écosystèmes.

En région tempérée, l'impact de l'albedo sur le climat reste incertain comparé aux milieux boréaux et enneigés (Bonan, 2008). Bright et al. (2012) ainsi que (Haberl et al., 2013) soulignent que le bénéfice lié au stockage de carbone dans les forêts boréales pour de nouvelles plantations peut être contre-balancé par un effet de réchauffement local lié à l'absorption des rayonnement par la canopée qui est plus sombre que la neige. Ce constat se fait aussi pour les zones montagneuses où Schwaab et al. (2015) montrent que l'effet de séquestration de carbone en haute altitude dans les Alpes Suisses et dans des zones longuement enneigées est contrebalancé par l'albedo. Ainsi Sjølie et al. (2013) concluent que la prise en compte des effets d'albedo, sensible au choix des espèces et de l'intensité de gestion (Anderson et al., 2010; Otto et al., 2014), modifie significativement l'impact de la gestion, mettant alors en évidence l'impossibilité d'instaurer des politiques optimales si cet aspect n'est pas pris en compte.

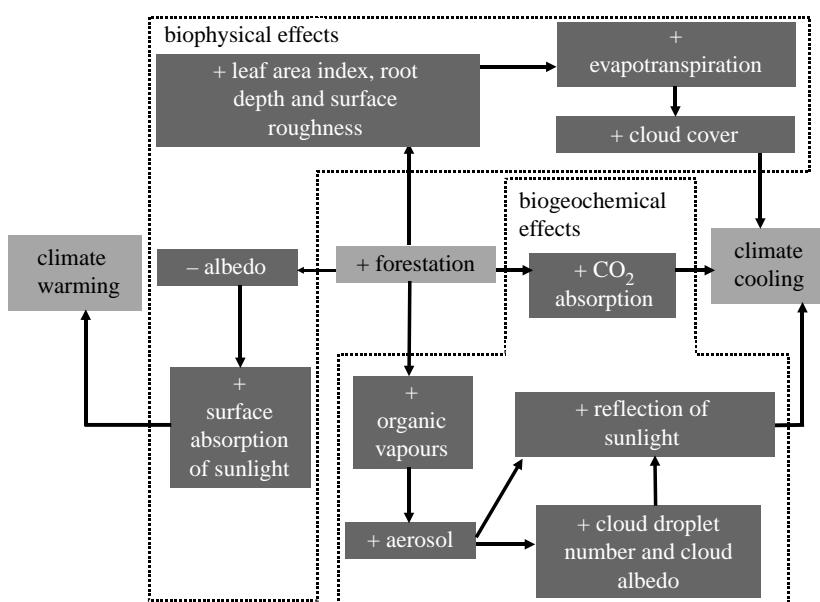


FIGURE 1.1 – Figure issue de Spracklen et al. 2008 résumant l'impact des différents processus biophysiques et bio-chimiques liés aux milieux forestiers.

1. CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE ET PROBLÉMATIQUE

Les forêts jouent un rôle central dans le cycle du carbone. En effet, elles absorbent du CO₂ par le processus de photosynthèse et permettent la séquestration de carbone dans la biomasse et dans les sols ce qui aura un effet refroidissant sur le climat. Cependant elle relarguent aussi du CO₂ par les processus de respiration, ce qui augmente l'effet de serre.

Ainsi, une forêt peut absorber plus de carbone qu'elle n'en relâche. On parle alors de "puits" de carbone. Dans le cas contraire, certaines forêts périssantes vont relarguer plus de carbone qu'elles n'en absorbent, on parle alors de "source" de carbone. Ces différents processus sont dépendant des conditions environnementales et de la santé des peuplements. Le rôle des forêts dans le cycle du carbone est détaillé dans la section suivante (1.1.2).

D'autres facteurs biophysiques tels que l'évapotranspiration et la formation d'aérosols peuvent contre-balancer les effets de l'albedo et de la séquestration de carbone. L'évaporation ainsi que la formation d'aérosols jouent un rôle dans la formation des nuages et par conséquent possèdent un effet refroidissant local (Spracklen et al., 2008; Anderson et al., 2010). L'effet refroidissant exercé par l'évaporation est surtout perceptible en milieu tropical (Bonan, 2008). Une réduction des ressources en eau, liée par exemple à une hausse des événements de sécheresse dans le futur, se traduit donc par une réduction de l'évapotranspiration et par un réchauffement local.

1.1.2 Le rôle des forêts dans le cycle du carbone.

Selon Pan et al. (2011) les stocks de carbone des forêts à l'échelle mondiale sont estimés à hauteur de 861(±66) GtC en 2010, dont 363(±28)GtC concernent la biomasse aérienne (42%), 73(±6)GtC le bois mort (8%), 383(±30)GtC pour le carbone du sol jusqu'à un mètre de profondeur (44%) et 43(±3)GtC pour la litière (5%). Les forêts tempérées stockent moins de carbone (119±6GtC, 14%) que les forêts tropicales (471±93 GtC) et les forêts boréales (272±23 GtC) (Fig.1.2). La répartition des stocks est différente selon le biome considéré : en milieu tropical la majorité du carbone provient de la biomasse aérienne (56%) tandis qu'en milieu boréal le carbone se trouve principalement dans les sols (60%). Rapporté à la surface de forêts, cela représente en moyenne respectivement 242 et 239 tC ha⁻¹ pour les milieux tropicaux et boréaux et seulement 155 tC ha⁻¹ pour les milieux tempérés.

Toujours d'après Pan et al. (2011), une augmentation globale des stocks de carbone forestiers (tous compartiments compris) de 1.11(±0.82) GtC an⁻¹ est notable de 1990 à 2007. Dans les forêts établies ce puits s'élève à 2.4 ±0.4 GtC an⁻¹ ce qui représente environ 25% des émissions fossiles. En milieu tempéré (767Mha) le puits de carbone des forêts est estimé à 0.72 GtC an⁻¹ sur cette même période. En Europe le puits est estimé à 0.23GtC an⁻¹ (Table 1.1).

Ce puits s'explique principalement par une politique d'afforestation importante couplée à des prélèvements en dessous de l'accroissement annuel dans de nombreux pays d'Europe, ce qui se traduit par des forêts jeunes et un puits de carbone important. Selon Nabuurs et al. (2013) l'incrément des forêts en Europe excède les prélèvements d'environ 260 Mm³ an⁻¹. Cependant l'auteur souligne que le puits de carbone européen montre ses premiers signes de saturation.

Cette saturation est essentiellement due à un vieillissement des forêts, à une augmentation des perturbations naturelles mais aussi à une intensification récente de la gestion forestière.

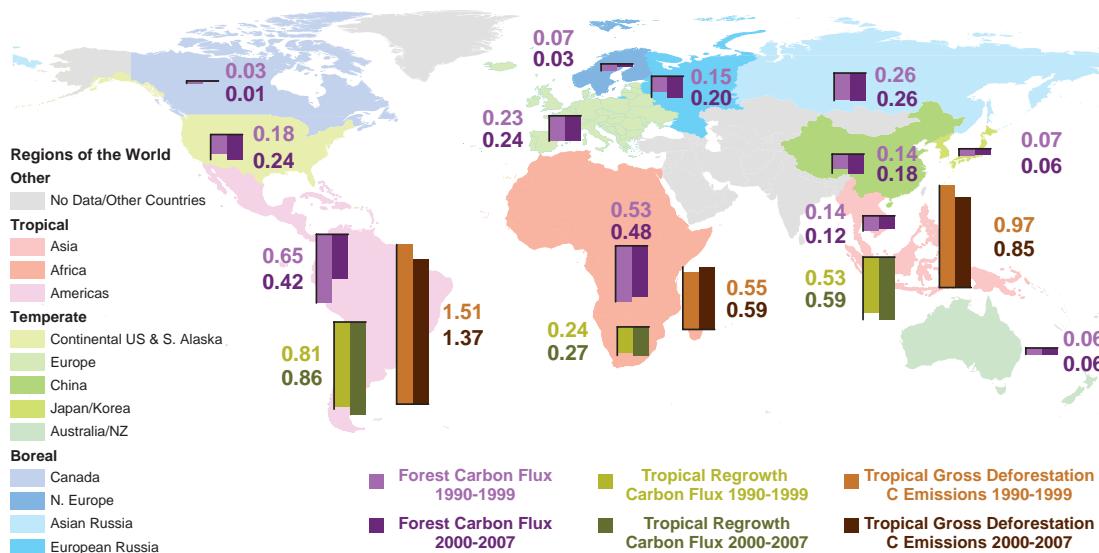


FIGURE 1.2 – Figure issue de Pan et al. (2011). Représentation des flux de carbone pour différents biomes et différentes régions pour les périodes 1990-1999 et 2000-2007.

TABLE 1.1 – Liste des stocks et flux de carbone à différentes échelles spatiales selon Loustau et al. (2004), Marland et al. (2008) et Pan et al. (2011).

Echelle	Emissions de C fossile (2000-2007) ¹	Aire forestière (2007) ²	Stocks de C forestier ²	Flux de C forestier ²
Monde	7.6±0.7 GtC an ⁻¹	3851.3 Mha	861GtC (363GtC aérien, 73GtC bois mort, 43 litière, 383GtC sol) 223.6 tC ha ⁻¹	+1.1 GtC an ⁻¹
Biomes tempérés	-	766.7 Mha	118.6±6.3 GtC (46.6 aérien, 3.3 bois mort, 12.1 litière, 56.7 sols) en 2007 154.7 tC ha ⁻¹	+0.72 GtC an ⁻¹
Europe	0.72±0.02 GtC an ⁻¹	144.5 Mha	24±3 GtC (10. aérien, 0.3 bois mort, 2 litière, 16.3 sols) en 2007 166.1 tC ha ⁻¹	+0.23 GtC an ⁻¹
France	103.8±2.3 MtC an ⁻¹ (0.1±0.002 GtC an ⁻¹)	16 Mha	1059MtC 71 tC ha ⁻¹ en 1996	+18.7 MtC an ⁻¹

Selon la FAO (2010), la France fait partie des sept contributeurs principaux du stock Européen avec l'Allemagne, la Suède, la Finlande, la Roumanie, l'Italie et la Pologne qui regroupent 70% des stocks de carbone de l'Europe. La forêt française est actuellement une forêt jeune et sous-exploitée en métropole. La surface actuelle afforestée (représentant environ 16 Mha soit 2400 Mm³) croît annuellement de 40 000 ha ce qui se traduit par une augmentation du stock en forêt de 103 Mm³ par an. Actuellement le puits de carbone en France métropolitaine (18.7 MtC an⁻¹) représente environ 18% des émissions de carbone fossile du pays (estimées à 103.8MtC

1. Emissions calculées via les données de Marland et al. (2008) : Global, Regional, and National fossil fuel CO₂ emissions. In Trends : A compendium of data on global change. Carbon dioxide information analysis center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tenn., U.S.A.

2. Pan et al. (2011) pour «Monde», «Tempéré» et «Europe», Loustau et al. (2004) pour «France»

an⁻¹ sur la période 2000-2007).

A maturité, une forêt tempérée (sol et biomasse) peut stocker entre 150 et 327 tC ha⁻¹ (Luyssaert et al., 2007). Actuellement le stock en France est évalué entre 50 et 71 tC ha⁻¹ en moyenne pour la biomasse aérienne et souterraine (Loustau et al., 2004; Lecocq et al., 2008) et 35-80 tC ha⁻¹ pour les sols (Lecocq et al., 2008), ce qui est inférieur à la moyenne fournie par Pan et al. (2011). Le potentiel de séquestration en forêt est donc important en France.

Nous venons de voir qu'à une échelle globale, la forêt a une action forte et indéniable sur le cycle du carbone et les concentrations de CO₂ atmosphérique. En milieu boréal, l'albedo aura un effet souvent plus important que la séquestration de carbone et l'évapotranspiration sur le climat local, de même qu'en milieu tropical l'effet refroidissant local de l'évapotranspiration prime sur l'albedo ou encore sur la séquestration du carbone. En revanche, l'impact local de ces différents processus en milieu tempéré est incertain (Bonan, 2008), malgré deux récentes études qui tendent à confirmer le rôle important des interactions biophysiques de ces forêts avec le climat (Naudts et al., 2016; Alkama and Cescatti, 2016).

1.2 Des pressions environnementales et anthropiques de plus en plus fortes

1.2.1 La forêt face aux changements globaux

Par son impact sur le climat et sur le cycle du carbone, les forêts ont un pouvoir d'atténuation important sur les changements climatiques actuels. Cependant elles sont aussi de plus en plus soumises à des pressions anthropiques et naturelles qui rendent incertaine leur évolution face aux changements environnementaux.

Les modèles climatiques récents anticipent une augmentation globale des températures ainsi qu'une augmentation de la variabilité des précipitations à l'échelle régionale. Ainsi en Europe, la hausse des températures devrait atteindre 2 à 4°C en été pour les différents scénarios RCP4.5 (modérés) avec des vagues de chaleur de plus en plus fréquentes et longues (Jacob et al., 2014). De plus, les différentes projections montrent une diminution moyenne des précipitations en été avec une hausse de fréquence des fortes précipitations. A l'inverse, une hausse des précipitations sur toute l'Europe est prévue lors des périodes hivernales, couplée à une hausse de la fréquence des tempêtes.

Les forêts vont donc faire face à des modifications environnementales graduelles sur le court-moyen terme mais aussi à une augmentation de la fréquence des évènements extrêmes.

Plusieurs études font état à la fois d'effets positifs et négatifs des changements globaux sur la productivité forestière. Par exemple pour l'Europe, les différents modèles estiment que l'augmentation des concentrations en CO₂ et des températures aura un effet bénéfique sur la croissance des arbres sur le court et moyen terme (Bonan, 2008; Peñuelas and Filella, 2009).

1.2. Des pressions environnementales et anthropiques de plus en plus fortes

En revanche cet effet bénéfique sera vite contre-balancé par une augmentation des tempêtes, des sécheresses et des dommages causés par les ravageurs (Allen et al., 2010; Seidl et al., 2014; Bussotti et al., 2015). Dans des écosystèmes déjà soumis à des conditions hydriques particulières, tels que dans le bassin Méditerranéen, une baisse de productivité et une hausse des mortalités importantes sont prévues (Lindner et al., 2010). Ainsi, on observe déjà une hausse de la mortalité dans les peuplement forestiers à des échelles régionales comme par exemple dans l'ouest des Etats-Unis où Van Mantgem et al. (2009) ont mis en évidence un doublement du taux de mortalité naturelle dans les forêts non gérées, accompagné d'une baisse de la densité et de la surface terrière des peuplements. De même Nabuurs et al. (2013) ont mis en évidence une saturation du puits de carbone en Europe liée au vieillissement des forêts et aux perturbations.

Il y a de nombreux intérêts sociétaux à maintenir les écosystèmes forestiers : séquestration de carbone et atténuation du climat, protection des sols, purification de l'eau, contrôle des ravageurs, etc... (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Le maintien des forêts passe essentiellement par leur capacité d'adaptation aux changements.

L'acclimatation des arbres est principalement liée aux différents ajustements génétiques, de composition et de structure des populations. Par exemple, plusieurs études ont montré qu'une biodiversité élevée a un effet tampon sur l'impact des changements climatiques et des événements extrêmes (Thompson et al., 2009; Isbell et al., 2015) du fait d'une meilleure exploitation des ressources écologiques (Bussotti et al., 2015).

Ainsi on peut distinguer plusieurs réponses adaptatives des forêts face aux changements climatiques (Bussotti et al., 2015) :

- la plasticité phénotypique, inter et intra-spécifique des traits fonctionnels qui permet un ajustement rapide des processus face aux changements environnementaux
- l'adaptation locale qui permet un ajustement sur le long terme des populations
- la migration des essences
- l'extinction

Les aspects que je vais développer dans cette thèse sont plus particulièrement la plasticité phénotypique et l'adaptation locale des essences forestières. Nous n'aborderons donc pas la migration et l'extinction.

La plasticité phénotypique peut être décrite par un ensemble de différentes caractéristiques fonctionnelles de l'arbre, aussi appelés traits fonctionnels (section 1.4). Ils peuvent être très variables au sein d'une population soumise à des conditions climatiques différentes. Cette variabilité représente la diversité génétique et la capacité d'adaptation d'une espèce à des changements environnementaux rapides et à son adaptation sur le long terme (Wright et al., 2005b; Reich et al., 2007; Bussotti et al., 2015).

1.2.2 Une demande accrue en biomasse

En plus des pressions environnementales, les forêts doivent faire face à des pressions anthropiques de plus en plus importantes. Lors de la conférence de Kyoto en 1997, la Convention-cadre des Nations Unies sur les changements climatiques a mis en avant la "neutralité carbone" de la

1. CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE ET PROBLÉMATIQUE

biomasse végétale, concept qui vient du choix initial de séparer les comptabilités entre émissions de carbone fossile et séquestration.

Pour la forêt, le carbone est comptabilisé sur la base de la variation annuelle des stocks aériens et souterrains. Pour éviter un "double compte", le carbone relâché ensuite par les produits bois n'est pas comptabilisé (émissions issues de la combustion de bois, par exemple). Dans le même esprit de simplification, cette comptabilité réglementaire est associée à un principe de "neutralité" pour l'atmosphère : la molécule de CO₂ relâchée avait été initialement captée par photosynthèse, donc le bilan est considéré comme neutre (du moins dans le cadre d'une gestion forestière durable qui assure le renouvellement du potentiel photosynthétique). Ce principe est à l'origine du fort développement du bois énergie comme levier majeur de l'atténuation.

Une polémique autour de la neutralité carbone de la biomasse forestière a émergé en 2010 lorsque deux lettres de la communauté scientifique furent envoyées aux politiques afin de les alerter sur le danger de la notion de "carbone neutre" (Sedjo, 2011). Le bilan carbone des forêts doit tenir compte du «coût carbone» de l'exploitation de la biomasse, tandis qu'à énergie comparable, les énergies fossiles sont souvent moins émettrices de carbone que le bois, avec des différences toutefois faibles (Agostini et al., 2013). Le concept de neutralité carbone a fortement été remis en cause par la prise en compte de la temporalité des processus, de la spatialisation des émissions et de l'efficacité énergétique du bois par rapport aux énergies fossiles.

En France métropolitaine, la forêt est actuellement jeune et sous-exploitée. La surface actuelle afforestée (représentant environ 16 Mha soit 2400 Mm³) croît annuellement de 40 000 ha ce qui se traduit par une augmentation du stock en forêt de 103 Mm³ par an. Selon Deheza and Bellassen (2010), les forêts absorbent 72.3 MtCO₂ par an (sur un total d'émissions fossiles de 531 MtCO_{2e} en 2007). Actuellement environ 50% de l'incrément en biomasse est prélevé en France, soit environ 70 Mm³, dont 37.7 Mm³ (55%) est commercialisé, 22 Mm³ (32%) est auto-consommé (bois de chauffe, usage privé) et le reste correspond au bois mort et aux pertes (13%). Le bois d'œuvre représente la majeure partie du bois commercialisé en France, soit environ 60%. Cependant la fraction utilisée dans les constructions reste faible (4%) par rapport à d'autres pays tels que l'Allemagne (10%), le Royaume-Uni (20%) ou encore les pays nordiques (>80%; Lippke et al. 2011). Le potentiel de substitution des matériaux énergivores est important en France.

Plusieurs études montrent que la prise en compte de la multifonctionnalité des forêts dans leur gestion (état des sols, de l'eau, de la biodiversité, des risques naturels, de l'économie ainsi que l'usage récréatif) diminue fortement la quantité de biomasse prélevable. Ainsi Verkerk et al. (2011) confirment que la France a l'un des plus grands potentiels d'approvisionnement en bois en Europe grâce à sa grande superficie de forêts. Cependant son potentiel à l'hectare reste faible dans les conditions actuelles. La prise en compte des objectifs techniques, socio-économiques et environnementales réduisent de 58% le potentiel de prélèvement ($1,5\text{--}2 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ sur un potentiel de $3 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$). Même un scénario de prélèvement supplémentaire "faible" impliquerait une intensification de la gestion. Ajouté à cela, la diversité des propriétaires forestiers (75

% de la superficie forestière française est privée) et de l'usage des forêts induit une pression de prélèvement d'autant plus importante sur des zones géographiques restreintes.

1.3 Répondre aux enjeux actuels par la modélisation

Nous avons vu en section 1.1.1 que les forêts ont différentes rétro-actions sur le climat selon le milieu et les échelles spatiales considérées, de même qu'elles sont soumises à des pressions de plus en plus importantes (section 1.2).

Parmi d'autres méthodes, la modélisation mécaniste de la biosphère est un outil permettant d'intégrer nos connaissances éco-physiologiques des forêts et de tester différentes hypothèses à des échelles de temps et d'espace variables. Depuis quelques années, l'augmentation des capacités en calcul informatique ont permis la complexification des modèles globaux (Friedlingstein et al., 2006), accompagnée de difficultés croissantes à identifier les sources d'incertitudes.

La représentation de la végétation terrestre est parmi l'une des plus grandes sources actuelle d'incertitudes des modèles climatiques (Friedlingstein et al., 2006; Moorcroft, 2006; Bloom et al., 2016).

Afin d'analyser le devenir des forêts face aux différentes pressions qu'elles subissent, il est nécessaire d'améliorer la représentation des écosystèmes forestiers, et plus particulièrement l'impact de la gestion ainsi que l'impact du changement climatique et des événements extrêmes.

1.3.1 La représentation de la végétation dans les modèles globaux : les PFTs

Afin de faire des prédictions à des échelles globales ou régionales, les modélisateurs ont besoin de représenter de manière simplifiée et gérable les quelques 300 000 espèces végétales actuellement connues dans le monde. La méthode la plus souvent employée est d'agréger les espèces en un nombre réduit de groupes ce qui permet de réduire les connaissances nécessaires à la représentation de chaque espèce.

Dans les modèles biosphériques globaux, la classification des plantes est majoritairement basée sur la fonctionnalité des groupes formés (Prentice et al., 2007). On parle alors de types fonctionnels de plantes (PFT pour *Plant Functional Type*; Lavorel et al. 2007). Malgré différents concepts de PFT (Wullschleger et al., 2014), la plupart des classifications sont définies sur la forme, la phénologie et le type de photosynthèse des végétaux qui indirectement reflètent leur capacité d'adaptation à leur environnement. Nous allons donc retrouver des classifications liées à la forme (herbacées *versus* ligneux), à la structure foliaire (feuilles *versus* aiguilles) ou encore à la phénologie (décidus *versus* sempervirents). De plus, certaines caractéristiques environnementales peuvent aussi être prises en compte dans la classification. Ainsi on distinguera les espèces de milieux tempérés, tropicaux ou encore boréaux.

L'idée sous-jacente à cette méthode de classification en groupe fonctionnels se traduit par le fait que chaque groupe de plantes possédant les mêmes caractéristiques auront la même stratégie de réponse et d'adaptation aux modifications de leur environnement.

1.3.2 Les limites d'une représentation par PFTs

Dans la majorité des modèles, on retrouve une certaine générnicité des processus implémentés pour tout les PFTs, dont seule la paramétrisation, fixe pour chaque PFT, change. Cette représentation a permis de représenter de nombreux processus comme par exemple la dynamique global de la végétation (Quillet et al., 2010), la reconstruction de la paléo-végétation (Prentice and Webb, 1998), ou encore a montré sont utilité dans l'étude des changements climatiques (Sitch et al., 2008). Par exemple Alton (2011) montre en optimisant le modèle global de végétation JULES sur différentes observations, que la classification en PFT avec des paramètres fixes est suffisante afin de simuler l'albedo, les radiations nettes et les ruissellements des écosystèmes. Cependant il montre aussi que la variabilité des paramètres optimisés du modèle est importante et que leur distribution se chevauche d'un PFT sur l'autre. Cette variabilité est à l'origine d'une grande incertitude sur la représentation des échanges de carbone dans son étude.

La classification discrète de la végétation utilisée dans les modèles globaux est donc de plus en plus remise en question. En effet, une représentation discrète de la végétation implique que les différences entre individus d'un même groupe sont moins importantes d'un point de vue fonctionnel que les différences entre groupes. Or plusieurs études mettent en évidence une variabilité importante des paramètres au sein des PFTs, dont la valeur est fixe dans les différents modèles (Wright et al., 2005a; Kattge et al., 2011). Ainsi, tandis que certains paramètres varient peu entre les PFTs, les paramètres liés au cycle du carbone, des nutriments et de l'eau varient beaucoup à l'échelle globale (Van Bodegom et al., 2012). D'après l'étude de Reich et al. (2007), une paramétrisation fixe des PFTs ne permet d'expliquer qu'un tiers de la variation des traits foliaires.

Par ailleurs, les PFTs sont paramétrés sur des données d'observation récentes. Or, on s'attend à une modification des niches écologiques due aux changements environnementaux futurs, qui se traduira par une évolution des PFTs dont la paramétrisation actuelle sera insuffisante afin de les représenter (Van Bodegom et al., 2012). La rigidité de la représentation de la végétation est donc une limite importante pour simuler l'évolution des écosystèmes. Peu de modèles intègrent à ce jour des processus d'acclimatation de la végétation aux conditions environnementales changeantes (Smith and Dukes, 2013). Par exemple, cette absence de représentation explicite de la diversité et de l'adaptation de la végétation au climat a mené Cox et al. (2004) à prédire la disparition de la majorité de la forêt Amazonienne d'ici à 2080.

Afin de palier à ces différentes limites, plusieurs auteurs ont analysé les mérites de l'utilisation des traits fonctionnels pour représenter de manière continue la végétation (Reu et al., 2011; Pavlick et al., 2012; Verheijen et al., 2012), aspects que nous allons analyser dans la section suivante.

1.4 Vers une représentation de la végétation axée sur les traits fonctionnels

1.4.1 Les traits fonctionnels

Un trait fonctionnel désigne tout caractère d'un individu pouvant donner une indication sur ses performances. Ces traits peuvent être des caractéristiques morphologiques, biochimiques ou physiologiques et ont la particularité d'être mesurables.

On distingue deux types de traits :

- les “traits de réponses” qui correspondent aux indicateurs de la réponse d'un individu aux variations de son environnement
- les “traits d'effets” qui donnent des indications sur l'effet d'un individu sur son environnement.

On observe depuis une dizaine d'années un effort important de création de bases de traits globales couvrant de larges gradients environnementaux (Ahas et al., 2002; Wright et al., 2004; Kattge et al., 2011). La disponibilité de ces bases globales a permis l'émergence de plusieurs théories sur l'adaptation des végétaux à leur environnement, comme le *Leaf Economic Spectrum* (LES ; Wright et al. 2004) qui caractérise le retour sur investissement des nutriments, indépendamment du type de plante ou du biome considéré.

La quantification de ces traits par rapport aux conditions environnementales, et leur couplage aux théories émergentes, semble donc une méthode prometteuse afin de modéliser la biodiversité des différents écosystèmes (Yang et al., 2015). Afin de comprendre l'intérêt des traits fonctionnels pour modéliser la végétation mondiale, il est nécessaire d'appréhender le rôle de la biodiversité pour les cycles biogéochimiques.

Le terme biodiversité peut avoir différentes significations. Il peut représenter la diversité des écosystèmes, la diversité spécifique ou encore la diversité fonctionnelle d'un système. La biodiversité qui nous intéresse pour cette étude correspond principalement à la diversité fonctionnelle. Plusieurs mécanismes expliquent certains effets positifs de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes végétaux (Díaz and Cabido, 2001) :

- Cette diversité permet d'**assurer les fonctions de l'écosystème** par des effets de complémentarité de niche (meilleur utilisation des ressources), de facilitation fonctionnelles (une espèce à un effet positif sur une autre), d'effet d'échantillonnage (les espèces avec un rôle fonctionnel important vont augmenter) et d'effet de dilution (réduction des effets de pathogènes).
- Cette diversité permet aussi d'**assurer la stabilité des fonctions ecosystémiques** grâce à la redondance des fonctions (effet d'assurance), une résilience accrue (effet portfolio) et des effets de compensation.

Dans notre contexte, qu'est la modélisation à large échelle, il apparait donc nécessaire de représenter précisément ces différents effets pour modéliser correctement la réponse de la végétation aux changements environnementaux actuels et futurs. Comme nous l'avons vu en section 1.3.1, la végétation dans les modèles globaux actuels est le plus souvent représentée par des groupes

1. CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE ET PROBLÉMATIQUE

fonctionnels de plantes aux caractéristiques fixes (section 1.3.1). L'utilisation des traits fonctionnels afin d'apporter de la variabilité au sein des différents PFT semble donc être une piste prometteuse (Yang et al., 2015).

1.4.2 L'utilisation actuelle des traits fonctionnels dans les modèles globaux

Parmi les récentes études ayant utilisé une représentation de la végétation dans les modèles globaux axée sur les traits fonctionnels, on peut repérer différentes approches.

La première méthode consiste à paramétriser les PFTs existants et à augmenter leur nombre à partir des observations de traits. Cette méthode est intéressante pour représenter des processus dépendants des espèces considérées comme par exemple la gestion forestière. Cependant, elle ne peut pas être mise en place à l'échelle globale. En effet plus le nombre de PFTs augmente, plus ils se ressemblent et plus la quantité d'information nécessaire à leur paramétrisation devient importante (Yang et al., 2015). A l'inverse pour des écosystèmes avec une faible variabilité spécifique il est possible d'augmenter le nombre de PFTs, jusqu'à attribuer un PFT par espèce (Naudts et al., 2014).

Par ailleurs, certains auteurs ont tenté de redéfinir les PFTs sur de nouveaux critères, comme par exemple les réponses bio-climatiques des traits (Díaz and Cabido, 1997; Harrison et al., 2010; Chaturvedi et al., 2011).

La seconde approche consiste à implémenter la plasticité au sein des PFTs existants. Plusieurs études ont utilisé des relations empiriques observées entre traits ("trade-off"), ou avec des variables environnementales, afin de prédire des distributions continues des paramètres. Pour plusieurs traits, des relations avec le climat ont été identifiées (Wright et al., 2005b; Ordoñez et al., 2009; van Ommen Kloek et al., 2012a) et peuvent être incluses dans les modèles globaux. Ainsi, à partir de relations entre trois traits photosynthétiques majeurs et plusieurs variables environnementales, Verheijen et al. (2015) montrent l'importance de la prise en compte de la variabilité spatiale et temporelle des traits sur l'assimilation du carbone par la biosphère terrestre. De même, plusieurs auteurs ont montré que l'utilisation de *trade-off* avait un rôle important afin de prédire l'assemblage des communautés et leur biodiversité (Reu et al., 2011; Andersen et al., 2012; Verheijen et al., 2016).

Enfin la dernière approche se veut de supprimer l'information PFT et d'estimer la valeur des traits fonctionnels à partir de principes d'optimalité. Plusieurs auteurs ont montré qu'en optimisant les paramètres de végétation pour des conditions environnementales données, on obtient une distribution continue des traits indépendante des PFTs qui permet de reproduire les différents flux biogéochimiques observés. Ainsi, Schymanski et al. (2009) présentent un nouveau modèle suivant l'hypothèse que la végétation maximise son profit carbone par rapport à des conditions environnementales données, et montrent que cette approche permet de s'affranchir d'une calibration PFT-dépendante du modèle.

Sur ce même principe d'optimalité, Pavlick et al. (2012) arrivent à reproduire les patterns glo-

baux des flux biogéochimiques sur la base de plusieurs *trade-off* qui déterminent la capacité de survie de la végétation simulée.

De même, [Maire et al. \(2012\)](#) mettent en avant la théorie de la coordination de la photosynthèse selon laquelle il existe un point de co-limitation de la carboxylation de la RUBISCO et de la régénération de la RuBP définis par la teneur en azote foliaire et les conditions environnementales.

Dans cette thèse j'aborderai ces trois différents aspects d'utilisation des traits à l'aide du modèle dynamique global de végétation (DGVM) ORCHIDEE.

1.5 Le modèle biosphérique ORCHIDEE

Tout au long de ma thèse j'ai utilisé le modèle global de végétation ORCHIDEE-FM (*Organising Carbon and Hydrology In Dynamic Ecosystems - Forest Management*). ORCHIDEE a été développé afin de simuler la dynamique de la biosphère continentale terrestre et les dynamiques spatiales et temporelles des stocks et des flux de matière et d'énergie associés ([Kriinner et al., 2005](#)). Pour les écosystèmes forestiers, ORCHIDEE couplé au module de gestion forestière (FM, [Bellassen et al. 2010](#)) permet de représenter explicitement les distributions en taille et en âge des peuplements.

1.5.1 Structure du modèle

ORCHIDEE est un modèle dit “*big leaf*”, i.e. qui représente toutes les propriétés et les processus de la canopée en une seule feuille représentative, pouvant fonctionner à l'échelle locale (site) ou globale. ORCHIDEE-FM est composé de quatre modules, **SECHIBA**, **STOMATE**, **FM** et **LPJ** (Fig.1.3) représentant des processus à des échelles temporelles différentes.

Le module SECHIBA calcule les échanges de carbone, d'eau et d'énergie à un pas de temps de 30 minutes. Le module STOMATE calcule les processus liés à l'allocation du carbone, la respiration, la décomposition de la matière ou encore la phénologie à un pas de temps journalier. Enfin, FM et LPJ fonctionnent à un pas de temps annuel. FM calcule l'évolution des peuplements forestiers, leur structure, les processus de compétition entre les arbres, les perturbations naturelles et anthropiques ou encore la limitation de la production primaire nette (NPP) liée à l'âge des arbres. Le module LPJ sert quant à lui à calculer la dynamique de la végétation. Tout au long de cette thèse la distribution de la végétation a été imposée, le module LPJ n'a donc pas été utilisé.

Dans cette thèse je me suis particulièrement intéressé aux processus photosynthétiques et phénologiques des écosystèmes forestiers. Les sections 1.5.2 et 1.5.3 détaillent uniquement les équations et les paramètres d'ORCHIDEE qui ont été étudiés dans les différents chapitres de cette thèse. Pour une description complète du modèle, se référer à [Kriinner et al. \(2005\)](#). A l'exception des processus phénologiques, les équations sont génériques pour tous les PFTs et seule leur paramétrisation diffère.

1. CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE ET PROBLÉMATIQUE

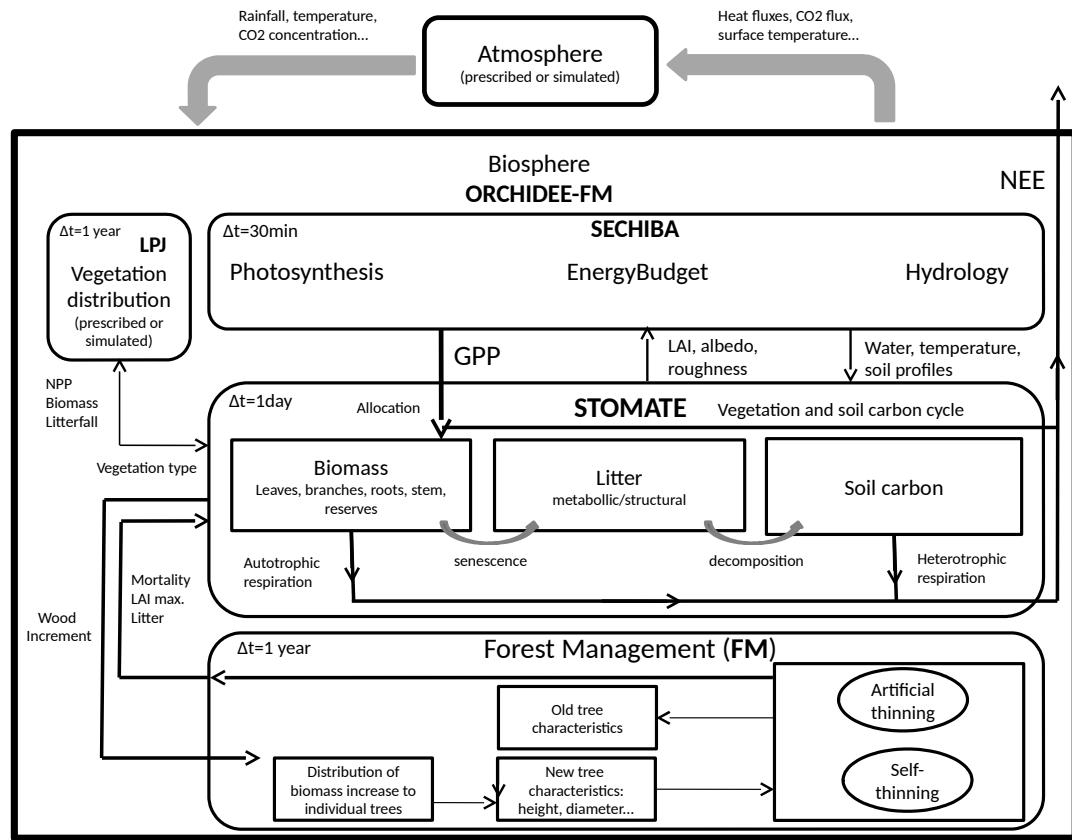


FIGURE 1.3 – Structure du modèle ORCHIDEE

1.5.2 Photosynthèse et conductance

ORCHIDEE permet de simuler les flux de matières et d'énergie entre la biosphère et l'atmosphère. Il permet ainsi d'estimer les différentes composantes des flux d'assimilation et de respiration de CO₂ des écosystèmes, soit l'échange net de CO₂ de l'écosystème (NEE pour *Net Ecosystem Exchange*) :

- Le flux brut de carbone vers la plante est appelé la productivité primaire brut (GPP pour *gross primary production*) et correspond au carbone nécessaire pour synthétiser les différents éléments de la plante.
- Une partie de ce carbone sera utilisée afin d'entretenir les processus métaboliques et les tissus existants (respiration de maintenance, *MR*) ainsi que pour assurer la synthèse de nouveaux tissus (respiration de croissance, *GR*).
- Enfin ORCHIDEE simule les flux de carbone émis par la décomposition de la matière organique de la litière et des sols (respiration hétérotrophe *HR*).

$$NEE = TER - GPP \quad (1.1)$$

$$= MR + GR + HR - A$$

avec *TER* la respiration totale de l'écosystème et *A* l'assimilation de l'écosystème (=GPP).

L'assimilation du carbone dans ORCHIDEE est régie par deux facteurs clés, que sont la cinétique chimique d'assimilation (A) et la conductance stomatique (gs).

L'assimilation pour les espèces en C3, est estimée à partir du modèle de Farquhar et al. (1980) :

$$A = W \cdot (1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}) - R_d \quad (1.2)$$

avec

$$W = \min(W_c, W_j)$$

$$W_c = \frac{Vcmax \times C_i}{C_i + K_c(1 + O_i/K_o)}$$

$$W_j = \frac{Vjmax \times C_i}{4.5C_i + 10.5\Gamma^*}$$

$$R_d = 0.011 \times Vcmax$$

où W correspond au taux de carboxylation effectif limité soit par la lumière W_j qui traduit la capacité de régénération de la RuBP, soit par les concentrations en CO₂ chloroplastique W_c traduisant l'activité enzymatique de la RUBISCO. $Jmax$ et $Vcmax$ correspondent respectivement au taux maximal de régénération de la RuBP et de carboxylation de la RUBISCO, Γ^* correspond au point de compensation en CO₂ de la photosynthèse, C_i à la concentration intercellulaire en CO₂, O_i à la concentration intercellulaire en O₂, K_o et K_c aux constantes de Michaelis-Menten de la spécificité de la RUBISCO pour respectivement le CO₂ et l'O₂ et enfin R_d correspond au terme de respiration sombre de la photosynthèse.

Dans ORCHIDEE, le taux de carboxylation est dépendant du stress hydrique (f_{water}) de la plante, de la température (f_{temp}) et de l'âge des feuilles ($f_{leafage}$) tel que :

$$Vcmax = Vcmax_{opt} \times f_{water} \times f_{temp} \times f_{leafage} \quad (1.3)$$

avec $Vcmax_{opt}$ le taux de carboxylation optimal (PFT spécifique).

Le stress hydrique est fonction de l'humidité et de la capacité au champs du sol tel que :

$$f_{water} = \frac{hum_{soil} - wlim_{min}}{wlim_{max} - wlim_{min}} \quad (1.4)$$

avec $wlim_{max}$ la capacité au champs, $wlim_{min}$ le seuil minimal d'humidité nécessaire à la plante et hum_{soil} l'humidité du sol. hum_{soil} décroît exponentiellement avec la profondeur de la couche de sol de surface sèche et le profil racinaire d'après De Rosnay and Polcher (1998).

L'effet de la température sur la photosynthèse est décrit par une fonction hyperbolique telle que :

$$f_{temp} = \frac{(T_{air} - T_{min})(T_{air} - T_{max})}{(T_{air} - T_{min})(T_{air} - T_{max}) - (T_{air} - T_{opt})} \quad (1.5)$$

avec T_{min} , T_{opt} et T_{max} les températures minimales, optimales et maximales du fonctionnement de la photosynthèse.

1. CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE ET PROBLÉMATIQUE

Enfin la photosynthèse est fonction de l'âge relatif des feuilles (a_{rel}) d'après le modèle d'Ishida et al. (1999).

$$a_{rel} = \frac{L_{age}}{L_{age,crit}} \quad (1.6)$$

avec L_{age} et $L_{age,crit}$ respectivement l'âge et l'âge maximal des feuilles.

Dans ORCHIDEE $Vcmax$ est maximal ($f_{leafage}=1$) tant que a_{rel} est inférieur à 0.5 et diminue linéairement jusqu'à atteindre $f_{leafage}=0.3$ lorsque L_{age} atteind $L_{age,crit}$.

La capacité de régénération maximale de la RuBP est fixée pour tous les PFTs telle que :

$$Vjmax_{opt} = Vcmax_{opt} \times 2 \quad (1.7)$$

L'évapo-transpiration est liée à l'assimilation par le modèle empirique de Ball et al. (1987) :

$$gs = g_{offset} + g_{slope} \frac{A \times h_r}{C_a} \quad (1.8)$$

avec g_{offset} et g_{slope} des constantes, h_r l'humidité relative de l'air et C_a la concentration en CO₂ atmosphérique.

1.5.3 Couvert végétal, phénologie et sols

Toute la végétation mondiale est représentée en 12 PFTs dans ORCHIDEE (section 1.3.1). Les différents PFTs sont listés en table 1.2. Chaque région modélisée est donc représentée par un mélange de ces 12 PFTs. Comme indiqué en section 1.5.1, la distribution des PFTs a été imposée pour toutes les simulations effectuées dans cette thèse. Seuls les PFTs forestiers (2 à 9) ont été utilisés pour cette thèse. Certains aspects spécifiques des herbacées en C3 (PFT10) ont été abordés dans les chapitres 5 et 6.

TABLE 1.2 – Liste des PFTs définis dans la version standard d'ORCHIDEE

PFT	description
1	sol nu
2	semperfiores tropicaux feuillus
3	décidus tropicaux feuillus
4	semperfiores tempérés conifères
5	semperfiores tempérés feuillus
6	décidus tempérés feuillus
7	semperfiores boréaux conifères
8	décidus boréaux feuillus
9	décidus boréaux conifères
10	herbacées C3
11	herbacées C4
12	cultures C3
13	cultures C4

La biomasse végétale est représentée par différents réservoirs dans lesquels le carbone assimilé va être distribué. Ainsi, on compte huit réservoirs représentant les feuilles, les fruits, les branches, le tronc, les réserves de carbohydrates, les racines et la distinction pour chaque réservoir entre le duramen et l'aubier. Les exsudats et les mycorhizes ne sont pas explicitement représentés. La distinction de ces différents réservoirs permet une représentation explicite de la partition des différents stocks de carbone et des processus de translocation lors des phénomènes phénologiques, comme par exemple la consommation des réserves glucidiques lors du débourrement des feuilles.

Aux différents pools de biomasse végétale s'ajoutent quatre réservoirs pour la litière et trois réservoirs pour le sol permettant de représenter les processus de décomposition de la biomasse cellulosique et ligneuse, de respiration hétérotrophe et de minéralisation du carbone. La texture du sol est représentée par les différentes fractions de sable, d'argile et de limon qui vont influencer les processus de respiration hétérotrophe.

Les processus hydrologiques du sol sont basés sur le modèle à 2 couches de Choisnel (1977), avec un réservoir de surface et un réservoir profond pour une épaisseur de sol totale fixée à 2 mètres. Le stress hydrique représenté dans ORCHIDEE est donc estimé à partir de l'eau disponible dans ces deux réservoirs et du profil racinaire. Le profil racinaire est décrit par une fonction exponentielle décroissante sur la profondeur totale du sol (Eq.1.9).

$$r_{pc} = \frac{1}{1 - \exp\left(\frac{-z_{soil}}{r_{prof}}\right)} \quad (1.9)$$

$$r_{prof} = \frac{1}{hum_{cst}} \quad (1.10)$$

avec r_{pc} le profil racinaire, z_{soil} l'épaisseur des différentes couches de sol, r_{prof} la profondeur totale des racines et hum_{cst} (0-1) une constante PFT spécifique déterminant la profondeur totale des racines.

Dans ORCHIDEE, la biomasse foliaire B_f est utilisée afin de déterminer l'indice de surface foliaire (LAI) à partir de la surface foliaire spécifique (SLA) :

$$LAI = B_f \times SLA \quad (1.11)$$

avec LAI en m^{-2} feuille par m^{-2} de sol, B_f en $gC\ m^{-2}$ et SLA en $m^2\ gC^{-1}$.

LAI a une fonction centrale dans ORCHIDEE car il est directement couplé à l'assimilation en modulant la photosynthèse et la transpiration. Pour chaque PFT, un seuil maximal de LAI est prescrit (lai_max).

LAI est influencé par les processus phénologiques. Actuellement, seuls les processus phénologiques des PFTs décidus et des herbacées sont explicitement représentés d'après les modèles paramétrés par Botta et al. (2000).

Pour les PFTs décidus, l'émergence des feuilles au printemps est définie à partir du modèle de Murray et al. (1989). Ce modèle somme les températures journalières (GDD) supérieures à un seuil spécifique (5 et 0°C respectivement pour les PFTs 6 et 8) à partir du 1^{er} Janvier. Lorsque GDD atteint un seuil critique GDD_{crit} , l'émergence des feuilles est initiée. Par ailleurs, GDD_{crit}

1. CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE ET PROBLÉMATIQUE

est modulé par la durée de “repos” perçue par la plante qui correspond à la somme des températures inférieures à 0°C du 1^{er} Novembre à la date de débourrement. A l’initiation du débourrement, une fraction des réserves de carbohydrates est utilisée pour développer les nouvelles feuilles jusqu’à l’atteinte d’un seuil de LAI (LAI_{happy}) :

$$LAI_{happy} = Klai \times lai_max \quad (1.12)$$

avec $Klai$ une fraction du lai_max (0-1).

L’utilisation des réserves de carbohydrates est distribuée uniformément entre les différents pools de carbone durant une période limitée par le paramètre $\tau_{leafinit}$, par défaut prescrit à 10 jours pour tous les PFTs.

Trois types de sénescences sont appliquées sur la biomasse foliaire d’ORCHIDEE : une sénescence de fond, constante, appliquée à tout les PFTs, une sénescence naturelle liée à l’âge des feuilles ($L_{age,crit}$) et appliquée à tout les PFTs, et enfin une sénescence climatique liée aux températures et aux disponibilités en eau qui n’est appliquée qu’aux PFTs décidus et aux herbacées. Les PFTs décidus ne sont sensibles qu’aux différences de températures. Ainsi lorsque la moyenne mensuelle des températures descend en dessous de la température critique T_{crit} , la sénescence climatique est initiée :

$$T_{crit} = a_{senes} \cdot T_l^2 + b_{senes} \cdot T_l + c_{senes} \quad (1.13)$$

avec T_l la température mensuelle, a_{senes} , b_{senes} et c_{senes} des constantes PFT spécifiques.

Une fois la sénescence climatique démarrée, les feuilles et les racines fines sont perdues à la même vitesse. Une fois que la LAI atteint 0.3, le reste de la biomasse foliaire passe directement dans la litière.

1.6 Objectifs et étapes de cette étude

1.6.1 Les enjeux scientifiques

Nous avons pu voir que l'utilisation des traits fonctionnels semble être prometteuse afin de répondre aux enjeux de cette thèse : comment améliorer la représentation de la végétation et de la diversité dans ORCHIDEE ?

Cette introduction a permis de définir trois pistes exploratoires que sont : 1) l'augmentation du nombre de PFTs et leur paramétrisation à partir des données de traits fonctionnels disponibles, 2) l'introduction d'une variabilité au sein des PFTs par l'utilisation de relations empiriques, 3) l'estimation d'une distribution continue de traits à partir de théories écologiques.

Je vais donc analyser les mérites de ces trois approches, dont découlent deux enjeux scientifiques :

- *Les capacités d'un modèle global à utiliser directement des observations de traits fonctionnels.* Les modèles globaux de végétation ont été construits et paramétrés pour fonctionner avec des PFTs. L'ajout de relations empiriques établies sur des observations n'est peut-être pas adapté à l'usage que l'on fait actuellement de ces modèles.
- *Intégrer à l'échelle de l'écosystème des traits mesurés à l'échelle de l'organe ou de l'individu.* La majorité des traits fonctionnels représentent des processus à l'échelle de la feuille ou de l'arbre, tandis que les modèles globaux simulent des processus à l'échelle d'un peuplement et d'un écosystème. Il est donc encore incertain que les relations et les valeurs des traits observées à une échelle fine soient retrouvées à l'échelle de la canopée.

1.6.2 Déroulement de cette étude et plan du manuscrit

Cette thèse fait suite aux travaux de Valentin Bellassen ([Bellassen et al., 2011](#)) qui a mis en avant deux perspectives d'amélioration de la modélisation des écosystèmes forestiers dans ORCHIDEE :

- la mise en place d'une procédure d'assimilation plus fine des caractéristiques des peuplements forestiers (hauteur, etc...) afin d'améliorer la représentation des volumes et des incrémentations en volumes simulés par ORCHIDEE
- une approche plus modulaire de la paramétrisation d'ORCHIDEE afin d'améliorer la variabilité spatiale et temporelle des flux et des stocks de carbone.

Ces deux aspects auraient pu être abordés. Cependant, mes premiers résultats (sections [2](#) et [3](#)) ont mis en lumière certaines limites liées à la représentation insuffisante des processus phénologiques et d'allocation de la biomasse chez certains PFTs. Par ailleurs, la première partie de cette thèse, destinée à affiner la représentation des conifères tempérés dans le modèle, a confirmé la nécessité d'améliorer la représentation de la plasticité des traits fonctionnels au sein d'ORCHIDEE. Par conséquent, j'ai axé cette thèse sur l'analyse de trois approches potentielles d'amélioration de la représentation des traits fonctionnels dans ORCHIDEE et des processus

1. CONTEXTE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE ET PROBLÉMATIQUE

phénologiques pour les conifères sempervirents, ces étapes étant nécessaires afin de donner tout son sens à une procédure d'assimilation de données allométriques.

La première section de cette thèse (chap.[2](#)) met en avant une nouvelle méthode permettant d'affiner la représentation des PFTs existant dans ORCHIDEE. Appliquée au PFT “conifères tempérés”, une classification hiérarchique des espèces dominantes de ce PFT a été réalisée sur la base de 12 paramètres clés liés aux processus de photosynthèse, de phénologie, d'allométrie et de gestion. Elle a permis de scinder de manière objective ce PFT en deux nouveaux groupes homogènes.

Cette nouvelle classification pour les conifères tempérés est validée au chapitre [3](#) où je montre qu'elle permet d'améliorer les caractéristiques allométriques des peuplements ainsi que leur variabilité spatiale. En revanche cette première application a mis en évidence certaines faiblesses du modèle ORCHIDEE, liées à la représentation des processus phénologiques et de l'allocation de la biomasse pour ce PFT.

A la suite de ces premiers résultats j'ai donc entrepris d'améliorer la représentation dans ORCHIDEE des processus de débourrement et de senescence des aiguilles pour les conifères. En me basant sur le réseau d'observation français RENECOFOR, je présente au chapitre [4](#) la paramétrisation et la comparaison de plusieurs modèles phénologiques, ainsi que les projections futures de l'évolution des dates d'émergence des aiguilles jusqu'à 2100 pour chacun de ces modèles.

Au chapitre [5](#), je compare deux approches différentes visant à introduire de la plasticité des traits au sein des PFTs. L'une de ces méthodes est basée sur l'utilisation de relations empiriques afin de prédire la valeurs des traits photosynthétiques à partir de plusieurs variables environnementales. La deuxième méthode consiste à prédire la valeur des traits à partir d'un modèle théorique qui permet d'estimer les concentrations optimales en azote foliaire pour des conditions climatiques données.

Dans les deux premières parties de cette thèse, j'ai utilisé des paramètres et des relations issues d'observations directes de traits fonctionnels afin d'estimer leur impact sur les flux de carbone simulés par ORCHIDEE. Dans la dernière partie (chapitre [6](#)), j'utilise une méthode inverse consistant à estimer la valeur des traits d'ORCHIDEE à partir de l'optimisation du modèle contre des mesures de flux carbone sur site. Je montre par cette méthode qu'il est possible de retrouver à l'échelle de la canopée, des relations trait-trait et trait-environnement observées sur le terrain à l'échelle foliaire.

Le chapitre [7](#) conclue cette thèse et reprend les différents résultats que j'ai obtenu durant ces trois années et résume les avantages et les inconvénients des différentes approches qui ont été abordées dans ce manuscrit.

APPROCHE 1 : DISCRÉTISATION OPTIMALE EN PLUSIEURS PFTs

ES modèles globaux utilisent une représentation discrète de la végétation, basée sur une douzaine de types fonctionnels de plantes (PFTs) dont les paramètres sont fixes et principalement définis sur quelques observations à l'échelle du site. Même si cette représentation permet de simuler de manière satisfaisante les différents flux de matière et d'énergie à l'arbre échelle, on observe de nombreux biais spatiaux lorsqu'on descend à une échelle régionale.

Dans ce chapitre nous présentons une nouvelle approche permettant d'améliorer la représentation de la végétation par une classification hiérarchique des espèces à partir des similitudes de leurs paramètres. Cette classification est basée sur différents paramètres clés qui gouvernent les processus photosynthétiques, phénologiques, allométriques, et de gestion, dont les valeurs proviennent d'une revue de la littérature ainsi que des données de la base de traits TRY ([Kattge et al., 2011](#)).

Cette nouvelle approche a été testée sur les forêts de conifères tempérés telles que définies dans le modèle ORCHIDEE, et a été plus spécifiquement appliquée aux cinq essences majeures Françaises, *Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Pinus pinaster* et *Pseudotsuga mensiezii*.

Nous montrons dans ce chapitre que le PFT représentant tous les conifères tempérés dans ORCHIDEE peut être objectivement séparé en deux catégories distinctes regroupant d'un côté *Abies alba*, *Picea abies* et *Pseudotsuga mensiezii*, et de l'autre côté *Pinus sylvestris* et *Pinus pinaster*, sans avoir besoin de paramétriser chaque espèce indépendamment. Cette méthode d'amélioration de la discrétisation de la végétation sans passer par une description explicite des paramètres de chaque espèce semble prometteuse afin d'améliorer la représentation des PFTs dans les modèles globaux tout en gardant un nombre de PFTs raisonnable.



Résumé des résultats principaux

Résultats :

- Le PFT “conifères tempérés” défini dans ORCHIDEE peut-être objectivement séparé en deux sous catégories homogènes à partir d'une classification hiérarchique d'une dizaines de paramètres clés liés aux processus photosynthétiques, phénologiques, allométriques et de gestions qui le caractérisent.
- Les valeurs observées des paramètres différent des valeurs obtenues par optimisation du modèle ORCHIDEE vis-à-vis des données de flux de carbone et de chaleur latente mesurées par eddy-covariance.

Conclusions :

- La représentation actuelle des PFTs dans les modèles globaux peut être facilement améliorée par la méthode de classification présentée dans ce chapitre. Cependant cette méthode ne peut s'appliquer qu'aux PFTs représentant des écosystèmes avec une diversité faible à moyenne (forêts boréales et tempérées par exemple) à cause du nombre important d'observations nécessaire pour la paramétrisation.
- Les valeurs des paramètres issues de la littérature sont différentes des valeurs utilisées dans ORCHIDEE, suggérant l'incapacité du modèle à intégrer directement des données d'observations.

2.1	Introduction	24
2.2	Method	26
2.2.1	Description of the ORCHIDEE-FM model	26
2.2.2	Selection of key eco-physiological parameters	27
2.2.2.1	Key parameters of FM	28
2.2.2.2	Key parameters of ORCHIDEE	28
2.2.3	Litterature review of key parameters	31
2.2.3.1	Rate of carboxylation (P) - $Vcmax_{25}$	32
2.2.3.2	Slope of the Ball-Berry relationship for stomatal conductance (P) - $gslope$	32
2.2.3.3	Specific Leaf area (P) - SLA	33
2.2.3.4	Critical leaf age for leaf senescence (P) – $Lage,crit$	33
2.2.3.5	Biomass-circumference allometry (B)- a_{bc} and b_{bc}	33
2.2.3.6	Self-thinning coefficients (B)- α_{st} and β_{st}	34
2.2.3.7	Targeted Relative Density Index (B)- rdi_{target}	34
2.2.4	Clustering of species based on reviewed parameters	35
2.3	Results	36
2.3.1	Synthesis of parameter values	36
2.3.1.1	Differences between species	36
2.3.1.2	Differences between literature and EC optimization results	36
2.3.1.3	Differences between literature and values derived from forest inventory data for B-parameters	39
2.3.2	Species clustering	39
2.4	Discussion	40
2.4.1	The species clustering method	40
2.4.2	Inconsistencies between parameter values from eddy covariance data and literature review	42
2.4.3	Key eco-physiological parameters selection	44
2.4.3.1	Limits of the literature search approach	44
2.4.3.2	Rate of carboxylation - $Vcmax_{25}$	44
2.4.3.3	Slope of Ball-Berry relationship for conductance - $gslope$	45
2.4.3.4	Specific Leaf area and Critical leaf age for leaf senescence - $Lage,crit$ and SLA	46
2.4.3.5	Biomass-circumference allometry parameters - a_{bc} and b_{bc}	46
2.4.3.6	Self-thinning coefficients - α_{st} and β_{st}	46
2.4.3.7	Target Relative density index triggering thinning operations - rdi_{target}	47
2.5	Conclusion	47
2.6	Supplementary material	48

Les résultats de cette étude font l'objet d'un article soumis dans le journal *Global Ecology and Biogeography*.

2.1 Introduction

Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs) simulate biogeochemical and hydrological processes involved in ecosystem functioning, which control ecosystem state variables such as the fluxes of carbon, energy and water from local up to global scale. DGVMs also simulate the response of processes and state variables to environmental drivers. These models currently use a discretized representation of vegetation using Plant Functional Types (PFT), with generally a dozen of different PFTs representing the world vegetation. Each PFT is supposed to represent a «mean» type of vegetation defined by a set of traits (translated to model parameters), some of them being fixed to a constant value for all the PFTs. While the use of a limited number of PFTs is practical to investigate global biogeochemical cycles at a large scale, this rather rigid representation of the vegetation does not allow a robust analyzes of future vegetation dynamic and is source of large uncertainties in model predictions (Alton, 2011).

The research question of uncertainties related to the discrete and rigid representation of PFTs in DGVMs has been addressed using different approaches (Kleidon and Mooney, 2000; Reu et al., 2011; Van Bodegom et al., 2012; Wullschleger et al., 2014; Verheijen et al., 2015). All these studies point out to the necessity to have a more flexible approach to represent the diversity of species and management types in DGVMs rather than a small number of PFTs attached to the same parameter values.

One approach is to define more PFTs, or a continuous parameterization using a trait-based approach, to reproduce the continuous spatial variability of parameters within a given PFT (Van Bodegom et al., 2012; Pavlick et al., 2012; Verheijen et al., 2012). A continuous parameterization of parameters seems a promising approach and should improve the representation of some processes like photosynthesis. However this method need a lot of data for model calibration. Although plant trait databases collect an increasingly large number of relevant data, the quality and the spatial representativeness of these data might not yet be sufficient to derive robust relationships at the global scale, and even less so at regional scale, such as in our case for temperate conifer forests in Europe.

Another approach is to define one PFT for each species of interest. This strategy could be conceivable for example for forests in Europe where few dominant tree species prevail, but it is impractical in higher biodiversity systems such as grasslands, Mediterranean or Tropical forests.

This study is an attempt to address the above formulated research question through the case study of improving the representation of spatial variability of the ORCHIDEE-FM parameters for the PFT temperate needleleaved forest (TNF) over France. The ORCHIDEE-FM DGVM (“Organising Carbon and Hydrology In Dynamic Ecosystems – Forest Management”; Krinner et al. 2005; Bellassen et al. 2010) simulates the growth, and the competition between individuals leading to mortality within a forest stand, and optionally an idealized management practice of even-aged forests. This idealized stand-level management trajectory is typical of intensively managed European forests in the context of maximizing wood production. This version of the

DGVM was validated for temperate broadleaves and needleleaves forest of France and Europe against, among other data sources, biometric data obtained from numerous plots from national forest inventories (Bellassen et al., 2011).

Although simulations of biomass and volume increment were satisfactory for broadleaf forests, for temperate needleleaved forests, the model was not able to reproduce stand characteristics as a function of age, such as standing volume and volume increment. For needleleaved forests, they found regional biases in stand representations which could not be corrected by simply optimizing parameters compared to broadleaved forests. Bellassen et al. (2011) concluded that the main reason for this model systematic error is related to using a unique conifer PFT associated with a single set of parameters. This rigidity in the representation of temperate conifer forests assumes more weaknesses of the model due to the discretization of vegetation, rather than on its internal structure.

More specifically, we seek to know in this study if an objective distinction of TNF species for their inclusion in the DGVM can be made based on eco-physiological attributes related to photosynthesis, phenology, allometry and differences in management practices. Hence, we put forward a new approach for improving the representation of PFTs based on literature review and field data analysis, which proceeds in three steps :

1. We first selected 12 key eco-physiological parameters related to photosynthesis capacity, phenological processes, allometric and management parameters for TNF forests in France, based on a sensitivity study and on a previous study that optimized some of the ORCHIDEE parameters against net ecosystem exchange (NEE) and latent heat eddy covariance flux measurements from TNF sites ;
2. Next, we retrieved a range of values for each parameter based on a literature review, and the TRY global trait database (Kattge et al., 2011) which contains three million trait entries for 69 000 out of 300 000 plant species. This search was restricted to the five most abundant commercial TNF species present in France (Vallet et al., 2006) : Silver fir (*Abies alba*), Norway Spruce (*Picea abies*), Maritime pine (*Pinus pinaster*), Scot pine (*Pinus sylvestris*) and Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) ;
3. Based on the results of 1) and 2), we show that TNF species can be objectively regrouped into two homogeneous clusters that have parameter similarities, using a hierarchical classification. The consistency between PFTs based on parameter values from the literature and PFTs used by ORCHIDEE was assessed by comparing the parameter values of each cluster defined with independent photosynthesis and phenological data from the literature to the values obtained from the calibration of ORCHIDEE using eddy covariance (EC) latent heat and NEE measurements (Santaren et al., 2007; Kuppel et al., 2014)

The second part of this work is a proof of concept showing that the approach presented in this study can eliminate most of the systematic bias between ORCHIDEE-FM simulations and spatially explicit estimates based on national forest inventory data for TNF forests (section 3).

2.2 Method

2.2.1 Description of the ORCHIDEE-FM model

ORCHIDEE is a process-oriented vegetation model designed to be run from local to global scales (Krinner et al. 2005). In the standard version of ORCHIDEE (v.1.9.6), an average forest is simulated as a mature stand in near steady-state equilibrium between growth and mortality. For given vegetation, soil type and climate condition, ORCHIDEE simulates the carbon, water and energy budget on a half-hourly time step (fig.2.1).

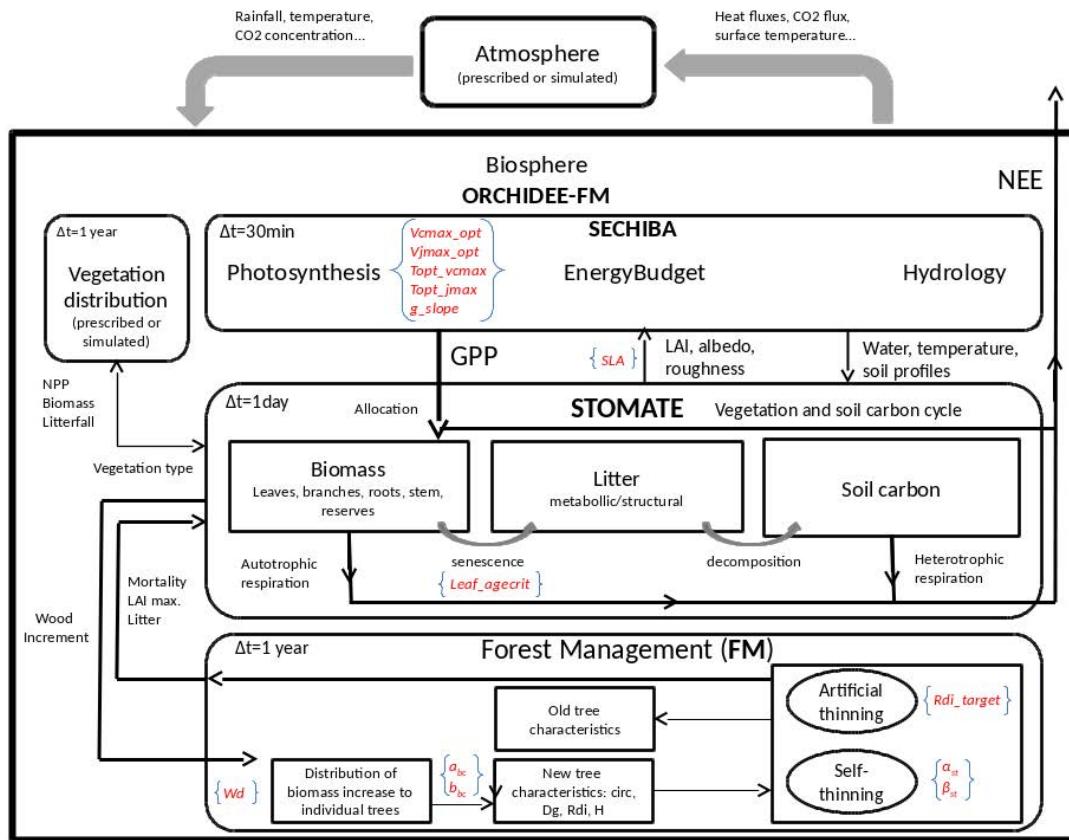


FIGURE 2.1 – Representation of the ORCHIDEE-FM model and related processes.

ORCHIDEE computes gross primary productivity (GPP) and photosynthates are then allocated to the different biomass compartments. Carbon is cycled through ecosystems and back to the atmosphere via biomass mortality, litter and soil organic matter decomposition. The version used here (v.1.9.6) currently does not simulate the nitrogen cycle, which is part of a separate branch of the model (Zaehle and Friend, 2010).

ORCHIDEE (v.1.9.6) does not represent important processes driving the evolution of stand structure such as competition, forest management or age-limitation of net primary production (NPP) and is therefore not suited to simulate managed forests, or forests recovering from disturbance. As such, the standard version is not appropriate to simulate forest carbon stocks in

Europe where all forests are managed.

In order to simulate forest self-thinning and management, several processes were added to ORCHIDEE (v.1.9.6) by [Bellassen et al. \(2010\)](#) as a forest management module (FM ; fig.[2.1](#)). The FM module shifts from an “average tree” representation to the simulation of the distribution of individual trees and includes both rules for natural mortality and human interventions. Each year, the aboveground stand-scale wood increment simulated by ORCHIDEE is distributed among individual trees belonging to different diameter classes according to the rule of [Deleuze et al. \(2004\)](#) : the basal area of each individual tree increases proportionally to its circumference above a certain circumference threshold. The initial number of trees is prescribed. Mortality due to natural competition relies on the self-thinning rule of [Reineke \(1933\)](#) while another set of rules drives mortality due to human interventions such as thinning or clear-cuts.

As a result, this new version of the model inclusive of forest management, ORCHIDEE-FM (v.1.9.6-rev.30), is able to simulate the carbon stocks and detailed stand structure of forests of varying ages ([Bellassen et al., 2011](#)) and its results can be directly compared with forest inventories or long-term ecological site observation. Its equations are fully described in [Bellassen et al. \(2010\)](#).

2.2.2 Selection of key eco-physiological parameters

The equations of ORCHIDEE contain parameters controlling eco-physiological variables (fluxes) and phenology. In addition, the ORCHIDEE-FM version has parameters (FM parameters) that control the biomass dynamics, stand density, circumference and height distributions. Each module, time step of processes and parameters are illustrated in fig.[2.1](#).

The starting point for improving the description of TNF forests consists in the determination of the variability of *influential* eco-physiological parameters among species that belong to this PFT. Among all the parameters used in ORCHIDEE, we defined as influential those controlling the stand biomass. The selection of influential parameters was carried out by crossing information from previous sensitivity tests made by [Bellassen et al. \(2010\)](#) (hereafter BE10) and results of an inversion of ORCHIDEE eco-physiological parameters made by [Kuppel \(2012\)](#) using eddy covariance measurements (hereafter KU12).

Both methods allow the determination of different sensitive parameters, given different “target” state variables. BE10 identified “slow” parameters that matter for stand density and biomass dynamics on time scales of decades (hereafter B-parameters), while KU12 optimized mainly “fast” parameters that control physiological processes controlling fluxes (hereafter P-parameters), mainly on time scales of day to season. Both fast and slow parameters interact with each other in determining the ecosystem carbon state through the ORCHIDEE-FM equations (Fig.[2.1](#)). This interaction is non-symmetrical. Slow parameters controlling long-term forest growth and carbon have a small impact on hourly to seasonal fluxes, whereas fast parameters do influence decadal NPP and thus a change from their default value is expected to modify the decadal stand-scale demography and long-term carbon dynamics.

Processes where the different FM and ORCHIDEE parameters identified in this study are involved are illustrated in red (fig. 2.1) and listed in Table 2.1.

The default values of these parameters for the TNF PFT in ORCHIDEE are as defined by Krinner et al. (2005) and by Bellassen et al. (2010), as listed in 2.2. Optimized values obtained from inversion of the fast parameters against EC measurements are from Santaren et al. (2007) and Kuppel et al. (2014), hereafter KU14.

2.2.2.1 Key parameters of FM

The systematic sensitivity analysis of BE10 was performed for the FM module of ORCHIDEE. Sixteen parameters controlling forest stand dynamics for a mono-aged TNF stand were varied one by one by a factor 1.5 and 0.5. These are height/circumference or circumference/biomass allometric parameters, stand density, wood density, thinning threshold, branch ratio, mortality and age decline of NPP. The sensitivity of the model was diagnosed for 9 stand level output biometric variables including average tree height, standing volume or mean diameter (Table S2.1 ; see BE10 Fig 9 for a summary).

In this study, we select a “key” parameter, or an influential one, if a 50% change applied to its value causes a change in at least five (over 9) output biometric variables of greater magnitude than 50%. Only three FM parameters satisfy this condition : the coefficients that govern the tree biomass-to-circumference allometry ($circ_{bm}$), the self-thinning slope ($selth_{curve}$) and the threshold of stand density at which forest anthropogenic thinning is set to occur (rdi_{target}).

2.2.2.2 Key parameters of ORCHIDEE

The parameter optimization of KU12 focused on fast eco-physiological parameters of the ORCHIDEE that control hourly fluxes of CO₂, heat and water vapor, based on eddy-covariance data from 20 TNF sites. The list and function of each parameter optimized is given in Table S2.2 (refer to KU12 for more detail about processes).

Our criteria for selecting key parameters from the KU12 results are more qualitative than for the FM module. The aim of their optimization being to find a parameter set (posterior) which minimizes a quadratic distance (minimum of a cost function) between model outputs and the corresponding observations, only parameters showing high inter-site variability in their posterior values within TNF PFT were selected. The rationale for this criterion is that the cause of variability may potentially be due to species difference not included in the model structure, which is precisely what we want to improve in this study. The most sensitive parameters chosen for ORCHIDEE differ between sites and depend on the time scale considered (KU12) but in general, the influential parameters determining NEE at TNF forest sites are : the maximum leaf level limited carboxylation rate normalized at 25°C ($Vcmax_{opt}$), the optimal temperature of photosynthesis (T_{opt}), the slope of the Ball-Berry linear relationship between conductance ($gslope$) and net assimilation rate, the specific leaf area (SLA) and the critical leaf age for leaf senescence ($L_{age,crit}$). Two other parameters optimized in KU12 and related to heterotrophic respiration were excluded because they are more related to decomposition than to biomass dynamics and the improve-

TABLE 2.1 – List of parameters used in ORCHIDEE-FM, equations and processes involved.

Parameter	Description	Equation used in ORCHIDEE-FM	Processes involved
V_{max_opt}	Optimal maximum rate of carboxylation ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	$V_c = \frac{V_{max, opt} \times C_i}{C_i + Kc(1 - \frac{Oi}{Ko})}$ V _c = RUBISCO activity ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) O _i = intracellular oxygen concentration K _c and K _o =Michaelis-Menten constants of RUBISCO activity	Impact the gross primary production and substantially the stomatal conductance
T_{opt}	Optimal temperature of photosynthesis (°C)	$V_c = V_{max, opt} \times \frac{(T_{air} - T_{max})(T_{air} - T_{min})}{(T_{air} - T_{max})(T_{air} - T_{min}) - (T_{air} - T_{opt})^2}$ T _{air} = Air temperature (°C) T _{min} , T _{max} = minimal and maximal temperature of photosynthesis (°C)	Impact the temperature dependency of the photosynthesis and daily and seasonal variations of the GPP. It is the same equation used for V _{max} (maximal rate of the RubP regeneration)
$gslope$	Slope of stomatal conductance in the Ball-Berry model (unitless)	$g_s = g_{min} + g_{slope} \times A \times \frac{h_r}{C_a}$ g _s = stomatal conductance ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) A = net assimilation of the photosynthesis ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) h _r = relative humidity (unitless) C _a = boundary layer CO ₂ concentration (mol mol^{-1}) g _{min} = empirical coefficients ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Parameter which modify the slope of the linear relationship between the stomatal conductance and the assimilation. It substantially impacts the estimation of the NEE and LE.
SLA	Specific length area ($\text{nm}^{-2}\text{mg}^{-1}$)	$LAI = SLA \times Bm_{leaves}$ LAI= Leaf area index (m leaves m^{-2} ground) Bm_leaves= leaves biomass (mgC)	Parameter which determine the Leaf Area Index and impact the GPP.
$lage, crit$	Critical leaf age for leaf senescence (month)	$V_c = V_{max, opt} \times e_{rel} \left(\frac{af}{Leaf\ agetcrit} \right)$ af= leaf age Leaf _{age,crit} = mean leaf lifespan $e_{rel} = \frac{\text{relative efficiency}}{V_{max} = 2 \times V_{max}}$	Parameter which determine the mean leaf lifespan. It impacts the photosynthetic activity and the senescence of leaves.
V_{jmax}/V_{max}	Maximum flux of electron / maximum rate of carboxylation ratio	$V_{jmax} = \frac{M}{D \times b_{bc}}$ V _{jmax} = maximal rate of the RubP regeneration ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) M = total aboveground tree dry biomass (kg) D = diameter at breast height (cm)	The parameter impacts the estimation of the GPP and substantially impacts the stomatal conductance.
a_{bc} b_{bc}	Coefficient of biomass-circumference allometry	$M = a_{bc} \times D^{b_{bc}}$	Determines the circumference of trees and impact thinning events and the exportation of biomass
α_{st} β_{st}	Coefficient of self thinning equation	$dens_{max} = \frac{\alpha_{st}}{Dg\beta_{st}}$ dens _{max} = stand maximum density in ind ha ⁻¹ (individuals per hectare) Dg = quadratic mean diameter (meters).	Determines the maximal density of trees in the stand. Impacts thinning events and consequently the biomass distribution among trees
rdi_{target}	Targeted value or relative density index (unitless)	$thinning_{frdi} = rdi_{target} \pm \delta rdi$ rdi = relative density index δrdi = tolerable variation of rdi around rdi_{target}	Determines the moment when the thinning occurs. Impacts the biomass and exortation

TABLE 2.2 – Median values reviewed for each species, values from previous optimization of parameters and current values used in ORCHIDEE.

Parameter	Description	Current value	Santaren et al. 2007	Median value from literature								Unit	
				TNF	TNF	TNF	A _{db}	P _{abi}	P _{men}	P _{syI}	P _{pin}	PFT1	PFT2
V _{max25}	Optimal maximum rate of carboxylation	35	41.7	31.94	46	46.77	38.35	106.61	90.3	45.5	100.2	61	μmol m ⁻² s ⁻¹
T _{opt}	Optimal temperature of photosynthesis	25	-	17.49	36.81	31.58	29.94	27.56	38.84	31.73	33.2	32.34	V _{max} °C
g _{slope}	Slope of stomatal conductance in the Ball-Berry model	9	8.1	8.841	-	5.94	-	5.59	10.05	-	-	-	-
g _{max}	Maximal stomatal conductance	-	-	-	3.41	3.88	4.12	3.9	3	3.89	3.78	3.89	mm s ⁻¹
SLA	Specific length area	4.63	-	10	5.51	5.4	7.08	4.73	3.1	5.6	4.73	4.85	mm ⁻² mg ⁻¹
L _{age,crit}	Critical leaf age for leaf senescence	29.5	-	35.6	98.7	102.33	65.4	34	51	78	42.5	51	Months
J _{max/V_{max}}	Maximum flux of carboxylation / electron /	2	-	-	2.2	2.2	3.01	2.1	2.5	2.2	2.1	2.2	-
a _{bc}	Coefficient of biomass-circumference allometry	7.03bbc-4.76	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	kgDM
b _{bc}	Coefficient of biomass-circumference allometry	2.295	-	2.52	2.36	2.4035	2.2355	2.13	2.37	2.234	2.355	ln(kgDM) ln(m) ⁻¹	
a _{st}	Coefficient of self thinning equation	12.2	-	-	12.548	12.7925	12.3165	12.48097	12.544	12.4995	12.544	12.5	ln(ind ha ⁻¹)
β _{st}	Coefficient of self thinning equation	1.6	-	-	1.7505	1.664	1.6255	1.7915	1.815	1.664	1.815	1.7295	ln(ind ha ⁻¹)
r _{di,target}	Targeted value or relative density index	0.75	-	0.59	0.54	0.63	0.44	0.59	0.56	0.64	0.56	-	-

TABLE 2.3 – Total number of values retrieved for each parameter before and after filtering. Total number of corrected values and total number of values used by species for the hierarchical classification.

Parameter	Number of data from literature / TRY					number of data		
	<i>Abies alba</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pseudotsuga mensiezii</i>	Final Total	Corrected	Before Filtering
<i>Vcmax25</i>	13/0	30/3	13/0	15/2	20/0	93	39	128
<i>Topt</i>	2/0	2/0	2/0	2/0	2/0	10	0	10
<i>gslope</i>	0/0	07/6	2/0	8/0	0/0	23	0	23
<i>gsmax</i>	10/0	20/1	21/0	18/1	15/0	86	21	100
<i>SLA</i>	3/23	13/10	20/3	24/224	10/6	336	0	650
<i>Lage_crit</i>	2/2	7/2	7/0	17/4	4/2	47	0	49
<i>Jmax/Vcmax</i>	19/0	25/2	7/0	11/1	5/0	70	0	85
<i>bbc</i>	3/0	39/0	3/0	22/0	12/0	79	-	-
<i>ast</i>	2/0	6/0	3/0	8/0	4/0	23	-	-
<i>Rdi_target</i>	1/0	1/0	1/0	1/0	1/0	5	-	-

ment of PFT representations (these two discarded parameters are the factor of the exponential temperature dependency of the heterotrophic respiration ($Q10$) and the multiplicative factor of initial carbon stocks in the soil (K_{soilC})). The only fast parameter showing variability between TNF sites and not related to photosynthesis and the surface energy budget is the slope of the relationship between temperature and maintenance respiration (MR_a). Yet, too few data by species were available in the literature and we thus decided to exclude this parameters from our analysis.

2.2.3 Litterature review of key parameters

We gather species-specific data for the values of each parameter listed in Table 2.1. A search from the literature (up to 2012) was conducted for dominant TNF species of France. In addition of this literature search, a large number of values were obtained through the TRY database (Kattge et al., 2011), especially for *SLA*. The number of values found for each parameter is indicated in Figure 2.2 and Table 2.3, from both the literature search and the TRY database.

The method we followed is first to search for the literature easily accessible for each species and each parameter. We then restricted the search to temperate regions (Köppen classification ; Peel et al. 2007). We paid special attention to redundancy between TRY and literature values, the physiological meaning of values found in the TRY database and we used the median value of reported values at a given site when multiple single measurements were available. The use of mean values reduced the size of the dataset and sampling bias where a few best-measured sites dominate the parameter value inferred for a given TNF species.

For all parameters identified as influential in section 2.2.2, we tried to minimize the uncertainty due to different measurement methods by filtering or correcting data when it was possible. Values were not corrected according to environmental variability nor species provenance or age. All references searched for each parameter described in section 2.2.3.1 to 2.2.3.7 can be found in annex and a detailed description of the methodology used to homogenized values in the supplementary material ([link to Appendix C](#)).

2.2.3.1 Rate of carboxylation (P) - $Vcmax_{25}$

We report between species differences and similarities for different parameters (Figure 2.2), starting from leaf-scale $Vcmax_{25}$ at 25°C, current atmospheric CO₂ concentration and optimal light conditions. Only leaf gas exchange measurements of Vcmax performed either on current year and one-year-old needles were retained in order to improve the comparability of estimates and to avoid a bias from needle age on the inferred $Vcmax$ for each species (Ishida et al., 1999; Niinemets, 2002). $Jmax$ values at reference temperature 25°C, were also compiled together with $Vcmax_{25}$ to calculate the ratio $Jmax_{25}/Vcmax_{25}$.

The ORCHIDEE version used in this study does not simulate the nitrogen cycle. Even if nitrogen concentration impacts photosynthesis capacity (Evans, 1989; Hughes and Fahey, 1994), too few data with both $Vcmax$ and nitrogen concentration were collected to allow a correction for nitrogen leaf status at a species scale. Thus no corrections were applied. No correction was applied for photorespiration either.

To collect more data we also included all $Vcmax$ measured at a temperature within ±5°C of 25°C after a correction according to the temperature function currently used in ORCHIDEE (Krinner et al., 2005). Two optimal temperature were reviewed, T_{optv} and T_{optj} respectively for $Vcmax$ and $Jmax$, the maximum rate of photosynthesis limited by electron transport.

To minimize the effect of needle acclimation to light we took only values of $Vcmax_{25}$ of fully exposed leaves at the top of the canopy as we seek to represent Vcmax in optimal conditions. Whenever $Vcmax_{25}$ was expressed on a total needle area basis (St), it was converted to a projected needle area basis (Sp), using original St/Sp ratio used in publications. When this ratio was not indicated, we used a ratio of two (Chen and Black, 1992). The implication of using this ratio is addressed in the discussion. Respectively 2 and 6 values were corrected with the original published ratio for *Pinus sylvestris* and *Picea abies* species. Eight values were corrected with a ratio of 2 for *Pinus pinaster*.

2.2.3.2 Slope of the Ball-Berry relationship for stomatal conductance (P) - g_{slope}

Several DGVM models use the Ball-Berry relationship (or derivatives) (Foley et al., 1996; Kuchuk et al., 2000; Cai and Dang, 2002; Medlyn, 2004) which is the case of ORCHIDEE :

$$g_s = g_{min} + g_{slope} \cdot A \cdot \frac{hr}{C_a} \quad (2.1)$$

where g_s is the stomatal conductance ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), A is the net assimilation of the photosynthesis ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), hr is the relative humidity (unitless) and C_a is the boundary layer CO₂ concentration ($\mu\text{mol mol}^{-1}$), g_{slope} (unitless) and g_{min} ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) are empirical coefficients.

Although little data was available we reviewed values of g_{slope} . The number of data was insufficient to perform any analysis per species (Table 2.3). We decided to retain another parameter from the literature, the maximal conductance (g_{smax} – even if not directly used in ORCHIDEE). We defined g_{smax} as the maximum conductance measured at one site at any measurement period. The value of g_{slope} appears to be a “key” parameter in the parameter optimization using

EC flux data but we have no evidence for gs_{max} to be also a key parameter. Then the following analyses were performed both including or excluding gs_{max} as “key” parameter. As for $Vcmax_{25}$, gs_{max} was converted on a projected needle area basis when needed (section 2.2.3.1). According to Körner (1979), when stomatal conductance was published in $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, we converted values in mm s^{-1} (assuming constant atmospheric conditions).

2.2.3.3 Specific Leaf area (P) - SLA

Specific leaf area (SLA in $\text{mm}^{-2}\text{mg}^{-1}$) is the ratio of projected leaf area to leaf dry mass. In DGVMs, it influences the efficiency at which the leaf captures light relative to the biomass invested in the leaf. A lot of data was already available in the TRY database (266 values), and the total number of data retrieved for this parameter is more than three times higher than for $Vcmax_{25}$ or $gslope$ (Table 2.3). No correction was applied to SLA values.

2.2.3.4 Critical leaf age for leaf senescence (P) – $L_{age,crit}$

Photosynthesis activity is closely related to leaf age (Ishida et al., 1999). In ORCHIDEE, leaf photosynthesis is function of a key parameter $L_{age,crit}$, the critical leaf age for leaf senescence (Table 1 and Equation A22 in Krinner et al.). This parameter directly governs the value of $Vcmax$ and then the decline of carbon assimilation with needle age. In the literature reviewed, we consider as $L_{age,crit}$ the age of the oldest needle cohort of the tree, i.e. the maximal needle age.

2.2.3.5 Biomass-circumference allometry (B)– a_{bc} and b_{bc}

The allometry model used in FM for calculating the biomass of each tree individual (M) given its diameter (D), takes the form of the power function :

$$M = a_{bc} \cdot D^{b_{bc}} \quad (2.2)$$

where a_{bc} and b_{bc} , are parameters, M the total aboveground tree dry biomass and D the diameter at breast height.

a_{bc} and b_{bc} have been shown to be strongly correlated with each other (Zianis and Mencuccini, 2004) with $a_{bc} = 7.03 b_{bc}^{-4.76}$. Because a_{bc} and b_{bc} were found to be correlated, we only retained b_{bc} values for each species from data gathered by Zianis and Mencuccini (2004) in their meta-analysis of 21 coniferous species from 67 studies.

In addition we decided to fit parameters of biomass-circumference relationships against French national forest inventories (NFI) data (2005-2012 ; IFN 2012) for each conifer species (nb observations : *Abies alba*-8149 ; *Picea abies*-7828 ; *Pinus pinaster*-5008 ; *Pinus sylvestris*-7929 ; *Pseudotsuga mensiezii*-4245) to check for the consistency of the values reported by Zianis and Mencuccini (2004). The raw data are available on the NFI website : <http://inventaire-forestier.ign.fr/>.

Each year 7000 points (determined by photo-interpretation of 50000 points randomly sampled at a resolution of 10km) over the entire French metropolitan territory are inventoried following

the NFI protocol (L'IFN, 2006). Measured parameters at each point are the circumference at breast height for all the trees with diameter higher than 7.5 cm, radial growth of the last five years and height of each tree which are recorded on a concentric plot with a diameter of 15m. For even-aged stands, a few trees are cored to the stem center to estimate the stand age. We pooled together the results of eight measurement campaigns (2005-2012). The sample size covering eight years consists in 33159 observations of evergreen needleleaves trees. For trees with both observations of height and circumferences we managed to estimate the total aboveground volume using form equations of Vallet et al. (2006) :

$$V_{tot} = form \frac{1}{40000\pi} \cdot c_{130}^2 \cdot h_{tot}$$

$$form(c_{130}, h_{tot}) = (\alpha + \beta \times \gamma \times \frac{\sqrt{c_{130}}}{h_{tot}})(1 + \frac{\delta}{c_{130}^2}) \quad (2.3)$$

where V_{tot} is the mean volume of the trees, c_{130} is the mean circumference at 130 cm, h_{tot} is the height of the tree, and α , β , γ and δ species specific empirical coefficients established by Vallet et al. by fitting French NFI data.

For empirical coefficients by species refers to Table 4 of Vallet et al. (2006). The total aboveground biomass was calculated for each tree as the product of volume by wood density (kg m^{-3} ; FCBA 2014). For the fitting of 2.2 all the trees are used with no differentiation by tree age.

2.2.3.6 Self-thinning coefficients (B)– α_{st} and β_{st}

In FM, Reineke rule 2.4 is used to determine when self-thinning occurs and competition-induced mortality happens according to (Reineke, 1933).

$$dens_{max} = \frac{\alpha_{st}}{Dg^{\beta_{st}}} \quad (2.4)$$

where $dens_{max}$ is the stand maximum density in ind ha^{-1} (individuals per hectare) at which mortality occurs, α_{st} and β_{st} are species specific parameters, and Dg is the quadratic mean diameter (meters).

Values currently used are those published by Vacchiano et al. (2008) and fitted on *Pinus sylvestris* stands. An important work has been recently carried out by Charru et al. (2012) who determined the self-thinning coefficients α_{st} and β_{st} by fits against French forest inventory data for each major species covering almost all French forests. α_{st} and β_{st} being commonly determined in the literature using logarithmic relationships, we decided to keep $\ln(\alpha_{st})$ and β_{st} for the following analysis.

2.2.3.7 Targeted Relative Density Index (B)– rdi_{target}

The relative density index (rdi) in FM is a parameter used to determine in case of intensively managed forest when foresters may thin a forest for ‘optimizing’ wood harvest. Foresters are assumed in FM to follow an “optimal management strategy” by removing trees when rdi_{target} is

reached, doing it successively during the stand rotation until few large trees remain and are finally all harvested (clear-cut). The *rdi* parameter is thus defined by the ratio of stand density over maximal stand density. According to the Reineke's relationship, the equation used to determine *rdi* is :

$$rdi = \frac{N}{N_{max}} = N \cdot \frac{Dg^{\beta_{st}}}{exp(\alpha_{st})} \quad (2.5)$$

where N is the stand density and Dg is the mean quadratic diameter of the stand.

The *rdi* evolution for each species, as represented in Figure S2.2, was calculated from the "typical" stand density evolution reported in French sylvicultural manuals for different fertility classes and management types (representing in average ten curves for each species). Data sources are listed in Table S2.3. Thus we defined as rdi_{target} the mean values at the end of a stand rotation (before clear-cutting) regardless of sites fertility and management type even if the values differ in reality according to these two controlling factors.

2.2.4 Clustering of species based on reviewed parameters

For all parameters excepting rdi_{target} , T_{opt} and $gslope$ because of insufficient data, the inter-species and intra-species parameters variability was calculated using Kruskal-Wallis one-way analysis of variance and the Mahalanobis distance (distance between species taking into account the parameters variance ; [Mahalanobis 1936](#)) :

$$D(x) = \sqrt{(x - \mu)^T \Sigma^{-1} (x - \mu)} \quad (2.6)$$

with x a vector of data (here different parameters) with p columns, μ the mean of the distribution of length p , Σ the covariance matrix (p^*p) of the distribution. These methods have the advantage of providing a statistical test of similarity. Their drawback resides in the impossibility to obtain a unique set of species clusters based on all the parameters.

As all parameters are quantitative, we used a clustering algorithm to objectively define homogenous groups of species based on Ward's method ([1963](#)). In this method, all parameter median values are centered and scaled to calculate dissimilarity (distance). Hierarchical cluster analysis was performed to group species into subgroups within the TNF PFT, based on Ward's dissimilarity between parameter median values eq.2.7. This distance minimizes the total within-cluster variance.

$$D(C1, C2) = \sqrt{\frac{n1 n2}{n1 + n2} d(\mu1, \mu2)} \quad (2.7)$$

where $D(C1, C2)$ is the distance between clusters $C1$ and $C2$, $n1$ and $n2$ the number of data, and $d(\mu1, \mu2)$ the distance between their respective centroids.

Pairs of clusters with minimum distance (weighted squared distance between cluster centroids) are merged. The result comes in the form of a tree representing the distance between species and

clusters of species from their parameters values. Data treatment was entirely performed with R software (Team, 2011).

2.3 Results

2.3.1 Synthesis of parameter values

There are large differences in the quantity of data collected for the different parameters. For instance, 336 values were collected for *SLA* while only one value per species could be obtained for T_{opt} and rdi_{target} (Table 2.3; Fig. 2.2). There are also differences in the number of data available per species. The values for *Pinus sylvestris* and *Picea abies* are more numerous than for *Abies alba*, *Pinus pinaster* and *Pseudotsuga mensiezii* in particular for *Vcmax*, *SLA* and *gs_{max}*. The mean coefficient of variation (CV) for parameters *Vcmax*, *SLA* and *gs_{max}* are relatively high (0.35, 0.43 and 0.71). This spread of parameters distributions can be the result of environmental conditions, bias in measurement method or representation.

2.3.1.1 Differences between species

Species was found to be a statistically significant explanatory variable for differences in P-parameters. According to the Kruskal-Wallis one way analysis of variance, the values of *Vcmax₂₅*, *Jmax/Vcmax*, *L_{age,crit}* and *SLA* were found to be significantly different between species (p-value<0.05) while other parameters did not show statistically significant differences between species. For parameters *Vcmax₂₅*, *Jmax/Vcmax*, *SLA* and *L_{age,crit}*, the Mahalanobis distance between species is found to be higher than for *gs_{max}* (Fig.S2.1). However for B-parameters, the distance between species is relatively lower than for P-parameters. All *Pinus* species fall in the same group for P-parameters, which argues grouping these species into one group for modeling carbon stocks and fluxes.

2.3.1.2 Differences between literature and EC optimization results

Vcmax₂₅ median values for pine species (90.31 and 106.61 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) in the literature are more than three times higher than those found by the KU14 optimization of ORCHIDEE parameters using EC measurements from conifer sites (41.7 and 31.94 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; Table 2.2). The median value considering all TNF species is closer from the KU14 optimization results but still two times higher (61 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). By contrast, for non-pine species, *Vcmax₂₅* estimated from literature data (at leaf scale) are found to be in the range of the results from KU14. For T_{opt} , only values obtained for *Pinus sylvestris* are close to optimized values by KU14, but the median value considering all TNF species is twofold higher in our literature search compared to KU14 (32.3°C compared to 17.5°C).

Concerning *SLA*, literature values are two times smaller than KU14 (10 $\text{mm}^{-2}\text{mg}^{-1}$), excepting for *Pseudotsuga mensiezii* for which we found a *SLA* of 7.08 $\text{mm}^{-2}\text{mg}^{-1}$. For *L_{age,crit}*, only the literature value for *Pinus sylvestris* (34 month) is close to KU14 (35.6 month). Too few data were available to compare *gslope* for all species, however the single literature value reviewed for *Pinus*

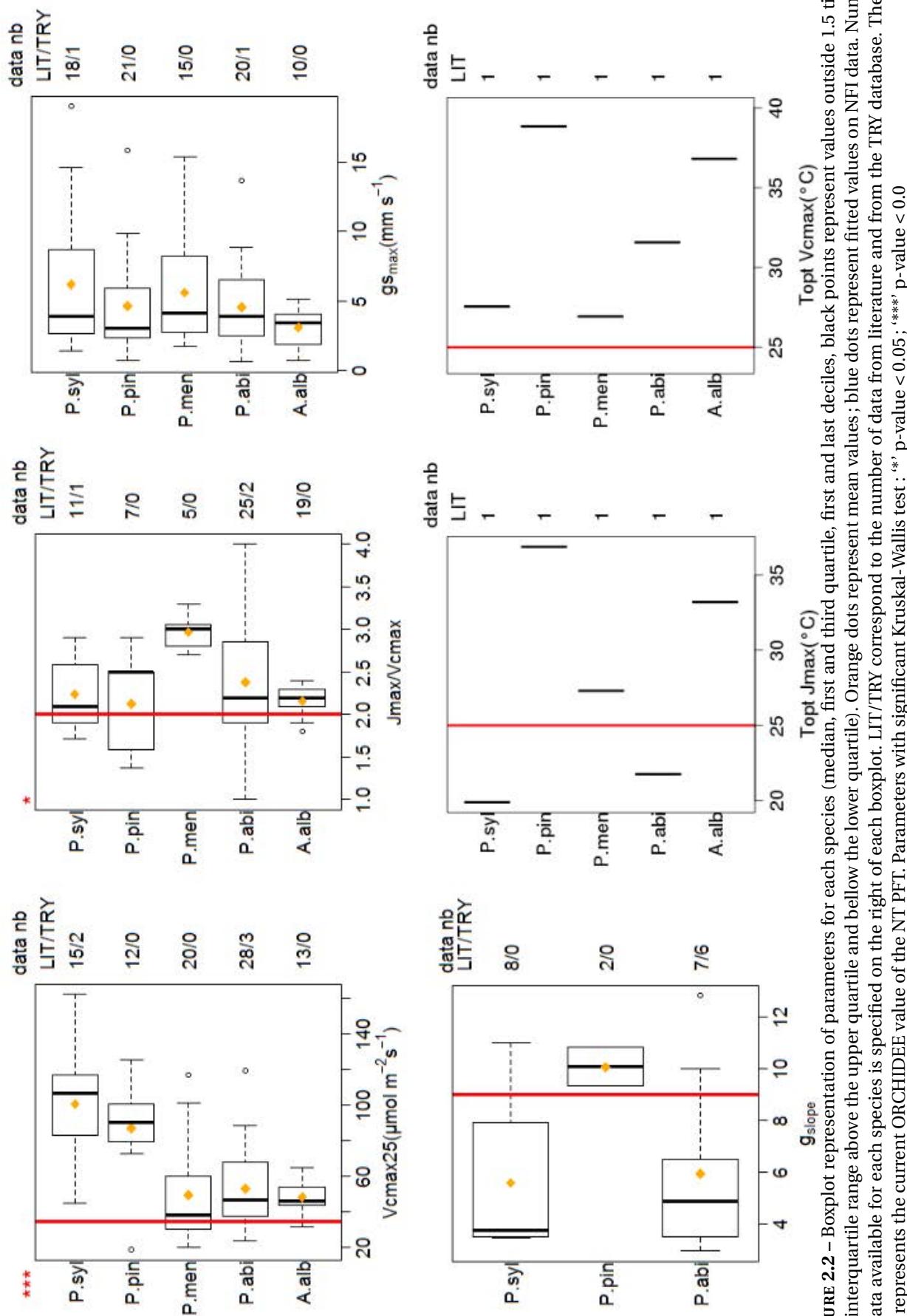


FIGURE 2.2 – Boxplot representation of parameters for each species (median, first and third quartile, the interquartile range above the upper quartile and below the lower quartile). Orange dots represent mean values ; blue dots represent fitted values on NFI data. Number of data available for each species is specified on the right of each boxplot. LIT/TRY correspond to the number of data from literature and from the TRY database. The red line represents the current ORCHIDEE value of the NT PFT. Parameters with significant Kruskal-Wallis test: ** p-value < 0.05; *** p-value < 0.01.

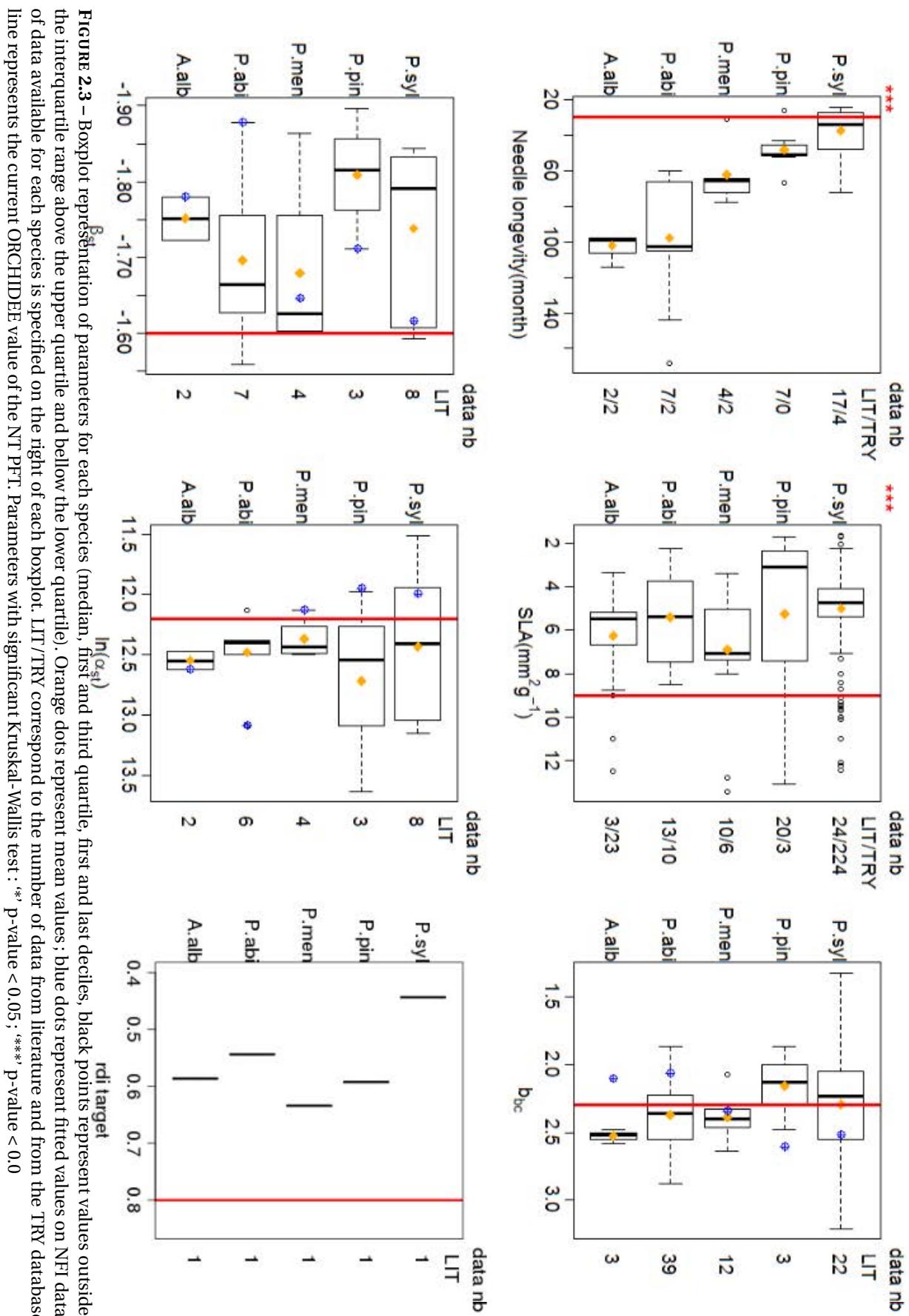


FIGURE 2.3 – Boxplot représentation de paramètres pour chaque espèce (médiane, premier et troisième quartile, premiers et derniers déciles, points noirs à l'extérieur de 1.5 fois l'IQR). Des points orange représentent les valeurs moyennes ; des points bleus représentent les valeurs ajustées sur les données NFI. Le nombre de données disponibles pour chaque espèce est spécifié à droite de chaque boxplot. LIT/TRY correspondent au nombre de données de littérature et de la base de données TRY. La ligne rouge représente la valeur actuelle ORCHIDEE de la PFT NT. Les paramètres avec une valeur significative du test Kruskal-Wallis : ** p-value < 0.01 ; *** p-value < 0.001.

pinaster (10.05) is in the range of the inversion results of KU14 (8.841) and Santaren et al. (2007) (8.1). The values of g_{slope} obtained from the literature for *Picea abies* (5.94) and *Pinus sylvestris* (5.59) are smaller than values found by the Bayesian calibration of KU14.

2.3.1.3 Differences between literature and values derived from forest inventory data for B-parameters

In addition to the literature search, parameters linked to biomass estimates (b_{bc} , α_{st} and β_{st}) were determined by fit of the French NFI data. Fitted values of b_{bc} are from this study, while values of $\ln(\alpha_{st})$ and β_{st} are from Charru et al. (2012). For these three B-parameters, most of the values fitted using the NFI data are out of range of the literature values (blue dots in Figures 2.2 and 2.3). Values for b_{bc} and β_{st} are larger for *Pinus* compared to literature values while it is the opposite for $\ln(\alpha_{st})$. For *Picea abies*, values of b_{bc} and β_{st} are smaller than literature values and larger for $\ln(\alpha_{st})$. Exceptions are *Pseudotsuga mensiezii* for which $\ln(\alpha_{st})$, β_{st} and b_{bc} are in the same range between the two approaches, and *Abies alba* for parameters $\ln(\alpha_{st})$ and β_{st} .

2.3.2 Species clustering

The first clustering of species, based on all parameters, is called global classification (Figure 2.4a). It results into a first group composed of *Abies alba* - *Picea abies* and *Pseudotsuga mensiezii* and a second group with *Pinus sylvestris* and *Pinus pinaster*.

Two potential biases tested were for : 1) parameter redundancy – the inclusion of many parameters related to the same eco-physiological process may give too much weight to this process in the classification – and 2) the type of parameter used for the classification related to the fact that P-and B-parameters are related to different processes and may disproportionately weight the classification. To test for these possible biases, two other classifications were tested.

A classification based on P-parameters only was found to be equivalent to the global classification, yet with a reduced distance between groups and a longer distance between *Pseudotsuga mensiezii* and *Picea abies* - *Abies alba* (Figure 2.4b). Another classification based on B-parameters resulted into grouping *Pseudotsuga mensiezii* and *Picea abies* on one side, *Pinus sylvestris* with *Abies alba* and *Pinus pinaster* on the other side (Figure 2.4c).

To decrease redundancy, the second classification was based on all parameters excepting $\ln(\alpha_{st})$, T_{optj} and $Jmax/Vcmax$ to minimize redundancy with β_{st} , T_{optv} and $Vcmax_{25}$ respectively (Figures 2.4d and 2.4e). The two main clusters of this second classification are found to be the same than in the (first) global classification, and appear even more clearly since the distances between species within each cluster are relatively lower than in the global classification. If we separate again between the reduced parameter set for the P-and B-parameters (hereafter rP and rB), classification results with rB-parameters is equivalent to the one with rP-parameters only. Therefore, from this, we conclude that two new PFTs describing temperate conifers can be defined, PFT1 with *Abies alba*/*Picea abies*/*Pseudotsuga mensiezii* and PFT2 with *Pinus pinaster*.

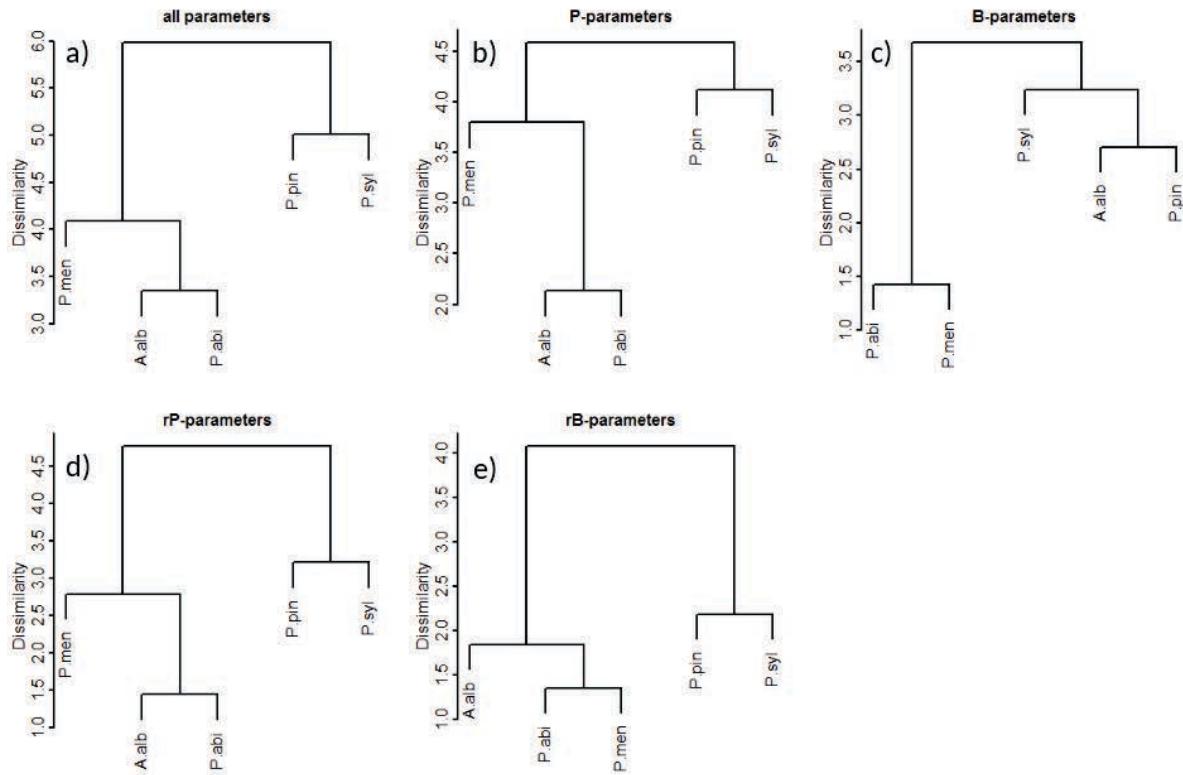


FIGURE 2.4 – Clusters obtained a) with all parameters ; b) with P-parameters ; c) with B-parameters ; d) with rP-parameters and e) with rB-parameters and f) with significantly different parameters between species based on Ward's dissimilarity.

ter/ *Pinus sylvestris*.

This new classification applied on the results of Bellassen et al. (2011) allow us to explain qualitatively the spatial distribution of differences between observed and simulated volumes and volume increments (Figure 2.5). Pixels which show an overestimation of the volume increment correspond to a dominance of PFT2 (Figure 2.5a). At the opposite, pixels showing an underestimation of the volume increment correspond to a dominance of PFT1. This distinction is also visible on pixels where the two PFTs are present (Figure 2.5b).

2.4 Discussion

2.4.1 The species clustering method

The main result of this study is that species can be grouped into distinct and homogenous PFTs from the clustering analysis based on parameters similarity. The use of a smaller set of parameters, thus preventing redundancy of information, leads in similar grouping of species for both P- and B-parameters. This suggests that the parameter classification method proposed here can objectively determine groups of species with minimum information.

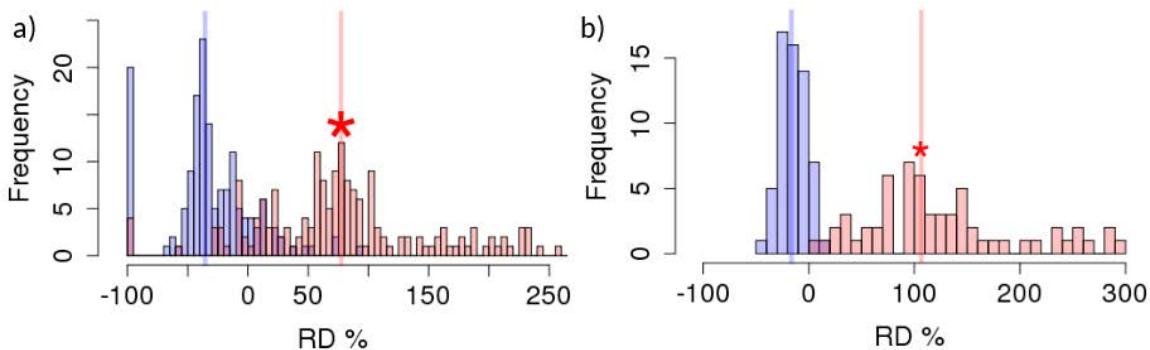


FIGURE 2.5 – Distribution of the mean relative difference between observed and simulated volume increment in Bellassen et al. (2011) for temperate conifers according to our new PFT classification for a) pixels where only one PFT is present and b) where both PFTs are present on the same pixel. Blue bars represent PFT1 (the grouping of *Abies alba*, *Picea abies* and *Pseudotsuga mensiezii*), red ones are for PFT2 (the grouping of *Pinus sylvestris* and *Pinus pinaster*). Vertical lines represent the median relative difference for each PFT. The asterisk indicates a significant difference between the two means at $P < 0.05$.

Variance analysis shows a significant inter-species variability for most of P-parameters, whereas B-parameters differences are statistically not significant between species. This could be partly explained by the fact that some parameters used in forestry (allometric parameters or rdi) are empirically implemented (or for example in a specific economic purpose as wood production) and does not reflect the behavior of natural stands and species, unlike the methods used to determine the values of P-parameters. It highlights the need to pay special attention to the choice of parameters for such classification.

Moreover, all eco-physiological parameters are driven by environment and evolutionary selection. Thus, the grouping of species in the same cluster may be the result of similar acclimatization of species sharing the same bio-climatic conditions. Inter-specific variability should be statistically representative to be distinguishable from environmental induced variability. For example here, too few data are available to screen environmental effects or to perform robust statistical tests on all parameters. Thus co-linearity between environment and trait values can potentially bias the classification. However, all DGVMs are currently parameterized without screening out possible environmental effects, and their parameterization is usually based on much fewer references than the 156 data used here. The method used in this study is thus relevant with the current use of DGVMs other than ORCHIDEE-FM.

In this study we managed to define two different PFTs from TNF : One group is formed by pines : *Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris*, and the other by spruces and firs : *Abies alba*, *Picea abies* and *Pseudotsuga mensiezii*. This proposed classification of TNF in two PFTs seems to explain the spatial distribution of simulated misfits of the volume and volume increment in Bellassen et al. (2011), even within pixels where the two PFTs are present (Figure 2.5b). This result tends to confirm our method and that the differences between simulated and observed values of volume and volume increment are mostly attributable to the PFT representation rather than

a potential bias linked to local pedoclimatic conditions.

2.4.2 Inconsistencies between parameter values from eddy covariance data and literature review

The inconsistency between the literature review and eddy-covariance based optimization results from KU14 demonstrate that the Bayesian optimization based on variables like fluxes which depend on many parameters seems insufficient to correctly represent physiological processes and may benefit from the literature review, but also that some fundamental processes in ORCHIDEE are lacking or poorly represented.

We have no information about the correlation of optimized parameter errors related to temperate needleleaves forest in KU14. However, [Kuppel \(2012\)](#) showed strong posterior error correlations between $gslope$ and $Vcmax_{opt}$, $Vcmax_{opt}$ and $Lage,crit$, $Vcmax_{opt}$ and T_{opt} , $Lage,crit$ and $gslope$, $Lage,crit$ and T_{opt} errors when considering all multi-site optimizations and all PFTs (see Fig.S13 of [Kuppel 2012](#) for the correlation matrix of parameters errors). These correlations occur because of the inability (or equifinality) of EC data to discriminate the value of each single parameter. Thus, a potential bias in parameters optimized in KU14 due to equifinality when constrained by EC data and the comparison of reviewed parameters in our study should be considered with care. Another bias to consider in our interpretation of results is the scaling difference between measurements performed on top-leaves (this study) and optimizations done from whole canopy fluxes.

In terms of inter-species differences, our results for $Vcmax_{25}$, SLA or T_{opt} are inconsistent with some of the KU14 optimization results. For $Vcmax_{25}$, only *Pseudotsuga mensiezii* has consistent values between literature and KU14. $Vcmax_{25}$ of other species is systematically higher in literature analysis than in KU14. However our meta-analysis of $Vcmax$ from literature data for *Abies alba*, *Picea abies* and *Pseudotsuga mensiezii* concords with the [Santaren et al. \(2007\)](#) optimization results against EC NEE data who found an increase of 1.19-1.48 fold of the prior value. Note that optimizations using EC data were based upon the trunk version 1.9.6 of ORCHIDEE without explicit representations of stand growth and management.

Concerning the optimal temperature parameter T_{opt} , the current value used in ORCHIDEE is set to 25°C for all PFTs, and for both $Vcmax$ and $Jmax$. This parameter also appears to take inconsistent values between EC optimization and literature review, with higher values in the literature review ($T_{opt} = 32.34^\circ\text{C}$ for $Vcmax$ and 27.8°C for $Jmax$; Table 2.2). Only *Pinus sylvestris* has a value of T_{opt} similar between literature analysis and KU14.

Another discrepancy between the two approaches is found for $gslope$. Optimization results, both from [Santaren et al. \(2007\)](#) and KU14 show similar $gslope$ values (8.1 and 8.8 -unitless- close to the value of 9 used by default in ORCHIDEE) while literature data clearly show differences between species, with higher values for *Pinus pinaster* (10.05) and lower values for *Picea abies* and *Pinus sylvestris* than the prior value (5.5 ; Table 2.2).

These differences between leaf scale measurements of parameters surveyed from literature

and the values indirectly inferred from inversion of EC data can be attributed to the lack of sound physiological information in the mathematical optimization procedure used to derive parameters from flux data. Despite the constraint imposed by setting a realistic prior error value for each parameter in the inversion (based on expert judgment), the minimization of a Bayesian cost function leads to produce a posterior value based on purely mathematical criteria, which may work well locally, but might be disconnected from eco-physiological reality. This discrepancy can arise from the erroneous representation of eco-physiological processes in ORCHIDEE, compensations or co-variations of parameters dealing with same eco-physiological processes that cannot be separated by NEE measurements alone, or from the fixed representation of the parameters within a given PFT grouping different species but also from uncertainties linked to measurement methodologies in the different studies which were reviewed even if we tried to normalize as well as possible the different datasets. Moreover, NEE measurements at flux tower sites contain GPP and respiration fluxes, and controlling parameters of GPP and respirations might be poorly constrained in optimizations and consequently may cause error compensations in the values of optimized P-parameters.

Another point revealed by this study is the potential bias of considering equally all the sites for optimizations. In our literature review some species are found to have values close to optimizations for some parameters. Most of sites (20 in total) optimized in KU12 were *Picea abies* and *Pinus sylvestris* whereas the only site optimized by Santaren et al. (2007) was *Pinus pinaster*. In the end, parameter values of optimizations were allocated to the same PFT, ignoring the different species. However we show here differences between species for key parameters inside the same plant functional type. The problem highlighted here is that an over-representation of one species in the optimization, if this over-representation does not correspond to the real species distribution on earth, will bias the final value retained for the global PFT. Especially in the northern hemisphere where we expect an increase in conifers areas due to the objectives in renewable energy, the non-representation of the different capacity of species will lead to wrong estimation of carbon stocks and fluxes.

Our results thus highlight the importance of confronting the results of “brute force” parameters calibration methods using mathematics and EC data with a more refined eco-physiological knowledge before using them for model improvement.

The use of a literature review as performed in this study can provide better optimizations by applying appropriated ranges of variability for each parameter. On the other hand optimization results allow us to assess potential bias in modeled processes but also to check for the consistency of the literature review.

2.4.3 Key eco-physiological parameters selection

2.4.3.1 Limits of the literature search approach

One of the limitations of the literature search approach is the lack of data harmonization related to differences in environmental conditions and methodologies. We tried to correct for some effects but too few data were accessible to allow a correction based on biotic and abiotic environment as well as forester behavior, which leads to large spread in parameters estimates (Figure 2.2).

The choice of parameters related to the FM module was based on an “one-at-a-time” sensitivity analysis. Therefore, nonlinearity, threshold effects or interactions between inputs parameters were not assessed. Thus some important and sensitive parameters may have been hidden. Results obtained for each parameter are now discussed in the following sections 2.4.3.2 to 2.4.3.7.

2.4.3.2 Rate of carboxylation - $Vcmax_{25}$

Our mean $Vcmax_{25}$ value ($65.1 \pm 31 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) for temperate conifers concords with the one found by Bonan et al. (2012) using all values in the TRY database for all temperate conifers species. Nevertheless, we found a large difference of $Vcmax_{25}$ estimates between PFT1 and PFT2. According to the recent work of Rogers (2014), it appears that $Vcmax$ are often poorly represented in global models and need better consideration. Here we had the opportunity to retrieve sufficient literature values for the five conifer species to parameterize ORCHIDEE. However, the parameter needed by ORCHIDEE is $Vcmax$ under optimal conditions ($Vcmax_{opt}$ for optimal light, temperature, nutrient and age). We instead extracted from literature $Vcmax$ values at 25°C because it is the reference temperature at which most measurements are made. Medlyn et al. (2002) and Kattge and Knorr (2007) showed different responses of $Vcmax$ to temperature for different tree species. By using $Vcmax_{25}$ instead of $Vcmax_{opt}$, we ignored the fact that the responses curves to temperature can differ between species and cross each other at a given temperature than T_{opt} . Thus working directly with $Vcmax_{opt}$ determined from observations would have the advantage to avoid biases due to differences in temperature sensitivity and acclimation. But the use of $Vcmax_{opt}$ would have required the correction of $Vcmax$ values using kinetic relationships, thus adding additional errors to the analysis instead of counter-balancing the drawback of $Vcmax_{25}$.

Difference between temperature sensitivity and acclimation effects on $Vcmax$ could also explain why different *pinus* species were found in our literature survey to have similar $Vcmax_{25}$ value, despite a 10°C difference in their optimal temperatures (Medlyn et al., 2002; Han et al., 2004). Temperature response of $Vcmax$ is one of the parameterization of ORCHIDEE, which need more investigation and improvement in future studies, even more if we want to simulate shift in vegetation behavior following climate changes. Moreover we ignored in this study the nutrient state of reviewed sites, which may lead to a bias between retrieved and expected real values of $Vcmax$ when applying the model at a specific site.

During our literature review we also noticed a recurrent problem in papers and in the TRY database concerning the area based representation of $Vcmax$. One of the major corrections added to $Vcmax$ in this study is to report values on a projected area basis to allow the direct use of values in ORCHIDEE. Depending of species and needle shape, the ratio between total and projected area can vary from 2.30 to 3.50 (Niinemets, 2010). Other authors usually used a ratio of 2.57 or 2.6 (Oren et al., 1986; Porté et al., 2000; Medlyn et al., 1999; Reiter et al., 2005) which represent the ratio for a hemi-cylindrical object. However in several publications the methodology was too poorly described to check if the $Vcmax_{25}$ value is correct or wrong and several authors did not give enough consideration to this ratio (which side of the needle received light or which ratio is used to convert total to projected area). The uncertain conversion between total and projected area and the interpretation of results according to different methodologies can thus explains high values of $Vcmax_{25}$ for pines compared to other species. In this study we assumed a ratio of 2 based on the paper of Chen and Black (1992) who compared the interception of light by different object of different forms and with different incidence angles of the light. Even if a hemi-cylindrical object is closer to the shape of a needle, we concluded that the position of the needle is also a major factor to be accounted for and that the ratio should then be lower than 2.6. For comparison, if we corrected $Vcmax_{25}$ with a ratio of 2.6 instead of 2 for *Pinus pinaster*, the median value is $111.28(\pm 35.7)$ instead of $95 (\pm 26.7) \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Concerning the $Jmax/Vcmax$ ratio, which is fixed to 2 for all the PFTs of ORCHIDEE, significant differences between species exist but no clear subgroups can be distinguished. Recent studies suggest strong correlations between $Jmax$ and $Vcmax$ at the global scale (Maire et al., 2012; Walker et al., 2014) independent of leaves characteristics (SLA, N and P) or species. Moreover, Kattge and Knorr (2007) showed a high dependency of the $Jmax/Vcmax$ ratio to plant growth temperature. As for T_{opt} , we can hypothesize the influence of tree acclimatization explaining these differences instead of a difference between species but the data compiled were too scarce to reach a firm conclusion.

2.4.3.3 Slope of Ball-Berry relationship for conductance - g_{slope}

Similarity of the maximal conductance between species concords with previous conclusions that major differences do exist between agricultural and natural vegetation, but not within natural vegetation types (Korner, 1994; Schulze et al., 1994; Kelliher et al., 1995). Differences are more often found on the coefficients of the conductance function than on maximal conductance. Some authors already showed that the Ball-Berry relationship does not describe conductance satisfactorily for some species such as *Pseudotsuga mensiezii* (Wijk et al., 2000). Few data of g_{slope} were available in literature, however. Differences exist between spruce ($g_{slope}=5.94\pm 3.09$) and *Pinus pinaster* ($g_{slope}=10.05\pm 1.06$) (Table 2.2). Conductance being closely linked to photosynthesis, we expected close values between *Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris*. The difference between these two species may be, as for optimal temperatures, the result of acclimatization to environmental conditions but also due to local constraints as the water stress differences between sites which greatly impact stomatal conductance (Chaves et al., 2002).

Simple relationships are useful because parameters are readily estimated from data and can be easily implemented at global scales. However, because the Ball-Berry relationship is empirical, its parameters have no eco-physiological meaning. Consequently, there is little understanding of how the parameters vary with species or acclimate to changes in climate even if the model appears sensitive to these parameters.

2.4.3.4 Specific Leaf area and Critical leaf age for leaf senescence - $L_{age,crit}$ and SLA

Statistically significant differences in SLA and longevity appeared between species and form two subgroups. There is a clear split in two distinct subgroups with longevity, grouping *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Pseudotsuga mensiezii* together. As we know that leaf longevity and SLA are empirically linked (Wright et al., 2004), we expected the same clear separation based on SLA. However the distance between groups is shorter than with longevity (Fig.S2.1) and the clustering for SLA grouped together *Picea abies* with pines. This inconsistency could be explained by the fact that SLA and $L_{age,crit}$ are dependent on a lot of factors beyond species, such as growth stage, crown position, sun exposition, nutrient pools and tree health (Cescatti and Zorer, 2003; J.D. and R.A., 2003; Niinemets and Lukjanova, 2003a) and it would require concomitant data for each species to assess the cause of these differences.

2.4.3.5 Biomass-circumference allometry parameters - a_{bc} and b_{bc}

We found no significant inter-species differences between b_{bc} coefficients. Even if Pilli et al. (2006) pointed out that the relation between a_{bc} and b_{bc} can differ between development stages of stands, the parameters determined here were fitted on all French NFI stands without distinction, it can partly explain why fitted values on NFI data are different from reviewed values.

2.4.3.6 Self-thinning coefficients - α_{st} and β_{st}

In France, almost all pine stands are plantations and too few stands are overstocking to derive self-thinning coefficients, which explains the discrepancies between literature values and fitted parameters on French NFI data by Charru et al. (2012). Values from literature review are more appropriate for modeling “true” self-thinning than values fitted against field data. The intercept of the self-thinning relationship has been shown to depend on site conditions and fertility (Bi, 2004; Weiskittel et al., 2009) which can explain that no clear differences between other species are visible here. Moreover, the values collected come from studies at different scales. This difference in scale could bias the results as the impact of management practices, stand types and disturbances on stand density will vary with scale. For example, stand-scale study will usually select undisturbed stands or correct for management practices while these will be averaged out in regional scale studies.

2.4.3.7 Target Relative density index triggering thinning operations - rdi_{target}

ORCHIDEE-FM simulates forest management for plantation forests and uses fixed values of rdi_{target} . This representation is relevant for some broadleaves species as oaks (during a rotation rdi is maintained around 0.55). However this strategy does not reflect real management practices for conifers as well as Beech plantations. In this case rdi_{target} is not fixed during the rotation (Fig. S2.2). Usually the rdi_{target} is maximal at the beginning of the rotation and decrease progressively until the stand regeneration. However stand management can greatly vary between regions, environmental conditions and wood prices.

2.5 Conclusion

Increasing the number of PFT down to individual species to better represent spatial and temporal variability of C stocks and fluxes in models is only possible when a PFT encompass few species and if enough data are easily accessible for model parameterization. Grouping species into coherent groups objectively based upon parameters similarity is therefore an interesting strategy to improve the representation of PFTs in DGVMs.

Here we describe a method combining literature review and hierarchical classification based on "key" modeling parameters. This method applied to the five temperate conifers successfully results in the definition of two homogeneous PFTs and may be applied to other global datasets. The revised "key" parameter sets are somewhat contradictory to the posteriors of Bayesian optimization and highlight the importance of confronting the results of "brute force" parameters calibration methods with a more refined eco-physiological knowledge before using them for model improvement. We argued that this warrants further research for a better understanding of such parameters and their characterization.

2.6 Supplementary material

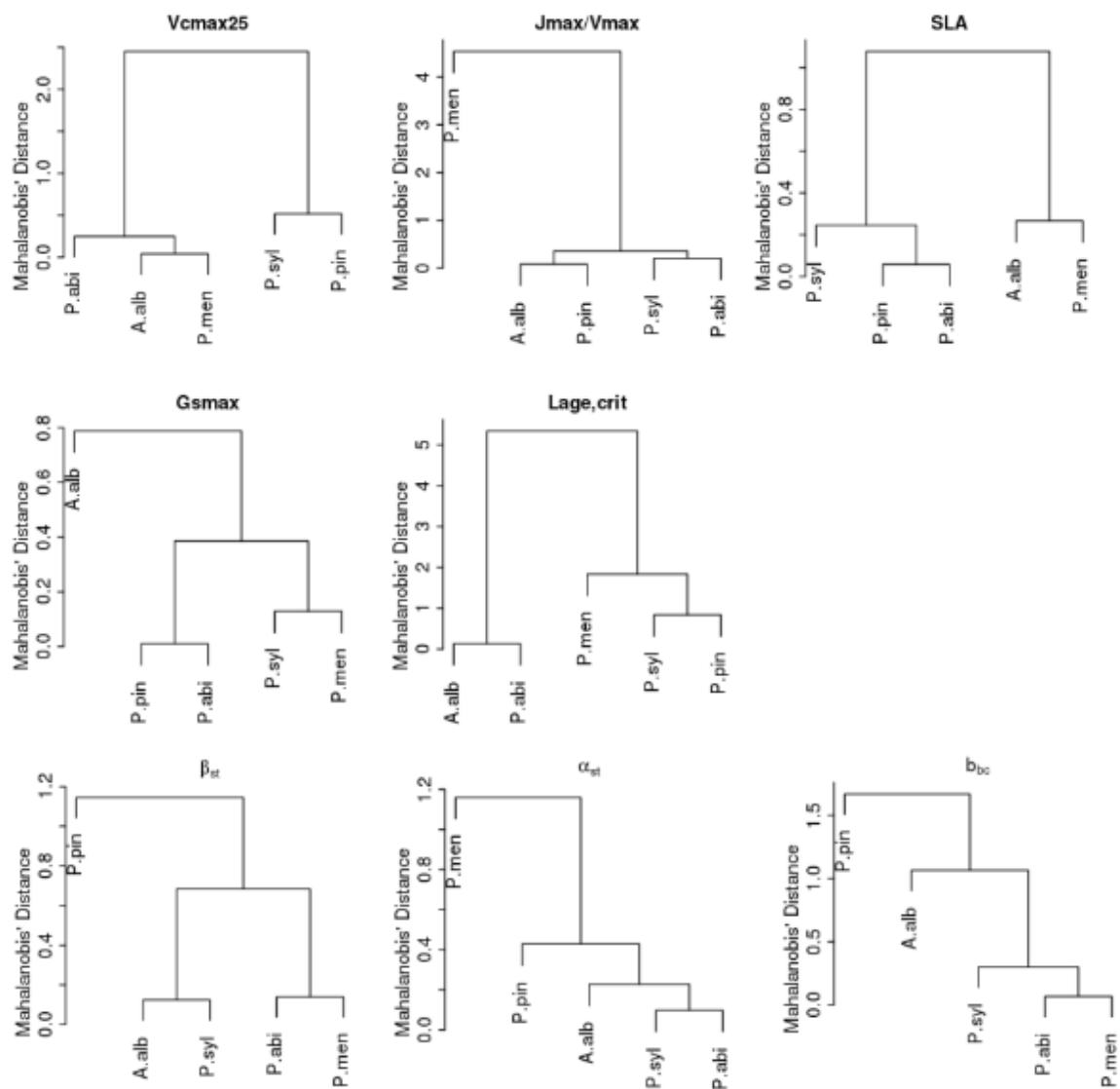
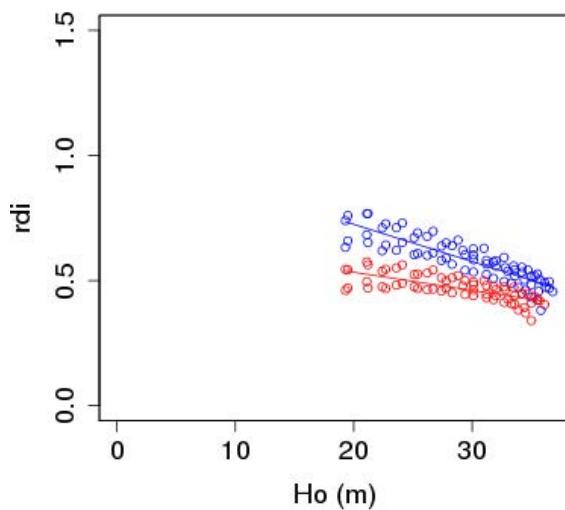


Figure S 2.1 – Representation of the Mahalanobis distance between each species for photosynthesis and biomass parameters.

Table S 2.1 – Parameters used in the sensitivity analysis of Bellassen et al. (2010)

Parameter	Full name	Variable	Full name
p_max	Probability threshold for truncating exponential distribution	dens	Tree density
min_circ_init	Minimum circumference in initial distribution	ba	Stand basal area
dens_init	Initial density	av_height	Average height
lambda	A parameter of initial exponential distribution	stand_vol	Standing volume
height_circ	Height/circumference allometry. A value greater than 1 indicated a greater height for the same circumference.	vol_exp/vol_tot	Exported volume/Total volume produce ratio
circ_bm	Circumference/biomass allometry. A value greater than 1 indicated a greater circumference for the same biomass	thint	Time interval between two thinnings
wood_density	Wood density	av_circ	Average circumference
branch_turn	Branch turnover rate	circ_min	Minimum circumference
branch_ratio	Branch ratio	circ_max	Maximum circumference
decl_max	Maximum age-related decline in NPP		
tau_spread	Range between maximum and minimum relative mortality rate		
th_strat	Thinning strategy		
selfth_curve	Self-thinning equation. A value greater than 1 indicates that a higher density is tolerated for the same quadratic mean diameter.		
rdi_target	Targeted value of relative density index		
delta_rdi	Bandwidth around rdi target		
sigma	Threshold of the biomass distribution equation		

**Figure S 2.2** – Evolution of the relative density index against the dominant height (Ho) over a rotation for a stand of *Picea abies*. Blue points represent upper *rdi* limit before thinning, red points represent lower *rdi* limit after thinning. Lines are the linear regression taking into account all site fertility conditions.

2. APPROCHE 1 : DISCRÉTISATION OPTIMALE EN PLUSIEURS PFTs

Table S 2.2 – Optimized parameters in Kuppel 2012

Parameter optimized in KU12	Description	Processes
Vcmax_opt	Maximal rate of carboxylation ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Photosynthesis
Gs,slope	Slope of the Ball-Berry relationship of stomatal conductance	Photosynthesis, Energetic balance
CTmin,opt,max	minimal, maximal and optimal photosynthesis temperature ($^{\circ}\text{C}$)	Photosynthesis
LAImax	Maximal leaf area index ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$)	Photosynthesis, Phenology, Allocation
LAIinit	Initial leaf area index ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$)	Photosynthesis, Phenology, Allocation
SLA	Specific leaf area ($\text{mm}^{-2} \text{mg}^{-1}$)	Photosynthesis, Phenology, Allocation
Klaihappy	Minimal fraction of the LAI _{max} triggering the use of carbon reserve	Allocation
Lage,crit	Critical leaf age for senescence (days)	Photosynthesis, Phenology
Kphenocrit	Multiplicative thermic factor triggering the growing season	Phenology
Csenes	Offset of the relationship triggering the temperature related senescence	Phenology
Fstressh	Hydric stress factor	Water stress
Humcste	Exponential factor for the root profile (m^{-1})	Water stress
Dpucste	Total depth of the water pool in the soil (m)	Water stress
MRa	Slope of the relationship between temperature and maintenance respiration ($^{\circ}\text{C}^{-1}$)	Autotrophic respiration
MRb	Offset of the relationship between temperature and maintenance respiration	Autotrophic respiration
GRfrac	Biomass fraction allocatable for growth respiration	Autotrophic respiration
KsoilC	Multiplicative factor of initial carbon stocks in the soil	Heterotrophic respiration
Q10	Factor of the exponential temperature dependency of the heterotrophic respiration	Heterotrophic respiration
HRa,HRb,HRc,HRmin	Coefficients of the heterotrophic respiration limitation by humidity	Heterotrophic respiration
Hcrit,litter	Litter thickness (m)	Heterotrophic respiration
Zdecomp	Exponential profile of the temperature and humidity in organic soil matter (m)	Heterotrophic respiration
Kalbedo,veg	Multiplicative factor for foliar albedo	Energetic balance
Z0overheight	Vegetation roughness factor	Energetic balance

Table S 2.3 – Data sources for French sylvicultural reference systems

Species	Reference
<i>Abies alba</i>	Sardin 2012
<i>Picea abies</i>	Sardin 2012 ; Sardin et al. 2013
<i>Pinus pinaster</i>	Sardin and Canteloup 2003 ; Chabaud and Nicolas 2009
<i>Pinus sylvestris</i>	Sardin 2012
<i>Pseudotsuga mensiezii</i>	Sardin 2013a

VALIDATION DE L'APPROCHE 1 : MODÉLISATION DES PEUPLEMENTS DE CONIFÈRES FRANÇAIS

L'INCAPACITÉ d'ORCHIDEE-FM a représenter correctement les volumes et incrément en volume des conifères tempérés en France métropolitaine avec un seul PFT ([Bellassen et al., 2011](#)) nous a ammené dans le chapitre précédent à définir une nouvelle classification objective de ces forêts. Nous avons ainsi regroupé les cinq conifères principaux de France (*Abies alba*, *Picea abies*, *Pseudotsuga mensiezii*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris*) en deux sous-catégories homogènes basées sur les similarités partagées par leur paramètres.

Cette seconde partie de l'étude va chercher à valider les deux nouveaux PFTs via une comparaison des simulations d'ORCHIDEE-FM dans cette nouvelle configuration avec les données d'inventaires forestiers. L'utilisation de deux nouveaux PFTs permet d'augmenter la corrélation spatiale entre les différentes variables observées et simulées. Cependant la surestimation des volumes et des incrément en volumes observée par [Bellassen et al. \(2011\)](#) n'a pu être corrigée par cette nouvelle définition de deux PFTs pour les conifères tempérés, malgré une nette amélioration de la représentation des caractéristiques allométriques des peuplements.

Ce résultat met en lumière certaines faiblesses structurelles d'ORCHIDEE-FM. Une partie de la surestimation de la biomasse a pu être expliquée par une mauvaise représentation des processus phénologiques pour les forêts tempérées. D'autres facteurs potentiels tels que l'allocation des assimilats ou une représentation imparfaite de la gestion peuvent aussi expliquer les biais observés.



Résumé des résultats principaux

Résultats :

- La division des conifères tempérés en différents sous groupes améliore la représentation de la densité des peuplements et de leurs caractéristiques allométriques (circonférence et hauteur) de plus de 30%.
- Augmenter le nombre de PFTs permet aussi d'améliorer la représentation de la variabilité spatiale des peuplements. Ainsi on améliore les corrélations entre les volumes, incrément en volumes, circonférences et densités des peuplements simulés et observés de plus de 50%.
- Les paramètres photosynthétiques et phénologiques d'ORCHIDEE ne peuvent pas être paramétrés directement avec des valeurs de la littérature ce qui mène à une sur-estimation importante des volumes et incrément en volume simulés par le modèle de plus de 50% par rapport aux simulations standards.
- Augmenter le nombre de PFTs a mis en évidence plusieurs faiblesses du modèle ORCHIDEE, liées à une représentation insuffisante des processus phénologiques et d'allocation de la biomasse pour les conifères tempérés.

Conclusions :

En partageant le PFT “conifères tempérés” en deux sous-catégories homogènes, nous avons amélioré l'hétérogénéité spatiale des peuplements sur la France métropolitaine. Ce résultat illustre la nécessité d'affiner la représentation des PFTs. Cependant nous avons montré qu'en représentant chaque espèce indépendamment nous n'améliorons pas les résultats obtenus avec seulement deux groupes de PFTs, ce qui valide la classification effectuée au chapitre 2.

Cette étude a permis de souligner l'incapacité du modèle à être paramétré directement à partir d'observations. Certains processus comme la phénologie ou encore l'allocation de la biomasse dans la plante ont besoin d'être améliorés avant de pouvoir reproduire les caractéristiques des peuplements de manière satisfaisante.

3.1	Introduction	54
3.2	Method	55
3.2.1	Description of the ORCHIDEE-FM model	55
3.2.2	Definition of the new plant functional types	55
3.2.3	Modifications of ORCHIDEE	56
3.2.4	Dataset for model validation	57
3.2.5	Simulations	59
3.3	Results	61
3.3.1	Volume increment error resulting from height increment computation	61
3.3.2	Model evaluation	62
3.3.2.1	Modification of V_{max25} values for pines	62
3.3.2.2	Simulation S1 with one temperate conifers PFT	63
3.3.2.3	Simulation S2 with calibrated parameters for two groups of species	65
3.3.2.4	Simulation S3 with calibrated parameters for each species	66
3.4	Discussion	68
3.4.1	Limits of evaluation data	68
3.4.2	Volume and increment overestimation	69
3.4.2.1	V_{max25} uncertainties	69
3.4.2.2	The role of phenological processes	71
3.4.2.3	Management parameters uncertainties	72
3.4.2.4	Volume and volume increment interpolation	72
3.4.3	Does an increasing number of PFTs brings information gains?	74
3.5	Conclusion	74
3.6	Supplementary material	75

Le chapitre qui suit est rédigé en anglais car est destiné à être publié. Il a été adapté afin d'être intégré dans ce manuscrit.

3.1 Introduction

Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs) simulate ecophysiological processes of the biosphere and the associated fluxes of CO₂, water or energy. Ecosystems in most DGVMs are defined through plant functional types (PFT, generally a dozen representing the major plant biomes). Further, in the case of managed forests, the representation of an average tree in steady state equilibrium with no management events leads to wrong estimations of biomass and carbon fluxes (Ciais et al., 2008; Carvalhais et al., 2010).

To overcome this limitation, a forest management (FM) module allowing the representation of the distribution of individuals and their allometric characteristics in even-aged forests under simple management events, representatives of intensive European forestry, has been implemented in the DGVM ORCHIDEE (Bellassen et al., 2010). This ORCHIDEE-FM model was found to well represent standing biomass and biomass increment for temperate broadleaves species, but failed for temperate needleleaves forests (TNF) (Bellassen et al., 2011). This shortcoming is the starting point of this study aiming to improve the TNF forest representation.

A first step was to compile parameters related to biomass and photosynthesis from literature search and the TRY database (Kattge et al., 2011), that led to the definition of two new PFTs corresponding to groups of species with similar parameter values (section 2). The first PFT (APP) contains spruce and fir species *Abies alba*, *Picea abies* and *Pseudotsuga mensiezii*, and the second (PIN) contains pine species *Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris*.

The aim of this study is to evaluate the impact of the two new PFTs in modeled biomass and biomass increment against French national forest inventories (NFI) observations and to investigate if the representation of PFTs based on parameters similarity alone is sufficient to improve forest stand representation across France. Bellassen et al. (2011) already found difficulties to generalize measurements that could be heavily influenced by local conditions, and concluded to the need of disposing of datasets covering different spatial and temporal scales for a proper validation of the ORCHIDEE-FM model. A validation of ORCHIDEE-FM has already been done by Bellassen et al. (2011) at continental scale, but was not spatially explicit below the national level. We mainly focus here on the representation of stand biomass stocks and stand structure for TNF forests in France, instead of CO₂ fluxes as many other DGVM do. By doing so we seek to answer to the specific question : Is the spatially explicit representation of TNF stands at national scale improved using the two new plant functional types defined in section 2 ?

To address this question, we compare ORCHIDEE-FM simulations outputs against observations of stand biomass and stand characteristics using three different possibilities to represent TNF forests :

1. the single TNF forest PFT defined as in the original version of ORCHIDEE-FM
2. the two newly defined PFTs in section 2 based on objective parameters similarity
3. the use of a specific PFT for each of the 5 major conifer species in France parameterized from compiled data in section 2

3.2 Method

3.2.1 Description of the ORCHIDEE-FM model

The DGVM used in this study is ORCHIDEE (Krinner et al., 2005) coupled to the forest management module FM (Bellassen et al., 2010). Exchanges of carbon and water as well as energy balance during the photosynthesis are performed on a half-hourly time step, while processes related to carbon allocation, respiration, matter decomposition or plant phenology are simulated on a daily time step. In this study, vegetation, soil type and climate conditions are prescribed. The modules, processes and parameters of interest are illustrated in Figure 2.1 (chapter 2). N cycle is not included in this version. The FM module computes the evolution of stand structure, competition between trees of different diameters, idealized forest management rules and the age-limitation of the net primary production (NPP) through the representation of the distribution of stand individuals. FM is called on a yearly time step from ORCHIDEE. In FM, biomass increment computed by ORCHIDEE is distributed among individual trees according to the rule of Deleuze et al. (2004) : the basal area of each individual tree grows proportionally to its circumference. The initial number of trees is prescribed and tree mortality is then determined by the structure of the stand.

Tree mortality due to anthropogenic thinning or natural competition relies on computation of the relative density index (rdi , Reineke 1933) which is the ratio between the current and the maximal stand density (Eq. 2.5, chap.2). Currently for TNF, human intervention is triggered in FM when rdi reach a constant threshold (rdi_{target}) of 0.8 ± 0.1 (Eq. 2.5 of chap.2). As a result ORCHIDEE-FM, is able to represent detailed stand structure of forests of varying ages (Bellassen et al., 2011). Its equations are fully described in Bellassen et al. (2010).

3.2.2 Definition of the new plant functional types

In this study we seek to compare three different representations of TNF forests based on the review of the 12 key parameters in chap.2 for both ecophysiological parameters and management rules. The reference configuration (REF) uses the standard parameter values of a single PFT that represents all TNF forests, as currently implemented in ORCHIDEE (v.1.9.6) by default. The first configuration (S1) uses the representation of TNF forest with a single PFT calibrated with reviewed values in chap.2. The second configuration (S2) uses the representation of TNF using two PFTs as emerging from the parameter similarity analysis in chap.2, one PFT regroups *Abies alba*, *Picea abies* and *Pseudotsuga mensiezii* (APP), the other representing Pinus species (PIN). The third model configuration (S3) is more detailed as it uses one PFT for each of five main TNF species found in France, with parameters values determined from literature in chap.2. Values for each parameter and each configuration are summarized in Table 2.2 of chap.2.

In chap.2 we found different optimal temperatures (T_{opt}) for the computation of assimilation rates $Vcmax$ and $Jmax$ (respectively the rate of the Rubisco limited carboxylation and the rate of RuBP regeneration). The values of $Vcmax$ from chap.2 were normalized to a reference

temperature of 25°C. The use of T_{opt} different from 25°C thus implies a correction of $Vcmax$ and carries the risk to add systematic errors, in view of the few T_{opt} data found in the literature. In all simulations, T_{opt} was thus kept to 25°C, to ensure consistency with the other parameters. For the slope of the stomatal conductance relationship (g_{slope} , unitless, Eq. 2.1 in chap.2) only values for three species were found in the literature, and we decided to keep for all the simulations the current value of 9 defined for TNF in ORCHIDEE.

In addition to the literature search of TNF parameter values we fitted height-circumference relationships (Eq.3.1 ; [Newton and Amponsah 2007](#)) used in FM against French NFI data (section 3.2.4) for the new PFTs in order to be coherent with the calibration of the biomass-circumference relationship (Eq.2.2 in chap.2).

$$height_i = 1.3 \times \alpha \times ba_j \times (1 - exp(-\delta \times N_j^\gamma \times \frac{100}{2\pi} D_i)^\psi) \quad (3.1)$$

where $height_i$ and $circ_i$ are the height and circumference of the tree i , N is the density of the stand j , α , δ , γ and ψ are constants, M is the biomass, D is the diameter at breast height.

3.2.3 Modifications of ORCHIDEE

We made two major modifications in the model. The first modification concerns needle lifespan for evergreen coniferous, which used to be prescribed to 910 days in the standard version of ORCHIDEE, (2.5 years ; [Krinner et al. 2005](#)). However, depending of TNF species and environmental factors, the needle lifespan can vary considerably, from 2 years in pine species to more than 10 years for spruce or silver fir. For example very high needle longevity was found for species *Araucaria araucana* with a mean lifespan of 24 years by [Lusk \(2001\)](#).

In ORCHIDEE, the $Vcmax$ parameter (Rate of the RUBISCO carboxylation activity in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) increases with needle age, reaches its maximum value when the relative age of the needle (the ratio of the age to the parameter $L_{age,crit}$, the mean lifespan of the leaf) is 0.03 and then linearly decreases to its minimum value for a relative age of 0.5. For the example of a needle with a lifespan of 3 years, this model formulation implies that $Vcmax$ reaches its maximum at day 32 following the needle formation and starts to decrease 1.5 years later. This evolution of $Vcmax$ only represents species with short-lived needles such as pines ([Niinemets, 2002](#)). For needles with a lifespan of 10 years, maximum $Vcmax$ is reached 100 days after formation, and would start to decrease 5 years later in ORCHIDEE. By contrast, observations show a decrease of $Vcmax$ after only 1 year ([Porté and Loustau, 1998](#); [Niinemets, 2002](#); [Warren, 2006](#)). We thus adapted the relation between $Vcmax$ and needle age for conifer PFTs in order for $Vcmax$ to reach its maximum 3 months following formation and start to decrease linearly after one year, independently of the needle lifespan.

The second modification concerns the way thinning is represented in the FM module of [Belllassen et al. \(2010\)](#). As summarized in section 3.2.1, forest stands are assumed to be managed according to a constant rdi value during their entire rotation, but this model formulation is not representative of the current practice in France for coniferous forests (Figure 3.1).

We thus derived linear relationships (without distinction between fertility class and management practices) between upper and lower limits of *rdi* values against stand dominant height (Figure 3.1) to base the FM model from data found in French sylvicultural manuals (sources for French sylvicultural guidance are listed in supplementary Table S2.3). Moreover thinning can happen in FM when the dominant stand height reaches 10 m, whereas in reality this threshold depends mainly on commercial purposes (wood quality) and consequently on the productivity of the stand (species and soil fertility). We thus changed the dominant height threshold by using mean values (without distinction by stand fertility) found in sylvicultural manuals (Table 3.1). For *Pinus pinaster*, two different *rdi* relationships were derived between stands grown on lowlands and stands grown on dunes (Figure 3.1e). We decided to keep the *rdi* of stands grown on lowlands as the other value represents a very particular management practice. This difference in *rdi* relationships is discussed in section 3.4.2.3.

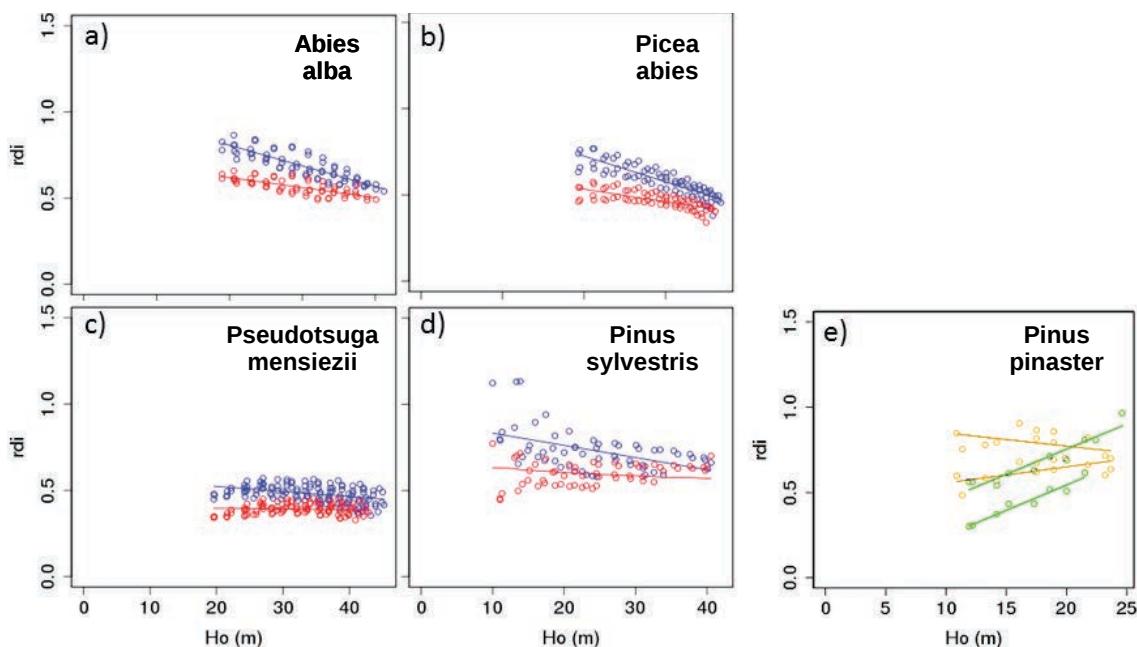


FIGURE 3.1 – Relationship between *rdi*, the relative density index defined as the ratio between current and the maximal stand density (i.e. the natural self thinning limit), and the dominant height. This relationship is derived from French forestry manuals for a) *Abies alba*; b) *Picea abies*; c) *Pseudotsuga mensiezii*; d) *Pinus sylvestris*; e) *Pinus pinaster*. For plots a) to d) the blue dots represent the upper boundary of *rdi* (just before thinning) and the red dots represent the lower boundary (just after thinning). Lines represent linear regression combining all fertility and management conditions. For e) green data represents boundaries of *rdi* for stands grown on dunes whereas orange data represents boundaries of *rdi* for stands grown on plains.

3.2.4 Dataset for model validation

We used data from French national inventories (NFI, IFN 2012) because this study is focused on the comparison between field observations and model outputs for models with different PFT configurations, rather than on the validation of FM for all types of forests. The French NFI dataset correspond to the merge of eight measurement campaigns from 2005 to 2012 and the sample size consists in 33159 observations of TNF trees (number of observations : *Abies alba*-8149 ; *Pi-*

TABLE 3.1 – Forcing files and management conditions used for simulations.

Climate data	0.25° resolution REMO reanalysis covering the 1861-2007 period (Kalnay et al., 1996; Vetter et al., 2008)		
Soil data	Maps of soil depth and texture were derived from FAO and IGBP products (Vetter et al., 2008)		
	Initial stand density (trees ha⁻¹)	Density after first thinning (trees ha⁻¹)	Ho first thinning (m)
P.men	1600	700	17
P.abi	1600	970	17
A.alb	3000	1200	17
P.syl	2500	1200	12
P.pin	1250	800	12
APP	1875	970	17
PIN	2050	1000	12
TNF	10000	-	10

cea abies-7828 ; *Pinus pinaster*-5008 ; *Pinus sylvestris*-7929 ; *Pseudotsuga mensiezii*-4245). Data are available on the NFI website : <http://inventaire-forestier.ign.fr/>.

For each of the 7000 points observed each year, tree height, radial growth of the last five years and circumference at breast height are measured on trees with a diameter higher than 7.5cm within a circular area of 15m diameter. For even-aged stands, a few trees were cored to the stem center to estimate the stand age. The whole protocol is described in L'IFN (2006).

This rather dense sampling scheme of French NFI dataset is suitable to study two relationships of interest between volume increment and photosynthesis, and between standing volume and management variables (self thinning or wood removal by thinning or clear-cut). We calculated volume and volume increment at the stand-level based on tree diameter data for each selected NFI site, on the radial increment of the five last years and the allometric relationship of Eq.3.2 established for each conifer species by Vallet et al. (2006) :

$$V_{tot} = (\alpha + \beta + \gamma \times \frac{\sqrt{c_{130}}}{h_{tot}})(1 + \frac{\delta}{c_{130}^2}) \frac{1}{40000\pi} c_{130}^2 h_{tot} \quad (3.2)$$

where V_{tot} is the mean volume of the trees, c_{130} is the mean circumference at 130 cm, h_{tot} the measured height, and α , β , γ and δ species-specific empirical coefficients established by Vallet et al. (2006).

The volume estimation with Eq.3.2 requires both circumference and height of trees. The NFI dataset provides the radial increment of the five last years but not the height increment. To estimate the volume increment (V_{inc}) for each observation we thus calculated the height increment of trees using Eq.3.1. The error associated with V_{inc} is thus linked to the error of height estimation using Eq.3.1. We evaluated the potential bias in volume increment caused by height estimation and we also calculated the potential volume increment error when no height

increment is considered.

We determined the volume and volume increment of each plot (1335 plots in total) separately for each conifer species and for two age-classes (40-60 y and 80-100 y, hereafter referred to as 50 and 90 years), in order to produce 5 species-specific continuous maps covering France which are then used to evaluate the ORCHIDEE-FM model. This dataset represents 8412 and 2737 observations for the two age classes (respectively 414 and 132 pixels at a 0.5° resolution). Continuous maps were also generated for the two PFTs corresponding to the groups of species with similar parameters in chap.2, and for a single PFT with all TNF species used by default in ORCHIDEE.

The data were interpolated with a minimum of 10 plots in a radius of 0.5° and no distance weighting (Bellassen et al., 2011). Areas where this condition is not met are excluded for the comparison. The same maps were generated for different validation variables, the dominant and average height, the average circumference, and the tree density of stands. In summary, the processed and interpolated French NFI data used for evaluation of the 3 simulations of ORCHIDEE-FM are 0.5° resolution maps for 2 stand age classes, for which each pixel represents the average of the variable of interest of all the plots within a 0.5° radius of the center of each pixel (Figure 3.2).

3.2.5 Simulations

Four sets of simulations were performed to assess the gain (or loss) of information obtained by different parameters definition of TNF species.

The first set (REF) uses the default parameter values and processes of ORCHIDEE-FM as described by Bellassen et al. (2011). The second configuration (S1) use one PFT to represent TNF forest but this PFT is parameterized according to results of chap.2. The third set (S2) was performed using the two new PFTs corresponding to species groups obtained from the hierarchical clustering of parameters (main result of chap.2). The fourth simulation (S3) was performed with the parameters of each TNF species (5 in total), each species being modeled as a separate PFT. All the simulations are evaluated against the NFI interpolated data (section 3.2.4). To minimize bias between simulations and NFI data, we averaged the simulations output over the same period over which each NFI age-classes were defined (50 years and 90 years) and only trees with a diameter higher than 7.5 cm were used. For both S2 and S3 we performed two other simulations with the new parameterization applied only to “photosynthesis” (P-)parameters (S2-P and S3-P respectively; see definition of P-parameters listed in the upper section of Table 2.2 of chap.2) or to “biomass” (B-)parameters (S2-B and S3-B; see definition of B-parameters lower section of Table 2.2 of chap.2).

In the simulations we also checked for the effect of initial stand density (originally set to 10000 seedlings ha⁻¹ in FM) by testing smaller values found in French forestry manuals (around 1200 to 3000 seedlings ha⁻¹, including diameters < 1cm ; Table 3.1). A higher initial stand density, by causing self-thinning to occur early and be intense, can potentially lead to smaller trees and to a higher competition between trees at the beginning of the rotation cycle. It appears reasonable to select initial stand densities close to “real” field values.

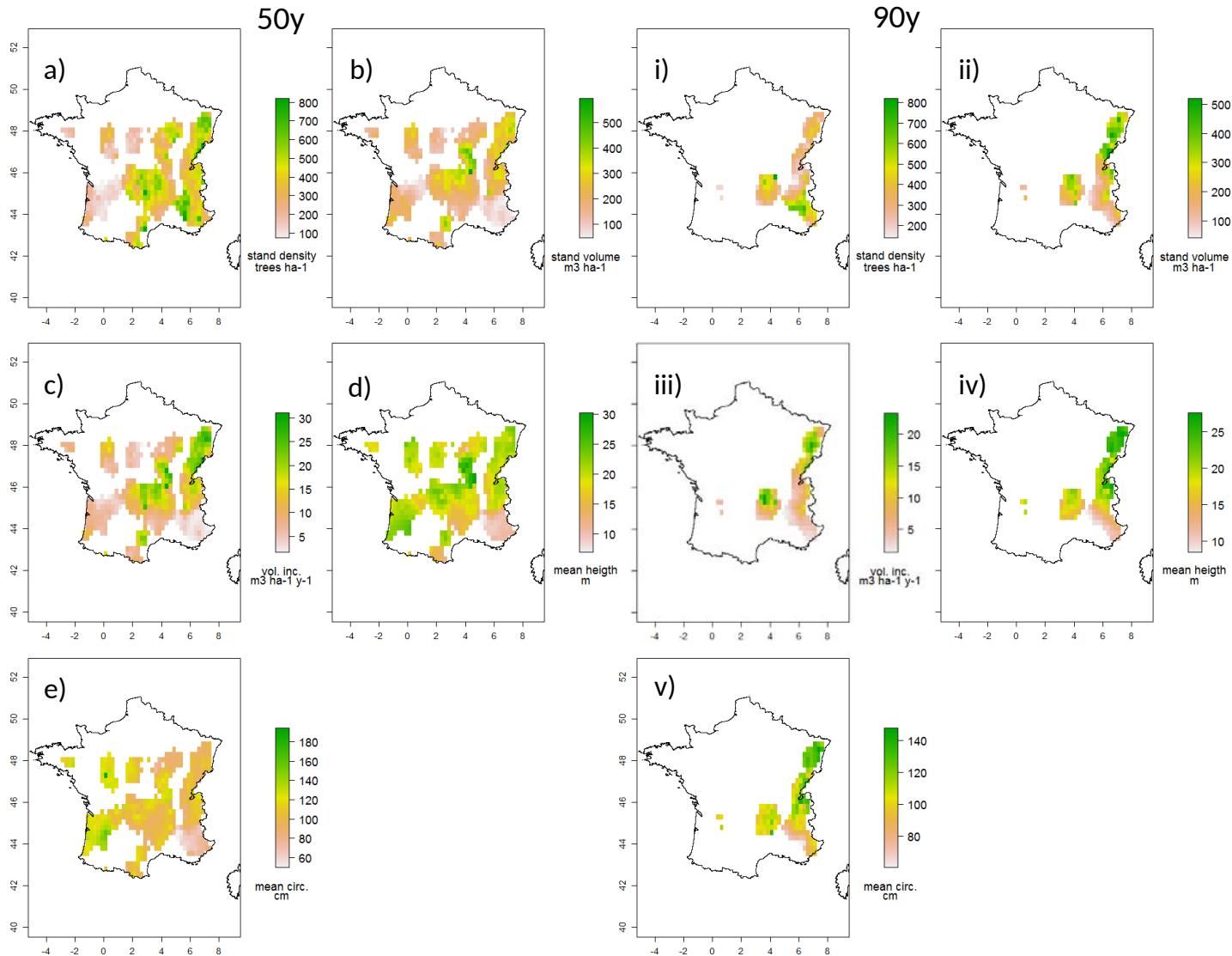


FIGURE 3.2 – Interpolated NFI observations for 50y (a-e) and 90y (i-v) old stands. a-i) Mean stand density (trees ha^{-1}) ; b-ii) mean standing volume ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$) ; c-iii) mean standing volume annual increment ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{y}^{-1}$) ; d-iv) mean stand height (m) ; e-v) mean stand circumference (cm)

The current practice for wood production forest in France is to set the stand density to a specific value at the first thinning. Some species like silver fir are not planted but naturally regenerated. Thus the initial density can be highly variable. To avoid any bias due to the initial stand density we also fix the stand density at the first thinning and use relationships between rdi and the dominant height as a rule to trigger successive thinnings during the stand rotation (Table 3.1 ; Figure 3.1).

The same pedo-climatic inputs as in Bellassen et al. (2011) were used for all the simulations (the description of simulation conditions are listed in Table 3.1). To assess the global gain of information by using several PFTs we need to weight each variable by the representativeness of each PFT. Because we interpolated data we used a land cover map including the five conifers species repartition data from the European mapping of tree species (Brus et al., 2012) instead of the fraction of species found in the NFI dataset. No historical change in species distribution or forest area was taken into account in the simulations. The performance of each simulation was assessed by using relative difference (RD) which bring out the systematic bias and the root mean square error (RMSE) metrics which give the total error, but also by visually comparing modeled and interpolated maps (section 3.2.4) to study the spatial structure of model biases.

3.3 Results

3.3.1 Volume increment error resulting from height increment computation

We evaluated the tree height estimation error with eq.3.1 by comparing the relative difference between observed and estimated height for each species. Errors for each TNF species are listed in supplementary Table S3.1. The mean relative error in height computation using eq.3.1 is of 0.11% (-0.02m) for all species. However, its standard deviation is large, varying from 14% (3.29m) for *Pseudotsuga mensiezii* to 27% (4.15m) for *Pinus sylvestris*, with an average value of 18.95% (3.58m) across all TNF species. For all species, the height of trees is on average underestimated in the model. Over a five years period we estimated the mean height growth of conifers to 0.17 m y^{-1} .

If we compute the mean stand volume increment over this period without considering any height growth, the volume increment associated would be on average underestimated of 14.9%, ranging from 8 and 8.5% for *Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris*, and to 22.02% for *Picea abies*. In contrast if we include height growth over the five years period, the mean bias of 0.11% ($\pm 18.95\%$) in height estimates translates into a mean volume increment relative bias of 0.016% ($\pm 1.36\%$). This systematic error in volume increment is not linearly correlated to the error in height estimates. For example, a relative height error estimate of 27% for *Pinus sylvestris* leads to a stand volume increment error of 1.1% while a height error of 14% for *Pseudotsuga mensiezii* leads to a volume error of 1.4%.

We conclude from these results that it is necessary to correct for height growth when computing volume increment and that the systematic error of volume increment estimates resulting from height increment error is low enough to allow a comparison of model outputs with different configurations.

3.3.2 Model evaluation

For each simulation and variable, RD and RMSE values are given in supplementary tables S3.2, S3.3.

3.3.2.1 Modification of $Vcmax_{25}$ values for pines

Based on the grouping of species according to their parameters similarity, we expect S2 to surpass S1 when compared to the NFI data. A first test highlights an overestimation of volume and volume increment estimates for PIN (RD=147.8% and 442.7%; Table S3.2). An analysis of simulated GPP suggests a problem with a too high estimation of the $Vcmax_{25}$ parameter in chap.2. We tested the implications of the high $Vcmax_{25}$ values used for pines for their effect on GPP against the eddy co-variance GPP measurements of “Le Bray” site (*Pinus pinaster*) in South-western France (Loustau et al., 1998; DAAC, 2013). The $Vcmax_{25}$ values searched from literature in chap.2 (Table 2.2) of around $100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for pine trees, are those generally attributed to grass and crops in ORCHIDEE and appear to be over-estimated for pines.

We indeed found an overestimation of modeled GPP which is two times higher than measured (Le Bray stand age= 26y; $\text{GPP}_{OBS}=3.04 \pm 0.77 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$; $\text{GPP}_{ORCHIDEE}=6.92 \pm 2.6 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$). With $Vcmax_{25}$ values found in literature in chap.2, all model outputs for pines thus appear to be largely overestimated and cannot be used for comparison with NFI data. For the following simulations and to allow a reasonable comparison with NFI data we decided to correct the $Vcmax_{25}$ value of pines to the value obtained in Santaren et al. (2007), i.e. $41.7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. The implications of this assumption are discussed in the section 3.4.2.1.

We checked for potential modifications in the classification of chap.2 resulting from the modification of $Vcmax_{25}$ values for pines. We performed the same classification than in chap.2 but removing the parameter $Vcmax_{25}$. Without taking into account $Vcmax$, the global classification was not modified compared to previous results (Figure S3.1). However if the classification is performed using only the photosynthesis parameters (refer to the upper section of Table 2.2 of chap.2 for the list of parameters), *Pseudotsuga mensiezii* and *Pinus sylvestris* would tend to pool together whereas *Picea abies* and *Abies alba* are forming a distinct group (Figure S3.1b). *Pinus pinaster* is clustered with *Picea abies* and *Abies alba* but with a larger dissimilarity. As the classification based on biomass parameters is more discriminant than for photosynthesis parameters we thus decided to keep APP and PIN as defined in the classification of chap.2.

3.3.2.2 Simulation S1 with one temperate conifers PFT

S1 uses the same parameter values for all temperate conifers (Table 2.2 of chap.2). Even if there are no differences in parameters values, for comparison with S2 and S3, we compared results for both APP (*Abies*, *Picea* and *Pseudotsuga*) and PIN (*Pinus*) in the corresponding NFI data.

For APP stands of 50y old, stand volume is represented correctly by the S1 parameters (RD = -16.5%) but is less efficient than the REF simulation (Figure 3.3). Stand volume increment remains equivalent to REF. However allometric variables like stand density, mean circumference and height are better represented by S1 than REF (Figure 3.3) even if stand density remains largely overestimated with an RMSE of 2186 trees ha⁻¹ (RD=508.9%). We also diagnose a large underestimation of height (RD=-71.5%), circumferences (RD=-76.9%) and consequently of the harvestable volume and increment (RD=-78.4 and -84.9%). In contrast, stand volume and volume increment are more overestimated for PIN in S1 (RD=102% and 79.7%) than in REF (Fig. 3.3). As for APP, the stand density is also highly overestimated (RMSE=2442 trees ha⁻¹/ RD=1085.4%) and allometric parameters are underestimated (RD=-64; -76.3; -31.2 and -35.5 respectively for mean height, mean circumference, harvestable volume and increment).

The same tendencies appear for 90 y simulations (Fig.3.3). At the species scale, not enough observations were available for *Pseudotsuga mensiezii* and *Pinus pinaster* for 90 y old stands interpolations. Thus the PIN for 90y old stand mostly represent *Pinus sylvestris*.

Looking at the spatial structure of the systematic error in S1 (Figure 3.4), two areas of large negative model bias stand-out for volume of PIN, one in the east of the Mediterranean region, and the other near the Biscay bay (Les Landes forest, pine dominated). This result is also found by looking at correlations between mean observed and mean modeled volume and volume increment (Table 3.2). Using only one PFT in S1 leads to worse correlations than in the REF simulation. The correlations for volume and volume increment are reduced respectively from 0.27 to 0.06 and from 0.44 to 0.13.

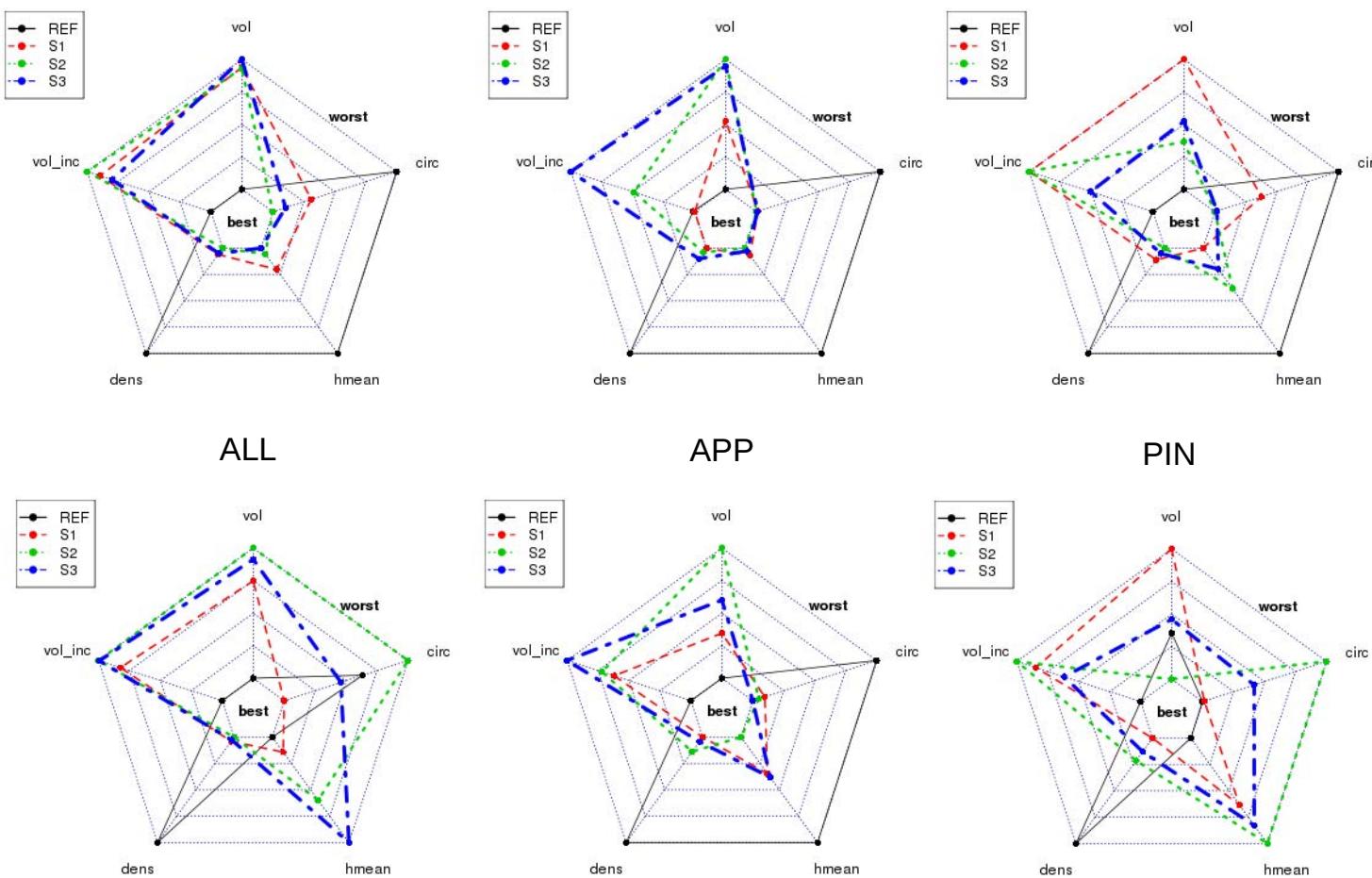


FIGURE 3.3 – Synthesis of simulations with 1, 2 or 5 PFTs for 50y (upper) and 90y (lower) old stands. Mean RD results are synthetized for all species (ALL), for the APP group (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pseudotsuga menziesii*) and the PIN group (*Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris*). For all plots the best mean RD for each or the five variables (*vol*-stand volume; *vol_inc*-volume increment; *dens*-stand density; *hmean*-mean height; *circ*-mean circumference) are in the center of the chart, whereas worst models are on the periphery. The upper part of the figure compares results for simulations REF, S1, S2 and S3. The lower part compares results for the model S3, S3B and S3P.

TABLE 3.2 – Spearman's rank-order correlations between observed and modeled stand variables considering all species for 50y old stands. *Non-significant values are in italic.* ($p\text{-value} < 0.05$).

	REF	S1	S2	S3
vol	0.27	<i>0.06</i>	0.73	0.64
vol_inc	0.44	0.13	0.56	0.70
dens	-0.16	<i>-0.16</i>	0.61	0.33
hmean	0.18	<i>-0.06</i>	-0.34	<i>-0.09</i>
circ	<i>-0.02</i>	<i>-0.04</i>	0.31	<i>0.00</i>

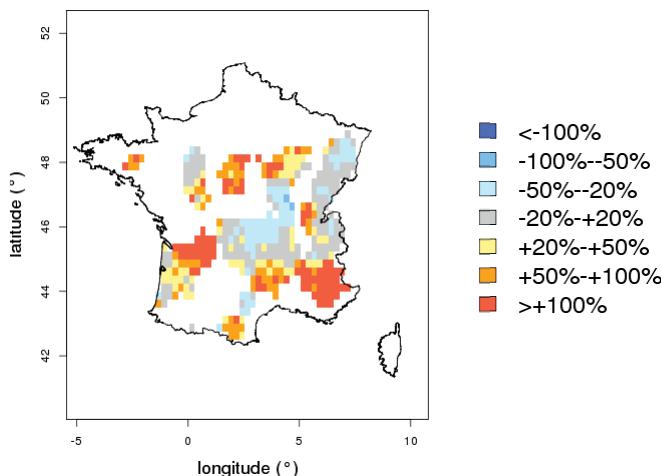


FIGURE 3.4 – Stand volume model fit (simulated-NFI)/NFI for S1 (50y stands). A warm color indicates an overestimation from the model. White areas represent less than 10 data plots within a 55km radius of the center of each 0.5° model grid cell.

3.3.2.3 Simulation S2 with calibrated parameters for two groups of species

The S2 simulation using corrected values of $Vcmax_{25}$ for pines leads to a better estimation of the mean RD for PIN (Table S3.2) compared to S1 in both 50y and 90y old stands for the following variables : stand density, average circumference and height. Even if volume (RD=63.9%) and volume increment (RD=12.8%) remains overestimated, the use of two PFTs in S2 leads to better correlations between observed and simulated values compared to REF. The correlation for volume increases from 0.27 to 0.73 and the correlation for volume increment increases from 0.44 to 0.56 (Table 3.2). In addition to this improvement of the correlation for volume and volume increment we can observe that the shape of the distribution of simulated values approximates the shape of observed values suggesting an improvement of the spatial distribution of volume, stand density, stand circumference and stand height (Figure 3.5).

Compared to S1, mean RD obtained for APP are worse for volume and volume increment. However for PIN, volume and stand density are better represented (Figure 3.3) than S1.

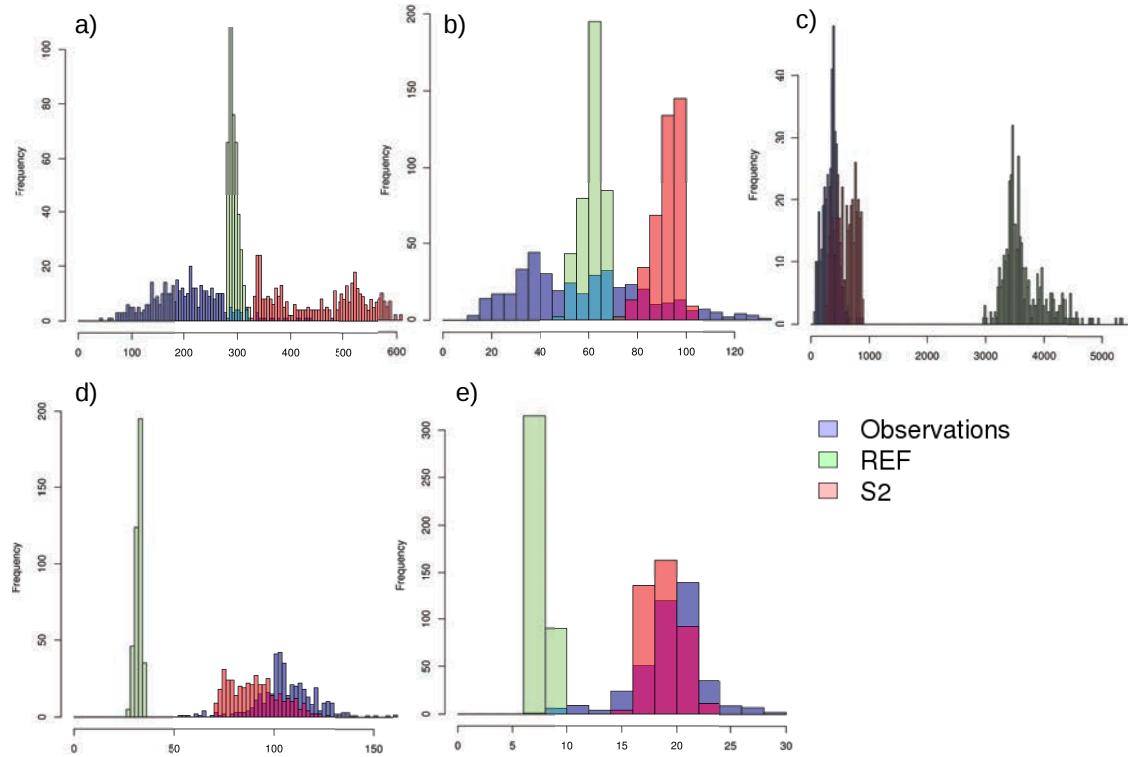


FIGURE 3.5 – Distribution of a) Volume ($\text{m}^3 \text{ ha}^{-1}$), b) Volume increment ($\text{m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$), c) Stand density (trees ha^{-1}), d) Stand mean circumference (cm) and e) Stand mean height (m) for S2. Blue bars correspond to observed values, green bars to REF simulated values and red bars to S2 simulated values.

For 90y old stands, the use of two PFT leads to worse relative differences considering all species together. While stand density, circumference and height are well represented in APP, only stand density and stand volume are well represented in PIN compared to other simulations (Figure 3.3).

3.3.2.4 Simulation S3 with calibrated parameters for each species

In this simulation the use of different parameters for each conifer species (5 PFTs) globally leads to similar results than S2 (Figure 3.3). For APP, volume and volume increment are degraded compared to S2 and S1. However the performances for stand density, stand mean height and stand mean circumference remains similar. For PIN we obtain the best estimates for volume and volume increment with S3 compared to S1 and S2, but RD remains higher than REF.

When looking at the spatial distribution of differences, we can observe improvement of volume increment estimates in the east and central region of France (Figure 3.6). As for S2, even if the mean relative difference for volume and volume increment are degraded compared to REF, the correlation between observed and simulated values are improved (Table 3.2) respectively from 0.27 to 0.64 and from 0.44 to 0.70. However, even if we notice a net gain in the representation of stand mean height and stand mean circumferences all over France (Figure 3.6), the correlation is near zero for the two variables.

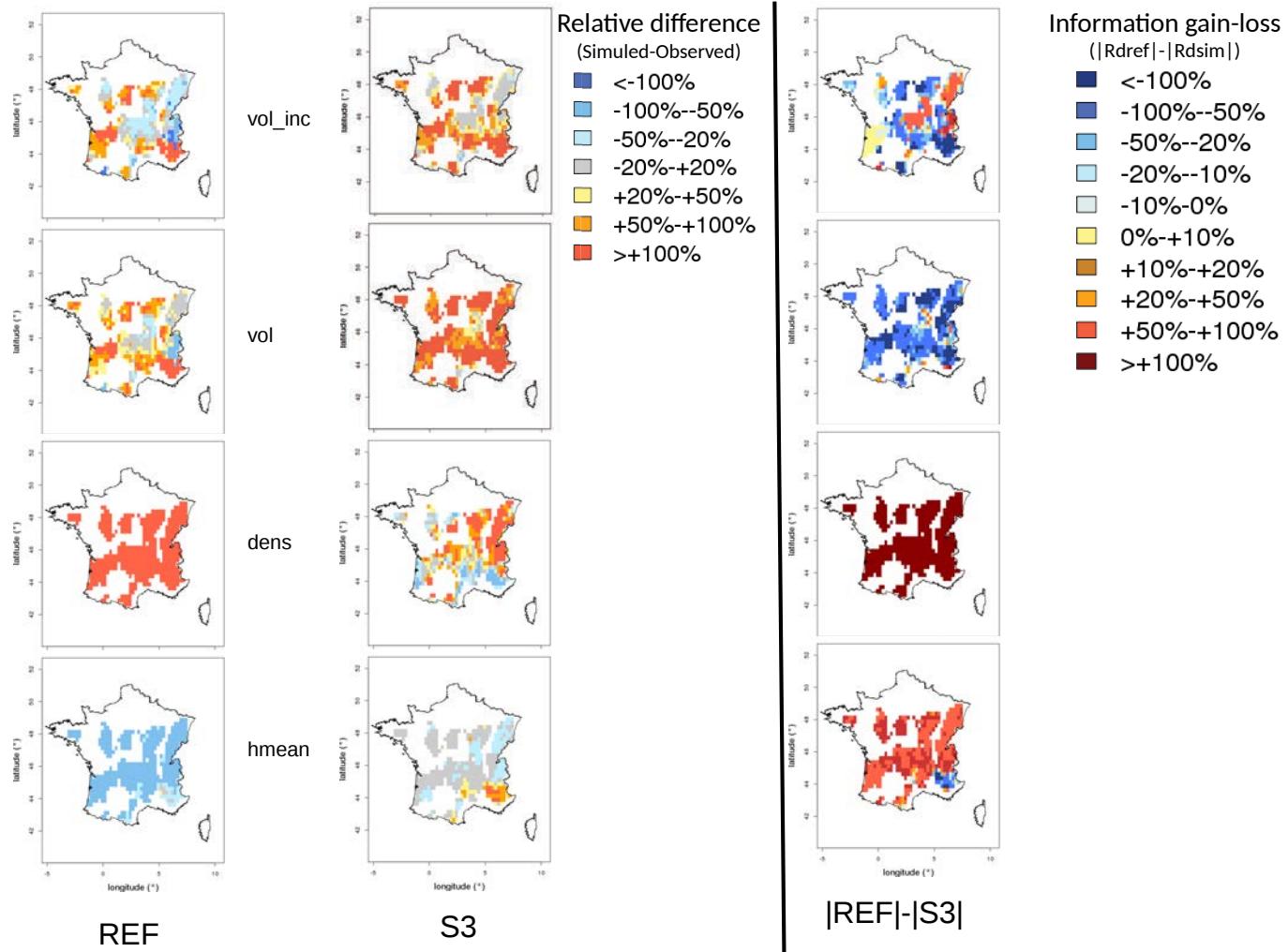


FIGURE 3.6 – Left panel : Model fit (simulated-NFI)/NFI for REF and S3 simulations (*vol*-stand volume; *vol_inc*-volume increment; *dens*-stand density; *hmean*-mean height). A warm color indicates an overestimation from the model. White areas represent less than 10 data plots within a 55km radius of the center of each 0.5° model grid cell.

67

Right panel : Information gain-loss between REF and S3 simulations. Gain-loss corresponds to $|RD_{REF}| - |RD_{S3}|$. A warm color indicates an improvement of the representation of the variable with S3 compared to REF.

3.4 Discussion

3.4.1 Limits of evaluation data

For both S2 and S3 we found a significant improvement of height, circumference and stand density for 50 years old stands compared to S1, with a reduction of the relative difference against NFI observations of more than 50% for both APP and PIN compared to S1. However, circumference and height are on average underestimated due to the overestimation in all simulations of the stand density, thus leading to over-estimated competition among trees. Despite the better representation of tree shape, we still observe an overestimation of mean stand volume and volume increment in all simulations for both APP and PIN, compared to the reference case.

Volume increment is related to stand carbon assimilation capacity and thus indirectly to the representation of photosynthetic activity, whereas standing volume is related to both photosynthesis and management. The distinction between the calibration of photosynthesis-only or biomass-only parameters highlight difficulties to represent stand behavior. In S3 (Fig.3.7) we observe with APP that a calibration of the P-parameters only leads indirectly to a better representation of tree shapes and consequently of management operations than with a calibration of the B-parameters only.

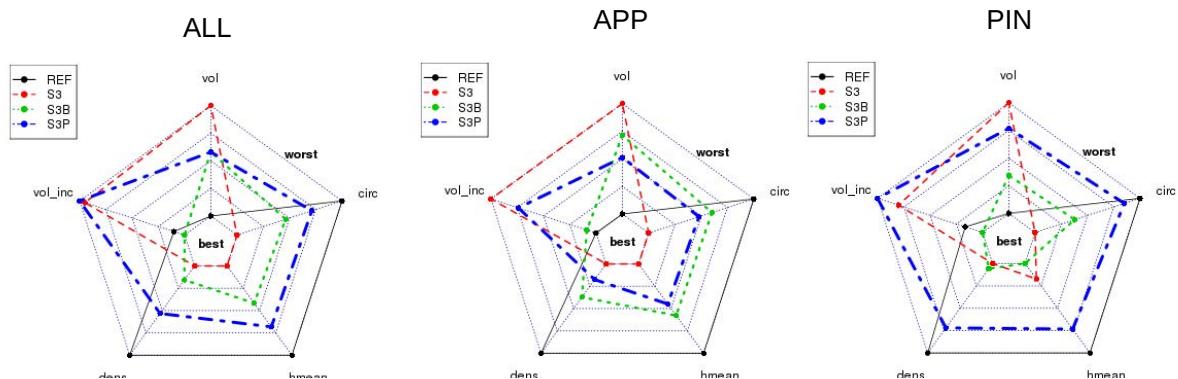


FIGURE 3.7 –Synthesis of S3 simulations with 1, 2 or 5 PFTs for 50y old stands. Mean RD results are synthetized for all species (ALL), for the APP group (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pseudotsuga mensiezii*) and the PIN group (*Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris*). For all plots the best RD for each of the five variables (*vol*-stand volume; *vol_inc*-volume increment; *dens*-stand density; *hmean*-mean height; *circ*-mean circumference) are in the center of the chart, whereas worst models are on the periphery.

On the opposite, a calibration of B-parameters only leads to a better representation of carbon stocks than P-parameters with PIN (Fig.3.7). Yet, the calibration of both photosynthesis and biomass parameters still does not allow to represent accurately stand volumes, irrespective of stand age. The overestimation of stand density and stand volumes suggest weaknesses in modeling management operations or other missing processes, for instance N-limitation and deposition, or past S deposition effects leading to soil acidification.

Not enough data are available for 90 y old stands with *Pinus pinaster* or *Pseudotsuga menziesii* to accurately evaluate the model results. This is mostly due to management practices in France where stand regeneration is triggered when trees reach a diameter of 55-65cm (Sardin and Canteloup, 2003; Sardin, 2013b; Chabaud and Nicolas, 2009). Thus there is not enough pines stands older than 70-80y in the NFI dataset to allow reasonable interpolations. The regeneration of pines stands before 90 years explains the high error estimation of all variables for PIN in S2 and S3.

Even if the spatial bias is reduced by using more PFTs (higher correlation), some biases remains between the different simulations especially for pines. The volume overestimation in the Mediterranean is linked to an incorrect representation of summer water stress (Krinner et al., 2005).

Regionally, most of the spatial distribution in model systematic errors did not change across the different simulations between S1, S2 and S3, i.e. where NFI variables were already overestimated in S1 remained overestimated even with parameter calibration. Those patterns can results from the species distribution, specific processes linked to species and not represented in ORCHIDEE, specific environmental conditions and management practices, or site fertility.

It is particularly the case for pines in the Mediterranean region where trees characteristics and stand volumes are always overestimated. We can also notice this overestimation for spruces and firs in mountainous regions. We can hypothesize an influence of stressing environmental conditions in these regions, leading to smaller trees than usual. Moreover, processes like drought or frost impact are poorly modeled in ORCHIDEE (Krinner et al., 2005). Even with an appropriate parameterization, estimations in these regions would not reflect field observations until those processes are better represented in the model. Our study thus allows to highlight some limitation of the model itself.

3.4.2 Volume and increment overestimation

3.4.2.1 $Vcmax_{25}$ uncertainties

For PIN, the $Vcmax$ values from the literature search in chap.2 are found to be too high and lead to an overestimation of GPP at one eddy-covariance measurement sites with *Pinus pinaster* species. This difference in GPP could also be partially explained by differences in the modeled and real light attenuation in the canopy (Binkley et al., 2013) but also by differences between modeled and real-world $Vcmax$ vertical distribution in the canopy.

Needles of pines, fir and spruces have different shapes and different orientations which impact light harvesting at the tree scale (Niinemets, 2010). Fir and spruce needles are essentially horizontal, whereas pine needles are pointing up (Carter and Smith, 1985) which implies a limitation of the light interception and consequently of the photosynthetic activity. We can also observe differences in total LAI and LAI distribution due to different crown morphology between pines and spruces or firs. Niinemets (2010) reviewed LAI values of around 3.1 for *Pinus sylvestris*, 7.7 for *Pseudotsuga mensiezii* and 9-10 for *Abies alba* and *Picea abies*. Thus the lower LAI for pines counterbalances their high $Vcmax$ value, which is not the case in ORCHIDEE. The light inter-

ception depends of the distribution of the needles along the stand canopy. Coupled to needle orientation, different crown shapes will lead to different light interceptions between species. Different light interceptions were identified for sun exposed needle between pines and firs (Carter and Smith, 1985; Niinemets, 2010). Smolander et al. (1994) and Niinemets (2010) also highlight differences in light interception depending on tree age. Stenberg (1996) and Stenberg et al. (2001) also demonstrated that pine species have a lower light interception capacity than spruces or firs, and an increase of the light interception capacity in shaded needles compared to sun exposed needles. In ORCHIDEE the light interception (and the subsequent scaling of photosynthesis through the canopy profile), is modeled to follow a Lambert-Beer equation (Monsi and Saeki, 1953, 2005) :

$$f = 1 - e^{-kLAI} \quad (3.3)$$

with f the fraction of absorbed photosynthetically active radiation, k a light extinction coefficient and LAI the leaf area index.

Binkley et al. (2013) demonstrated that the Beer's law can be applied at the tree crown scale but is less valid to represent light absorption at the stand scale. The current value of the light extinction coefficient k used in ORCHIDEE is 0.5. In the literature, values for k at the tree crown scale for pines (0.2-0.3 for Scot pine, Lintunen et al. 2013) are generally lower than for spruce or fir (0.35 for Silver fir and 0.42 for Norway spruce, Forrester et al. 2014). However Binkley et al. (2013) showed that k can vary from 0.3 to 0.7 at the stand scale for Lodgepole pine. We made a simple test by setting k to 1.0 for PIN in the S2 simulation. This modification of the light interception in ORCHIDEE-FM did not change results compared to S2.

Values of $Vcmax$ for pines are consistent between them across different studies. Niinemets (2010) pointed out the importance of the total-to-projected surface area ratio in needleleaved species with complex foliage cross-section. A major source of uncertainties on $Vcmax$ values from literature and trait databases come from total-to-projected area ratio which can vary between 2 to 4 (Niinemets, 2010) depending on the needle shape. If we assume that the $Vcmax$ values for pines compiled in chap.2 are exact, another source of structural model error can potentially explains discrepancies between observed $Vcmax$ values and the values needed by the model for reasonable GPP simulation. One possible hypothesis is a wrong representation of phenological processes in ORCHIDEE for temperate conifers. For example, processes like bud-burst and senescence are not represented in ORCHIDEE for temperate needleleaves. A larger needle turnover can lead to a lower needle biomass and then potentially counterbalance the strong carbon assimilation linked to high $Vcmax$ values. Indeed by looking at leaf area index (LAI) values from the Bray site, observed LAI varies around $2.3 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$ (Porté et al., 2000), whereas we simulate high values of around $4.3 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$ in ORCHIDEE-FM.

This result suggests that ORCHIDEE cannot be calibrated with direct observations, which confirm the conclusions of Bonan et al. (2012) about this problematic. Values measured at the leaf scale need to be integrated/corrected to be used at the canopy scale (Musavi et al., 2015).

3.4.2.2 The role of phenological processes

ORCHIDEE does not use explicit phenological processes for evergreen PFTs (Krinner et al., 2005). To assess the potential role of phenological processes in the overestimation of annual GPP, we compared seasonal cycles of GPP from 8-day MODIS products (MOD17A2, 1km resolution, Running et al. 2004) and simulated by ORCHIDEE. Large uncertainties remain concerning the accuracy of GPP estimations using remote sensing data (Verma et al., 2013), however a recent study by Tang et al. (2015) highlighted that MOD17A2 observations show highest performances in reproducing GPP at the seasonal time scale with evergreen needleleaves forests compared to FLUXNET estimations.

For our comparison, we selected grid cells over France covered with at least 80% of conifers from the 1km European mapping of tree species (Brus et al., 2012) and surrounded by pixels with the same characteristics. We compared two variables corresponding respectively to the start and the end of the annual GPP cycle over the period 2000-2007. We defined the start of the cycle as the first date when the GPP exceeds 20% of the annual GPP range. The end of the cycle corresponds to the last date when the GPP exceeds 20% of the annual GPP range.

For all species, we observe in average longer growing seasons simulated by ORCHIDEE compared to MODIS observations (Table 3.3, Figure S3.2). We can notice a constant variability across species in the starting and ending dates simulated by ORCHIDEE, reflecting the absence of phenological processes. The larger discrepancies are observed for *Abies alba* and *Picea abies* with a mean difference of 49.4 and 28.3 days respectively. Differences for pines are lower but still significant with 14.7 days for *Pinus pinaster* and 8.1 days for *Pinus sylvestris*. The error in estimating phenological processes can lead in average in errors of $335\text{gC m}^{-2}\text{y}^{-1}$ for evergreen forests (Richardson et al., 2012). Thus, even if uncertainties about remote sensing observations are significant, we are able to confirm that a part of the overestimation of stand volumes and volume increments by ORCHIDEE-FM can be explained by longer modelled growing seasons due to the lack of explicit representation of phenological processes in the model for evergreen needleleaves species.

TABLE 3.3 – Comparison between MODIS and ORCHIDEE GPP cycles over the period 2000-2007. Values for start and end dates represent the day of the year (DoY). Standard deviation are in parenthesis.

Species	start GPP MODIS (DoY)	start GPP ORC. (DoY)	end GPP MODIS (DoY)	end GPP ORC. (DoY)	Mean difference (days)	nb data
<i>Abies alba</i>	107.11 (18.49)	74.85 (12.56)	310.22 (8.63)	327.35 (6.56)	49.4	384
<i>Picea abies</i>	88.26 (8.54)	74.99 (12.53)	312.37 (5.72)	327.40 (6.54)	28.3	391
<i>Pinus pinaster</i>	79.60 (12.39)	73.48 (12.18)	318.28 (6.71)	326.90 (6.57)	14.7	345
<i>Pinus sylvestris</i>	79.52 (10.80)	75.61 (12.61)	323.99 (7.18)	327.21 (6.59)	8.1	372

3.4.2.3 Management parameters uncertainties

The identification and selection of sensitive parameters related to forest management in chap.2 (section 2.2.2) were based on an “one-at-a-time” sensitivity analysis. Therefore, non-linearity, threshold effects or interactions between inputs parameters were not assessed. Thus some important and sensitive parameters may have been hidden and could potentially explain the difficulties in our study to represent management and standing above-ground volumes.

For regions with no specific environmental stresses, discrepancies between simulations and observations probably come from the non-modeled diversity of forest owners in France (Häglund, 2008) and thus different objectives and management practices. In France 75% of the forest belongs to small private owners and data used in this study to represent forest management practice come from the public sector which may lead to discrepancies in some regions as we could see in Hengeveld et al. (2012). If we look at management types between Maritime pines grown on lowlands or on dunes (specific to the “Lande” region), *rdi* linearly decrease with dominant height in the first case, but linearly increase with dominant height in the other case (Fig. 3.1e).

The tree shape representation is important in FM to determine when thinning occurs and when stands are regenerated. Even with a specific parameterization of TNF allometry for French forests, we did not manage to reproduce the NFI observed stand density, which remains too-high in all simulations compared to field observations. If we assume that allometric relationships fitted on NFI data are accurate, the underestimation of heights and circumferences can be explained by the too-high stand density, which also leads to over-estimated above-ground volumes by causing too much competition between trees at a given age. Indeed, management events are triggered in FM by dominant height and circumferences. Thus, underestimation of height and circumferences may delay management events and significantly impacts the carbon cycle. These results highlight a weakness of ORCHIDEE-FM to accurately represent management practices in France although photosynthesis parameters appear to be relatively well represented (excepting *Vcmax* for pines). The use of high resolution forest management map (Hengeveld et al., 2012) with ORCHIDEE-FM could help to improve results in future simulations.

Moreover, we used in this study management rules based on recent and ‘optimal’ management practices. Uncertainties on historical climate, CO₂ effect and calibration of *rdi* evolution based on recent management practices coupled to uncertainties on the dependencies between *Vcmax* and the stand age are probably not suitable to represent the evolution of 90 years old stands and would probably require the representation of an adaptive management through time in ORCHIDEE if we seek to represent mature stands.

3.4.2.4 Volume and volume increment interpolation

Volume increment was calculated from the NFI observations using allometric equations of Vallet et al. (2006). In the study of Vallet et al., allometric parameters were obtained by fitting vo-

lume measurement taken in permanent plots between 1920 and 1955. The percentage of volume estimation error given by Vallet et al. was -1.9 ± 5.4 for *Picea abies* (5 sites, 309 obs.), -0.51 ± 5.02 for *Abies alba* (6 sites, 762 obs.) and -0.66 ± 2.92 for *Pinus sylvestris* and *Pinus pinaster* (4 sites, 686 obs.). No volume error estimation was available in the paper for *Pseudotsuga mensiezii*. The volume estimation error is low and then does not change the interpretation of our model comparison.

Volume increment calculation is based on circumference and height of trees. In ORCHIDEE-FM, height is not calculated independently of tree diameter. Several studies demonstrated the importance of specifying tree height in allometric relationships to improve the accuracy of predictions (Joosten et al., 2004; Xiao and Ceulemans, 2004; Vallet et al., 2006; Newton and Ampsonah, 2007). Thus, even if the work of Bellassen et al. (2011) showed only slight differences for broadleaves between volume increment and model predictions, differences for needleleaves can be explained by the lack of diameter-independent height representation in ORCHIDEE-FM. This result is also highlighted by the bad correlation between observed and modelled height in our study (Table 3.2).

Volume and volume increment are estimated from aboveground biomass. Bellassen et al. (2011) highlighted the poor representation of biomass allocation in ORCHIDEE for evergreen conifers. Currently, 30% of the assimilates are allocated to the bellowground biomass, 30% to the aboveground woody biomass, and 40% to leaves and fruits. However, Enquist and Niklas (2002); Wirth et al. (2004); Litton et al. (2007) showed that up to 63% of the GPP can be allocated to roots and exudates. Thus, higher allocation to the bellowground biomass should correct the aboveground volume and volume increment overestimation.

The use of 8 successive NFI campaigns provides a large dataset but creates a discrepancy in time coverage : the 2005 campaign provides data on the average 2001-2005 volume increment while the 2012 campaign provides data on the average 2008-2012 volume increment.

Because radial increment is based on measurements of the five last rings of each tree, the use of a tree ring dataset collocated with NFI covering 2005 to 2012 covers 12 years of forest growth (year 2005 reflect the mean increment from 2001 to 2005, year 2006 from 2002 to 2006...). In consequence years are unequally represented in the analysis with an over representation of the year 2005 and can affect the interpolation of stand density and volumes. However this uneven representation is the same for all species allowing correct comparison between them. Limits of NFI data and the interpolation method were already discussed in Bellassen et al. (2011).

Even if Pilli et al. (2006) pointed out that the relation between a_{bc} and b_{bc} parameters can differ between development stages of stands, these parameters reviewed in chap.2 were fitted on all NFI stands without distinction, which could partly explain the underestimation of circumferences for all development stages in our results (Table S3.2) and why fitted values on NFI data are different from reviewed values. This variability in parameters estimates and the fact that height and circumferences are better simulated with fitted values on France highlight the poten-

tial inability of the model to predict trees growth depending on the region and environmental conditions. It points to the necessity of using better allometric relationships in ORCHIDEE if we want to run the model at a larger spatial scale.

3.4.3 Does an increasing number of PFTs brings information gains ?

From the previous results we can affirm that the information gained with two or five PFTs is better than using a unique PFT. This result could be expected as we added additional degrees of freedom in the model. However, we can observe improvements by using values from the literature, which partially confirm a classification of species based on parameter similarity.

With 2 or 5 PFTs, the representation of the shape of trees as well as mean stand densities are globally improved instead of using a unique PFT. On the contrary, mean volume and volume increment remain better represented in the reference case (Figure 3.3) with only one PFT.

However, even if these two variables are overestimated, we showed an improved spatial correlation between observed and simulated variables by increasing the number of PFTs. This result suggest some weakness in the representation of some processes and is not only linked to the parameterization of PFTs.

The differences when looking at S2 or S3 are small. This result is counter-intuitive, as we could imagine that a more precise parameterization would lead to more precise estimations. The availability of more data for two PFTs to calibrate the model could explain a better parameterization even if we lose the “species” information.

Thus, this result suggests that the parameterization at the species scale is useless until we have enough observations to calibrate properly each PFT and that a classification of species with similar characteristics is more suitable.

3.5 Conclusion

Representing temperate needleleaves forest with multiple PFTs clearly improved country-average estimation of some of stand characteristics like stand density, average circumferences and height. Using more PFTs also reduced the spatial bias of volume, volume increment, stand density and average circumference estimations. However we did not managed to reproduce accurately all aspects of the stand dynamics representation across French regions. Average volume and volume increments are overestimated by the new parameterization of the TNF PFT despite a pertinent literature review of key parameters.

The differences found both for photosynthesis and phenological processes but also for management regimes argue for the impossibility to simulate needleleaves evergreen stands with only one PFT as it was done until now. However the use of five PFTs does not provide more information gains compared to the use of two PFTs.

The overestimation of stand biomass highlighted some weaknesses of the model itself regarding the representation of evergreen needleleaves species and forest management. The representation of some processes related to light interception, nitrogen cycle, phenological events or responses to local stresses are lacking, or not complex enough, in ORCHIDEE to directly use physiological values observed in the field. Management practices currently implemented in the forest management module need to be spatially and temporally adapted to regional practices. From this study, we can hypothesized that new PFTs can be easily created based on photosynthesis and phenological similitudes of species but management will mainly remains species and site/owner specific.

We can conclude that in its current configuration, ORCHIDEE-FM is not optimal to accurately represent temperate needleleaves management at a large scale. With the expected future increase in wood products demand, the different weaknesses mentioned above need to be corrected if we seek to represent future evolution of French but also European forests. As for photosynthesis parameters (Santaren et al., 2007; Kuppel, 2012), management could be optimized against NFI data for different regions in order to have a good representation of volume and density.

Matching observation data is complicated as stands evolved in space and time. We can observe that with a better parameterization we can reduce on average the differences between model and data. But results greatly differ between regions and stand ages that are mainly due to intrinsic limitations of the representation per PFTs. The use of continuous parameterization with trade-off between traits and environmental conditions could improve stand representation in future simulations, as well as a more complex representation of forest management including demands for wood biomass and different management types related to owners, site fertility and species.

3.6 Supplementary material

Table S 3.1 – Mean calculated height growth, height and volume error associated with height computation using equation 3.1. Standard deviation is between parentheses. V_{tot}=Total volume (m³), height_{calc} = calculated height (m), circ=circumference (cm), h_{diff} is the height difference (m). The standard error is in parenthesis.

	Abies alba	Picea abies	Pinus sylvestris	Pinus pinaster	Pseudotsuga menziesii	Mean
Height computation error (m)						
$h_{diff}(t) = height(t) - height_{calc}(t)$	-0.01 (3.56)	-0.025 (3.97)	-0.026 (4.15)	-0.018 (2.94)	-0.029 (3.29)	-0.02 (3.58)
Relative height computation error (%)						
$\frac{h_{diff}}{height(t)}$	-0.05 (17.76)	-0.12 (18.9)	-0.17 (27)	-0.1 (17.1)	-0.13 (14)	-0.11 (18.95)
Predicted mean height growth (m y⁻¹)						
$height_{calc}(t) - height_{calc}(t-1)$	0.18 (0.15)	0.19 (0.15)	0.059 (0.049)	0.17 (0.16)	0.25 (0.15)	0.17 (0.13)
Relative stand volume increment error resulting from height computation						
$\frac{error (\%)}{V_{tot}(height(t) \pm h_{diff}(t-1), circ(t-1)) - V_{tot}(height(t-1), circ(t-1))}$	0.008 (1.5)	0.02 (2.1)	0.015 (1.1)	0.008 (0.7)	0.03 (1.4)	0.0162 (1.36)
Stand volume increment error with no growth (m³ ha⁻¹ y⁻¹)						
$V_{tot}(height(t), circ(t-1)) - V_{tot}(height(t-1), circ(t-1))$	0.91 (0.88)	0.86 (1.0)	0.16 (0.16)	0.39 (0.43)	1.22 (1.1)	0.71 (0.71)
Relative stand volume increment error with no growth(%)						
$\frac{V_{tot}(height(t), circ(t-1)) - V_{tot}(height(t-1), circ(t-1))}{V_{tot}(height(t), circ(t)) - V_{tot}(height(t-1), circ(t-1))}$	16.7 (16.2)	22.02 (25.47)	8.5 (8.9)	8.0 (8.9)	19.26 (17.6)	14.9 (15.4)

Table S 3.2 – For each simulation and each PFT, the three values represent in order : the median of the relative difference (Simulated-Observed)/Observed and the RMSE for 50y old stands. Values lower than S1 are in bold.

Variable	PFT	S1	S2	S2b	S2-P	S2-B	S3	S3-P	S3-B
Average stand density	NT	645.5	92.4	213.8	718.7	355.8	290.6	682.2	369.1
		2298.1	603.7	789.2	2542.1	1259.4	1100.9	2483.2	1350.7
	APP	508.9	249.6	-	556.2	325.3	336.9	546.9	436.1
		2186	1125.2	-	2431.9	1421.4	1709.9	2351.8	1951
	PIN	1085.4	-68.3	199	1147.3	439	201.3	1165.5	331.6
		2442.1	258.1	471.6	2621.1	1093.8	544.6	2577.2	766
	A.alb	634.8	295.1	-	656	401.5	641.3	651.4	702.5
		2402.2	1092	-	2391	1480.8	2294.7	2359.4	2617.3
	Pabi	586.3	268.7	-	600.1	380.3	571	595.5	668.4
		2251.2	1136.2	-	2423.9	1456.5	2334.4	2398	2541.3
Average stand volume increment	Pmen	887	466.9	-	916.9	541.1	109.5	854.7	451.5
		2485.6	1226	-	2556.3	1595.9	345.8	2267.4	1328.8
	Ppin	1742.9	-51	335.1	1723.5	708.9	551	1743.9	559.4
		2569.4	107.3	517.4	2586.2	1109	789.5	2601.6	833.3
	Psyl	841.2	-72.1	156	980.7	344.8	102.1	971.4	272.7
		2398	304.1	447.2	2622.6	1070.5	337.5	2578.4	724.2
	TN	24.8	76.5	63.9	30.7	34.5	74.9	30.3	38.8
		126.1	204.3	180.9	136.2	131	207.9	133	142.8
	APP	-16.5	40.1	-	-8.4	14.1	62.8	-7	17.3
		121.4	175.7	-	117.2	123.4	226.5	113.2	133
Average stand volume increment	PIN	102	147.8	121.5	111.2	83	121.1	107.6	89.7
		156.7	224.7	178.2	173.6	134.9	180.6	171.2	143.7
	A.alb	39.2	142.3	-	52.4	92	174.4	55	103.6
		114.8	287.7	-	136.1	213.6	354.3	137.5	235.3
	Pabi	10.2	86	-	17.8	43.1	105.6	18.5	48.2
		99.7	233.3	-	115.3	165.4	288.8	115.9	182.6
	Pmen	-26.4	26.3	-	-15.8	14.2	14.9	-8	6.5
		179.4	182.7	-	169.8	168.3	166.5	162.8	168
	Ppin	42.3	79.9	48.3	53.7	31	67.6	44.2	62.8
		107.4	189.2	125.8	135.1	91.8	160.1	111.2	149.1
Average stand volume increment	Psyl	161.8	219.1	180.5	165	137.2	165.1	172.3	112.5
		180.3	246.9	203.8	195.6	156.4	190.2	201.4	133.8
	TN	-23.2	80.9	12.8	21.3	-27.2	7.4	19.6	-29.4
		38.3	68.6	33.8	34.5	39.3	31.3	31.5	39.2
	APP	-56.9	-35.2	-	-31.5	-60.4	-35.8	-29.9	-59.7
		59	40.8	-	38.1	62	40.9	36.9	61.5
	PIN	79.7	442.7	149.5	164.5	72.6	106.9	128.2	66.9
		23.6	110.6	37.6	42.1	21.7	33.1	37.8	20.3
	A.alb	-40	-11.6	-	-11.3	-43.5	-10.7	-11.2	-43.3
		42.2	28.1	-	27.2	45.3	28.3	27.1	44.3
Average stand volume increment	Pabi	-37	-8.9	-	-0.6	-42.9	-7.6	0.5	-40.8
		37.5	28.4	-	26.3	39.9	30.1	26.2	38.9
	Pmen	-36	-10.7	-	-12.3	-43.2	-10	0	-46.9
		46.9	33.8	-	32.4	49.7	31.7	32.7	51.7
	Ppin	29.5	315.2	82.7	96.4	25.6	28.4	41.9	18.5
		19.8	106.8	33.7	37.4	17.6	18.6	21.3	17.8
	Psyl	139.8	651	220.6	250.3	131.1	237.6	263	110.1
		26.7	115.2	41.3	46.1	24.6	42.4	48.1	22.3

Table S 3.3 – Table S3.2 continued

Variable	PFT	S1	S2	S2b	S2-P	S2-B	S3	S3-P	S3-B
Average stand height	TN	-68.3 13.4	12 8.2	-26.3 6.4	-57.5 11.4	-43.4 8.9	-26.6 6.6	-58.6 11.7	-40.1 8.7
	APP	-71.5 15.8	-39.4 9.3	-	-60.6 13.6	-50.6 11.6	-42.4 9.6	-59.5 13.3	-55.9 12.5
	PIN	-64 11.3	63.2 13	-8.2 4.6	-52.7 9.5	-32.7 6.6	-9.2 4.9	-55.2 10.3	-23.1 5.2
	A.alb	-63 11.5	-23.3 4.9	-	-50.3 9.1	-36.6 7.1	-39.1 7.4	-49.9 9	-50.9 9.5
	Pabi	-70.5 15.1	-39 8.4	-	-60.1 12.8	-49.5 10.7	-51.7 11	-59.7 12.8	-61.1 13.1
	Pmen	-76.7 20.9	-51.7 14.3	-	-68.1 18.6	-59.7 16.5	-36.7 10.4	-65.1 17.8	-55.5 15.3
	Ppin	-69.8 14.7	39.1 8.9	-24 5.2	-60.4 12.6	-44.3 9	-29.4 6.2	-69.3 14.5	-30.5 6.4
	Psyl	-59.2 9.3	87.6 14.7	3.5 4.4	-46.7 7.7	-22.6 5.1	7.5 4.6	-45.4 7.5	-17.2 4.6
	TN	-76.8 81.7	34.4 91.4	-39.2 43.4	-67.3 72	-54 58.2	-40.2 45.2	-67.5 73.7	-52.3 56.1
	APP	-76.9 81.6	-47.5 51.7	-	-67 71.1	-56.7 61.3	-48.3 53.6	-65.8 70	-60.8 65.8
Average stand circumference	PIN	-76.3 81.7	124 151.1	-30.3 37.7	-67.5 72.8	-50 55.8	-31.2 40.6	-69.9 76.5	-43.1 48.5
	A.alb	-71.9 64.9	-36.8 34.4	-	-59.8 54	-48.5 44.5	-51.4 47.1	-59 53.6	-61 55.4
	Pabi	-76 77.3	-46.5 47.1	-	-65.9 66.8	-55.4 56.9	-59.1 59.6	-65.5 66.5	-66.3 67.7
	Pmen	-80.1 99.7	-56 69.4	-	-71.8 88.9	-63.5 79.1	-37.4 47.1	-69 85.6	-59.5 74
	Ppin	-80.2 105.2	97.7 158.7	-42.1 54.9	-72.9 95.4	-58.7 76.2	-47.5 63.9	-79.6 104.3	-48.3 65.2
	Psyl	-73.8 67.9	141.5 152.8	-23.3 26.7	-64.2 59.2	-45.6 42.9	-18 24.2	-63.4 58.4	-40.6 38.7

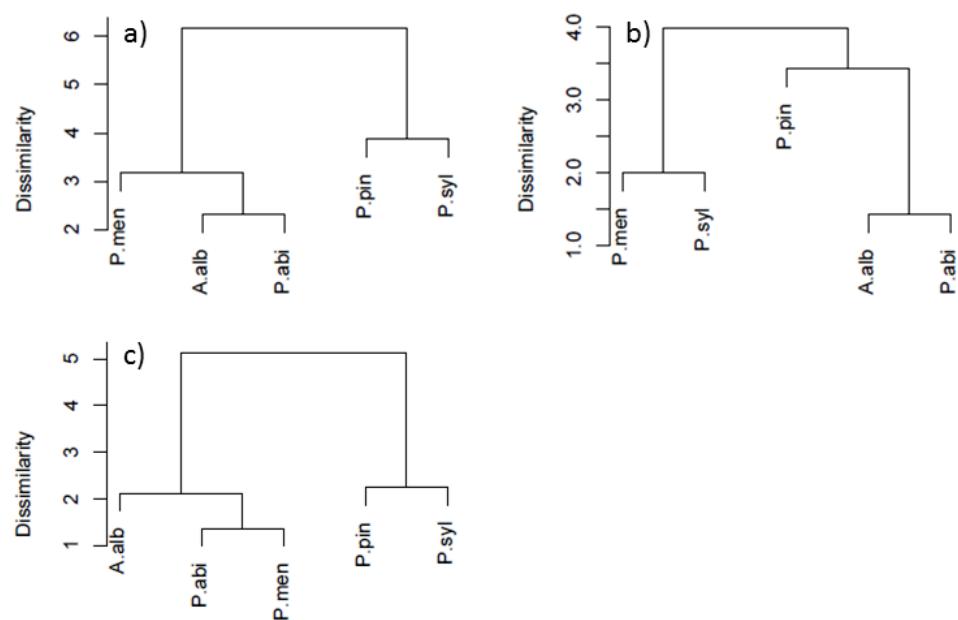


Figure S 3.1 – Hierarchical classification of species based on key parameters without Vcmax. a) all parameters ; b) photosynthesis parameters ; c) biomass parameters

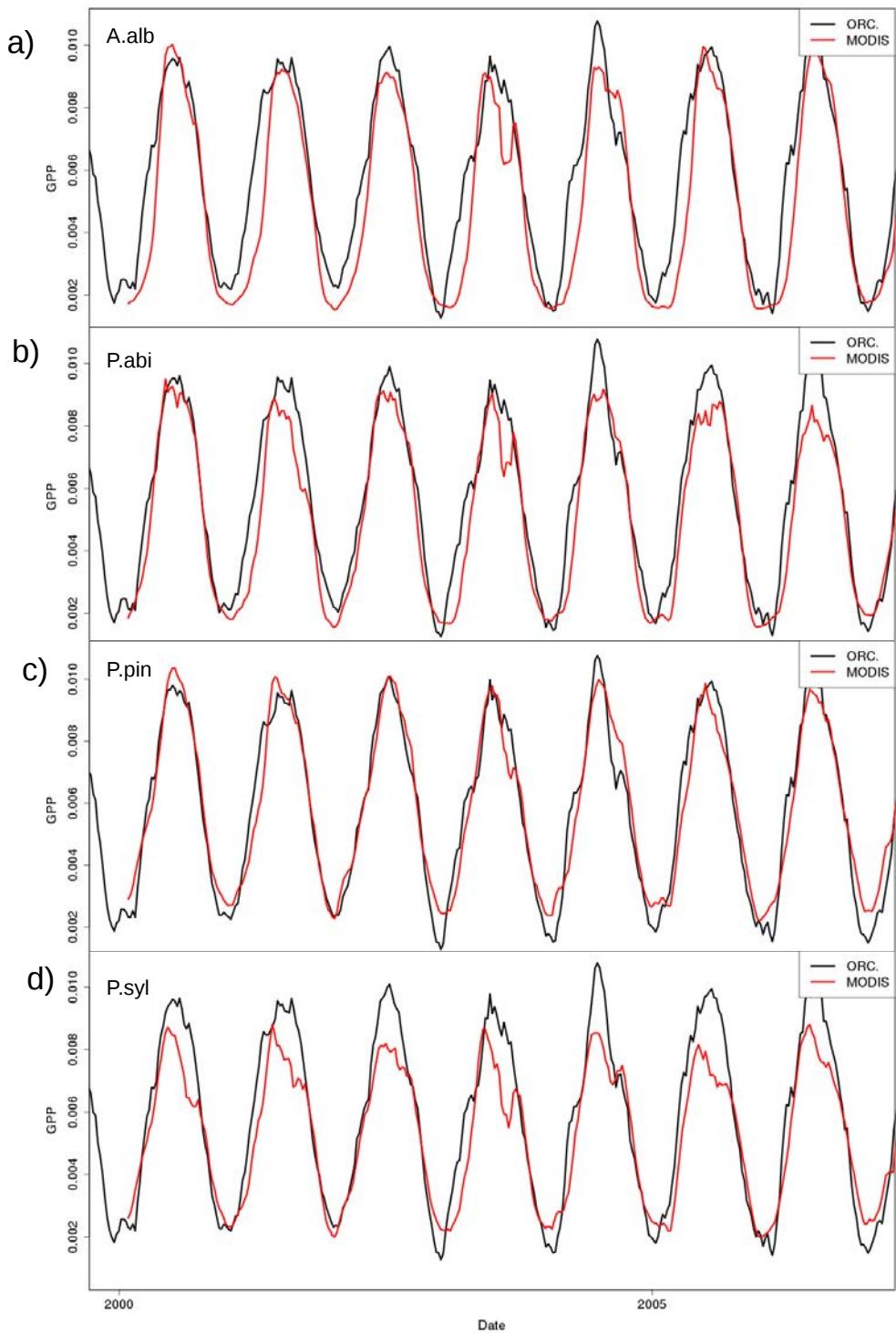


Figure S 3.2 – Comparison of mean seasonal GPP variations between MODIS observations and ORCHI-DEE outputs from 2000 to 2007. The mean GPP is given in $\text{kgC m}^{-2}\text{day}^{-1}$ for a) *Abies alba* (384 observations), b) *Picea abies* (391 obs.), c) *Pinus pinaster* (345 obs.) and d) *Pinus sylvestris* (372obs.).

AMÉLIORATION DE LA SIMULATION DES PROCESSUS PHÉNOLOGIQUES POUR LES CONIFÈRES TEMPÉRÉS

UNE des raisons potentielles des différences de volumes simulés et observés au chapitre 3 semble être l'absence d'une représentation explicite de processus phénologiques pour les conifères tempérés. Ce problème impact la représentation de l'âge, de l'efficacité photosynthétique, ainsi que le turnover des aiguilles et par conséquent l'assimilation et l'allocation du carbone. Ce chapitre présente donc le développement et l'évaluation d'un nouveau modèle phénologique pour les conifères tempérés dans ORCHIDEE.

Dans un premier temps, plusieurs modèles de débourement (Cannell and Smith, 1983; Hänninen, 1990; Kramer, 1994; Chuine et al., 1998; Chuine, 2000; Harrington et al., 2010; Vitasse et al., 2011) ont été comparés et paramétrés via les données du réseau d'observation français RENECONFOR (ONF). Dans un second temps, un modèle de sénescence a été établi à partir des données de probabilité de survie des aiguilles tirées de la littérature. L'implémentation de ces deux processus dans ORCHIDEE a été indirectement évaluée via les observations satellitales d'indices de végétation (MODIS). Finalement l'évolution des dates d'émergence des aiguilles ainsi que l'impact du nouveau modèle de phénologie sur les flux et les stocks de carbone ont été évalués à l'échelle de la France sur la période historique (1900-2014) et pour des projections climatiques futures (2015-2100, scenario RCP8.5 de l'IPSL).

En complément, cette étude approfondie des modèles phénologiques m'a permis de collaborer avec le Dr. Yongshuo H. Fu. Cette collaboration internationale visant à étudier la réponse aux changements de températures actuelles de l'émergence des feuilles des décidus en milieu tempéré et coordonnée par le Dr. Ivan Janssens, a donné lieu à un article paru dans *Nature* et intitulé "Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding". Cette étude est incluse en section 4.7.2.

Résumé des résultats principaux

Résultats :

- Tous les modèles optimisés représentent correctement l'émergence des aiguilles à l'échelle du site à 5j près en moyenne, ainsi qu'à l'échelle nationale avec une erreur moyenne de 12 jours.
- Il est nécessaire de prendre en compte la variabilité spatiale et temporelle des processus afin d'optimiser correctement les modèles pour un usage global.
- Des modèles calibrés à l'échelle du site ne permettent pas de représenter correctement la phénologie à l'échelle globale.
- Pour certains modèles, on observe une acclimatation du débourrement aux températures du site.
- Tous les modèles prédisent un avancement de la date de débourrement pour les projections futures. Pour les modèles prenant en compte l'acclimatation du débourrement aux températures du site, on observe une saturation de la date de débourrement à partir de 2060.
- L'implémentation de processus de débourrement et de sénescence dans ORCHIDEE améliore la dynamique du LAI et la représentation des chutes de litière comparé aux observations.
- La représentation du débourrement a un impact faible sur les flux de carbone. Cependant l'implémentation de la phénologie a un impact important sur l'âge des aiguilles et par conséquent leur capacité photosynthétique.
- L'utilisation d'une représentation explicite des processus phénologiques permet d'améliorer la surestimation des biomasses aériennes observées au chapitre 3. Cependant cette amélioration n'est pas liée à la GPP qui reste surestimée.

Conclusions :

Cette nouvelle phénologie, partiellement validée, permet de reproduire la dynamique saisonnière du LAI. Cette étude souligne deux points importants que sont, la nécessité de prendre en compte la variabilité spatiale et temporelle des processus pour calibrer les modèles phénologiques et la nécessité de calibrer ces modèles à la résolution spatiale à laquelle ils vont être utilisés. Une validation approfondie de cette nouvelle phénologie est nécessaire, principalement pour la sénescence des aiguilles, processus relativement peu étudié pour les conifères dans la littérature à l'heure actuelle comparativement aux processus de débourrement.

Cette nouvelle phénologie n'a pas permis de corriger les surestimations de GPP observées au chapitre 3, suggérant la nécessité d'améliorer les processus d'allocation du carbone ainsi que l'interception de la lumière par la canopé si l'on souhaite représenter correctement l'évolution des peuplements.

Cette nouvelle phénologie ouvre des perspectives en ce qui concerne l'étude de l'impact des changements environnementaux, de la sensibilité de la canopé à l'ozone ou encore de la dynamique de la végétation.

4.1	Introduction	84
4.2	Method	86
4.2.1	Data from the RENECOFOR network	86
4.2.2	Budburst models	87
4.2.3	Budburst best model selection	92
4.2.3.1	Model selection criterion	92
4.2.3.2	Model optimization	93
4.2.3.3	Meteorological dataset	94
4.2.4	Senescence model	95
4.2.5	Modification of the ORCHIDEE model	95
4.2.6	Validation of the phenology models	96
4.3	Results	97
4.3.1	Field observations	97
4.3.2	Budburst models comparison	99
4.3.2.1	Daily optimizations	99
4.3.2.2	Hourly optimizations	100
4.3.2.3	Budburst possibility line	103
4.3.3	Budburst acclimation	103
4.3.4	Model robustness at lower spatial resolutions	105
4.3.5	Needle senescence	106
4.3.6	Comparison against satellite data	108
4.3.7	Needle onset evolution from 1970 to 2100	109
4.3.8	ORCHIDEE behavior with phenological processes	113
4.4	Discussion	114
4.4.1	Relevance of the DIST metrics	114
4.4.2	Model validation uncertainties	115
4.4.3	Relevance of empirical phenological models for large scale projections	116
4.4.4	Impact of phenology for global simulations	117
4.5	Conclusions and perspectives	118
4.6	Supplementary material	119
4.7	Etudes complémentaires	127
4.7.1	Etude 1 : Impact de la phénologie sur les résultats d'ORCHIDEE-FM	127
4.7.2	Etude 2 : Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding	129

Ce chapitre est rédigé en anglais et servira de base à la publication de deux articles : le premier basé sur la mise en place et l'évaluation des processus phénologiques dans ORCHIDEE, le second basé sur l'évolution de la phénologie et des cycles biogéochimiques associés dans les projections futures.

4.1 Introduction

It has long been shown that conifers phenology is strongly correlated to local climatic conditions (Steiner, 1980; Worrall, 1983; Burr et al., 1989; Leinonen and Hänninen, 2002; Hänninen et al., 2007). A number of previous studies concluded that climate warming and rising CO₂ concentrations will lead progressively toward a lengthening of the growing season of conifer forests in cold and cool climates (Murray et al., 1994; Richardson et al., 2013; Polgar and Primack, 2011; Gunderson et al., 2012; Migliavacca et al., 2012). Phenology is commonly described through three different phases : bud dormancy, bud flush and senescence. The timing of these phenological events is an important determinant of plant productivity during the growing season and of species distribution, through the regulation and adaptation of bio-geochemical processes (Balocchi et al., 2001a; Polgar and Primack, 2011). It appears necessary to represent accurately phenological events both spatially and temporally in carbon cycle models to better simulate the future potential mitigation role of the vegetation in carbon, water and nutrient cycling but also feedbacks and interactions with climate.

In a recent study, Richardson et al. (2012) pointed out the necessity to use a better representation of phenological processes in global land carbon cycle models. In their analysis, almost all of the 14 compared models overestimated the length of the growing season and consequently the associated CO₂ fluxes. An exception was needleleaves trees where models did a better job of predicting the seasonality of CO₂ fluxes. However, even if models performed better, some of them lack a realistic representation of phenological events for this type of vegetation. It is the case of the global model ORCHIDEE tested in this study. Systematic errors in phenology models compensated by other structural errors thus can lead to good CO₂ fluxes for the wrong reasons. The absence of explicit representation of phenological events for conifer forests was put forward as one of the explanation of the inability of ORCHIDEE to accurately represent temperate needleleaves stand biomass in section 3. In their study, Richardson et al. (2012) limited their analysis to CO₂ fluxes only, but we can also expect an impact of phenology on other flux variables, such as evapotranspiration or litter inputs to the soil for example.

Unlike deciduous species, we can observe in some cases a poly-cyclic budburst event in evergreen needleleaves (Roth and Newton, 1996; Codesido and Fernández-López, 2009) and the senescence is a continuous phenomenon over the needle lifespan. Most temperate evergreen needleleaved species are thought to have a chilling requirement during winter to be fulfilled for breaking the bud dormancy. The hypothesis often put forward to explain this mechanism is that trees have adapted to avoid frost damages that would occur from a dormancy release in the mid-winter in the presence of an episode of warm temperatures.

There has been recent progress in the understanding of the molecular pathway of dormancy and budburst mechanisms (Cooke et al., 2012; Yakovlev et al., 2008; Rohde and Bhalerao, 2007; Rinne et al., 2011). However we still need empirical relationships to determine the response of budburst to temperatures. Several models involving temperature to determine the date of budburst already exists. Two different classes of models involving temperature are recurrent in the

literature. The first class, the most common, assumes a budburst after the sum of temperature during a specific period (forcing) reaches a fixed threshold. The second class of models which appears to be more accurate for temperate coniferous trees is when budburst occurs only if a required chilling period during winter is fulfilled as well as a forcing requirement. It is the two classes of models that we will investigate in this study. Other models include photoperiod or water stress limitations for example, but are less common (White et al., 1979; Becker, 1981; Finkenstein, 1981; Hänninen, 1995; Caffarra et al., 2011). Photoperiod, in complement of temperature, appears to be an important controlling variable mainly for boreal conifers where chilling requirement can be quickly reached and photoperiod acts as another safety limitation to prevent too early budburst (Caffarra and Donnelly, 2011; Richardson et al., 2013). All phenological models are generally defined using local meteorological data. For the application of such relations at a global scale, the direct use of these relations could be misleading, for example because of altitude differences in the same region, and thus need to be parameterized at a lower spatial scale if we want to use them in global models.

On the contrary to budburst, mechanisms of needle senescence for evergreen coniferous are less studied. In their recent study, Reich et al. (2014) highlighted the role of evergreen conifers needle longevity and the impacts of needle senescence on boreal forest carbon cycle. However, very few studies investigate the regulation of needle yellowing and senescence, and these studies often give a simple investigation of the turnover rate of needles over time instead of a real mechanism of needle senescence.

In this study, we tried to answer the following questions : can we fit common empirical budburst models for temperate needleleaves species covering a large spatial area ? Can we use those models at a low spatial resolution typical of the grid of global models ? And what are the implications of budburst and senescence events defined from the new models on the carbon balance of temperate needleleaved forests ?

We used budburst observations and litterfall samples, collected from 1997 to 2011 over 51 plots of the French RENECOFOR network and covering the 6 main coniferous species in France (*Abies alba*, *Picea abies*, *Pseudotsuga mensiezii*, *Pinus negra*, *Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris*). We defined a “best” phenological model, including budburst and senescence, for the temperate evergreen needleleaves plant functional type (PFT) as a whole, but also for each species, and we investigated its impact on carbon and water fluxes through the global process-based model ORCHIDEE. It is often admitted that empirical models are more accurate than process-based models at the site scale but that they are less suitable at a larger scale, e.g. regional, in climate change impact assessments (Trivedi et al., 2008; Olsson et al., 2013). However empirical site-specific relationships are still commonly employed in global models (Richardson et al., 2012). We thus fitted and validated empirical relationships against different sites across France at both the site scale and the regional scale. Because not enough field observations of needle senescence were available we used satellite observations of leaf area index (LAI) dynamic as indirect validation.

The specific objectives of this study limited over France are :

1. to parameterize different budburst models for temperate conifers against field observa-

- tions using local temperature forcing data, and select the best possible model;
2. to define a senescence model suitable for evergreen needleleaves trees based on literature review;
 3. to validate the new phenological models against seasonal LAI variations retrieved from satellite observations;
 4. to evaluate the accuracy of the new models at a degraded spatial resolution compared to the scale of the data used to define them, and test the resulting impacts on the carbon variables of evergreen coniferous forests in ORCHIDEE;
 5. to assess potential trends in the timing of budburst and litterfall in the future decades.

4.2 Method

4.2.1 Data from the RENECOFOR network

Manual records of the timing of budburst for temperate conifers were collected over 51 plots located in public forests and stratified according to the major commercial tree species in metropolitan France. Those plots are part of the national long-term monitoring network of forest ecosystem in France (RENECOFOR, which is part of the ICP Forest Level II program (<http://icp-forests.net/page/level-ii>) which covers a total of 102 permanent plots from 1992 (Fig.4.1).

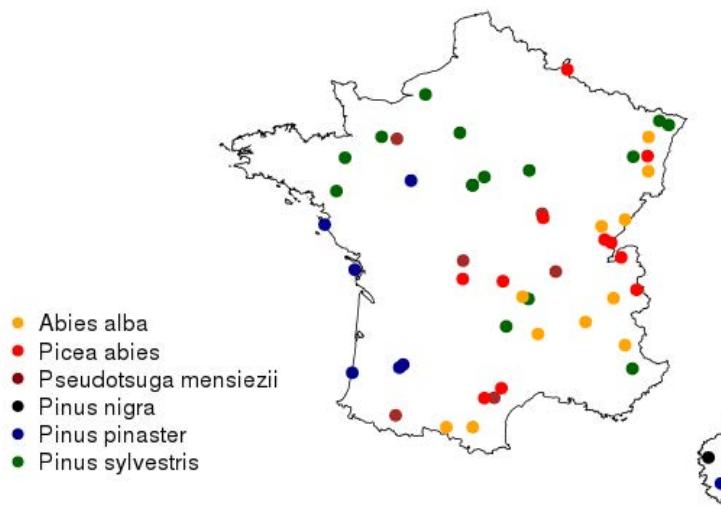


FIGURE 4.1 – Localization of the 51 coniferous sites.

The RENECOFOR program provides, among other things, observations of litterfall, growth, defoliation and bud flushing date. It thus gives a unique opportunity to detect possible long-term changes in the functioning of a wide variety of forests and to look for causes of these changes. Six main evergreen coniferous tree species were distinguished among the 51 permanent plots (number of plots in parentheses) : Douglas fir (*Pseudotsuga mensiezii*; 6), Norway Spruce (*Picea*

abies; 11), Corsican Pine (*Pinus nigra*; 2), maritime Pine (*Pinus pinaster*; 7), Scots pine (*Pinus sylvestris*; 14) and Silver fir (*Abies alba*; 11). At each location, 36 trees were chosen for phenological observations. For budburst events two different dates were measured. The first one corresponds to the day of the year when 10% of the trees have open buds for at least 20% of the crown (DD1). The second date corresponds to the day of the year when 90% of the trees have open buds for at least 20% of the crown (DD9). Observations were performed each year from 1997 to 2011. For more convenience in the following model parameterization, we defined a mean unique bud flushing date representing a dormancy release of 50% (DD5) defined as :

$$DD5 = DD1 + \frac{DD9 - DD1}{2} \quad (4.1)$$

The final dataset contains 605 observations (sites x years). Litterfall was collected seasonally from 1995 to 2007 at all RENECOFOR plots using litter traps. For the detailed litter sample methodology, budburst observation criterion, plots characteristics and annual biomass estimations please refer to (Peaucelle, 2010).

4.2.2 Budburst models

We decided to treat only mono-cyclic budburst events. In the literature several budburst models exist, as it is illustrated in Olsson et al. (2013) who compared 15 models in their analysis. Two types of model processes are recurrent in the literature and differ by their complexity : 1) models involving a forcing period (often the sum of temperatures above a threshold) during spring and 2) models taking into account both a chilling requirement during winter and a forcing period during spring. We used as reference the model M1 (called static model). In this study we decided to compare nine different models. We selected the models by the processes they represent but also by their complexity and the number of parameters needed to predict the date of budburst :

1. Static model (reference model)

- The reference model is the static model (M1; Kramer 1994). In this model the timing of budburst is only represented by a fixed budburst date independent of the year or of the region. Here the M1 model is defined as the median of observed budburst dates in the field for each species (Table 4.1).

2. Spring warming forcing models

- M2 (Kramer 1994) is a forcing model. This model sums spring daily temperatures (T) above a fixed threshold (T_b), hereafter called forcing rate R_f , from a defined starting date (t_o). Budburst is triggered when the integral of $R_f(S_f)$ over the accumulating period reaches a critical forcing state (F_{crit}).

$$R_f = \begin{cases} 0, & T \leq T_b \\ T - T_b, & T > T_b \end{cases} \quad (4.2)$$

$$S_f = \sum_{t_o}^{t_n} R_f$$

4. AMÉLIORATION DE LA SIMULATION DES PROCESSUS PHÉNOLOGIQUES POUR LES CONIFÈRES TEMPÉRÉS

- The third model M3 (Chuine et al. 1998) is similar to M2 excepted that R_f is calculated following a logistic temperature efficiency function increasing from 0 (no effectiveness) to 1 (maximum effectiveness) when $T > b_f$.

$$R_f = \frac{1}{1 + e^{a_f(T - b_f)}} \quad (4.3)$$

$$S_f = \sum_{t_o}^{t_n} R_f$$

3. Chilling-forcing models

- In the *Sequential model* M4 (Hänninen, 1990; Kramer, 1994), normalized forcing temperatures are effective only when a specified chilling requirement (R_c) is reached. Chilling starts from a defined starting date (t_c) until a critical chilling threshold is reached (C_{crit}). Then the model starts to sum forcing temperatures and behaves like M3.

$$R_c = \begin{cases} 0, T \leq T_{min} \\ \frac{T - T_{min}}{T_{opt} - T_{min}}, T_{min} < T \leq T_{opt} \\ \frac{T - T_{max}}{T_{opt} - T_{max}}, T_{opt} < T < T_{max} \\ 0, T \geq T_{max} \end{cases} \quad (4.4)$$

$$S_c = \sum_{t_c}^{t_n} R_c$$

$$K = \begin{cases} 1, S_c \geq C_{crit} \\ 0, S_c < C_{crit} \end{cases}$$

$$R_f = \begin{cases} 0, T \leq T_b \\ K \frac{a}{1 + e^{a_f(T + b_f)}}, T > T_b \end{cases}$$

$$S_f = \sum_{t_c}^{t_n} R_f$$

- Instead of M4 the *Parallel model* M5 (Cannell and Smith, 1983; Kramer, 1994) assumes that both forcing and chilling temperatures are effective simultaneously. As for M2, M3

and M4, budburst occurs only when a determined F_{crit} is reached.

$$R_c = \begin{cases} 0, & T \leq T_{min} \\ \frac{T - T_{min}}{T_{opt} - T_{min}}, & T_{min} < T \leq T_{opt} \\ \frac{T - T_{max}}{T_{opt} - T_{max}}, & T_{opt} < T < T_{max} \\ 0, & T \geq T_{max} \end{cases} \quad (4.5)$$

$$S_c = \sum_{t_c}^{t_n} R_c$$

$$K = \begin{cases} K_{min} + \frac{1 - K_{min}}{C_{crit}}, & S_c \geq C_{crit} \\ 1, & S_c \geq C_{crit} \end{cases}$$

$$R_f = \begin{cases} 0, & T \leq T_b \\ K \frac{a}{1 + e^{a_f(T+b_f)}}, & T > T_b \end{cases}$$

$$S_f = \sum_{t_c}^{t_n} R_f$$

- The *Unified model* M6 (Chuine 2000) assumes that the response curves for both forcing and chilling follow the same equation. Unlike M2, M3, M4 and M5, F_{crit} is a function of the state of chilling (S_c) as well as of the state of forcing. A “possibility line” can be defined which represents the combination of S_f and S_c . Budburst can only occurs when S_f crosses the possibility line.

$$R_c = \frac{1}{1 + e^{T_a(T-T_c)^2 + T_b(T-T_c)}} \quad (4.6)$$

$$S_c = \sum_{t_c}^{t_n} R_c \quad (4.7)$$

$$R_f = \frac{1}{1 + e^{a_f(T-b_f)}}$$

$$S_f = \sum_{t_o}^{t_n} R_f$$

$$F_{crit} = a_{fc} + b_{fc} e^{-c_{fc} S_c}$$

- For the *Alternating model* M7 (Kramer 1994), the forcing process is calculated as in M2. Budburst occurs when the state of forcing reaches F_{crit} . As for M6, budburst is

dependent of a “possibility line” between forcing and chilling units.

$$R_c = \begin{cases} 1, & T \leq T_b \\ 0, & T > T_b \end{cases} \quad (4.8)$$

$$S_c = \sum_{t_c}^{t_n} R_c$$

$$R_f = \begin{cases} 0, & T \leq T_b \\ T - T_b, & T > T_b \end{cases}$$

$$S_f = \sum_{t_o}^{t_n} R_f$$

$$F_{crit} = a_{fc} + b_{fc} e^{-c_{fc} S_c}$$

- The model M8 ([Vitasse et al., 2011](#)) is similar to M7 excepted that R_f is calculated following a linear temperature efficiency ranging from 0 to 1.

$$R_c = \begin{cases} 1, & T \leq T_b \\ 0, & T > T_b \end{cases} \quad (4.9)$$

$$S_c = \sum_{t_c}^{t_n} R_c$$

$$R_f = \begin{cases} 0, & T < T_a \\ \frac{T - T_a}{T_b - T_a}, & T_a \leq T < T_b \\ 1, & T \geq T_b \end{cases}$$

$$S_f = \sum_{t_o}^{t_n} R_f$$

$$F_{crit} = a_{fc} + b_{fc} e^{-c_{fc} S_c}$$

- The last model (M9) is a chilling-forcing model from [Harrington et al. \(2010\)](#) which was already assessed with a good robustness on Douglas fir in two regions of western Washington and Oregon, USA.

$$R_c = 3.13[(T + T_a)/T_b]^{2.10} e^{-(T + T_a/T_b)^{3.10}} \quad (4.10)$$

$$S_c = \sum_{t_c}^{t_n} R_c$$

$$R_f = \frac{1}{1 + e^{a_f(T + b_f)}}$$

$$S_f = \sum_{t_o}^{t_n} R_f$$

$$F_{crit} = a_{fc} + b_{fc} e^{-c_{fc} S_c}$$

Figure 4.2 shows typical daily forcing and chilling temperature sums trajectories for each model.

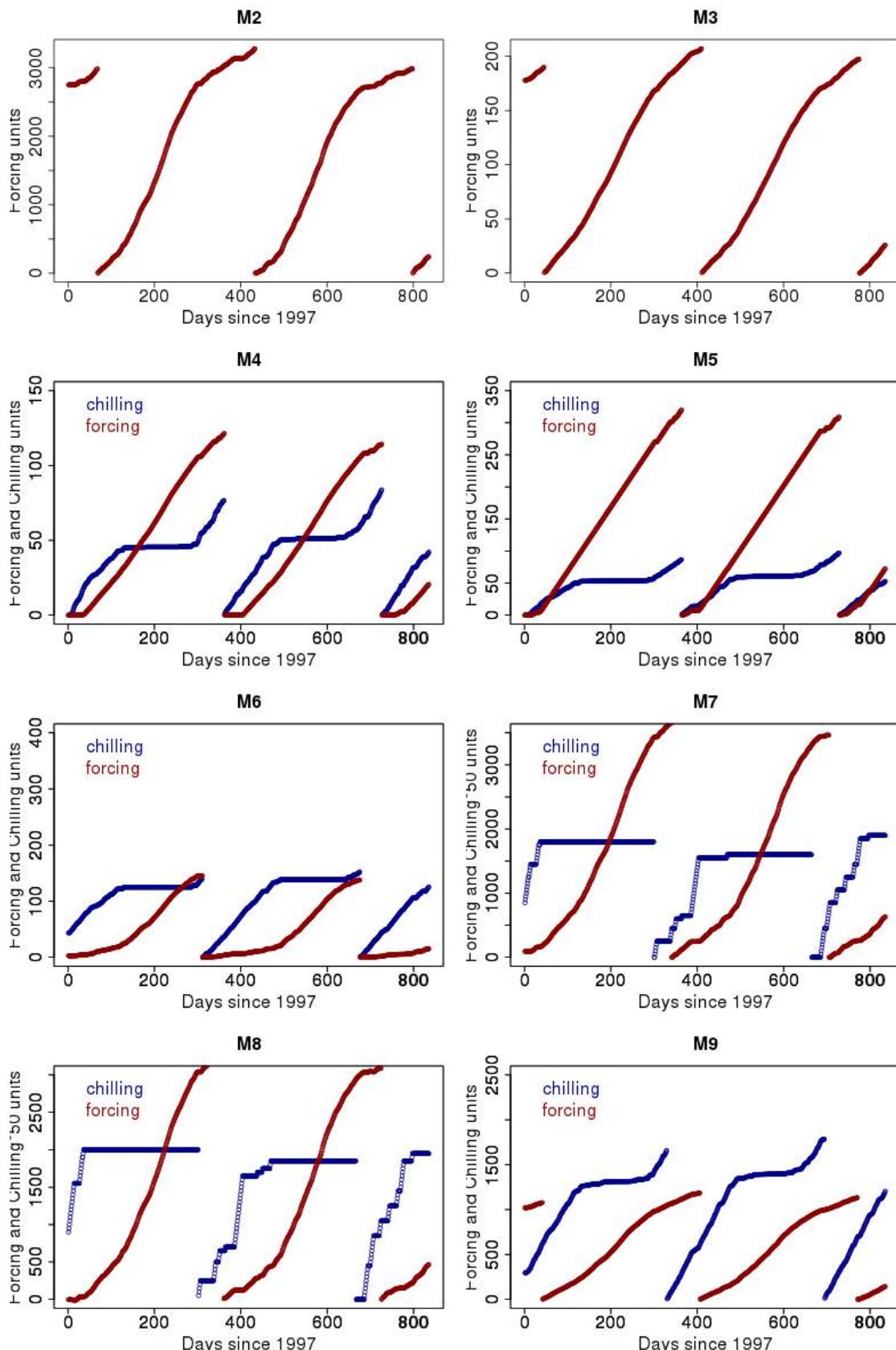


FIGURE 4.2 – Representation of the chilling and forcing temperatures sums evolutions obtained for a *Pseudotsuga mensiezii* stand (DOU23) and different optimized models. Models M2 to M9 are represented for the period 1997-1999.

We decided to assess potential acclimation of species to local conditions with linear and exponential regressions involving F_{crit} for models M2 to M5 (Eq.4.11) and on observed chilling-forcing possibility line coefficients for models M6 to M9 (Eq.4.12).

$$\begin{aligned} F_{crit} &= cst \\ &= a_1 + b_1 \cdot T_{long} \\ &= a_2 + b_2 \cdot \exp(c_2 T_{long}) \end{aligned} \quad (4.11)$$

$$\begin{aligned} F_{crit} &= a + b \cdot S_c \\ a &= a_1 + b_1 \cdot T_{long} \\ b &= a_2 + b_2 \cdot T_{long} \end{aligned} \quad (4.12)$$

where a , a_1 , a_2 , b , b_1 , b_2 and c_2 are constants.

Acclimation was assessed against the mean annual long term temperature (T_{long}) of each site (estimated over the period 1997-2011). In their recent study, [Fu et al. \(2014\)](#) suggested a role of winter precipitation in determining the heat requirement for spring vegetation green up in northern middle and high latitudes. We thus analyzed relationships between model parameters and the total precipitation of the 3 months preceding budburst. In another study, [Piao et al. \(2015\)](#) pointed out a better correlation between daytime temperature (close to maximum temperature) from the preseason and budburst events than with mean daily or nighttime temperatures. All models excepted M9 were initially defined at a daily time step. However, the results of [Piao et al. \(2015\)](#) highlighting the role of daytime temperature on budburst suggest a stronger sensibility to maximum temperature of each day. To assess a potential effect of averaging temperatures, we also compared fitted models both against hourly and daily meteorological data.

4.2.3 Budburst best model selection

4.2.3.1 Model selection criterion

For model applications with grided climate forcing data over large regions, budburst events need to be accurately represented both spatially and temporally. Most studies use the root mean square error (RMSE, Eq.4.17) or linear regression between simulated and observed budburst dates to select a best phenological model ([Vitasse et al., 2011](#); [Olsson et al., 2013](#)), but this metrics is not suited to our study. For accurate large scale predictions from a model calibrated across many sites, we argue that two performance criteria are desirable : a representation of both spatial and temporal extremes of budburst across a region, and a representation with minimal systematic spatial or temporal biases. The use of only one metrics is insufficient to account for these two criteria. To select the best set of parameters for each model, we decided to create a new metrics which is the Euclidean distance to optimums (DIST, Eq.4.13) of six weighted different metrics across sites and years : - two components of the mean square difference (MSD) are used to limit outliers : the squared bias (BS, Eq.4.15) and the squared difference between modeled

and observed standard deviation (SDSD ; Eq.4.14 [Kobayashi and Salam 2000](#)) normalized by the mean natural difference observed between sites BS_{nat} and $SDSD_{nat}$ respectively ; the Spearman rank correlation coefficient (Rs), the linear regression slope (LM_{slope}) and correlation coefficient (LM_{R2}) between observed and modeled values are used to apprehend extreme values ; finally the average bias (AB, Eq.4.16) is used to estimate temporal and spatial biases between modeled and observed budburst dates. More weight is given to capture bias and extremes than outliers.

$$DIST = \sqrt{\frac{0.05 \cdot (\frac{SDSD}{SDSD_{nat}})^2 + 0.05 \cdot (\frac{BS}{BS_{nat}})^2 + 0.2 \cdot (Rs - 1)^2}{+0.5 \cdot (AB)^2 + 0.1 \cdot (LM_{slope} - 1)^2 + 0.1 \cdot (LM_{R2} - 1)^2}} \quad (4.13)$$

with :

$$SDSD = (SD_x - SD_y)^2 \quad (4.14)$$

$$BS = (\bar{x} - \bar{y})^2 \quad (4.15)$$

$$AB = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n \frac{(x_t - y_t)^2}{x_t} \quad (4.16)$$

$$RMSE = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n (x_t - y_t)^2 \quad (4.17)$$

$$y_t = cste + LM_{slope} \times x_t \quad (4.18)$$

Natural SDSD and BS were defined as the SDSD between sites with similar conditions. We selected to define 'similar conditions' as neighboring (no species differentiation), sites in a radius of 0.5°(55km) and with a mean annual temperature difference lower than 0.5 °C (temperatures from the SAFRAN ([Vidal et al., 2010](#)) dataset corrected by the altitude) with the hypothesis that "closest" sites respond to temperature changes in the same way. The remaining variability is thus considered dependant of other local biotic and abiotic factors. Thus we argue that $SDSD_{nat}$ and BS_{nat} are the best values we can reach through the optimization. Nine sites met the conditions. The mean natural RMSE between each couple of "close" sites was estimated to 7.61 ± 3.46 days, the natural SDSD to 3.16 ± 5.09 days² and the natural BS to 41.76 ± 38.46 days². At the end, the "best" model corresponds to the minimum DIST value. We also retained potentially "good" models in order to compare future projections. We empirically defined as "good" for each species, models with a DIST value close from the best model plus 20% of the relative DIST range between models. Spatial (DIST_SITE), temporal (DIST_Y) or both variabilities (DIST_MIX) were evaluated.

4.2.3.2 Model optimization

Each model was optimized against a subset (hereafter the 'optimization dataset') of observations consisting of 455 data (sites x years) randomly selected from the global dataset with at least one observation by site. The best set of parameters was selected according to the minimum DIST value obtained with the optimization dataset. As models have different numbers of parameters, and consequently different degrees of freedom, the remaining 150 observations were used as the

validation dataset to allow a cross-validation and a comparison of model performances. We fitted models 1) species by species, 2) by grouping pines (*Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Pinus negra*) and firs and spruces (grouping *Abies alba*, *Picea abies* and *Pseudotsuga mensiezii*) in two groups as defined in section 2, and 3) for the temperate needleleaves PFT (all species pulled together) using a generalized simulated annealing optimization method (Chuine 2000; R package genSA, Yang Xiang et al. 2013). Models were also fitted site by site to assess possible emerging relationships between parameters values obtained at the local scale and environmental conditions. For models M2-M5, F_{crit} was not optimized to reduce the number of model parameters. Instead we took the median values of F_{crit} estimated (for each observed budburst date) at each optimization step for the specific set of parameters currently tested. We applied the same method for models M6-M9 where the possibility line was fitted on observed F_{crit} and S_c instead of being optimized, thus reducing the number of parameters in the optimization process. An exponential possibility line between chilling units and forcing units is commonly used to estimate budburst. However this exponential relationship is potentially an artifact (Chuine, 2000) and is not observed for all species. We thus decided to compare possibility lines fitted by exponential or by linear relationships (eq.4.19).

$$F_{crit} = a + b \cdot S_c \quad (4.19)$$

Different optimizations were performed by fixing or by optimizing the starting dates of forcing (t_o) and chilling (t_c) accumulations in order to assess models robustness with fewer degrees of freedom. For M6 to M9 we assessed the impact of stopping chilling accumulation at different dates before the budburst (t_{cend}), thus representing the fulfillment of the chilling requirement.

4.2.3.3 Meteorological dataset

We used SAFRAN meteorological data (Vidal et al., 2010) for model optimization and ORCHIDEE simulations. This dataset produced by the Centre National de Recherches Météorologiques (CNRM) provides hourly data over the French territory at a spatial resolution of 8km (0.072°). Instead of other usual meteorological datasets used for global simulations, SAFRAN provides high time and spatial resolution data over France calibrated against a large measurement network. At 8km resolution, each site (51 in total) is located in an independent grid cell. Once the best set of parameters was retrieved for each model, we assessed the loss of information when the same models are applied at 0.25° and 0.5° resolution by aggregating SAFRAN forcing temperatures. At 0.25° it remains 49 grid cells containing at least a site, 43 at 0.5°. For models parameters estimates, temperatures were corrected for altitude following (Eq.4.20; U.S. Standard Atmosphere 1976).

$$T_{obs} = T_{SAF} + 0.6 \cdot (ALT_{SAF} - ALT_{obs}) \quad (4.20)$$

with T_{obs} the mean observed temperature of the site, T_{SAF} the mean temperature of the site from SAFRAN dataset, ALT_{SAF} the mean altitude of the SAFRAN cell and ALT_{obs} the altitude of the site.

4.2.4 Senescence model

In ORCHIDEE, phenology is governed by three types of senescence. For all PFTs, a base rate of leaf mortality is applied each day (Krinner et al., 2005). The second type of leaf senescence is triggered when the leaf age reaches the leaf longevity of the PFT. For deciduous species, a third senescence is based on environmental conditions (temperature, humidity and soil moisture). Temperate needleleaves are only subject to the first two senescence types. However in the current configuration of ORCHIDEE, as needles for TNF are renewed each year, the mean needle age remains always below the PFT leaf longevity. Thus, only the base rate mortality is effective for the TNF PFT. Here we propose to implement an effective senescence model, function of the mean needle age of the TNF PFT.

We did not find any suitable senescence model for conifer species in literature. We thus decided to fit a senescence function against needle survival curves from different studies. Independently of the species and environmental conditions, we assumed that all evergreen needleleaves species follow the same pattern of needle senescence. It appears that the percentage of surviving needle diminishes with time following a logistic function since needle formation. We thus retrieved from literature 45 needle survivorship curves from conifers observations in temperate regions (Supplementary Table S4.1). In order to have a dynamic senescence model in ORCHIDEE, we defined a unique logistic function and fitted the parameters μ and λ against needle lifespan of the species (Eq.4.21).

$$S(t) = \frac{1}{1 + \exp(4\mu \cdot (\lambda - t) + 2)} \quad (4.21)$$

4.2.5 Modification of the ORCHIDEE model

The ORCHIDEE global vegetation model computes carbon, water and energy balances at site scale or on a grid given a set of generic meteorological forcing data (Krinner et al., 2005). ORCHIDEE represents average vegetation in a “big-leaf” approach. Carbon is assimilated (GPP) and allocated to the different biomass compartments. In each compartment is stored a fraction of photosynthates while the remaining is respired. Carbon is recycled through constant tree mortality and by soil respiration. The version used in this study (v1.9.6) does not simulate the nitrogen cycle, included in ORCHIDEE-CN by Zaehle and Friend (2010). For a detailed description of the model and parameters, refer to Krinner et al. (2005). In section 3, we already modified the way ORCHIDEE computes photosynthesis regarding needle age. In this study senescence is function of the species needle lifespan (eq.4.23, 4.24); we thus used the same modifications. For a complete description of previous modifications refer to section 3.2.3. Because of the new senescence function we also modified the way carbon is distributed in the crown. Depending of the needle lifespan, each cohort of needle is now represented. All the biomass gained during the current year is placed in the youngest needle cohort. Other cohorts do not receive new biomass, but loose needles according to the senescence function (eq.4.21). At the end of one year the youngest needle cohort shifts to the one year needle cohort and all other cohorts increase their age by one year. If remaining, the biomass of the last cohort(n) is set to zero and is replaced

by the biomass of the (n-1) cohort. The biomass variation of each cohort can thus be followed over time and cohorts have different ages and photosynthetic efficiencies ($Vcmax$ depends on each cohort).

In order to avoid situations where budburst never occurs we imposed the needle onset at day 182 (1st of July), which corresponds to the maximum date observed in the dataset when 90% of bud flushed. In addition to the model selection process described in section 4.2.3, we set a flag in ORCHIDEE when budburst never occurred. Finally, we considered the best model to be the model with both a good representation of observed budburst events (best DIST value) and the maximum number of grid cells across France where budburst can be predicted before the imposed date (1st of July).

4.2.6 Validation of the phenology models

First, budburst date validation was performed by comparing observed and modeled budburst dates for all plots with the optimization and the cross-validation dataset. We also investigate the ability of each model to predict spatial and temporal variations in the timing of budburst by comparing the median date modeled and observed at each site, but also by looking at inter-annual variability in the timing of budburst within each plot. The verification of litterfall is more complex and is only partially addressed in this study. Litterfall is highly correlated to environmental conditions, aboveground biomass, stand health, stand age, stand density, species composition and management events. Because of the high variability in plots characteristics and the variability linked to processes simulated in ORCHIDEE we also tried to validate both budburst events and senescence through an indirect comparison of modeled and satellite observations of the leaf area index (LAI, [Wang et al. 2004b](#)). We compared LAI against MODIS MCD15A3 products (1km, 4 days resolution, [Myneni et al. 2002](#)). The comparison between modeled and measured LAI was performed on a few samples of grid cells with a vegetation cover (and neighbors cells) higher than 80% (or 70% for species with low distribution) of evergreen needleleaves coniferous using the 1km resolution map of European tree species ([Brus et al., 2012](#)). For each selected grid cell we visually checked the canopy openness with GoogleEarthTM. The quality of modeled LAI was assessed following the definition of a figure of merit in time (FMT ; [Krinner et al. \(2005\)](#)) :

$$FMT = 100\% \frac{\sum_i \min(\lambda_{mod,i}, \lambda_{sat,i})}{\sum_i \max(\lambda_{mod,i}, \lambda_{sat,i})} \quad (4.22)$$

where i represents the time, λ_{mod} and λ_{sat} respectively the modeled and the MODIS satellite products LAI.

At large spatial scale it is relevant to study phenological events from remote sensing data ([Soudani et al., 2008; MacBean et al., 2015; Wang et al., 2015](#)), but the relatively coarse resolution of this dataset compared to forest cover in France leads to noised signals and potential biases if applied to a specific PFT or species. We compared observed budburst dates against budburst derived from greenness measurement in the MODIS dataset MCD12Q2 ([Zhang et al., 2003](#)) to assess the potential bias of using satellite observations to parameterize budburst models at a species or PFT scale.

To assess the impact of the implementation of each phenological model in ORCHIDEE for conifer forests, we looked at the sensitivity of ORCHIDEE outputs to the timing of budburst by prescribing a fixed date varying in the range of observed values. We then compared results from the standard version and the new version with the best evergreen needleleaves phenology model.

Finally we ran the model over the period 1970-2100 to assess the behavior of the timing of budburst in future decades at a resolution of 8km using the A2 scenario from the ARPEGE v4 model (Pagé et al., 2008). In future simulations, the land cover was imposed and we used maps of soil depth and texture derived from FAO and IGBP products (Vetter et al., 2008).

4.3 Results

4.3.1 Field observations

On average 50% of buds flushed for the conifer sites of Fig.4.1 around the 12 of May (day 132) with a range of 14 days (Table 4.1). The earliest budburst was recorded the 22 March 2007 for *Pinus pinaster* in “Les Landes” forest (PM40b), near the Biscay bay. The latest budburst records were in mountainous regions for *Picea abies* and *Pinus sylvestris*, respectively the 24 June 1999 (SP38) and the 24 June 2008 (PS 04). On average coniferous dropped $2336.5 \text{ kg ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ (dry matter) of their needles as litter from 1997 to 2007 which represent almost 50% of the total litterfall (Table 4.2). We can see large differences in the amount of needles lost per year among species. Species with the minimum losses are *Abies alba* (mean over all sites is $1892 \text{ kg ha}^{-1} \text{y}^{-1}$) and *Pinus sylvestris* ($1859.5 \text{ kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$) whereas the maximum is observed for *Pinus pinaster* ($3175.4 \text{ kg ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$).

TABLE 4.1 – Mean, minimum and maximum observed budburst date (DoY) in the RENEFOR network over the period 1997-2011. n = number of site x year observations

Species	Mean DD5 (sd)	Min DD5	Max DD5	n
A.alb	137.5(11.5)	109	175.5	148
P.abi	136.8(11.5)	107.5	169.5	132
P.men	130.3(10.9)	102.5	151	72
P.pin	119.6(18.2)	81.5	164.5	77
P.syl	129.5(13.3)	97	175	156
P.neg	127.4(14.7)	106	163.5	20

TABLE 4.2 – Observed litterfall (dry matter) in the RENECOFOR network over the period 1997-2007 for each compartment. CV correspond to the coefficient of variation for each compartment (L=leaves, B=branches, Fr=fruits, R=rest (other species) and T=total) and Prop. correspond to the proportion of the compartment compared to the total litterfall.

species	Leaves $\text{kg ha}^{-1}\text{y}^{-1}$	CVL %	Prop. %	Branches $\text{kg ha}^{-1}\text{y}^{-1}$	CVB %	Prop. %	Fruits $\text{kg ha}^{-1}\text{y}^{-1}$	CVFr %	Prop. %	Rest $\text{kg ha}^{-1}\text{y}^{-1}$	CVR %	Prop. %	Total $\text{kg ha}^{-1}\text{y}^{-1}$	CVT %	n
D.fir	2036.7	31.8	84.5	282.5	73	11.7	73	140.6	3	19.1	165.2	0.8	2411.3	30.4	66
Spruce	2692.6	30.6	72.8	477.5	47.6	12.9	468.7	104	12.7	59.8	141.6	1.6	3698.6	30	121
C.pine	2447.2	24.3	51.6	922.6	61.9	19.5	734.5	74.1	15.5	636	84.4	13.4	4740.4	18.4	21
M.pine	3175.4	30.3	76.1	498.7	70.7	12	380.7	81.3	9.1	117.7	103.3	2.8	4172.4	28	81
S.pine	1859.5	34.6	49.6	814.4	49.7	21.7	504.5	57.7	13.5	572	108.3	15.3	3750.4	30	171
S.fir	1892.2	37.2	58	564.4	61	17.3	374.6	120.1	11.5	432	106.5	13.2	3263.2	33	145
coniferous	2336.5	20.4	49.2	591.5	36.3	16.3	381.7	58.9	10	270.8	98.5	7	3580.4	21.4	605

4.3.2 Budburst models comparison

4.3.2.1 Daily optimizations

Optimization results are different when using the optimization or the validation dataset (fig.4.3). The optimization result of each model based on the cross sites spatial variability only (DIST_SITE of fig.4.3) is different from results based on the temporal variability only (DIST_Y) or considering both the spatial and temporal variability (DIST_MIX). For the following analysis we considered only DIST_MIX to select the best and the good models as those with the lowest DIST_MIX.

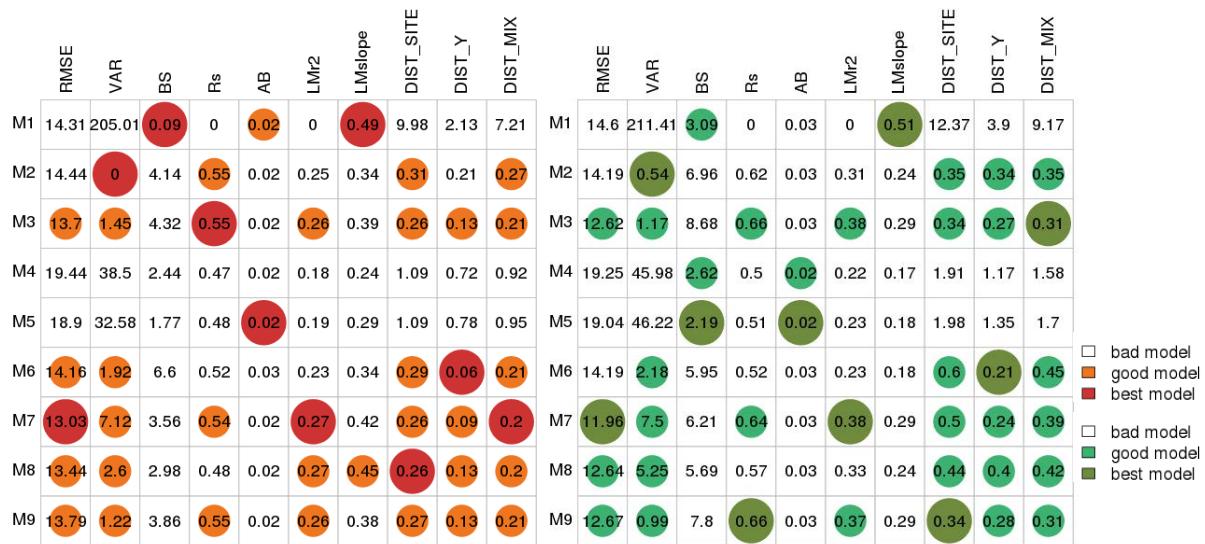


FIGURE 4.3 – Budburst model optimization results for all species together. Red plots correspond to results obtained with the optimization dataset. Green plots correspond to results obtained with the validation dataset. DIST_Y = yearly based DIST, DIST_SITE = site based DIST, DIST_MIX = site*year based DIST. The ‘best’ (large circle) and ‘good’ (small circles) models are given for each metric.

The figure 4.4 shows the optimization results for each model and each configuration. For all conifer species together, the best optimization was obtained with the spring forcing model M3 (DIST=0.25, RMSE=12.5d) and a starting date fixed to the 1st of January. With M3, both spatial (DIST=0.32, RMSE=10.7d) and temporal (DIST=0.17, RMSE=7.3d) variabilities are well reproduced for the validation dataset (Fig.4.5 ; Fig.S4.1). The optimization result obtained with models M2, M6, M7, M8 and M9 are close to this best optimization for the validation dataset, with distances of respectively 0.35, 0.26, 0.39 0.4 and 0.29. The sequential model(M4) and the parallel model(M5) cannot reproduce observations properly (DIST=1.58 to 2.56, RMSE=19 to 28d).

The best optimization when considering only firs is obtained with the chilling-forcing model M8 (DIST=0.47, RMSE=11.9d). The temporal variability (DIST=0.45) representation is equivalent to the spatial variability for this best model for firs (DIST=0.48 ; Fig.S4.2). As for all species the distance obtained by optimizing M2, M3, M6, M7 and M9 for firs only are close to the M8 results.

4. AMÉLIORATION DE LA SIMULATION DES PROCESSUS PHÉNOLOGIQUES POUR LES CONIFÈRES TEMPÉRÉS

For pines, all optimization results lead to correct DIST values but higher RMSE. The best optimization is obtained with the chilling-forcing model M7 (DIST=0.46, RMSE=16.3d). Here this model manages to represent the spatial pattern of observed budburst well (DIST=0.2, RMSE=10.20d), but results are poor for the temporal representation (DIST=0.62, RMSE=13.5d ; Fig.S4.3, Fig.S4.4). At the species scale, as well as for subgroups of species, the distances obtained from optimization results are larger than with all data together. The model M6 is the best model regarding for *Abies alba* (DIST=0.48) and M4 for *Pinus sylvestris* (DIST=0.38, RMSE=12d). For *Picea abies*, none of the model managed to reproduce observations with the chilling-forcing model M6 obtaining the best score with DIST=1.03 (RMSE=21d). Finally, the best distances were obtained for *Pseudotsuga mensiezii* and *Pinus pinaster* with models M9 (DIST=0.32, RMSE=10.7d) and M8 (DIST=0.33, RMSE=14d).

Results with or without optimizing the starting date for temperature accumulation are often equivalent in terms of performances (fig.4.4). However we can see different performances of the same model depending of the studied species. For exemple, the optimization of the model M6 with fixed *tc* leads to better results for *Picea abies* but worse results for *Pseudotsuga mensiezii* compared to M6 with optimized *tc*. For the following analysis, we preferentially selected models with a fixed starting dates when optimizations results are equivalent, which means more robust (parsimonious) models for future predictions. The same conclusion applies to optimizations with varying *tcend*. Best models for each species are listed in table 4.3

TABLE 4.3 – Best model for each species.

Species	Model
All	M3
Firs	M7
Pines	M7
<i>Abies alba</i>	M6
<i>Picea abies</i>	M6
<i>Pinus pinaster</i>	M8
<i>Pinus sylvestris</i>	M4
<i>Pseudotsuga mensiezii</i>	M9

4.3.2.2 Hourly optimizations

Figure 4.4 shows the comparison of DIST values for models optimized against mean daily (a) or mean hourly (b) temperatures. The use of hourly temperatures results in similar DIST values, excepted for *Pinus pinaster* with the minimum DIST reduced from 0.59 (M3) to 0.3 (M8). With all species, pines, *Abies alba* and *Pseudotsuga mensiezii* the best selected models remain the same compared to optimizations with daily temperatures. Even if the difference in DIST values are small, the optimization with hourly temperatures select model M3 for firs and *Pinus sylvestris*, M8 for *Picea abies* and *Pinus pinaster*. We can notice a slight improvement of DIST values obtained with some species for models M4, M7, M8 and M9.

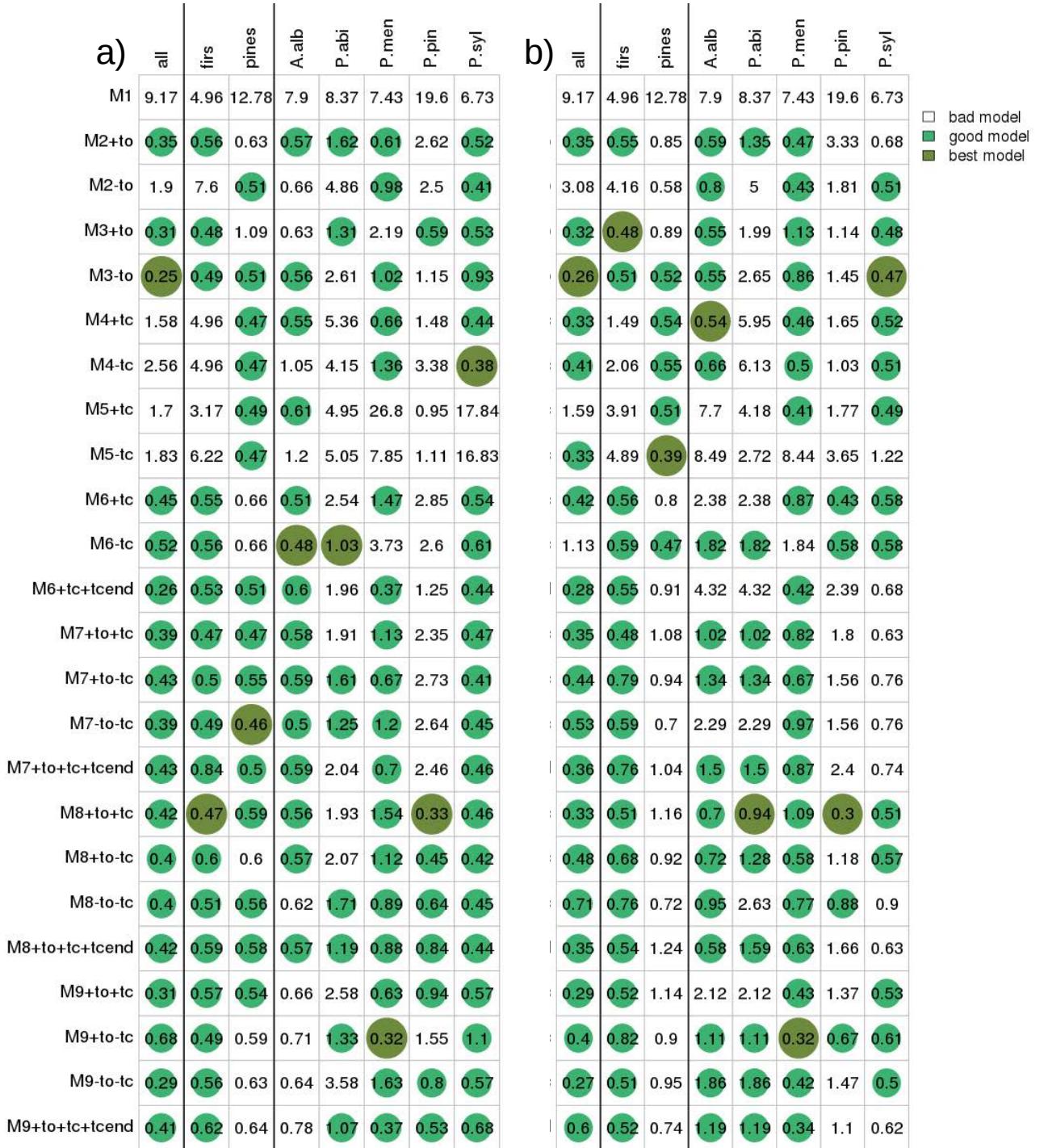


FIGURE 4.4 – Budburst model results for the validation dataset for each species and each model. Data were optimized against **a)** daily and **b)** hourly mean temperatures. +to and +tc correspond to optimized starting dates for forcing and chilling temperature accumulation. -to and -tc correspond to non optimized starting dates. +tcend correspond to varying ending date for chilling accumulation. Numbers correspond to DIST_MIX. The 'best' (large circle) and 'good' (small circles) models are given for each species. Here models M6 to M9 are fitted using a linear possibility line (eq.4.19).

4. AMÉLIORATION DE LA SIMULATION DES PROCESSUS PHÉNOLOGIQUES POUR LES CONIFÈRES TEMPÉRÉS

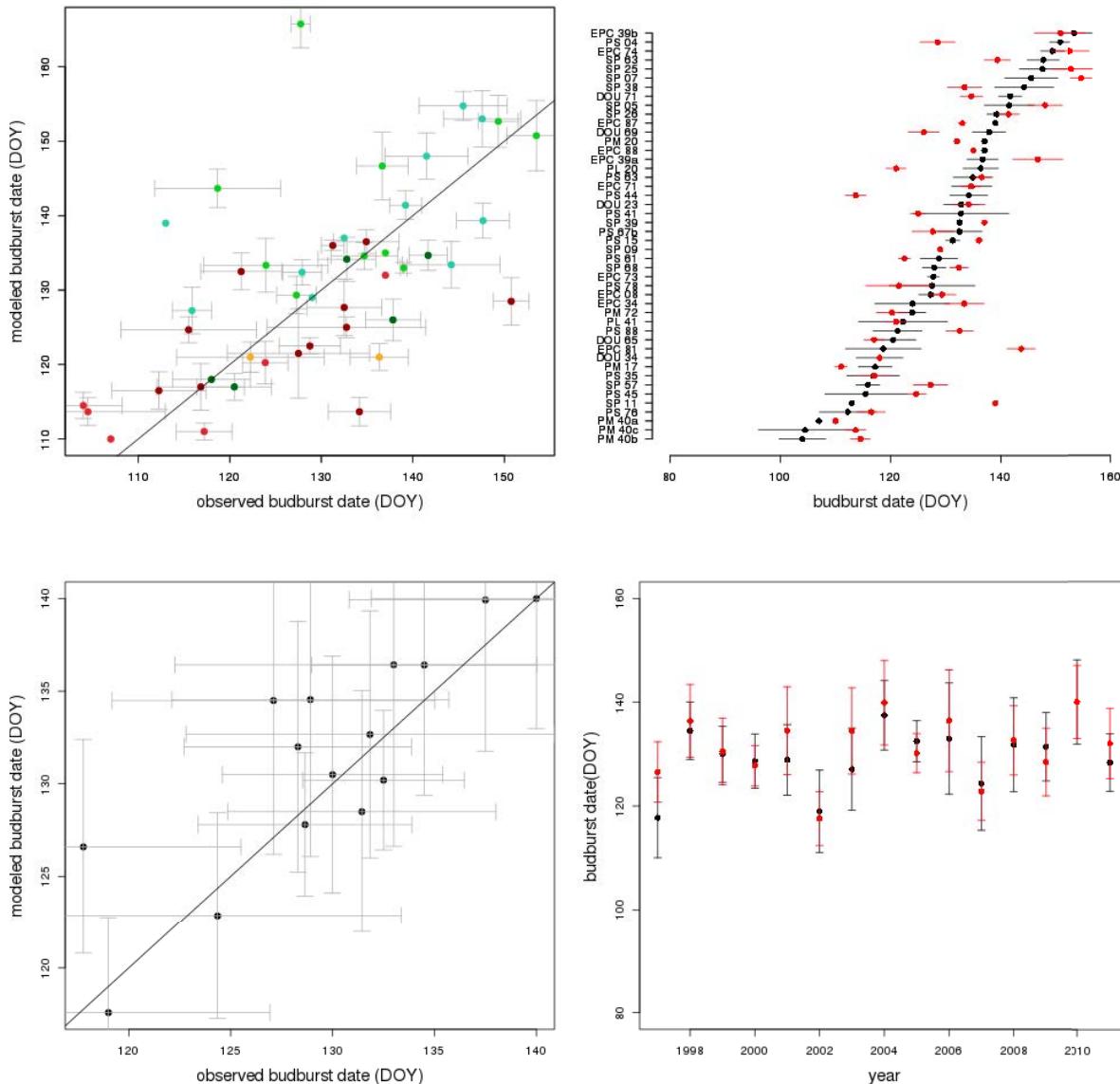


FIGURE 4.5 – Results for each site and each year for the best model with all species together (model M3). Representation of the validation dataset (150 data). Error bars correspond to the standard deviation. Upper panels correspond to mean dates by site, lower panels correspond to mean dates by year (all sites together). Colors on the upper-left panel are red=*Pinus pinaster*, darkred=*Pinus sylvestris*, orange=*Pinus negra*, cyan=*Abies alba*, green=*Picea abies* and darkgreen=*Pseudotsuga mensiezii*. For plots on the right panel, black dots correspond to mean observations, red dots correspond to mean modeled budburst dates.

In summary, there is no clear improvements of the optimization results when using hourly temperature data.

4.3.2.3 Budburst possibility line

For models M6, M7 and M9 we tried to fit the possibility line between chilling and forcing units both using linear or exponential relationships (fig.4.6). For all species, firs, pines, *Picea abies* and *Pinus pinaster* using the exponential fit leads to slightly better DIST values, reduced respectively from 0.26, 0.47, 0.46, 1.03 and 0.53 to 0.25, 0.43, 0.37, 0.79 and 0.38. However in some cases the optimization algorithm did not manage to converge when using an exponential instead of a linear possibility line (M7 for *Pseudotsuga mensiezii* and *Pinus sylvestris* for example, fig.4.6). For some optimization with good DIST values the possibility line does not appear clearly. This is the case for example for *Pinus sylvestris* and the model M9 (Fig.4.7a) suggesting no specific chilling requirement for this species. On the opposite, the possibility line is well reproduced for example for *Pseudotsuga mensiezii* (Fig.4.7b).

	all	firs	pines	A.alb	P.abi	P.me	P.pin	P.syl	
M6+tc	0.45	0.55	0.66	0.51	2.54	1.47	2.85	0.54	
M6-tc	0.52	0.56	0.66	0.48	1.03	3.73	2.6	0.61	
M6+tc+tcend	0.26	0.53	0.51	0.6	1.96	0.37	1.25	0.44	
M7+to+tc	0.39	0.47	0.47	0.58	1.91	1.13	2.35	0.47	
M7+to-tc	0.43	0.5	0.55	0.59	1.61	0.67	2.73	0.41	
M7-to-tc	0.39	0.49	0.46	0.5	1.25	1.2	2.64	0.45	
M7+to+tc+tcend	0.43	0.84	0.5	0.59	2.04	0.7	2.46	0.46	
M9+to+tc	0.31	0.57	0.54	0.66	2.58	0.63	0.94	0.57	
M9+to-tc	0.68	0.49	0.59	0.71	1.33	0.32	1.55	1.1	
M9-to-tc	0.29	0.56	0.63	0.64	3.58	1.63	0.8	0.57	
M9+to+tc+tcend	0.41	0.62	0.64	0.78	1.07	0.37	0.53	0.68	

	all	firs	pines	A.alb	P.abi	P.me	P.pin	P.syl
	0.88	0.46	0.5	0.56	1.17	1.36	1.92	0.53
	0.3	0.43		0.56	1.09	2.19	1.09	0.6
	0.25	0.56	0.45	0.57	2.46	0.81	1.33	0.51
	0.48					1.89	0.93	1.84
	0.47	0.73	0.38	0.87			16.58	
	0.4				0.78	1.57	0.75	0.5
	0.49	0.74	0.37	0.62	1.25	0.93	2.13	2.43
	0.29	0.69	0.5	0.55	1.56	1.31	0.42	0.71
	0.49	0.61			0.97	0.53	0.53	
	0.35	0.62	0.49	0.55	0.79	0.41	0.38	0.69
	0.36	0.57	0.66		1.33	0.47	1.07	0.96

FIGURE 4.6 – Comparison of optimization results for models M6, M7 and M9 with a) linear or b) exponential possibility line between chilling and forcing units.

4.3.3 Budburst acclimation

For models with a fixed forcing threshold (M2, M3, M4 and M5), a significant correlation exists between observed critical forcing threshold F_{crit} and the long-term mean temperature of each site (example of M3 in Fig.4.8 with $R^2=0.38$). We thus optimized models M2 to M5 with F_{crit} function of $Tlong$. We tried to fit F_{crit} both with a linear or exponential relationships. Using a linear relationship between F_{crit} and $Tlong$ slightly improves results for firs (DIST=0.48 to 0.41,

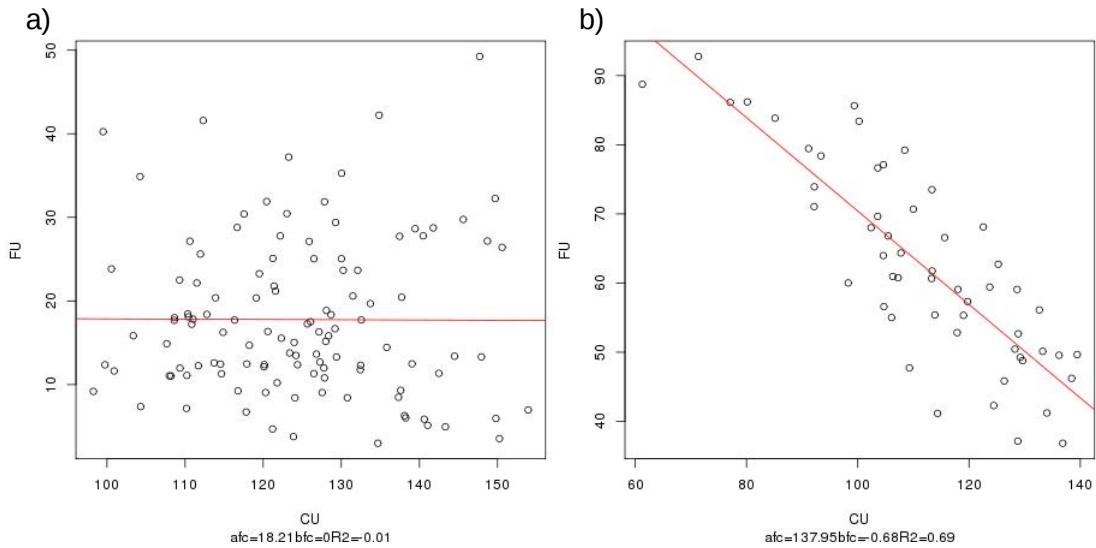


FIGURE 4.7 – Possibility line between chilling units(CU) and forcing units(FU) for a)*Pinus sylvestris* and b)*Pseudotsuga menziesii* with the model M9. Each point represents 1 site*year. The possibility line was fitted with a linear relationship (red).

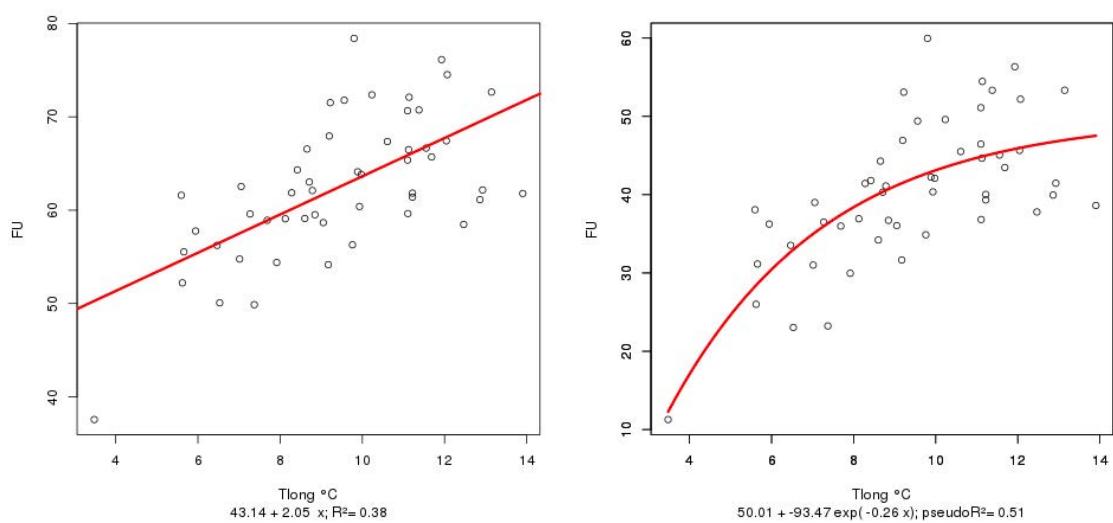


FIGURE 4.8 – Correlation between the mean F_{crit} of the site (Forcing Units-FU) and the long term temperature of the site (T_{long}) with all species using M3. Fitted using linear regression (left pannel) or exponential regression ($F_{crit}=a+b\cdot\exp(c\cdot T_{long})$ - right pannel)

$\text{RMSE}=11.6$ to 11.2d), *Picea abies* (DIST=1.31 to 0.78, RMSE=12 to 13.5d), *Pseudotsuga mensiezii* (DIST=0.61 to 0.5, RMSE=12.5 to 14d), *Pinus pinaster* (DIST=0.59 to 0.44, RMSE=14.5 to 14.7d) and *Pinus sylvestris* (DIST=0.38 to 0.37, RMSE=12.1 to 10.5d). For other species results are equivalent to optimizations with no F_{crit} acclimation (fig.4.9a,b). The best emerging model changes for *Abies alba* from M4 to M3 and for *Picea abies* and *Pseudotsuga mensiezii* from respectively M3 and M2 to M5. Using an exponential relationship (fig.4.9c) improves results only for firs, *Picea abies*, *Pseudotsuga mensiezii* and *Pinus pinaster*. Compared to results with the linear fit, results are significantly improved only for *Picea abies* (DIST=0.57 instead of 0.78, RMSE=13.5 to 11.1d) and *Pseudotsuga mensiezii* (DIST=0.43 instead of 0.5).

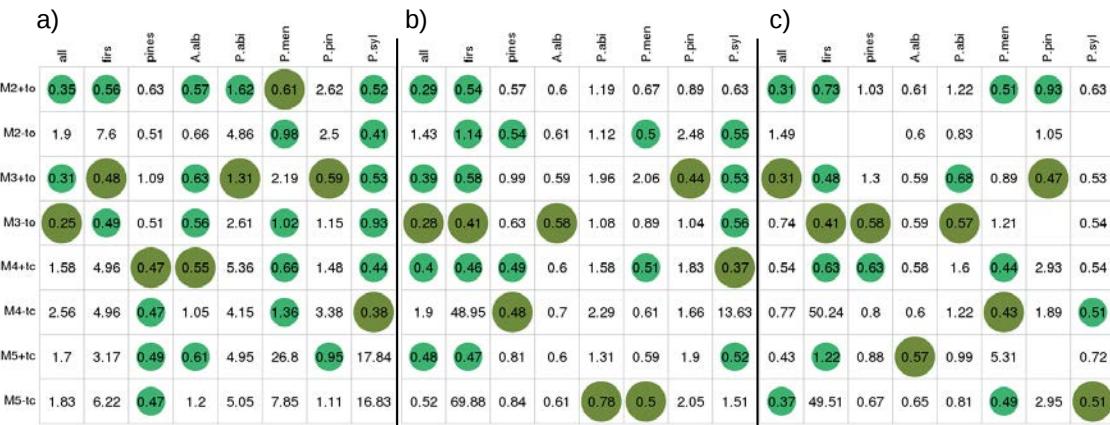


FIGURE 4.9 – Comparison of optimization results with fixed a) F_{crit} , b) $F_{crit} = a + bT_{long}$ and c) $F_{crit} = a + b \exp(cT_{long})$ based on the validation dataset.

For the sequential (M4) and the parallel (M5) model we searched for relationships between the critical chilling threshold C_{crit} and mean long-term temperature by optimizing models site by site. However no significant relation was found.

For models M6, M7, M8 and M9, we searched for possible relationships between the mean long-term temperature of the site and the coefficients of the possibility line, with the hypothesis of an acclimation of the possibility line depending of the site. However for all tested models, no significant relationship was found ($R^2=0$).

For all models, no significant relationships between parameters and precipitations were found.

4.3.4 Model robustness at lower spatial resolutions

We check for model robustness at lower spatial resolutions representative of common climate models resolution. At 0.25° , most of DIST values are higher than at a resolution of 0.072° (8km) and the best selected models differ (Figure 4.10a). For all species, best DIST increases from 0.25 (M3) to 0.43 (M8). In some configurations, models are not able to work correctly and DIST values diverge (DIST= 132.2 for *Pinus sylvestris*-M8). However in some cases, the best DIST decreases compared to values at 8km. It is the case for pines (DIST=0.42 instead of 0.46) and *Picea*

abies (DIST=0.63 instead of 1.03).

At 0.5°, DIST values are worse than at 0.25° but remain acceptable for some models (Figure 4.10b). Here again, the best models are different at 0.5° than at 0.25° and 0.072°. For all species DIST increases from 0.43 (M8) to 0.65 (M8). If we compare values for the best model at 0.072° (M3), DIST increases from 0.25 to 1.77, which is still lower than the reference model with DIST=9.17.

At a lower resolution, some models cannot be used with a calibration at 0.072°. This is the case for models with a fixed threshold for chilling accumulation (M4, M5 and M6). By averaging temperatures we can see in Figure 4.10b that the critical threshold C_{crit} is never reached at some sites. In the rare cases when the model succeeded in estimating a budburst date, we can see that the performance is low (DIST>10).

4.3.5 Needle senescence

The minimum and the maximum needle lifespan from those studies are respectively 4 and 15 years. Independently of environmental factors, species or tree health, needle survivorship follows almost the same pattern in each study : the needle biomass turnover is relatively low during the first years of the needle lifespan and then rapidly decays over time (Fig.4.11). The logistic relationship we fitted on those data is strongly correlated to the needle lifespan of the tree (Eq.4.23, Eq.4.24) with $R^2=0.92$ and 0.94 respectively for parameters μ and λ (Fig.4.12).

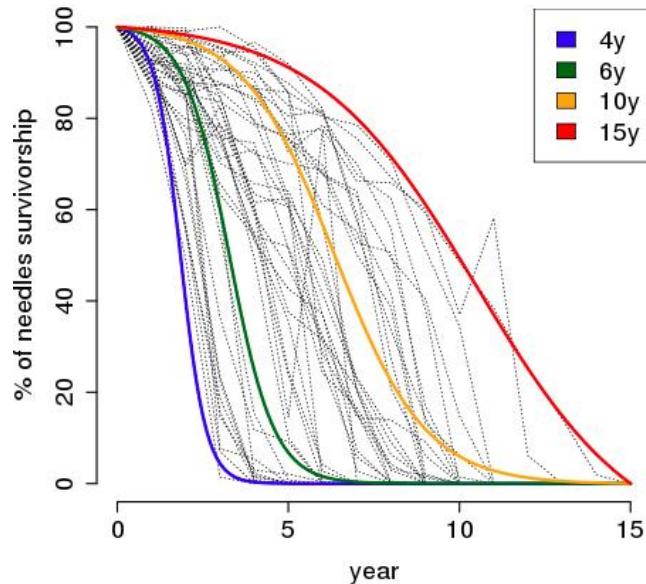


FIGURE 4.11 – Needle survivorship probabilities from literature (grey dashed lines) and modeled by eq.4.21 for different critical needle age.

$$\log(\mu) = 1.5094 - 1.3834 \times \log(age_{crit}); R^2 = 0.92 \quad (4.23)$$

$$\lambda = 0.6291 + 0.4294 \times age_{crit}; R^2 = 0.94 \quad (4.24)$$

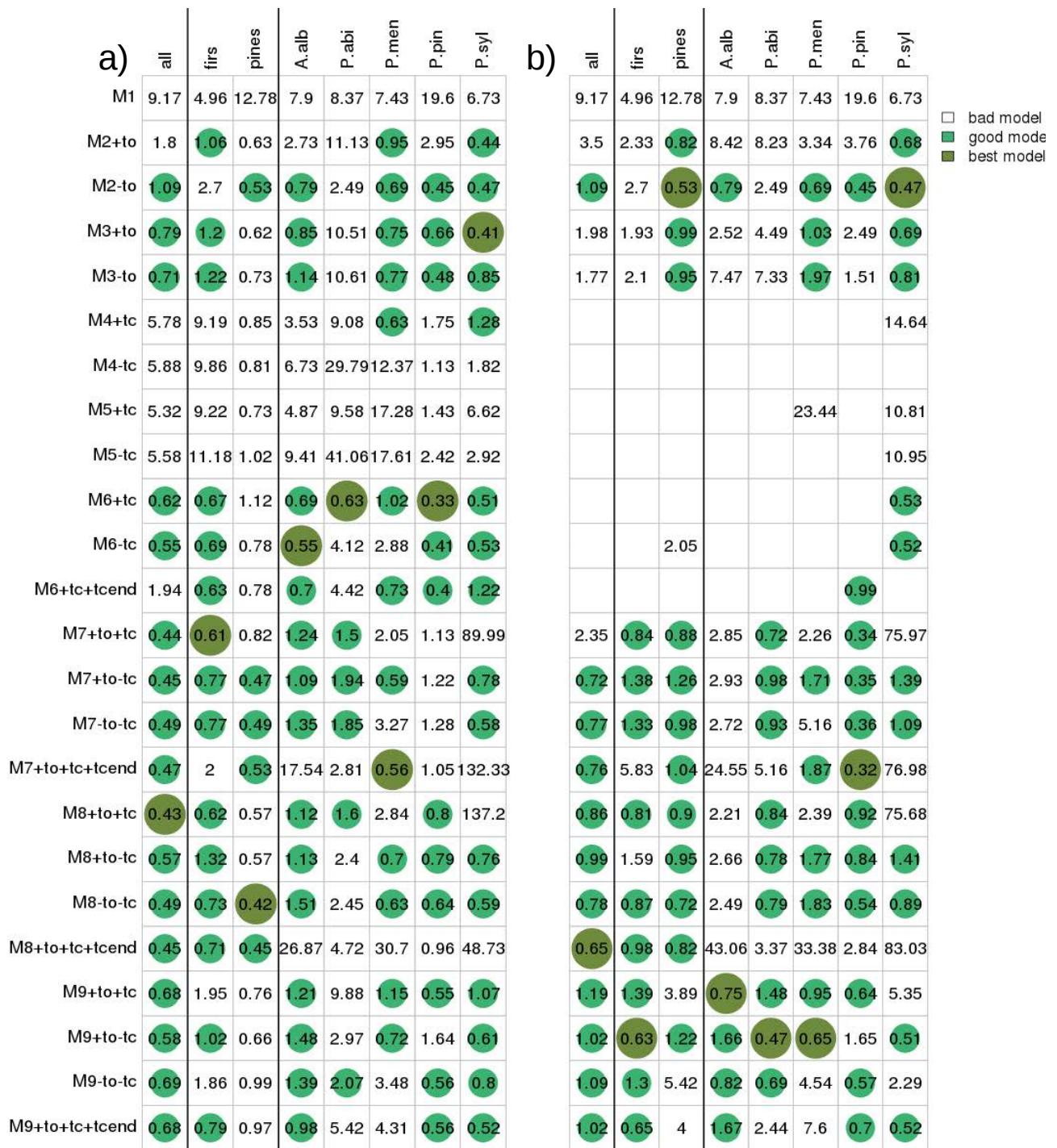


FIGURE 4.10 – Budburst model results at **a)** 0.25° and **b)** 0.5° spatial resolution with daily mean temperatures. +to and +tc correspond to optimized starting dates for forcing and chilling temperature accumulation. -to and -tc correspond to non optimized starting dates. +tcend correspond to varying ending date for chilling accumulation. Numbers correspond to DIST_MIX. The 'best' (large circle) and 'good' (small circles) models are given for each species. Here models M6 to M9 are fitted using a linear possibility line (eq.4.19). Where no data are available, the model was not able to estimate a budburst date for at least one site.

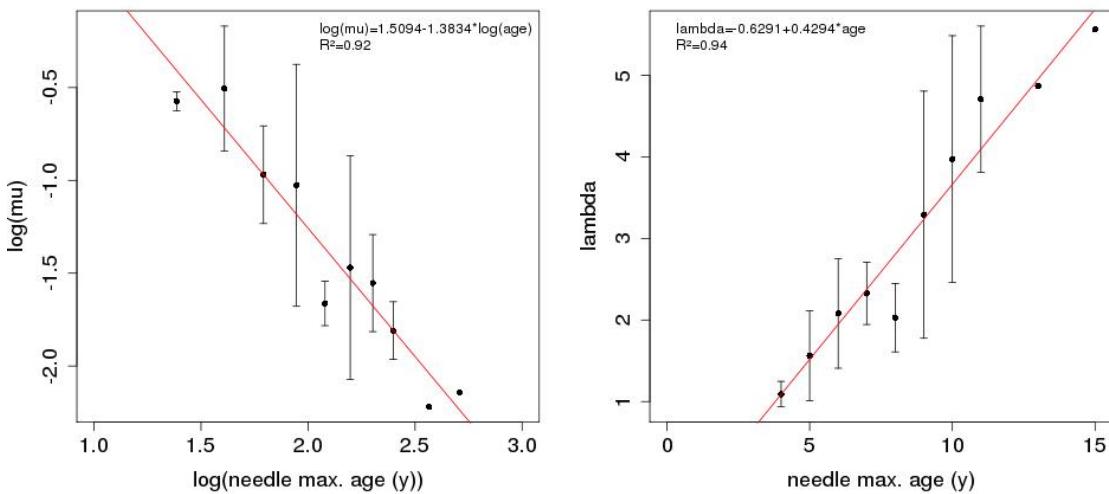


FIGURE 4.12 – Linear relationship between μ and λ parameters from eq.4.21 and the critical needle age of trees. Error bars represent the standard deviation.

4.3.6 Comparison against satellite data

Simulated LAI with the new phenological models show similar profiles between species with different parameterizations (Fig. 4.13). For both *Picea abies* (Fig. 4.13a) and *Pinus sylvestris* (Fig. 4.13b) the LAI obtained with budburst and senescence events (green dashed line) correlates better with observed LAI from MODIS (MCD15A3) than the LAI modeled with the standard version of ORCHIDEE (orange dotted line). Moreover the amplitude of the LAI cycle with phenology (1.4 ± 0.1 for *Pinus sylvestris*; 1.2 ± 0.05 for *Picea abies*) is closer to the amplitude of observed LAI (1.7 ± 0.6 ; 1.9 ± 0.7) than without phenological events (0.4 ± 0.1 ; 0.4 ± 0.1). On the 15 points compared for each species, the mean FMT has improved by $7.4 \pm 4.11\%$ for *Picea abies* and by $15.7 \pm 5\%$ for *Pinus sylvestris*. The offset between observed and simulated LAI is mainly due to differences in vegetation cover fractions but also the lack of disturbances.

The date when 50% of the trees exhibit signs of leaf onset (DD5) does not correlate with greenness measurement from MODIS (MCD12Q2) observations (Figure 4.14). However DD5 (130.5 ± 11.7 days) falls in the range of the mean date estimated between the start and the end of the greenness increment observed from MODIS (126.75 ± 12.15 - blue points in Fig. 4.14, hereafter MODave). Although no significant spatial correlation was found between the two datasets, we observe a strong temporal correlation ($r_{pearson} = 0.75$; slope = 0.65, $R^2 = 0.48$) between DD5 and MODave (Fig. 4.14).

The comparison between field observations of budburst dates and MODIS greenness measurement highlights some spatial discrepancies between the two datasets (Figure 4.14), especially for *Pinus pinaster* (PM).

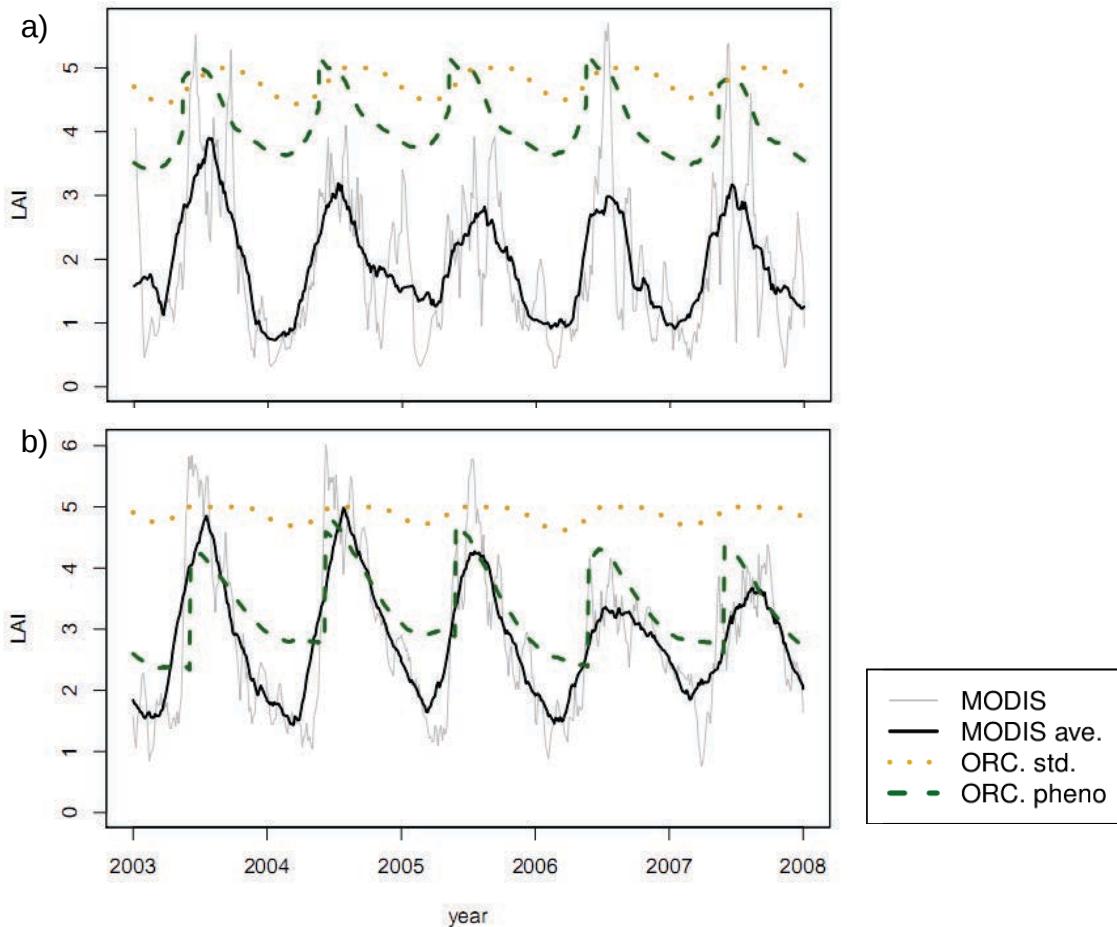


FIGURE 4.13 – Comparison between MODIS LAI observations and simulated LAI (model M7) with ORCHIDEE for **a)** a *Picea abies* stand and **b)** a *Pinus sylvestris* stand. Grey and black lines represent respectively the observed MODIS LAI and the moving average over a 30 days window. The orange dotted line represents the simulated LAI with the standard version of ORCHIDEE without phenological processes. The green dashed line represents the simulated LAI with ORCHIDEE including budburst and senescence processes.

4.3.7 Needle onset evolution from 1970 to 2100

Figure 4.15 shows the evolution of the mean budburst date over France from 1970 to 2100. For all models we observe advanced leaf onset over time (mean slope= -0.126 ± 0.008 days y^{-1} , $R^2=0.57 \pm 0.06$). However “forcing-chilling” models exhibit higher variability in the prediction of needle onset over time (Table 4.4). Models M4 and M5 have low performances with too early budburst events (Table 4.4). Other models respond with the same behavior over time (Figure S4.5) except for M9 which shows low variability. M9 predicts earlier leaf onset from 1970 to 2040 and later dates from 2040 to 2100 compared to other models.

We observe the same spatial distribution of simulated dates for models M2, M3, and M6 (Figure 4.16) which are unable to estimate budburst in mountainous regions. On the opposite M7 and M8 manage to simulate needle onset in altitude.

If we compare the evolution of “spring forcing” and “chilling-forcing” models over time (Figure

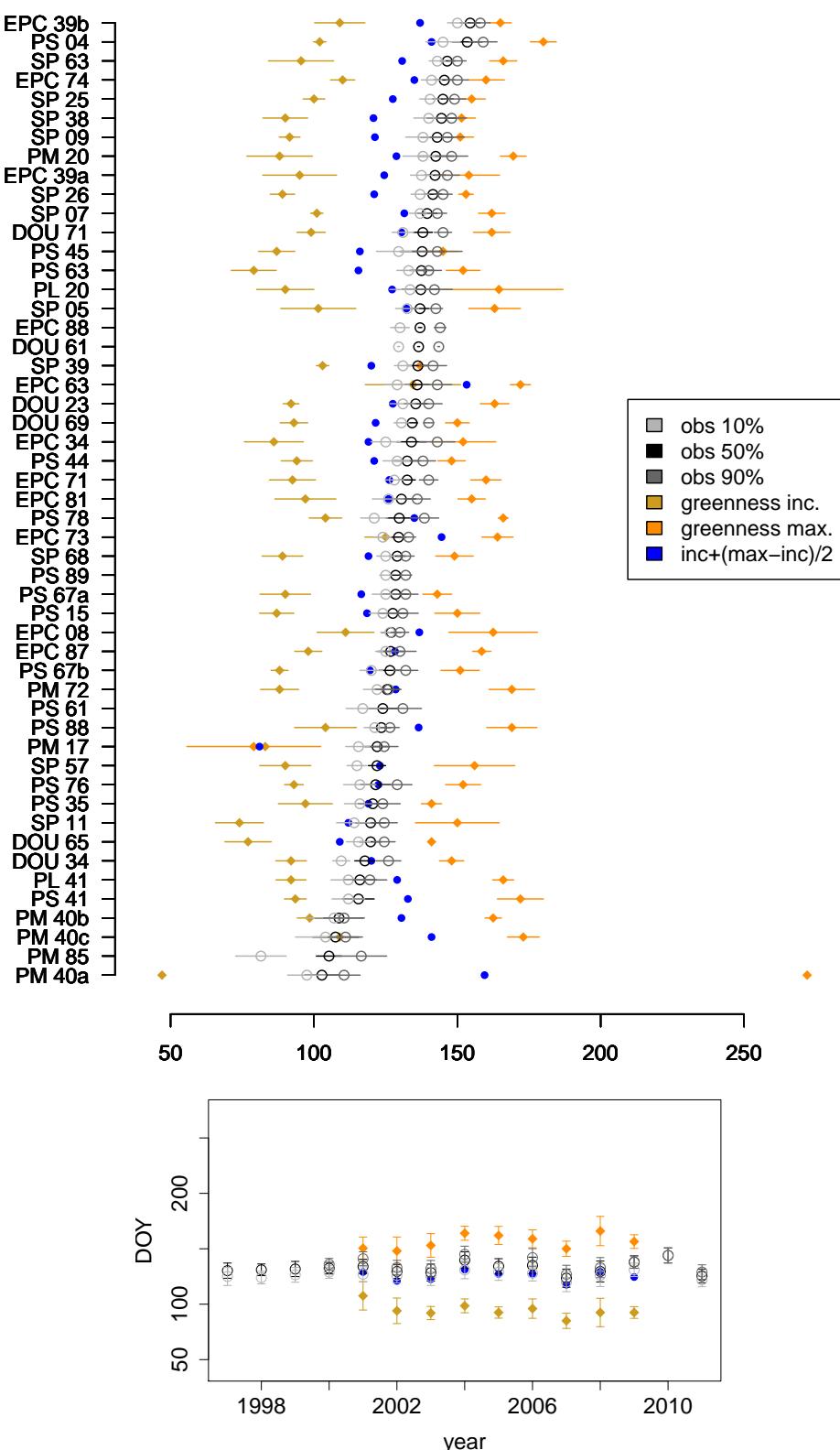


FIGURE 4.14 – Comparison between mean MODIS greenness measurement (brown=greenness increment, orange=maximun greenness and blue= mean greenness between increment and maximum) and mean budburst date (light grey=DD1, dark grey=DD9 and black=DD5) for the 51 coniferous sites of the RENECOFOR network (DoY). EPC=*Picea abies*, SP=*Abies alba*, DOU=*Pseudotsuga mensiezii*, PL=*Pinus nigra*, PM=*Pinus pinaster* and PS=*Pinus sylvestris*. The number associated with each species correspond to the different French administrative region were the sites are located.

4.17), we observe a low spatial gradient in the emergence of needles from 2030 to 2100 for M3 while spatial differences are more pronounced for M7. In warmer regions (near the Biscay bay and in the Mediterranean region), the model M7 predicts budburst before the day 100 despite the chilling dependency of F_{crit} , while in high altitude M7 becomes incapable of predicting budburst after 2030.

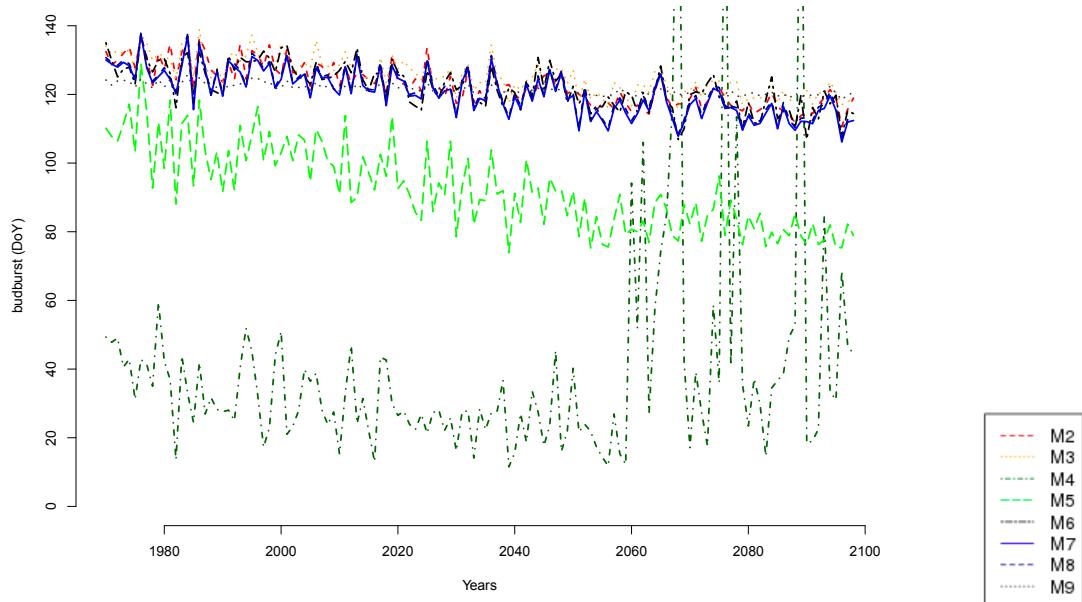


FIGURE 4.15 – Temporal evolution of the mean budburst dates simulated over France from 1970 to 2100 for each model.

TABLE 4.4 – Mean budburst date (DoY) for each model and four different time periods. Standard deviation is in parenthesis.

period	M2	M2lin	M3	M3lin	M4	M5	M6	M7	M8	M9
1970-	129.86	129.25	130.95	129.17	36.56	106.05	127.86	126.94	127.51	123.18
2000-	(4.40)	(4.68)	(4.04)	(4.70)	(10.75)	(9.68)	(4.78)	(4.92)	(4.95)	(1.21)
2000-	125.41	126.23	128.00	127.71	29.05	98.47	125.14	123.46	124.15	122.01
2030-	(3.71)	(4.33)	(3.21)	(3.35)	(8.98)	(8.53)	(4.68)	(3.95)	(3.98)	(0.90)
2030-	120.69	123.47	123.36	125.00	23.08	87.52	120.60	118.69	119.43	120.94
2060-	(3.50)	(3.65)	(4.06)	(4.37)	(8.48)	(8.00)	(4.50)	(5.38)	(5.42)	(0.86)
2060-	117.20	121.78	120.64	124.10	17.55	81.72	116.65	114.65	115.54	120.30
2100	(3.07)	(3.66)	(2.83)	(3.13)	(6.32)	(4.98)	(5.07)	(4.12)	(4.12)	(0.86)

By including temperature acclimation (section 4.3.3) for models M2 (M2lin) and M3 (M3lin), we observe the inability of both models to reproduce correctly the budburst for the 2060-2100 period when we use an exponential relationship between F_{crit} and T_{long} (Sup.Fig.S4.6). However the use of a linear relationship does not lead to wrong estimates (Fig.4.18).

Until 2060 both models behave the same way with or without temperature acclimation. From 2030 we observe a delay in the needle emergence for M2lin and M3lin compared to M2 and M3 (Table 4.4). From 2060 to 2100 the mean budburst date tends to stabilize for M2 around 124.10 ± 3.13 days (Table 4.4) while the date continues to decrease with M3. We can notice for M3 a higher variability in the leaf emergence date from 2060 to 2100 compared to M2 (Fig.4.18).

4. AMÉLIORATION DE LA SIMULATION DES PROCESSUS PHÉNOLOGIQUES POUR LES CONIFÈRES TEMPÉRÉS

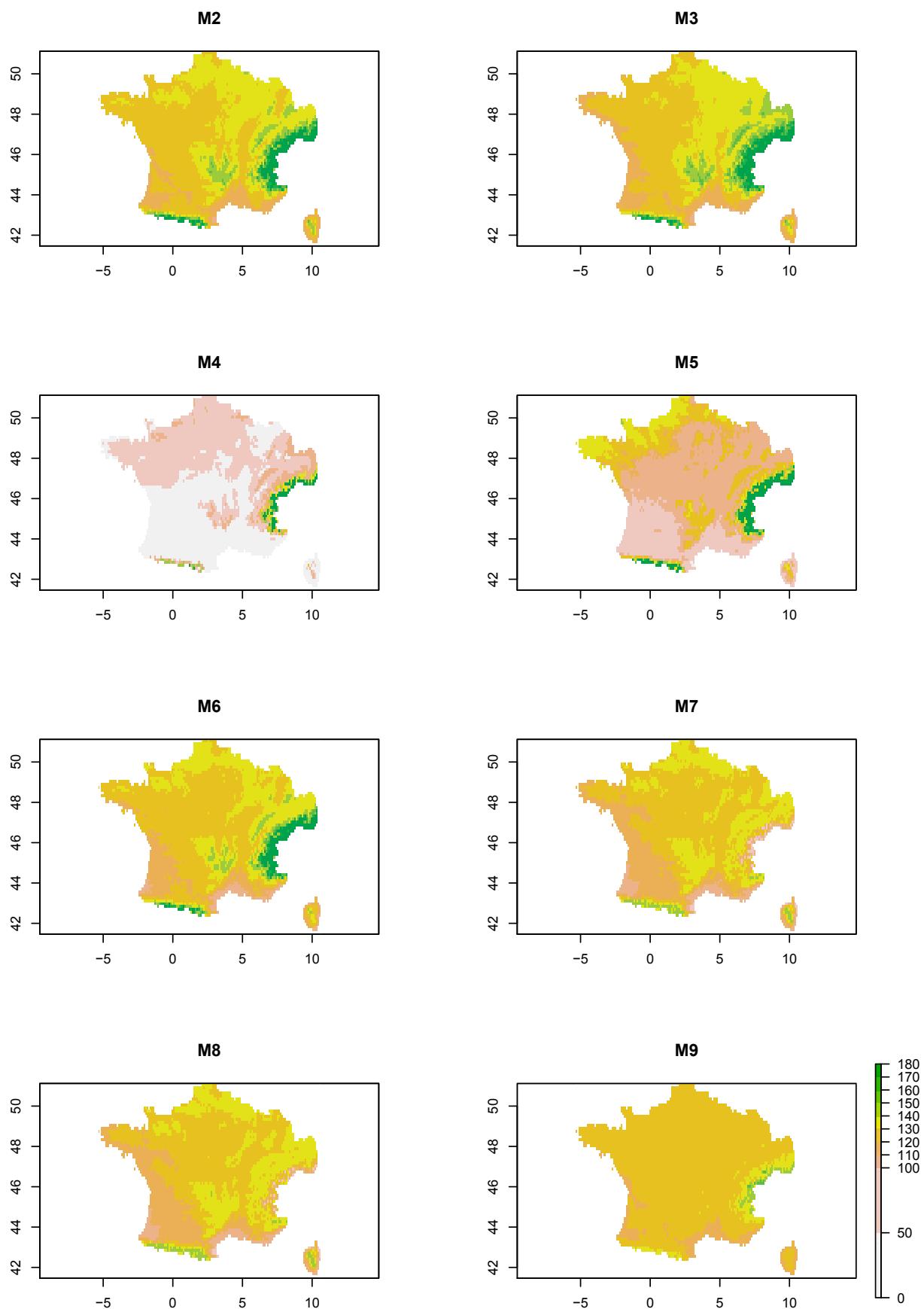


FIGURE 4.16 – Spatial distribution of needle emergence dates simulated by each model for the year 1990.

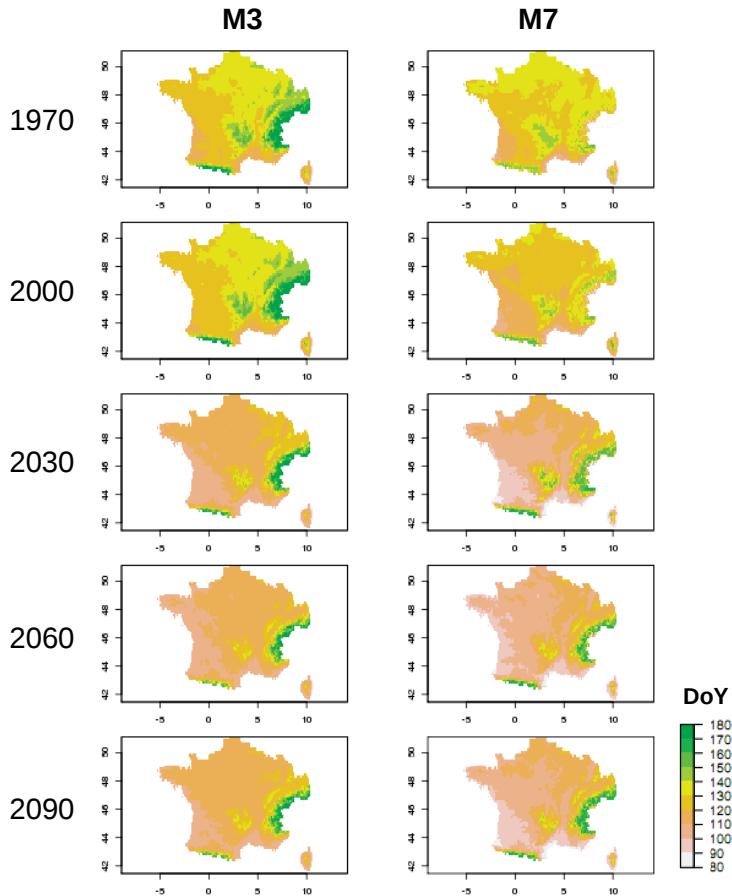


FIGURE 4.17 – Representation of the spatial distribution of needle emergence (days) from 1970 to 2100 for models M3 and M7.

4.3.8 ORCHIDEE behavior with phenological processes

With the implementation of the new phenological model we observe in all cases an increase of the gross primary productivity (GPP) simulated with ORCHIDEE. For example for spruce stands and a budburst imposed at day 130, GPP increases from in average $5.46 \pm 0.15 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ to $6.29 \pm 0.15 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$. However the average net primary productivity (NPP) decreases in all cases. With the previous example, NPP decreases from $1.42 \pm 0.08 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ to $1.31 \pm 0.11 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$.

The renewing of needles associated with the senescence leads in average to younger needles (845.3 ± 55.5 days for spruces and $L_{age,crit}$ set to 3113 days) than without phenology (1740 ± 18.8 days). This results translates into higher photosynthesis efficiency and thus higher GPP. Both the growth and maintenance respirations are higher with phenological processes but maintenance respiration (from 3.39 ± 0.13 to $4.3 \pm 0.17 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$) is mainly the cause of the reduced NPP. The simulated GPP is not sensitive to changes in budburst date. For each day difference in budburst we observe a mean GPP difference of $0.0022 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$, which represent $0.8 \pm 0.1 \text{ gC m}^{-2}$ over the whole year.

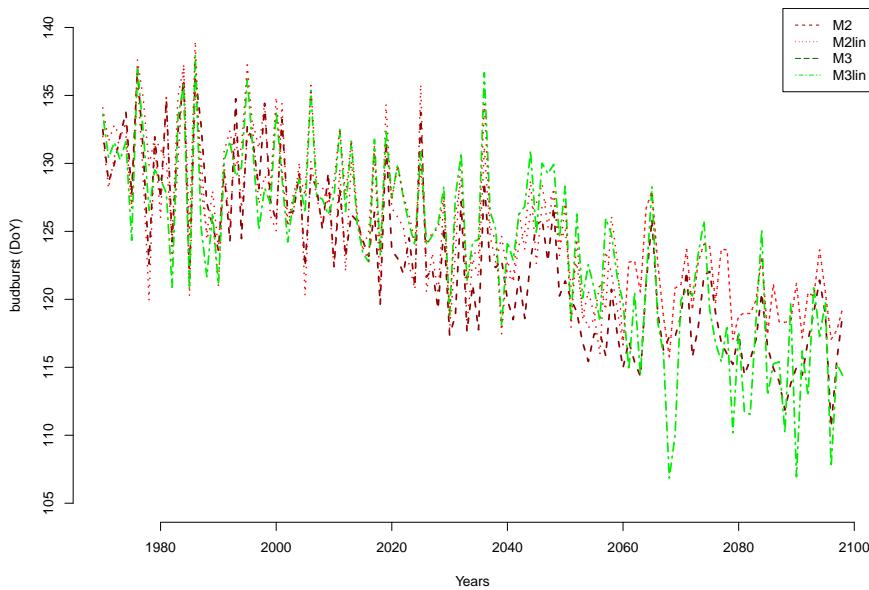


FIGURE 4.18 – Temporal evolution of the mean budburst date with temperature acclimation for models M2 and M3. M2lin and M3lin correspond to M2 and M3 with a linear relationship between F_{crit} and T_{long} .

With the senescence model we observe an increase of the leaf turnover from 0.16 ± 0.002 to $0.43 \pm 0.025 \text{ gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ for spruces. Consequently, litterfall for spruce stands estimated without phenology averages $1155.03 \pm 12.64 \text{ kg ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ (dry matter) over France while we simulated losses of $3146.5 \pm 182.7 \text{ kg ha}^{-1} \text{y}^{-1}$ with explicit senescence, which is similar to observations .

4.4 Discussion

4.4.1 Relevance of the DIST metrics

Figure 4.19 illustrates the differences in results for M2 by optimizing the simple RMSE or the more comprehensive but complex DIST metrics. The best optimization considering only the RMSE does not allow to simulate budburst occurring before day 130 (Fig.4.19c,d) and confirms the need to use another metrics to capture both temporal and spatial variability.

The DIST metrics (Fig.4.3) shows a low sensitivity to BS. Metrics SDSD and BS are two component of the RMSE and can be redundant with AB. We can also notice that the best DIST_MIX metrics correspond to the best RMSE with both the training and the validation dataset. Initially, the RMSE was decomposed into SDSD and BS to capture more variability in DIST. The distance to the optimum of several metrics appears to be a good solution to assess both temporal and spatial variability, however the results in figure 4.3 suggest the use of a DIST metrics defined with fewer parameters in order to avoid redundant information.

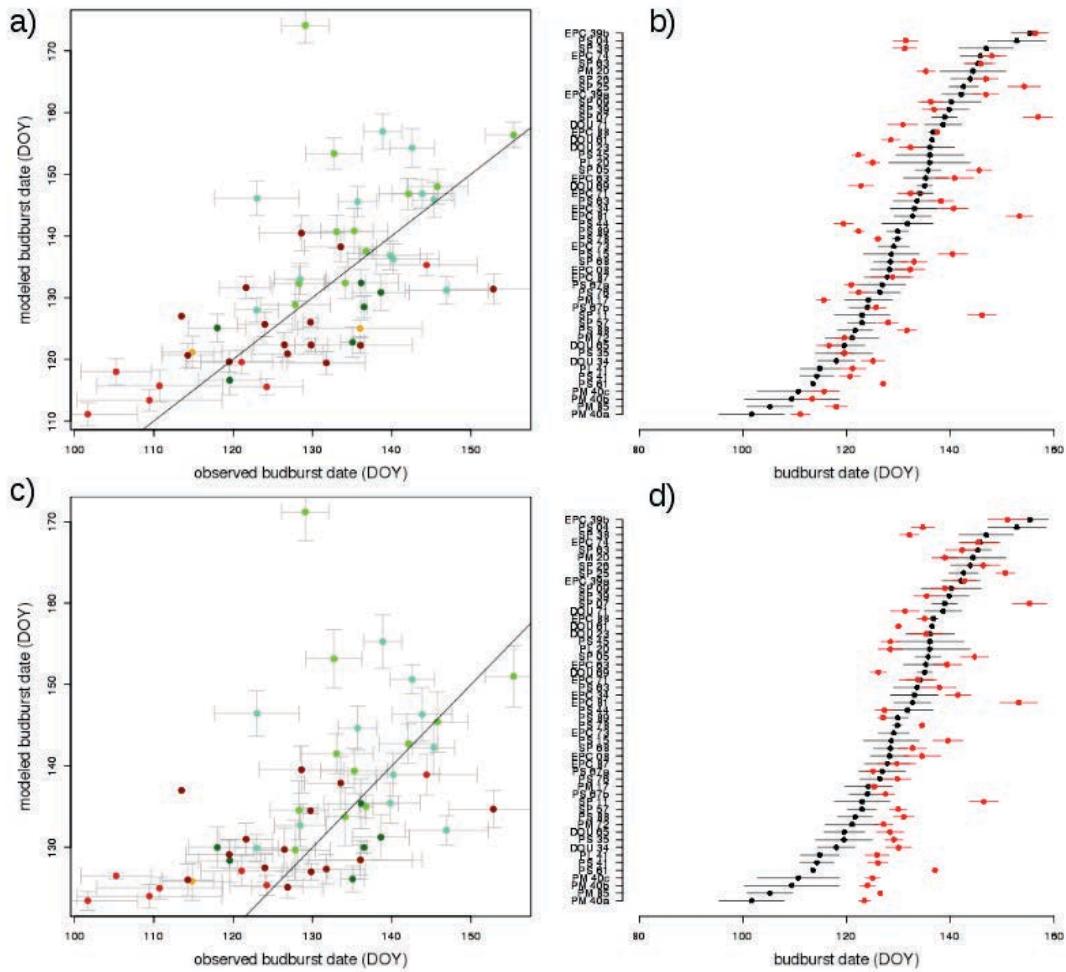


FIGURE 4.19 – Comparison between the results of the model M2 obtained with optimization of the DIST metrics a-b) or with the RMSE c-d). For plots a) and c), dots correspond to the mean budburst value of each site (red=*Pinus pinaster*, darkred=*Pinus sylvestris*, orange=*Pinus negra*, cyan=*Abies alba*, green=*Picea abies* and darkgreen=*Pseudotsuga mensiezii*). For plots c) and d), black dots are mean values of observed budburst, red dots correspond to simulated budburst. Error bars correspond to the standard deviation.

4.4.2 Model validation uncertainties

We indirectly validated the new phonological model against remote sensing data from MODIS LAI products. Previous studies have shown a good correspondence between field measured LAI and MODIS products (Jensen et al., 2011; Rautiainen et al., 2012). By comparing site measurements of carbon fluxes and MODIS products, Verma et al. (2014) highlighted the uncertainties linked to the heterogeneity of the vegetation at a larger spatial resolution. In this study we visually checked for canopy openness, however LAI from MODIS products can be noised by understory vegetation which will result in an overestimation of the observed amplitude and dynamic of the LAI (Jensen et al., 2011; Rautiainen et al., 2011; Rautiainen and Heiskanen, 2013; Wang et al., 2004a).

Moreover LAI is related to stand age and defoliation (Pokorný et al., 2013) which are not taken into account in our study.

In our study, senescence is a continuous process over the needle lifespan, however some authors showed a peak of senescence during autumn (Sampson et al., 2003; Kivimäenpää and Sutinen, 2007; Wang and Chen, 2012). We also fixed the period length of needle accretion in ORCHIDEE which results in a faster increase of the LAI at the beginning of the growing season than observed for pines (Fig.4.13b). We argue that an optimization of those parameters against carbon fluxes and LAI observations is needed to improve our model.

We optimized phenological models against French observations. The next step would be to validate the different models with other phenological datasets, like the Pan European Phenology Project for example (<http://www.pep725.eu/>).

4.4.3 Relevance of empirical phenological models for large scale projections

All tested models in this study can be optimized with good accuracy at the site scale (6 ± 3.4 d for M1, 4.3 ± 2.7 d for M6) or considering multiple sites (section 4.3.2.1, RMSE=12.5d with all sites). However some models are not able to reproduce budburst events when calibrated at a large scale (section 4.3.4). Especially with models M4 and M5 which are defined with fixed critical chilling threshold C_{crit} . For models M4 and M5 to be able to predict budburst over large regions, C_{crit} has to be set to low values otherwise critical threshold is never reached and forcing temperatures never summed. Setting low C_{crit} values induces early budburst events where the threshold is rapidly reached (Fig.4.15). On the contrary, the use of hourly temperatures instead of daily temperatures does not improve predictions.

The spatial aggregation of temperatures can modify the course of chilling and forcing (see section 4.3.4). Even if some models perform correctly, we lose information by degrading spatial resolution and using empirical relationships calibrated at finer scales. Phenological models are more efficient than the use of a fixed date (M1), but modelers should be cautious when applying empirical models fitted at the site scale for global predictions.

In our study the definition of budburst corresponds to the date when 50% of the trees exhibit signs of needles onset (DD5). This definition does not fit with greenness information given in MODIS observations. However we found similarities between DD5 and the time when the MODIS greenness increment during spring reaches the half of its maximum (Figure 4.14). We argue that the time when greenness increment reaches half of its maximum could be a better estimator of the timing of needle onset instead of the starting date of the greenness increment as suggested by Zhang et al. (2003).

In their recent study, Fu et al. (2015) highlighted a declining effect of global warming on the leaf onset in temperate forests. The models we tested in our study show an advancement of the budburst date with increasing temperature and did not capture the effect reported by Fu et al. (2015), even the models with chilling. The use of acclimation relationships of F_{crit} with long-term temperature with spring forcing models managed to reproduce a saturation of budburst dates from 2060. This result argues for the use of more complex models including other mechanisms like

photoperiod effect if we seek to predict more accurately leaf onset in future decades.

4.4.4 Impact of phenology for global simulations

The implementation of phenological processes in ORCHIDEE leads to a better representation of the LAI dynamic (Fig.4.13). The model is not sensitive to the needle onset, however the use of an explicit representation of needle senescence has a strong feedback on simulated variables. We already discussed in section 3 discrepancies between observed GPP from flux towers and ORCHIDEE simulations which overestimate carbon fluxes at the site scale. The new phenology does not allow to correct this overestimation in GPP and leads to even higher estimates because of the representation of younger needles and consequently higher carbon fluxes. In our simulations, all the new biomass is allocated to younger needles with high photosynthetic efficiency. A more realistic allocation of assimilats between all needle cohorts should partly correct this GPP overestimation. For other possible explanations of the GPP overestimation by ORCHIDEE refers to section 3.

The explicit representation of the senescence also leads to a higher needle turnover and then a higher litterfall which will strongly impact soil carbon pools and heterotrophic respiration. The estimated amount of needle fall is in the range of observed values in French stands, while the standard version of ORCHIDEE tends to underestimate the amount of litter. However, the lack of information about the living needle biomass in each site does not allow an accurate comparison of simulated and observed litterfall. Needle falls are closely related to stand age, stand health, climate and disturbances (Balster and Marshall, 2000; Choi et al., 2006; Reich et al., 2014). The relation defined in this study does not take into account all the factors influencing needle fall and ask for more investigations. In our model, all dead needles go directly into the litter, however for conifers species, we can observe a yellowing of the needles which can remain attached to the branches a long time after they became inefficient. This phenomenon can partly explain the overestimation of litterfalls with ORCHIDEE.

The strong correlation between the senescence parameters and the critical age of needles (Fig.4.12) makes this model relevant for a large variety of evergreen conifers species and may be generalized to other evergreen species in other biomes. With the generalization of models with varying traits, we argue that this senescence model could be easily implemented with trade-offs concerning the critical age of needles, as for example relationships between the needle lifespan and mean annual temperatures, recently implemented in the CABLE ESM model by Reich et al. (2014).

For evergreen species, a significant amount of leaves/needles is already present at the beginning of spring. The presence of old needles thus allows the recovery of carbon and water fluxes when temperatures become favorable and explains the low sensitivity of simulated fluxes to budburst date. However, even if the needle onset has few impacts, the implementation of an explicit budburst model would allow a better representation of some mechanisms closely related to phenology and needle age like frost risks, biogenic emissions, vegetation dynamic or ozone impact.

4.5 Conclusions and perspectives

Phenology plays a central role in bio-geochimical cycles in conifers stands (Reich et al., 2014). In this study we optimized different phenological models against budburst observations of 6 conifers species.

We show that all models managed to reproduce needle emergence at the site scale with good accuracy ($\pm 5d$). At the national scale, most models reproduce budburst dates with a precision of 12 days. However we highlight the need to consider both spatial and temporal variability when calibrating phenological models.

Empirical models calibrated at a fine spatial resolution are not able to predict budburst dates when applied at coarse resolutions typical of the grid of global models. In order to use empirical models for global predictions, we recommand to calibrate the models at the resolution used for simulations.

This first attempt in implementing an explicit phenological model for conifer PFTs in the global model ORCHIDEE managed to reproduce the LAI dynamics observed from MODIS. However, needle senescence is dependant of stand health, age and disturbances. We partially validated the senescence model against LAI observations from remote sensing, however MODIS observations are subject to different uncertainties, and direct comparisons with litterfall observations are needed to validate our senescence model.

The senescence model implemented here is function of the needle lifespan. The implementation of trait variability, like the relationship observed between needle lifespan and mean annual temperatures by Reich et al. (2014), could allow a better representation of litterfalls.

Because needles are already present at the beginning of the growing season, an explicit representation of budburst events has few impacts on the carbon cycle. However the continuous representation of needle senescence leads to younger needles in average and higher carbon assimilation. Even if it improves the LAI dynamics and litterfalls, the new phenology did not correct the GPP overestimation observed in section 3. Other aspects, like biomass allocation or light interception, need to be considered if we seek to improve conifers stand characteristics and management in ORCHIDEE. However the implementation of an explicit phenology plays a major role for other mechanisms like ozone sensitivity of needles, soil carbon, or vegetation dynamics and competition for light. We argue that the mechanisms presented in this study can be extended for other evergreen species.

4.6 Supplementary material

	RMSE	VAR	BS	Rs	AB	L_Mr2	L_Mslope	DIST_SITE	DIST_Y	DIST_MIX
M1	14.62	11.41	3.09	0	0.03	0	0.51	12.37	3.9	9.17
M2+to	14.19	0.54	6.96	0.62	0.03	0.31	0.24	0.35	0.34	0.35
M2-to	21.58	79.66	0.83	0.49	0.01	0.18	0.17	2.4	1.19	1.9
M3+to	12.62	1.17	8.68	0.66	0.03	0.38	0.29	0.34	0.27	0.31
M3-to	12.46	0.16	2.37	0.66	0.02	0.39	0.32	0.32	0.17	0.25
M4+tc	19.25	45.98	2.62	0.5	0.02	0.22	0.17	1.91	1.17	1.58
M4-tc	28.04	245.56	0.57	0.5	0	0.14	0.18	3.41	1.19	2.56
M5+tc	19.04	46.22	2.19	0.51	0.02	0.23	0.18	1.98	1.35	1.7
M5-tc	25.75	61.06	0.18	0.48	0.01	0.12	0.13	2.4	0.99	1.83
M6+tc	14.19	2.18	5.95	0.52	0.03	0.23	0.18	0.6	0.21	0.45
M6-tc	13.57	2.54	8.48	0.59	0.03	0.28	0.22	0.64	0.38	0.52
M6+tc+tcend	13.29	0	0.74	0.62	0.01	0.33	0.32	0.32	0.19	0.26
M7+to+tc	11.96	7.5	6.21	0.64	0.03	0.38	0.29	0.5	0.24	0.39
M7+to-tc	12.52	5.68	6.55	0.58	0.03	0.34	0.23	0.46	0.39	0.43
M7-to-tc	12.45	5.33	7	0.59	0.03	0.35	0.23	0.44	0.34	0.39
M7+to+tc+tcend	12.51	6.34	6.18	0.59	0.03	0.34	0.23	0.46	0.39	0.43
M8+to+tc	12.64	5.25	5.69	0.57	0.03	0.33	0.24	0.44	0.4	0.42
M8+to-tc	12.81	3.86	5.82	0.57	0.03	0.33	0.2	0.42	0.38	0.4
M8-to-tc	12.57	5.25	6.44	0.58	0.03	0.34	0.21	0.45	0.35	0.4
M8+to+tc+tcend	12.51	5.8	7.98	0.58	0.03	0.35	0.24	0.46	0.37	0.42
M9+to+tc	12.67	0.99	7.8	0.66	0.03	0.37	0.29	0.34	0.28	0.31
M9+to-tc	14.52	1.99	2.05	0.55	0.02	0.2	0.23	0.47	0.84	0.68
M9-to-tc	12.71	0.55	8.21	0.66	0.03	0.38	0.3	0.34	0.23	0.29
M9+to+tc+tcend	12.95	0.9	2.41	0.61	0.02	0.33	0.31	0.33	0.48	0.41

Figure S 4.1 – Budburst model optimization results for all species using the validation dataset. See Fig.4.3 for legend.

	RMSE	VAR	BS	Rs	AB	LM _{t2}	LMslope	DIST_SITE	DIST_Y	DIST_MIX
M1	11.72	37.35	1.66	0	0	0	0.47	6.26	3.17	4.96
M2+to	13.06	18.94	0	0.26	0.01	0	-0.04	0.6	0.51	0.56
M2-to	19.99	61.36	0.12	0.29	0.01	0.05	-0.02	10.72	0.84	7.6
M3+to	11.55	5.59	1.97	0.43	-0.01	0.17	0.08	0.46	0.5	0.48
M3-to	11.65	6.11	1.03	0.42	0	0.15	0.08	0.47	0.51	0.49
M4+tc	20.54	57.56	3.12	0.22	-0.01	0.03	0.01	6.98	0.68	4.96
M4-tc	19.04	44.4	0.1	0.27	0	0.05	0	5.82	3.93	4.96
M5+tc	21.78	64.78	49.08	0.26	-0.05	0.03	0.01	4.28	1.36	3.17
M5-tc	20.15	55.37	1.08	0.27	0.01	0.03	-0.03	8.77	0.59	6.22
M6+tc	12.87	3.34	10.67	0.36	-0.02	0.1	0.06	0.49	0.6	0.55
M6-tc	12.43	9.92	1.94	0.36	0	0.07	0.01	0.53	0.58	0.56
M6+tc+tcend	12.8	4.89	11.66	0.35	-0.02	0.1	0.03	0.51	0.55	0.53
M7+to+tc	11.85	5.73	6.17	0.43	-0.01	0.15	0.05	0.5	0.45	0.47
M7+to-tc	11.52	12.28	2.77	0.42	-0.01	0.14	0.01	0.54	0.47	0.5
M7-to-tc	11.56	12.66	1.58	0.41	0	0.12	0.01	0.55	0.42	0.49
M7+to+tc+tcend	12.49	21.93	23.6	0.36	-0.03	0.09	0.03	0.61	1.02	0.84
M8+to+tc	11.87	6.25	6.86	0.42	-0.01	0.15	0.05	0.49	0.45	0.47
M8+to-tc	14.11	1.14	0.78	0.23	0	0.03	-0.03	0.58	0.61	0.6
M8-to-tc	12.19	7.85	4.69	0.37	-0.01	0.11	0	0.55	0.47	0.51
M8+to+tc+tcend	13.94	2.45	0.64	0.22	0	0.02	-0.03	0.62	0.55	0.59
M9+to+tc	11.93	9.95	14.19	0.45	-0.02	0.15	0	0.54	0.6	0.57
M9+to-tc	11.57	8.6	9.38	0.43	-0.02	0.18	0.15	0.43	0.54	0.49
M9-to-tc	12.18	7.98	13.35	0.43	-0.02	0.14	-0.01	0.54	0.59	0.56
M9+to+tc+tcend	11.17	15.89	5.61	0.41	-0.01	0.17	0.15	0.48	0.73	0.62

Figure S 4.2 – Budburst model optimization results for firs using the validation dataset. See Fig.4.3 for legend.

	RMSE	VAR	BS	Rs	AB	LM _{R2}	LMslope	DIST_SITE	DIST_Y	DIST_MIX
M1	17.32	290.1	14.6	0	-0.01	0	0.47	14.89	10.25	12.78
M2+to	16.64	6.08	7.15	0.45	0.03	0.2	0.42	0.32	0.83	0.63
M2-to	17.58	0.37	1.72	0.47	0.02	0.22	0.41	0.47	0.55	0.51
M3+to	18.3	6.05	9.14	0.37	0.04	0.1	0.27	0.39	1.5	1.09
M3-to	18.61	0.29	5.94	0.36	0.03	0.13	0.32	0.33	0.65	0.51
M4+tc	18.04	0.74	6.82	0.44	0.03	0.16	0.4	0.3	0.59	0.47
M4-tc	17.9	0.5	6.82	0.45	0.03	0.17	0.42	0.28	0.6	0.47
M5+tc	17.46	2.18	6.49	0.43	0.03	0.17	0.38	0.31	0.62	0.49
M5-tc	17.97	0.17	7.07	0.42	0.03	0.17	0.35	0.31	0.59	0.47
M6+tc	17.09	8.95	19.83	0.45	0.05	0.18	0.41	0.58	0.72	0.66
M6-tc	18.21	0.85	8.86	0.44	0.03	0.15	0.3	0.34	0.87	0.66
M6+tc+tcend	18.52	1.18	17.23	0.42	0.04	0.14	0.39	0.31	0.65	0.51
M7+to+tc	16.16	3.59	9.73	0.47	0.03	0.25	0.5	0.24	0.62	0.47
M7+to-tc	16.35	2.51	7.94	0.43	0.03	0.24	0.45	0.26	0.73	0.55
M7-to-tc	16.33	1.84	8.39	0.48	0.03	0.25	0.53	0.2	0.62	0.46
M7+to+tc+tcend	16.26	2.93	5.63	0.43	0.03	0.24	0.46	0.25	0.66	0.5
M8+to+tc	16.13	4.94	6.25	0.45	0.03	0.24	0.45	0.27	0.78	0.59
M8+to-tc	15.92	5.39	5.05	0.44	0.03	0.25	0.45	0.26	0.81	0.6
M8-to-tc	16.53	3.05	4.7	0.43	0.03	0.22	0.49	0.23	0.76	0.56
M8+to+tc+tcend	15.97	5.26	5.56	0.46	0.03	0.24	0.46	0.27	0.77	0.58
M9+to+tc	17.52	3.26	13.97	0.45	0.04	0.17	0.36	0.32	0.69	0.54
M9+to-tc	20.93	0.8	0.59	0.24	0.02	0.02	0.1	0.45	0.71	0.59
M9-to-tc	16.93	6.16	16.06	0.47	0.04	0.2	0.4	0.32	0.83	0.63
M9+to+tc+tcend	19	4.3	0	0.28	0.01	0.07	0.22	0.37	0.83	0.64

Figure S 4.3 – Budburst model optimization results for pines using the validation dataset. See Fig.4.3 for legend.

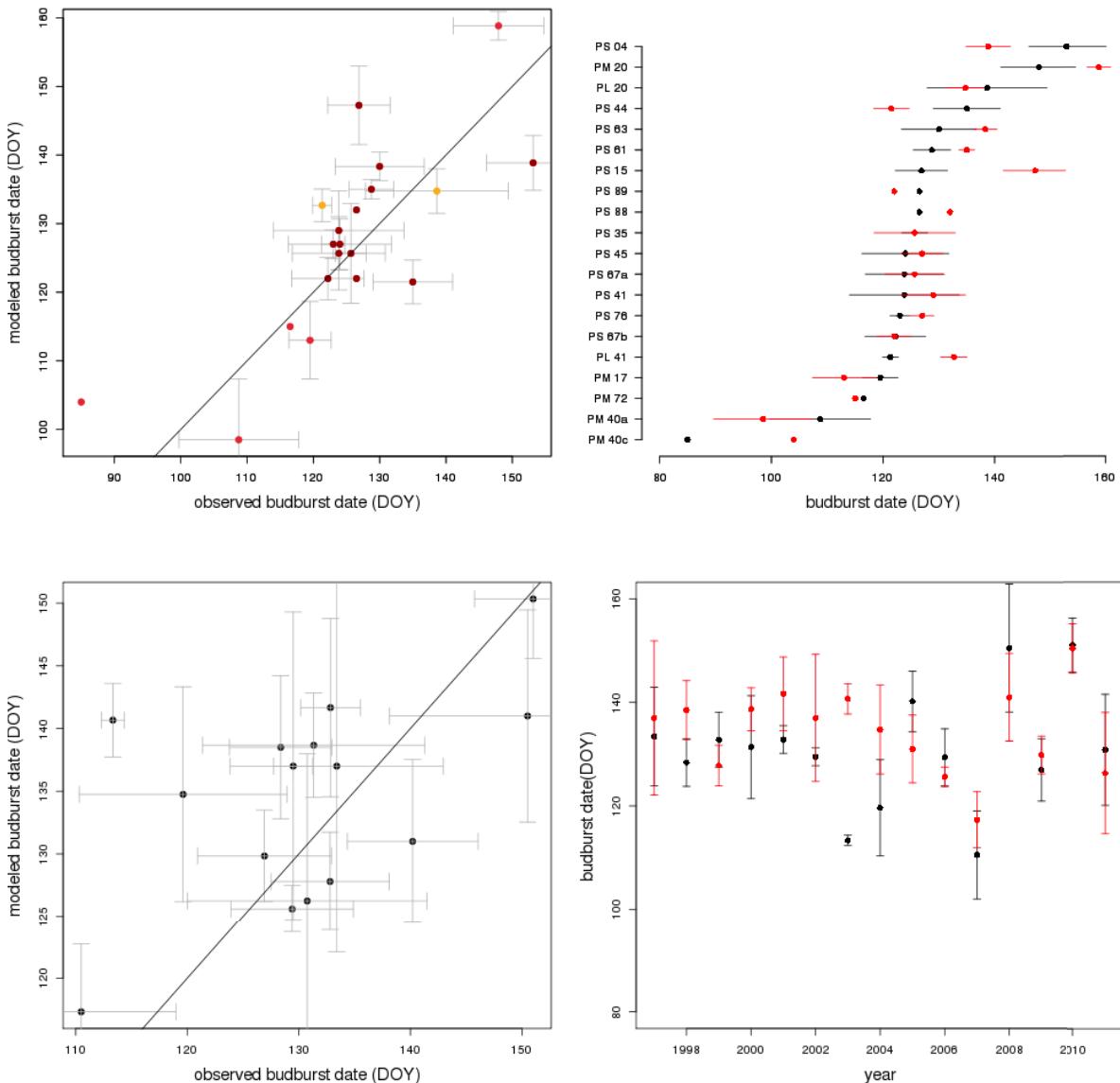


Figure S 4.4 – Results for each site and each year for the best fit obtain with pines (model M7). Representation of the validation dataset (150 data). Error bars correspond to the standard deviation. Upper panels correspond to mean dates by site, lower panels correspond to mean dates by year (all sites together). Colors on the upper-left panel are red=*Pinus pinaster*, darkred=*Pinus sylvestris* and orange=*Pinus negra*. For plots on the right panel, black dots corresponds to mean observations, red dots correspond to mean modeled budburst dates.

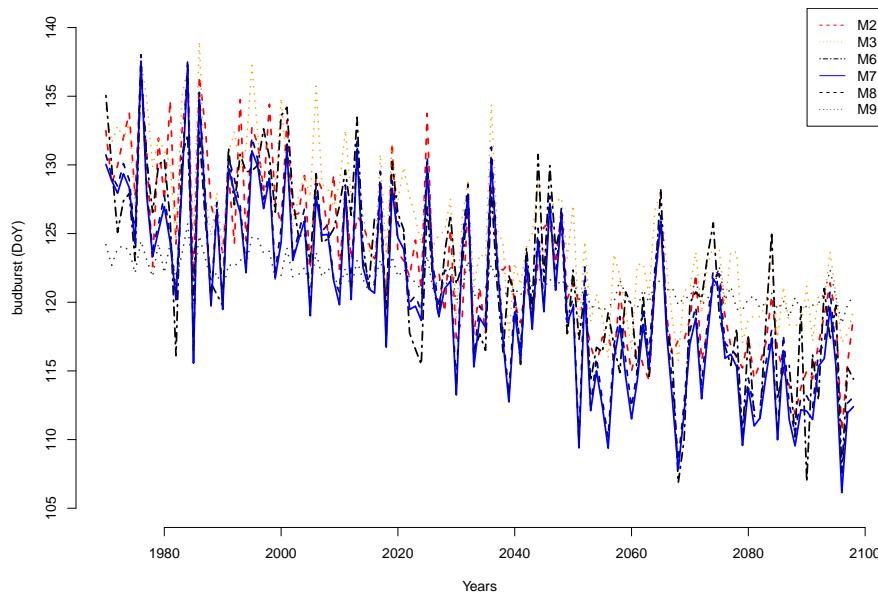


Figure S 4.5 – Evolution of mean budburst from 1970 to 2100 without M4 and M5.

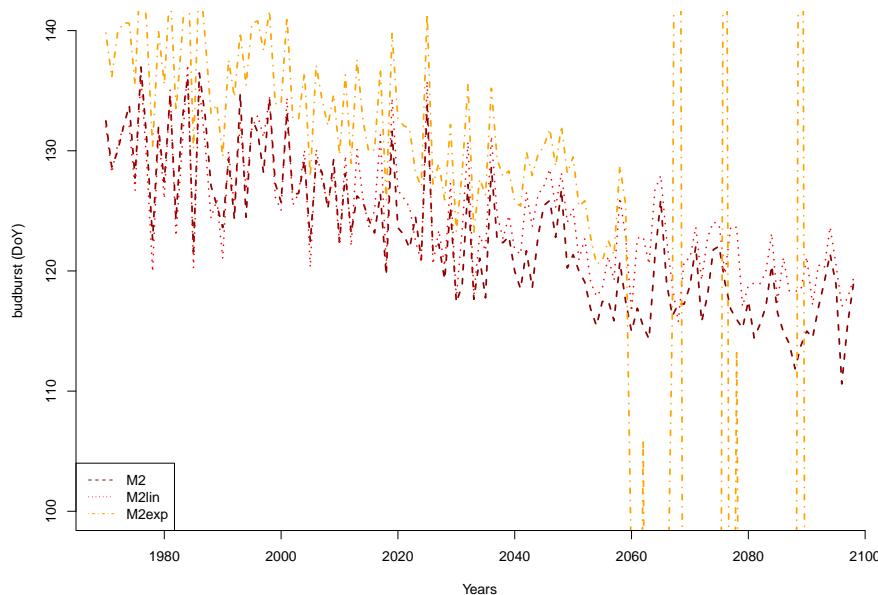


Figure S 4.6 – Comparison of the temporal evolution of the mean budburst from 1970 to 2100 with linear or exponential acclimation to longterm temperatures for models M2 and M3.

Table S 4.1 – Needle survivorship curves references

species	reference
<i>Abies balsamea</i>	Niinemets and Lukjanova (2003b)
<i>Picea abies</i>	Kayama et al. (2002, 2003); Niinemets and Lukjanova (2003b); Muukkonen and Lehtonen (2004); Kayama et al. (2007)
<i>Picea glauca</i>	Kayama et al. (2007)
<i>Picea glehnii</i>	Kayama et al. (2002, 2003, 2007)
<i>Picea jezoensis</i>	Kayama et al. (2002, 2007)
<i>Picea mariana</i>	Kayama et al. (2007)
<i>Picea rubens</i>	Kayama et al. (2007)
<i>Picea shirasawae</i>	Kayama et al. (2007)
<i>Pinus cembra</i>	Li et al. (2006)
<i>Pinus koraiensis</i>	Choi et al. (2006)
<i>Pinus pinaster</i>	Warren and Adams (2000)
<i>Pinus radiata</i>	Warren and Adams (2000)
<i>Pinus rigida</i>	Choi et al. (2006)
<i>Pinus sylvestris</i>	Ross et al. (1986); Jalkanen (1998); Pensa and Jalkanen (1999); Lampuu (2002); Niinemets and Lukjanova (2003b); Muukkonen (2005)

Table S 4.2 – Daily optimization parameters with all species for models M2 to M5. α , β , γ , δ and μ correspond to coefficients of the linear and exponential relationship between F_{crit} and T_{long} eq.4.11. R^2 is the correlation coefficient of the linear regression from eq.4.11.

model	parameters	Tlong relationship	to	tc	Tb	Td	a_f	b_f	Ccrit	Kmin	a_1 a_2	b_1 b_2	R^2 c_2	Fcrit
M2	+to	lin	68		0.21									479.31
		exp	54		0.06						197.88	36.55	0.39	
			53		0.19						678.27	-131.8	-0.25	
	-to	lin	1		0.04						7.2	74.33	0.76	
		exp	1		0.59						1622.15	-1901.96	-0.07	144.32
			45				-0.17	-6.99						42.05
M3	+to	lin	46				-0.18	-9.00			20.74	1.46	0.28	
		exp	46				-0.37	-6.73			50.01	-93.47	-0.26	
			52				-0.13	-2.69						75.13
	-to	lin	1				-0.14	-5.59			43.14	2.05	0.38	
		exp	1				-0.81	3.88			122.18	0	1.12	
			43		6.61	14.00	-1.46	-5.12	34.30					0.01
M4	+tc	lin	-24	8.29	5.56	-0.26	-6.96	40.36			-3.07	1.94	0.52	
		exp	-27	7.32	3.20	-4.19	5.83	32.53			81.65	-218.14	-0.29	
			-120	4.85	14.63	-1.29	-10.80	9.56						0
	-tc	lin	-120	4.88	14.94	-3.08	9.85	31.16			-1.57	0.47	0.17	
		exp	-120	8.26	11.91	-0.46	-1.11	11.43			61.96	-66.45	-0.02	
			-2	9.83	14.66	-1.27	-16.08	48.26	0.0036					0.56
M5	+tc	lin	-2	1.55	0.13	-0.24	-8.23	22.06	0.0025		11.81	2.99	0.56	
		exp	-3	1.48	0.06	-0.19	-9.03	21.70	0.0111		49.22	-86.1	-0.26	
			-120	6.90	13.00	-4.39	-15.14	31.20	0.0011					1.52
	-tc	lin	-120	7.34	0.02	-0.21	-18.06	39.31	0.0028		3.42	1.13	0.63	
		exp	-120	6.00	0.19	-0.15	-18.91	11.67	0.0033		29.83	-35.23	-0.19	

Table S 4.3 – Daily optimization parameters with all species for models M6 to M9. a, b, a_{fc} , b_{fc} and c_{fc} correspond to coefficients of the possibility line fitted by linear or exponential relationship.

model	parameters	possibility line	to	tc	Ta	Tb	Tc	a_f	b_f	Ccrit	tcend	a	b	R ²	a_{fc}	b_{fc}	c_{fc}
M6	+tc	lin	-53		12.89	6.78	-0.37	-10.87	11.10		57.56	-0.25	0.51				
		exp	-25		14.86	4.13	-0.48	-6.58	4.74					96.18	-17.71	-0.01	
	-tc	lin	-120		12.95	8.93	-1.15	-10.88	25.92		55.67	-0.24	0.44				
		exp	-120		7.66	9.15	-0.53	-0.15	36.31					-349.99	399.62	0	
	+tc+tcend	lin	-18		10.54	5.61	-0.12	-6.63	6.34	59	62.4	-0.02	0				
		exp	-1		13.35	8.88	-0.13	-0.93	3.49	99				80.18	-75.1	0.05	
M7	+tc+to	lin	-14	-50	4.23		9.97				1069.33	-4.73	0.5				
		exp	-3	-88	-1.35		0.82							4727.07	-3592	0	
	-tc+to	lin	-4	-120	-0.51		0.23					1033.45	-6.29	0.58			
		exp	-3	-120	-0.54		0.66							4317.41	5362.21	0	
	-tc-to	lin	1	-120	-0.21		0.17					969.74	-5.96	0.56			
		exp	1	-120	-0.26		0.19							1805.98	2788.23	0	
M8	+tc+to+tcend	lin	-9	-109	-0.92		0.01				116	1106.47	-6.92	0.61			
		exp	-15	-115	1.28		2.06				120				8477.34	9382	0
	+tc+to	lin	27	-65	-0.87	-14.76	0.39					78.66	-0.46	0.65			
		exp	-2	-120	0.73	14.47	0.51							62.92	-0.39	0.58	
	-tc+to	lin	1	-120	0.16	16.03	0.44							58.52	-0.35	0.57	
	+tc+to+tcend	lin	-3	-56	-0.76	19.99	0.26				119	51.17	-0.29	0.54			
M9	+tc+to	lin	46	-66	9.04		13.30	-0.18	1.25			43.44	-0.01	0			
		exp	34	-10	5.96		10.85	-1.70	-2.74					122.36	-114.75	0.01	
	-tc+to	lin	41	-120	7.67		13.08	-0.14	1.57			33.73	-0.01	0			
		exp	57	-120	9.99		13.08	-0.10	4.38					2.06	-717.31	0.12	
	-tc-to	lin	1	-120	8.89		11.16	-0.73	-3.29			239.81	-0.01	0			
		exp	1	-120	4.71		10.73	-0.59	-3.14					157.09	50.48	0	
	+tc+to+tcend	lin	1	-120	9.58		14.85	-0.13	-0.83	108	207.1	-0.02	0		227.94	0	-0.05
		exp	1	-120	5.97		10.16	-0.33	-1.45	94							

4.7 Etudes complémentaires

4.7.1 Etude 1 : Impact de la phénologie sur les résultats d'ORCHIDEE-FM

Maintenant que nous avons mis en place un nouveau modèle phénologique pour les conifères tempérés nous pouvons regarder son impact sur les résultats du chapitre 3.

Dans la section 3 nous avons constaté l'incapacité du modèle ORCHIDEE à utiliser des valeurs de $Vcmax_{25}$ tirées directement de la littérature (autour des $100\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) pour les pins, valeur que nous avons corrigé par les résultats d'optimisation de Santaren et al. (2007). Avec l'implémentation de processus phénologiques, le modèle est à présent capable de représenter les volumes et incréments en volumes des peuplements de manière semblable à la simulation de référence (Figure 4.20). En revanche, la nouvelle phénologie implique des feuilles plus jeunes et plus efficaces. Ainsi on surestime toujours la GPP simulée par rapport à la GPP observée ce qui confirme l'incapacité d'ORCHIDEE à utiliser directement des valeurs de $Vcmax_{25}$ extraites de la littérature.

Dans notre cas on constate que la forte assimilation, liée à des valeurs de $Vcmax_{25}$ élevées, est compensé par un turnover rapide des feuilles mais aussi à une augmentation de la respiration ce qui a pour résultat de réduire la production primaire nette (NPP). Même si on améliore la représentation de la biomasse aérienne par rapport au chapitre 3, le volume et l'incrément en volume restent surestimés. On peut constater dans la figure 4.20 que les caractéristiques allométriques des peuplements sont moins bien représentées avec une formulation explicite des processus phénologiques. Les arbres grandissent moins vite et les interventions sur les peuplements, déclenchés par la taille des arbres, sont retardées. Cela mène à des peuplements plus denses, ce qui explique la surestimation des volumes.

Dans la version actuelle d'ORCHIDEE, 30% des assimilats sont distribués dans la biomasse souterraine, 30% dans la biomasse ligneuse aérienne, le reste étant attribué aux feuilles et aux fruits. Cependant, Enquist and Niklas (2002); Wirth et al. (2004); Litton et al. (2007) ont montré que l'allocation du carbone à la biomasse souterraine représente entre 25 et 63% de la GPP. L'allométrie des peuplements peut être corrigée en modifiant les fractions d'allocations telles que décrites par Litton et al. (2007) (simulations "phe2"; figure 4.20; table 4.5).

Afin de représenter de manière satisfaisante l'évolution des peuplements de conifères, des études supplémentaires sont nécessaires, d'une part afin de comprendre pourquoi ORCHIDEE ne peut assimiler des valeurs de $Vcmax_{25}$ observées, d'autre part afin d'améliorer l'allocation de la biomasse dans les différents compartiments aériens et souterrains.

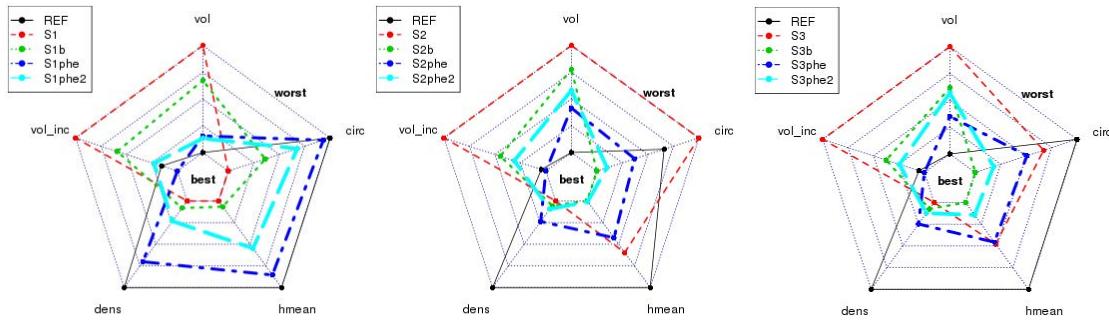


FIGURE 4.20 – Synthesis of ORCHIDEE-FM simulations (section 3) with phenological processes. S1b, S2b and S3b correspond to simulations with corrected $Vcmax_{25}$ values for pines. S1phe, S2phe and S3phe correspond to simulations with phenological processes. S1phe2, S2phe2 and S3phe2 correspond to simulations with both phenological processes and modified allocation coefficients.

TABLE 4.5 – Spearman's rank-order correlations between observed and modelled stand variables considering all species for 50y old stands. S1b, S2b and S3b correspond to simulations with corrected $Vcmax_{25}$ values for pines. S1phe, S2phe and S3phe correspond to simulations with phenological processes. S1phe2, S2phe2 and S3phe2 correspond to simulations with both phenological processes and modified allocation coefficients. *Non-significant values are in italic. (p -value < 0.05).*

	vol	vol_inc	dens	hmean	circ
REF	0.27	0.44	-0.16	0.18	-0.02
S1	0.13	0.24	-0.16	0.02	0.24
S1_b	0.06	0.13	-0.16	-0.06	0.13
S1phe	-0.17	-0.18	0.12	-0.09	0.24
S1phe2	0.05	-0.02	0.30	0.06	0.30
S2	0.47	-0.58	0.48	-0.18	0.34
S2_b	0.50	0.43	0.45	-0.20	0.33
S2phe	0.50	-0.03	0.45	-0.14	0.27
S2_bphe	0.48	0.56	-0.48	0.19	-0.30
S2phe2	0.50	-0.14	0.45	-0.16	0.34
S3	0.10	-0.49	0.48	-0.14	0.13
S3_b	0.47	0.56	0.21	-0.11	-0.05
S3phe	0.46	0.46	0.48	0.03	0.41
S3_bphe	0.46	0.58	0.57	0.25	-0.19
S3phe2	0.44	0.41	0.39	-0.11	0.26

4.7.2 Etude 2 : Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding

Au cours de cette étude réalisée en collaboration avec le Dr. Fu, j'ai optimisé et analysé différent modèles phénologiques sur les données d'observation du Pan European Phenology Project PEP725. Cette étude s'est finalisée par un article paru dans *Nature* (Fu et al., 2015).

Depuis la parution de cet article en octobre 2015, je travaille à présent, toujours en collaboration avec le Dr. Fu, sur la mise en place d'un nouveau modèle phénologique prenant en compte les résultats de Piao et al. (2015). Ce nouveau modèle intègre des sensibilités différentes en fonction des températures diurnes et nocturnes afin de prédire l'émergence des feuilles. Il permet de simuler le débourrement avec une meilleure efficacité que le modèle GDD classique sur des données expérimentales pour le chêne, le hêtre et le bouleau. Il est actuellement testé sur les données du PEP que je compare aux différents modèles que nous avons utilisés dans Fu et al. (2015). Un article a été soumis à *New Phytologist* :

Yongshuo H. Fu, Yongjie P.H. Liu, Hans J. De Boeck, Annette Menzel, Ivan Nijs, Marc Peaucelle, Josep Peñuelas, Shilong Piao and Ivan Janssens. *Three times greater weight of daytime than of nighttime temperature on leaf unfolding phenology in temperate trees*, submitted in *New Phytologist*, 2016.

LETTER

doi:10.1038/nature15402

Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding

Yongshuo H. Fu^{1,2}, Hongfang Zhao¹, Shilong Piao^{1,3,4}, Marc Peaucelle⁵, Shushi Peng^{1,5}, Guiyun Zhou⁶, Philippe Ciais^{1,5}, Mengtian Huang¹, Annette Menzel^{7,8}, Josep Peñuelas^{9,10}, Yang Song¹¹, Yann Vitasse^{12,13,14}, Zhenzhong Zeng¹ & Ivan A. Janssens²

Earlier spring leaf unfolding is a frequently observed response of plants to climate warming^{1–4}. Many deciduous tree species require chilling for dormancy release, and warming-related reductions in chilling may counteract the advance of leaf unfolding in response to warming^{5,6}. Empirical evidence for this, however, is limited to saplings or twigs in climate-controlled chambers^{7,8}. Using long-term *in situ* observations of leaf unfolding for seven dominant European tree species at 1,245 sites, here we show that the apparent response of leaf unfolding to climate warming (S_T , expressed in days advance of leaf unfolding per $^{\circ}\text{C}$ warming) has significantly decreased from 1980 to 2013 in all monitored tree species. Averaged across all species and sites, S_T decreased by 40% from $4.0 \pm 1.8 \text{ days } ^{\circ}\text{C}^{-1}$ during 1980–1994 to $2.3 \pm 1.6 \text{ days } ^{\circ}\text{C}^{-1}$ during 1999–2013. The declining S_T was also simulated by chilling-based phenology models, albeit with a weaker decline (24–30%) than observed *in situ*. The reduction in S_T is likely to be partly attributable to reduced chilling. Nonetheless, other mechanisms may also have a role, such as ‘photo-period limitation’ mechanisms that may become ultimately limiting when leaf unfolding dates occur too early in the season. Our results provide empirical evidence for a declining S_T , but also suggest that the predicted strong winter warming in the future may further reduce S_T and therefore result in a slowdown in the advance of tree spring phenology.

The phenology of spring leaf unfolding influences regional and hemispheric-scale carbon balances², the long-term distribution of tree species⁹, and plant–animal interactions¹⁰. Changes in the phenology of spring leaf unfolding can also exert biophysical feedbacks on climate by modifying the surface albedo and energy budget^{11,12}. Recent studies have reported substantial advances in spring phenology as a result of warming in most Northern Hemisphere regions^{1,3,4}. Climate warming is projected to further increase¹³, but the future evolution of the phenology of spring leaf unfolding remains uncertain—in view of the imperfect understanding of how the underlying mechanisms respond to environmental stimuli^{12,14}. In addition, the relative contributions of each environmental stimulus, which together define the apparent temperature sensitivity of the phenology of spring leaf unfolding (S_T), may also change over time^{6,8,15}. An improved characterization of the variation in phenological responses to spring temperature is thus valuable, provided that it addresses temporal and spatial scales relevant for regional projections.

Many studies have reported advanced spring leaf unfolding which matches warming trends over recent decades^{1,3,4}. However, there is still debate regarding the linearity of the leaf unfolding response to climate warming^{6,7}. Recent experimental studies of warming using saplings have shown that S_T weakens as warming increases⁷. Experimental

manipulation of temperature for saplings or twigs, however, might elicit phenological responses that do not accurately reflect the response of mature trees^{16,17}. We therefore investigated the temporal changes in S_T in adult trees monitored *in situ* and exposed to real-world changes in temperature and other climate variables. These long-term data series were obtained across Central Europe from the Pan European Phenology Project (<http://www.pep725.eu/>). Data were collected from 1,245 sites for seven dominant tree species (see Methods and the distribution of the sites in Extended Data Fig. 1). The aims of our analysis are to determine the temporal changes in S_T at the species level during 1980–2013, a period during which Europe has substantially warmed¹³, and to relate these changes in S_T to differences in other physiological and environmental factors.

For each species at each observation site, we first determined the preseason length as the period before leaf unfolding for which the partial correlation coefficient between leaf unfolding and air temperature was highest (see Methods). We used a gridded climate data set, including daily maximum and minimum air temperature, precipitation and absorbed downward solar radiation, with a spatial resolution of 0.25° (approximately 25 km)¹⁸. The optimal length of the preseason ranged between 15 days and 4 months across the seven species (Extended Data Fig. 2), in agreement with earlier results^{1,14}. We then calculated the average temperature during the preseason for each year at each site and calculated S_T using ordinary least squares linear regression for the entire period and for two 15-year periods, 1980–1994 and 1999–2013, that had a slight difference in preseason lengths (Extended Data Fig. 3a). The leaf unfolding dates were negatively correlated with the preseason temperature, with a mean linear correlation coefficient of -0.61 ± 0.16 , determined using the preseason defined from the time period 1980–2013. Almost all individual tree-level correlations were negative (99.7%) and the vast majority of these correlations was statistically significant at $P < 0.05$ (93.4%) (Extended Data Fig. 4). Consistent with previous studies^{1,4}, the timing of leaf unfolding substantially advanced in all species for 1980–2013, with an average advancing rate of $3.4 \pm 1.2 \text{ days } ^{\circ}\text{C}^{-1}$ across all species sites (hereafter, a positive value indicates advancement) (Fig. 1a). But the surprising result is that S_T significantly decreased by 40.0% from $4.0 \pm 1.8 \text{ days } ^{\circ}\text{C}^{-1}$ during 1980–1994 to $2.3 \pm 1.6 \text{ days } ^{\circ}\text{C}^{-1}$ during 1999–2013 ($t = -37.3$, $\text{df} = 5,473$, $P < 0.001$) (Fig. 1b). All species show similar significant decreases in S_T (Fig. 1a), although the extent of reduction was species-specific. For example, *Aesculus hippocastanum* (see caption to Fig. 1 for English common names) had the largest decrease in S_T ($-2.0 \text{ days } ^{\circ}\text{C}^{-1}$), whereas S_T decreased only slightly (but still significantly) in *Fagus sylvatica* ($-0.9 \text{ days } ^{\circ}\text{C}^{-1}$) (Fig. 1a). Similar results were also obtained using a fixed preseason length deter-

¹Sino-French Institute for Earth System Science, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China. ²Centre of Excellence PLECO (Plant and Vegetation Ecology), Department of Biology, University of Antwerp, Universiteitsplein 1, B-2610 Wilrijk, Belgium. ³Key Laboratory of Alpine Ecology and Biodiversity, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China. ⁴Center for Excellence in Tibetan Earth Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China. ⁵Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement, CEA CNRS UVSQ, Gif-sur-Yvette 91190, France. ⁶School of Resources and Environment, University of Electronic Science and Technology of China, Chengdu 611731, China. ⁷Ecoclimatology, Technische Universität München, Freising 85354, Germany. ⁸Technische Universität München, Institute for Advanced Study, Lichtenbergstraße 2a, 85748 Garching, Germany. ⁹CREAF, Cerdanyola del Vallès, Barcelona 08193, Catalonia, Spain. ¹⁰CSIC, Global Ecology Unit CREAF-CSIC-UAB, Cerdanyola del Vallès, Barcelona 08193, Catalonia, Spain. ¹¹Department of Atmospheric Sciences, University of Illinois, Urbana, Illinois 61801, USA. ¹²University of Neuchâtel, Institute of Geography, Neuchâtel 2000, Switzerland. ¹³WSL Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Neuchâtel 2000, Switzerland. ¹⁴WSL Institute for Snow and Avalanche Research SLF, Group Mountain Ecosystems, Davos 7260, Switzerland.

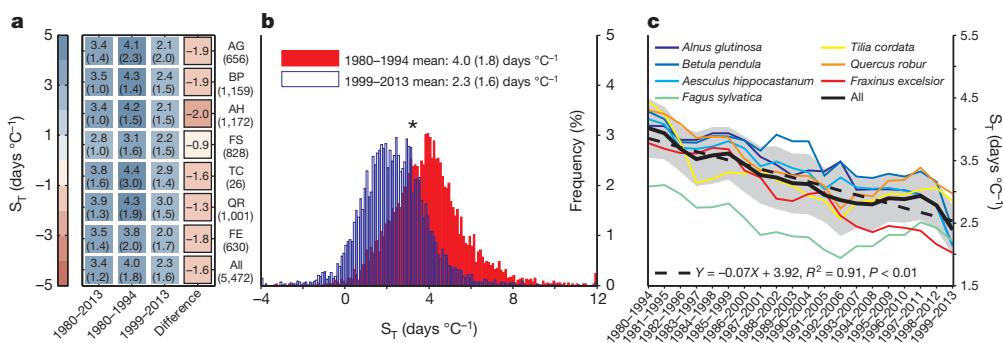


Figure 1 | Changes of apparent temperature sensitivity of leaf unfolding (S_T) over time. **a**, Species-specific S_T and s.d. (in brackets) across all sites in three periods and its difference between 1999–2013 and 1980–1994. The S_T was determined using the preseason fixed at the time period 1980–2013 and using ordinary least squares linear regression. The colour scale indicates the magnitude of S_T . AG, alder (*Alnus glutinosa*); BP, silver birch (*Betula pendula*); AH, horse chestnut (*Aesculus hippocastanum*); FS, beech (*Fagus sylvatica*); TC, lime (*Tilia cordata*); QR, oak (*Quercus robur*); FE, ash (*Fraxinus excelsior*).

mined either in the time period 1980–1994 or in 1999–2013 (Extended Data Fig. 3b, c). The declining S_T could, however, also have been an artefact resulting from the ‘encroachment’ of leaf unfolding dates into the preseason period that was used to calculate the temperature sensitivity. We therefore calculated the number of ‘encroachment days’ and found it is very small compared to the preseason length even in the warmest period (Extended Data Fig. 3d, e). Because the timescale of the analysis could affect the estimates of S_T ¹⁹, we also calculated S_T using 10-year intervals (instead of 15-year intervals) and found consistent results, S_T significantly decreased between the 1980s and the last decade for all species except *Tilia cordata* (Extended Data Fig. 5a). We further calculated S_T with a 15-year moving window from 1980 to 2013 and found a significant decrease ($P < 0.01$) for each of the seven species (Fig. 1c). S_T decreased by an average of 0.7 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$ per decade across all species. Similar results were also reached when a 10-year interval was used (Extended Data Fig. 6). These results suggest a remarkable reduction in the response of leaf unfolding to the ongoing climate warming in all studied tree species in Central Europe.

As there is no single accepted theory to account for the decreased S_T over the period 1980–2013, we propose three mutually non-exclusive hypotheses: (1) adaptation to increased variance in spring temperature, (2) photoperiodic limitations (due to earlier leaf unfolding) overriding temperature controls, or (3) reduced duration and/or sum of cold temperatures during dormancy, a ‘lost chilling’ mechanism.

The first hypothesis relates to possible effects of an increased variance in temperature. A recent study reported substantial spatial differences in S_T , with smaller absolute values at sites with a higher variance of local spring temperature²⁰. Trees may indeed develop conservative strategies (or higher phenological plasticity) of spring leaf unfolding in places where temperature fluctuates more, for example, in order to avoid spring frost damage²¹. The observed declining S_T could therefore partly result from an increase in the variance in spring temperature. However, the variance in spring temperature only significantly increased at sites of two species and decreased for all the other species except *Fraxinus excelsior* (Fig. 2a). This suggests that increased variance in spring temperature cannot account for the decreased S_T . We further studied the fluctuations in daily mean temperature and diurnal temperature amplitude ($T_{\max} - T_{\min}$) over the preseason for the two periods 1980–1994 and 1999–2013, and for three groups of sites with comparable mean annual temperature (MAT). The fluctuations in daily temperature and diurnal temperature amplitude during the preseason were similar during the two time periods between which S_T declined (Extended Data Fig. 7), suggesting that altered temperature variability is not an obvious cause for the declining apparent temperature sensitivity of leaf unfolding.

The number of sites for each species are in brackets below the species name. **b**, The distribution of S_T across all species and sites in two different periods and the mean S_T and s.d. (in brackets). The asterisk indicates a significant difference of S_T between the two periods at $P < 0.05$. **c**, Temporal change of S_T for individual species and for combined totals for all species across all sites with a 15-year moving window from 1980 to 2013. The black line indicates the average across all species, and the grey area indicates one s.d. either side of the mean. The dotted line indicates the linear regression.

Precocious leaf unfolding in warm springs may increase the risk of late frost events for trees²¹. To overcome this risk during warm springs, many species have evolved a protective mechanism related to photoperiod²², which hinders the warming response when days are still short and the risk for subsequent frost events is thus high. Our second, alternative, hypothesis to account for the observed decrease in S_T in recent decades is therefore a change in the relationship between chilling accumulation and heat requirement, due to the shortening days as warming advances leaf unfolding. However, we did not observe changes in S_T with latitude, neither across all species, nor for individual species (Extended Data Fig. 8), as one may expect if photoperiod was a strong co-limitation of leaf unfolding. Nonetheless, we have no evidence to exclude photoperiod as a controlling mechanism for the decline of S_T as different populations may have different genetic adaptations to photoperiod²³. In addition, the lack of relation between

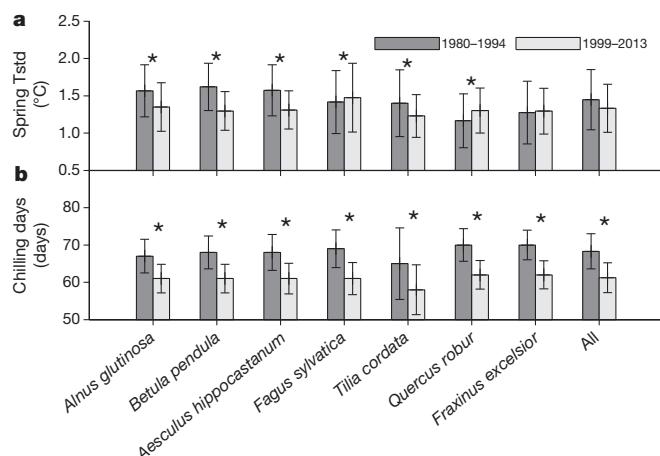


Figure 2 | Changes of chilling and spring temperature variation between 1980–1994 and 1999–2013. **a, b**, Species-specific Tstd (the standard deviation of mean spring temperature) (a) and chilling accumulation (b) across all sites over two periods, 1980–1994 and 1999–2013. The Tstd was calculated as the s.d. of mean spring temperature during the preseason over these two periods. The preseason was defined as the period before leaf unfolding for which the correlation coefficient between leaf unfolding and temperature was highest. The chilling accumulation was calculated as chilling days when daily temperature was between 0 $^{\circ}\text{C}$ and 5 $^{\circ}\text{C}$ from 1 November to the average date of leaf unfolding. The asterisks indicate significant differences at $P < 0.05$.

S_T and latitude may have been because the response of spring phenology to photoperiod can be associated with many confounding factors, such as tree age¹⁷, successional niche²³ (although there is some contradictory evidence⁸), xylem anatomy²⁴ or chilling conditions⁸. We can therefore not conclude that photoperiod did not influence S_T , but how it might directly or indirectly affect spring phenology still remains unclear and is currently under debate^{6,15,22}.

The third hypothesis to explain for the decreased S_T is based on the control of spring phenology by cold temperatures during the dormancy period. In general, temperate and boreal trees require a certain amount of heat (heat requirement) after they come out of the rest period to initiate leaf unfolding in spring²⁵. This heat requirement is met sooner during warmer springs, which explains the advance of leaf unfolding in response to global warming. The heat requirement, however, is negatively correlated with chilling^{7,8,25}, that is, the accumulation of cold temperatures during the dormancy period. As the dormancy period warmed during the study period, the accumulated chilling is progressively reduced, thereby increasing the heat requirement and slowing down the advance of leaf unfolding. The net effect of lost chilling can thus be a reduced S_T . This effect may be further exacerbated by the nonlinearity of the negative correlation between the heat requirement and the accumulation of chilling^{7,25}.

To test this hypothesis, we calculated the accumulation of chilling that was defined as the sum of days when daily air temperature was within the range between 0 °C and 5 °C from 1 November in the year before leaf unfolding (see Methods), and found a significant decrease ($P < 0.001$) in chilling accumulation for all species (Fig. 2b). Chilling accumulation was 10% lower for 1999–2013 than for 1980–1994. Chilling accumulation was also significantly decreased with a 15-year moving window (Extended Data Fig. 9a) and when defined by different temperature thresholds (Extended Data Fig. 9b). To further test the importance of the ‘lost chilling’ hypothesis, we applied three chilling-based phenology models to the data (see Supplementary Information). All three models captured the declining S_T after their calibration at each site and their integration with observed climate forcing, irrespective of species (Fig. 3). The modelled relative reductions in S_T between the two periods 1980–1994 and 1999–2013 were, however, smaller than the observed decline, that is, simulated S_T was reduced by 28.8%, 24.4% and 30.4% for the sequential, parallel and unified chilling-based models, respectively, whereas the observed S_T was reduced by 40.0%. This may suggest that either other protective or adaptive mechanisms, such as photoperiod or adaptation mechanisms, are affecting the decline in S_T or that the three models do not completely accurately represent all chilling mechanisms. There are also uncertainties related to the 0.25° gridded climate product that may not represent local air temperature at each site (snow effects, shading, slope, elevation). Furthermore, using the unified model, we applied idealized step-wise increases of winter temperature over the period 1980–2013 by +1 °C to +5 °C, and consistently obtained a decrease in S_T induced by the loss of chilling in these idealized tests (Extended Data Fig. 9c). However, we did not find marked differences in S_T between years with more chilling days and years with less chilling days (Extended Data Fig. 10a–c), which can probably be explained by the different climate conditions between years with more and less chilling days. For example, the relatively high spring radiation sum in years with less chilling days might buffer the effects of less chilling days (Extended Data Fig. 10d), and eventually result in a similar S_T , but this remains a matter of speculation. Clearly, further studies are needed to support these inferences and their role in the control over phenology. Overall, these results support the third hypothesis that the decline in chilling accumulation is, at least partly, driving the decline in S_T , although the possible constraint of photoperiod/radiation could not be excluded.

Changes in spring phenology associated with climate warming have direct effects on regional and global carbon cycling¹². Studies have reported that an extension of the growing season can increase the

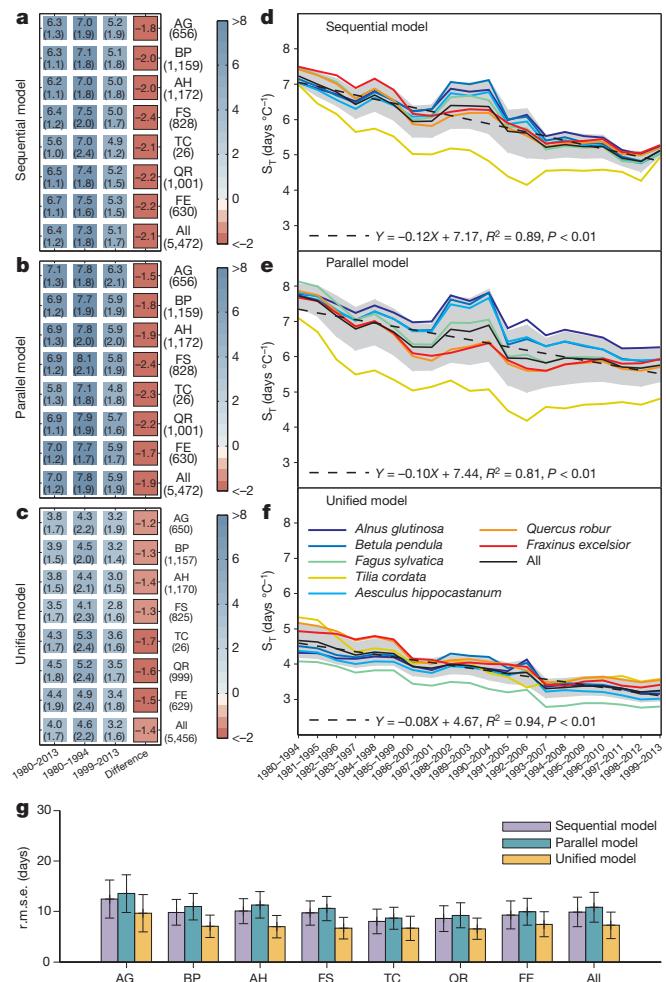


Figure 3 | Changes of modelled apparent temperature sensitivity of leaf unfolding. **a–c**, As in Fig. 1a, the panels show the modelled species-specific S_T , including the s.d. (in brackets), across all sites during three periods and its difference between 1999–2013 and 1980–1994 for the sequential model (a), parallel model (b) and unified model (c). **d–f**, As in Fig. 1c, the panels show the modelled temporal change of S_T for individual species and for combined totals for all species across all sites with a 15-year moving window from 1980 to 2013 for the sequential model (d), parallel model (e) and unified model (f). **g**, The model performance. The S_T was determined using the preseason fixed at the time period 1980–2013 and using ordinary least squares linear regression. The colour scale indicates the magnitude of S_T . r.m.s.e., root mean square error; AG, alder (*Alnus glutinosa*); BP, silver birch (*Betula pendula*); AH, horse chestnut (*Aesculus hippocastanum*); FS, beech (*Fagus sylvatica*); TC, lime (*Tilia cordata*); QR, oak (*Quercus robur*); FE, ash (*Fraxinus excelsior*). The number of sites for each species are in brackets under the species name.

photosynthetic production of forests by 0.5–1% per day^{26–28}. We found that the apparent sensitivity of spring phenology to warming for seven temperate tree species in Central Europe has declined significantly as winter and spring temperatures increased over the past three decades. These findings indicate that the early spring phenologically driven increases in carbon uptake may slow down for temperate forests under future conditions of climate warming. On the other hand, the declining apparent temperature sensitivity of spring phenology may be beneficial for the trees. Extreme climatic events have dramatically increased in recent decades, especially warm winters and springs²⁹, and the decreased apparent temperature sensitivity would thus reduce the risk of late spring frost damage by avoiding premature leaf unfolding.

Online Content Methods, along with any additional Extended Data display items and Source Data, are available in the online version of the paper; references unique to these sections appear only in the online paper.

Received 10 February; accepted 21 August 2015.

Published online 23 September 2015.

1. Menzel, A. *et al.* European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob. Change Biol.* **12**, 1969–1976 (2006).
2. Myneni, R. C., Keeling, C. D., Tucker, C. J., Asrar, G. & Nemani, R. R. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* **386**, 698–702 (1997).
3. Peñuelas, J. & Filella, I. Responses to a warming world. *Science* **294**, 793–795 (2001).
4. Fu, Y. S. H. *et al.* Recent spring phenology shifts in western Central Europe based on multiscale observations. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **23**, 1255–1263 (2014).
5. Yu, H. Y., Luedeling, E. & Xu, J. C. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **107**, 22151–22156 (2010).
6. Chuine, I., Morin, X. & Bugmann, H. Warming, photoperiods, and tree phenology. *Science* **329**, 277–278 (2010).
7. Fu, Y. S. H., Campioli, M., Deckmyn, G. & Janssens, I. A. Sensitivity of leaf unfolding to experimental warming in three temperate tree species. *Agric. For. Meteorol.* **181**, 125–132 (2013).
8. Laube, J. *et al.* Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. *Glob. Change Biol.* **20**, 170–182 (2014).
9. Chuine, I. Why does phenology drive species distribution? *Phil. Trans. R. Soc. B* **365**, 3149–3160 (2010).
10. Zohner, C. M. & Renner, S. S. Common garden comparison of the leaf-out phenology of woody species from different native climates, combined with herbarium records, forecasts long-term change. *Ecol. Lett.* **17**, 1016–1025 (2014).
11. Peñuelas, J., Rutishauser, T. & Filella, I. Phenology feedbacks on climate change. *Science* **324**, 887–888 (2009).
12. Richardson, A. D. *et al.* Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agric. For. Meteorol.* **169**, 156–173 (2013).
13. *Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Field, C. B. *et al.*) (Cambridge Univ. Press, 2014).
14. Piao, S. *et al.* Leaf onset in the northern hemisphere triggered by daytime temperature. *Nature Commun.* **6**, 6911 (2015).
15. Way, D. A. & Montgomery, R. A. Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world. *Plant Cell Environ.* **38**, 1725–1736 (2015).
16. Wolkovich, E. M. *et al.* Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature* **485**, 494–497 (2012).
17. Vitasse, Y. Ontogenetic changes rather than difference in temperature cause understory trees to leaf out earlier. *New Phytol.* **198**, 149–155 (2013).
18. Beer, C. *et al.* Harmonized European long-term climate data for assessing the effect of changing temporal variability on land-atmosphere CO₂ fluxes. *J. Clim.* **27**, 4815–4834 (2014).
19. Badeck, F. W. *et al.* Responses of spring phenology to climate change. *New Phytol.* **162**, 295–309 (2004).
20. Wang, T. *et al.* The influence of local spring temperature variance on temperature sensitivity of spring phenology. *Glob. Change Biol.* **20**, 1473–1480 (2014).
21. Vitasse, Y., Lenz, A. & Körner, C. The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees. *Front. Plant Sci.* **5**, 541 (2014).
22. Körner, C. & Basler, D. Phenology under global warming. *Science* **327**, 1461–1462 (2010).
23. Basler, D. & Körner, C. Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. *Agric. For. Meteorol.* **165**, 73–81 (2012).
24. Hunter, A. F. & Lechowicz, M. J. Predicting the timing of budburst in temperate trees. *J. Appl. Ecol.* **29**, 597–604 (1992).
25. Harrington, C. A., Gould, P. J. & St Clair, J. B. Modeling the effects of winter environment on dormancy release of Douglas-fir. *For. Ecol. Manage.* **259**, 798–808 (2010).
26. Kimball, J. S. *et al.* Satellite radar remote sensing of seasonal growing seasons for boreal and sub-alpine evergreen forests. *Remote Sens. Environ.* **90**, 243–258 (2004).
27. Piao, S. *et al.* Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Glob. Biogeochem. Cycles* **21**, GB3018 (2007).
28. White, M. A., Running, S. W. & Thornton, P. E. The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest. *Int. J. Biometeorol.* **42**, 139–145 (1999).
29. Rahmstorf, S. & Coumou, D. Increase of extreme events in a warming world. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **108**, 17905–17909 (2011).

Supplementary Information is available in the online version of the paper.

Acknowledgements This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (41125004 and 31321061), the 111 Project (B14001), and National Youth Top-notch Talent Support Program in China. Y.H.F. is supported by an FWO Pegasus Marie Curie Fellowship. I.A.J., P.C. and J.P. acknowledge support from the European Research Council through Synergy grant ERC-2013-SyG-610028 “IMBALANCE-P” and A.M. acknowledges support through the (FP7/2007-2013)/ERC grant 282250 “E3-Extreme Event Ecology”. I.A.J. acknowledges support from the University of Antwerp Centre of Excellence “GCE”. The authors acknowledge all members of the PEP725 project for providing the phenological data.

Author Contributions Y.H.F. and H.Z. contributed equally to this work. S.Pi., Y.H.F. and I.A.J. designed the research; H.Z., Y.H.F., M.P., S.Pi. and G.Z. performed the analysis; Y.H.F., S.Pi. and I.A.J. drafted the paper; and Y.H.F., S.Pi., I.A.J., H.Z., M.P., S.Pi., G.Z., P.C., M.H., A.M., J.P., Y.S., Y.V. and Z.Z. contributed to the interpretation of the results and to the writing of the paper.

Author Information Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints. The authors declare no competing financial interests. Readers are welcome to comment on the online version of the paper. Correspondence and requests for materials should be addressed to S.Pi (slpiao@pku.edu.cn).

METHODS

Data sets. *In situ* phenological observations were obtained from the Pan European Phenology network (<http://www.pep725.eu/>), which provides an open European phenological database comprising multiple plant phenological records. We selected the records of leaf unfolding dates for seven tree species at 1,245 sites for 1980–2013 from sites in an area stretching from north Germany to the Adriatic Sea (see Extended Data Fig. 1). The leaf unfolding dates were defined according to the BBCH code (Biologische Bundesanstalt, Bundesortenamt und Chemische Industrie). Dates were excluded from the analysis when the trees flushed later than the end of June. The daily mean air temperature of each site was derived from a gridded climate data set of daily maximum and minimum temperature at 0.25° spatial resolution (approximately 25 km)¹⁸. We also applied another climate forcing data set (CRU-NCEP v5, with spatial resolution of 0.5° and temporal resolution of 6 h, (<http://dods.extra.cea.fr/data/p529viov/cruncep/>)), and returned very similar results (Extended Data Fig. 5c).

Data reporting. No statistical methods were used to predetermine sample size. **Analysis.** The relevant period for leaf unfolding is several months before the phenological event¹, and periods differ among species and locations. To remove covariate effects of precipitation and radiation on leaf unfolding, we applied a partial correlation analysis to determine the optimal length of the preseasong for each species at each site³⁰. The optimal preseasong for each species at each station was defined as the period (with 15-day steps) before the mean leaf unfolding date for which the partial correlation coefficient between leaf unfolding and air temperature was highest during 1980–2013. Using a similar method, we also defined preseasong for two 15-year periods (for example, 1980–1994, 1999–2013) to further assess the robustness of the inferred decline of apparent temperature sensitivity of leaf unfolding over the last three decades (Extended Data Fig. 3a–c).

Linear regression analyses (using both ordinary least squares and reduced major axis regressions) of the dates of leaf unfolding against mean air temperature over the preseasong were performed for each species at each site during the three study periods: 1980–2013 (minimum 15-year records required per site), 1980–1994, and 1999–2013 (minimum 7-year records required per site, satisfied simultaneously for the two latter study periods). Similar results, that is, significant decreases in S_T , were observed using reduced major axis regression method (Extended Data Fig. 5b), we therefore only present the results using ordinary least squares method. The regression coefficient was defined as the apparent temperature sensitivity of leaf unfolding (S_T) that reflects the change in leaf unfolding date per unit increase in mean temperature during the preseasong. This is not the ‘actual’ physiological sensitivity to temperature, given that other climate-related variables, such as

chilling, photoperiod, solar radiation and precipitation, also co-determine the leaf unfolding process and determine the emerging S_T value diagnosed from the preseasong temperature^{8,12,22}. The mean S_T across all sites was calculated for individual species and for combined totals for all species for these three periods. The frequency distributions of S_T across all species and sites for 1980–1994 and 1999–2013 were determined. The differences in mean S_T during 1999–2013 and 1980–1994 were tested using independent *t*-tests for each and across species.

To investigate the effect of the chilling requirement and variance in spring temperature on S_T , we calculated species-specific variances in spring temperature and chilling requirements at each site. The spring temperature variance was calculated as the s.d. of mean temperature during the preseasong. The chilling requirement is normally defined as the length of the period (days or hours) during which temperature remains within a specific range. Most previous studies have reported that temperatures slightly above freezing are most effective in satisfying the chilling requirement³¹ and have suggested that the temperature range between 0 °C and 5 °C is the most effective across species. To calculate the chilling requirement, we therefore summed the days when daily temperature was within this range:

$$CD_{req}(t) = \sum_{t_0}^{t_{LF}} 1 \quad \text{if } 0 \leq T_t \leq 5$$

where CD_{req} is the chilling requirement, t_{LF} is the day of leaf unfolding, T_t is the daily mean temperature on day t , and t_0 is the start date for chilling accumulation. t_0 was fixed at 1 November in the year before leaf unfolding. We also tested another commonly used temperature threshold, 5 °C²⁴, and included all temperatures below this threshold.

$$CD_{req}(t) = \sum_{t_0}^{t_{LF}} 1 \quad \text{if } T_t \leq 5$$

The differences in mean during 1999–2013 and 1980–1994 were tested using independent *t*-tests for each and across species. Ordinary least squares linear regression was applied to determine the temporal change in the chilling requirement for 1980–2013 and to determine the correlation between chilling accumulation and S_T .

30. Fu, Y. S. H. et al. Variation in leaf flushing date influences autumnal senescence and next year’s flushing date in two temperate tree species. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **111**, 7355–7360 (2014).
31. Coville, F. V. The influence of cold in stimulating the growth of plants. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **6**, 434–435 (1920).

APPROCHE 2 : ACCLIMATATION DES TRAITS AUX CONDITIONS CLIMATIQUES

DANS la première partie de cette thèse nous avons montré qu'il est possible de raffiner la représentation des écosystèmes forestiers dans les zones gérées. Malgré une augmentation du nombre de groupes fonctionnels, la représentation des traits au sein de ces différents types reste inchangée, avec une représentation rigide des différents paramètres.

Il existe différentes stratégies afin de prendre en compte une meilleure plasticité des traits (section 1.4). Pour cela, il est possible d'utiliser une paramétrisation définie sur des relations traits-environnements calibrées sur les données disponibles. Dans un cadre plus théorique, il est aussi possible d'utiliser les propriétés écologiques connues afin de contraindre les différents traits, tels que les processus de sélection qui conduisent les espèces à optimiser l'usage de leurs ressources ou encore l'existence de compromis entre traits.

Ce chapitre exploratoire va aborder ces deux types d'approches en évaluant leurs avantages et inconvénients respectifs :

- Dans un premier temps, des relations empiriques entre les trois principaux traits photosynthétiques $Vcmax_{25}$, $Jmax_{25}$ et SLA et différentes variables climatiques, telles que les températures et les précipitations, ont été dérivées pour chaque PFT à partir de la base de traits TRY. Ces relations ont été incorporées dans ORCHIDEE afin de représenter de la manière la plus réaliste possible la variabilité spatiale de ces trois traits et leur acclimation face aux changements climatiques futurs.
- Dans un second temps nous avons cherché à optimiser la teneur en azote foliaire via la théorie de la coordination de la photosynthèse. Ces résultats ont été couplés au *Leaf Economic Spectrum* afin d'estimer différents traits photosynthétiques et phénologiques vis à vis de conditions environnementales données, ainsi que leur impact sur le calcul des flux de carbone par ORCHIDEE.



Résumé des résultats principaux

Résultats :

- Les deux approches permettent d'estimer des valeurs de traits et de GPP réalistes à l'échelle globale.
- L'utilisation de relations empiriques est contrainte par les données disponibles pour leur calibration ce qui rend son utilisation incertaine pour des prédictions globales.
- L'estimation des traits par l'approche théorique de la coordination de la photosynthèse permet de reproduire des valeurs de traits réalistes et comparables aux distributions obtenues avec l'approche empirique. Elle permet aussi de simuler des valeurs de GPP réalistes et permet de reproduire la régulation négative liée à la fertilisation du CO₂, qui est une propriété émergente de l'approche.
- La variabilité temporelle et spatiale des traits est importante avec les deux approches, soulignant les limites de l'approche classique des PFTs.
- Les deux approches soulignent l'effet tampon de la plasticité des traits sur l'évolution de la GPP.
- Le temps d'adaptation des traits a peu d'impact sur les valeurs de GPP simulées (au maximum 4% de la GPP totale) qui est gouvernée principalement par le climat et les concentrations en CO₂ atmosphérique.
- Les deux approches sont calibrées sur des observations récentes et spatialisées. Elles ne permettent pas de distinguer les différentes composantes temporelles et spatiales de la variabilité des traits.

Conclusion :

On observe une forte variabilité spatiale et aussi temporelles des traits que l'on simule par rapport à une approche à traits constants, ce qui souligne les limites de l'approche PFT classique. Cette forte variabilité conduit à des différences sur les flux simulés comparé aux observations. Les résultats sont contrastés avec les deux approches, mais dans les deux cas on observe un effet "tampon" de la plasticité des traits sur l'évolution de la GPP.

L'approche empirique ne permet pas de bien représenter les traits sur toutes les zones où les PFTs sont présents du fait du faible nombre d'observations disponible pour calibrer correctement les relations. En revanche l'approche théorique permet de simuler des valeurs de traits et de GPP réalistes, et permet aussi de reproduire certains gradient environnementaux et certain processus (comme la régulation négative du CO₂ sur la photosynthèse) sans qu'ils soient explicitement représentés dans le modèle. Cette dernière approche semble donc prometteuse mais reste à être couplé au cycle de l'azote dans ORCHIDEE.

Enfin les deux approches ne permettent pas de distinguer les composantes spatiales et temporelles de la variabilité des traits, point primordial si l'on veut représenter correctement l'évolution de la végétation face aux changements environnementaux.

5.1	Introduction	138
5.1.1	L'acclimatation des traits photosynthétiques et phénologiques aux variations climatiques	138
5.1.2	La théorie de la coordination de la photosynthèse	139
5.2	Méthode	141
5.2.1	Sélection des traits et définition des relations empiriques	141
5.2.2	Implémentation de la coordination dans ORCHIDEE : ORColes	146
5.2.2.1	Fonctionnement de la coordination de la photosynthèse	146
5.2.2.2	Couplage de la coordination et du <i>Leaf Economic Spectrum</i>	146
5.2.3	Simulations historiques et futures	148
5.2.4	Acclimatation des traits	149
5.3	Résultats	151
5.3.1	Distribution et pertinence des traits simulés	151
5.3.1.1	via les relations empiriques traits-climat	151
5.3.1.2	via la coordination de la photosynthèse	154
5.3.2	Évolution spatiale et temporelle des traits	157
5.3.2.1	Simulations historiques	157
5.3.2.2	Projections futures	161
5.3.3	Impact de la variation des traits sur les flux de carbone	163
5.3.3.1	Différences d'estimation de la GPP	163
5.3.3.2	Impact sur les projections futures de la GPP	166
5.3.3.3	Variabilité spatiale et temporelle de la GPP	168
5.3.4	Facteurs influençant les flux de carbone	169
5.3.4.1	Sensibilité aux concentrations en CO ₂	171
5.3.4.2	Impact de la durée d'adaptation des traits	171
5.3.4.3	Impact du <i>Leaf Economic Spectrum</i>	173
5.4	Discussion	174
5.4.1	Estimation des traits par deux approches différentes	174
5.4.2	Impact de la variabilité des traits sur le comportement d'ORCHIDEE	176
5.4.3	Intérêt des relations empiriques pour la modélisation à large échelle	177
5.5	Conclusion et perspectives	179
5.6	Informations supplémentaires	180

5.1 Introduction

5.1.1 L'acclimatation des traits photosynthétiques et phénologiques aux variations climatiques

L'acclimatation de la photosynthèse aux changements climatiques a une influence importante sur les cycles biogéochimiques. [Smith and Dukes \(2013\)](#) ont effectivement passé en revue différentes analyses montrant l'acclimatation des processus photosynthétiques et de la respiration des végétaux aux variations des températures et des concentrations de CO₂. La majorité des modèles globaux incluent une réponse instantanée de la photosynthèse et de la respiration par rapport aux variations de CO₂ et de températures. Cependant les auteurs soulignent le manque de processus d'acclimatation. Cette (quasi) absence de tels processus dans les modèles à large échelle est principalement liée au manque de données, mais surtout au fait que ces processus sont encore mal connus.

Plusieurs études mettent en évidence des acclimatations sur le court et le long terme des processus photosynthétiques et respiratoires ([Atkin and Tjoelker, 2003](#); [Smith and Dukes, 2013](#); [Bagley et al., 2015](#)). Cependant ces études montrent aussi que le degré d'acclimatation est très variable entre et au sein des mêmes espèces ([Medlyn et al., 2001, 2002](#); [Kattge and Knorr, 2007](#)).

On peut distinguer deux sortes d'acclimatation :

- L'acclimatation de type I, liée principalement à des ajustements biochimiques durant lesquels la forme de la réponse du processus face aux modifications environnementales est modifiée mais pas nécessairement l'activité basale de ce processus.
- A l'inverse une acclimatation de type II se traduit par une modification de l'activité de base du processus mais pas nécessairement de la forme de la réponse.

Par ailleurs, l'acclimatation de la photosynthèse est fortement influencée par d'autres facteurs tels que la respiration, la réponse stomatique ou encore l'humidité, rendant son analyse difficile. Dans beaucoup de situations on peut constater que les végétaux optimisent leur capacité photosynthétique par rapport à leur température de croissance ([Berry and Bjorkman, 1980](#); [Atkinson et al., 2010](#); [Yamori et al., 2014](#)). Dans leur étude récente, [Yamori et al. \(2014\)](#) mettent en évidence des acclimatations de type I et II différentes selon le PFT et selon le type de photosynthèse en C3, C4 ou CAM. Certaines espèces vont en effet adapter leur température à laquelle la photosynthèse est optimale tandis que d'autres vont modifier la forme de leur réponse sans modifier les températures optimales. Les auteurs montrent entre autre une meilleure capacité d'acclimatation chez les espèces sempervirentes. Ces différentes réponses mettent en jeu de nombreux ajustements biochimiques dont les mécanismes, encore mal connus, semblent différents si l'on considère une adaptation aux températures froides ou chaudes.

L'acclimatation ne se limite pas seulement à un ajustement face aux modifications de températures mais implique de nombreuses interactions. C'est le cas par exemple de [Stoy et al. \(2014\)](#) qui ont mis en évidence des interactions entre les températures et la photopériode dans le contrôle de l'activité photosynthétique. Ou encore de [Kongstad et al. \(2012\)](#) qui montrent des interactions entre les concentrations en CO₂, les températures et l'humidité du sol.

De nombreuses études mettent en avant une modulation des traits par le climat (Wright et al., 2005b; Reich et al., 2007; Ordoñez et al., 2009; van Ommen Kloek et al., 2012a; Vanderwel et al., 2015). Cependant ces relations sont encore très mal quantifiées. Récemment, Meng et al. (2015) ont montré différentes réponses des traits aux gradients environnementaux selon le PFT considéré, entre les herbacés, les arbres décidus et les sempervirents mais aussi les angiospermes et les gymnospermes. Ce résultat tend à garder une séparation par grand groupes fonctionnels plutôt que de rechercher des relations globales au sein des traits. Ainsi, même si la réponse de la végétation est liée aux gradients climatiques, les auteurs mettent en avant l'influence des modifications de la composition des PFTs sur le potentiel d'acclimatation de la communauté. Verheijen et al. (2015) ont récemment dérivé et utilisé des relations empiriques entre les trois principaux traits photosynthétiques du DGVM JSBACH ($Vcmax$, $Jmax$ et SLA) et différentes variables environnementales. Cette première étude ayant mis en place des mécanismes d'acclimatation de la photosynthèse basés sur des observations à large échelle a montré un impact significatif de la variation des traits sur les flux de carbone avec une réduction globale du puit de carbone d'environ 33% (2.1 PgC an^{-1}) à partir de la moitié du 21^{ème} siècle comparé au modèle standard avec des traits fixes.

Dans la première partie de ce chapitre nous avons donc utilisé l'approche de Verheijen et al. (2015) afin de prédire la distribution de trois traits essentiels au fonctionnement de la photosynthèse que sont $Vcmax_{25}$, $Jmax_{25}$ et SLA . Dans un premier temps nous avons regardé si cette approche permet d'estimer de manière satisfaisante les valeurs de traits et si elle peut être facilement appliquée à l'échelle globale. Par l'implémentation de ces relations traits-climat, nous avons ensuite analysé l'impact d'une représentation "réaliste" de la variabilité des traits photosynthétiques sur les flux de carbones simulés par ORCHIDEE.

5.1.2 La théorie de la coordination de la photosynthèse

Dans les modèles globaux de végétation, la capacité photosynthétique est un des paramètres le plus sensible dans la détermination des cycles de l'azote et du carbone (Pappas et al., 2013; Rogers, 2014; Walker et al., 2014). Cependant les relations liant ces deux cycles, quand elles sont implémentées, reposent souvent sur des relations empiriques paramétrées avec des données insuffisantes (Dalmonech and Zaehle, 2013; Rogers, 2014).

La théorie que nous allons utiliser en seconde partie de ce chapitre est basée sur la coordination des taux de photosynthèse résultant des réactions claires (Wj) et sombres (Wc). Cette théorie va nous permettre d'optimiser les valeurs d'azote foliaire en fonction du PFT et du climat à partir desquelles nous pouvons estimer différents traits photosynthétiques et phénologiques .

L'hypothèse de coordination des réactions sombres et claires a été proposée par Chen et al. (1993). Elle définit un point de co-limite de la photosynthèse foliaire pour lequel la capacité de carboxylation de la RUBISCO ainsi que la capacité de régénération de la RuBP par le flux d'électrons sont définies pour une teneur en azote foliaire et des conditions environnementales données. Le critère ici n'est donc pas la maximisation du gain de carbon par la plante mais l'équi-

libre entre la régénération de la quantité de RuBP fixée par l'absorption lumineuse et la concentration foliaire pour laquelle l'ensemble de la RUBISCO est utilisée, soit en d'autres termes elle va chercher à atteindre l'optimum $W_j=W_c$.

Cette théorie a été validée par Maire et al. (2012) sur une base de données portant sur 31 espèces en C₃ couvrant 6 PFTs et un large gradient environnemental. Les auteurs ont montré une relation linéaire entre W_j et W_c quelque soient les conditions et les espèces considérées (Fig.5.1; $R^2=0.94$) et ont réussi à simuler les teneurs en azote foliaire avec exactitude ($R^2=0.93$) à partir du postulat de coordination.

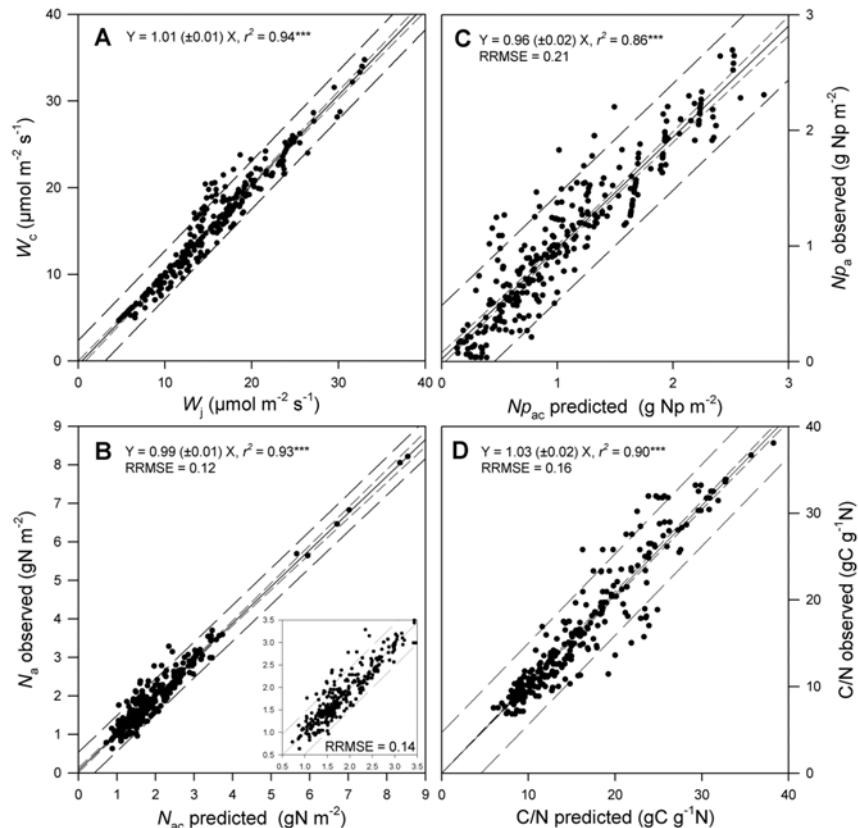


FIGURE 5.1 – Résultats de la validation de la coordination de la photosynthèse par Maire et al. (2012). A) Relation entre le taux prédict de carboxylation de la RuBP (W_c) et la régénération de la RuBP(W_j) ; B) Relation entre la teneur en azote foliaire totale prédictie (N_{ac}) et observée (N_a) ; C) Relation entre la teneur en azote photosynthétique prédictie (Np_{ac}) et observée (Np_a) ; D) Relation entre le ratio C/N observé et prédict.

La majorité des traits photosynthétiques et phénologiques sont fortement corrélés à la teneur en azote foliaire (Wright et al., 2004). La prédiction de la teneur optimale en azote grâce à la coordination de la photosynthèse nous permet ainsi, couplée au *Leaf Economic Spectrum*, de déterminer des valeurs de traits “optimaux” tels que le *SLA* ou encore la longévité foliaire ($L_{age,crit}$; pour une description détaillée du *LES* se référer à la section 1.4).

Les objectifs de cette étude sont donc :

1. d'implémenter des relations empiriques traits-climat au sein du modèle ORCHIDEE afin d'étudier la distribution et l'évolution des traits $Vcmax_{25}$, $Jmax_{25}$ et SLA en fonction du

climat.

2. d'implémenter la coordination de la photosynthèse couplée au *LES* dans ORCHIDEE afin d'étudier la distribution et la variation des traits en conditions "optimales" de photosynthèse.
3. d'étudier la pertinence de tels processus pour leur utilisation dans un modèle global de végétation et l'impact potentiel de la variation des traits sur les flux de carbone à l'échelle globale.

5.2 Méthode

5.2.1 Sélection des traits et définition des relations empiriques

Les relations utilisées dans ce chapitre ont été fournies par Peter Van Bodegom dans le cadre d'un projet d'inter-comparaison de modèles (action COST ES0805). Ce projet n'est pas encore finalisé. Une description détaillée de la méthodologie employée pour définir ces différentes relations peut être trouvée dans [Verheijen et al. \(2012\)](#) et [Verheijen et al. \(2015\)](#). Cette section (5.2.1) résume succinctement la méthode utilisée et est donc en partie traduite de [Verheijen et al. \(2015\)](#), dénommée ensuite VE15.

Les données d'observations pour $Vcmax_{25}$, $Jmax_{25}$ et SLA ont été extraites de la base TRY ([Kattge et al., 2011](#)) et complétées par différentes sources ([Van Bodegom et al., 2012](#); [Domingues et al., 2010](#)). Pour chaque espèce, un PFT d'ORCHIDEE a été assigné à partir des informations relatives à la forme, la phénologie, et la voie photosynthétique, mises en parallèle des régions climatiques définies par la classification de Köppen-Geiger ([Peel et al., 2007](#)). Pour chaque PFT la moyenne pondérée des traits sur la communauté (MPC, [Garnier et al. \(2004\)](#)) a été calculée sur chaque point de grille. Dans notre cas la MPC (eq.5.1) correspond à la valeur des traits de chaque espèce pondérée par leur abondance relative sur le point de grille considéré, ce qui permet d'estimer une valeur moyenne du trait représentant le trait de la communauté végétale.

$$MPC_i = \sum_{i=1}^s p_i \times traits_i \quad (5.1)$$

avec s le nombre d'espèces de la communauté, p_i l'abondance relative de l'espèce i et $traits_i$ la valeur du trait de l'espèce i .

Furent extraites au final, 929 observations pour SLA , 70 pour $Vcmax_{25}$ et 57 pour $Jmax_{25}$. Le nombre de données pour chaque PFT et chaque trait se trouve en table 5.1 et 5.2.

Dans un second temps, les données pour ces trois traits ont servi à déterminer des relations entre les valeurs de MPC et différentes variables environnementales par régressions linéaires multiples. Sur les différentes variables environnementales testées, celles retenues sont listées en Table 5.3.

TABLE 5.1 – Distribution des valeurs de $Vcmax$ et $Jmax$ extraits de la base TRY. n correspond au nombre de MPC obtenues respectivement pour $Vcmax$ (V) et pour $Jmax$ (J) pour chaque PFT.

PFT	$Vcmax_{25\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}}$			$Jmax_{25\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}}$			n V/J
	2.5%	50%	97.5%	2.5%	50%	97.5%	
2-5	16.25	32.25	92.3	35.8	83.4	132.325	17/15
3	29.0525	47.7	80.7175	49.7	76.55	132.325	9/9
4-7-9	19.9347	71	179.99	57.4292	148.19	333.248	12/10
6-8	18.1425	58.9	130	41.1075	107.67	206.94	19/10
10	25.3434	62.22	116.083	44.87	121.25	230.79	5/5
11	21.7223	27.273	46.3342	92.3003	176.443	465.369	8/8

TABLE 5.2 – Distribution des valeurs de SLA extraits de la base TRY. n correspond au nombre de MPC obtenues pour SLA pour chaque PFT.

PFT	$SLA \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$			n
	2.5%	50%	97.5%	
2	4.815	10.29	23.14	74
3	5.8935	14.5	28.7875	44
4	2.418	4.7	9.84	248
5	3.94425	7.25	16.005	165
6	7.689	14.5	40.7523	138
7	2.39	3.42	10.018	23
8	9.5	15.38	40.934	37
9	4.523	9.46	13.93	12
10	5.421	20.15	43.3425	153
11	5.707	18.495	34.3495	35

TABLE 5.3 – Variables climatiques utilisées pour établir les relations de traits à partir des données CRUN-CEP.

variable	description	unités
MAT	Température annuelle moyenne	Celsius
TMAX	Température moyenne du mois le plus chaud de l'année	Celsius
TMIN	Température moyenne du mois le plus froid de l'année	Celsius
TVAR	TMAX-TMIN	Celsius
DTR	Moyenne annuelle des variations de température diurne	Celsius
MAP	Précipitations annuelles moyennes	mm an ⁻¹
avgREH	Humidité relative annuelle moyenne	%
SW	Rayonnement incident annuel moyen (visible et proche IR)	W m ⁻²
PREC_DRY	Précipitations totales du trimestre le plus sec	mm
REL_PREC	PREC_DRY divisé par MAP	fraction

Une relation indépendante a été déterminée pour la réponse des traits aux concentrations de CO₂ à partir de données expérimentales d'enrichissement. Verheijen et al. (2015) ont donc extrait de différentes méta-analyses (Medlyn et al., 1999; Ainsworth and Rogers, 2007; Poorter et al., 2009) des données d'observation obtenues à des concentrations de CO₂ variant de 567 à 1000 ppm (Eq.5.2,5.3).

$$X = \frac{a[CO_2_{elev}] + b}{a[CO_2_{amb}] + b} X_{amb} \quad (5.2)$$

$$SLA = \frac{SLA_{amb}}{\frac{(exp(c+d[CO_2_{elev}]/10)-e([CO_2_{elev}]/10)^2)}{(exp(c+d[CO_2_{amb}]/10)-e([CO_2_{amb}]/10)^2)}} \quad (5.3)$$

avec X correspondant à *Vcmax* ou *Jmax*, a, b, c, d et e des constantes spécifiques pour chaque PFT. Les valeurs de traits ambiantes (amb) correspondent à des valeurs pour des concentrations de CO₂ de 353.9ppm. L'équation 5.2 possède des coefficients différents pour *Vcmax*₂₅ et *Jmax*₂₅. Les données climatiques utilisées pour définir les relations traits-climat proviennent du *Climatic Research Unit* (CRU). Le géo-référencement des données dans la base TRY a permis de coupler les variables climatiques aux PFTs, cependant la date exacte des mesures étant indisponible dans la base TRY pour les différents traits, Verheijen et al. (2015) ont moyenné les différentes valeurs obtenues indépendamment des années. Les régressions avec le plus haut R² ont été retenues. Pour *Vcmax*₂₅ et *Jmax*₂₅, les PFTs 2-5, 6-8, 4-9-7 (Table 1.2) ont été rassemblés afin d'obtenir un nombre d'observations suffisant. Les PFTs relatifs aux cultures en C3 et C4 ont été exclus de l'analyse. Les distributions des différentes valeurs obtenues pour les trois traits et pour chaque PFT sont listées en Table 5.1 et 5.2.

L'utilisation de ces différentes relations dans ORCHIDEE fait l'hypothèse forte supposant que l'acclimatation est ici phénotypique et non génétique. Cette hypothèse est discutée en section 5.4. Pour certaines relations, le nombre de termes explicatifs retenus par sélection du meilleur R² est trop élevé. C'est le cas par exemple du *Vcmax*_{opt} pour les PFTs 4-7-9 établi seulement sur 12 entrées avec 5 variables explicatives. Nous avons donc testé en parallèle les meilleurs modèles définis avec un nombre de variables minimum (Table 5.4).

Afin de limiter les divergences du modèle à cause de valeurs non réalistes de traits, les traits simulés ont été contraints aux 2.5-97.5% quantiles de leur distribution observée à l'échelle de l'espèce. De même, deux *trade-off* liant *Vcmax*₂₅-*Jmax*₂₅ et *Vcmax*₂₅-*SLA* définis à partir de ces mêmes données ont été rajoutés afin de contraindre les prédictions de traits. Lorsque la valeur simulée du trait se trouve en dehors de l'intervalle de confiance défini par ces *trade-off*, celle-ci est ainsi rapportée au seuil minimal/maximal de l'intervalle.

Ces différentes relations ont été implémentées dans ORCHIDEE afin de calculer en début de chaque année la moyenne annuelle des traits à partir des conditions climatiques moyennes de l'année précédente pour chaque PFT et chaque pixel.

Notre analyse est axée sur les écosystèmes forestiers. Lorsque cela n'est pas précisé, les résultats correspondent aux trois groupes de PFTs suivant : **feuillus sempervirents (FS - PFT2,PFT5), feuillus décidus (FD - PFT3,PFT6,PFT8) et conifères sempervirents (CS - PFT4,PFT7)**.

Cette version d'ORCHIDEE incluant des relations empiriques traits-climat suivant la méthode VE15 sera dénommée par la suite **ORCve** tandis que la version standard avec les traits fixes sera dénommée **ORCstd**.

TABLE 5.4 – Relations empiriques traits-climat définies pour V_{cmax} et J_{max} à partir de la base TRY et de la méthode VE15. Pour certains traits et certains PFTs la seconde relation correspond au meilleur fit utilisant un nombre de paramètres réduit.

PFT	Relation	R ²
2-5	$V_{cmax_opt} = -412.7952 + 3.4753 \times reh - 4.2192 \times tmin + 8.2251 \times dtr + 1.3001 \times swdown$	0.92
	$V_{cmax_opt} = 54.901 + 2.7555 \times tvar - 335.6254 \times rel_prec$	0.66
	$V_{jmax_opt} = 168.4482 + 9.82255 \times mat + 0.07159 \times map - 0.41317 \times prec_dry - 12.95638 \times tmax - 6.56407 \times tmin + 1.08321 \times dtr \times tmax - 0.08712 \times swdown \times dtr$	0.83
3	$V_{jmax_opt} = 148.2504 - 2.9142 \times tmin$	0.73
	$V_{cmax_opt} = -2089.046 + 13.505 \times reh + 33.505 \times mat + 44.593 \times dtr$	0.89
	$V_{cmax_opt} = 2020.240639 - 68.852902 \times mat - 81.161631 \times tmax + 2.859863 \times temp \times tmax$	0.67
4-7-9	$V_{jmax_opt} = -2811.314 + 70.9126 \times dtr + 19.3343 \times reh + 47.2273 \times mat - 0.9279 \times swdown$	0.94
	$V_{jmax_opt} = -2077.154041 + 75.246798 \times mat + 33.696651 \times map - 1.133391 \times mat \times map$	0.65
	$V_{cmax_opt} = -835.33699 + 64.76842 \times tmax + 99.07501 \times tvar - 2.91785 \times tmax \times tvar - 0.10591 \times tvar \times swdown - 0.54367 \times tvar \times reh$	0.73
6-8	$V_{cmax_opt} = -645.563196 + 48.49684 \times tmax + 32.418924 \times tvar - 2.217377 \times tmax \times tvar$	0.4
	$V_{jmax_opt} = 198.265 - 1.7747 \times prec_dry + 1562.8621 \times rel_prec + 10.8536 \times tmin$	0.72
	$V_{jmax_opt} = 504.653 - 0.2247 \times prec + 13.0268 \times tmin - 0.6152 \times prec_dry$	0.68
10	$V_{cmax_opt} = 95.293801 - 270.48376 \times rel_prec - 5.641319 \times tmin + 55.014529 \times tmin \times rel_prec$	0.66
	$V_{cmax_opt} = 168.358 - 427.663 \times rel_prec - 2.012 \times tvar$	0.45
	$V_{jmax_opt} = -25.369 - 62.138 \times mat + 36.406 \times tmax + 196.184 \times tmin \times rel_prec$	0.88
11	$V_{jmax_opt} = 145.6156 - 388.18889 \times rel_prec - 26.37059 \times tmin + 212.61757 \times rel_prec \times tmin$	0.65
	$V_{cmax_opt} = 195.97824 - 305.24925 \times rel_prec - 5.30968 \times tmin$	0.81
	$V_{cmax_opt} = 42.992335 - 211.881104 \times rel_prec + 3.885746 \times tvar$	0.76
11	$V_{jmax_opt} = -269.2134 + 0.1965 \times map + 7.058 \times tvar$	0.99
	$V_{cmax_opt} = 61.0235 - 0.549 \times reh$	0.35
	$V_{jmax_opt} = 688.031 - 8.321 \times reh$	0.36

TABLE 5.5 – Relations empiriques traits-climat définies pour SLA à partir de la base TRY et de la méthode VE15.

PFT	Relation	R ²
2	$SLA = -234.75573 + 4.84838 \times mat + 12.62524 \times tmax + 2.26326 \times tmin - 0.39376 \times mat \times tmax$	0.23
3	$SLA = 38.082479 - 0.003223 \times map + 31.287752 \times rel_prec - 0.78639 \times tmax$	0.18
4	$SLA = 2.33356 + 0.11348 \times reh - 20.00706 \times rel_prec - 0.09522 \times tmax$	0.27
5	$SLA = 14.111 + 0.11861 \times mat - 1.36867 \times dtr - 0.67257 \times tvar + 0.10257 \times dtr \times tvar$	0.29
6	$SLA = 46.754129 - 0.50062 \times reh \times 100 + 0.607111 \times mat + 0.033118 \times prec_dry - 50.916233 \times rel_prec + 3.902175 \times tvar - 1.042914 \times dtr - 0.018842 \times tvar \times swdown$	0.21
7	$SLA = -9.727964858 + 1.285055697 \times tmax + 0.08232508 \times swdown - 0.007602427 \times tmax \times swdown$	0.09
8	$SLA = 14.11074 + 2.514118 \times mat - 1.320678 \times tmax - 1.087406 \times tmin + 4.135371 \times dtr - 0.020561 \times dtr \times swdown$	0.18
9	$SLA = -50.5981065 + 0.7648696 \times reh + 409.7501563 \times rel_prec - 5.1958869 \times reh \times rel_prec$	0.19
10	$SLA = 20.4420258 + 0.5881858 \times mat - 0.0183285 \times prec_dry + 30.759672 \times rel_prec - 0.0890677 \times swdown + 0.0004337 \times map \times tvar$	0.13
11	$SLA = -66.9438 + 1.18767 \times reh + 4.53255 \times mat - 5.10126 \times tmin + 0.0506 \times tvar \times reh + 0.16423 \times tmin \times reh - 0.15858 \times reh \times mat$	0.62

5.2.2 Implémentation de la coordination dans ORCHIDEE : ORColes

L'implémentation des mécanismes de la coordination de la photosynthèse fut préalablement réalisée par Nicolas Viovy. Le couplage de cette version avec les relations de *trade-off* du *Leaf Economic Spectrum* (*LES*), fut effectué par Perrine Augrit au cours d'un stage de Master 2 (EBE, Université Paris Sud) de Janvier à Juin 2015, que j'ai proposé et co-encadré avec Nicolas Viovy. Cette nouvelle version couplant la coordination et les relations de traits du *LES* sera dénommée **ORColes**.

5.2.2.1 Fonctionnement de la coordination de la photosynthèse

Pour chaque point de grille, la teneur optimale en azote foliaire par unité de surface sous l'hypothèse de coordination est estimée de façon analytique par la relation 5.4 en supposant un équilibre $Wc = Wj$:

$$N_{p_{ac}} = \frac{4.1.\alpha.PPFD}{k_3^{ac}} \cdot \left(\left(\frac{C_i + k_2}{(4.C_i + 8.\Gamma^*) \cdot \Phi_{V_{cmax}}} \right)^2 - \left(\frac{1}{J_{fac}^{atc} \cdot \Phi_{J_{max}}} \right)^2 \right)^{1/2} \quad (5.4)$$

avec PPFD la densité de flux de photons reçue par la plante, C_i la pression partielle interne en CO_2 , Γ^* le point de compensation en CO_2 en l'absence de respiration mitochondriale, Φ la dépendance à la température de V_{cmax} et J_{max} , k_2 un terme représentant l'affinité de la Rubisco pour le CO_2 , k_3^{ac} la pente de la relation linéaire entre V_{cmax} et la teneur en azote foliaire et J_{fac}^{atc} le ratio entre J_{max} et V_{cmax} acclimaté à la température et à la concentration en CO_2 .

Seuls k_3^{ac} et J_{fac}^{atc} sont PFT dépendants et prescrits. Les valeurs de V_{cmax} et J_{max} optimales sont donc linéairement estimées à partir de la concentration en azote foliaire optimale lorsque Wc égale Wj tel que :

$$V_{cmax} = k_3^{ac} \times N_{p_{ac}} \quad (5.5)$$

et

$$J_{max} = J_{fac}^{atc} \times V_{cmax} \quad (5.6)$$

L'équilibre $Wc=Wj$ est obtenu par une méthode itérative directement implantée dans le module d'ORCHIDEE qui calcule la photosynthèse à partir du modèle de Farquhar (Fig.5.2). Seul l'azote photosynthétique est estimé à partir du climat. L'azote structurel est défini par une constante f_{ns} (gN par g de matière sèche) pour chaque PFT qui sera modulée par le *SLA* (eq.5.7)

$$N_{ac} = N_{p_{ac}} + f_{ns}/SLA \quad (5.7)$$

avec N_{ac} la quantité d'azote total par unité de surface en gN m^{-2} , $N_{p_{ac}}$ l'azote photosynthétique par unité de surface défini par eq.5.4 et f_{ns} une constante en gN par g matière sèche.

Dans cette configuration, la quantité optimale d'azote est estimée à partir des trois variables environnementales que sont la température, la concentration en CO_2 et la radiation.

5.2.2.2 Couplage de la coordination et du *Leaf Economic Spectrum*

La coordination de la photosynthèse a été couplée à deux relations empiriques permettant de prédire la longévité des feuilles ($L_{age,crit}$) ainsi que le *SLA* à partir de la quantité d'azote fo-

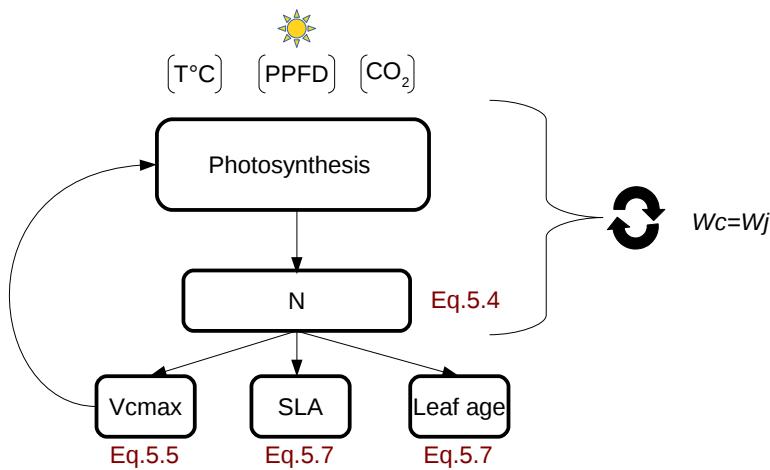


FIGURE 5.2 – Etapes d'estimation des traits via la coordination de la photosynthèse couplée au *LES*.

liaire. Dans un premier temps des relations globales tirées du *Leaf Economic Spectrum* (Wright et al., 2004, 2005b) ont été utilisées. Les différentes relations pour chaque PFT sont sous la forme :

$$\log(X) = a + b \cdot \log(N) \quad (5.8)$$

avec a et b des constantes, X correspondant à SLA ou $L_{age,crit}$ et N à la teneur en azote foliaire totale par unité de surface (N_a) en gN m^{-2} ou de masse (N_m) en gN gMS^{-1} . Les différentes valeurs de a et b, ainsi que le coefficient de détermination des relations et les références sont répertoriées en table en table 5.6.

Pour SLA la relation issue de (Wright et al., 2004) a été retenue. Cependant les premiers tests ne permettaient pas de représenter correctement les valeurs de $L_{age,crit}$ avec une unique relation globale. Avec l'utilisation des relations globales afin d'estimer $L_{age,crit}$, on observe une surestimation de ce trait pour les espèces décidues. Or dans ORCHIDEE, les processus phénologiques liés à la sénescence sont particulièrement sensibles à l'âge moyen des feuilles (section 1.5). Cette surestimation de $L_{age,crit}$ par la relation globale ne permet donc plus de reproduire correctement le comportement phénologique du modèle pour ces PFT. Les relations faisant intervenir des variables normalisées par la surface plutôt que la masse foliaire ont été privilégiées lorsque cela était possible (Lloyd et al., 2013; Osnas et al., 2013). Cependant, aucune relation PFT-spécifique liant $L_{age,crit}$ à l'azote foliaire surfacique n'a pu être récupérée de la littérature. Nous avons donc conservé les relations normalisées par la masse foliaire (table 5.6). Nous pouvons voir pour ces relations que le coefficient de corrélation est faible. Leur utilisation sera discuté en section 5.4.

Deux configurations ont été testées : La première correspond aux simulations avec seulement la coordination de la photosynthèse et sera dénommée **ORCco**. Dans cette configuration seuls $Vcmax_{25}$ et $Jmax_{25}$ sont calculés. La seconde configuration correspond aux simulations avec la coordination de la photosynthèse couplée au *LES* (**ORColes**). Dans cette configuration vont varier non seulement $Vcmax_{25}$ et $Jmax_{25}$ mais aussi SLA et $L_{age,crit}$ (Fig.5.2).

TABLE 5.6 – Relations liant SLA (ou $LMA=1/SLA$) et $L_{age,crit}$ aux concentrations en azote rapportées à la surface foliaire N_a (gN m^{-2}) ou à la masse N_m (gN gMS^{-1}).

PFT	Relation	R ²	nb	source
décidus (3,6,8,9)	$\log_{10}(L_{age,crit})=-0.21+0.86.\log_{10}(N_m)$	0.03	96	Wright et al. (2005b)
conifères semperfирents (4,7)	$\log_{10}(L_{age,crit})=-0.59+1.42.\log_{10}(N_m)$	0.1	186	Wright et al. (2005b)
feuillus semperfирents (2,5)	$\log_{10}(L_{age,crit})=-0.71+1.36.\log_{10}(N_m)$	0.15	136	Wright et al. (2005b)
herbacées C3 (10)	$\log_{10}(L_{age,crit})=-0.90+0.89.\log_{10}(N_m)$	0.42	113	Wright et al. (2005b)
Cultures C3 (12)	$\log_{10}(L_{age,crit})=-0.74+0.66.\log_{10}(N_m)$	0.3	38	Wright et al. (2005b)
Tous	$\log_{10}(L_{age,crit})=1.308-1.465.\log_{10}(N_m)$	0.42	706	Wright et al. (2004)
Tous	$\log_{10}(L_{age,crit})=1.066-0.472.\log_{10}(N_a)$	0.04	706	Wright et al. (2004)
Tous	$\log_{10}(LMA)=1.803+0.898.\log_{10}(N_a)$	0.34	1958	Wright et al. (2004)

5.2.3 Simulations historiques et futures

Les simulations ont été générées par ORCstd, ORCvce et ORColes à une résolution spatiale de 0.5°. Plusieurs simulations ont été réalisées sur les périodes historiques (1901-2013) et futures (2013-2100) afin d'étudier 1) la variabilité spatiale et temporelle des traits simulés et 2) le comportement d'ORCHIDEE et l'impact de telles variations sur les sorties du modèle. Nous avons utilisé le scenario climatique RCP8.5 ([CO₂]=935.9ppm en 2100) du modèle de l'IPSL(Dufresne et al., 2013), tandis que les simulations historiques ont été réalisées avec les données climatique du CRUNCEP ([lien vers les données](#)).

Les simulations avec ou sans variations des traits, ainsi que les périodes historiques et futures ont été initialisées indépendamment. Pour la période historique, un spin-up semi-analytique (Lardy et al., 2011; Xia et al., 2012; Naudts et al., 2014) a été réalisé afin de mettre à l'équilibre les différents pools de carbone du sol. Durant cette mise à l'équilibre le modèle a recyclé les données climatiques de 1900 à 1920 et la concentration en CO₂ était fixée à 287.14 ppm (1860). Durant cette phase, la distribution de la végétation, des cultures et pâturages correspond à la distribution de 1860 issue de la base de données HYDE (Klein Goldewijk et al., 2011; Hurtt et al., 2011). La mise à l'équilibre du sol est suivie d'un second spin-up de 200 ans afin de mettre la végétation à l'équilibre. Finalement une simulation transitoire de 1861 à 1900 est réalisée en recyclant les données climatiques 1900-1920 mais cette fois ci avec des concentrations variables de CO₂ (Stocker et al., 2013) et une végétation imposée correspondant à la distribution de la végétation actuelle pour les simulations (Poulter et al., 2015).

Pour la période future, les sols ont été mis à l'équilibre par un spin-up semi analytique en recy-

clant les années climatiques 1960-1990 et une concentration en CO₂ fixe correspondant à l'année 1960, soit 316.40 ppm. La végétation imposée cette fois ci correspond à la végétation utilisée pour le reste des simulations. Un second spin-up de 200 ans a ensuite été réalisé dans les mêmes conditions afin de mettre la végétation à l'équilibre.

La version d'ORCHIDEE (1.9.6) utilisée dans cette étude ne prend pas en compte le cycle de l'azote. De même les perturbations anthropiques et naturelles telles que les feux de forêts, la gestion forestière ou les modifications d'usage des sols, n'ont pas été prises en compte dans les simulations. Cette étude ne visant pas à quantifier les variations futures des cycles biogéochimiques simulés par ORCHIDEE, nous réduisons ainsi le nombre de facteurs ayant une influence sur notre analyse de sensibilité du modèle face aux variations de traits. Pour les mêmes raisons, la végétation a été imposée tout au long des simulations et le module de dynamique désactivé. La carte de végétation utilisée pour les différentes simulations provient de [Poulter et al. \(2015\)](#). Les données de sol proviennent de la base HWSD (Harmonized World Soil Database [Nachtergaele et al. 2012](#)).

5.2.4 Acclimatation des traits

Les relations empiriques de VE15 sont définies à partir des données TRY qui regroupent majoritairement des sites différents. L'utilisation de ces relations sous-entend par conséquent qu'il y a une équivalence entre évolution spatiale et temporelle, ce qui n'est probablement pas le cas. On peut émettre l'hypothèse que ces relations reflètent une acclimatation des traits sur le long terme.

Nous avons donc poussé l'analyse en regardant ici l'impact de différentes durées d'adaptation sur la valeur des traits simulés et leur impact sur les variables biogéochimiques. Pour cela nous avons mis à jour la valeur de chaque trait tous les ans, soit en considérant les données climatiques moyennes de l'année précédente tel que dans VE15 (après nommée 1a), soit sur une moyenne glissante considérant les 5 (après nommée 5a) ou bien les 15 dernières années (après nommée 15a).

L'impact de l'adaptation des traits aux concentrations de CO₂ (après nommée -CO₂) a été analysé en activant ou désactivant les relations [5.2](#) et [5.3](#).

Afin d'avoir une analyse robuste de l'impact de la variation des traits sur les cycles biogéochimiques modélisés, nous avons défini un indice de confiance (IC) basé sur la valeur des traits simulés (Eq.[5.9](#)).

$$IC_{ave} = \sum^{pft} (IC_{pft} \times vegetfrac_{pft}) \quad (5.9)$$

$$IC = \begin{cases} 0 & \text{and } \sum^{pft} vegetfrac_{pft} = 1 \\ 1 & \end{cases}$$

Pour chaque pixel et chaque trait, nous avons considéré de bonne qualité (IC=1) seulement les valeurs simulées comprises dans les distributions observées pour chaque PFT et chaque trait. Ce critère s'applique principalement aux simulations historiques et présentes car, *a priori*, les valeurs futures peuvent sortir de la distribution actuelle des traits. Lorsque la valeur simulée

est en dehors de cette distribution, IC est mis à 0. L'indice de confiance final utilisé (IC_{ave}) correspond à la somme des indices pour chaque PFT pondéré par la fraction de végétation de chaque PFT sur le pixel. Cet indice est moyenné selon le pas de temps utilisé pour la mise à jour des traits, soit 1a, 5a ou 15a.

Dans les résultats présentés ci-dessous, nous mettons en parallèle des valeurs de traits estimés par deux méthodes différentes. Cependant le nombre de traits variables est différent selon les méthodes utilisées. Avec ORCve, seuls $Vcmax_{25}$, $Jmax_{25}$ et SLA varient tandis que seuls $Vcmax_{25}$, SLA et $Lage,crit$ sont variables avec ORColes. C'est pour cette raison que les estimations de flux issus de ces deux méthodes ne sont pas directement comparables et seront principalement mis en regard des estimations de la simulation standard avec des valeurs de traits fixes. Toutes les simulations sont listées en table 5.7.

TABLE 5.7 – Liste des simulations effectuées.

Simulation	Description	Traits calculés	Variables
ORCstd	Simulation standard avec traits fixes	-	-
ORCve (1a)	Simulation avec relations empiriques trait-climat et trait-CO ₂ , mises à jour annuelle	$Vcmax_{25}$, $Jmax_{25}$, SLA	climat + CO ₂
ORCve-CO₂	Simulation ORCve sans la sensibilité des traits au CO ₂ , mise à jour annuelle	$Vcmax_{25}$, $Jmax_{25}$, SLA	climat
ORCve_5a	Simulation ORCve, mise à jour sur une moyenne glissante de 5 ans	$Vcmax_{25}$, $Jmax_{25}$, SLA	climat + CO ₂
ORCve_15a	Simulation ORCve, mise à jour sur une moyenne glissante de 15 ans	$Vcmax_{25}$, $Jmax_{25}$, SLA	climat + CO ₂
ORCco	Simulation avec la coordination de la photosynthèse, mise à jour annuelle	$Vcmax_{25}$, $Jmax/Vcmax$ constant	climat+CO ₂
ORColes	Simulation ORCco couplée au LES, mise à jour annuelle	$Vcmax_{25}$, SLA , $Lage,crit$	climat+CO ₂

5.3 Résultats

5.3.1 Distribution et pertinence des traits simulés

Cette section analyse la pertinence des traits simulés par les deux méthodes et compare les valeurs obtenues par rapport aux valeurs prescrites dans la version standard d'ORCHIDEE. Ainsi nous cherchons à voir si ces deux approches peuvent être appliquées à l'échelle globale.

5.3.1.1 via les relations empiriques traits-climat

L'utilisation des relations définies avec le meilleur coefficient de détermination ne permet pas de calculer les valeurs de traits sur certaines zones climatiques pour les PFTs 2,3,5 et 10 (Fig.5.3).

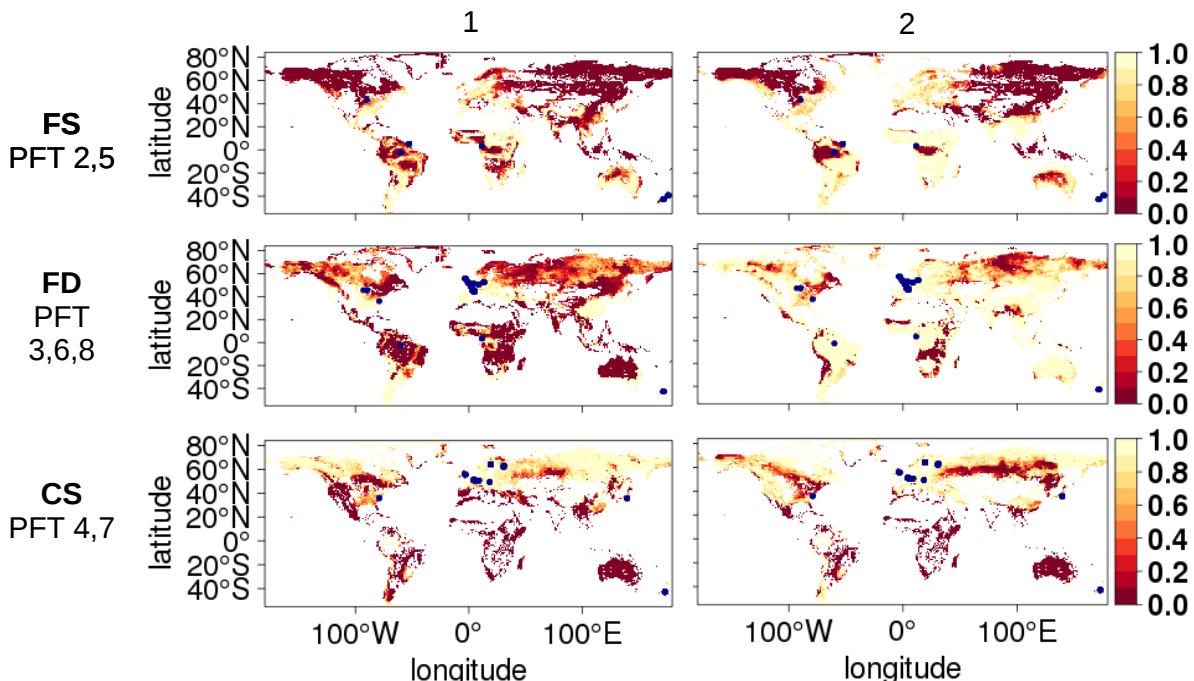


FIGURE 5.3 – Distribution spatiale des IC (0-1) moyens pour $Vcmax_{25}$ pour FS, FD et CS et pour 1) les relations issues du meilleur R^2 ou 2) les relations définies avec un nombre de variables climatiques réduit sur la période 1990-2000. IC=1 signifie que la valeur du trait calculé est située dans la distribution observée. IC est pondéré par la fraction de végétation des PFTs. Les points bleus représentent les observations de la base TRY (à titre d'information car incomplètes par rapport à l'étude de VE15). Lorsque la zone est blanche, le PFT n'est pas présent.

En effet on remarque par exemple que les valeurs d' IC sont relativement faibles dans l'hémisphère nord et autour de l'équateur, traduisant des zones dans lesquelles les valeurs de $Vcmax_{25}$ calculés sont souvent en dehors de la distribution réelle observée (Figure 5.4A). Malgré cela, la distribution des traits simulée est comparable à la distribution standard en considérant des traits fixes.

A l'inverse, l'utilisation de relations moins robustes, mais définies avec moins de variables ex-

plicatives (section 5.2.1, tables 5.4 et 5.5), permet de simuler des valeurs de traits sur des zones géographiques et climatiques plus larges (Figure 5.4B). En revanche, malgré un IC en moyenne plus élevé, on peut observer des différences plus importantes de $Vcmax_{25}$ pour les PFTs tropicaux comparativement aux simulations standards.

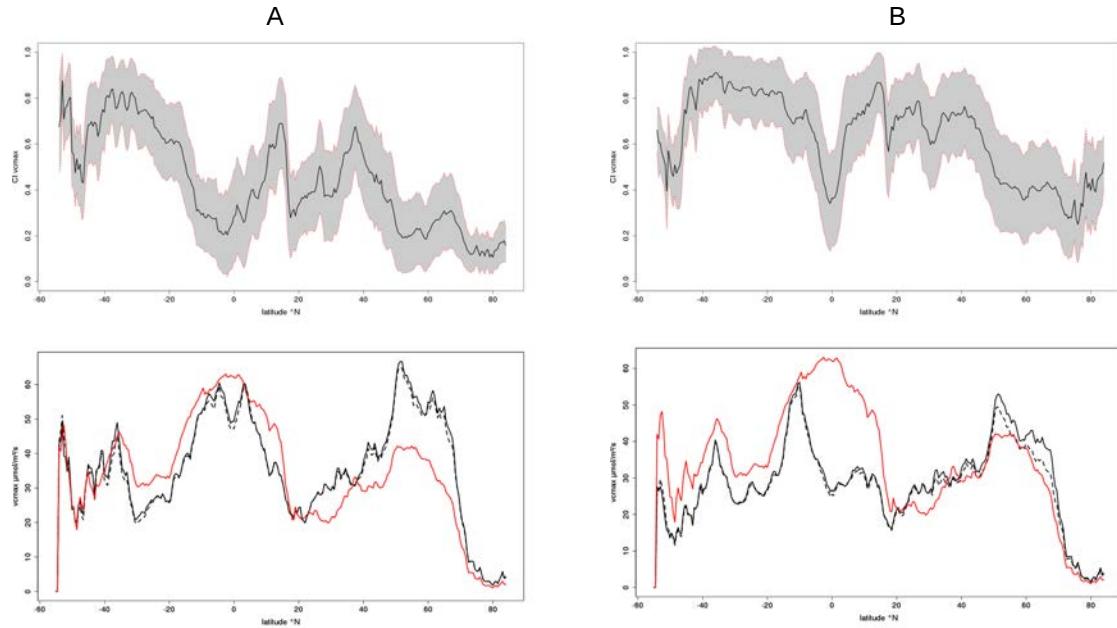


FIGURE 5.4 – Comparaison des $Vcmax_{25}$ simulés sur la période historique avec deux relations différentes (section 5.2.1, tables 5.4 et 5.5) définie A) par le meilleur R^2 , B) un nombre minimal de variables. Le panneau supérieur représente la valeur moyenne de IC-Vcmax (noir) ainsi que l'erreur standard associée en fonction de la latitude. Le panneau inférieur représente la valeur de $Vcmax_{25}$ en fonction de la latitude dans la configuration ORCstd (rouge) ou ORCvce (noir).

En ce qui concerne $Jmax_{25}$, l'utilisation de relations avec moins de variables explicatives permet de calculer des valeurs pertinentes sur des zones géographiques plus larges. A l'inverse de $Vcmax_{25}$, on note peu de différences dans la distribution des traits quelque soit la relation utilisée (Fig.S5.1). Pour SLA, nous possédons un nombre suffisant d'observations. Ainsi les valeurs de SLA simulées ne sont jamais en dehors des distributions observées (Fig.S5.2).

On trouve une certaine cohérence au fait que les modèles sont dans l'incapacité d'estimer des valeurs de traits correctes dans les zones où les PFTs ne sont pas présents. En revanche on remarque que certains traits ne sont pas correctement estimées malgré la présence des PFTs. Cela pose la question de la généralité des relations utilisées et de leur capacité à prédire les valeurs de traits futures si elles ne permettent pas de retrouver les distributions de traits actuelles. Utiliser des relations avec moins de paramètres conduit à un coefficient de corrélation plus faible, mais aussi des relations qui peuvent s'appliquer plus globalement, sans se retrouver avec des valeurs simulées en dehors de la distribution observée. Par conséquent, nous avons choisi d'utiliser ces relations pour le reste de notre analyse, même si les valeurs de R^2 s'en trouvent réduites (Tables 5.1 et 5.2).

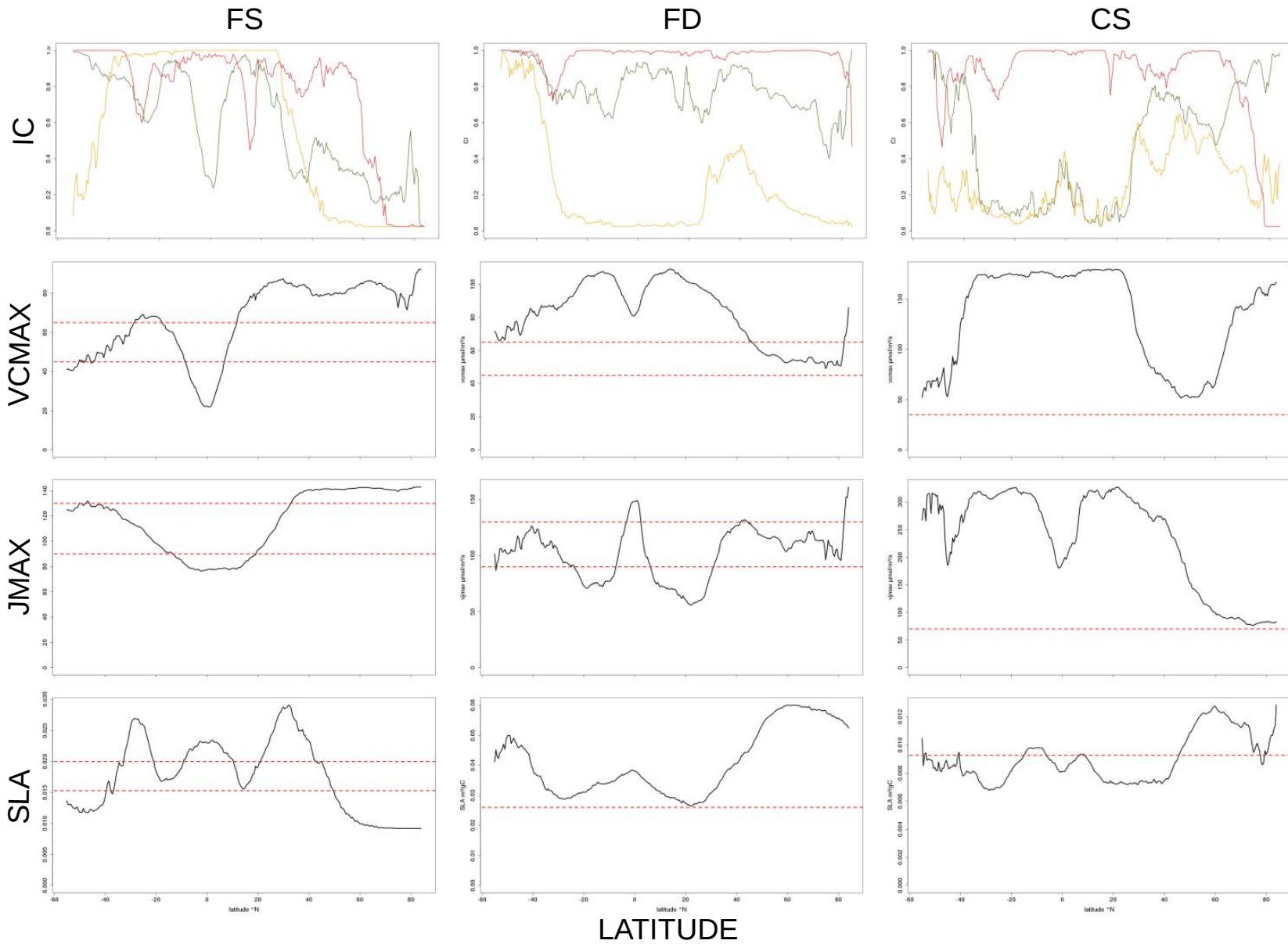


FIGURE 5.5 – Distribution latitudinale des traits sur la période historique pour les feuillus sempervirents (FS), les feuillus décidus (FD) et les conifères sempervirents (CS) pour IC $Vcmax_{25}$ en vert, IC $Jmax_{25}$ en jaune et IC SLA en rouge ; la distribution latitudinale de $Vcmax_{25}$ en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; la distribution latitudinale de $Jmax_{25}$ en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ et la distribution latitudinale de SLA en $\text{m}^2 \text{gC}^{-1}$. Les lignes en pointillés rouges représentent les valeurs standards d'ORCHIDEE.

Lorsque l'on regarde par groupes de PFTs (Figure 5.5), on observe que les indices de confiance sont les plus élevés pour *SLA* (en rouge). Pour les feuillus sempervirents (Fig.5.5FS), les traits sont correctement calculés dans la zone de distribution des PFTs, et on remarque que l'IC des trois traits diminue vers les hautes latitudes. Les valeurs pour les trois traits sont par ailleurs comparables aux valeurs prescrites dans ORCHIDEE à l'exception de *Vcmax* autour de l'équateur. Pour ce groupe de PFTs, on observe que le ratio *Jmax/Vcmax* est proche de 2, et est comparable à la valeur prescrite par défaut dans le modèle (Fig.5.6FS).

Pour les feuillus décidus, on observe des valeurs de *Jmax₂₅* systématiquement en dehors des seuils tolérés (courbe jaune). Les valeurs simulées pour *Vcmax₂₅* et *Jmax₂₅* sont comparables aux valeurs prescrites dans ORCHIDEE mais leur ratio est inférieur de moitié à la valeur prescrite par défaut (Fig.5.6FD). On remarque aussi que les valeurs de *SLA* calculés sont le double des valeurs prescrites dans l'hémisphère Nord (Fig.5.5FD).

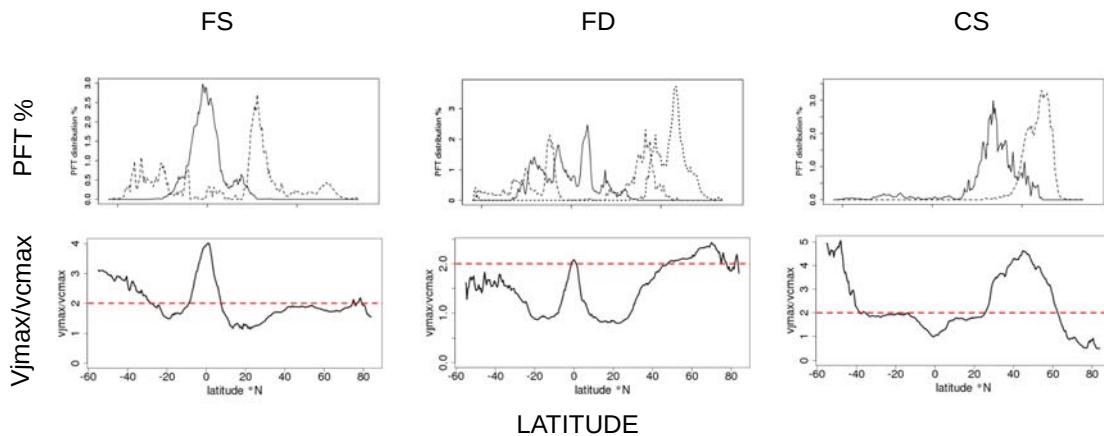


FIGURE 5.6 – Distribution latitudinale du ratio *Jmax/Vcmax* sur la période historique pour les feuillus sempervirents (FS), les feuillus décidus (FD) et les conifères sempervirents (CS). Les lignes en pointillés rouges représentent les valeurs standards d'ORCHIDEE.

Finalement pour les conifères sempervirents, on remarque que *Vcmax₂₅* et *Jmax₂₅* ne sortent pas des distributions observées hormis dans la zone de répartition des PFTs tandis que *SLA* est en moyenne correctement estimé sur tout le profil latitudinal. Malgré des valeurs simulées qui restent dans la gamme de variations tolérée, les valeurs de *Vcmax₂₅* et *Jmax₂₅* entre 20°N et 70°N restent élevées, avec un ratio *Jmax/Vcmax* autour de 4, ce qui est le double des valeurs standards et communément observées (Fig.5.6CS). La zone de prédiction de *Vcmax₂₅* et *Jmax₂₅* est restreinte aux zones de présence des PFTs 4 et 7. L'absence de ces PFTs dans les basses latitudes ne pose donc pas de problème à l'utilisation de ces relations. Cependant, leur incapacité à estimer les traits sur une zone géographique plus large soulève la question de leur usage pour des projections futures. Les valeurs de *SLA* sont comparables aux valeurs prescrites dans ORCHIDEE.

5.3.1.2 via la coordination de la photosynthèse

Les valeurs de traits estimées à partir de la coordination de la photosynthèse n'ont pas été bornées. Il n'y a donc pas d'indice de confiance comme précédemment. Du fait que toutes les

relations sont liées à N_a , on peut remarquer des profils similaires pour chaque trait et chaque groupe de PFTs (Fig.5.7).

Pour les feuillus sempervirents, les valeurs de $Vcmax_{25}$ sont comparables avec les valeurs standard d'ORCHIDEE. En revanche on peut remarquer que les valeurs de SLA sont le double des valeurs prescrites en milieu tropical. Les valeurs de $L_{age,crit}$ sont réduites de 200 jours par rapport à ORCstd.

Pour les feuillus décidus, les valeurs de $Vcmax_{25}$ sont équivalentes aux valeurs d'ORCstd en milieu tropical mais sont doublées sur le reste du profil (Fig.5.7B-ii). Les valeurs de SLA sont toutes sous-estimées par rapport aux valeurs standards, tandis que les valeurs de $L_{age,crit}$ sont légèrement surestimées d'une dizaine de jours.

Enfin pour les conifères sempervirents, les valeurs de $Vcmax_{25}$ sont surestimées dans la zone de répartition du PFT. En revanche les valeurs de SLA sont très fortement surestimées sur tout le profil latitudinal, et $L_{age,crit}$ sous-estimé par rapport aux valeurs d'ORCHIDEE.

Il est important de rappeler que la coordination donne une valeur d'azote optimale, c'est à dire une valeur que la plante atteindrait sans limitation d'azote puisque le cycle de l'azote n'est pas représenté dans cette version d'ORCHIDEE. On s'attend donc à retrouver des valeurs plus forte simulées via ORColes, et ceci en particulier là où l'on retrouve des limitations en azote plus fortes comme c'est le cas pour les conifères principalement présents dans des milieux peu fertiles.

Pour tous les PFTs et tous les traits, des différences importantes sont notables par rapport aux valeurs de références d'ORCHIDEE, cependant la distribution et la gamme de variation des différents traits restent cohérentes par rapport aux distributions observées (Tables 5.1,5.2). Par ailleurs, on peut remarquer certain gradients latitudinaux qui font écho à des observations. C'est le cas par exemple de $L_{age,crit}$ dans les hautes latitudes qui tend à augmenter pour les conifères (Reich et al., 2014) et à diminuer pour les décidus (Wright et al., 2005b). Ce comportement n'est pas explicitement représenté dans ORCHIDEE et résulte de la coordination de la photosynthèse.

Avec les deux approches nous retrouvons en moyenne des valeurs de traits cohérentes avec les valeurs observées et initialement prescrites dans ORCHIDEE. Si l'on compare ORCve et ORColes, on remarque cependant des profils opposés pour $Vcmax_{25}$ et SLA entre les deux approches bien que l'on s'attendrait à observer certaines similitudes. Nous allons à présent regarder l'évolution temporelle et spatiales des différents traits avec ces deux approches.

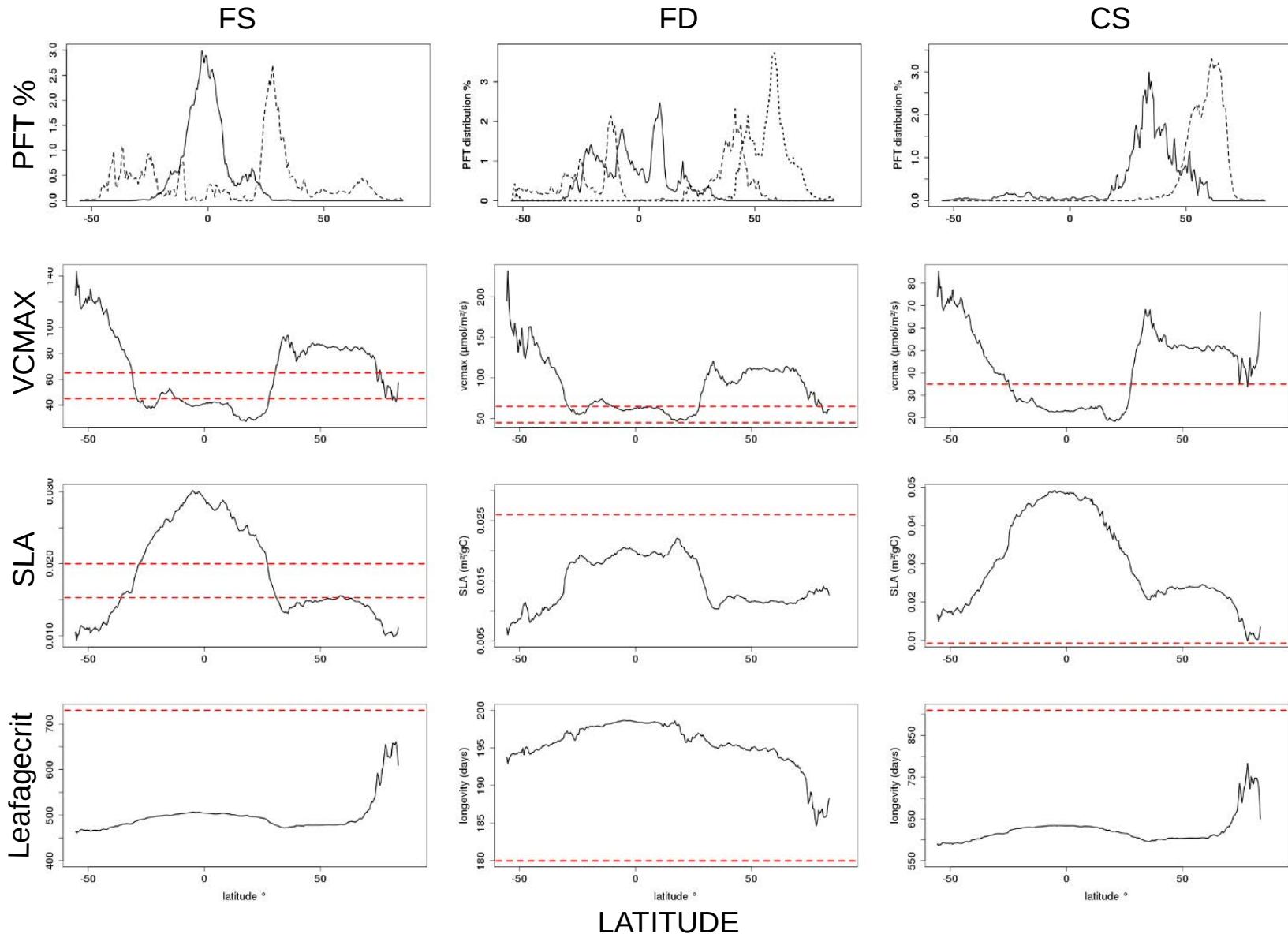


FIGURE 5.7 – Distribution latitudinale des traits sur la période historique simulés avec la coordination de la photosynthèse pour les feuillus sempervirents (FS), les feuillus décidus (FD) et les conifères sempervirents (CS) pour la distribution des différents PFTs en %, la distribution latitudinale de V_{cmax25} en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, la distribution latitudinale de SLA en m^2g^{-1} et la distribution latitudinale de $L_{age,crit}$ en jours. Les lignes en pointillés rouges représentent les valeurs standards d'ORCHIDEE.

5.3.2 Évolution spatiale et temporelle des traits

Dans cette section nous étudions l'évolution des traits pour les périodes historiques et futures. L'implémentation d'une variabilité au sein des traits permet de prendre en compte l'adaptation de ces traits face aux changements du climat. La question principale qui nous intéresse est donc de comprendre comment le changement déjà intervenu a pu jouer sur l'adaptation des traits et comment les changements à venir vont impacter leur évolution.

5.3.2.1 Simulations historiques

La figure 5.8 représente l'évolution spatiale et temporelle de la différence relative ORCve-ORCstd (Fig.5.8a,b,c) ou ORColes-ORCstd (i,ii,iii) de $Vcmax_{25}$ par rapport à la moyenne sur la période 1901-1910. Pour les trois groupes de PFTs (a,i-FS, b,ii-FD et c,iii-CS), on remarque une stabilité sur le long terme des valeurs de $Vcmax_{25}$ simulées par ORCve sur la période historique. Les variations inter-annuelles sont importantes avec ORCve où $Vcmax_{25}$ peut varier de plus de 40% entre deux années consécutives dans les zones de répartition des PFTs (Fig.5.8a,b,c). Ce résultat suggère que les relations empiriques établies à partir des données de la base TRY sont très sensibles au climat et pose la question de l'usage de relations calibrées à partir de données spatiales pour des prédictions temporelles.

En revanche on remarque une diminution globale et graduelle de $Vcmax_{25}$ estimé via ORColes à partir de 1980 pour les trois groupes de PFTs. Dans cette configuration, les variations inter-annuelles sont faibles.

En ce qui concerne l'évolution de SLA , les deux simulations réagissent différemment. Les valeurs de SLA restent stables de 1901 à 1980. A partir de 1980 jusque 2014, on observe en effet une légère diminution d'environ 10 % du SLA par rapport à la moyenne sur la période 1901-1910, simulé via ORCve au niveau équatorial et dans l'hémisphère Nord. A l'inverse une augmentation du SLA d'environ 10% est notable lorsque celui ci est estimé à partir d'ORColes (Figure 5.9). La variabilité inter-annuelle reste plus élevée avec ORCve qu'avec ORColes, cependant on remarque qu'elle est plus faible que la variabilité observée pour $Vcmax_{25}$ et ne dépasse pas 10%.

Tout comme pour SLA , on observe une légère augmentation de $L_{age,crit}$ estimé via ORColes pour les trois groupes de PFTs (Fig.5.10). Cependant cette augmentation de $L_{age,crit}$ sur la période historique reste négligeable, inférieure à 1% par rapport à la période 1901-1910.

Lorsque l'on s'intéresse à la distribution spatiale des traits, on remarque que les valeurs de $Vcmax_{25}$ calculées par les deux méthodes sont globalement plus élevées (de plus de 50%) dans l'hémisphère nord et moins élevées d'environ 30% dans l'hémisphère sud par rapport aux valeurs standards d'ORCHIDEE (Fig.5.11a et 5.12a). Avec la coordination de la photosynthèse on remarque cependant que les valeurs de $Vcmax_{25}$ sont plus proches des valeurs standards que lorsqu'elles sont estimées via ORCve qui simule des valeurs 150% plus hautes dans l'hémisphère nord.

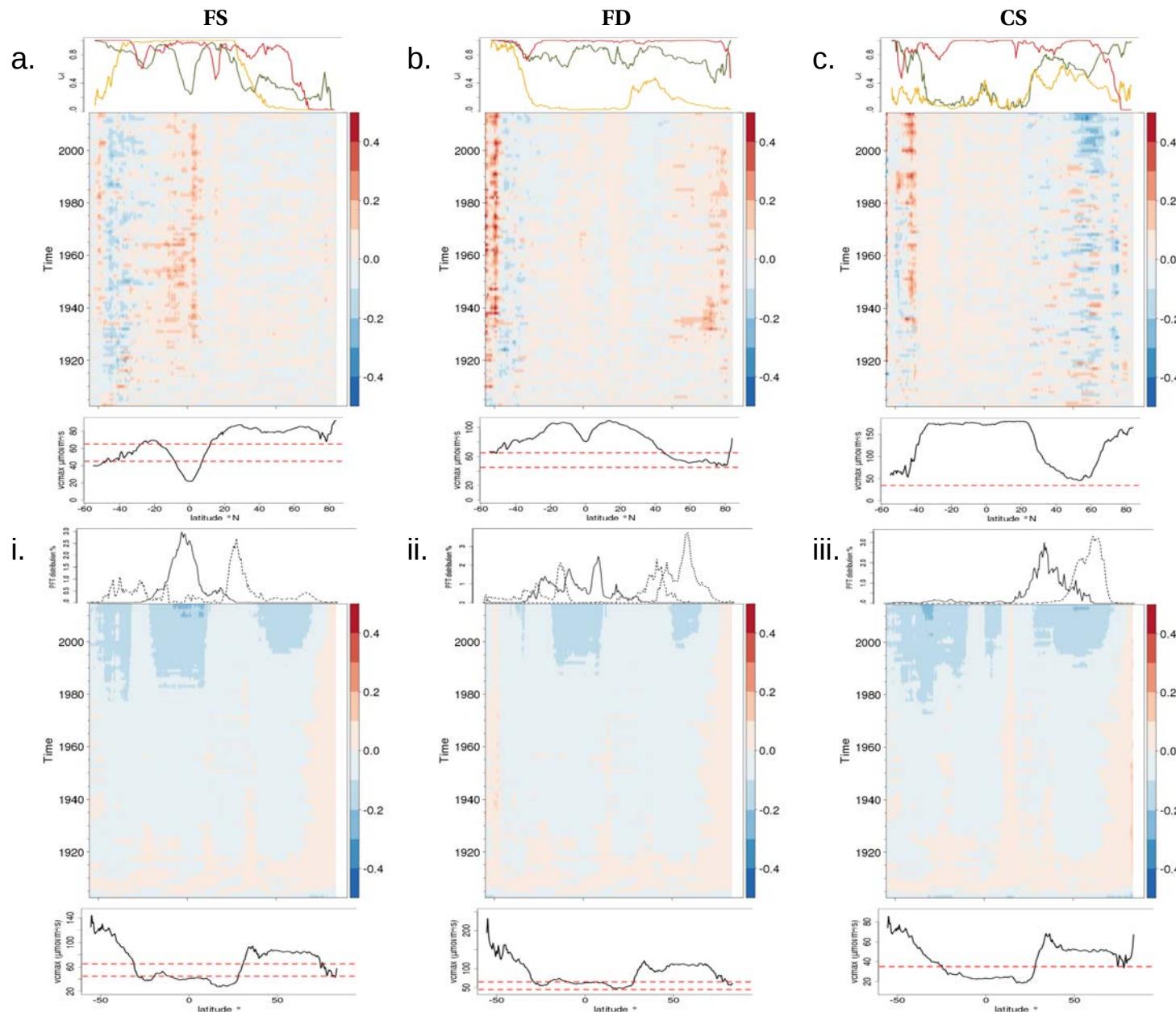


FIGURE 5.8 – Représentation de l'évolution spatio-temporelle de la différence relative de V_{cmax25} par rapport à la moyenne sur la période 1901-1910 pour les simulations historiques (1901-2014) pour a-i) FS, b-ii) FD et c-iii) CS avec ORCve-ORCstd (a-c) ou ORColes-ORCstd (i-iii). La courbe supérieure représente IC et la distribution de la végétation tels que dans Fig.5.5 et 5.7. Au centre est représentée l'évolution de la moyenne latitudinale au cours du temps. La courbe inférieure représente la moyenne latitudinal de V_{cmax25} sur 2000-2014 en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

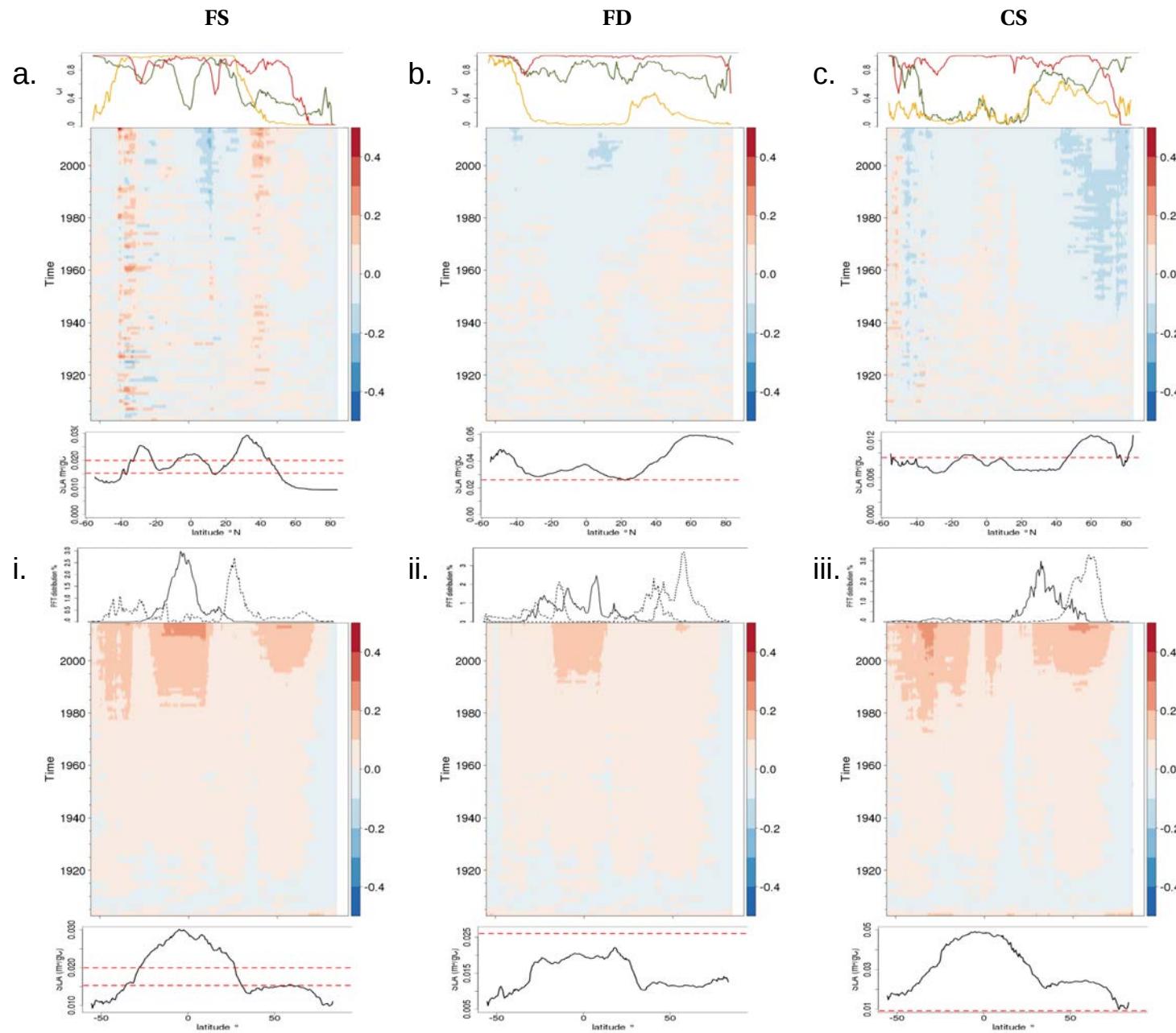


FIGURE 5.9 – Représentation de l'évolution spatio-temporelle de la différence relative de SLA par rapport à la moyenne sur la période 1901-1910 pour les simulations historiques (1901-2014) pour a-i) FS, b-ii) FD et c-iii) CS. Se référer à Fig.5.8 pour la légende.

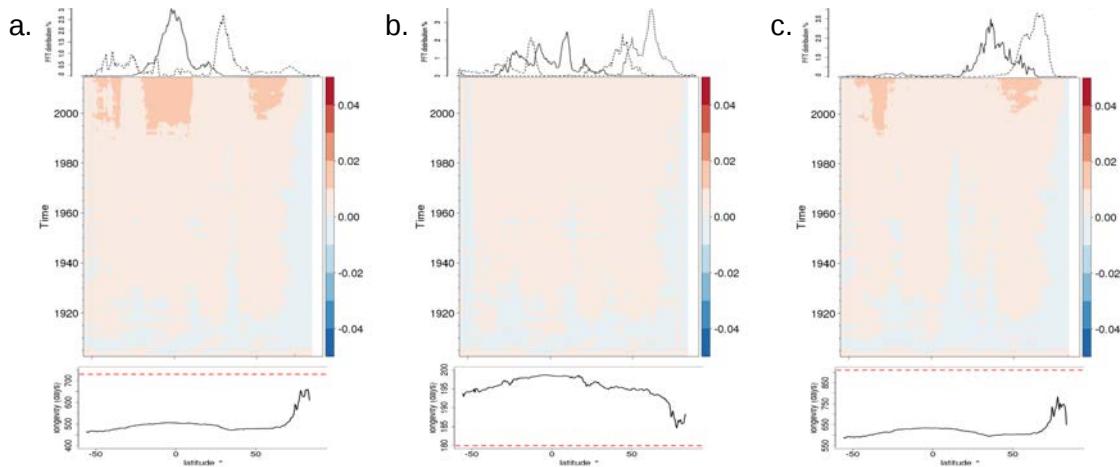


FIGURE 5.10 – Représentation de l'évolution spatio-temporelle de la différence relative de $L_{age,crit}$ par rapport à la moyenne sur la période 1901-1910 pour les simulations historiques (1901-2014) pour a-i) FS, b-ii) FD et c-iii) CS. Se référer à Fig.5.8 pour la légende.

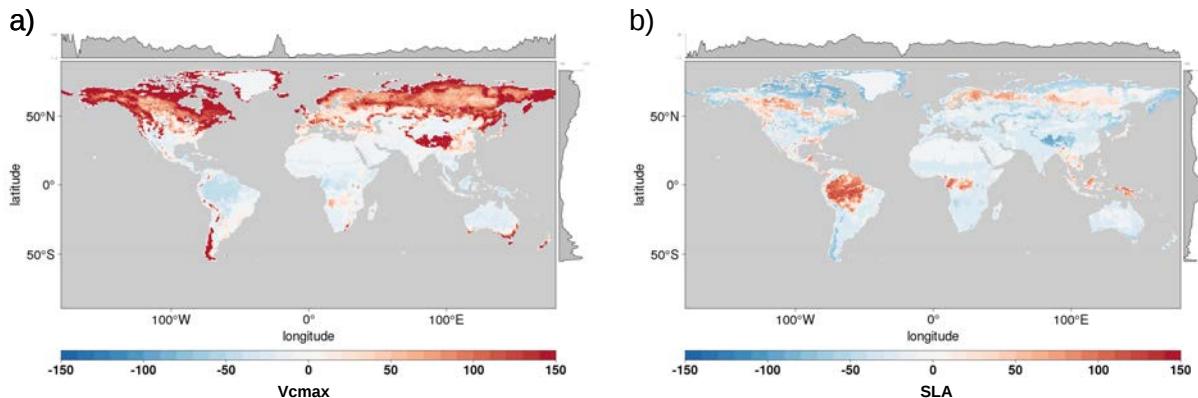


FIGURE 5.11 – Distribution spatiale des différences relatives (en %) entre ORCve et ORCstd pour a) $Vcmax_{25}$ et b) SLA . Des valeurs rouges représentent une surestimation des traits simulés par rapport à ORCstd. Sont représentés en haut et à droite les profils des moyennes latitudinales et longitudinales.

La distribution des valeurs de SLA est légèrement différente selon les deux simulations (Fig.5.11b et 5.12b). Dans l'hémisphère Nord, les valeurs de SLA sont plus élevées que les valeurs standards lorsqu'elles sont estimées par ORColes (Fig.5.12b) et en moyenne plus faibles lorsqu'elles sont estimées par ORCve (Fig.5.11b). En revanche la distribution spatiale au niveau de l'hémisphère Sud est quasiment identique dans les deux cas.

Que ce soit pour $Vcmax$ ou SLA , on observe une bonne cohérence des patterns spatiaux obtenus avec ORCve et ORColes comparés à ORCstd. Dans l'hémisphère nord on observe une corrélation positive où l'on tend à faire augmenter à la fois $Vcmax$ et SLA avec ORCve comparé à ORCstd. A l'inverse dans l'hémisphère sud on observe une diminution de $Vcmax$ et une augmentation de SLA au niveau de l'équateur. Les similitudes observées entre les deux approches montrent que le cadre conceptuel d'ORColes permet de déterminer des traits cohérents avec ORCve qui représente une extrapolation empirique des observations, ce qui tend à valider l'ap-

proche de la coordination.

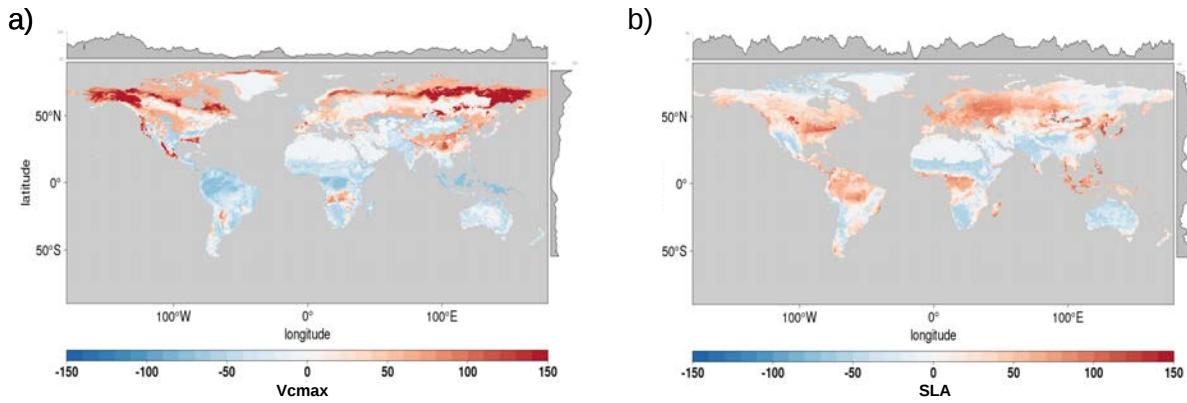


FIGURE 5.12 – Distribution spatiale des différences relatives (en %) entre ORColes et ORCstd pour a) $Vcmax_{25}$ et b) SLA. Des valeurs rouges représentent une surestimation des traits simulés par rapport à ORCstd. Sont représentés en haut et à droite les profils des moyennes latitudinales et longitudinales.

5.3.2.2 Projections futures

L'évolution des profils latitudinaux de $Vcmax_{25}$ avec le scenario RCP8.5 de l'IPSL sont similaires aux simulations historiques. On remarque dans la Fig.5.13, que les valeurs de $Vcmax_{25}$ estimées par ORCve restent stables sur le long-terme pour FS et FD (Fig.5.13a,b) suggérant ici encore que des relations calibrées avec des données spatiales ne sont pas adaptées pour représenter la variabilité temporelle des traits. A l'inverse, $Vcmax_{25}$ tend à diminuer fortement dans les hautes latitudes pour CS, de plus de 40% en 2080 comparé à la période 2006-2016, et à augmenter de plus de 60% dans les basses latitudes (Fig.5.13c).

Lorsque $Vcmax_{25}$ est estimé par ORColes, on remarque pour les trois groupes de PFT une diminution allant jusqu'à plus de 20% de $Vcmax_{25}$ sur la quasi totalité du profil (Fig..5.13i-iii). Ce résultat peut s'expliquer par l'augmentation des concentrations en CO₂ qui augmente l'efficacité du $Vcmax$ et non celle de $Jmax$. Du fait que le ratio $Jmax/Vcmax$ est constant cela implique que la régénération de la RuBP devient de plus en plus limitante et donc que la plante a besoin de moins d'azote. La variabilité inter-annuelle reste élevée avec ORCve, jusqu'à plus de 30% dans certain cas, comme par exemple pour les conifères sempervirents (Fig.5.13c). A l'inverse, la variabilité inter-annuelle de $Vcmax_{25}$ est en moyenne inférieure à 10% avec ORColes.

On remarque une diminution globale de 30% de $Jmax_{25}$ comparé à 2006-2016 pour FS estimé via ORCve. Pour FD, on note aussi une diminution de 10 à 20 % de $Jmax_{25}$ dans l'hémisphère Sud tandis que l'évolution reste quasiment stable dans l'hémisphère Nord. Enfin pour CS, l'évolution de $Jmax_{25}$ simulé par ORCve dans l'hémisphère Nord est l'opposé de la coordination de la photosynthèse avec une augmentation d'environ 30 % sur le long terme (Fig.S5.4c).

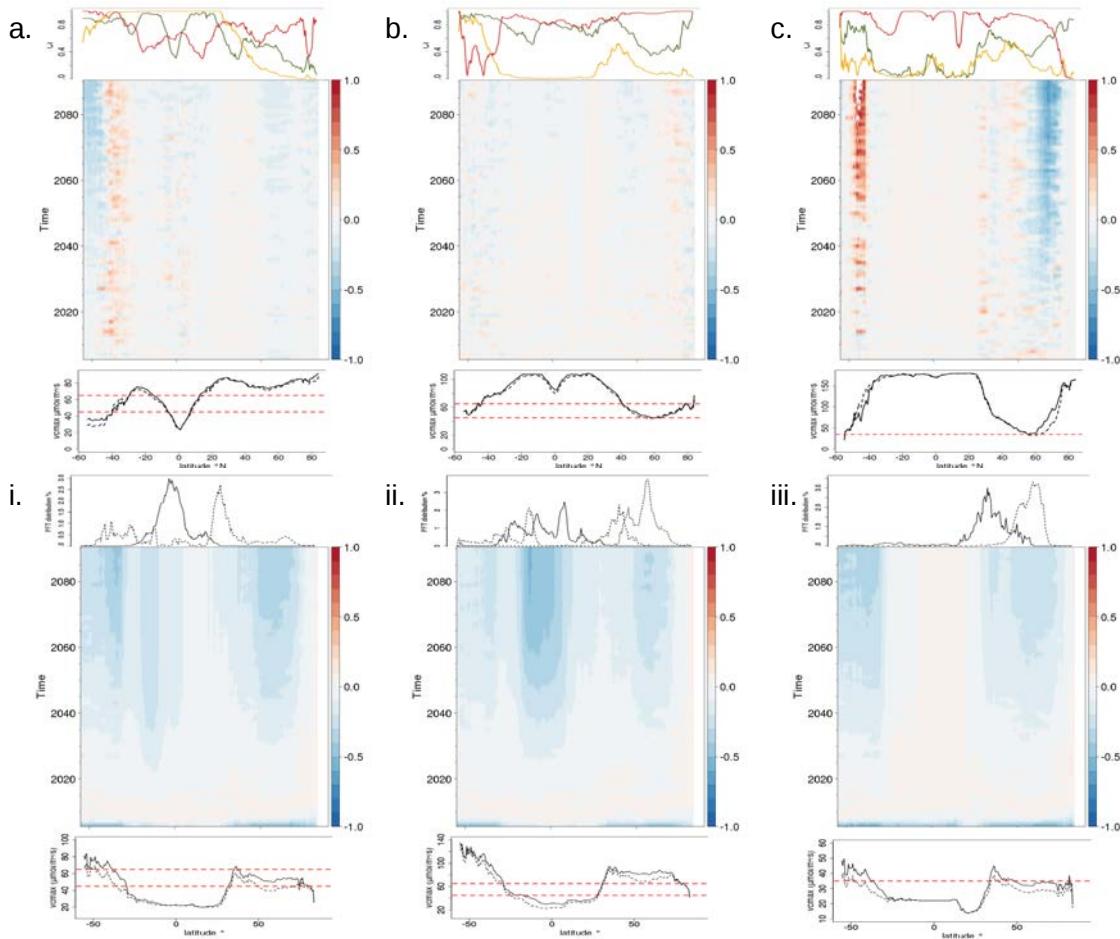


FIGURE 5.13 – Représentation de l'évolution spatio-temporelle de la différence relative $Vcmax_{25}$ par rapport à la moyenne sur la période 2006-2016 pour les projections futures (2006-2090) pour a-i) FS, b-ii) FD et c-iii) CS avec ORCve-ORCstd (a-c) ou ORColes-ORCstd (i-iii). La courbe supérieure représente IC et la distribution de la végétation tels que dans Fig.5.5 et 5.7. Au centre est représenté l'évolution de la moyenne latitudinale au cours du temps. La courbe inférieure représente la moyenne latitudinale de $Vcmax_{25}$ sur 2040-2050 (trait plein) et 2080-2090 (pointillés) en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Avec les ORCve, SLA tend globalement à diminuer de 10 à 20% sur le long terme par rapport à la période 2006-2016 (Fig.5.14). Seul le SLA pour les feuillus sempervirents augmente de plus de 30% au niveau des latitudes 40°S et 50°N (Fig.5.14a), ce qui fait écho à l'évolution observée avec ORColes (Fig.5.14i).

Lorsque SLA est estimé à partir de la coordination de la photosynthèse, on remarque une augmentation globale des valeurs d'environ 40% comparé à 2006-2016. Pour les feuillus décidus (Fig.5.14ii), les valeurs de SLA sont même doublées à partir de 2060 en milieu tropical comparativement à la période 2006-2016. Enfin l'évolution de Age_{crit} simulé avec la coordination de la photosynthèse est quasi-nulle pour les trois groupes de PFT (<1% ; Fig.S5.5).

Nous retrouvons certaines similitudes avec les deux approches. On observe une régulation négative du $Vcmax_{25}$ dans les deux cas, cependant ORCve et ORColes prédisent des évolutions opposées pour SLA. De même nous avons pu constaté une variabilité inter-annuelle forte des

traits simulés avec ORCve et une évolution moins importante qu'avec ORColes pour les projection futures. Ces résultats remettent en cause l'utilisation de relations calibrées à l'aide d'observations spatiales dans le but de prédire l'évolution temporelle des traits. Ces différents aspects sont interprétés et discutés en section 5.4.

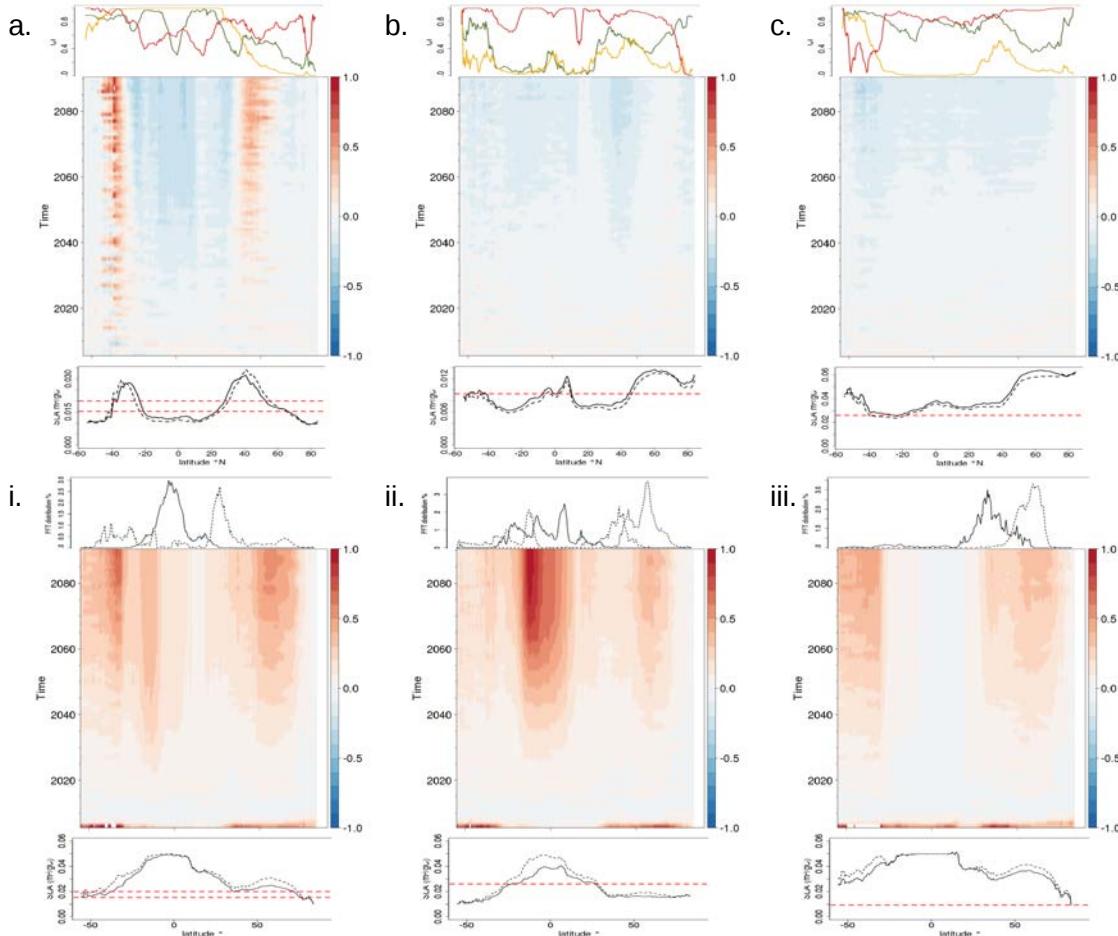


FIGURE 5.14 – Représentation de l'évolution spatio-temporelle de la différence relative de SLA par rapport à la moyenne sur la période 2006-2016 pour les projections futures (2006-2090) pour a-i) FS, b-ii) FD et c-iii) CS. Se référer à Fig.5.13 pour la légende.

5.3.3 Impact de la variation des traits sur les flux de carbone

Nous avons vu dans les sections 5.3.1 et 5.3.2 que les distributions et l'évolution des traits sont différentes d'une approche à l'autre. Dans les sections suivantes nous allons regarder quels sont leurs impacts sur les GPP simulées. Les différentes GPP simulées seront comparées à deux jeux d'observations issus des données de télédétection MODIS (données annuelles à 1km de résolution MOD17A3) et des données de Jung et al. (2011).

5.3.3.1 Différences d'estimation de la GPP

Les valeurs de GPP estimées par ORCve sont similaires à ORCstd pour les feuillus décidus et les conifères sempervirents sur la période 2000-2010 (Fig.5.15b,c). Pour FD, les profils latitu-

daux sont cohérents avec les observations dans les basses latitudes, cependant la GPP est fortement surestimé (>50%) dans les hautes latitudes (>30°N). Pour les conifères, ORCstd reproduit bien le profil de GPP observé tandis qu'ORCve tend à la surestimation de 20% dans les très hautes latitudes (>60°N).

En revanche pour les feuillus sempervirents la GPP simulée par ORCstd et ORCve ne permettent pas de reproduire les GPP observées. La GPP simulée par ORCve est plus faible de moitié au niveau équatorial et plus forte de 25% dans l'hémisphère nord (Fig.5.15a) par rapport à ORCstd. Cela s'explique principalement par l'incapacité d'ORCve à estimer V_{cmax} pour ce groupe de PFTs (Fig.5.11).

Avec la coordination de la photosynthèse, on s'attend à ce que la GPP simulée soit plus forte que la GPP observée du fait que la plante se retrouve en conditions optimales sans limitation d'azote. On remarque que la GPP simulée dans les basses latitudes avec ORColes permet de représenter correctement la GPP observée par MODIS et Jung et al. (2011).

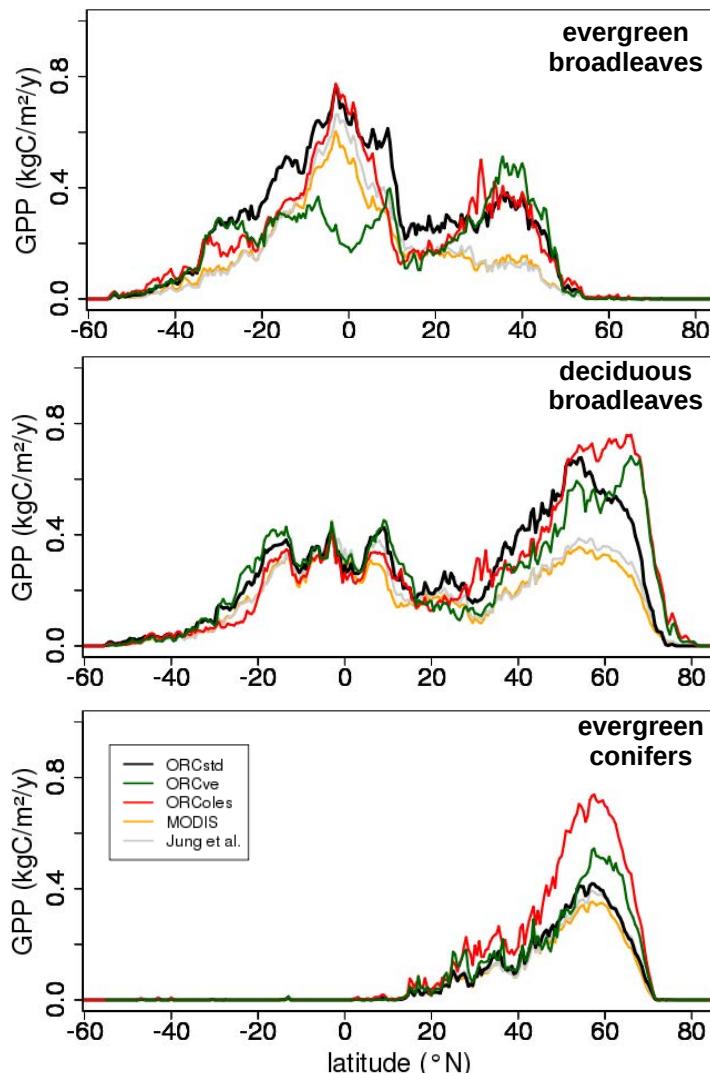


FIGURE 5.15 – Distribution latitudinale de la GPP en $\text{kgC m}^{-2} \text{an}^{-1}$ pour la période 2000-2010 pour FS, FD et CS.

Dans les hautes latitudes ($>30^{\circ}\text{N}$) en revanche, on remarque bien une surestimation de la GPP simulée par ORColes comme attendu, ce qui peut s'expliquer par les valeurs plus fortes simulées pour V_{cmax} .

Ce résultat suggère que l'assimilation dans les basses latitudes est moins limitée par l'azote que dans les hautes latitudes.

Lorsque l'on regarde les différences spatiales des flux de GPP simulés par ORCstd, ORCve et ORCcoles par rapport aux observations de [Jung et al. \(2011\)](#) (Fig.5.16), on remarque des différences notables entre les deux approches. L'approche ORCve tend à surestimer la GPP dans l'hémisphère Nord et à la sous-estimer au niveau de l'équateur (Fig.5.16b). Cette sous-estimation est liée à l'incapacité du modèle à estimer les valeurs de V_{cmax} (section 5.3.1). Pour ORCcoles, les différences spatiales sont comparables à ORCstd. On remarque une bonne correspondance des GPP simulées et observées au niveau de l'équateur. Cependant la GPP est sous-estimée dans les zones arides en dépit de se trouver dans une configuration “optimale” (Fig.5.16c). Cette sous-estimation de la GPP est liée à des valeurs de V_{cmax25} basses dans ces régions (Fig.5.12).

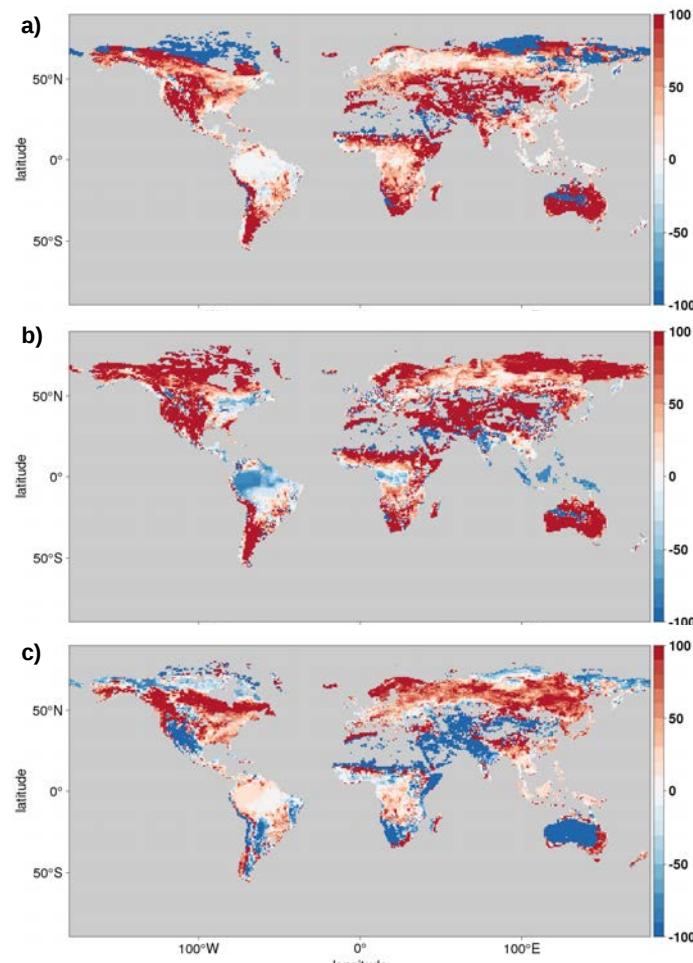


FIGURE 5.16 – Représentation spatiale de la différence relative moyenne de la GPP (%) par rapport aux observations de [Jung et al. \(2011\)](#) pour a) ORCstd, b) ORCve et c) ORColes de 1982 à 2011.

5.3.3.2 Impact sur les projections futures de la GPP

Dans la section précédente nous avons constaté des différences dans la distribution spatiale des GPP simulées par ORCve et ORColes. Dans cette section nous allons analyser l'impact de la variabilité des traits sur l'évolution temporelle des GPP simulées par les deux approches.

La valeur absolue de la GPP simulée avec ORCstd, ORCve ou ORColes est différente d'une configuration à l'autre. Sur la période 2000-2010, la GPP globale avoisine $113.2 \pm 9 \text{ PgC an}^{-1}$ avec ORCstd et $102.7 \pm 11.5 \text{ PgC an}^{-1}$ pour ORCve, ce qui est cohérent avec les valeurs estimées à partir des jeux de données MODIS ($111.6 \pm 0.6 \text{ PgC an}^{-1}$) et de [Jung et al. \(2011\)](#) ($121.6 \pm 1.6 \text{ PgC an}^{-1}$). En revanche, la GPP est de $149.3 \pm 6.7 \text{ PgC an}^{-1}$ lorsque qu'elle est simulée avec ORColes. Avec la version standard, les valeurs globales de GPP simulées font écho aux valeurs observées malgré les différences latitudinales notables pour les feuillus sempervirents et décidus (section 5.3.3.1). La plus forte GPP simulée par ORColes s'explique par le fait qu'ici V_{cmax} est en condition optimale sans limitation en azote.

La figure 5.17 illustre l'évolution de la GPP moyenne globale par rapport à la période 2000-2010 pour les différentes simulations avec le scenario RCP8.5 de l'IPSL. Avec la configuration standard d'ORCHIDEE (en noir), on remarque que la GPP globale augmente linéairement jusqu'à atteindre à la fin du siècle plus de 40% de sa valeur de 2010. Toutes les simulations prédisent un accroissement de la GPP sur le long terme. Malgré des évolutions de traits différentes pour ORCve et ORColes, nous observons un effet "tampon" de la plasticité des traits sur l'évolution de la GPP dans les deux cas. Les GPP globales simulées avec ORCve (courbe bleue) et avec ORColes (courbe rouge) ont un comportement similaire jusqu'en 2090.

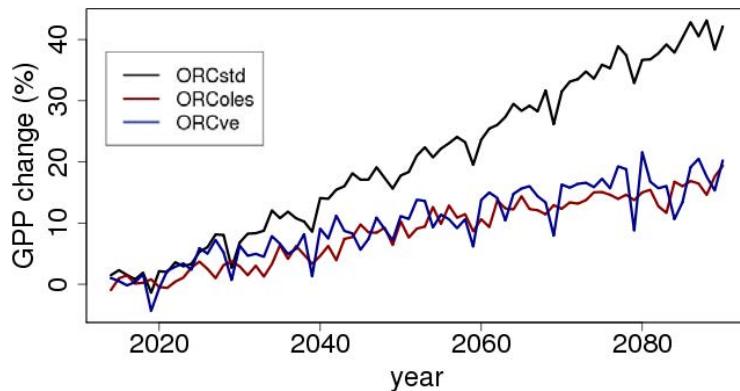


FIGURE 5.17 – Évolution temporelle de la GPP en pourcentage par rapport à l'année 2010 avec ORCstd (noir), ORCve (bleu) et ORColes (rouge).

En revanche, les variations de GPP sont différentes selon le groupe de PFT considéré. On peut remarquer que pour tous les PFTs, l'augmentation de la GPP avec ORCve ou ORColes est toujours inférieure à ORCstd (Fig.5.18), et que le comportement des différentes simulations est

similaire jusqu'en 2040.

Pour les feuillus sempervirents, on observe un déclin de la GPP simulée via ORCve par rapport à 2010, tandis qu'elle continue d'augmenter avec ORColes à partir de 2040. Ce déclin observé pour ORCve est principalement lié à l'incapacité du modèle à estimer les valeurs de V_{cmax} dans les régions tropicales.

Pour les feuillus décidus, on observe une augmentation quasi linéaire jusqu'à 2090 de la GPP via ORCve, tandis que la GPP ORColes se stabilise à partir de 2040.

Enfin on observe une augmentation de la GPP dans tous les cas avec les conifères sempervirents, allant jusqu'à 80% de la GPP de 2010 avec ORCstd, 50% avec ORCve et 30% avec ORColes (Fig.5.18).

Pour FD et CS, l'augmentation plus faible de la GPP pour ORColes comparée à ORCve s'explique par la diminution de V_{cmax25} observée en section 5.3.2 et qui compense l'augmentation du SLA.

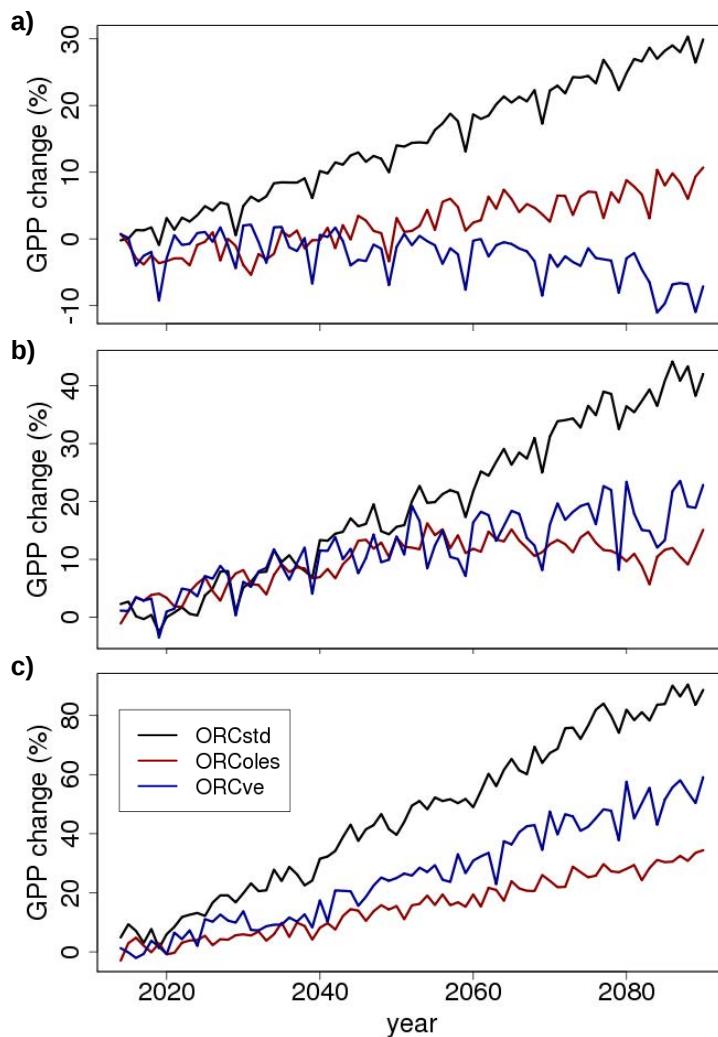


FIGURE 5.18 – Évolution temporelle de la GPP en pourcentage par rapport à l'année 2010 avec ORCve (bleu) et ORColes (rouge) pour a)FS, b)FD et c)CS

5.3.3.3 Variabilité spatiale et temporelle de la GPP

La figure 5.19 montre l'évolution sur la période historique de la variabilité spatiale et temporelle moyenne des estimations de GPP pour les différentes simulations. La variabilité spatiale correspond à l'écart-type de la GPP sur toute la grille, calculé chaque année (lignes en pointillés). La variabilité temporelle correspond à la moyenne glissante sur une période de 15 ans de l'écart type estimé en chaque point de grille.

On peut remarquer que la variabilité temporelle moyenne est plus faible que la variabilité spatiale. La variabilité temporelle de la GPP est similaire pour les simulations ORCstd et ORColes, autour de 0.5 TgC an^{-1} , et plus élevée avec ORCve (0.8 TgC an^{-1}). On remarque que la variabilité temporelle issue des observations est 5 fois plus faible que celle estimée à partir d'ORCstd et d'ORColes. Sur la période future, on note une augmentation de la variabilité temporelle d'environ 1.25 GgC an^{-1} entre 2020 et 2090 pour ORCstd et ORCve. En revanche la variabilité temporelle reste constante pour ORColes.

On observe des différences importantes de variabilité spatiale selon les différentes simulations. Sur la période historique, on note une bonne correspondance entre les variabilités spatiales simulées par ORCve et les observations de Jung et al. (2011) (2.5 TgC an^{-1}). On note aussi une différence de 0.5 TgC an^{-1} entre les observations MODIS et de Jung et al. (2011) sur la période 2000-2011. La GPP simulée sur la période historique avec ORColes donne la variabilité spatiale la plus forte, de l'ordre de 3.5 TgC an^{-1} .

Sur la période future, la variabilité spatiale de la GPP augmente pour toutes les simulations. On observe une augmentation de 11.3 GgC an^{-1} pour ORCstd sur la période 2020-2090, contre 4.9 et 5.5 GgC an^{-1} pour respectivement ORCve et ORColes.

La plasticité des traits réduit donc la variabilité spatiale de la GPP et l'augmentation de cette variabilité, mais augmente la variabilité temporelle par rapport à l'utilisation de traits fixes.

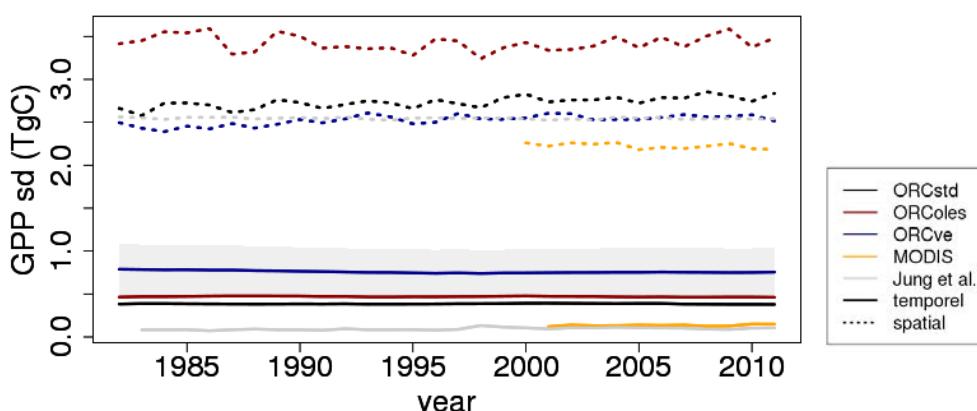


FIGURE 5.19 – Évolution de la variabilité spatiale et temporelle de la GPP en TgC de 1982 à 2011. La variabilité temporelle correspond à la moyenne glissante de la variance estimée en chaque point sur une fenêtre de 15 ans. La zone grisée correspond à l'écart-type de la variabilité temporelle de la GPP simulée via ORCve pour toutes les mailles.

La variabilité temporelle de la GPP est différente selon la localisation géographique considérée. En moyenne elle est toujours inférieure à la variabilité spatiale (zone grisée de Fig.5.19). Cependant elle est supérieure dans certaines régions. Sur la période 2000-2010 on observe une variabilité temporelle de la GPP pouvant atteindre $0.4 \text{ kgC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ dans zone tropicale et au sud des Etats-Unis avec les données MODIS (Fig.5.20d) et de Jung et al. (2011) (Fig.5.20e). On observe des variabilités similaires estimées par les deux jeux de données, cependant on note l'absence de variabilité temporelle de la GPP au niveau des zones de forêts tropicales comme en Amazonie avec les données de Jung et al. (2011), tandis que les données MODIS révèlent une variation de plus de $0.15 \text{ kgC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

Les trois configurations ORCstd, ORCve et ORColes simulent des variabilités interannuelles de GPP qui sont deux à trois fois plus importantes qu'observées, allant jusqu'à $0.9 \text{ kgC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Avec ORCstd et ORColes (Fig.5.20a,c) la variabilité temporelle de la GPP est plus faible dans l'hémisphère Nord que dans l'hémisphère Sud, tandis qu'avec ORCve (Fig.5.20b) la variabilité inter-annuelle de la GPP est forte partout. Ce résultat résulte de la forte variabilité inter-annuelle des traits observée en section 5.3.2.

L'implémentation de traits variables au sein du modèle ORCHIDEE n'a donc pas permis de reproduire la variabilité temporelle de la GPP. Dans cette étude, nous mettons les traits à jour tout les ans, ce qui pourrait être à l'origine de la forte variabilité temporelle observée. Or, dans la version standard d'ORCHIDEE, la variabilité temporelle est déjà importante dans l'hémisphère Sud et quasi-nulle dans l'hémisphère Nord malgré l'utilisation de traits fixes. D'autres mécanismes doivent donc être à l'origine de ces résultats. Par ailleurs, il est important de rappeler qu'il s'agit ici de la variabilité obtenue pour un seul modèle de circulation global (IPSL-RCP8.5) et qu'il est nécessaire d'approfondir ces résultats avec d'autres scénarios afin de confirmer ces résultats.

5.3.4 Facteurs influençant les flux de carbone

Jusqu'à présent nous avons vu que l'ajout d'une variabilité des traits dans ORCHIDEE a un effet tampon sur l'évolution de la GPP et augmente globalement sa variabilité spatiale et temporelle par rapport aux observations. De même, nous avons vu un impact différent des traits selon les PFTs considérés. Dans cette section nous analysons le rôle d'autre facteurs sur les estimations de GPP, que sont 1) les concentrations atmosphériques en CO₂, 2) le temps d'adaptation des traits au climat et 3) l'acclimatation de la phénologie (*SLA* et *Lage,crit*).

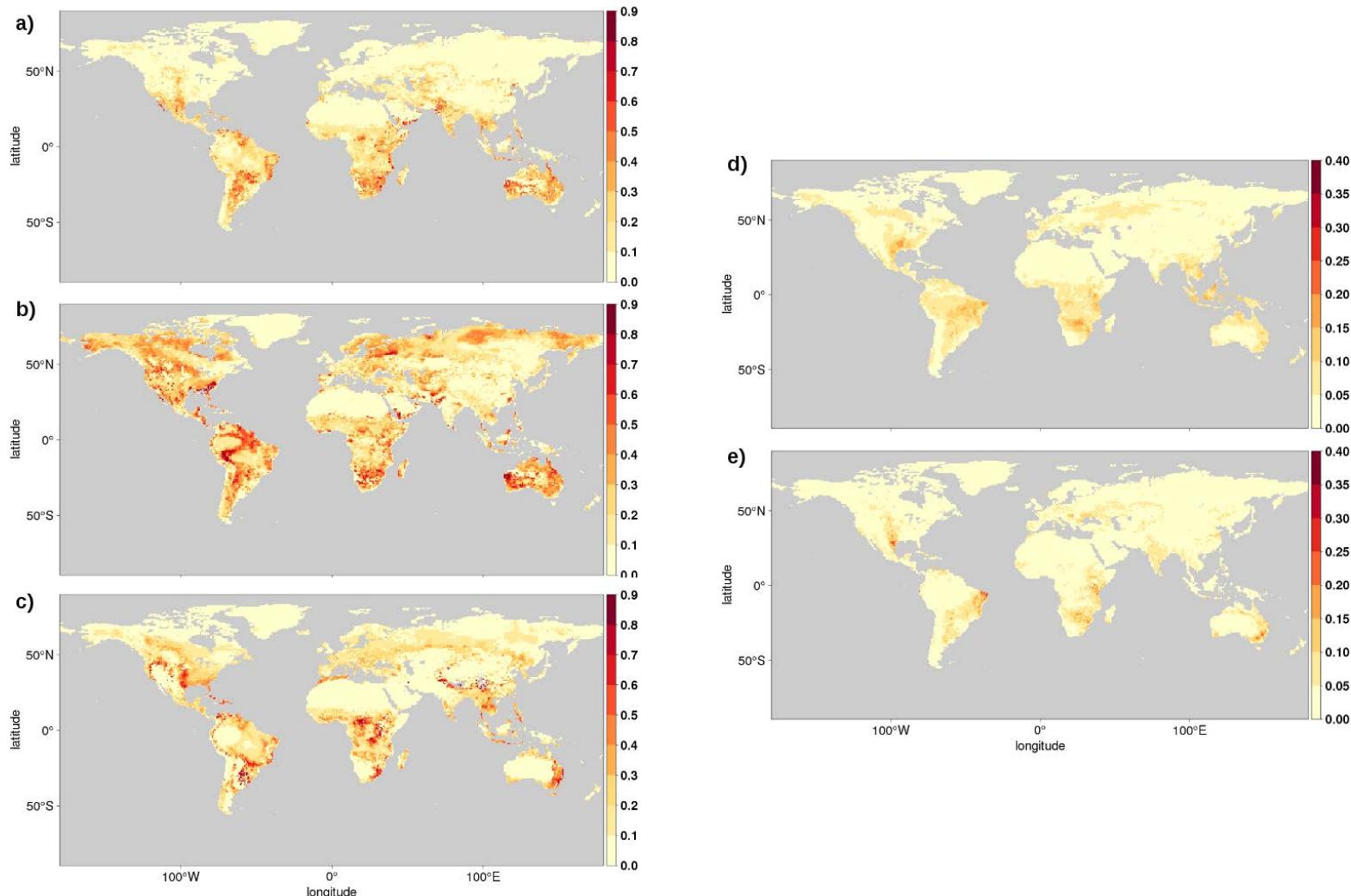


FIGURE 5.20 – Distribution moyenne de la variabilité temporelle de la GPP en kgC m^{-2} de 2000 à 2010 pour a)ORCstd, b)ORCve, c)ORColes, d)MODIS et e)Jung et al. La variabilité temporelle correspond à la moyenne glissante de la variance estimée en chaque point sur une fenêtre de 15 ans de 1901 à 2014 (2 ans pour les obs.).

5.3.4.1 Sensibilité aux concentrations en CO₂

Lorsque l'on désactive la sensibilité des traits *Vcmax* et *SLA* aux concentrations de CO₂ (Fig. 5.21, courbe verte) on peut remarquer une augmentation de la GPP plus importante à partir de 2040.

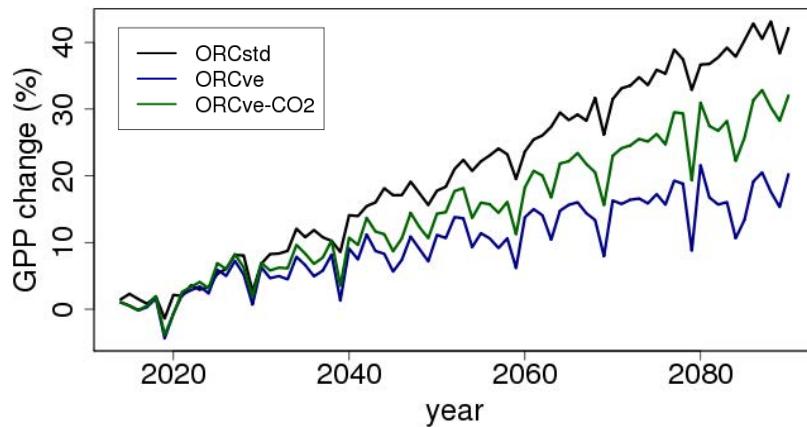


FIGURE 5.21 – Évolution temporelle de la GPP en pourcentage par rapport à l'année 2010 avec ORCstd (noir), ORCvce (bleu) et ORCvce-CO₂ (vert).

En revanche la sensibilité au CO₂ est surtout très importante pour les feuillus sempervirents (Fig. 5.22a). Avec la sensibilité au CO₂, la GPP décline à partir de 2040 tandis qu'elle continue d'augmenter si les concentrations en CO₂ ne sont pas prises en compte dans le calcul des traits, se traduisant par une différence de plus de 20% entre les deux cas.

L'impact sur les deux autres groupes de PFTs est notable mais reste inférieur à 10%.

5.3.4.2 Impact de la durée d'adaptation des traits

Nous avons évoqué en section 5.2.4 l'incertitude liée à l'utilisation de relations définies sur des gradients spatiaux dans le but de prédire l'évolution temporelle des traits. Dans cette section nous regardons donc la sensibilité des flux de GPP à différents temps d'adaptation des traits.

L'impact de la durée d'adaptation des traits sur la GPP est notable lorsque l'on considère des temps d'acclimatation longs. La figure 5.23 illustre les différences de GPP lorsque l'on considère les simulation 5a (pointillés) ou 15a (plein) par rapport à la simulation 1a (mise à jour annuelle des traits). On peut remarquer qu'avec la simulation 5a, la différence de GPP n'excède pas 5 PgC an⁻¹ comparée à 1a. En revanche la différence atteint jusque 12PgC avec la simulation 15a, ce qui représente environ 4% de la GPP totale. On remarque par ailleurs l'impact du temps d'adaptation des traits est maximal vers 2050, mais la différence s'amenuise jusque 2090.

L'impact du temps d'acclimatation est surtout visible pour les feuillus décidus et dans une moindre mesure pour les feuillus sempervirents. En revanche elle n'est quasiment pas perceptible pour les conifères sempervirents.

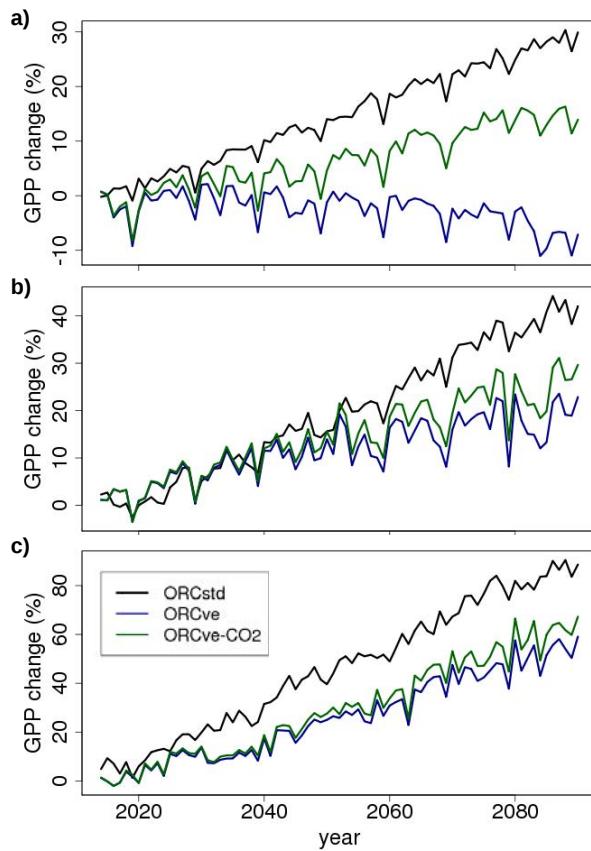


FIGURE 5.22 – Évolution temporelle de la GPP en pourcentage par rapport à l'année 2010 avec ORCve (bleu) et ORCve-CO₂ (vert) pour a)FS, b)FD et c)CS

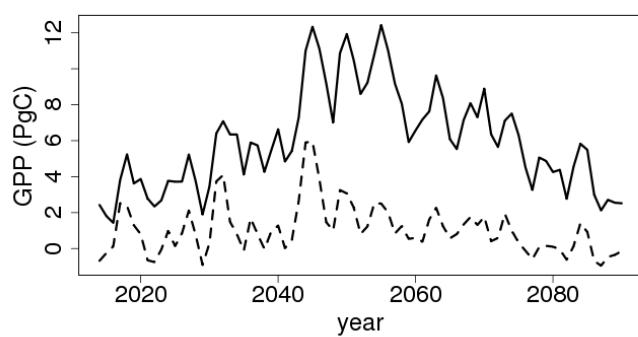


FIGURE 5.23 – Comparaison de la différence de GPP (PgC) avec les traits mis à jours tous les 5 ou 15 ans sur la période 2010-2090. En pointillés la différence absolue de GPP entre les simulations 5a et 1a, en trait plein entre 15a et 1a.

La modification du temps d'adaptation des traits ne modifie que très légèrement la variabilité temporelle et spatiale de la GPP. Cela suggère que la variabilité des flux de carbone est principalement gouvernée par le climat plutôt que par le temps d'acclimatation des traits.

5.3.4.3 Impact du *Leaf Economic Spectrum*

Le couplage de la coordination de la photosynthèse avec la relation du *LES* liant *SLA* à $L_{age,crit}$ introduit des interactions complexes sur la GPP. Du fait de la co-variation de $Vcmax$, *SLA* et $L_{age,crit}$, on s'attend à trouver des amplifications ou des réductions de la GPP. Dans cette section nous cherchons donc à analyser l'impact de ces rétro-actions en considérant seulement $Vcmax$ variable tandis que *SLA* et $L_{age,crit}$ restent constants.

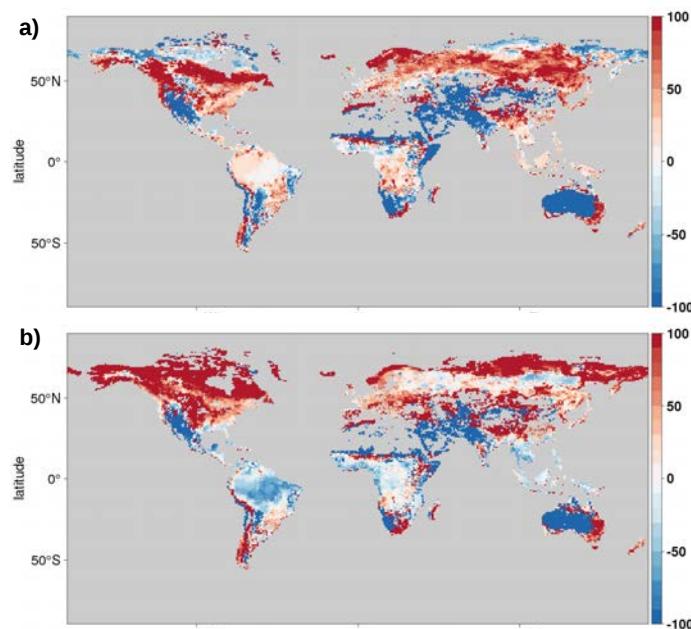


FIGURE 5.24 – Représentation spatiale de la différence relative moyenne de la GPP (%) par rapport aux observations de Jung et al. (2011) pour a) ORColes et b) ORCco de 1982 à 2011.

Le couplage du *LES* à la coordination de la photosynthèse a un effet notable sur la distribution spatiale de la GPP. L'utilisation d'une relation de *trade-off* entre *SLA* et $L_{age,crit}$ modifie légèrement le profil latitudinal de GPP au niveau équatorial pour FS (Fig.5.24). En effet avec juste la coordination de la photosynthèse, la GPP est en moyenne sous-estimée entre les latitudes 0 et 30°S et l'ajout du *LES* corrige partiellement cette sous-estimation. On note aussi des différences dans les hautes latitudes avec une diminution de plus de 20% de la GPP dans l'hémisphère Nord pour FD qui corrige la surestimation observée avec ORCco. A l'inverse on note une augmentation d'environ 5% de la GPP pour CS lorsque l'on applique la relation $SLA=f(L_{age,crit})$ tandis que la GPP était déjà surestimée avec ORCco. Ce résultat suggère que les relations du *LES* utilisées pour ces PFTs sont à reconsidérer.

La GPP simulée par ORCco est équivalente à ORCstd sur la période historique jusque 1975 (Fig.5.25). Tandis que la GPP continue d'augmenter avec ORCstd pour atteindre en 2014 plus de

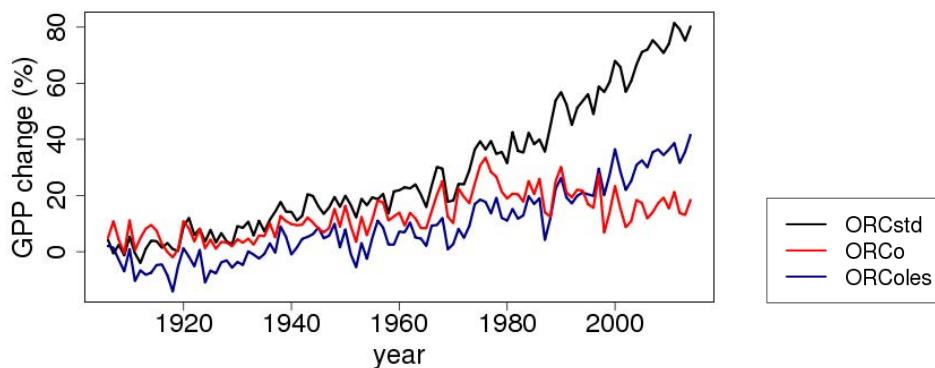


FIGURE 5.25 – Comparaison de l'évolution de la différence relative de la GPP simulée avec ORCco et ORColes sur la période 1910-2014 par rapport à la moyenne sur la période 1900-1910.

70% de sa valeur en 1901, elle tend à se stabiliser autour de 20% et à légèrement décroître jusqu'à 2014 avec ORCco. Avec ORColes, la GPP augmente de 1910 à 2014 jusqu'à atteindre environ 40% de sa valeur initiale.

La stabilisation observée par ORCco est liée au fait que seul $Vcmax_{25}$ diminue et contrebalance l'effet de fertilisation du CO₂ observé dans les autres simulations. Cette stabilisation de la GPP semble indiquer que la photosynthèse est limitée par Wj . Or avec un $Vcmax_{25}$ fixe, on observe tout de même une augmentation de la GPP, ce qui prouve que l'on a pas de saturation liée à la lumière. Avec ORColes, la diminution du $Vcmax_{25}$ est contrebalancée par une augmentation importante du SLA ($L_{age,crit}$ variant peu) et donc du LAI et de la GPP.

L'ajout de la relation entre SLA et $L_{age,crit}$ à la coordination de la photosynthèse a donc un impact important sur la variabilité spatiale et temporelle des GPP simulées.

5.4 Discussion

5.4.1 Estimation des traits par deux approches différentes

Dans cette étude, nous avons implémenté dans ORCHIDEE deux méthodes permettant de simuler la variabilité spatiale et temporelle des traits pour les différents PFTs forestiers. La première, ORCve, reprend la méthode de Verheijen et al. (2015) et définit des relations traits-climat basées sur des observations. La seconde, ORColes, assume une optimisation des processus photosynthétiques et la teneur en azote foliaire à partir de laquelle différents traits peuvent être facilement estimés. Il faut donc garder en tête pour l'interprétation des résultats que la variabilité simulée par l'une ou l'autre des approches ne représente pas les mêmes processus : d'un côté nous observons une réponse théorique optimale aux conditions environnementales, de l'autre une extrapolation des observations à l'échelle globale.

Cohérence des traits simulés : Les valeurs de traits estimées par les deux approches sont cohérentes entre elles et par rapport aux distributions observées. L'approche conceptuelle ORColes permet de retrouver des valeurs de traits semblables aux valeurs extrapolées par l'approche ORCve. Que ce soit pour $Vcmax$ ou SLA , on observe une bonne cohérence des patterns spatiaux obtenus avec ORCve et ORColes comparés à ORCstd (Fig.5.11). Ce résultat n'est pas intuitif et tend à valider l'approche ORColes afin de simuler la variabilité des traits.

Les différences entre les valeurs prédites et observées pour SLA et $L_{age,crit}$ estimés via ORColes peuvent être interprétées par le fait qu'on observe ici des traits estimés à partir de quantités optimales d'azote foliaire. En effet SLA est largement surestimé, de même que $L_{age,crit}$ est plus faible pour les espèces sempervirentes (Fig.5.7). La prise en compte des limitations en azote devrait donc permettre d'améliorer les distributions de traits observées. Par ailleurs, on remarque aucune variation significative de $L_{age,crit}$ (Fig.5.10) suggérant, soit que les relations utilisées ici ne sont pas adaptées. Malgré l'insensibilité de $L_{age,crit}$ au cours du temps, on retrouve certaines similitudes entre les profils latitudinaux simulés et observés, qui n'étaient pas explicitement prescrits dans ORCHIDEE et découlent donc de la coordination de la photosynthèse. Par exemple, on peut remarquer une augmentation de $L_{age,crit}$ dans les hautes latitudes simulé par ORColes qui fait écho aux gradients observés par Reich et al. (2014).

A l'inverse nous avons remarqué l'incapacité d'ORCve à reproduire correctement les valeurs de $Vcmax_{25}$ et $Jmax_{25}$ dans certaines zones. Ce résultat suggère que les relations empiriques définies à partir d'un nombre insuffisant d'observations ont un pouvoir de prédiction limité et fonctionnent principalement dans les zones géographiques où elles ont été définies. De même, nous pouvons remettre en cause la généralité des données issues de la base TRY. Pour cette étude tous les traits ont été utilisés sans normalisation par l'état des peuplement et des conditions de mesures. De même il s'agit de traits mesurés à l'échelle foliaire. Or nous avons vu en section 3 que le modèle ORCHIDEE ne peut pas utiliser directement les valeurs observées.

Variabilité spatiale et temporelle : Avec les deux méthodes, nous pouvons observer des différences spatiales et temporelles importantes dans l'estimation des traits (Fig.5.11) ce qui souligne les limites de l'approche PFT classique.

On peut remarquer que les deux approches, qui diffèrent dans leur paramétrisation, ont certains comportements communs. Sur les simulations historiques, aussi bien ORCve qu'ORColes simulent des valeurs de $Vcmax_{25}$ plus fortes dans l'hémisphère Nord par rapport aux valeurs standard d'ORCHIDEE et plus faibles dans l'hémisphère Sud. De plus on peut remarquer une diminution de $Vcmax_{25}$ au cours du temps dans les deux approches, mais plus prononcée avec ORColes. On a donc une cohérence spatiale des traits simulés.

Pour ORCve, on observe une variabilité temporelle importante des traits, même lorsqu'ils sont mis à jour tous les 5 ou 15 ans. Les variations inter-annuelles sont importantes, et on observe que $Vcmax_{25}$ peut varier de plus de 40% entre deux années consécutives dans les zones de répartition des PFTs (Fig.5.8a,b,c). Ce résultat suggère que les relations établies à partir des observations sont très sensibles au climat et remet en question la robustesse de cette approche.

pour une utilisation globale.

En revanche, la stabilité d'ORColes (qui est en fait piloté par la coordination) est intéressante dans la mesure ou l'échelle d'adaptation est assez courte. Les valeurs d'azote sont calculées à chaque pas de temps mais ont été moyennées afin d'obtenir une variation saisonnière équivalente à l'approche ORCve. Avec ORcoles, la faible variabilité temporelle de $L_{age,crit}$ peut être expliquée en parti par certaines relations avec un R^2 faible. L'utilisation d'une relation liant directement SLA à $L_{age,crit}$ (Reich et al., 1999) permettrait de corriger ce problème.

5.4.2 Impact de la variabilité des traits sur le comportement d'ORCHIDEE

Dans ORCstd, on fait l'hypothèse qua la plante ne fait face à aucune limitation en azote ou de régulation négative liée au CO₂ (Ainsworth and Long, 2005; Leakey et al., 2012), phénomène observé et discuté sur la surestimation des puits par les modèles sans azote (Thornton et al., 2007; Zaehle et al., 2010; Piao et al., 2013). La différence de GPP estimée autour 40% entre ORCstd et les deux approches représente donc tout à fait l'effet "théorique" attendu sans limitation en azote. ORCve rend compte d'une part de cette régulation négative du fait que les relations sont calibrées sur les observations qui intègrent le phénomène et qu'on l'on a représenté de manière explicite la fertilisation au CO₂ (Eq.5.2). Avec ORCve, la fertilisation au CO₂ sur les estimations de GPP a impact important et différent selon les PFTs considérés. L'impact est important pour les feuillus sempervirents. En revanche pour les autres PFTs, l'impact de la fertilisation au CO₂ des traits sur la GPP est inférieur à 10% de la GPP totale. Ces différences peuvent s'expliquer par le manque de données disponibles pour la calibration des paramètres pour chaque PFT.

En revanche, on voit que cette régulation négative est une propriété émergente de la coordination de la photosynthèse, induisant une baisse du $Vcmax_{25}$. Le cadre théorique de la coordination permet donc d'expliquer en partie cette régulation négative de la GPP.

Les deux approches prédisent une évolution différente de SLA. Avec ORCve, SLA diminue au cours du temps. Ce phénomène, selon Verheijen et al. (2015) s'explique par le fait que la fertilisation au CO₂ implique une augmentation des carbohydrates non structurels (Poorter et al., 2009; Leakey et al., 2012). A l'inverse, ORColes prédit une augmentation du SLA. Cette augmentation est aussi cohérente avec le fait qu'une diminution du $Vcmax_{25}$ est associée à une réduction de l'azote foliaire qui est réalloué à d'autres structures de la plante afin de maximiser le gain de carbone.

Un deuxième point qui ressort de cette étude est que la plasticité des traits tend à réduire la variabilité spatiale de la GPP et surtout qu'elle réduit l'augmentation de cette variabilité observée avec ORCstd. On sait que l'une des conséquences du changement climatique est l'augmentation de la variabilité climatique qui se traduit par une augmentation de la variabilité de la production. La plasticité a donc un effet tampon sur les effets du changement climatique, et l'on note cette effet tampon dans les deux approches.

Avec ORColes, on s'attend a une surestimation de la GPP dans tous les cas du fait que le système est supposé en conditions optimales de photosynthèse. Or, on remarque que la coordination seule tend à sous-estimer les flux de GPP dans les zones tropicales. De même, les simulations

ne prenant en compte que la coordination, prédisent une stabilisation de la GPP au cours du temps. Couplée au *LES*, on remarque que la sous-estimation de la GPP dans les basses latitudes est corrigée. De même, l'adaptation du *SLA* contre-balance la diminution du $Vcmax_{25}$ ce qui se traduit par la disparition du plateau de GPP observé avec ORCco.

Comparaison d'ORCve aux résultats de Verheijen et al. : Les différences observées entre les résultats de Verheijen et al. (2015) et cette étude peuvent être expliquées par les structures différentes de JSBACH et d'ORCHIDEE. A l'inverse de JSBACH où phénologie et productivité sont découplées, les variations de *SLA* et d'assimilation vont impacter la biomasse foliaire et donc le LAI dans ORCHIDEE, qui aura lui même une rétro-action importante sur l'assimilation. Contrairement à ORColes, $Lage,crit$ n'est pas variable dans ORCve. Or ce trait joue un rôle prédominant dans la phénologie et la modulation de l'assimilation. L'implémentation de relations liant $Lage,crit$ au climat sont nécessaires afin d'approfondir nos résultats. De même dans notre étude nous n'avons pas de variables relatives à l'humidité du sol ou même à la fertilité comme dans Verheijen et al. (2015), du fait que leur représentation dans ORCHIDEE n'est pas assez robuste.

Impact du temps d'adaptation des traits à la vitesse des changements globaux : L'utilisation de traits variables a un impact important sur l'évolution de la GPP sur le long terme. En revanche les relations traits-climat utilisées ici étant calibrées sur des gradients climatiques spatiaux, il est difficile de distinguer les composantes temporelles et spatiales de l'acclimatation.

En faisant varier le temps d'adaptation des traits de 1 à 15 ans, les différences de GPP qui en résultent sont minimes quelque soit le type de végétation considéré, et ne dépassent pas 4% de la GPP totale. De même la variabilité spatiale est en moyenne supérieure à la variabilité temporelle de la GPP. Cela prouve que la variabilité est largement pilotée par le climat et que le choix de la période d'adaptation des traits n'est, *a priori*, pas un point critique pour l'estimation de la GPP. En revanche le temps d'adaptation des traits peut avoir un impact significatif dans la composition des communautés végétales (Meng et al., 2015), ainsi qu'à la réponse des arbres aux différents stress environnementaux qui seront de plus en plus fréquents (Niinemets and Keenan, 2014).

On remarque tout de même certaines régions dans lesquelles la variabilité temporelle est supérieure à la variabilité spatiale. Ce résultat suggère que les relations traits-climat établies sur des gradients spatiaux ne peuvent pas s'appliquer partout.

5.4.3 Intérêt des relations empiriques pour la modélisation à large échelle

Les deux approches ont montré un impact significatif de la variabilité des traits sur les GPP du modèle ORCHIDEE (section 5.3.3). Cependant de nombreuses incertitudes pèsent sur ces méthodes et doivent être considérées dans l'interprétation des résultats, ainsi que pour leur implémentation future dans les modèles globaux.

Comme évoqué en section 5.4.1, les relations empiriques établies sur les observations actuelles permettent de simuler plus ou moins correctement les valeurs de traits dans les zones où elles ont été définies. Dans le cas de l'approche ORCve, les relations impliquant $Vcmax_{25}$ et $Jmax_{25}$ ont été calibrées sur un nombre insuffisant d'observations. Bien que l'utilisation de la moyenne pondérée des communautés permet de réduire les biais au niveau des observations, beaucoup de relations ont une valeur de prédiction trop faible (Table 5.4) ce qui ne permet pas de prédire les traits dans toutes les conditions environnementales. On a pu remarquer une grande sensibilité au type de relations utilisées qui impactent de manière importante notre indice de confiance, et par conséquent les capacités de prédiction. L'implémentation de tels processus dans les modèles globaux nécessite donc d'établir des relations plus robustes.

A l'inverse, l'utilisation de la théorie de la coordination de la photosynthèse permet d'estimer de façon plus satisfaisante les valeurs de paramètres à la surface du globe. En revanche dans les deux approches, les relations utilisées sont basées sur des observations récentes. Elles ne reflètent donc probablement pas le comportement réel des traits sur le long terme. De plus, les relations sont bornées avec ORCve, ce qui nous place dans une approche conservatrice et limite ainsi l'adaptation des traits au cours du temps. Des incertitudes quant à l'acclimatation de telles relations au cours du temps, de la réponse des communautés ou même des interactions avec d'autres facteurs, restent donc à éclaircir avant de pouvoir les intégrer dans des modèles globaux.

Dans nos simulations nous avons fixé la composition de la végétation au cours du temps. Or la réponse au niveau de la communauté végétale peut être influencée par des modifications de la composition en PFTs ([Meng et al., 2015](#)). Même si nos résultats suggèrent que la variabilité de la GPP semble principalement être pilotée par le climat, la variabilité des traits peut influencer la dynamique de la végétation qui aurait ainsi une rétro-action sur les flux de carbone non négligeable. De récentes études suggèrent que le climat n'a qu'une influence partielle sur les traits photosynthétiques et phénologiques, et [Heberling and Fridley \(2012\)](#) et [Reichstein et al. \(2014\)](#) mettent en avant l'influence des facteurs biogéographiques dans la modulation des traits.

Finalement, une des plus grosses difficultés à l'heure actuelle reste de pouvoir séparer correctement les composantes spatiales et temporelles de l'acclimatation des traits. Les relations utilisées dans cette étude sont calibrées sur des gradients spatiaux importants, mais sur peu d'années. Ainsi ces relations ne nous permettent pas de séparer les ajustements rapides de l'acclimatation sur le long terme. [Yamori et al. \(2014\)](#) met en avant des capacités d'adaptation différentes selon le PFT et la voie photosynthétique des différentes espèces. De même les plantes qui vivent déjà dans un environnement variable auront plus de chance de s'adapter que celles qui vivent dans un environnement constant ([Smith and Dukes, 2013](#)). Ce constat pose la question de la capacité d'adaptation des différents PFTs à des changements environnementaux trop rapides. Malgré un effet relativement faible du temps d'adaptation des traits dans notre étude, une séparation distincte des ajustements rapides et lents sur des traits est nécessaire si l'on veut coupler de telles relations à la dynamique de la végétation.

5.5 Conclusion et perspectives

Dans cette étude nous avons évalué le rôle de la plasticité des traits dans le modèle global ORCHIDEE par une approche empiriques et une approche théorique permettant d'estimer les valeurs de traits photosynthétiques et phénologiques à partir du climat.

Ces deux approches montrent une variabilité temporelle et spatiale des traits importante ce qui confirme les limites d'une approche par PFTs classique. Dans les deux cas, on observe des traits cohérents avec les observations et nous montrons un impact important de la variabilité des traits sur l'assimilation du CO₂ par les écosystèmes forestiers.

L'approche empirique définie par Verheijen et al. (2015) est soumise à de fortes incertitudes et les données actuelles ne permettent pas d'obtenir des relations assez robustes pour les utiliser dans des modèles globaux. A l'opposée, l'approche théorique de la coordination de la photosynthèse permet d'estimer des distributions de traits réalistes et comparables à l'approche empirique. Elle permet aussi de simuler des GPP réalistes sans nécessiter une calibration par des données d'observations, et on observe des propriétés émergentes de la coordination comme la régulation négative liée à la fertilisation du CO₂. L'approche de la coordination de la photosynthèse semble donc prometteuse afin d'introduire de la plasticité des traits au sein d'ORCHIDEE. La prochaine étape étant le couplage de cette approche avec le cycle de l'azote dans ORCHIDEE.

Les deux approches soulignent l'effet tampon de la plasticité des traits sur la variabilité spatiale et temporelle de la GPP. La variabilité temporelle des traits ne semble pas beaucoup affecter la GPP ce qui suggère que la variabilité spatiale a le plus d'influence. En revanche vu que nos deux approches sont soumises à de fortes incertitudes, il est difficile de séparer correctement les composantes spatiales et temporelles de l'acclimatation et des études complémentaires sont nécessaires afin d'approfondir le lien entre la plasticité des traits et les flux bio-géochimiques. Différents modèles d'acclimatation sont déjà disponibles dans la littérature (Smith and Dukes, 2013) et peuvent être implémentés dans ORCHIDEE. Afin de pallier aux différentes incertitudes évoquées en discussion, l'utilisation de modèles mécanistes robustes est préférable à des relations empiriques définies sur un nombre trop faible d'observations.

Toutes les simulations ont été réalisées avec le modèle climatique RCP8.5 de l'IPSL. Une étude réalisée avec d'autres scénarios, tels que ESM et HADGEM2 (Dunne et al., 2012, 2013; Jones et al., 2011) ainsi que les scénarios RCP4.5, pourrait permettre d'approfondir notre compréhension de l'impact de la variabilité des traits sur les sorties du modèle ORCHIDEE. Par ailleurs, de nombreuses interactions entre les traits n'ont pas été prises en compte, mais les premiers résultats de cette étude sont encouragés l'implémentation de relations supplémentaires. En effet de nombreuses études mettent en évidence une influence directe du climat sur certains traits tels que la conductance stomatique (Medlyn et al., 2011) ou encore l'allocation de la biomasse (Franklin et al., 2012). De même, de nombreux *trade-off* sont dépendants de la quantité d'azote foliaire (Wright et al., 2004; Reich et al., 2006; Walker et al., 2014). En ce sens, l'approche utilisant la théorie de la coordination de la photosynthèse est idéale pour être couplée au LES.

5.6 Informations supplémentaires

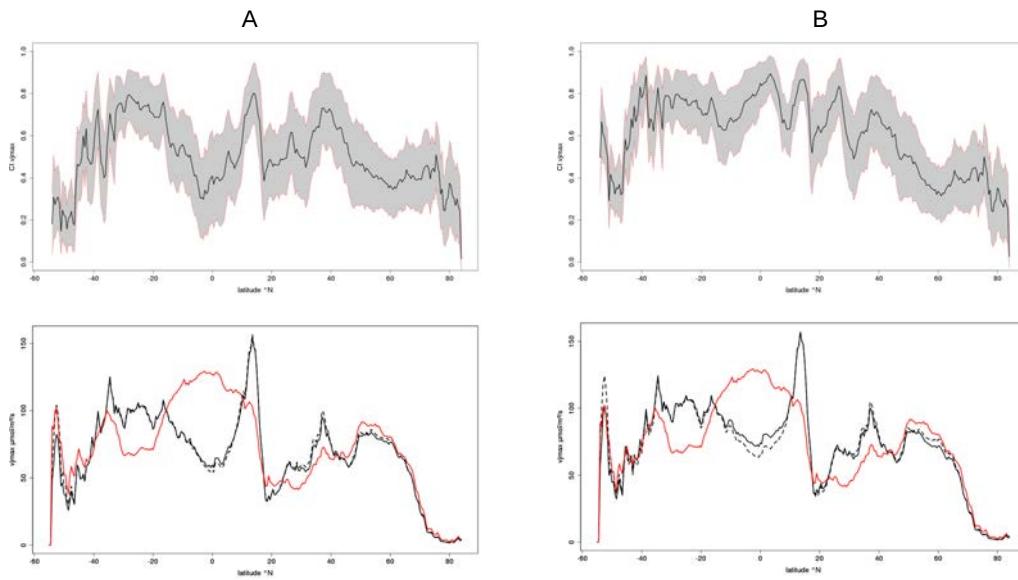


Figure S 5.1 – Comparaison des J_{max25} simulés sur la période historique avec deux relations différentes définie A) par le meilleur R^2 , B) un nombre minimal de variables. Le panneau supérieur représente la valeur moyenne de CI (noir) ainsi que l'erreur standard associée en fonction de la latitude. Le panneau inférieur représente la valeur de J_{max25} en fonction de la latitude dans la configuration ORCstd (rouge) ou ORCvce (noir).

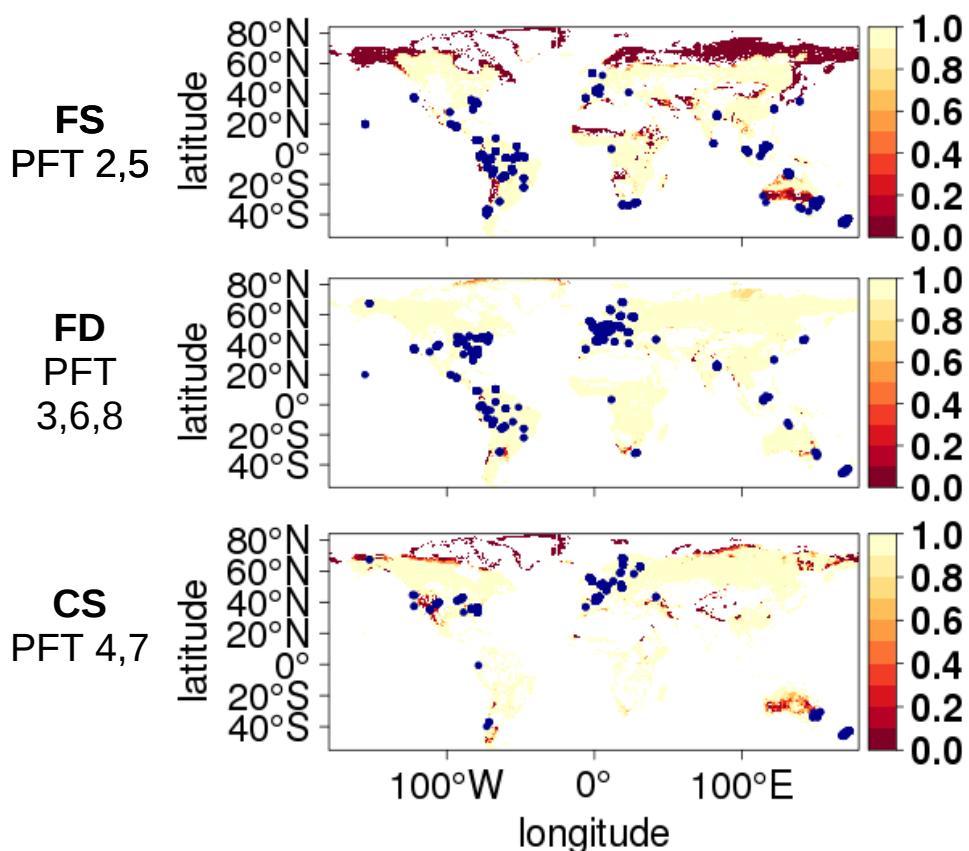


Figure S 5.2 – Distribution spatiale des IC (0-1) moyens pour *SLA* pour FS, FD et CS sur la période 1990-2000. IC=1 signifie que la valeur du trait calculé est située dans la distribution observée. IC est pondéré par la fraction de végétation des PFTs. Les points bleus représentent les observations de la base TRY (à titre d'information car incomplètes par rapport à l'étude de VE15). Lorsque la zone est blanche, le PFT n'est pas présent.

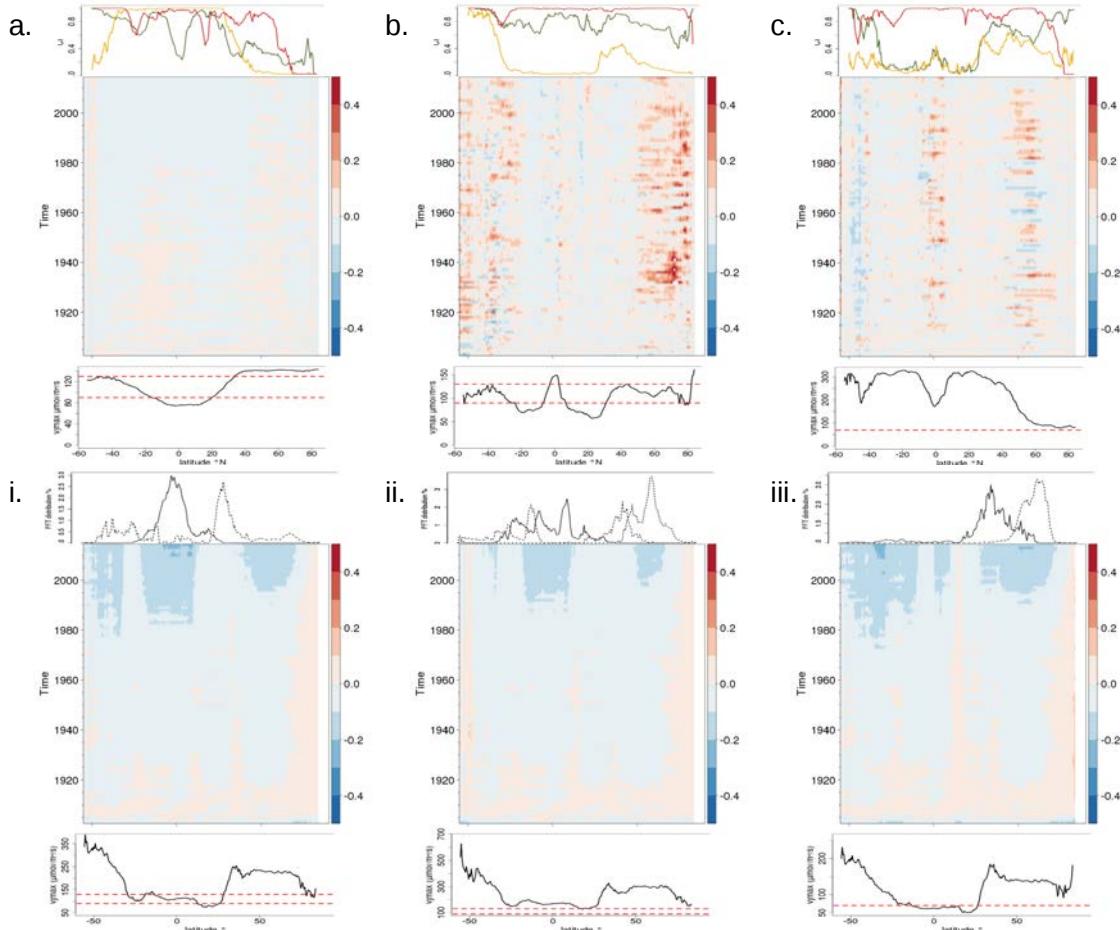


Figure S 5.3 – Représentation de l'évolution spatio-temporelle de la différence relative de J_{max25} par rapport à la période 1901-19010 pour les simulations historiques (1901-2014) pour a-i) FS, b-ii) FD et c-iii) CS avec ORCve-ORCstd (a-c) ou ORColes-ORCstd (i-iii). La courbe supérieure représente IC et la distribution de la végétation tels que dans Fig.5.5 et 5.7. Au centre est représentée l'évolution de la moyenne latitudinale au cours du temps. La courbe inférieure représente la moyenne latitudinale de J_{max25} sur 2000-2014 en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

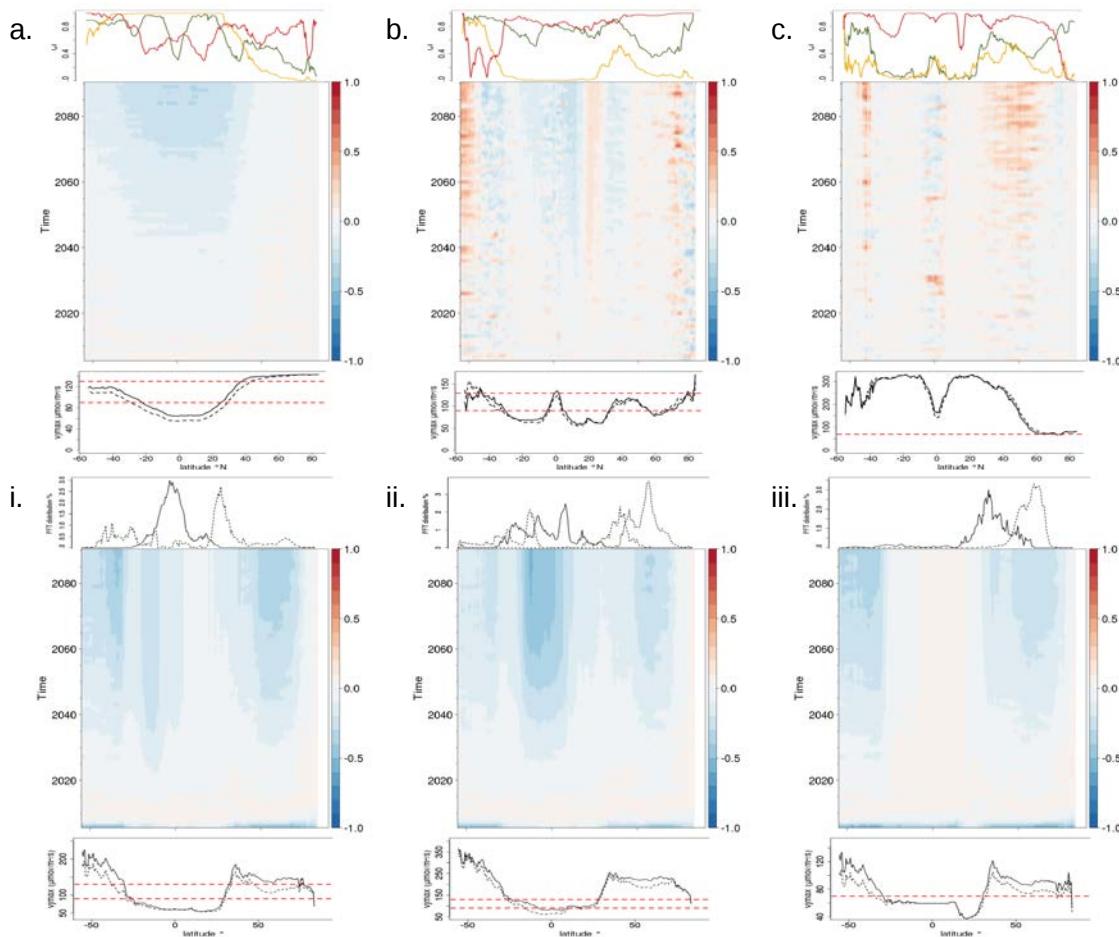


Figure S 5.4 – Représentation de l'évolution spatio-temporelle de la différence relative de J_{max25} par rapport à la période 2006-2016 pour les projections futures(2006-2090) pour a-i) FS, b-ii) FD et c-iii) CS avec ORCve-ORCstd (a-c) ou ORColes-ORCstd (i-iii) (légende cf. Fig.S5.3).

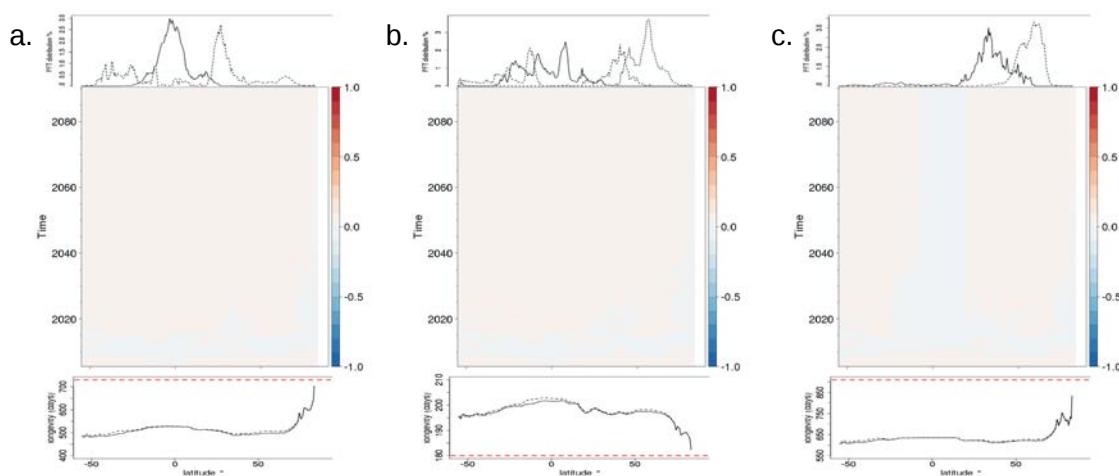


Figure S 5.5 – Représentation de l'évolution spatio-temporelle de la différence relative de $L_{age,crit}$ par rapport à la période 2006-2016 pour les projections futures(2006-2090) pour a) FS, b) FD et c) CS avec ORColes-ORCstd (légende cf. Fig.S5.3).

APPROCHE 3 : LES TRAITS DU POINT DE VUE DE LA MODÉLISATION

L'OBJECTIF de ce chapitre est d'aborder sous un angle nouveau l'inclusion des traits fonctionnels et des relations de *trade-off* potentielles dans un modèle global de végétation.

Jusqu'à présent nous avons étudié l'impact des traits et des relations empiriques sur le comportement du modèle ORCHIDEE. Dans ce chapitre nous utilisons une approche originale consistant à étudier les traits et leurs variations du point de vue de la modélisation. En effet, la prise en compte de la plasticité des traits au sein d'un modèle global (chapitre 5) a un impact important dans la détermination des flux de CO₂. Cependant les relations calibrées sur des observations récentes, et souvent insuffisantes, ne permettent pas de distinguer correctement les différents facteurs impliqués dans la variabilité des traits ainsi que les différentes composantes spatiales et temporelles de l'acclimatation.

Ce chapitre propose une nouvelle approche qui a pour but de déterminer la capacité du modèle ORCHIDEE à reproduire l'acclimatation des traits et leur impact sur les flux de carbone. Cette méthode consiste à déterminer la valeur de différents traits à partir de l'optimisation des flux de carbone modélisés par ORCHIDEE par rapport à des observations sur site. L'estimation de ces traits sert alors de base à une analyse cherchant à déterminer si :

- le modèle ORCHIDEE est capable de reproduire les GPP observées tout en conservant des valeurs de traits cohérentes,
- les valeurs des traits optimisés permettent de retrouver les corrélations trait-trait ou bien trait-environnement observées dans des bases de données indépendantes

Nous décrivons dans ce chapitre les avantages et les incertitudes de cette méthode ainsi que les résultats préliminaires obtenus et les perspectives d'amélioration et d'utilisation de cette nouvelle approche.



Résumé des résultats principaux

Résultats :

- Plusieurs corrélations fortes trait-trait et trait-environnements sont visibles à l'échelle de l'écosystème.
- Certaines de ces relations sont liées à la structure du modèle ORCHIDEE, d'autres font écho aux observations de terrain.
- De nombreuses incertitudes liées à la représentation des processus, à la paramétrisation du modèle, à la méthode d'optimisation et aux données d'observations pèsent sur les valeurs de traits optimisés.
- La relation $SLA=f(Lage, crit)$ peut être implémentée dans ORCHIDEE sans perturber son comportement.
- Le nombre d'années trop faible ainsi que les incertitudes sur les paramètres ne permettent pas de séparer les composantes temporelles et spatiales de la variabilité des traits .
- En revanche la variabilité temporelle des traits est plus faible que la variabilité spatiale, ce qui concorde avec les observations.

Conclusions :

- Nous mettons en avant une approche originale qui permet d'étudier les relations trait-trait et trait-environnement à l'échelle des écosystèmes à partir d'une méthode inverse d'optimisation du modèle ORCHIDEE par rapport à des observations de flux de carbone sur site.
- Cette approche est encourageante car de nombreuses corrélations fortes observées à l'échelle de la canopée font écho à des observations de terrain mesurées à l'échelle foliaire. De plus, cette approche permet d'observer des corrélations difficilement observables sur le terrain.
- Plusieurs incertitudes peuvent être corrigées afin d'améliorer la valeur des traits optimisés, cependant nous mettons en avant que des mesures concomitantes de traits fonctionnels et de flux de carbone sont nécessaires afin de valider notre approche.
- La prochaine étape à cette approche est d'incorporer les corrélations observées dans ORCHIDEE afin de voir si le modèle arrive à reproduire les variabilités spatiales et temporelles des flux de carbone observées à l'échelle globale.

6.1	Introduction	188
6.2	Méthode	189
6.2.1	Les données de mesures de flux de carbone	189
6.2.2	Sélection des sites d'étude : le réseau FLUXNET	191
6.2.3	Interpolation des données météorologiques manquantes	192
6.2.4	Protocole d'optimisation : utilisation de l'outil ORCHIDAS	192
6.2.5	Sélection des optimisations	196
6.3	Résultats	198
6.3.1	Performance des optimisations	198
6.3.2	Cohérence des traits optimisés	199
6.3.3	Importance de la performance des optimisations pour la détection des corrélations	202
6.3.4	Relations traits-trait	203
6.3.4.1	Relations globales	204
6.3.4.2	Variabilité spatiale et temporelle	207
6.3.4.3	Relations à l'échelle du PFT	207
6.3.5	Relations traits-environnement	209
6.3.5.1	Relations globales	209
6.3.5.2	Relations à l'échelle du PFT	209
6.3.6	Impact de la contrainte $SLA=f(Lage,crit)$	213
6.4	Discussion	216
6.4.1	Limites de l'approche	216
6.4.1.1	Incertitudes liées aux observations de GPP	216
6.4.1.2	Incertitudes liées à la méthode d'optimisation	217
6.4.2	Synthèse des relations observées	218
6.4.3	Perspectives	225
6.5	Conclusions	226
6.6	Informations Supplémentaires	228

6.1 Introduction

Nous avons montré au chapitre 5 un impact important de la variabilité des traits sur la simulation de l'assimilation du carbone par les écosystèmes forestiers. En couplant des mesures de traits aux mesures de flux par méthode de covariance des turbulences (*eddy covariance* - EC), Ma et al. (2011) ont mis en évidence le rôle important de la variabilité saisonnière et inter-annuelle des traits qui, à eux seuls, expliquent respectivement 26% et 53% des variations d'assimilation du carbone chez le chêne et les herbacées en C3. Comme présenté au chapitre 1, le modèle ORCHIDEE contient un certain nombre de traits fonctionnels fixes qui ne permettent pas de reproduire cette variabilité.

Afin de reproduire au mieux les flux observés sur un certain nombre de sites de mesure, des méthodes d'optimisation des paramètres des modèles biosphériques globaux ont été développées afin de déterminer des jeux de paramètres optimaux (Wang et al., 2001; Santaren et al., 2007; Alton, 2011; Raoult et al., 2016). Ainsi, en optimisant des paramètres sur chaque site et sur chaque année on peut en déduire des traits qui varient en fonction de l'environnement, ce qui soulève les questionnements suivants :

- Peut-on retrouver des relations trait-environnement et des covariations de traits à travers l'optimisation des paramètres d'un modèle biosphérique ?
- Comment de telles relations se comparent aux connaissances actuelles du fonctionnement des écosystèmes ?
- Peut-on séparer les composantes spatiales et temporelles de ces relations ?

Les précédentes études ayant cherché à optimiser le modèle ORCHIDEE ont permis de remettre en cause la générécitité de certains paramètres (Santaren et al., 2007; Kuppel et al., 2012) vis-à-vis de la représentation des flux simulés par ORCHIDEE. Dans leur étude, Kuppel et al. (2014) montre que l'optimisation multi-sites des différents paramètres d'ORCHIDEE permet en moyenne d'améliorer les estimations de flux de carbone comparativement aux optimisations sur un site. Il montre une sur-paramétrisation du modèle sur site qui ne peut alors s'appliquer sur d'autres sites. Il montre aussi que l'optimisation multi-sites n'améliore pas les simulations pour les conifères ainsi que pour les herbacées en C3, ce qui suggère une rigidité du modèle pour simuler des variations inter-sites.

Dans une étude récente, Santaren et al. (2013) mettent en avant la nécessité d'assimiler plusieurs années consécutives sur un même site pour éviter ce problème de sur-estimation. Les difficultés observées par Kuppel et al. (2014) ainsi que Santaren et al. (2013) à correctement estimer les paramètres d'ORCHIDEE en optimisant seulement un site ou une année peuvent être expliquées par la rigidité de la représentation des traits pour un même PFT dans le modèle. Ces résultats mettent aussi en avant le manque de processus représentant la variabilité des paramètres au cours du temps, que nous cherchons à analyser ici. En effet, dans son étude axée sur des forêts tropicales, Verbeeck et al. (2011) montrent qu'une optimisation mensuelle des paramètres d'ORCHIDEE en assimilant des observations de NEE mesurées par EC améliore la

représentation des flux de carbone par le modèle.

A partir de ces différents constats, nous proposons dans ce chapitre, une méthode permettant d'estimer les différentes valeurs de paramètres par site et par année, en fonction de la GPP mesurée par EC. A l'inverse des précédentes études qui ont tenté d'optimiser les paramètres d'ORCHIDEE dans l'objectif d'améliorer la représentation des flux de carbone, nous nous intéressons particulièrement dans ce chapitre aux paramètres en terme de traits optimisés et à savoir si, dans la configuration de base du modèle, les variations intra-site et inter-sites peuvent être expliquées par une variabilité des traits non prise en compte dans ORCHIDEE.

Un des avantages de cette méthode d'optimisation est la possibilité de sélectionner les traits qui seront optimisés, de même qu'il est possible de contraindre *a priori* certains traits manuellement ou par des relations de *trade-off*. Si tous les processus importants sont correctement implémentés dans ORCHIDEE, nous nous attendons à retrouver des valeurs et des distributions de traits cohérentes, ainsi que certains gradients observés empiriquement. De même, les relations que nous avons utilisées jusqu'ici afin d'introduire de la variabilité au sein des traits, ont été paramétrées sur un nombre insuffisant d'observations ne permettant pas de séparer distinctement la variabilité temporelle de la variabilité spatiale. Le fait d'optimiser les valeurs des paramètres d'ORCHIDEE annuellement devrait nous permettre de séparer ces différentes composantes.

Les objectifs de cette étude sont donc :

1. optimiser les paramètres reliés à des traits photosynthétiques et phénologiques d'ORCHIDEE pour chaque site et pour chaque année,
2. analyser la cohérence des traits optimisés, ainsi que les avantages et les limites de cette méthode,
3. évaluer l'impact de la prise en compte de relations de *trade-off* entre traits sur les performances du modèle à représenter les flux de C,
4. analyser la variabilité des traits optimisés dans les cas 1) et 3) et déterminer si certaines corrélations émergentes trait-trait ou trait-climat peuvent être déduites des optimisations.

6.2 Méthode

6.2.1 Les données de mesures de flux de carbone

Cette section (6.2.1) décrit succinctement la méthode de mesure des flux de carbone utilisée dans cette étude. Chaque élément de cette section est décrit en détail dans la thèse de Sylvain Kuppel (Kuppel, 2012).

La technique de mesure de covariance des turbulences : Cette technique permet de mesurer les échanges surface-atmosphère des gaz tels que le dioxyde de carbone et la vapeur d'eau ou encore les flux de chaleur. La quantification de ces différents flux permet ainsi d'obtenir des informations sur la dynamique des cycles biogéochimiques de l'écosystème étudié. Dans la couche

limite de l'atmosphère les mouvements de l'air peuvent être représentés par un transport de plusieurs tourbillons (Fig.6.1).

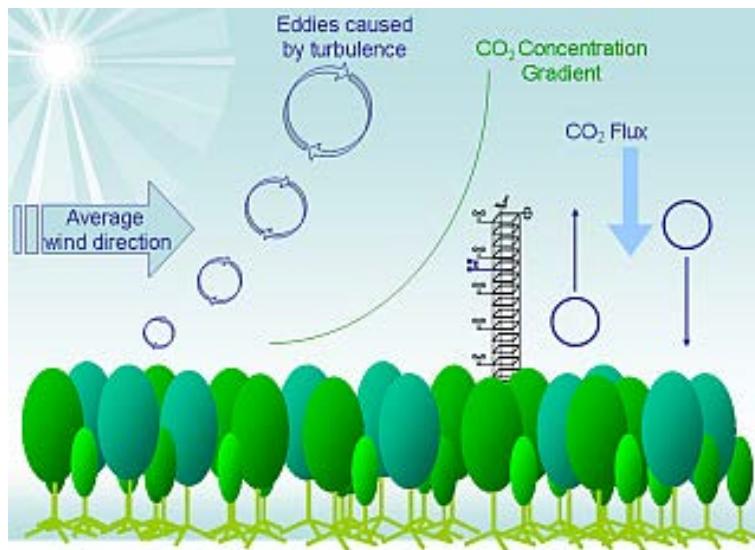


FIGURE 6.1 – Représentation schématique du déplacement du CO₂ au niveau de la canopée. Image : http://www2.ffpri.affrc.go.jp/labs/flux/observation_e.html

Le flux vertical instantané de matière, en considérant le caractère turbulent des échanges, peut être relié à une réalité physique par application du principe de conservation de la masse. On peut alors séparer ce flux selon ses différentes composantes. La somme de ces différentes composantes correspond au final au flux net de matière créé dans le volume d'étude considéré. Cette technique a pour avantage une mesure quasi continue d'une surface d'1ha à 1 km². Pour le CO₂ cet échange entre la surface et l'atmosphère représente l'échange net de l'écosystème (NEE).

Le partitionnement des différents flux de carbone : La NEE représente la différence entre l'assimilation du CO₂ (GPP pour *Gross Primary Production*) et la respiration de l'écosystème (*TER*) tel que décrit dans le chapitre 1. En revanche, cette mesure seule ne nous permet pas de distinguer les différents flux bruts liés respectivement à la photosynthèse, à la respiration autotrophe et à la respiration hétérotrophe.

Dans cette étude, GPP et *TER* ont été estimées par la méthode de Reichstein et al. (2005). Cette méthode fait l'hypothèse que la NEE mesurée durant la nuit correspond à *TER* du à l'absence de photosynthèse. Après ajustement du *TER* aux températures, la respiration est extrapolée aux conditions diurnes. La GPP étant par conséquent la différence entre la NEE observée et *TER* extrapolée aux températures diurnes.

Il faut retenir que par cette technique, GPP et *TER* ne sont pas observées mais estimées à partir d'un modèle empirique.

6.2.2 Sélection des sites d'étude : le réseau FLUXNET

Des réseaux régionaux de tours à flux ont émergé depuis l'apparition d'instruments de mesures fiables, principalement dans l'hémisphère Nord. Ces différents réseaux ont été rassemblés en 2001 en un seul et même programme mondial FLUXNET (Balocchi et al., 2001b) qui compte aujourd'hui 517 sites actifs à travers le monde (Fig.6.2). Les données sont en partie accessibles via le lien <http://fluxnet.fluxdata.org>.

A partir des différentes données FLUXNET accessibles, nous avons retenus les sites correspondant à des PFTs d'ORCHIDEE, homogènes ou dont la composition est connue. Afin d'attribuer un PFT à chaque site, nous nous sommes appuyés sur les informations fournies pour chaque site de mesure (<http://fluxnet.ornl.gov>). Lorsque le site correspond à une forêt mixte, les responsables du site ont été directement contactés afin d'obtenir la composition de la communauté. Afin de faciliter les analyses nous avons attribué 100% du PFT à l'espèce dominante du site si celle-ci représente plus de 70% de la communauté.

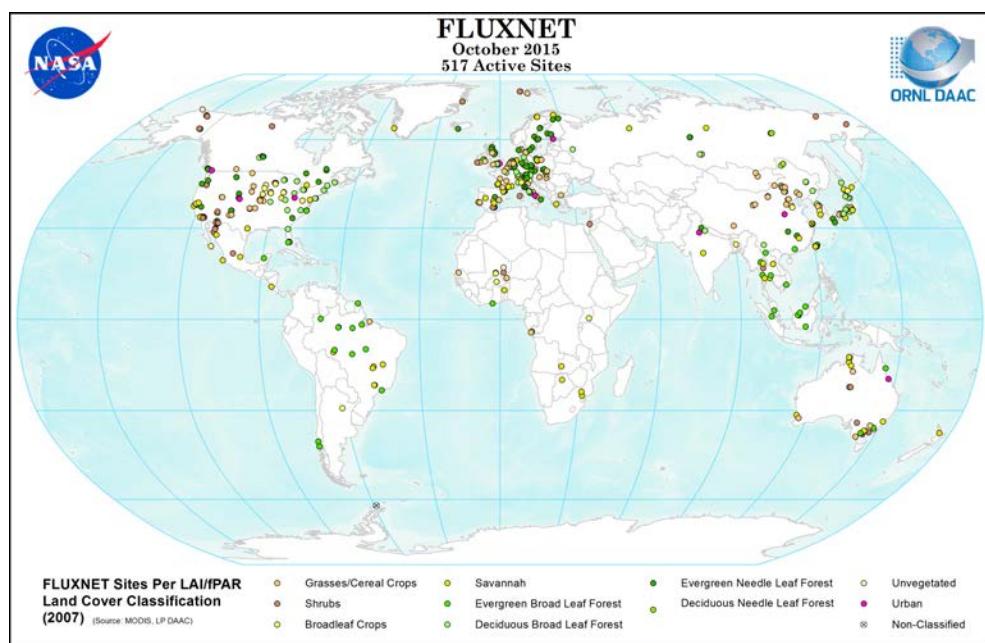


FIGURE 6.2 – Répartition des différentes tours à flux du réseau FLUXNET.
image :<http://fluxnet.ornl.gov/maps-graphics>

Nous avons restreint notre étude aux paramètres liés à l'assimilation du carbone et non à la respiration. Nous avons donc effectué les optimisations par rapport aux flux de GPP. La GPP est dépendante de la NEE, en revanche l'utilisation directe de la NEE et des flux de chaleur latente pour les optimisations des traits photosynthétiques et phénologiques aurait rajouté des biais supplémentaires liés à l'optimisation des processus de respiration et du bilan énergétique. Toutefois, malgré les incertitudes liées à l'estimation de la GPP, la GPP estimée est assez robuste pour effectuer des comparaisons entre sites et à large échelle (Desai et al., 2008). Les incertitudes liées à l'utilisation de la GPP sont discutées en section 6.4.

6.2.3 Interpolation des données météorologiques manquantes

Afin de simuler les différents flux, ORCHIDEE nécessite des forçages climatiques continus. Nous avons donc corrigé, quand cela était nécessaire, les données météorologiques fournies avec les observations de flux pour chaque site et chaque année (à une résolution de 30min). L'interpolation des données manquantes a été effectuée par l'outil “FLUXNET_DATA” créé par Nicolas Vuichard ([Vuichard and Papale, 2015](#)).

Cet outil génère des séries temporelles semi-horaires de la température de l'air, des précipitations d'eau et de neige, des radiations incidentes courtes et grandes longueurs d'ondes, de la pression de surface, de l'humidité spécifique de l'air proche de la surface ainsi que des composantes Nord et Est des vents à partir des données disponibles du réseau FLUXNET. Lorsque les données FLUXNET ne sont pas disponibles, elle sont interpolées à partir des réanalyses ERA-interim ([Dee et al., 2011](#)) lorsque l'étendue temporelle est inférieure à 6 h. Au delà de 6 h, l'outil applique une interpolation linéaire entre les mesures disponibles. La pression atmosphérique à la surface étant absente des données FLUXNET, elle provient directement des données ERA-interim.

Pour toutes les variables climatiques, la pente et l'ordonnée à l'origine de la régression linéaire entre les données FLUXNET et ERA-interim ont été utilisées afin de corriger les biais des données ERA-interim. Pour les précipitations, le cumul sur un pas de temps de 6h a simplement été comparé entre les deux jeux de données. Afin de correspondre à la configuration d'ORCHIDEE, les précipitations ont été séparées en pluie et neige en appliquant un seuil de température (0°C) et l'humidité spécifique de l'air suivant la relation de Magnus Tetens ([Murray, 1967](#)).

6.2.4 Protocole d'optimisation : utilisation de l'outil ORCHIDAS

L'optimisation des paramètres d'ORCHIDEE a été permise grâce à l'outil ORCHIDAS ([Kuppel et al. 2012; Bacour et al. 2015; MacBean et al. 2015; Peylin et al. 2016 ; https://orchidas.lsce.ipsl.fr/](#)). Assumant une distribution gaussienne *a priori* des erreurs des paramètres, cet outil utilise une approche variationnelle afin de minimiser la fonction de coût Bayésienne $J(x)$ ([Tarantola, 2005](#)) (Eq.6.1) :

$$J(x) = \frac{1}{2} [(y - H(x))^T R^{-1} (y - H(x)) + (x - x_b)^T B^{-1} (x - x_b)] \quad (6.1)$$

Cette fonction quantifie la différence entre les flux observés et modélisés ainsi que la différence entre les paramètres optimisés et *a priori*. x correspond au vecteur de paramètres inconnus, x_b au vecteur de paramètres *a priori*, $H(x)$ au vecteur de flux modélisés, y au vecteur de flux observés tandis que B et R correspondent respectivement aux matrices de covariance d'erreur sur les paramètres *a priori* et sur les observations (erreurs de mesure et erreurs du modèle). Cette fonction repose sur des hypothèses d'erreurs Gaussiennes (à la fois R et B) non biaisées.

Cette fonction de coût est minimisée de façon itérative via l'algorithme de gradient L-BFGS-B ([Byrd et al., 1995](#)). Pour chaque optimisation, la matrice de covariance des erreurs *a posteriori* sur les paramètres (A) est estimée à partir de B , R et le Jacobien du modèle H_∞ au minimum de

la fonction coût :

$$A = [H_{\infty}^T R^{-1} H_{\infty} + B^{-1}]^{-1} \quad (6.2)$$

Les corrélations d'erreurs entre les paramètres nous renseignent sur la capacité de l'algorithme à distinguer les valeurs de chacun d'eux. Ainsi si deux paramètres ont une corrélation d'erreur forte, cela signifie que la modification de l'un ou de l'autre mène au même résultat et qu'il est impossible de séparer leur impact sur les flux modélisés. Pour la suite des analyses nous ne retiendrons pas les relations observées entre des paramètres soumis à de fortes corrélations d'erreurs.

Nous nous intéressons particulièrement dans cette étude, à la variabilité inter-annuelle et sur le long terme des différents traits photosynthétiques et phénologiques que nous avons déjà étudiés dans les chapitres précédents, principalement $Vcmax_{opt}$, SLA et $Lage,crit$. Santaren et al. (2007) et Kuppel et al. (2012) ont estimé qu'une optimisation basée sur les moyennes semi-horaires (pas de temps des données FLUXNET) n'apporte pas d'amélioration significative aux résultats. Par conséquent nous avons optimisé les flux de GPP en moyenne journalière. De plus nous nous intéressons à la saisonnalité des processus. L'utilisation de moyennes journalières permet de réduire les biais liés à des valeurs aberrantes qui peuvent intervenir à haute fréquence (Bacour et al., 2015).

Paramètres optimisés : Nous avons restreint cette première étude exploratoire aux paramètres liés à la GPP. La liste de tous les paramètres optimisés est fournie en table 6.1.

Dans la mesure où nous nous intéressons principalement aux paramètres photosynthétiques, nous cherchons à représenter au mieux le cycle saisonnier de la GPP modélisé. Pour cela nous avons optimisé des paramètres supplémentaires liés à l'initiation des feuilles (*Klai*, *bb_date*, *tau_leafinit*), à la sénescence (*Csenes*), à l'état de la phénologie (*lai_max*, *Kbm*) ou encore à l'état hydrique des sols (*hum_cst*, *wlim_min*) afin de prendre en compte la contrainte hydrique sur la photosynthèse, ce qui va permettre d'assurer que les flux de GPP simulés et observés soient bien en phase.

Certains paramètres optimisés correspondent à des traits "classiques" tels que $Vcmax_{opt}$, SLA ou encore $Lage,crit$. Pour ces traits, il est donc possible de paramétriser le modèle à partir des données d'observation. Les valeurs des quantiles 2.5-97.5% des différentes distributions pour chaque paramètre et chaque PFT extraits de la base TRY ont par ailleurs servis à définir la plage de variations tolérées par l'algorithme d'optimisation. A l'inverse du chapitre 5, nous n'avons pas calculé les moyennes des communautés du fait que nous cherchons les bornes minimales et maximales observées pour chaque PFT et chaque trait. Chaque espèce de la base a ainsi été attribuée à un PFT d'ORCHIDEE en fonction des informations disponibles sur la forme, le type de photosynthèse et la phénologie (Fig.6.3). Ces informations ont été couplées à la classification climatique de Köppen-Geiger (Peel et al., 2007).

Les autres paramètres sont propres au modèle (*wlim_min*, *Klai*, ...). Leur gamme de variation a donc été fixée empiriquement.

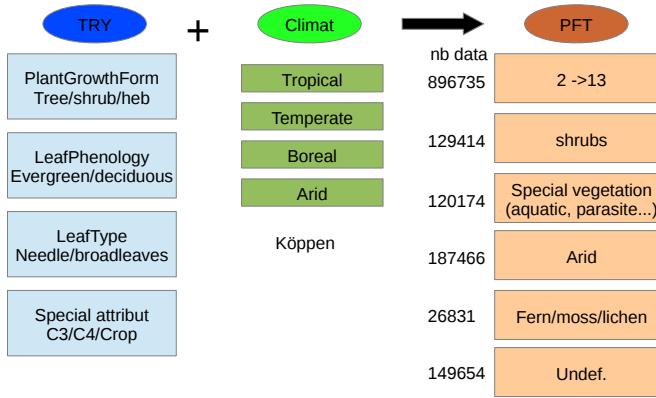


FIGURE 6.3 – Classement des données de la base TRY en PFT d'ORCHIDEE

Protocole : Un spinup semi-analytique a été effectué au préalable sur chaque site afin de mettre les différents stocks de carbone du sol à l'équilibre, suivi d'un spinup de 100 ans afin de mettre la végétation à l'équilibre.

Pour chaque site et chaque année, plusieurs optimisations ont été réalisées. Le travail de Santaren et al. (2013) a mis en évidence un risque de convergence vers un minimum local avec la méthode de gradient pour des optimisations à l'échelle du site. Afin de minimiser ce risque lié aux valeurs *a priori* des paramètres prescrits, dix jeux de paramètres initiaux ont été générés aléatoirement pour chaque PFTs (MacBean et al., 2015). Pour chaque jeu de paramètre, les valeurs aléatoires initiales ont été définies à partir de la distribution (entre les quantiles 2.5-97.5%) des paramètres observés dans la base TRY (Kattge et al., 2011) lorsque cela était possible.

Pour chaque site et chaque année nous avons donc réalisé 10 optimisations pour lesquelles nous avons retenu la valeur des paramètres optimisés du meilleur résultat : la meilleure optimisation correspond ici à la plus basse valeur de la *Root Mean Square Error* (RMSE) entre les GPP simulées et observées *a posteriori*.

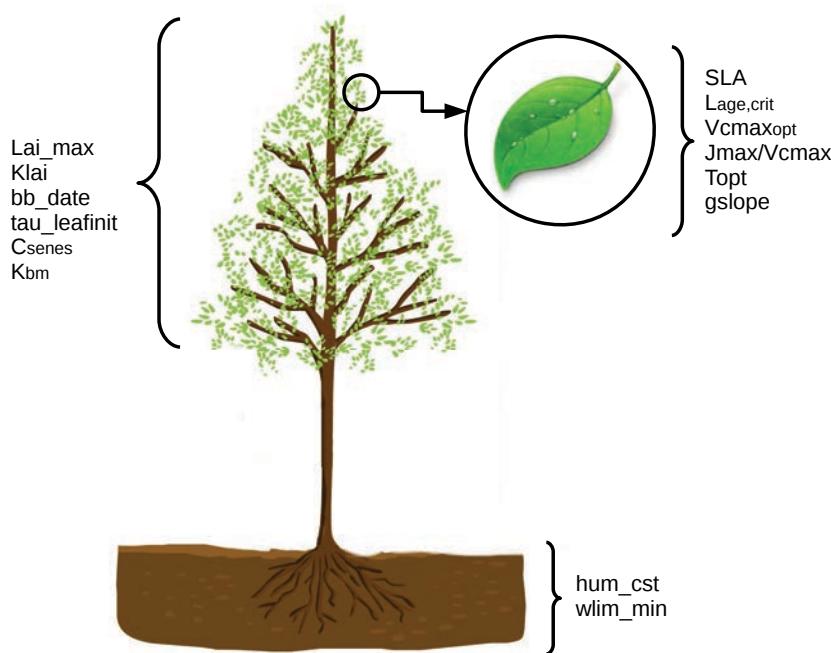
Nous avons testé deux scénarios d'assimilation pour évaluer les co-variations entre paramètres :

- Une première série d'optimisations a été réalisée sur tous les paramètres listés en Table 6.1.
- Dans un second temps, nous avons regardé si la contrainte *a priori* de certains paramètres permettait de faire ressortir des relations entre traits et environnement. Pour cela nous avons implémenté une relation globale liant SLA et $L_{age,crit}$ (Reich et al., 1999) dans le modèle ORCHIDEE :

$$\log(SLA) = 2.43 - 0.46 \times \log(L_{age,crit}); R^2 = 0.57 \quad (6.3)$$

Ainsi nous réduisons le nombre de paramètres à optimiser de même que nous conditionnons l'évolution de SLA en optimisant $L_{age,crit}$ et inversement.

Paramètre	Description	Processus	Eq.
SLA	surface foliaire spécifique ($\text{mm}^{-2} \text{mg}^{-1}$)	Photosynthèse, phénologie, allocation	1.11
Lage,crit	longévité foliaire (jours)	Photosynthèse, phénologie	1.6
Vcmax _{opt}	taux maximal de carboxylation de la RUBISCO ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Photosynthèse	1.3
Jmax/Vcmax	ratio entre le taux de régénération de la RUBP et le taux maximal de carboxylation de la RUBISCO	Photosynthèse	1.7
T _{opt}	température optimale de photosynthèse (celsius)	Photosynthèse	1.5
gslope	pente de la relation de Ball-Berry de la conductance stomatique	Photosynthèse, bilan énergétique	1.8
lai_max	indice de surface foliaire maximal	Photosynthèse, phénologie, allocation	1.11
Klai	fraction minimale du lai_max évitant l'utilisation des réserves glucidiques	Allocation	1.12
bb_date	date de débourrement (jours)	Phénologie	ajouté
tau_leafinit	temps d'atteinte de la biomasse foliaire initiale en utilisant les réserves glucidiques	Allocation	1.12
Csenes	ordonnée à l'origine pour la température de sénescence climatique	Phénologie	1.13
Kbm	facteur multiplicatif de la biomasse foliaire initiale	Photosynthèse, allocation	ajouté
hum_cst	facteur exponentiel décrivant le profil racinaire	Bilan hydrique, Photosynthèse	1.9, 1.4
wlim_min	seuil minimal de la limitation de la photosynthèse par la disponibilité en eau	Photosynthèse	1.4

TABLE 6.1 – Liste des paramètres d'ORCHIDEE optimisés.**FIGURE 6.4** – Représentation schématique des paramètres optimisés.

Analyse : Le but de cette étude étant d'analyser les corrélations trait-environnement, les valeurs estimées des paramètres ont été comparées aux données météorologiques moyennes de chaque site qui sont disponibles avec les données de flux du réseau FLUXNET. Les variables environnementales utilisées dans la suite des analyses correspondent aux variables identifiées au chapitre 5 (Table 6.2).

variable	description	unités
lat	Latitude	°N
mat	Température annuelle moyenne	Celsius
tmax	Température moyenne du mois le plus chaud de l'année	Celsius
tmin	Température moyenne du mois le plus froid de l'année	Celsius
tvar	tmax-tmin	Celsius
dtr	Moyenne annuelle des variations de température diurne	Celsius
map	Précipitations annuelles moyennes	mm an ⁻¹
reh	Humidité relative annuelle moyenne	%
sw	Rayonnement incident annuel moyen (visible et proche IR)	W m ⁻²
prec_dry	Précipitations totales du trimestre le plus sec	mm
rel_prec	prec_dry divisé par map	fraction
soil_hum	Humidité relative moyenne annuelle du sol	fraction
	mat_gs, dtr_gs, sw_gs, map_gs, reh_gs et soil_hum_gs	
GSLsw	représentent les variables précédentes moyennées durant la saison de croissance	-

TABLE 6.2 – Liste des variables explicatives testées pour les relations entre traits (paramètres optimisés).

Nous avons rajouté l'humidité relative du sol estimée par le modèle, de même que nous avons comparé les variables climatiques moyennes annuelles ou sur la saison de croissance (GSLsw) définies telle que la température du jour soit supérieure à 5°C et l'humidité du sol supérieure à 20% (Violle et al., 2015). En effet, les paramètres photosynthétiques tels que $Vcmax_{opt}$ ont surtout un rôle durant la saison de végétation, ainsi, utiliser des moyennes annuelles pourrait diminuer les forces des corrélations trait-environnement qui en découlent.

Les analyses ont été réalisées sur chaque PFT, les PFTs décidus (PFT 6 et 8), les PFTs semprevirants (PFT 2, 4, 5 et 7), les herbacées en C3 (PFT10) et tous les PFTs ensembles.

6.2.5 Sélection des optimisations

Afin de sélectionner les optimisations significatives, plusieurs filtres ont été appliqués. En effet, si après optimisation le modèle n'est toujours pas capable de reproduire les observations, cela signifie, soit que le site est particulier (mauvaise attribution du PFT, site humide/sec...), soit qu'il manque des processus dans ORCHIDEE pour simuler la GPP. De même, l'optimisation peut converger vers deux solutions proches mais avec des paramètres estimés très différents, et n'arrive pas à converger vers un minimum global. Nous avons donc éliminé les années qui se retrouvaient dans l'un de ces deux cas.

Pour cela, les optimisations ont été réalisées sur toutes les années possédant plus de 250 jours d'observations. Pour chaque optimisation, la RMSE relative (RMSE_{re}) a été calculée pour

chaque site i et chaque année j :

$$RMSE_{Reij} = \frac{RMSE_{ij}}{\text{mean}(GPP_{ij})} \quad (6.4)$$

L'impact de la performance des optimisations sur les résultats a été évalué en testant différents seuils de sélection de RMSEre=0.5 à RMSEre=0.2 (section 6.3.3). Au final ont été retenues les optimisations avec une RMSEre inférieure à 0.3.

Dans un second temps nous avons évalué la qualité des optimisations via l'estimation de la variabilité des traits. Pour chaque année, sur les 10 optimisations réalisées avec des jeux de paramètres initiaux différents, nous avons retenu les meilleures optimisations avec des RMSE proches ($<0.05 \text{ gC m}^{-2}\text{j}^{-1}$). Pour les années possédant plusieurs optimisations équivalentes, nous avons estimé le coefficient de variations ($CV = \frac{\text{écart-type}}{\text{moyenne}}$) de chaque trait. Si deux optimisations sont proches, nous nous attendons donc à ce que les valeurs de traits obtenues soient équivalentes, sinon nous pouvons conclure que l'optimisation converge vers des minimum locaux.

Par conséquent, nous avons retenu les années pour lesquels le CV moyen (tous traits compris) est inférieur à la médiane des $CV+1$ écart type de la distribution.

Au final le jeu de données comprend 571 années pour 116 sites, principalement localisés en Europe et aux États-Unis. Ces différents sites sont distribués sur un gradient de températures (-10 à 25°C) et de précipitations (0 à 3000 mm) suffisamment large pour analyser l'impact du climat sur la valeur des traits optimisés (Fig.6.5).

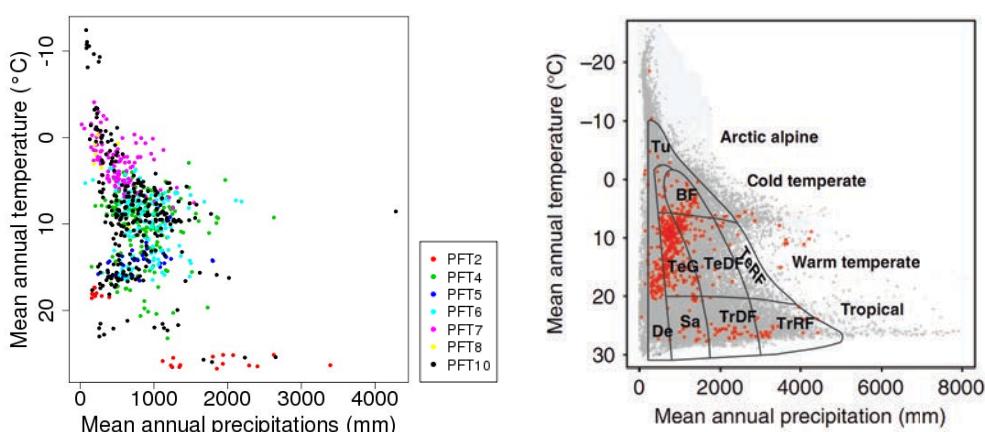


FIGURE 6.5 – À gauche est représentée la densité des données de flux obtenue à partir du réseau FLUXNET pour chaque PFT. Pour comparaison est représentée à droite la densité des données de SLA de la base TRY, image tirée de Kattge et al. (2011).

La liste des sites FLUXNET utilisés (116 sites) ainsi que l'étendue temporelle des mesures pour chacun d'eux est téléchargeable ici : [lien vers la liste des sites FLUXNET \(version électronique\)](#)

6.3 Résultats

6.3.1 Performance des optimisations

Les comparaisons des GPP observées et simulées pour les différentes optimisations pour chaque site et chaque année sont hébergées ici : [lien vers les optimisations](#) et [lien vers les optimisations avec \$SLA=f\(L_{age,crit}\)\$](#) .

La majorité des optimisations ont une RMSEre inférieure à 0.42 (Fig.6.6). On observe une différence significative de la performance des optimisations selon le PFT considéré. Les plus fortes améliorations de l'accord modèle-mesures ont été obtenues pour les PFT4, 5, 6 et 7 avec une RMSEre médiane respectivement de 0.16, 0.12 et 0.21 contre 0.26 et 0.29 pour les PFT2 et 10. Même après optimisation, le modèle n'arrive pas à représenter correctement les flux de GPP pour le PFT8 (feuillus décidus boréaux) avec une RMSEre médiane de 0.32.

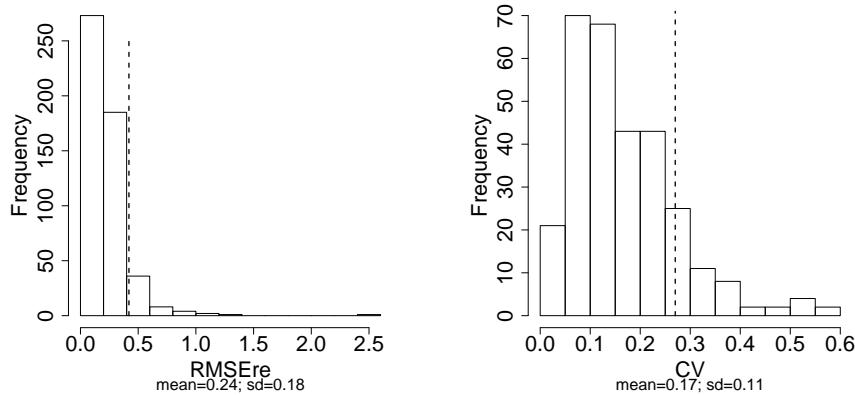


FIGURE 6.6 – A gauche est représentée la distribution des RMSE relatives pour toutes les optimisations. A droite est représentée la distribution des coefficients de variation moyens des traits pour toutes les optimisations “proches” d’une même année et d’un même site. La ligne en tirets représente la moyenne plus 1 écart-type de la distribution.

Pour le PFT8 on remarque que le modèle n'arrive pas à représenter les valeurs de GPP au pic de la saison de croissance ce qui explique des valeurs de RMSEre plus élevées pour ce PFT (ex. CA-Oas Fig.6.7).

Les flux de GPP sont en moyenne correctement représentés pour les PFT4, 5, 6 et 7 (illustrés par les sites de DE-Tha, FR-Pue, FR-Hes et FI-Hyy, Fig.6.7), cependant on remarque pour les PFT2 et le PFT10 (PA-SPn et FR-Lq1, Fig.6.7) l'incapacité du modèle à correctement représenter les variations journalières de GPP.

L'analyse les résultats des optimisations sur une même année avec 10 jeux de paramètres initiaux différents fournit un coefficient de variation moyen des paramètres de 17% pour des optimisations proches (section 6.2.4; Fig.6.6). Les paramètres optimaux sujets à une forte variation sont principalement $L_{age,crit}$ pour les PFTs sempervirents (19%), $L_{age,crit}$ et SLA pour les décidus (17%). Pour ces paramètres, la matrice A n'indique pas de covariances d'erreurs. Ce

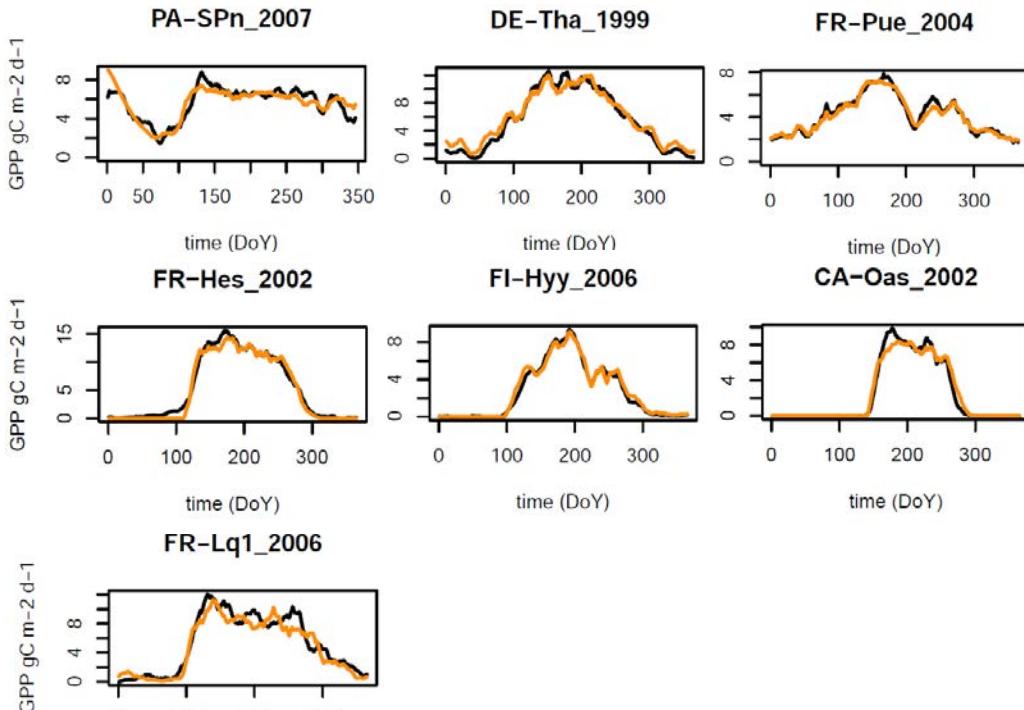


FIGURE 6.7 – Exemple de GPP simulée après optimisation pour les sites PA-SPn (PFT2), DE-Tha (PFT4), FR-Pue (PFT5), FR-Hes (PFT6), FI-Hyy (PFT7), CA-Oas (PFT8) et FR-Lq1 (PFT10). En noir les observations, en orange la GPP *a posteriori*.

résultat traduit donc l'atteinte de minimum locaux proches du minimum global expliquant l'in incapacité à obtenir à chaque fois les mêmes valeurs de paramètres. Ces différentes incertitudes sont discutées en section 6.4. Un CV trop important indique donc que différents couples de paramètres conduisent au même résultat ce qui risque de biaiser les relations trait-trait et trait-environnement étudiées. Afin d'éliminer au maximum ces cas, tout en conservant un nombre d'observations suffisant, nous avons fixé un seuil de sélection tel que CV est inférieur à 27%.

6.3.2 Cohérence des traits optimisés

La figure 6.8 représente les corrélations d'erreurs *a posteriori* (section 6.2.4) entre les différents paramètres. Une corrélation d'erreurs forte entre deux paramètres signifie que l'algorithme n'a pas réussi à distinguer correctement le rôle de chacun d'eux autour de la solution.

On remarque sur la figure 6.8 des corrélations d'erreurs relativement importantes entre $Vcmax_{opt}$ et T_{opt} (0.45 pour les décidus/0.54 pour les sempervirents). En effet dans le modèle ORCHIDEE, ces deux paramètres décrivent le même processus et l'utilisation seulement des flux de GPP journaliers pour contraindre le modèle ne permet pas de correctement les séparer. L'étude de la corrélation entre ces traits n'a donc pas de sens.

On remarque aussi des corrélations, moins importantes, entre $Vcmax_{opt}$ et $gslope$ (-0.4/-0.35), $Vcmax_{opt}$ et $Jmax/Vcmax$ (-0.35/-0.29), T_{opt} et $Jmax/Vcmax$ (0.40/0.21), $gslope$ et hum_cst (-0.51/-0.34), hum_cst et $wlim_min$ (-0.33/-0.24) et enfin $Klai$ et lai_max (-0.45/-0.29). Dans tous les cas, les corrélations d'erreurs correspondent à des paramètres impliqués dans des processus communs. On constate des corrélations d'erreur similaires pour l'ensemble des optimisations

qui indiquent la robustesse de ce critère pour sélectionner les relations traits-trait qui peuvent être étudiées

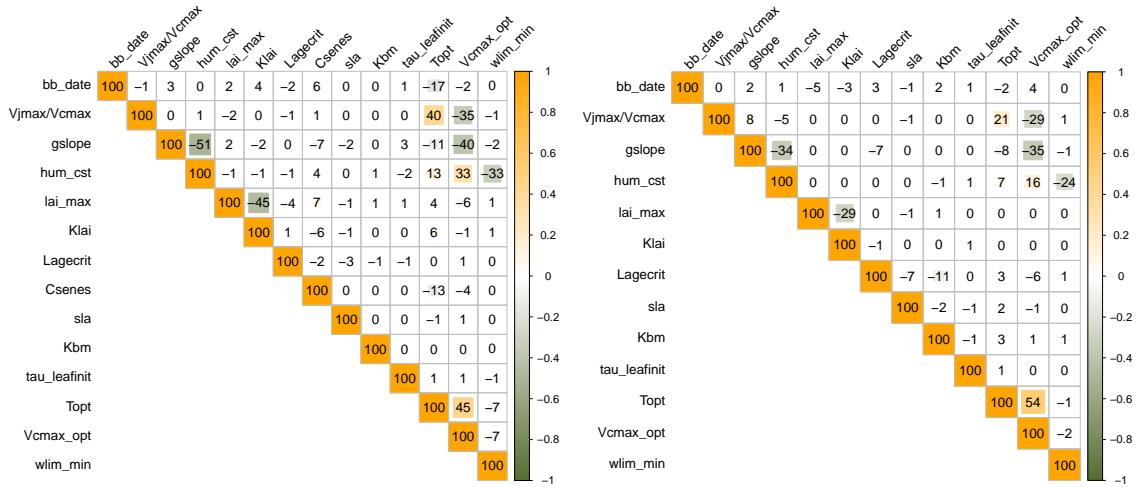


FIGURE 6.8 – Matrice moyenne (site*année) des corrélations des erreurs sur les paramètres optimisés pour les PFTs 6, 8 et 10 (gauche) et 2, 4, 5 et 7 (droite).

Lorsque l'on regarde les valeurs prises par les paramètres optimisés, on remarque pour certains paramètres et certains PFTs, que les valeurs *a posteriori* tendent à atteindre les bornes de la plage de variation prescrite (Fig. 6.9). Par exemple plus de la moitié des valeurs de $Vcmax_{opt}$ *a posteriori* pour le PFT6 correspondent aux valeurs maximales de la plage de variation. On observe le même résultat pour les valeurs de $Vcmax_{opt}$, lai_max et $Lage,crit$ du PFT10 ou encore les valeurs de $Vcmax_{opt}$ et de SLA du PFT2.

Le fait que certains paramètres atteignent les bornes de la plage de variation prescrite peut être causé :

- soit par la non-unicité des solutions, ce qui est en partie représenté par la matrice de covariance d'erreurs *a posteriori A* (Fig.6.8)
- soit parce que les plages de variations prescrites pour certains paramètres ne sont pas représentatives de la distribution réelle des traits. Ainsi pour le PFT10, une limitation du lai_max implique une compensation au niveau du $Vcmax_{opt}$, de SLA et de $Lage,crit$ afin de représenter les GPP observées.
- soit parce que certains processus sont mal représentés dans ORCHIDEE (tel que l'intégration des traits foliaires à l'échelle de la canopée....), n'ont pas été pris en compte dans l'optimisation ou que les paramètres définis dans ORCHIDEE ne correspondent pas aux paramètres mesurés dans TRY.
- soit parce que les observations de la base TRY et FLUXNET représentent des échantillons très différents. Les sites FLUXNET sont en général des sites jeunes et proches de l'équilibre tandis que les données de la base TRY représentent des observations diverses, aussi bien mesurées sur le terrain dans des conditions naturelles que lors d'expériences en laboratoire et en conditions contrôlées.

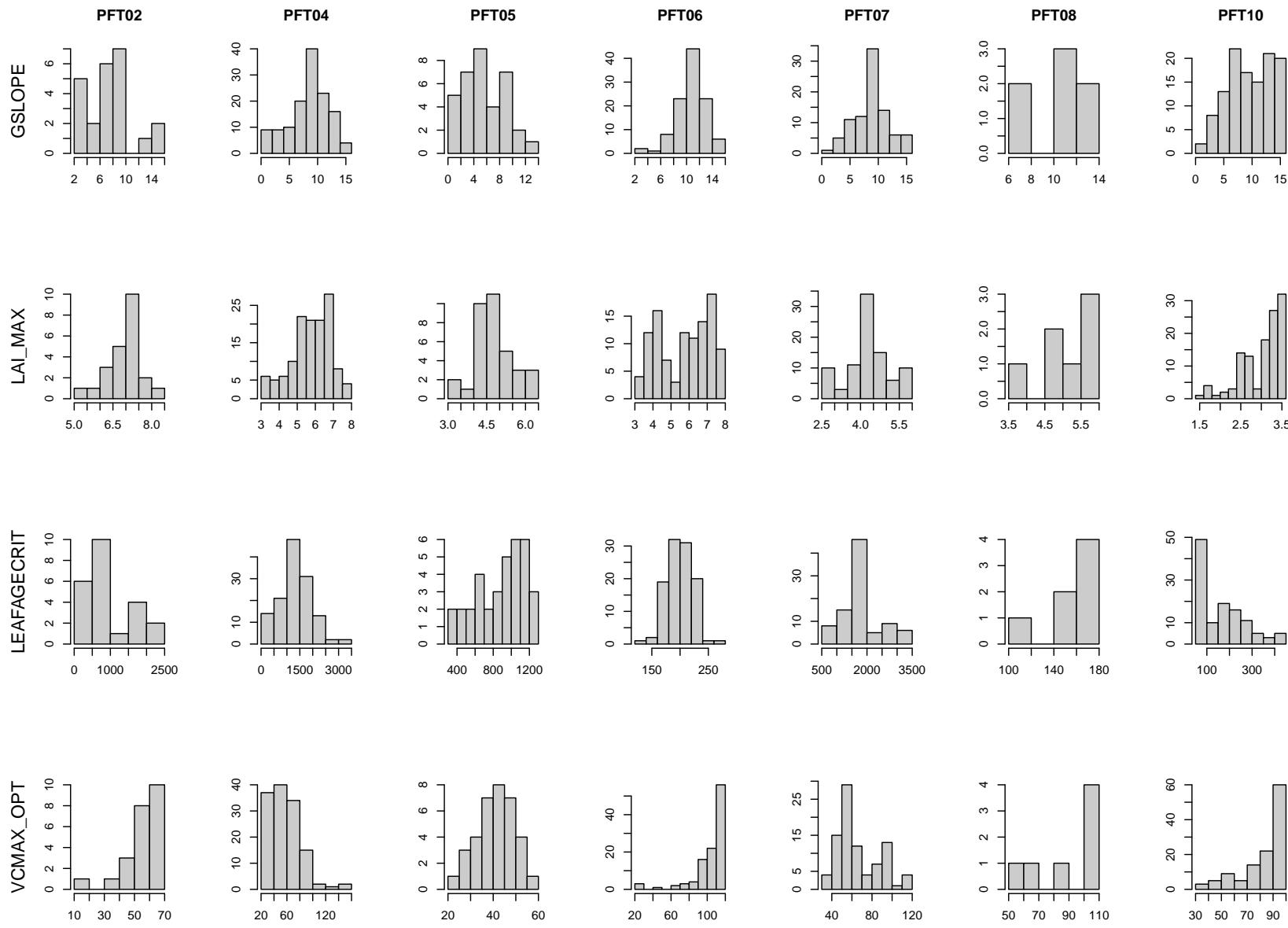


FIGURE 6.9 – Distribution des paramètres optimisés pour chaque PFT. L’axe des abscisses représente la plage de valeur du trait considéré, l’axe des ordonnées le nombre d’observations dans cette plage de valeurs.

Ces différents aspects sont discutés en section [6.4](#).

6.3.3 Importance de la performance des optimisations pour la détection des corrélations

Dans cette section nous analysons l'impact de la performance des optimisations sur les covariations obtenues entre les valeurs de traits optimisés. Les optimisations qui donnent de forte RMSE indiquent que l'on ne parvient pas à simuler correctement la GPP observée. Dans ce cas, les paramètres optimisés ont une signification faible et risquent de biaiser les relations. A l'inverse plus les critères de sélection des optimisations performantes sont stricts, plus nous diminuons le nombre d'observations, rendant au final les relations statistiques insignifiantes. Afin de trouver un compromis nous avons regardé le comportement, en terme de corrélations entre traits, lorsque l'on applique un critère de sélection des optimisations de plus en plus strict.

Pour cela nous avons estimé les relations linéaires entre les différents traits optimisés en fixant le seuil de sélection des optimisations tel que la RMSEre sur la GPP soit inférieure ou égale à 0.5 (484 obs.), 0.4 (458 obs.), 0.3 (404 obs.) et 0.2 (273 obs.). Nous avons comparé ainsi les différents coefficients de détermination (R^2) et de Pearson (r) résultants pour les PFTs sempervirents (2, 4, 5 et 7) et décidus (6 et 8).

La figure [6.10](#) illustre, pour les PFTs décidus, les différents R^2 obtenus avec les différents seuils de sélection de RMSEre pour les couples de paramètres dont R^2 est supérieur à 0.1. On observe pour certains couples de paramètres une amélioration significative des corrélations lorsque le critère sur la performance de l'optimisation se fait plus sélectif. Par exemple la corrélation entre *hum_cst* et *Lage,crit* pour les PFTs décidus passe de 0.003 (RMSEre<0.5) à 0.15 (RMSEre<0.3).

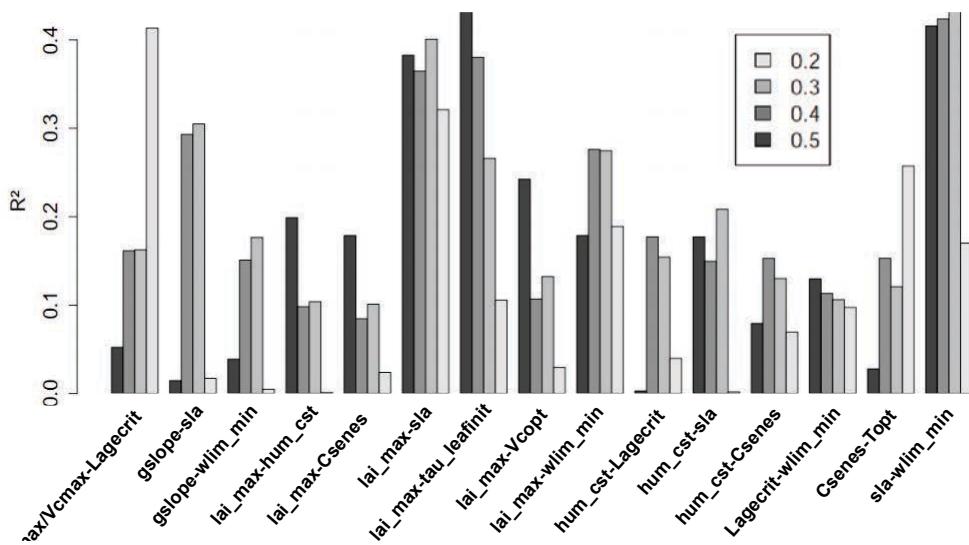


FIGURE 6.10 – Comparaison des corrélations entre traits selon la performance des optimisations (RMSEre<0.5, 0.4, 0.3 ou 0.2) pour les PFTs décidus (PFT6 et 8). Sont représentés les couples de paramètres pour lesquels R^2 est supérieur à 0.1.

Pour d'autres couples de paramètres, la corrélation observée n'est pas, ou peu dégradée en appliquant des seuils sur les RMSEre de plus en plus stricts, ce qui suggère une certaine robustesse.

tesse des relations obtenues. C'est le cas de la corrélation entre $L_{age,crit}$ et SLA pour les PFTs sempervirents qui passe de 0.41 ($r=-0.62$; RMSEre<0.5) à 0.43 ($r=-0.63$; RMSEre<0.3; Fig.6.11). A l'inverse, certaines relations faiblissent. C'est par exemple le cas de la corrélation entre lai_max et hum_cst pour les PFTs décidus qui passe de 0.2 (RMSEre<0.5) à 0.1 (RMSEre<0.3). Le coefficient de détermination est réduit mais reste significatif, on peut donc en déduire qu'il existe peut-être un lien indirect entre ces paramètres, par exemple une co-variation avec le climat ou un autre trait (Fig.6.10).

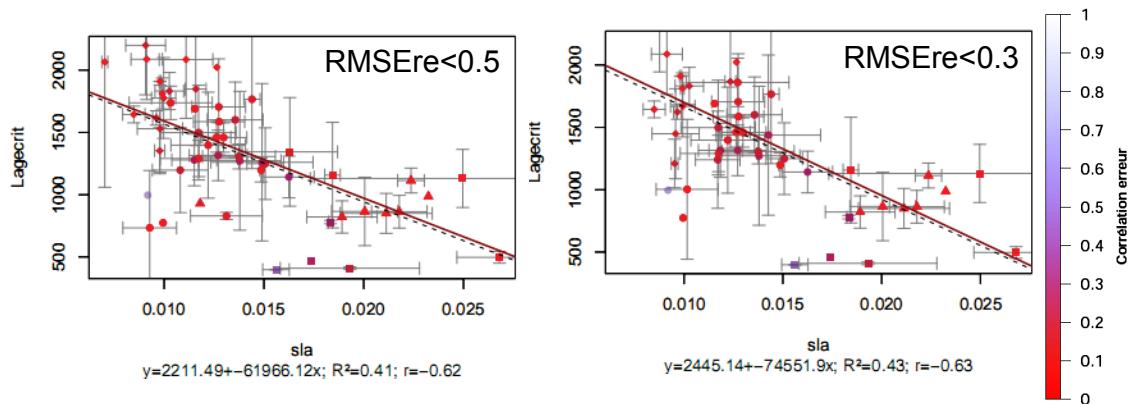


FIGURE 6.11 – Illustration des différences de corrélations obtenues selon le critère de sélection des optimisations, RMSEre<0.5 à gauche, RMSEre<0.3 à droite. Chaque point représente la moyenne annuelle des meilleures estimations pour chaque site, les barres d'erreurs représentent la variabilité inter-annuelle. La ligne pleine correspond à la régression linéaire pondérée par les corrélations d'erreurs. La ligne en pointillés à la régression linéaire non pondérée. R^2 et r sont respectivement le coefficient de corrélation linéaire et de Pearson. Les couleurs des points représentent la corrélation d'erreurs absolue moyenne sur chaque site.

En moyenne, l'utilisation d'un seuil de sélection plus strict améliore faiblement les corrélations observées aussi bien pour les PFTs sempervirents que décidus. Cependant, on remarque que l'utilisation d'un seuil sur la RMSEre de 0.2 dégrade dans la plupart des cas les relations obtenues, en raison du nombre insuffisant de données restantes (seulement 8 années restantes pour les PFTs décidus).

Pour la suite des analyses nous avons donc sélectionné les années pour lesquelles la RMSEre moyenne entre la GPP simulée et observée est inférieure au seuil de 0.3.

6.3.4 Relations traits-trait

Dans les sections suivantes (6.3.4.1 à 6.3.6), nous avons analysé dans un premier temps si des relations globales étaient observables pour tout les PFTs. Ensuite nous avons distingué les relations obtenues pour d'un côté les PFTs sempervirents, et de l'autre les PFTs décidus.

De même, les sections (6.3.4.1 à 6.3.6) font seulement état des corrélations observées. Leur interprétation est détaillée en section 6.4.

6.3.4.1 Relations globales

La figure Fig.6.12 illustre les corrélations entre les moyennes des paramètres obtenues pour chaque site. A l'échelle de tous les PFTs, plusieurs corrélations fortes entre différents traits sont visibles.

Plusieurs corrélations sont à analyser au regard des corrélations d'erreurs observées en section 6.3.2 et des interactions entre ces paramètres. C'est le cas de la corrélation négative entre T_{opt} et $Jmax/Vcmax$ ($r=-0.44$) ou encore $Vcmax_{opt}$ et $gslope$ ($r=0.47$) (Fig.6.13a). Par conséquent les relations associées à des corrélations d'erreurs moyennes supérieures à 30% ne seront pas analysées. Une attention particulière dans les analyses qui suivent sera portée aux paramètres qui montrent une corrélation d'erreur forte avec d'autres traits, et qui sont donc potentiellement mal représentés tel que $Vcmax_{opt}$.

En revanche on peut remarquer des corrélations fortes qui ne sont pas explicitement prescrites dans ORCHIDEE telle la relation entre lai_max et $Csenes$ ($r=0.82$), $Lagecrit$ et SLA ($r=-0.7$), entre lai_max et hum_cst ($r=-0.65$), $Vcmax_{opt}$ et $Lagecrit$ ($r=-0.54$), SLA et lai_max ($r=-0.51$) ou encore SLA et hum_cst ($r=0.50$), qui ont de faibles corrélations d'erreurs et sont relativement indépendants.

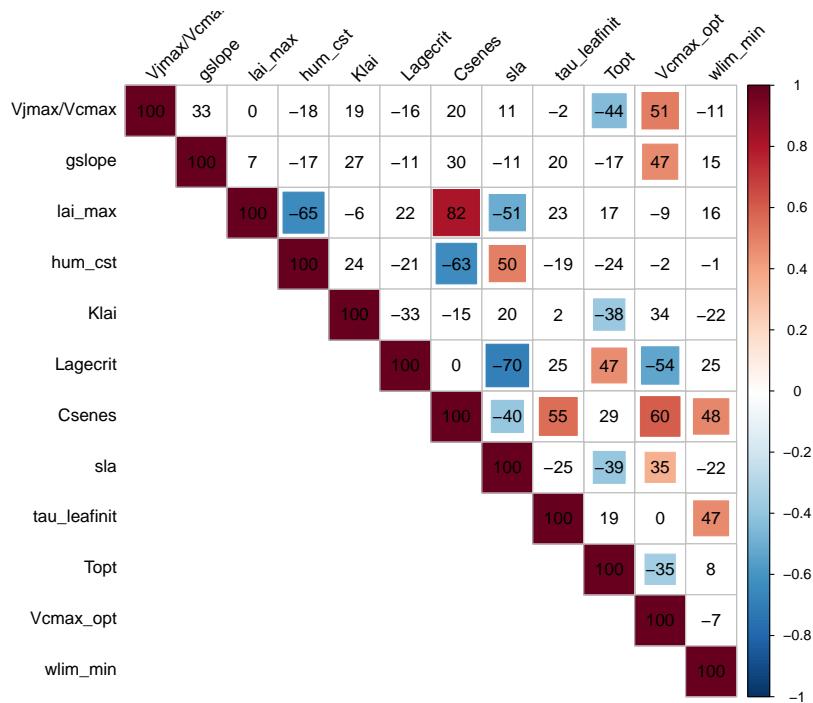


FIGURE 6.12 – Matrice des corrélations (Pearson) entre paramètres pour tous les PFTs. Les chiffres indiqués sont en pourcentages. Sont mis en évidence les corrélations significatives supérieures à 30%.

Cependant, à l'échelle globale, les corrélations observées entre les paramètres peuvent être induites de différentes façons. Si l'on regarde les figures 6.13a-f, on observe différents phénomènes :

- On observe sur la figure 6.13b une relation linéaire significative entre $\tau_{leafinit}$ et $wlim_{min}$ ($r=0.47$). Cette relation est indépendante des corrélations d'erreurs, cependant la corrélation observée entre les deux paramètres reste faible.
- Sur la figure 6.13c, la forte corrélation entre $L_{age,crit}$ et SLA n'est en fait liée qu'à la séparation entre, d'un côté les PFTs forestiers et de l'autre les herbacées en C3 (PFT10). Cette même distinction est visible sur la figure 6.13d où la corrélation entre lai_{max} et C_{senes_c} est induite par une séparation nette du PFT6 et du PFT10.
- On observe sur les figures 6.13c, 6.13d et 6.13e que les relations obtenues sont fortement influencées par la distribution des paramètres pour chaque PFT. Nous avons observé sur la figure 6.9 que les valeurs de lai_{max} pour le PFT10 atteignent quasiment le seuil maximal toléré. Nous retrouvons donc sur ces figures, cet effet de saturation qui influencent fortement la robustesse et l'interprétation des relations qui en découlent. Ce résultat est discuté en section 6.4. Pour cette raison, la suite des analyses sera restreinte aux PFTs forestiers.
- Finalement, sur la figure 6.13f on peut observer une corrélation entre SLA et lai_{max} induite par la distribution des PFTs comme pour la figure 6.13d. En revanche on remarque ici des corrélations positives entre SLA et lai_{max} pour certains PFTs. Ce résultat nécessite des analyses à l'échelle du PFT ou de groupes de PFTs que nous allons traiter dans les sections suivantes.

En conclusion, seules trois corrélations se dégagent à l'échelle globale et qui ne sont pas induites par la distribution des paramètres ou des PFTs : $\tau_{leafinit}/wlim_{min}$ ($r=0.47$), $Klai/T_{opt}$ ($r=-0.38$) et $Klai/Vcmax_{opt}$ ($r=0.34$).

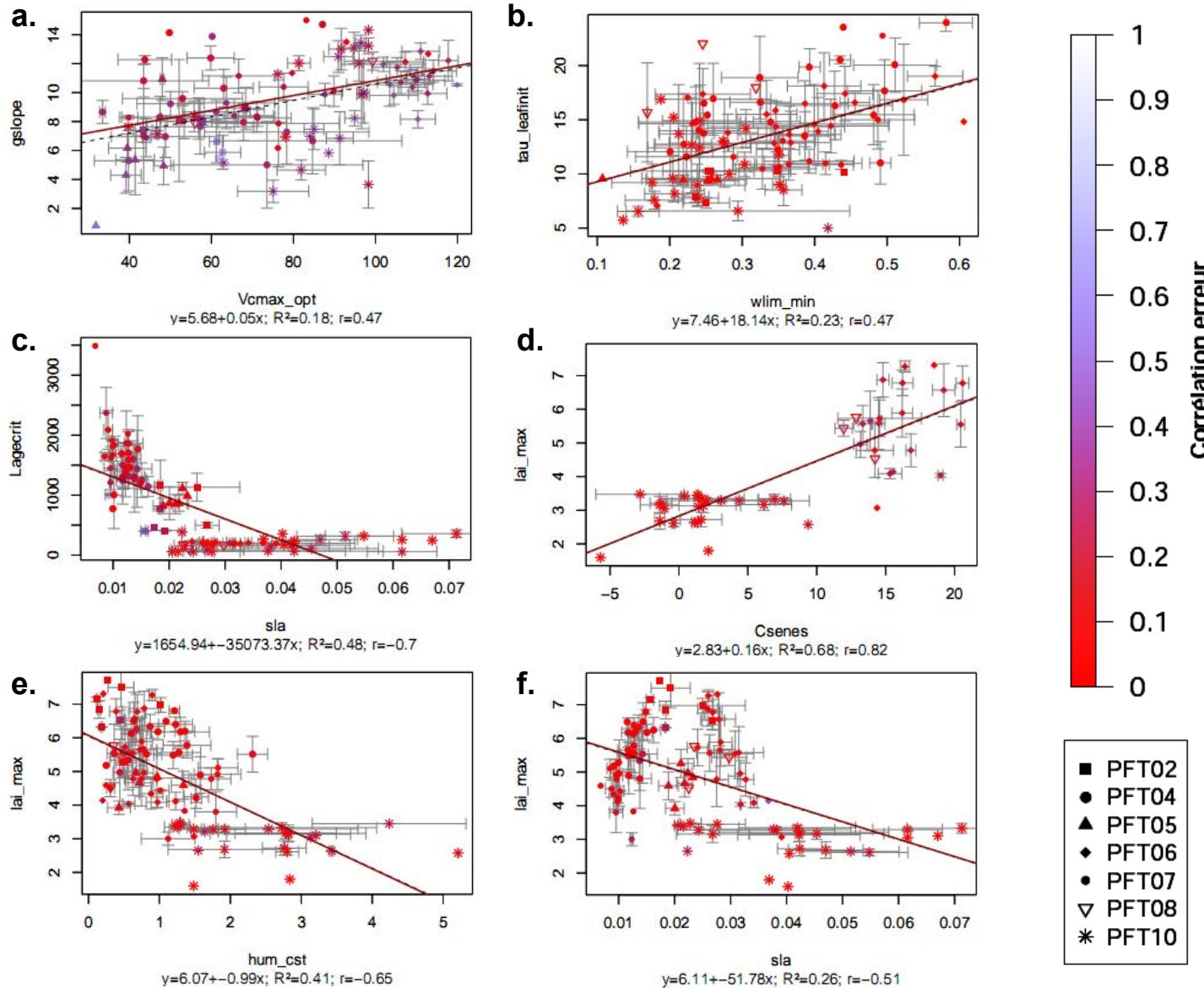


FIGURE 6.13 – Relations linéaires globales entre a) g_{slope} et $V_{cmax_{opt}}$, b) K_{lai} et g_{slope} , c) $Lage_{crit}$ et SLA , d) lai_{max} et C_{senes} , e) lai_{max} et hum_{cst} , f) $\tau_{leafinit}$ et $wlim_{min}$. Chaque point correspond à la moyenne annuelle des meilleures estimations du paramètre pour chaque site. Les barres d'erreur représentent la variabilité interannuelle du site. La ligne pleine correspond à la régression linéaire pondérée par la corrélation d'erreur des paramètres. La ligne en pointillés correspond à la régression linéaire non pondérée.

6.3.4.2 Variabilité spatiale et temporelle

La figure 6.14 illustre les coefficients de variation (CV) inter (spatiale) et intra-site (temporelle) pour chaque paramètre optimisé. On observe dans tous les cas une variabilité spatiale supérieure à la variabilité inter-annuelle des traits. Cependant l'amplitude de ces variabilités est différente d'un trait à l'autre. Les paramètres les plus variables sont $L_{age,crit}$, hum_cst et C_{senes} avec un CV spatial supérieur à 80%, suivis de SLA avec un CV supérieur à 50%.

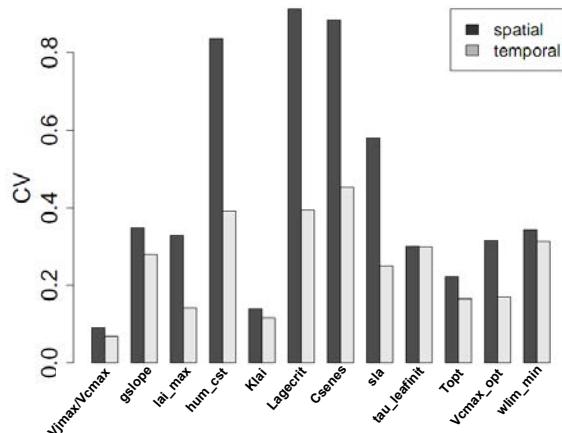


FIGURE 6.14 – Représentation du coefficient de variation moyen inter-site (spatial, en noir) et intra-site (temporel, en gris) pour chaque paramètre.

Un des objectifs initiaux de cette étude était de pouvoir séparer les composantes spatiales et temporelles de la variabilité des traits. Cependant trop peu d'années sont disponibles par site afin de détecter des tendances significatives.

6.3.4.3 Relations à l'échelle du PFT

La figure 6.15 illustre les corrélations entre paramètres pour les espèces semperfrevientes et les espèces décidues. Nous allons comparer les relations obtenues pour ces deux groupes de PFTs aux corrélations globales observées en section 6.3.4.1.

La relation globale observée en section 6.3.4.1 entre $\tau_{leafinit}$ et $wlim_{min}$ est principalement gouvernée par les PFTs semperfrevientes ($r=0.53$) mais ne se retrouve pas pour les PFTs décidus ($r=0.22$). A l'inverse, les relations liant $Klai$, T_{opt} et $Vcmax_{opt}$ disparaissent à l'échelle du PFT.

On observe des corrélations semblables entre les deux groupes de PFTs (Fig.6.15) pour seulement trois couples de paramètres, entre $L_{age,crit}$ et hum_cst ($r=0.40$ décidus/ 0.28 semperfrevientes), SLA et $Klai$ ($r=-0.62/-0.3$) et enfin lai_max et hum_cst ($r=-0.31/-0.33$).

En revanche, pour 7 couples de paramètres, les comportements observés pour les décidus et les semperfrevientes sont opposés, principalement pour les relations impliquant SLA . C'est

6. APPROCHE 3 : LES TRAITS DU POINT DE VUE DE LA MODÉLISATION

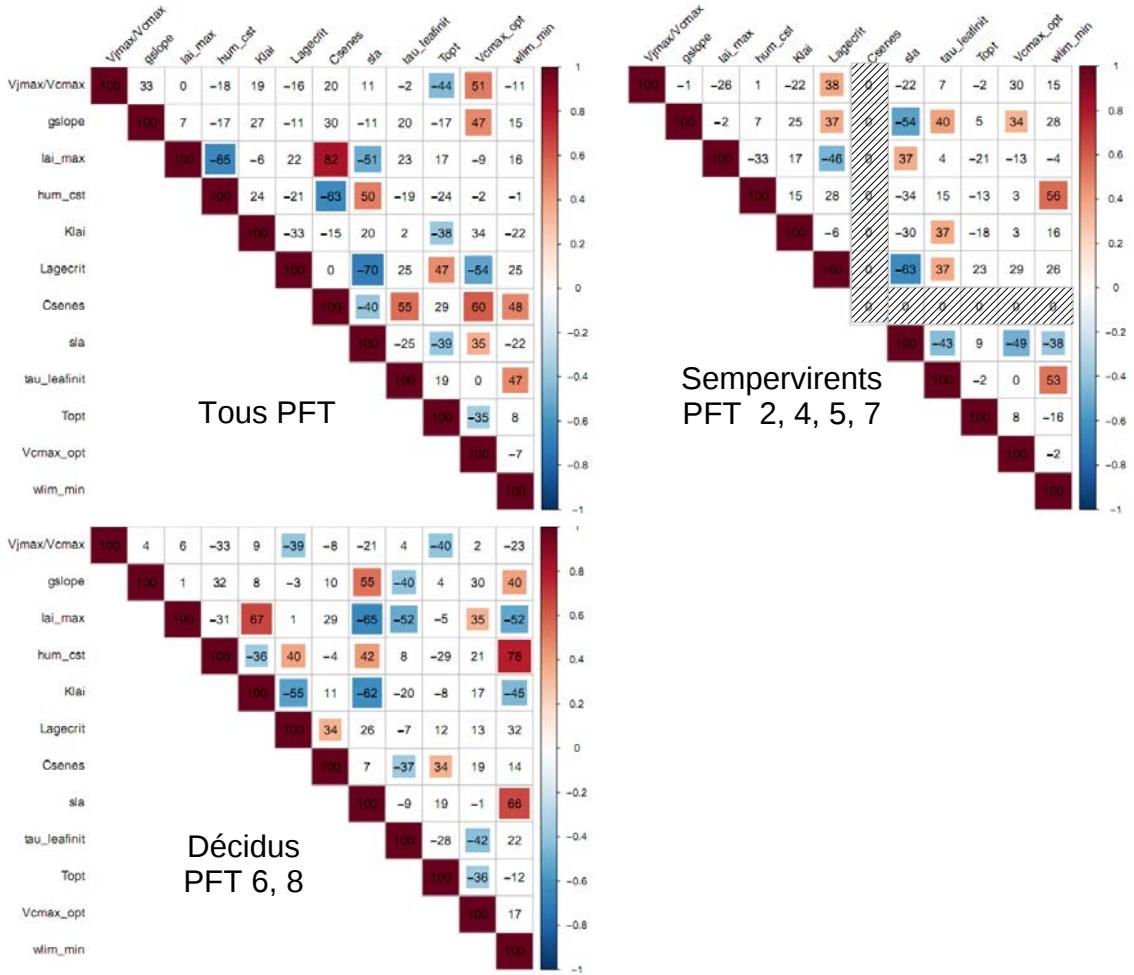


FIGURE 6.15 – Comparaison des matrices de corrélations entre paramètres par groupes de PFTs. Les chiffres indiqués sont en pourcentages. Sont mis en évidence les corrélations significatives supérieures à 30%. *Csenes* n'est pas un paramètre optimisé pour les PFTs semperfibreux.

le cas des relations entre *SLA* et *gslope* ($r=0.55/-0.54$), *SLA* et *lai_max* ($r=-0.65/0.37$), *SLA* et *hum_cst* ($r=0.42/-0.34$), *SLA* et *Lagecrit* ($r=0.26/-0.63$), *SLA* et *wlim_min* ($r=0.66/-0.38$), *Lagecrit* et *Jmax/Vcmax* ($r=-0.39/0.38$) et finalement *tau_leafinit* et *gslope* ($r=-0.4/0.4$).

Enfin, certaines relations apparaissent seulement pour un groupe de PFT :

- Pour les PFTs décidus on observe que *lai_max* est anti corrélé à *wlim_min* ($r=-0.52$) et *tau_leafinit* ($r=-0.52$) mais est positivement corrélé avec *Vcmax_{opt}* ($r=0.35$). *Csenes* est corrélé à *Top1* ($r=0.34$) ainsi qu'avec *tau_leafinit* ($r=-0.37$) et *Lagecrit* ($r=0.34$).
- Pour les PFTs semperfibreux, les corrélations impliquent principalement *Lagecrit* et *SLA*. Ainsi *Lagecrit* est corrélé à *gslope* ($r=0.37$), *lai_max* ($r=-0.46$), *tau_leafinit* ($r=0.37$) et enfin *SLA* ($r=-0.63$). *SLA* est corrélé à *tau_leafinit* ($r=-0.43$) et *Vcmax_{opt}* ($r=-0.49$).

6.3.5 Relations traits-environnement

Dans cette section nous analysons les relations observées entre les moyennes annuelles des paramètres optimisés en fonction des conditions environnementales moyennes de chaque site.

6.3.5.1 Relations globales

En considérant tous les PFTs, seuls *lai_max* et *hum_cst* sont corrélés aux températures annuelles moyennes (*mat*) du sites ($r=0.44$ et -0.38) et au rayonnement visible et IR incident (*sw*, $r=0.43$ et -0.42 ; fig.6.16). *Wlim_min* est corrélé à l'humidité relative du sol ($r=0.38$). On remarque, comme dans la section 6.3.4.1, une saturation du *lai_max* pour le PFT10 qui altère l'interprétation des relations observées. Par ailleurs, on voit sur la figure 6.16 une relation négative entre *lai_max* et *MAT* pour le PFT7 (cyan) suggérant un comportement différent des paramètres face au climat selon le PFT considéré. Nous allons donc analyser les relations traits-climat par groupes de PFTs.

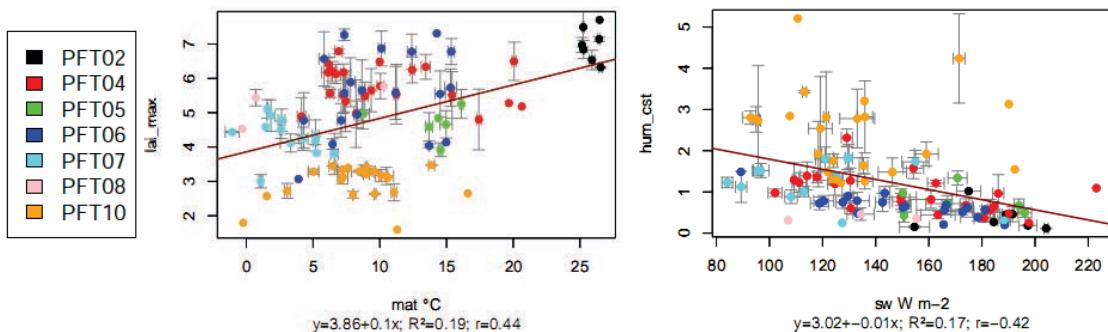


FIGURE 6.16 – Relations entre *lai_max-MAT* et *lai_max-SWdown* pour tout les PFTs. Les points représentent les moyennes annuelles du site, les barres d'erreurs la variabilité interannuelle.

6.3.5.2 Relations à l'échelle du PFT

La figure 6.17 illustre les corrélations obtenues entre les différents traits et les variables environnementales pour les PFTs décidus a) et les PFTs sempervirents b). Pour les PFTs décidus, les traits fortement corrélés au climat ($r>0.6$) sont *hum_cst*, *Csenes*, *Topt* et *wlim_min*. Pour les PFTs sempervirents, les traits fortement corrélés au climat ($r>0.6$) sont *lai_max*, *hum_cst*, *Lage_crit*, *SLA* et *wlim_min*.

Nous allons analyser les différentes corrélations qui ressortent pour chaque paramètre :

- Pour les décidus *Jmax/Vcmax* est anti-corrélé aux précipitations annuelles moyennes (*map*; $r=-0.5$; Fig.6.18a).

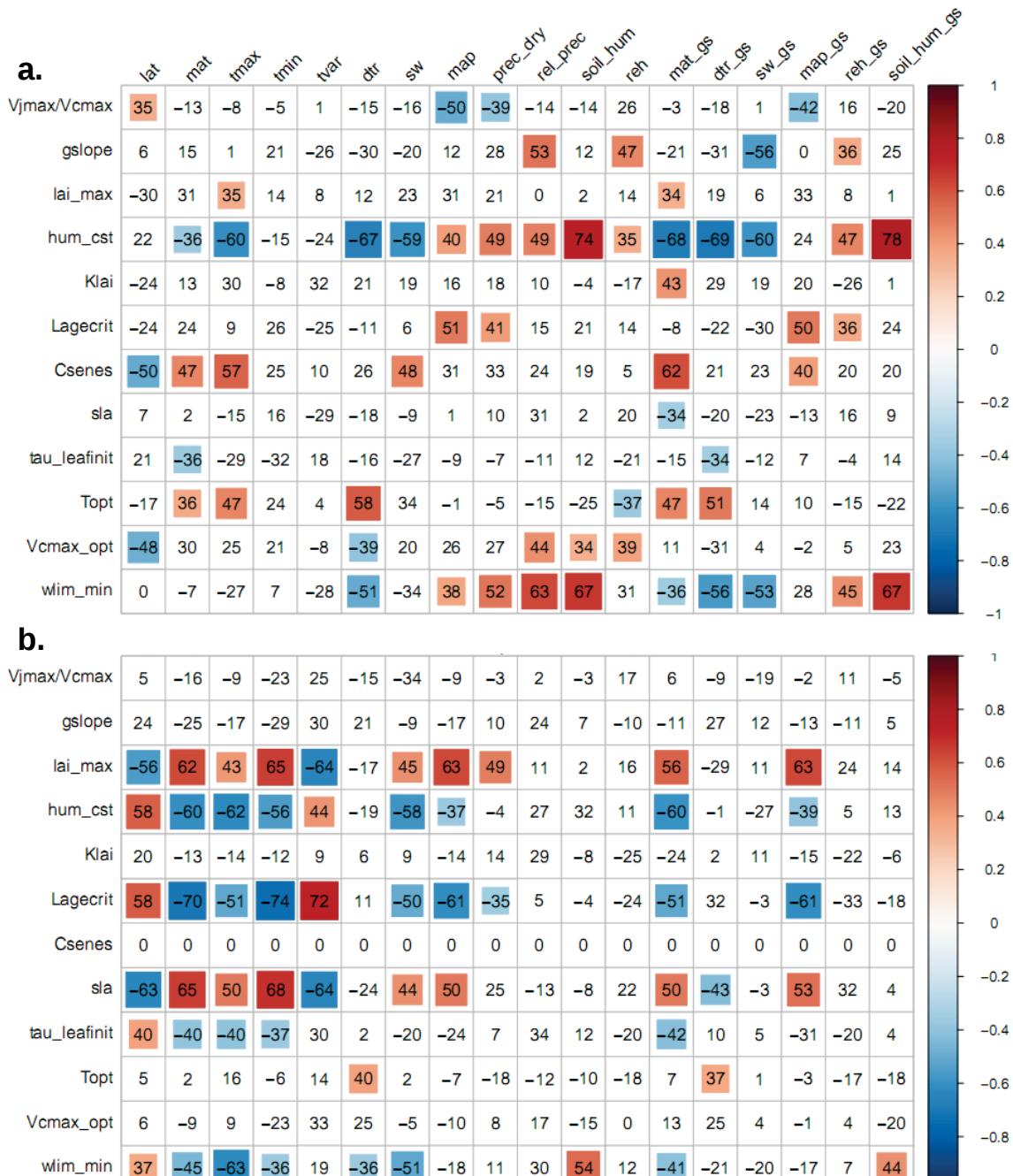


FIGURE 6.17 – Matrices des corrélations trait-environnement pour les PFTs a) décidus et b) sempervirents. Sont mis en évidence les corrélations supérieures à 0.3. C_{senes} est un paramètre non optimisé pour les PFTs sempervirents.

- Pour les décidus, $gslope$ est corrélé aux rayonnements incidents de courtes longueurs d'onde, donc au rayonnement photosynthétique (sw ; $r=-0.56$, Fig.6.18b) mais aussi aux précipitations relatives (rel_prec ; $r=0.53$).
- Pour les deux groupes de PFTs, lai_max est corrélé positivement aux températures. Il est corrélé à la température du mois le plus chaud ($tmax$, $r=0.35$) pour les décidus. Pour les sempervirents, il est fortement corrélé aux températures du mois le plus froid ($tmin$, $r=0.65$, Fig.6.19a), mais aussi aux précipitations moyennes du site ($r=0.63$) et anti corrélé à la variabilité annuelle des températures ($tvar$; $r=-0.64$).
- Pour les PFTs décidus, C_{senes} est fortement corrélé aux températures moyennes durant la saison de croissance (mat_gs ; $r=0.62$; Fig.6.18d) et dans une moindre mesure par map_gs sur la saison de croissance ($r=-0.40$).

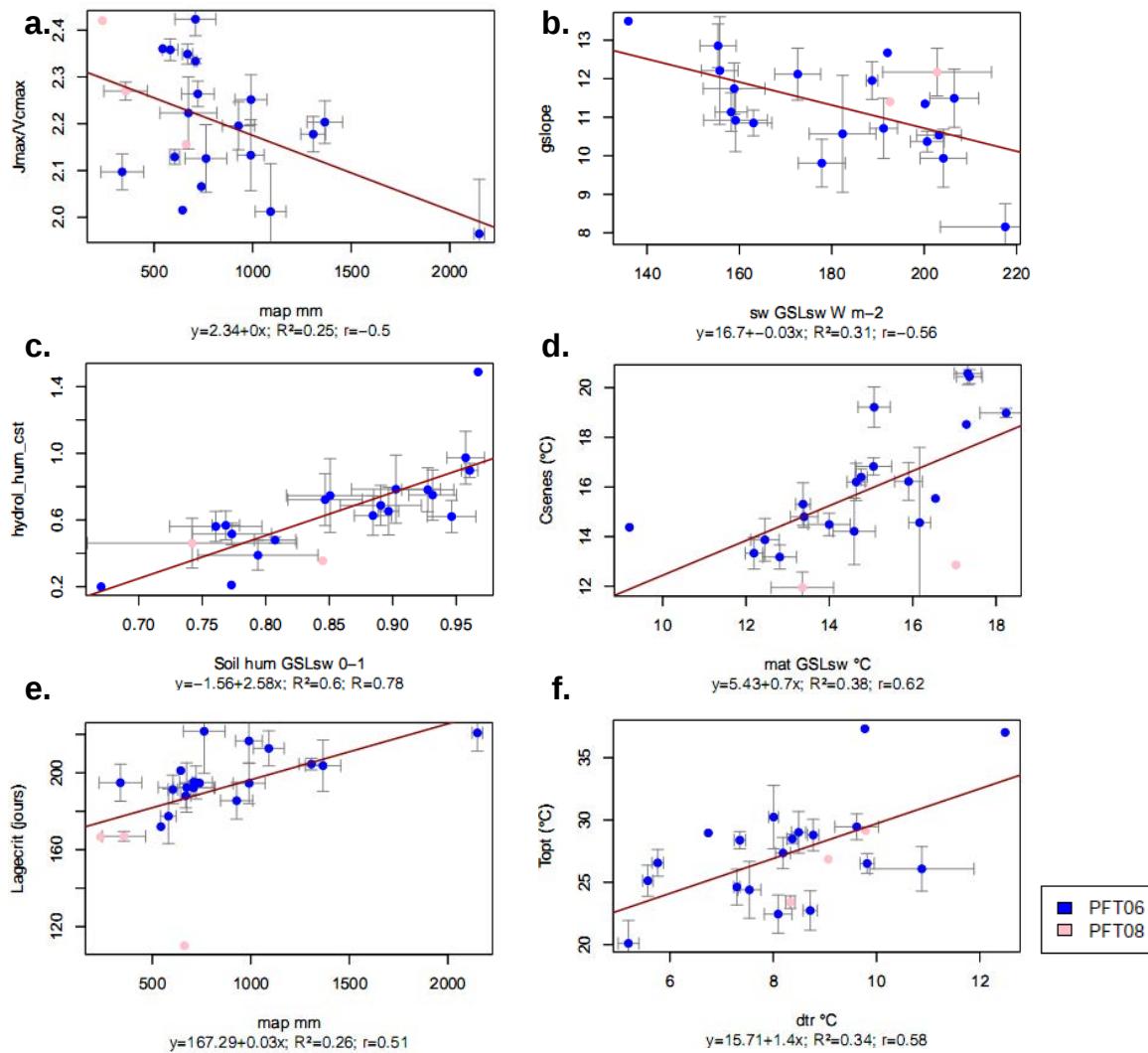


FIGURE 6.18 – Relations linéaires traits-environnement observées pour les PFTs décidus. Les points représentent la moyenne annuelles des paramètres pour chaque site, les barres d'erreur représentent la variabilité inter-annuelle. La ligne rouge représente la régression linéaire trait-environnement dont R^2 est le coefficient de détermination. R est le coefficient de corrélation de Pearson.

- *hum_cst* montre les mêmes sensibilité aux variables environnementales pour les deux groupes de PFTs. Pour les PFTs décidus il est principalement gouverné par l'humidité relative du sol (*soil_hum_gs*; $r=0.78$, Fig.6.18c) et les variations diurnes des températures durant la saison de croissance (*dtr_gs*, $r=-0.69$). Pour les PFTs sempervirents, ce trait est fortement corrélé à *tmax* ($r=-0.62$; Fig.6.19b) et *sw* ($r=-0.58$).
- Les sensibilités de *Lage_crit* au climat sont différentes pour les deux groupes de PFTs. *Lage_crit* est corrélé positivement aux précipitations du site ($r=0.51$, Fig.6.18e) pour les décidus, négativement pour les sempervirents ($r=-0.61$). De plus, *Lage_crit* est fortement corrélé à *tmin* ($r=-0.74$; Fig.6.19c) et à *tvar* ($r=0.72$) pour les sempervirents.
- Pour les décidus, *SLA* n'est pas très sensible aux variables environnementales à l'exception de *mat_gs* ($r=-0.34$). A l'inverse *SLA* est positivement corrélé à *sw* ($r=0.44$) et *map_gs* ($r=0.53$) pour les sempervirents et est fortement corrélé à *tmin* ($r=0.68$; Fig.6.19d).

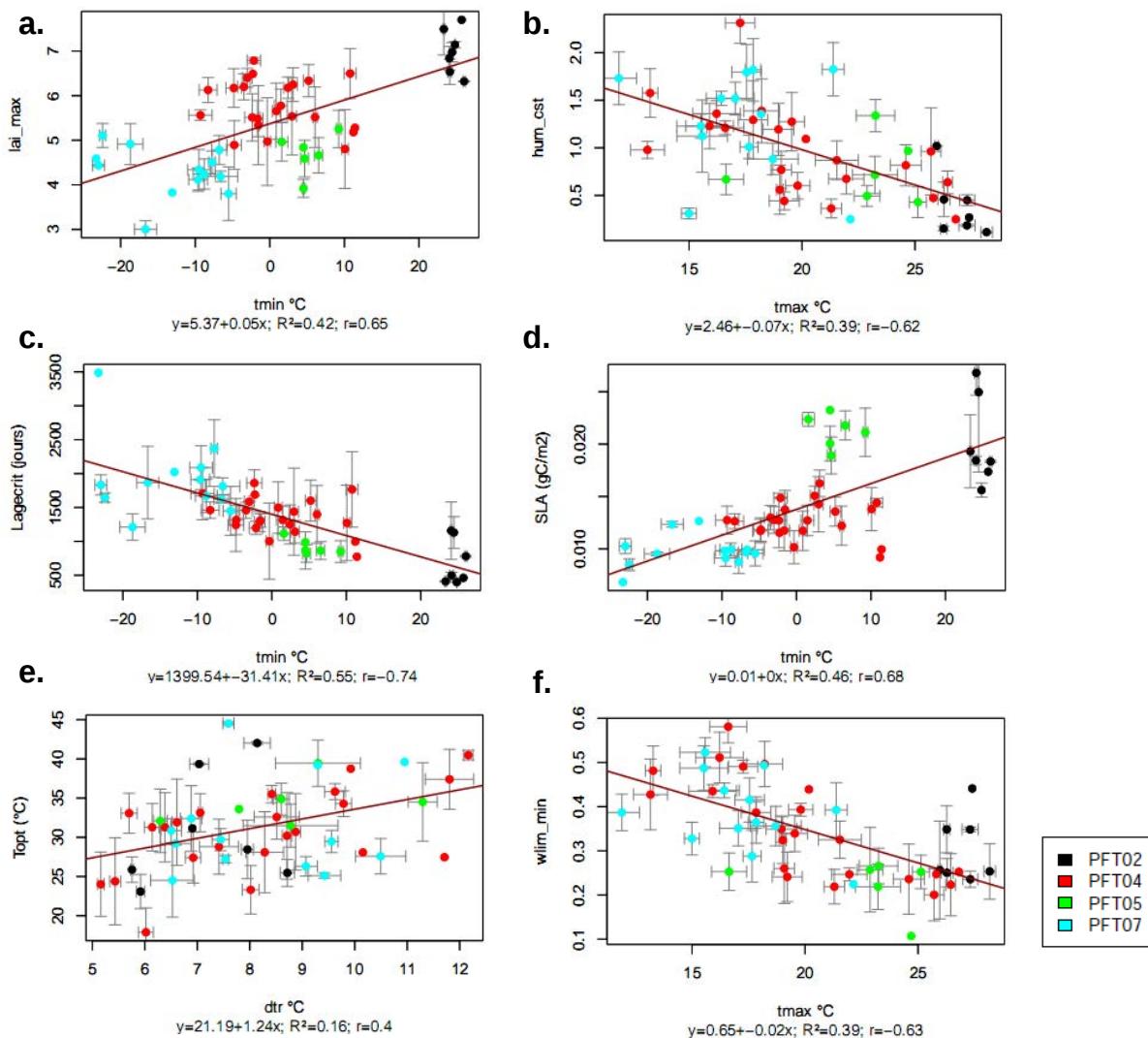


FIGURE 6.19 – Relations linéaires traits-environnement observées pour les PFTs sempervirents. Les points représentent la moyenne annuelle des paramètres pour chaque site, les barres d'erreur représentent la variabilité inter-annuelle. La ligne rouge représente la régression linéaire trait-environnement dont R^2 est le coefficient de détermination. R est le coefficient de corrélation de Pearson.

- Pour les deux groupes de PFTs, T_{opt} est corrélé à dtr ($r=0.58/0.4$; Fig.6.18f, Fig.6.19e).
- Pour les PFTs décidus, $Vcmax_{opt}$ est corrélé à rel_prec ($r=0.44$) ainsi qu'à dtr ($r=-0.39$). En revanche ce trait ne montre pas de corrélations significatives pour les sempervirents.
- Pour les deux groupes de PFTs on observe des corrélations cohérentes entre $wlim_min$ et les variables environnementales. Pour les décidus, ce paramètre est fortement corrélé à $soil_hum_gs$ ($r=0.67$) ainsi qu'à dtr ($r=-0.51$). Pour les PFTs sempervirents, $wlim_min$ est fortement corrélé à $tmax$ ($r=0.63$; Fig.6.19f) et reh ($r=0.54$).

Nous venons de résumer dans cette section les corrélations significatives qui ressortent entre les différents traits et les différentes variables environnementales listées en table 6.2. On peut remarquer que ces corrélations sont nombreuses. On observe des corrélations redondantes du fait que certaines variables climatiques sont covariantes, telles que mat et sw ($r=0.62$), ou mat et map ($r=0.62$). Ces différentes relations observées entre traits et environnement, ainsi que leur implication et leur interprétation sont discutées en section 6.4.

6.3.6 Impact de la contrainte $SLA=f(L_{age,crit})$

On a pu observer jusqu'à présent des corrélations trait-trait et trait-environnement, compte tenu des incertitudes sur les valeurs des traits optimisés. Dans cette section, nous cherchons à analyser comment l'ajout d'une relation de *trade-off* connue, et retrouvée via les optimisations, entre SLA et $L_{age,crit}$ (Fig.6.11) peut influencer les résultats des optimisations. Par l'ajout de cette relation, nous cherchons à améliorer les corrélations trait-trait et trait-environnement observées précédemment, tout en ne détériorant pas les capacités du modèle ORCHIDEE à représenter les observations.

La figure 6.20 illustre la distribution des RMSE entre la GPP simulée et mesurée obtenue, sans, ou avec la relation $SLA=f(L_{age,crit})$ (eq.6.3). La prise en compte de cette relation conduit à optimiser un paramètre en moins (SLA), ce qui du point de vue du système d'optimisation revient à ôter un degré de liberté. De ce fait, on s'attend à dégrader la GPP modélisée par ORCHIDEE, or on peut remarquer sur la figure 6.20 que la contrainte sur SLA ne dégrade pas, ou peu, les optimisations. Ce résultat confirme donc que la relation $SLA=f(L_{age,crit})$ peut être implémentée dans ORCHIDEE sans en perturber les performances de manière notable.

Les figures 6.21 et 6.22 comparent les matrices de corrélations trait-trait et trait-environnement dans les deux configurations. L'implémentation du *trade-off* entre SLA et $L_{age,crit}$ n'a pas modifié les corrélations d'erreurs observées en section 6.3.2.

Pour les PFTs sempervirents (Fig.6.21a et b), on observe une disparition des corrélations entre $L_{age,crit}$ et $Jmax/Vcmax$, $gslope$ et lai_max . La faible corrélation entre $L_{age,crit}$ et hum_cst est toujours visible ($r=0.28$), ainsi qu'entre $L_{age,crit}$ et $tau_leafinit$ ($r=0.33$). Les corrélations entre $tau_leafinit$ et $Klai$ ($r=0.5$) ainsi que $tau_leafinit$ et $wlim_min$ ($r=0.46$) sont toujours visibles. Enfin une nouvelle corrélation apparaît entre T_{opt} et $gslope$ ($r=0.4$).

Pour les PFTs décidus (Fig.6.21c et d), on observe un renforcement des corrélations impliquant

0

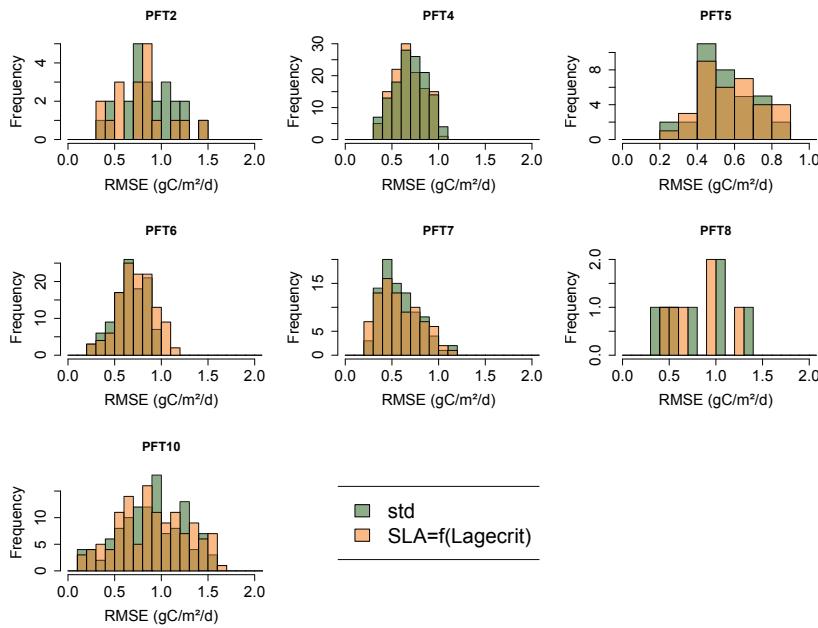


FIGURE 6.20 – Comparaison des RMSE sans (std. en vert) ou avec (en orange) contrainte du SLA pour chaque PFT. L’axe des ordonnées représente le nombre d’années pour lesquelles la RMSE se trouve dans la plage indiquée en abscisse.

J_{max}/V_{cmax} ainsi que $L_{age,crit}$. On observe aussi l’apparition d’une corrélation forte entre T_{opt} et lai_max ($r=0.51$) et entre V_{cmax}_{opt} et $wlim_min$ ($r=0.41$). De nombreuses corrélations observées précédemment ne sont pas retrouvées, telles que les relations impliquant C_{senes} ou encore $tau_leafinit$. La disparition de ces relations peut être due à la non-unicité de la solution et de la corrélation entre les paramètres au cours du processus d’optimisation. Ce résultat suggère aussi que l’analyse de la matrice A ne permet peut-être pas à elle seule de juger des interactions entre paramètres au cours du processus d’optimisation.

A l’inverse des corrélations trait-trait, on peut remarquer que les corrélations trait-environnement ne sont pas modifiées (Fig.6.22).

Pour les PFTs sempervirents (Fig.6.22a et b), les paramètres les plus sensibles restent lai_max , hum_cst , $L_{age,crit}$ et $wlim_min$. On note pour ce groupe de PFTs une disparition des relations entre $tau_leafinit$ et les températures du site. A l’exception de hum_cst , on observe une diminution globale de la force des corrélations par rapport aux optimisations sans le *trade-off SLA-L_{age,crit}*.

Pour les PFTs décidus(Fig.6.22c et d), certaines corrélations sont améliorées. C’est le cas de lai_max et de dtr ($r=0.68$), de T_{opt} et $tmax$ ($r=0.79$) ou encore $wlim_min$ et $soil_hum_gs$ ($r=0.78$).

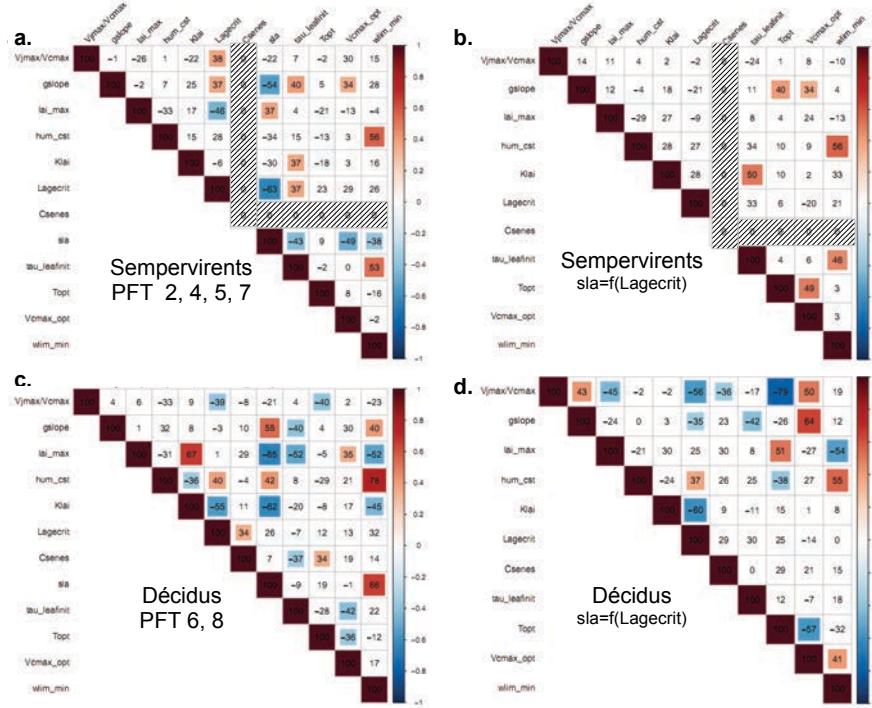


FIGURE 6.21 – Comparaison des matrices de corrélations trait-trait avec ou sans trade-off $SLA=f(L_{age,crit})$. Les matrices a) et c) correspondent aux optimisations sans contrainte de SLA pour respectivement les PFTs sempervirents et décidus. Les matrices b) et d) correspondent aux optimisations avec $SLA=f(L_{age,crit})$ pour les PFTs sempervirents et décidus.

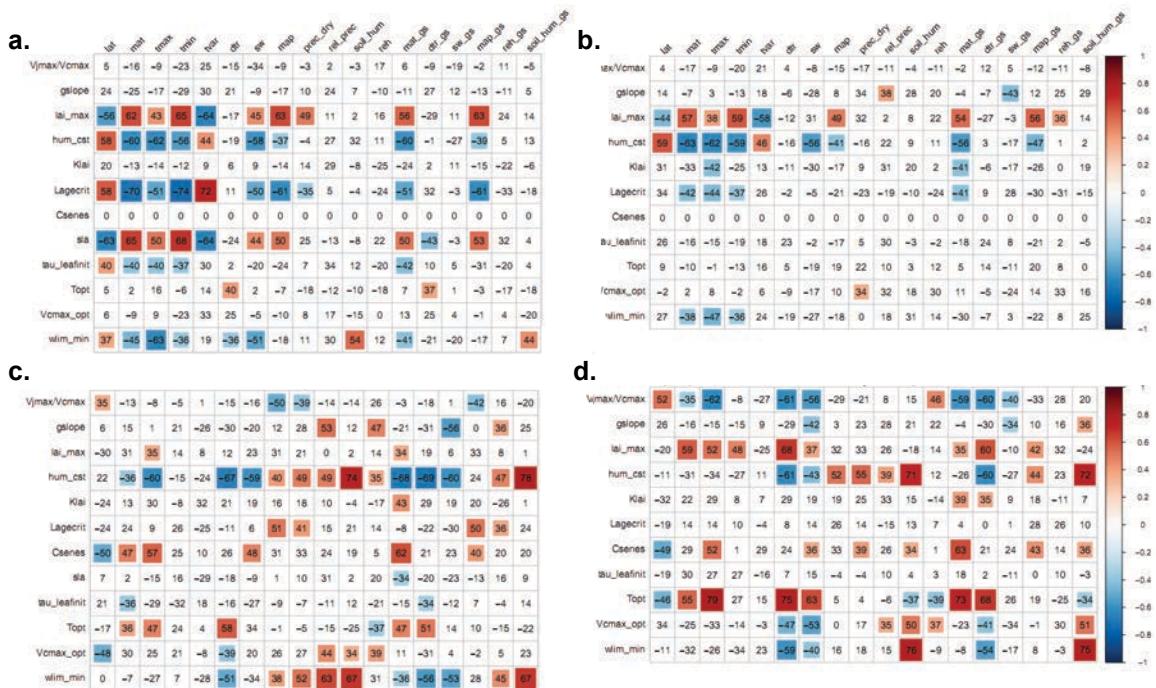


FIGURE 6.22 – Comparaison des matrices de corrélations trait-environnement avec ou sans trade-off $SLA=f(L_{age,crit})$. Les matrices a) et c) correspondent aux optimisations sans contrainte de SLA pour respectivement les PFTs sempervirents et décidus. Les matrices b) et d) correspondent aux optimisations avec $SLA=f(L_{age,crit})$ pour les PFTs sempervirents et décidus.

6.4 Discussion

6.4.1 Limites de l'approche

6.4.1.1 Incertitudes liées aux observations de GPP

La technique de mesure des flux turbulents est sujette à plusieurs incertitudes qui auront une répercussion sur les valeurs de traits optimisées :

1. La sous-estimation des flux nocturnes de CO₂ : à cause d'un brassage de l'air insuffisant durant les nuits calmes, la respiration nocturne peut être mal estimée. A ce processus s'ajoutent des phénomènes de dégazage au lever du soleil liés au redémarrage des flux turbulents de l'air (Baldocchi et al., 2000). Ces effets sont négligeables ici en considérant les flux journaliers.

Un deuxième effet peut être lié à la topographie du site ou à une répartition irrégulière de la végétation qui va influencer le transport d'air (Baldocchi, 2008). Dans ce cas, un filtre des données peut être nécessaire afin d'améliorer les résultats de nos optimisations.

2. La représentation d'une erreur de mesure aléatoire : la mesure de flux turbulents est soumise aux imprécisions d'échantillonnage, la variation de la direction et de la force des vents qui vont impacter la représentativité spatiale des mesures, l'erreur instrumentale ou encore les imprécisions liées au calcul des corrélations turbulentes (Kuppel, 2012). Ainsi, Rannik et al. (2006) ont montré sur le site d'Hyytiälä (conifères boréaux) que l'erreur aléatoire des flux de NEE atteignent 1.08 µmol m⁻²s⁻¹ et 0.19 µmol m⁻²s⁻¹ à des pas de temps respectivement semi-horaire et journaliers.

Ces différentes incertitudes vont influencer la valeur des traits optimisés ici, cependant les sources d'erreurs étant partagées par tous les sites, nous pouvons considérer qu'elles ont un impact négligeable sur les relations trait-trait ou trait-environnement observées dans notre étude.

La GPP n'est pas mesurée directement mais est issue d'un modèle empirique, ce qui tend à privilégier l'optimisation d'autres mesures telle que la NEE. En revanche, l'optimisation de la NEE nous oblige à ajouter plusieurs paramètres liés aux différents processus de respiration et réduit d'autant la contrainte sur l'estimation des paramètres de photosynthèse. Cependant, les observations de NEE peuvent être utilisées pour valider notre optimisation de la GPP, afin de voir si les NEE simulées sont améliorées, en particulier avec l'ajout de relations de *trade-off*.

Afin de réduire les erreurs liées à la représentation de la GPP, nous pourrions imaginer optimiser à la fois les flux de carbone ainsi que les flux de chaleur latente (LE). Cependant, plusieurs auteurs ont mis en évidence un défaut de fermeture du bilan énergétique mesuré sur les sites FLUXNET, allant jusqu'à 20% de l'énergie disponible à une échelle de temps semi-horaire, et s'élevant jusqu'à 45% si l'on considère des moyennes journalières (Wilson et al., 2002; Leuning et al., 2012).

6.4.1.2 Incertitudes liées à la méthode d'optimisation

Les premiers résultats obtenus avec l'optimisation d'ORCHIDEE sont encourageant et nous ont permis d'évaluer les différentes incertitudes de cette méthode.

Nous avons pu voir en section 6.3.1 que l'algorithme peut converger vers des minimums locaux pour de nombreuses années. Ainsi, on peut observer une variabilité des traits importantes pour un même jeu de données, mais pour deux jeux de paramètres initiaux différents. Dans son étude, [Santaren et al. \(2013\)](#) montre les avantages d'un algorithme génétique afin de converger plus facilement vers le minimum global lors des optimisations d'ORCHIDEE. En revanche, des études récentes sur des données synthétiques montrent que, malgré une meilleure convergence de la fonction coût $J(x)$ (Eq.6.1) avec un algorithme génétique, les valeurs de traits optimisés sont plus proches des valeurs observées avec la méthode variationnelle pour un ensemble de jeux de paramètres initiaux ([Bastrikov et al., pers.com.](#)), ce qui justifie son utilisation dans cette étude. Afin de réduire les convergences vers les minimum locaux, nous pouvons envisager d'augmenter le nombre de jeux de paramètres initiaux.

Malgré les différents filtres appliqués sur la RMSEre et le coefficient de variation des traits, certaines années ne sont pas correctement optimisées. Nous avons appliqué un filtre sur les RMSEre inférieures à 0.3, cependant des critères supplémentaires sont nécessaires afin d'exclure les années particulières.

La forte variabilité de certains traits peut aussi être liée aux corrélations d'erreurs observées en section 6.3.2. En effet, le rôle de certains paramètres impliqués dans des processus communs, tels que $Vcmax_{opt}$ et T_{opt} , n'arrivent pas à être correctement distingués. Ainsi la valeurs des traits obtenus est sujette à de fortes incertitudes. Afin d'améliorer la représentation des paramètres il est donc nécessaire de réduire ces corrélations d'erreurs, soit en retirant certains paramètres des optimisations, soit en optimisant d'autres variables mesurées qui pourraient aider à distinguer le rôle des différents paramètres. Par exemple, une optimisation simultanée de la GPP et du LAI permettrait d'améliorer la représentation du *lai_max* et du *SLA*, et par effet de cascade de réduire l'incertitude sur les paramètres de photosynthèse.

Afin de séparer les différents paramètres possédant une corrélation d'erreur forte, l'utilisation de mesures de traits concomitantes aux mesures de flux permettrait 1) de contraindre certain paramètres connus et 2) de valider les traits optimisés. Cependant les mesures de traits sur site FLUXNET ne sont pas encore systématiques ([Musavi et al., 2015](#)).

Un troisième facteur influence fortement la valeur des traits *a posteriori*. On a pu observer en section 6.3.2 que les plages de variations imposées pour chaque paramètre sont primordiales. Ainsi on observe une saturation du *lai_max* optimisé pour le PFT10 qui va avoir un effet de cascade sur les autres paramètres. A l'origine, le PFT10 a été paramétré sur des steppes ([Krinner et al., 2005](#)) pour lesquelles le *lai_max* est faible. Pour les optimisations conduites sur le PFT10, nous avons utilisé des sites qui correspondent à des écosystèmes variés, avec parfois de forts *lai*, ce qui explique les saturations observées. De plus les prairies correspondent à des écosystèmes avec une diversité spécifique et fonctionnelle riche que nous avons regroupés en un seul

et même PFT. Par ailleurs, quand l'information n'était pas disponible, nous avons considéré que toutes les prairies étaient composées d'espèces d'herbacées en C3. Une division du PFT10 en plusieurs sous-catégories par régions pédo-climatiques par exemple pourrait permettre d'améliorer les résultats.

Afin de réduire l'incertitude liée à la distribution des paramètres, nous pourrions relancer toute les optimisations sans contraindre la plage de variation tolérée par l'algorithme afin de savoir si les corrélations observées dans cette étude sont retrouvées, et si elles sont en partie définies par la distribution imposée *a priori*. En effet, on peut se poser la question de la générnicité des écosystèmes échantillonnés dans TRY et des sites FLUXNETs. Les sites FLUXNETs représentent majoritairement des peuplements jeunes et quasiment à l'équilibre tandis que les données TRY regroupent des conditions d'observation très diverses.

Enfin dans cette étude nous avons attribué un seul PFT à chaque site. Par conséquent nous ne prenons pas en compte les espèces secondaires et de sous étage qui peuvent influencer les flux de GPP observés. Attribuer 100% d'un PFT à un site conduit à une surconstraine des paramètres optimisés. De nouvelles optimisations qui prennent en compte les différentes fractions de PFTs sont nécessaires afin d'évaluer les incertitudes liées à la composition des sites.

6.4.2 Synthèse des relations observées

Les valeurs de traits optimisés représentent des valeurs de traits à l'échelle de l'écosystème et non de la feuille comme la majorité des traits disponibles dans les bases globales (Kattge et al., 2011). Cette différence d'échelle est importante et est en partie responsable de l'incapacité du modèle ORCHIDEE à utiliser directement des mesures de traits foliaires (chapitre 3). Cette problématique commence à être abordée dans la littérature. Ainsi Musavi et al. (2015) mettent en avant le concept de propriété fonctionnelle de l'écosystème (EFP pour *ecosystem functional property*, Reichstein et al. 2014) afin d'étudier leur acclimatation sur le court et le long terme. Ils soulignent la nécessité de transposer les traits mesurés, de l'échelle foliaire à l'échelle écosystémique. Jusqu'à présent cette transposition était réalisée en pondérant la valeur des traits mesurés sur la communauté végétale (Garnier et al., 2004). Cependant certains traits dépendants de la structure du couvert végétal ne peuvent être simplement pondérés par l'abondance des espèces tel que l'assimilation de carbone qui dépend de la quantité d'azote foliaire ou encore de l'exposition des feuilles à la lumière. La méthode présentée ici permet donc de faire un lien direct entre les flux observés et ce que Musavi et al. (2015) ont défini comme *ecosystem vegetation property*, soit la valeur des traits intégrés à l'échelle de l'écosystème (Fig.6.23).

Certains paramètres ont des corrélations d'erreurs importantes tels que $Vcmax_{opt}$ ou encore $gslope$. Les corrélations trait-trait et trait-environnement obtenues en section 6.3.4 ainsi qu'en section 6.3.5 et qui impliquent ces paramètres sont donc à interpréter avec précaution. De même, les corrélations d'erreurs peuvent masquer des relations que l'on s'attendrait à observer par exemple entre T_{opt} et mat .

Nous dressons ici la liste des relations considérées comme "robustes" que nous avons pu

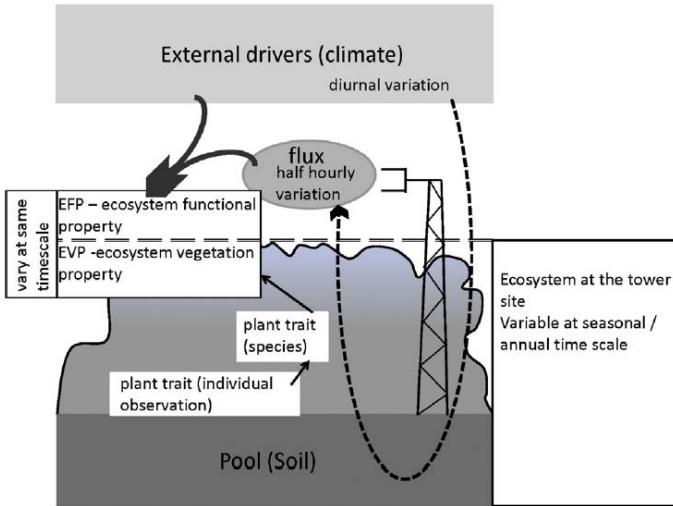


FIGURE 6.23 – Figure issue de Musavi et al. (2015). Représentation de la mise à l'échelle des traits foliaires afin d'étudier les propriétés de l'écosystème.

observer pour chaque paramètre :

(Les graphiques pour chaque relation trait-trait sont illustrés en figure 6.24 et 6.25. Les graphiques pour chaque relation trait-environnements sont illustrés en figure 6.18 et 6.19. Un schéma récapitulatif se trouve en information supplémentaire Fig.S6.1.)

A l'échelle globale :

- seuls *wlim_min* et *tau_leafinit* montrent une corrélation significative ($R^2=0.22$). Cette corrélation est principalement gouvernée par les sempervirents et pourrait s'expliquer par des corrélations “croisées” avec les paramètres climatiques. *Tau_leafinit* diminue avec la température ce qui est cohérent avec nos connaissances, i.e. plus la température est faible et plus l'émergence des feuilles est longue (Slaney et al., 2007). De même *wlim_min* et *hum_cst* sont corrélés avec l'état hydrique du sol.

Par groupes de PFTs, décidus et sempervirents :

- Dans les deux cas, *lai_max* augmente avec la température du site. Ce résultat concorde avec les précédentes études qui ont mis en évidence une augmentation du *lai* en fonction de *mat* sur la plage de températures analysée ici, mais aussi des conditions hydriques du site (Way and Oren, 2010; Iio et al., 2014). Pour les PFTs décidus, *lai_max* est fortement anti-corrélué à *SLA* ($R^2=0.4$), mais positivement corrélé avec *SLA* pour les sempervirents et particulièrement les gymnospermes ($R^2=0.35$). Malgré une corrélation positive montrée par certaines études entre *SLA* et *LAI* (Pierce et al., 1994), peu de données sont disponibles pour confirmer les corrélations observées sur le *lai_max*. Pour les PFTs sempervirents, *lai_max* est par ailleurs anti-corrélué à *Lage_crit* ($R^2=0.21$). Ici encore, la corrélation observée n'est pas semblable aux études précédentes qui ont montré une relation positive entre *LAI* et *Lage_crit* (Niinemets, 2010).

- On retrouve une corrélation négative forte entre SLA et $L_{age,crit}$ pour les PFTs sempervirents, relation qui est très largement décrite dans la littérature (Reich et al., 1999; Wright et al., 2004). Cependant, les incertitudes sur les paramètres n'ont pas permis de retrouver la relation observée dans la littérature pour les décidus. De même pour les sempervirents, SLA est anti-corrélé à $Vcmax_{opt}$ et $gslope$. Malgré les corrélations d'erreurs sur les valeurs de ces deux paramètres, la corrélation entre SLA et $Vcmax_{opt}$ a été observée pour les gymnospermes par Niinemets et al. (2007). Pour les PFTs décidus, SLA est principalement corrélé à $wlim_min$ et $gslope$. Ici encore ces deux paramètres sont soumis à de fortes corrélations d'erreurs, ce qui ne nous permet pas de conclure sur le sens des corrélations observées. Cependant les relations entre SLA et ces deux paramètres semblent indiquer que SLA est sensible aux conditions hydriques du sites pour ce groupe de PFTs.

SLA montre une sensibilité différente à la température pour les deux groupes de PFTs. Ce résultat concorde avec les observations de Wright et al. (2005b) pour lesquelles on observe une corrélation positive entre SLA et mat pour les sempervirents, et une corrélation négative pour les décidus. Dans notre étude, on observe aussi une corrélation positive, plus faible, entre SLA et les précipitations pour les sempervirents. Cette corrélation est observée sur le terrain (Wright et al., 2005b). La corrélation aux précipitations n'est pas observée pour les décidus, en revanche nous avons vu que SLA est corrélé à $wlim_min$, ce qui a pu masquer les relations potentielles avec les variables environnementales.

- On retrouve une corrélation positive forte entre $L_{age,crit}$ et $tmin$ pour les conifères, et plus généralement toutes les espèces sempervirents. Cette corrélation a été observée à échelle globale (Wright et al., 2005b; van Ommen Kloek et al., 2012b) et a récemment été confirmée pour les gymnospermes par Reich et al. (2014) qui ont montré une acclimatation de la longévité des aiguilles avec les températures froides pour les espèces boréales. La corrélation obtenue dans notre étude entre $L_{age,crit}$ et les précipitations du site a aussi été observée à l'échelle globale (van Ommen Kloek et al., 2012b). Pour les décidus, la relation positive entre $L_{age,crit}$ et mat observée à l'échelle globale (Wright et al., 2005b; van Ommen Kloek et al., 2012b) est retrouvée dans notre étude bien que la corrélation soit faible ($R^2=0.16$).

Pour les PFTs décidus, $L_{age,crit}$ est corrélé à C_{senes} ce qui est cohérent avec les processus implémentés dans ORCHIDEE. En effet, trois types de sénescences sont représentées dans ORCHIDEE (section 1), dont une sénescence climatique liée à C_{senes} et une sénescence liée à l'âge des feuilles. Tout comme SLA , on remarque que $L_{age,crit}$ est corrélé à $wlim_min$.

- Pour le deux groupes de PFTs, $Vcmax_{opt}$ est peu corrélé au climat et avec d'autres traits à l'exception de SLA pour les PFTs sempervirents. Les fortes corrélations d'erreurs entre $Vcmax_{opt}$ et les autres paramètres ne permettent pas de faire ressortir des relations. En revanche, on peut remarquer que le ratio $Jmax/Vcmax$ est corrélé à $L_{age,crit}$ pour les deux

groupes de PFTs, négativement pour les décidus, positivement pour les sempervirents. Kattge and Knorr (2007) ont montré une corrélation négative entre $Jmax/Vcmax$ et les températures de croissance, cependant cette corrélation n'est pas retrouvée.

- Dans notre étude, T_{opt} n'est sensible au climat que pour les PFTs décidus. On observe une corrélation positive entre ce trait et les températures qui fait écho aux observations existantes (Kattge and Knorr, 2007).
- C_{senes} est lui aussi positivement corrélé aux températures et au rayonnement courtes longueurs d'onde. Ce résultat est cohérent avec nos connaissances des processus de jaunissement des feuilles en automne liés à la température et à la diminution de la photopériode (Koike, 1990; Estrella and Menzel, 2006).
- Medlyn et al. (2011) suggèrent que $gslope$ est proportionnel au point de compensation du CO₂ Γ* de la photosynthèse, et par conséquent est fonction de la température de croissance (Bernacchi et al., 2001). Cependant, nous pouvons observer ici une corrélation entre $gslope$ et les précipitations et non pas avec les températures. Cette corrélation peut être induite par la corrélation d'erreur entre $gslope$ et $wlim_min$ et nous empêche de conclure sur la signification de la relation observée.
- hum_cst et $wlim_min$ sont deux paramètres qui interviennent dans le stress hydrique des PFTs. On observe une cohérence entre les deux paramètres et le climat pour les deux groupes de PFTs, i.e. une corrélation négative aux températures et une corrélation positive aux précipitations et à l'humidité du sol. hum_cst intervient dans la représentation du profil racinaire. A notre connaissance aucune étude n'a fait état de l'acclimatation du profil racinaire aux changements environnementaux. Cependant, certaines études ont mis en évidence une diminution de l'allocation de la biomasse aux racines avec une augmentation des températures (Oleksyn et al. 1998 pour *Picea abies*) ce qui tend à confirmer la relation observée dans notre étude pour les PFTs sempervirents. De même Ostonen et al. (2007) ont montré que la longueur spécifique des racines répond négativement à l'augmentation des températures.

On retrouve par les optimisations une certaine cohérence avec nos connaissances du fonctionnement des écosystèmes forestiers. Par ailleurs, on peut remarquer que les PFTs décidus semblent plus sensibles aux conditions environnementales durant la saison de croissance (corrélations plus fortes avec GSLsw) par rapport aux PFTs sempervirents. Cependant, nous devons diminuer les incertitudes sur les différents paramètres afin de confirmer les relations observées.

Nous n'avons pas assez de sites en milieu tropical afin de confirmer les relations observées pour tout les PFTs sempervirents qui sont gouvernées par les conifères tempérés et boréaux. L'inclusion de nouveaux sites tropicaux représentant les PFTs 2 et 3 est nécessaire afin d'étendre

nos conclusions pour toutes les espèces sempervirentes.

De même, certaines corrélations entre traits sont causées par des covariations avec les variables environnementales. Ainsi on observe une corrélation entre C_{senes} et T_{opt} chez les décidus qui est induite par la covariation de ces deux paramètres par rapport à la température du site. De même on observe que certaines corrélations disparaissent après l'implémentation du *trade-off* entre SLA et $L_{age,crit}$. Ce résultat suggère que ces relations ne sont pas robustes et peuvent être induites tout comme C_{senes} et T_{opt} par des covariations avec le climat. Une des étapes suivantes à notre démarche est donc d'implémenter dans ORCHIDEE les relations traits-environnements obtenues dans cette étude afin d'analyser en détail les corrélations observées entre traits.

Enfin, différents facteurs environnementaux connus pour influencer les traits photosynthétiques et phénologiques n'ont pas été pris en compte dans notre analyse, tels que la fertilité du site (Ordoñez et al., 2009), ou encore les concentrations atmosphériques en CO₂ (Medlyn et al., 1999). Des mesures supplémentaires de ces paramètres sur site FLUXNET pourraient nous permettre de réduire les erreurs sur les paramètres optimisés.

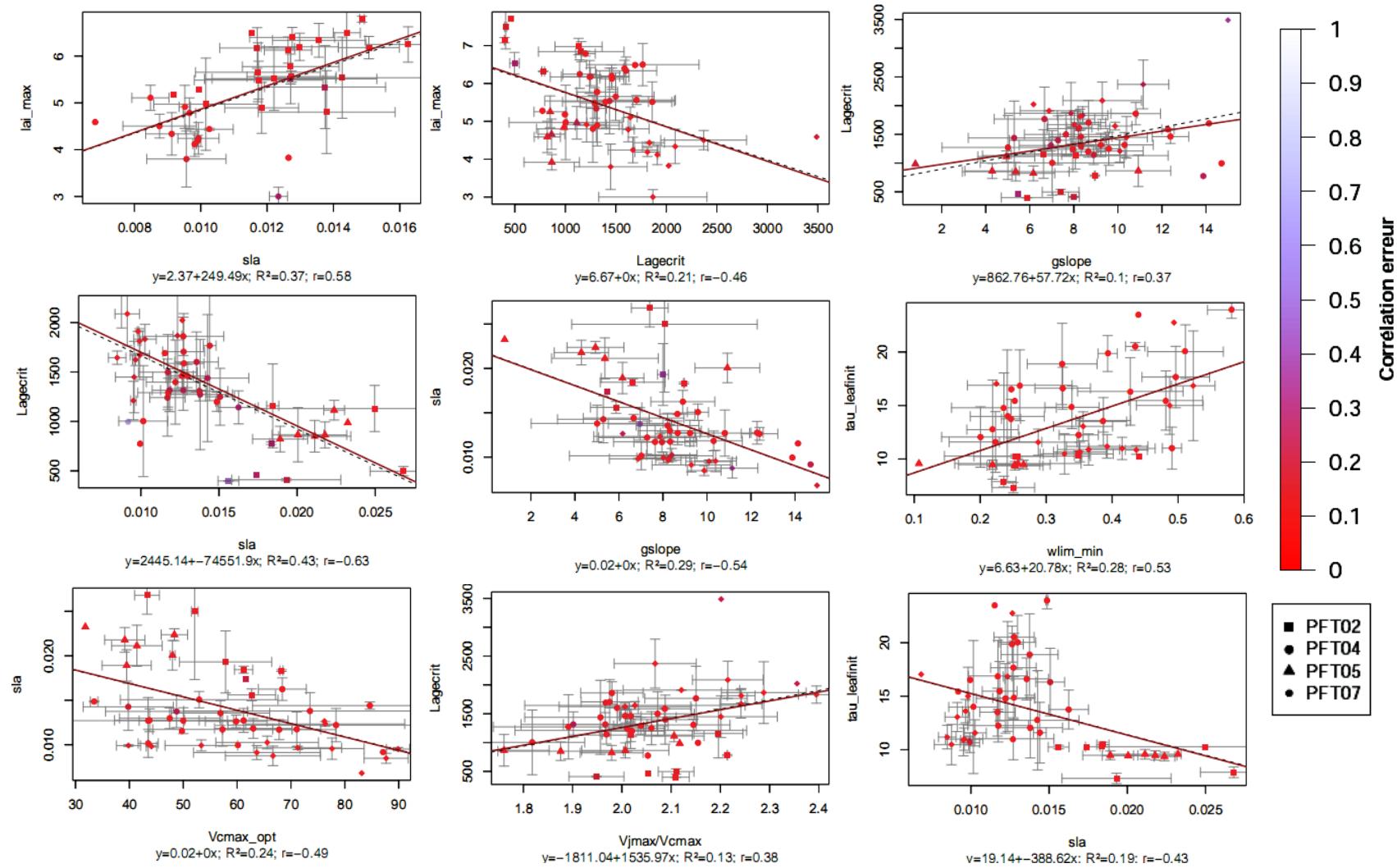


FIGURE 6.24 – Résumé des relations trait-trait obtenues pour les PFTs sempervirents.

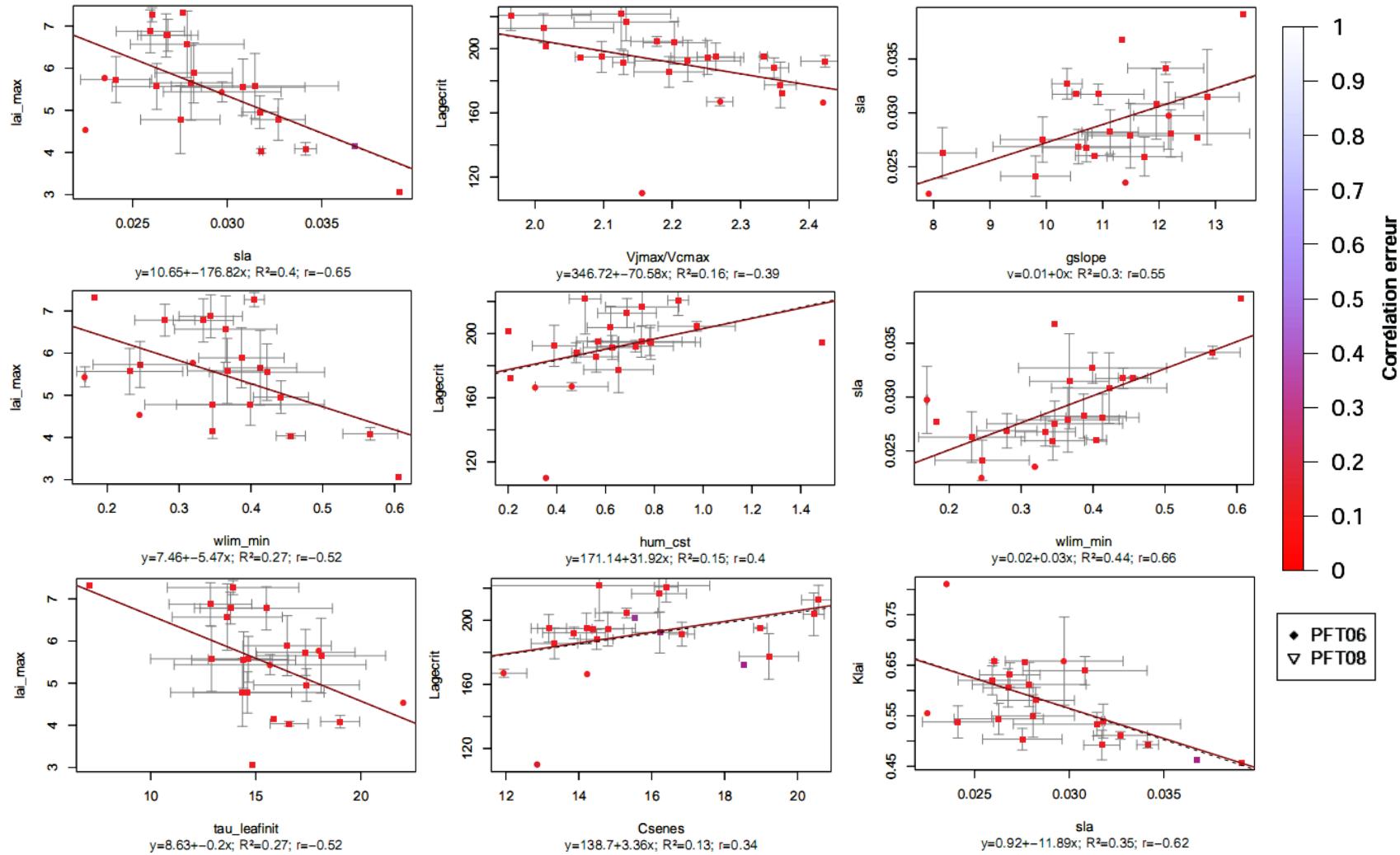


FIGURE 6.25 – Résumé des relations trait-trait obtenues pour les PFTs décidus.

6.4.3 Perspectives

Ces premiers résultats ont permis d'illustrer des relations significatives entre certains traits et l'environnement et ouvrent de nombreuses perspectives d'utilisation de l'approche présentée dans ce chapitre.

Nous nous sommes principalement intéressés dans cette étude aux paramètres photosynthétiques et phénologiques d'ORCHIDEE. Après avoir affiné le protocole, cette approche pourra être utilisée afin d'étudier d'autres processus, comme la respiration ou les flux énergétiques. D'autres processus peuvent être incorporés dans l'analyse afin d'améliorer la représentation des flux de GPP, comme par exemple certains paramètres du sol qui ont un impact significatif sur certains traits foliaires (Maire et al., 2015). De même, on peut facilement imaginer optimiser les paramètres d'allocation de la biomasse, ou encore les paramètres de gestion en confrontant les résultats d'ORCHIDEE-FM (Forest management) aux données d'inventaires forestiers. Cependant certains traits représentant l'allocation de la biomasse et du sol sont liés à des échelles de temps plus longues que les traits photosynthétiques qui varient rapidement (Thum et al., 2016). Ainsi l'optimisation de ces traits nécessite des observations sur le long terme.

En contrignant SLA et $L_{age,crit}$ nous avons montré que le *trade-off* entre ces deux paramètres peuvent être implémentés dans ORCHIDEE sans risque de perturber son fonctionnement. Notre méthode peut donc être utilisée afin d'analyser l'impact des modifications d'ORCHIDEE. De plus, une prochaine étape consiste à contraindre les variations d'autres paramètres. Par exemple, en couplant les relations connues du *Leaf Economic Spectrum* entre SLA , $Vcmax_{opt}$ et $L_{age,crit}$ à des concentrations d'azote et de phosphore foliaires données (Wright et al., 2004), nous pourrions estimer leur concentrations sur site.

Malgré notre objectif initial de pouvoir séparer les différentes composantes spatiales et temporelles de la variabilité des traits, aucune relation significative n'a pu être observée à l'échelle du site. Une amélioration de la performance des optimisations est nécessaire afin d'atteindre cet objectif. Cependant, l'optimisation annuelle des flux de GPP pourrait nous permettre d'étudier les liens entre la variation des traits et les extrêmes climatiques (comme par exemple la canicule de 2003), ou encore les effets à retardements liés à ces évènements extrêmes (Anderegg et al., 2015).

Une des prochaines étapes afin de séparer les effets à court et long terme du climat sur la variation des traits est d'optimiser les différents paramètres d'ORCHIDEE, non plus année par année, mais d'une part en considérant toutes les années disponibles de chaque site (Kuppel et al., 2012; Santaren et al., 2013), et d'autre part en effectuant des optimisations saisonnières (Verbeeck et al., 2011). En effet certains extrêmes climatiques biaissent les estimations des traits pour ces années particulières (et donc la moyenne du site), du fait que leur représentation n'est pas explicite dans le modèle ORCHIDEE.

Nous avons montré dans le chapitre 2 des différences fonctionnelles importantes entre les pins et les sapins. L'intégration de l'information sur l'espèce dominante du site permettrait de regarder si des relations particulières se dégagent en fonction des espèces considérées.

Cette méthode nous a permis d'établir certaines relations robustes, difficilement, voire impossibles à observer expérimentalement, mais qui sont cohérentes avec nos connaissances actuelles des écosystèmes forestiers et qu'il nous reste à valider. L'étape suivante consiste donc à implémenter les corrélations les plus robustes dans ORCHIDEE afin de voir si le modèle arrive ainsi à reproduire les sensibilités interannuelles et l'amplitude des flux de GPP observés à l'échelle globale. De plus l'implémentation des relations trait-environnement (définies ici spatialement) dans ORCHIDEE pourrait permettre de faire ressortir certaines tendances de la variabilité temporelle des traits.

Nous avons pu constater pour plusieurs paramètres, des relations trait-trait et trait-environnement qui sont communes à plusieurs PFTs. Ce résultat remet donc en question la discrétisation de la végétation en PFTs.

6.5 Conclusions

Dans cette étude nous avons cherché à analyser la variabilité spatiale et temporelle de plusieurs traits fonctionnels liés à la photosynthèse et à la phénologie, en optimisant le modèle ORCHIDEE par rapport à des observations de GPP sur site. Le modèle a pu être optimisé de manière satisfaisante sur plus de 100 sites représentant des gradients de température et d'humidité élevés.

Cette première étude exploratoire a permis de révéler des corrélations fortes à l'échelle des écosystèmes entre les paramètres optimisés, mais aussi entre les paramètres et plusieurs variables environnementales. Certaines corrélations sont liées à la structure du modèle ORCHIDEE. D'autres en revanche, comme par exemple entre l'âge des feuilles et la surface foliaire spécifique ou encore entre l'âge des feuilles et les températures du site, font écho à plusieurs observations de terrain. Ce résultat montre que certaines relations observées à l'échelle foliaire sont intégrées et observables à l'échelle de l'écosystème.

Cependant il pèse encore de nombreuses incertitudes sur les valeurs des traits optimisés, liées à la paramétrisation du modèle et à l'approche utilisée. La prochaine étape est donc de traiter au mieux ces incertitudes afin de pouvoir conclure sur la robustesse des corrélations observées.

Par ailleurs, l'approche utilisée dans cette étude a permis de montrer que l'ajout d'une relation de *trade-off* entre l'âge des feuilles et la surface foliaire spécifique dans ORCHIDEE ne modifie pas son comportement. Ce résultat motive l'ajout de relations supplémentaires afin de représenter la plasticité phénotypique de la végétation dans le modèle.

Initialement, nous avons adopté cette approche afin de pouvoir séparer les différentes composantes temporelles et spatiales de la variabilité des traits fonctionnels photosynthétiques et phénologiques. Cependant, le nombre d'années insuffisant par site n'a pas permis de détecter des tendances significatives de la variabilité temporelle des traits.

Afin d'améliorer notre compréhension de la variabilité spatiale et temporelle des traits et de leur impact sur les flux de matière et d'énergie de la biosphère terrestre, nous recommandons d'effectuer de manière systématique des mesures concomitantes de flux et des traits fonctionnels sur les sites FLUXNET.

6.6 Informations Supplémentaires

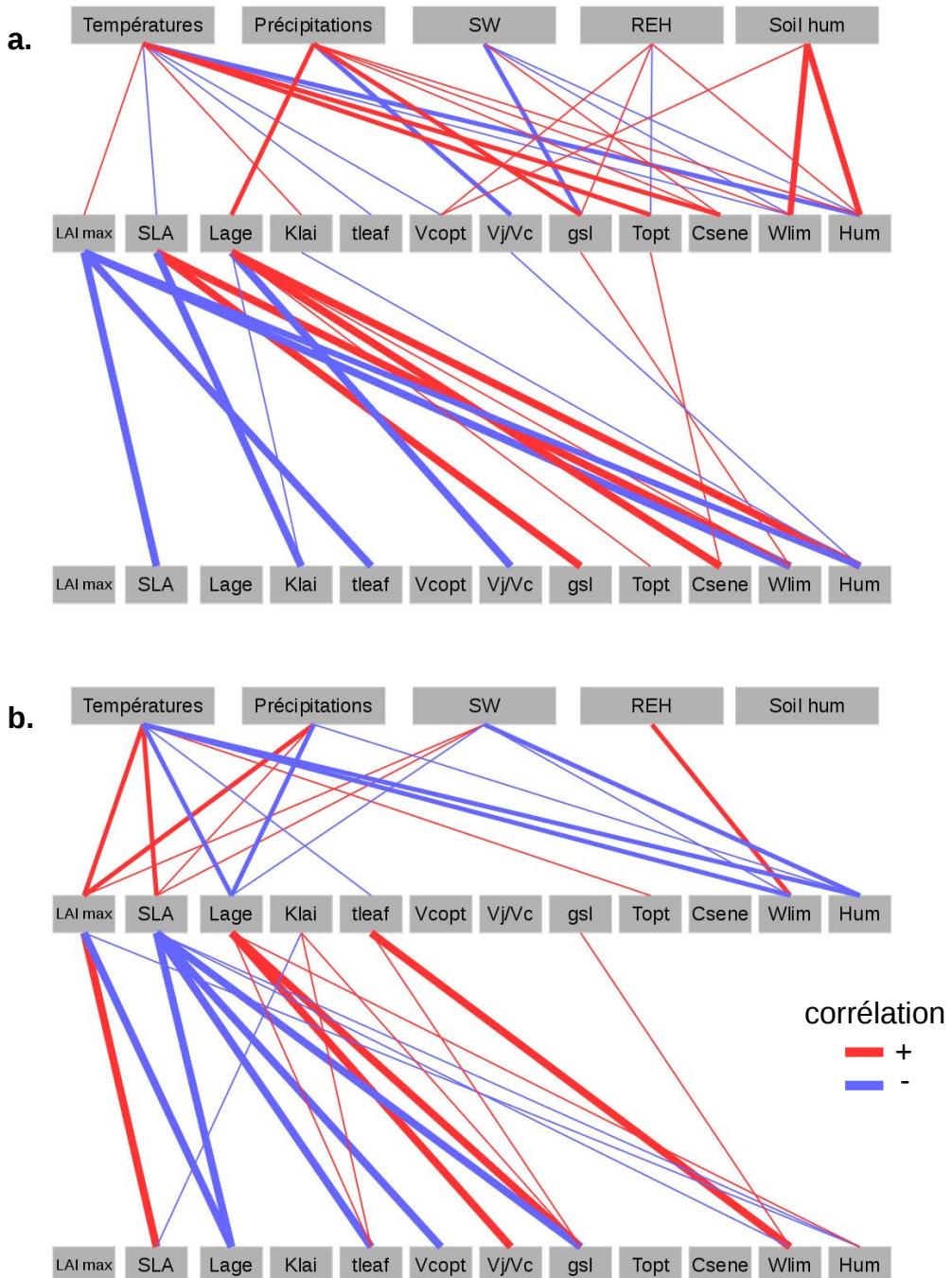


Figure S 6.1 – Schéma récapitulatif des corrélations observées pour **a)** les PFTs décidus et **b)** sempervirents. En rouge les corrélations positives, en bleu les corrélations négatives. L'épaisseur du trait indique qualitativement la force de la corrélation.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Ce travail de thèse explore trois approches complémentaires axées sur l'utilisation des traits fonctionnels afin d'améliorer la représentation des forêts dans les modèles globaux de végétation par : 1) l'augmentation du nombre de PFTs, 2) l'utilisation de relations empiriques et 3) l'implémentation d'un modèle théorique permettant d'estimer des valeurs de traits en fonction des conditions environnementales.

A l'inverse, en partant d'un modèle global optimisé sur différents sites, je me suis demandé s'il était possible de retrouver des distributions de traits fonctionnels réalistes, ainsi que des *trade-off* et des relations entre traits et environnements cohérentes avec nos observations et nos connaissances du fonctionnement des écosystèmes forestiers.

Par ailleurs, ces différentes approches exploratoires ont mis en évidence certaines faiblesses du modèle ORCHIDEE, ce qui m'a amené à mettre en place un modèle phénologique pour les conifères sempervirents.

Ce dernier chapitre reprend les principaux résultats obtenus au cours de cette thèse et présente plusieurs pistes de réflexion afin d'approfondir ces résultats.

7.1	Résumé des principaux résultats	230
7.2	L'objectif initial de thèse est-il atteint?	232
7.3	Perspectives	233

7.1 Résumé des principaux résultats

La première approche que j'ai abordée dans cette thèse avait pour but de trouver une méthode objective basée sur les traits fonctionnels observés afin d'augmenter le nombre de PFTs dans ORCHIDEE et fournissant un compromis raisonnable entre nombre et séparabilité des PFTs. J'ai donc mis en place une nouvelle méthode permettant de définir de nouveaux PFTs à partir d'une classification hiérarchique des espèces basée sur plusieurs paramètres clés liés à la photosynthèse, à la phénologie et à la gestion forestière. Cette méthode appliquée aux conifères tempérés, a permis de définir deux nouvelles sous-catégories homogènes de ce PFT, représentant d'un côté les pins et de l'autre les sapins et les épicéas. Cette méthode permet d'affiner la représentation des PFTs sans aller jusqu'à une paramétrisation espèce par espèce qui nécessite plus d'informations pour les calibrer. Elle peut être facilement appliquée à des écosystèmes possédant une diversité faible à moyenne, cependant la quantité d'information nécessaire pour chaque paramètre rend son application difficile pour des écosystèmes riches.

La nouvelle classification obtenue a permis d'améliorer de plus de 50% la représentation spatiale des peuplements de conifères en France. Cependant on observe une surestimation des volumes et incrément en volume par rapport aux observations, principalement liée à une surestimation de la GPP par ORCHIDEE. Ces résultats suggèrent que le modèle ne peut être paramétré directement avec des valeurs de traits observées, et confirment les conclusions de (Bonan et al., 2012) sur cette problématique. Plusieurs processus mal représentés tels que la phénologie, l'allocation de la biomasse, le stress hydrique ou encore l'interception de la lumière par la canopée sont à l'origine de ce problème. En comparant les cycles de GPP simulés et observés par télédétection, j'ai montré que la surestimation de l'assimilation de carbone est en partie expliquée par l'absence de processus phénologiques explicites pour les PFTs sempervirents dans ORCHIDEE. L'absence de phénologie a pour résultat des saisons de croissance simulées plus longues de 10 à 50 jours par rapport aux cycles observés, et empêche de paramétrier correctement l'âge des aiguilles et donc la capacité photosynthétique qui en découle.

En parallèle de l'analyse portée sur les traits fonctionnels, j'ai donc entrepris de mettre en place des processus phénologiques explicites pour les conifères dans le modèle ORCHIDEE au regard des résultats obtenus aux chapitres 2 et 3. La calibration de différents modèles phénologiques sur des observations de débourrement a révélé deux points importants : 1) la nécessité de considérer la variabilité spatiale et temporelle afin de pouvoir appliquer les modèles phénologiques à l'échelle globale, et 2) la nécessité de calibrer les modèles à la résolution spatiale à laquelle ils vont être utilisés.

Calibrés sur site, les différents modèles phénologiques permettent de reproduire les dates de débourrements avec une erreur moyenne de 12 jours sur toute la France. En revanche, les modèles calibrés à une résolution fine ne permettent pas de reproduire correctement les dates de débourrement lorsqu'ils sont utilisés à une résolution spatiale plus large.

Avec cette nouvelle phénologie, ORCHIDEE arrive à présent à reproduire la dynamique saisonnière du LAI comparée aux observations et simule des chutes de litière plus réalistes.

Par ailleurs, l'utilisation d'une représentation explicite des processus phénologiques a permis d'améliorer la surestimation des biomasses aériennes observées en section 3, malgré des GPP qui restent surestimées. La représentation du débourrement a un impact faible sur les flux de carbone car la biomasse foliaire est déjà présente au début de la saison de croissance pour les espèces sempervirentes. Cependant l'implémentation de la phénologie a un impact important sur l'âge des aiguilles et par conséquent leur capacité photosynthétique, mais aussi sur les flux de carbone vers le sol via la sénescence. En plus de son impact sur les flux bio-géochimiques, une représentation explicite de la phénologie permettra à présent de simuler l'impact de l'ozone sur la canopée et d'améliorer d'autre processus comme l'impact du stress hydrique ou encore la compétition pour la lumière. Cette nouvelle phénologie a été partiellement validée sur la France, mais nécessite une analyse plus approfondie sur une échelle spatiale plus large.

Pour certains modèles de débourrement testés, j'ai observé une acclimatation du débourrement aux températures du site. Tous les modèles prédisent un avancement de la date de débourrement pour les projections futures. Cependant les modèles prenant en compte l'acclimatation du débourrement aux températures du site simulent une saturation de la date d'émergence des aiguilles à partir de 2060.

L'augmentation du nombre de PFTs a permis d'améliorer la représentation des forêts gérées, cependant la définition des traits reste inchangée et rigide, limitant ainsi l'acclimatation de la végétation aux changements environnementaux. Dans la deuxième partie de cette thèse j'ai donc analysé l'impact de traits variables sur le fonctionnement du modèle ORCHIDEE.

Afin de prédire des valeurs de traits, l'utilisation de relations empiriques est contrainte par la disponibilité des observations. Cette approche permet d'extrapoler les observations à l'échelle globale, cependant son utilisation est soumise à de fortes incertitudes. A l'inverse, le cadre théorique défini par la coordination de la photosynthèse que j'ai testé dans cette thèse a permis de simuler des valeurs de traits réalistes et de retrouver des comportements observés qui ne sont pas explicitement décrits dans le modèle. En effet, cette dernière approche, très prometteuse, permet de simuler la régulation négative de la photosynthèse due à la fertilisation au CO₂, mais aussi elle permet de retrouver des gradients latitudinaux de traits, comme par exemple l'augmentation de l'âge des feuilles dans les hautes latitudes pour les conifères. L'approche empirique et théorique soulignent l'effet tampon de la plasticité des traits sur l'évolution et la variabilité de la GPP. Ces deux approches nous permettent de représenter l'acclimatation spatiale et temporelle des traits, cependant l'approche empirique et les relations de *trade-off* utilisées avec l'approche théorique sont en partie calibrées sur des observations récentes et spatialisées. Le manque de données d'observations longues ne permet donc pas de séparer ce qui correspond à une adaptation phénotypique d'une adaptation génétique.

La dernière partie de mon travail s'est intéressée, à l'inverse, aux capacités d'un modèle global à pouvoir reproduire des traits cohérents lorsqu'il est optimisé sur plusieurs sites. Afin de répondre à cette question, j'ai optimisé le modèle ORCHIDEE par rapport à des valeurs de GPP journalières mesurées sur site par *eddy-covariance* afin d'estimer, pour chaque site et chaque

année, des valeurs de traits fonctionnels. J'ai pu retrouvé par cette méthode des distribution de traits cohérentes ainsi que plusieurs corrélations robustes entre les traits optimisés, ainsi qu'avec plusieurs variables environnementales, et qui font écho aux relations observées. Par exemple, cette approche a permis de retrouver la relation négative entre SLA et l'âge des feuilles décrite par le *Leaf Economic Spectrum* (Wright et al., 2004), ou encore les relations observées entre l'âge des feuilles et les températures du site. Cette approche permet, entre autre, d'analyser des interactions difficilement observables sur le terrain et d'évaluer les capacités du modèle ORCHIDEE à reproduire et à intégrer des relations entre traits. Cette approche est très prometteuse, cependant trop peu d'années sont disponibles actuellement pour détecter des tendances temporelles significatives et pour séparer les variabilités temporelles et spatiales des traits.

Que ce soit par l'approche empirique, théorique ou inverse, on observe une variabilité spatiale et temporelle importante des traits fonctionnels. Ces résultats soulignent les limites de l'approche classique d'une représentation par PFTs fixes.

7.2 L'objectif initial de thèse est-il atteint ?

Cette thèse m'a permis de dégager plusieurs pistes prometteuses afin de représenter la plasticité des traits dans le modèle global ORCHIDEE. Nous avons pu voir en introduction qu'il y a trois voies majeures d'amélioration de la végétation que sont : 1) augmenter le nombre de PFTs et les paramétrier à partir des observations de traits, 2) estimer les traits à partir de relations empiriques et 3) estimer les valeurs de traits à partir de théories écologiques.

Parmi les trois approches analysées dans cette thèse, il s'avère que la plus prometteuse soit l'approche "théorique". En effet, la définition de nouveaux PFTs ainsi que l'utilisation de relations empiriques nécessite une quantité d'informations importante pour les calibrer. A l'inverse, bien que purement théorique, la coordination de la photosynthèse permet de retrouver de façon satisfaisante les gradients de traits simulés par l'approche empirique. En plus de reproduire des traits et des flux de carbone réalistes et comparables aux autres approches, cette approche a révélé plusieurs propriétés émergentes qui n'étaient pas explicitement prescrites dans le modèle.

Ces trois approches ne sont pourtant pas exclusives et sont complémentaires. Nous avons pu voir que l'information "PFT", voire espèce, est toujours nécessaire afin de représenter des processus spécifiques comme par exemple la gestion. En revanche, d'autres processus observés à l'échelle globale peuvent se passer de la catégorisation en PFTs. A l'interface, nous avons pu observer certains comportements liés à une caractéristique particulière des PFTs, permettant de résonner à une échelle plus large sans pour autant se passer d'une catégorisation de la végétation (décidus/sempervirent, feuillus/conifères). Si l'objectif est de se passer progressivement des PFTs, il apparaît qu'une approche purement basée sur les traits fonctionnels est difficile par l'absence d'une connaissance détaillée de tous les processus et par le manque d'observations existantes. C'est la raison pour laquelle j'ai du coupler la coordination de la photosynthèse à des

trade-off PFT dépendant dans le chapitre 5.

A plusieurs reprises, l'étude de ces trois approches à souligné l'incapacité du modèle ORCHIDEE à utiliser directement des observations obtenues à l'échelle de la feuille. Que ce soit pour calibrer les paramètres existants (chapitre 2) ou pour estimer les traits (chapitre 5), les mesures et les relations obtenues à partir d'observations ne permettent pas de reproduire les différentes caractéristiques des peuplements ainsi que les flux bio-géochimiques si ces observations ne sont pas intégrées à l'échelle de la canopée (chapitre 6).

Plusieurs relations sont déjà implémentées dans ORCHIDEE afin d'intégrer les traits foliaires à l'échelle de la canopée. En revanche, plusieurs processus sont manquants ou grossièrement représentés (chapitres 3 et 4). Afin de pouvoir utiliser pleinement nos connaissances sur les traits fonctionnels il est donc nécessaire d'améliorer en parallèle la représentation de ces processus.

7.3 Perspectives

Les différentes approches que j'ai abordées dans ce manuscrit sont originales et exploratoires. Plusieurs pistes prometteuses peuvent donc être améliorées et ouvrent plusieurs perspectives. Pour progresser vers une meilleure simulation de la plasticité des traits, trois pistes sont à explorer en priorité :

- La version d'ORCHIDEE utilisée ne simule pas explicitement le cycle de l'azote ce qui est une limite importante. En effet, de nombreux traits fonctionnels sont liés à l'azote foliaire (Kattge et al., 2011). Nous avons vu que la théorie de la coordination de la photosynthèse permet de simuler des concentrations d'azote foliaire en condition optimale de photosynthèse. Afin de continuer dans cette voie, un couplage entre la coordination de la photosynthèse et le cycle de l'azote pourra être réalisée prochainement avec la version O-CN (Zaehle and Friend, 2010). La mise en place future du cycle du phosphore (Walker et al., 2014) permettra aussi d'améliorer la prédiction des traits fonctionnels.
- L'approche "théorique", permettant de déterminer les caractéristiques de la végétation en conditions optimales est prometteuse. Il serait possible de considérer d'autres théories d'optimalité afin de déterminer par exemple les traits relatifs au statut hydrique de la plante (Schymanski et al., 2007, 2008, 2009) ou encore permettant d'optimiser le gain de carbone par la plante (Prentice et al., 2014; Caldararu et al., 2016).
- Toutes les approches que nous avons abordées au cours de cette thèse ne permettent pas de distinguer la part d'adaptation rapide (phénotypique) et sur le long terme (génotypique). Actuellement nous ne disposons pas de séries de données assez longues, que ce soit en terme d'observation de traits ou de flux, afin de séparer ces différentes composantes. L'approche théorique devrait permettre de répondre à cette problématique en attendant d'avoir des observations assez longues. Il s'agit là d'une priorité si nous voulons réaliser des projections sur le long terme.

Au cours de cette thèse, nous avons utilisé une approche permettant d'estimer des valeurs de traits à partir de relations empiriques liant traits et climat (chapitre 5). D'autres méthodes d'extrapolation méritent d'être testées afin de faire le lien entre traits mesurés *in situ* et l'échelle globale. Parmi ces méthodes, nous pouvons citer par exemple l'extrapolation de données à partir de cartes de distribution d'espèces, des méthodes de krigeage (Schrodt et al., 2015), ou encore l'utilisation des données de télédétection (Asner et al., 2015).

Au delà de l'objectif initial de cette thèse, plusieurs perspectives d'amélioration du modèle ont émergé.

- Même dans sa configuration standard, ORCHIDEE-FM surestime les volumes et incrément en volume des peuplements de conifères par rapport aux observations des inventaires forestiers. Ce résultat a mis en avant plusieurs pistes d'amélioration du modèle. J'ai déjà pu aborder l'aspect phénologique, à présent il est nécessaire d'améliorer le schéma d'allocation de la biomasse pour ce type de végétation. Nous avons pu constater par ailleurs un problème lié à l'interception de la lumière par la canopée. Ce problème a récemment été abordé et a donné lieu à une nouvelle version, ORCHIDEE-CAN (Naudts et al., 2014).
- Le chapitre 6 a mis en lumière les mérites de l'assimilation de données afin d'étudier les *trade-off* entre traits. Maire et al. (2013) ont déjà montré qu'en optimisant le ratio C : N pour une douzaine d'herbacées, ils ont été capable de proposer un mécanisme à l'origine des *trade-off* observés inter et intra-espèces. Dans notre étude nous avons retrouvé plusieurs relations déjà observées à l'échelle globale, ce qui suggère que l'optimisation du modèle ORCHIDEE peut permettre d'expliquer le comportement de certains traits si les processus sont correctement représentés. De plus cette méthode permet de faire un lien direct entre les mesures *in situ* et la canopée. Je me suis limité dans cette thèse aux traits photosynthétiques et phénologiques. Cette approche peut facilement être appliquée à d'autres traits plus difficiles à observer, tels que les traits racinaires, et peut être utilisée pour à la fois évaluer les nouveaux processus implémentés dans ORCHIDEE, mais aussi afin de faire émerger des propriétés des écosystèmes forestiers qui ne sont pas encore représentées dans le modèle.

BIBLIOGRAPHIE

Alessandro Agostini, Jacopo Giuntoli, Aikaterini Boulamanti, and Luisa Marelli. *Carbon accounting of forest bio-energy : conclusions and recommendations from a critical literature review*. Publications Office of the European Union, 2013.

R Ahas, A Aasa, A Menzel, VG Fedotova, and H Scheifinger. Changes in european spring phenology. *International Journal of Climatology*, 22(14) :1727–1738, 2002.

Elizabeth A Ainsworth and Stephen P Long. What have we learned from 15 years of free-air co₂ enrichment (face) ? a meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising co₂. *New Phytologist*, 165(2) :351–372, 2005.

Elizabeth A Ainsworth and Alistair Rogers. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [co₂] : mechanisms and environmental interactions. *Plant, cell & environment*, 30(3) :258–270, 2007.

Ramdane Alkama and Alessandro Cescatti. Biophysical climate impacts of recent changes in global forest cover. *Science*, 351(6273) :600–604, 2016.

Craig D Allen, Alison K Macalady, Haroun Chenchouni, Dominique Bachelet, Nate McDowell, Michel Vennetier, Thomas Kitzberger, Andreas Rigling, David D Breshears, EH Ted Hogg, et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 259(4) : 660–684, 2010.

Paul B. Alton. How useful are plant functional types in global simulations of the carbon, water, and energy cycles? *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 116(G1) :n/a–n/a, 2011. ISSN 2156-2202. doi : 10.1029/2010JG001430. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2010JG001430/abstract>.

William RL Anderegg, Christopher Schwalm, Franco Biondi, Jesus Julio Camarero, George Koch, Marcy Litvak, Kiona Ogle, John D Shaw, E Shevliakova, AP Williams, et al. Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science*, 349(6247) :528–532, 2015.

Kelly M Andersen, Maria Jose Endara, Benjamin L Turner, and James W Dalling. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. *Oecologia*, 168(2) :519–531, 2012.

Ray G Anderson, Josep G Canadell, James T Randerson, Robert B Jackson, Bruce A Hungate, Dennis D Baldocchi, George A Ban-Weiss, Gordon B Bonan, Ken Caldeira, Long Cao, et al. Biophysical considerations in forestry for climate protection. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(3) :174–182, 2010.

Gregory P Asner, Roberta E Martin, Christopher B Anderson, and David E Knapp. Quantifying forest canopy traits : Imaging spectroscopy versus field survey. *Remote Sensing of Environment*, 158 :15–27, 2015.

Owen K Atkin and Mark G Tjoelker. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in plant science*, 8(7) :343–351, 2003.

Lindsey J Atkinson, Catherine D Campbell, Joana Zaragoza-Castells, Vaughan Hurry, and Owen K Atkin. Impact of growth temperature on scaling relationships linking photosynthetic metabolism to leaf functional traits. *Functio-nal ecology*, 24(6) :1181–1191, 2010.

C Bacour, P Peylin, N MacBean, PJ Rayner, F Delage, F Chevallier, M Weiss, J Demarty, D Santaren, F Baret, et al. Joint assimilation of eddy covariance flux measurements and fapar products over temperate forests within a process-oriented biosphere model. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 120(9) :1839–1857, 2015.

Justin Bagley, David M. Rosenthal, Ursula M. Ruiz-Vera, Matthew H. Siebers, Praveen Kumar, Donald R. Ort, and Carl J. Bernacchi. The influence of photosynthetic acclimation to rising co₂ and warmer temperatures on leaf and canopy photosynthesis models. *Global Biogeochemical Cycles*, 29(2) :194–206, 2015. ISSN 1944-9224. doi : 10.1002/2014GB004848. URL <http://dx.doi.org/10.1002/2014GB004848>.

- Dennis Baldocchi. Turner review no. 15.'breathing' of the terrestrial biosphere : lessons learned from a global network of carbon dioxide flux measurement systems. *Australian Journal of Botany*, 56(1) :1–26, 2008.
- Dennis Baldocchi, John Finnigan, Kell Wilson, Eva Falge, et al. On measuring net ecosystem carbon exchange over tall vegetation on complex terrain. *Boundary-Layer Meteorology*, 96(1-2) :257–291, 2000.
- Dennis Baldocchi, Eva Falge, Lianhong Gu, Richard Olson, David Hollinger, Steve Running, Peter Anthoni, Ch Bernhofer, Kenneth Davis, Robert Evans, Jose Fuentes, Allen Goldstein, Gabriel Katul, Beverly Law, Xuhui Lee, Yadavinder Malhi, Tilden Meyers, William Munger, Walt Oechel, K. T. Paw, Kim Pilegaard, H. P. Schmid, Riccardo Valentini, Shashi Verma, Timo Vesala, Kell Wilson, and Steve Wofsy. FLUXNET : A New Tool to Study the Temporal and Spatial Variability of Ecosystem-Scale Carbon Dioxide, Water Vapor, and Energy Flux Densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 82(11) :2415–2434, November 2001a. ISSN 0003-0007. doi : 10.1175/1520-0477(2001)082<2415:FANTTS>2.3.CO;2. URL [http://journals.ametsoc.org/doi/abs/10.1175/1520-0477\(2001\)082%3C2415:FANTTS%3E2.3.CO;2](http://journals.ametsoc.org/doi/abs/10.1175/1520-0477(2001)082%3C2415:FANTTS%3E2.3.CO;2).
- Dennis Baldocchi, Eva Falge, Lianhong Gu, Richard Olson, David Hollinger, Steve Running, Peter Anthoni, Ch Bernhofer, Kenneth Davis, Robert Evans, et al. Fluxnet : A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 82(11) :2415–2434, 2001b.
- J Timothy Ball, Ian E Woodrow, and Joseph A Berry. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In *Progress in photosynthesis research*, pages 221–224. Springer, 1987.
- Nick J Balster and John D Marshall. Decreased needle longevity of fertilized douglas-fir and grand fir in the northern rockies. *Tree Physiology*, 20(17) :1191–1197, 2000.
- M. Becker. La phénologie des hêtraies. *Le hêtre. INRA ed.*, pages 108–117, 1981.
- V. Bellassen, G. Le Maire, J.F. Dhôte, P. Ciais, and N. Viovy. Modelling forest management within a global vegetation model—Part 1 : Model structure and general behaviour. *Ecological Modelling*, 221(20) :2458–2474, October 2010. ISSN 0304-3800. doi : 10.1016/j.ecolmodel.2010.07.008. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380010003480>.
- V. Bellassen, G. le Maire, O. Guin, J.F. Dhôte, P. Ciais, and N. Viovy. Modelling forest management within a global vegetation model—Part 2 : Model validation from a tree to a continental scale. *Ecological Modelling*, 222(1) :57–75, January 2011. ISSN 0304-3800. doi : 10.1016/j.ecolmodel.2010.08.038. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380010004527>.
- C. J. Bernacchi, E. L. Singsaas, C. Pimentel, A. R. Portis Jr, and S. P. Long. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 24(2) :253–259, 2001. ISSN 1365-3040. doi : 10.1111/j.1365-3040.2001.00668.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.2001.00668.x/abstract>.
- Joseph Berry and Olle Bjorkman. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31(1) :491–543, 1980.
- Huiquan Bi. Stochastic frontier analysis of a classic self-thinning experiment. *Austral Ecology*, 29(4) :408–417, 2004. ISSN 1442-9993. doi : 10.1111/j.1442-9993.2004.01379.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1442-9993.2004.01379.x/abstract>.
- Dan Binkley, Otavio Camargo Campoe, Martin Gspaltl, and David I. Forrester. Light absorption and use efficiency in forests : Why patterns differ for trees and stands. *Forest Ecology and Management*, 288 :5–13, January 2013. ISSN 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2011.11.002. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112711006761>.
- A Anthony Bloom, Jean-François Exbrayat, Ivar R van der Velde, Liang Feng, and Mathew Williams. The decadal state of the terrestrial carbon cycle : Global retrievals of terrestrial carbon allocation, pools, and residence times. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, page 201515160, 2016.
- Gordon B Bonan. Forests and climate change : forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *science*, 320 (5882) :1444–1449, 2008.
- Gordon B. Bonan, Keith W. Oleson, Rosie A. Fisher, Gitta Lasslop, and Markus Reichstein. Reconciling leaf physiological traits and canopy flux data : Use of the TRY and FLUXNET databases in the Community Land Model version 4. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 117(G2) :G02026, 2012. ISSN 2156-2202. doi : 10.1029/2011JG001913. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2011JG001913/abstract>.

- A Botta, N Viovy, P Ciais, P Friedlingstein, and Pand Monfray. A global prognostic scheme of leaf onset using satellite data. *Global Change Biology*, 6(7) :709–725, 2000.
- Ryan M. Bright, Francesco Cherubini, Rasmus Astrup, Neil Bird, Annette L. Cowie, Mark J. Ducey, Gregg Marland, Kim Pingoud, Ilkka Savolainen, and Anders H. Strømman. A comment to “Large-scale bioenergy from additional harvest of forest biomass is neither sustainable nor greenhouse gas neutral” : Important insights beyond greenhouse gas accounting. *GCB Bioenergy*, 4(6) :617–619, November 2012. ISSN 17571693. doi : 10.1111/j.1757-1707.2012.01190.x. URL <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1757-1707.2012.01190.x>. 00011.
- D. J. Brus, G. M. Hengeveld, D. J. J. Walvoort, P. W. Goedhart, A. H. Heidema, G. J. Nabuurs, and K. Gunia. Statistical mapping of tree species over Europe. *European Journal of Forest Research*, 131(1) :145–157, January 2012. ISSN 1612-4669, 1612-4677. doi : 10.1007/s10342-011-0513-5. URL <http://link.springer.com/article/10.1007/s10342-011-0513-5>.
- K. E. Burr, R. W. Tinus, S. J. Wallner, and R. M. King. Relationships among cold hardiness, root growth potential and bud dormancy in three conifers. *Tree physiology*, 1989. ISSN 0829-318X. URL <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201302700341>.
- Filippo Bussotti, Martina Pollastrini, Vera Holland, and Wolfgang Brüggemann. Functional traits and adaptive capacity of european forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany*, 111 :91–113, 2015.
- Richard H Byrd, Peihuang Lu, Jorge Nocedal, and Ciyou Zhu. A limited memory algorithm for bound constrained optimization. *SIAM Journal on Scientific Computing*, 16(5) :1190–1208, 1995.
- Amelia Caffarra and Alison Donnelly. The ecological significance of phenology in four different tree species : effects of light and temperature on bud burst. *International journal of Biometeorology*, 55(5) :711–721, 2011.
- Amelia Caffarra, Alison Donnelly, and Isabelle Chuine. Modelling the timing of *Betula pubescens* budburst. II. Integrating complex effects of photoperiod into process-based models. *Climate Research*, 46(2) :159–170, March 2011. doi : 10.3354/cr00983. URL <http://www.int-res.com/abstracts/cr/v46/n2/p159-170/>.
- Tiebo Cai and Qing-Lai Dang. Effects of Soil Temperature on Parameters of a Coupled Photosynthesis-stomatal Conductance Model. *Tree Physiology*, 22(12) :819–828, August 2002. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/22.12.819. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/22/12/819>.
- Silvia Calderaru, Drew W Purves, and Matthew J Smith. The effect of using the plant functional type paradigm on a data-constrained global phenology model. *Biogeosciences*, 13(4) :925–941, 2016.
- M. G. R. Cannell and R. I. Smith. Thermal Time, Chill Days and Prediction of Budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of Applied Ecology*, 20(3) :951–963, 1983. ISSN 0021-8901. doi : 10.2307/2403139. URL <http://www.jstor.org/stable/2403139>.
- Gregory A. Carter and William K. Smith. Influence of Shoot Structure on Light Interception and Photosynthesis in Conifers. *Plant Physiology*, 79(4) :1038–1043, December 1985. ISSN 0032-0889, 1532-2548. doi : 10.1104/pp.79.4.1038. URL <http://www.plantphysiol.org/content/79/4/1038>.
- Nuno Carvalhais, Markus Reichstein, Philippe Ciais, G. James Collatz, Miguel D. Mahecha, Leonardo Montagnani, Dario Papale, Serge Rambal, and Júlia Seixas. Identification of vegetation and soil carbon pools out of equilibrium in a process model via eddy covariance and biometric constraints. *Global Change Biology*, 16(10) :2813–2829, 2010. ISSN 1365-2486. doi : 10.1111/j.1365-2486.2010.02173.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2010.02173.x/abstract>.
- A. Cescatti and R. Zorer. Structural acclimation and radiation regime of silver fir (*Abies alba* Mill.) shoots along a light gradient. *Plant, Cell & Environment*, 26(3) :429–442, 2003. ISSN 1365-3040. doi : 10.1046/j.1365-3040.2003.00974.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-3040.2003.00974.x/abstract>.
- Ludovic Chabaud and Loïc Nicolas. *Pineraies des plaines du Centre et du Nord-ouest*. 2009. ISBN 978-2-84207-330-5. URL http://infodoc.agroparistech.fr/index.php?lvl=notice_display&id=163963.
- Marie Charru, Ingrid Seynave, François Morneau, Michaël Rivoire, and Jean-Daniel Bontemps. Significant differences and curvilinearity in the self-thinning relationships of 11 temperate tree species assessed from forest inventory data. *Annals of Forest Science*, 69(2) :195–205, 2012. ISSN 1286-4560. doi : 10.1007/s13595-011-0149-0. URL <http://www.springerlink.com/content/75h67175n2w36k2h/abstract/>.
- Ravikant K Chaturvedi, AS Raghubanshi, and JS Singh. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests : A review. *Journal of biosciences*, 36(5) :963–981, 2011.

BIBLIOGRAPHIE

- M. M. Chaves, J. S. Pereira, J. Maroco, M. L. Rodrigues, C. P. P. Ricardo, M. L. Osório, I. Carvalho, T. Faria, and C. Pinheiro. How Plants Cope with Water Stress in the Field? Photosynthesis and Growth. *Annals of Botany*, 89(7) : 907–916, June 2002. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcf105. URL <http://aob.oxfordjournals.org/content/89/7/907>.
- J. M. Chen and T. A. Black. Defining leaf area index for non-flat leaves. *Plant, Cell & Environment*, 15(4) :421–429, 1992. ISSN 1365-3040. doi : 10.1111/j.1365-3040.1992.tb00992.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.1992.tb00992.x/abstract>.
- Jia-Lin Chen, JamesF Reynolds, PeterC Harley, and JohnD Tenhunen. Coordination theory of leaf nitrogen distribution in a canopy. *Oecologia*, 93(1) :63–69, 1993. ISSN 0029-8549. doi : 10.1007/BF00321192. URL <http://dx.doi.org/10.1007/BF00321192>.
- DS Choi, M Kayama, HO Jin, CH Lee, T Izuta, and T Koike. Growth and photosynthetic responses of two pine species (*pinus koraiensis* and *pinus rigida*) in a polluted industrial region in korea. *Environmental Pollution*, 139(3) :421–432, 2006.
- E Choisnel. Le bilan d'énergie et le bilan hydrique du sol [france]. *Météorologie*, 1977.
- I. Chuine. A unified model for budburst of trees. *Journal of Theoretical Biology*, 207(3) :337–347, December 2000. ISSN 0022-5193. doi : 10.1006/jtbi.2000.2178.
- I. Chuine, P. Cour, and D. D. Rousseau. Fitting models predicting dates of flowering of temperate-zone trees using simulated annealing. *Plant, Cell & Environment*, 21(5) :455–466, May 1998. ISSN 1365-3040. doi : 10.1046/j.1365-3040.1998.00299.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-3040.1998.00299.x/abstract>.
- P. Ciais, M. J. Schelhaas, S. Zaehle, S. L. Piao, A. Cescatti, J. Liski, S. Luyssaert, G. Le-Maire, E.-D. Schulze, O. Bouriaud, A. Freibauer, R. Valentini, and G. J. Nabuurs. Carbon accumulation in European forests. *Nature Geoscience*, 1(7) : 425–429, 2008. ISSN 1752-0894. doi : 10.1038/ngeo233. URL <http://www.nature.com/ngeo/journal/v1/n7/abs/ngeo233.html>.
- Verónica Codesido and Josefa Fernández-López. Genetic variation in seasonal growth patterns in radiata pine in Galicia (northern Spain). *Forest Ecology and Management*, 257(2) :518–526, January 2009. ISSN 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2008.09.026. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112708007172>.
- Janice E. K. Cooke, Maria E. Eriksson, and Olavi Junttila. The dynamic nature of bud dormancy in trees : environmental control and molecular mechanisms. *Plant, Cell & Environment*, 35(10) :1707–1728, October 2012. ISSN 1365-3040. doi : 10.1111/j.1365-3040.2012.02552.x.
- Peter M Cox, RA Betts, Matthew Collins, PP Harris, Chris Huntingford, and CD Jones. Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. *Theoretical and applied climatology*, 78(1-3) :137–156, 2004.
- ORNL DAAC. Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center. FLUXNET Web Page. Available online [<http://fluxnet.ornl.gov>] from ORNL DAAC, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A. 2013.
- Daniela Dalmaneche and Sönke Zaehle. Towards a more objective evaluation of modelled land-carbon trends using atmospheric co₂ and satellite-based vegetation activity observations. *Biogeosciences*, 10(6) :4189–4210, 2013.
- Patricia De Rosnay and Jan Polcher. Modelling root water uptake in a complex land surface scheme coupled to a gcm. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 2(2/3) :239–255, 1998.
- DP Dee, SM Uppala, AJ Simmons, Paul Berrisford, P Poli, S Kobayashi, U Andrae, MA Balmaseda, G Balsamo, P Bauer, et al. The era-interim reanalysis : Configuration and performance of the data assimilation system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 137(656) :553–597, 2011.
- Mariana Deheza and Valentin Bellassen. Valorisation carbone de la filière forêt-bois en france. *ACD climate recherche*, (20) :51, 2010.
- Christine Deleuze, Olivier Pain, Jean-François Dhôte, and Jean-Christophe Hervé. A flexible radial increment model for individual trees in pure even-aged stands. *Annals of Forest Science*, 61(4) :327–335, June 2004. ISSN 1286-4560, 1297-966X. doi : 10.1051/forest:2004026. URL http://www.afs-journal.org/index.php?option=com_article&access=standard&Itemid=129&url=/articles/forest/abs/2004/04/F4003/F4003.html.
- Ankur R Desai, Andrew D Richardson, Antje M Moffat, Jens Kattge, David Y Hollinger, Alan Barr, Eva Falge, Asko Noormets, Dario Papale, Markus Reichstein, et al. Cross-site evaluation of eddy covariance gpp and re decomposition techniques. *agricultural and forest meteorology*, 148(6) :821–838, 2008.

- Sandra Díaz and Marcelo Cabido. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of vegetation Science*, pages 463–474, 1997.
- Sandra Díaz and Marcelo Cabido. Vive la difference : plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11) :646–655, 2001.
- Tomas Ferreira Domingues, Patrick Meir, Ted R. Feldpausch, Gustavo Saiz, Elmar M. Veenendaal, Franziska Schrot, Michael Bird, Gloria Djagbletey, Fidele Hien, Halidou Compaore, Adama Diallo, John Grace, and Jon Lloyd. Co-limitation of photosynthetic capacity by nitrogen and phosphorus in West Africa woodlands. *Plant, Cell & Environment*, 33(6) :959–980, 2010. ISSN 1365-3040. doi : 10.1111/j.1365-3040.2010.02119.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.2010.02119.x/abstract>.
- J.-L. Dufresne, M.-A. Foujols, S. Denvil, A. Caubel, O. Marti, O. Aumont, Y. Balkanski, S. Bekki, H. Bellenger, R. Benshila, S. Bony, L. Bopp, P. Braconnot, P. Brockmann, P. Cadule, F. Cheruy, F. Codron, A. Cozic, D. Cugnet, N. de Noblet, J.-P. Duvel, C. Ethé, L. Fairhead, T. Fichefet, S. Flavoni, P. Friedlingstein, J.-Y. Grandpeix, L. Guez, E. Guilyardi, D. Hauglustaine, F. Hourdin, A. Idelkadi, J. Ghattas, S. Joussaume, M. Kageyama, G. Krinner, S. Labetoulle, A. Lahellec, M.-P. Lefebvre, F. Lefevre, C. Levy, Z.X. Li, J. Lloyd, F. Lott, G. Madec, M. Mancip, M. Marchand, S. Masson, Y. Meurdesoif, J. Mignot, I. Musat, S. Parouty, J. Polcher, C. Rio, M. Schulz, D. Swingedouw, S. Szopa, C. Talandier, P. Terray, N. Viovy, and N. Vuichard. Climate change projections using the ipsl-cm5 earth system model : from cmip3 to cmip5. *Climate Dynamics*, 40(9-10) :2123–2165, 2013. ISSN 0930-7575. doi : 10.1007/s00382-012-1636-1. URL <http://dx.doi.org/10.1007/s00382-012-1636-1>.
- John P Dunne, Jasmin G John, Alistair J Adcroft, Stephen M Griffies, Robert W Hallberg, Elena Shevliakova, Ronald J Stouffer, William Cooke, Krista A Dunne, Matthew J Harrison, et al. Gfdl's esm2 global coupled climate–carbon earth system models. part i : Physical formulation and baseline simulation characteristics. *Journal of Climate*, 25(19) :6646–6665, 2012.
- John P Dunne, Jasmin G John, Elena Shevliakova, Ronald J Stouffer, John P Krasting, Sergey L Malyshev, PCD Milly, Lori T Sentman, Alistair J Adcroft, William Cooke, et al. Gfdl's esm2 global coupled climate–carbon earth system models. part ii : Carbon system formulation and baseline simulation characteristics*. *Journal of Climate*, 26(7) :2247–2267, 2013.
- Brian J. Enquist and Karl J. Niklas. Global Allocation Rules for Patterns of Biomass Partitioning in Seed Plants. *Science*, 295(5559) :1517–1520, February 2002. ISSN 0036-8075, 1095-9203. doi : 10.1126/science.1066360. URL <http://www.sciencemag.org/content/295/5559/1517>.
- Nicole Estrella and Annette Menzel. Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in germany. *Climate Research*, 32(3) :253, 2006.
- John R. Evans. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, 78(1) :9–19, 1989. ISSN 0029-8549. doi : 10.1007/BF00377192. URL <http://www.springerlink.com/content/j7780882340u67p4/abstract/>.
- FAO. Global forest resources assessment-main report. Technical report, Food and Agriculture Organisation of the United Nations (FAO), Rome, 2010.
- GD Farquhar, S von von Caemmerer, and JA Berry. A biochemical model of photosynthetic co2 assimilation in leaves of c3 species. *Planta*, 149(1) :78–90, 1980.
- FCBA. FCBA-Mémento 2014, 2014. URL <http://www.fcba.fr/sites/default/files/files/memento2014.pdf>.
- D. Finkelstein. Influence des conditions d'alimentation hydrique sur le débourrement et la croissance de jeunes plants de Cèdres (*Cedrus atlantica* Manetti) cultivés en serre. *Annales des Sciences Forestières*, 38(4) :513–530, 1981. ISSN 0003-4312. doi : 10.1051/forest:19810407. URL http://www.afs-journal.org/articles/forest/abs/1981/04/AFS_0003-4312_1981_38_4_ART0007/AFS_0003-4312_1981_38_4_ART0007.html.
- Jonathan A. Foley, I. Colin Prentice, Navin Ramankutty, Samuel Levis, David Pollard, Steven Sitch, and Alex Haxeltine. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles*, 10(4) :PP. 603–628, 1996. doi : 10.1029/96GB02692. URL <http://www.agu.org/pubs/crossref/1996/96GB02692.shtml>.
- David I. Forrester, Rubén Guisasola, Xiaolu Tang, Axel T. Albrecht, Tran Lam Dong, and Guerric le Maire. Using a stand-level model to predict light absorption in stands with vertically and horizontally heterogeneous canopies. *Forest Ecosystems*, 1(1) :1–19, September 2014. ISSN 2197-5620. doi : 10.1186/s40663-014-0017-0. URL <http://link.springer.com/article/10.1186/s40663-014-0017-0>.

BIBLIOGRAPHIE

- Oskar Franklin, Jacob Johansson, Roderick C Dewar, Ulf Dieckmann, Ross E McMurtrie, Åke Bränström, and Ray Dybzinski. Modeling carbon allocation in trees : a search for principles. *Tree Physiology*, page tpr138, 2012.
- Pierre Friedlingstein, Peter Cox, R Betts, Laurent Bopp, W Von Bloh, Victor Brovkin, P Cadule, S Doney, Michael Eby, I Fung, et al. Climate-carbon cycle feedback analysis : Results from the c4mip model intercomparison. *Journal of Climate*, 19(14) :3337–3353, 2006.
- Yongshuo H Fu, Shilong Piao, Hongfang Zhao, Su-Jong Jeong, Xuhui Wang, Yann Vitasse, Philippe Ciais, and Ivan A Janssens. Unexpected role of winter precipitation in determining heat requirement for spring vegetation green-up at northern middle and high latitudes. *Global Change Biology*, 20(12) :3743–3755, 2014. ISSN 1365-2486. doi : 10.1111/gcb.12610. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/gcb.12610/abstract>.
- Yongshuo H Fu, Hongfang Zhao, Shilong Piao, Marc Peaucelle, Shushi Peng, Guiyun Zhou, Philippe Ciais, Mengtian Huang, Annette Menzel, Josep Peñuelas, et al. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*, 526(7571) :104–107, 2015.
- Eric Garnier, Jacques Cortez, Georges Billès, Marie-Laure Navas, Catherine Roumet, Max Debussche, Gérard Laurent, Alain Blanchard, David Aubry, Astrid Bellmann, et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9) :2630–2637, 2004.
- Carla A. Gunderson, Nelson T. Edwards, Ashley V. Walker, Keiran H. O'Hara, Christina M. Campion, and Paul J. Hanson. Forest phenology and a warmer climate – growing season extension in relation to climatic provenance. *Global Change Biology*, 18(6) :2008–2025, 2012. ISSN 1365-2486. doi : 10.1111/j.1365-2486.2011.02632.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2011.02632.x/abstract>.
- H. Haberl, E. D. Schulze, C. Körner, B. E. Law, B. Holtsmark, and S. Luyssaert. Response : complexities of sustainable forest use. *GCB Bioenergy*, 5 :1–2, 2013. doi : 10.1111/gcbb.12004. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/gcbb.12004/full>.
- Qingmin Han, Tatsuro Kawasaki, Takashi Nakano, and Yukihiro Chiba. Spatial and Seasonal Variability of Temperature Responses of Biochemical Photosynthesis Parameters and Leaf Nitrogen Content Within a Pinus Densiflora Crown. *Tree Physiology*, 24(7) :737–744, July 2004. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/24.7.737. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/24/7/737>.
- Constance A. Harrington, Peter J. Gould, and J. Bradley St.Clair. Modeling the effects of winter environment on dormancy release of Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 259(4) :798–808, 2010. ISSN 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2009.06.018. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S037811270900423X>.
- Sandy P Harrison, I Colin Prentice, Doris Barboni, Karen E Kohfeld, Jian Ni, and Jean-Pierre Sutra. Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *Journal of Vegetation Science*, 21(2) :300–317, 2010.
- J Mason Heberling and Jason D Fridley. Biogeographic constraints on the world-wide leaf economics spectrum. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12) :1137–1146, 2012.
- Geerten M. Hengeveld, Gert-Jan Nabuurs, Markus Didion, Isabel van den Wyngaert, A.PPM. (Sandra) Clerkx, and Mart-Jan Schelhaas. A Forest Management Map of European Forests. *Ecology and Society*, 17(4), 2012. ISSN 1708-3087. doi : 10.5751/ES-05149-170453. URL <http://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/435921>.
- J Hughes and T Fahey. Litterfall dynamics and ecosystem recovery during forest development. *Forest Ecology and Management*, 63(2-3) :181–198, February 1994. ISSN 03781127. doi : 10.1016/0378-1127(94)90110-4. URL <http://cabdirect.org/abstracts/19940605177.html?resultNumber=7&q=leaf+fall+trends+litterfall>.
- GC Hurtt, Louise Parsons Chini, Steve Frolking, RA Betts, Johannes Feddema, G Fischer, JP Fisk, K Hibbard, RA Houghton, A Janetos, et al. Harmonization of land-use scenarios for the period 1500–2100 : 600 years of global gridded annual land-use transitions, wood harvest, and resulting secondary lands. *Climatic Change*, 109(1-2) :117–161, 2011.
- Daniel Hägglund. European forest owner organisations. *CEPF*, 2008. URL www.cepf-eu.org/.
- Heikki Hänninen. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. 1990. ISSN 0001-5636. URL <https://helda.helsinki.fi/handle/1975/9315>.
- Heikki Hänninen. Effects of climatic change on trees from cool and temperate regions : an ecophysiological approach to modelling of bud burst phenology. *Canadian Journal of Botany*, 73(2) :183–199, 1995. ISSN 0008-4026. doi : 10.1139/b95-022. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/b95-022>.

- Heikki Hänninen, Michelle Slaney, and Sune Linder. Dormancy release of Norway spruce under climatic warming : testing ecophysiological models of bud burst with a whole-tree chamber experiment. *Tree Physiology*, 27(2) : 291–300, February 2007. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/27.2.291. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/27/2/291>.
- IFN. Raw Inventory data, 2012. URL <http://inventaire-forestier.ign.fr/>.
- Atsuhiro Iio, Kouki Hikosaka, Niels PR Anten, Yoshiaki Nakagawa, and Akihiko Ito. Global dependence of field-observed leaf area index in woody species on climate : a systematic review. *Global ecology and biogeography*, 23(3) :274–285, 2014.
- Forest Isbell, Dylan Craven, John Connolly, Michel Loreau, Bernhard Schmid, Carl Beierkuhnlein, T Martijn Bezemmer, Catherine Bonin, Helge Brügelheide, Enrica De Luca, et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526(7574) :574–577, 2015.
- Atsushi Ishida, Akira Uemura, Nobuya Koike, Yoosuke Matsumoto, and Ang Lai Hoe. Interactive Effects of Leaf Age and Self-Shading on Leaf Structure, Photosynthetic Capacity and Chlorophyll Fluorescence in the Rain Forest Tree, Dryobalanops aromatica. *Tree Physiology*, 19(11) :741–747, September 1999. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/19.11.741. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/19/11/741>.
- Daniela Jacob, Juliane Petersen, Bastian Eggert, Antoinette Alias, Ole Bøssing Christensen, Laurens M Bouwer, Alain Braun, Augustin Colette, Michel Déqué, Goran Georgievski, et al. Euro-cordex : new high-resolution climate change projections for european impact research. *Regional Environmental Change*, 14(2) :563–578, 2014.
- Risto Jalkanen. Fluctuation in the number of needle sets and needle shed in pinus sylvestris. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 13(1-4) :284–291, 1998.
- Marshall J.D. and Monserud R.A. Foliage height influences specific leaf area of three conifer species. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(1) :164–170, 2003.
- Jennifer L.R. Jensen, Karen S. Humes, Andrew T. Hudak, Lee A. Vierling, and Eric Delmelle. Evaluation of the {MODIS} {LAI} product using independent lidar-derived lai : A case study in mixed conifer forest. *Remote Sensing of Environment*, 115(12) :3625 – 3639, 2011. ISSN 0034-4257. doi : <http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2011.08.023>. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0034425711003270>.
- C. D. Jones, J. K. Hughes, N. Bellouin, S. C. Hardiman, G. S. Jones, J. Knight, S. Liddicoat, F. M. O'Connor, R. J. Andres, C. Bell, K.-O. Boo, A. Bozzo, N. Butchart, P. Cadule, K. D. Corbin, M. Doutriaux-Boucher, P. Friedlingstein, J. Gorrell, L. Gray, P. R. Halloran, G. Hurt, W. J. Ingram, J.-F. Lamarque, R. M. Law, M. Meinshausen, S. Osprey, E. J. Palin, L. Parsons Chini, T. Raddatz, M. G. Sanderson, A. A. Sellar, A. Schurer, P. Valdes, N. Wood, S. Woodward, M. Yoshioka, and M. Zerroukat. The hadgem2-es implementation of cmip5 centennial simulations. *Geoscientific Model Development*, 4(3) :543–570, 2011. doi : 10.5194/gmd-4-543-2011. URL <http://www.geosci-model-dev.net/4/543/2011/>.
- Rainer Joosten, Jens Schumacher, Christian Wirth, and Andreas Schulte. Evaluating tree carbon predictions for beech (*Fagus sylvatica* L.) in western Germany. *Forest Ecology and Management*, 189(1–3) :87–96, 2004. ISSN 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2003.07.037. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112703004201>.
- Martin Jung, Markus Reichstein, Hank A Margolis, Alessandro Cescatti, Andrew D Richardson, M Altaf Arain, Almut Arneth, Christian Bernhofer, Damien Bonal, Jiquan Chen, et al. Global patterns of land-atmosphere fluxes of carbon dioxide, latent heat, and sensible heat derived from eddy covariance, satellite, and meteorological observations. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences*, 116(G3), 2011.
- E. Kalnay, M. Kanamitsu, R. Kistler, W. Collins, D. Deaven, L. Gandin, M. Iredell, S. Saha, G. White, J. Woollen, Y. Zhu, A. Leetmaa, R. Reynolds, M. Chelliah, W. Ebisuzaki, W. Higgins, J. Janowiak, K. C. Mo, C. Ropelewski, J. Wang, Roy Jenne, and Dennis Joseph. The NCEP/NCAR 40-Year Reanalysis Project. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 77(3) :437–471, March 1996. ISSN 0003-0007. doi : 10.1175/1520-0477(1996)077<0437:TNYRP>2.0.CO;2. URL [http://journals.ametsoc.org/doi/abs/10.1175/1520-0477\(1996\)077%3C0437:TNYRP%3E2.0.CO;2](http://journals.ametsoc.org/doi/abs/10.1175/1520-0477(1996)077%3C0437:TNYRP%3E2.0.CO;2).
- J. Kattge, S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bönnisch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, I. J. Wright, J. H. C. Cornelissen, C. Violle, S. P. Harrison, P. M. Van BODEGOM, M. Reichstein, B. J. Enquist, N. A. Soudzilovskaia, D. D. Ackerly, M. Anand, O. Atkin, M. Bahn, T. R. Baker, D. Baldocchi, R. Bekker, C. C. Blanco, B. Blonder, W. J. Bond, R. Bradstock, D. E. Bunker, F. Casanoves, J. Cavender-Bares, J. Q. Chambers, F. S. Chapin III, J. Chave, D. Coomes, W. K. Cornwell, J. M. Craine, B. H. Dobrin, L. Duarte, W. Durka, J. Elser, G. Esser, M. Estiarte, W. F. Fagan, J. Fang, F. Fernández-Méndez, A. Fidelis, B. Finegan, O. Flores, H. Ford, D. Frank, G. T. Freschet, N. M. Fyllas, R. V. Gallagher, W. A. Green, A. G. Gutierrez, T. Hickler, S. I. Higgins, J. G. Hodgson, A. Jalili, S. Jansen, C. A.

- Joly, A. J. Kerkhoff, D. Kirkup, K. Kitajima, M. Kleyer, S. Klotz, J. M. H. Knops, K. Kramer, I. Kühn, H. Kurokawa, D. Laughlin, T. D. Lee, M. Leishman, F. Lens, T. Lenz, S. L. Lewis, J. Lloyd, J. Llusià, F. Louault, S. Ma, M. D. Mahecha, P. Manning, T. Massad, B. E. Medlyn, J. Messier, A. T. Moles, S. C. Müller, K. Nadrowski, S. Naeem, Ü. Niinemets, S. Nöllert, A. Nüske, R. Ogaya, J. Oleksyn, V. G. Onipchenko, Y. Onoda, J. Ordoñez, G. Overbeck, W. A. Ozinga, S. Patiño, S. Paula, J. G. Pausas, J. Peñuelas, O. L. Phillips, V. Pillar, H. Poorter, L. Poorter, P. Poschlod, A. Prinzing, R. Proulx, A. Rammig, S. Reinsch, B. Reu, L. Sack, B. Salgado-Negret, J. Sardans, S. Shiodera, B. Shipley, A. Siefert, E. Sosinski, J.-F. Soussana, E. Swaine, N. Swenson, K. Thompson, P. Thornton, M. Waldram, E. Weiher, M. White, S. White, S. J. Wright, B. Yguel, S. Zaehle, A. E. Zanne, and C. Wirth. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9) :2905–2935, 2011. ISSN 1365-2486. doi : 10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x/abstract>.
- Jens Kattge and Wolfgang Knorr. Temperature acclimation in a biochemical model of photosynthesis : a reanalysis of data from 36 species. *Plant, Cell & Environment*, 30(9) :1176–1190, September 2007. ISSN 1365-3040. doi : 10.1111/j.1365-3040.2007.01690.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.2007.01690.x/full>.
- M Kayama, AM Quoreshi, S Kitaoka, Y Kitahashi, Y Sakamoto, Y Maruyama, M Kitao, and T Koike. Effects of deicing salt on the vitality and health of two spruce species, picea abies karst., and picea glehnii masters planted along roadsides in northern japan. *Environmental Pollution*, 124(1) :127–137, 2003.
- Masazumi Kayama, Kaichiro Sasa, and Takayoshi Koike. Needle life span, photosynthetic rate and nutrient concentration of picea glehnii, p. jezoensis and p. abies planted on serpentine soil in northern japan. *Tree Physiology*, 22 (10) :707–716, 2002.
- Masazumi Kayama, Satoshi Kitaoka, Wenjie Wang, Dongsu Choi, and Takayoshi Koike. Needle longevity, photosynthetic rate and nitrogen concentration of eight spruce taxa planted in northern japan. *Tree physiology*, 27(11) :1585–1593, 2007.
- EM. Kelliher, R. Leuning, M.R. Raupach, and E.-D. Schulze. Maximum conductances for evaporation from global vegetation types. *Agricultural and Forest Meteorology*, 73(1-2) :1–16, 1995. ISSN 0168-1923. doi : 10.1016/0168-1923(94)02178-M. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/016819239402178M>.
- Minna Kivimäenpää and Sirkka Sutinen. Microscopic structure of scots pine (pinus sylvestris (L.)) needles during ageing and autumnal senescence. *Trees*, 21(6) :645–659, 2007.
- Axel Kleidon and Harold A. Mooney. A global distribution of biodiversity inferred from climatic constraints : results from a process-based modelling study. *Global Change Biology*, 6(5) :507–523, 2000. ISSN 1365-2486. doi : 10.1046/j.1365-2486.2000.00332.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2486.2000.00332.x/abstract>.
- Kees Klein Goldewijk, Arthur Beusen, Gerard Van Drecht, and Martine De Vos. The hyde 3.1 spatially explicit database of human-induced global land-use change over the past 12,000 years. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1) :73–86, 2011.
- K. Kobayashi and Moin Us Salam. Comparing simulated and measured values using mean squared deviation and its components. *Agronomy journal*, 92(2) :345–352, 2000. ISSN 0002-1962. URL <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=1391385>.
- T Koike. Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiology*, 7(1-2-3-4) :21–32, 1990.
- Jane Kongstad, Inger K Schmidt, Torben Riis-Nielsen, Marie F Arndal, Teis N Mikkelsen, and Claus Beier. High resilience in heathland plants to changes in temperature, drought, and co2 in combination : results from the climate experiment. *Ecosystems*, 15(2) :269–283, 2012.
- C. Korner. Leaf diffusive conductances in the major vegetation types of the globe. *Ecological studies : analysis and synthesis*, v. 100 p. 463-490, 1994. ISSN 0070-8356. URL <http://agris.fao.org/agris-search/search/display.do?f=1995/US/US95207.xml;US9449034>.
- Koen Kramer. Selecting a Model to Predict the Onset of Growth of Fagus sylvatica. *Journal of Applied Ecology*, 31(1) :172–181, 1994. ISSN 0021-8901. doi : 10.2307/2404609. URL <http://www.jstor.org/stable/2404609>.
- G. Krinner, Nicolas Viovy, Nathalie de Noblet-Ducoudré, Jérôme Ogée, Jan Polcher, Pierre Friedlingstein, Philippe Ciais, Stephen Sitch, and I. Colin Prentice. A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. *Global Biogeochemical Cycles*, 19 :33 PP, February 2005. doi : 200510.1029/2003GB002199. URL <http://www.agu.org/pubs/crossref/2005/2003GB002199.shtml>.

- Christopher J. Kucharik, Jonathan A. Foley, Christine Delire, Veronica A. Fisher, Michael T. Coe, John D. Lenters, Christine Young-Molling, Navin Ramankutty, John M. Norman, and Stith T. Gower. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model : Water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Global Biogeochemical Cycles*, 14(3) :PP. 795–825, 2000. doi : 200010.1029/1999GB001138. URL <http://www.agu.org/pubs/crossref/2000/1999GB001138.shtml>.
- S. Kuppel, P. Peylin, F. Chevallier, C. Bacour, F. Maignan, and A. D. Richardson. Constraining a global ecosystem model with multi-site eddy-covariance data. *Biogeosciences Discuss.*, 9(3) :3317–3380, March 2012. ISSN 1810-6285. doi : 10.5194/bgd-9-3317-2012. URL <http://www.biogeosciences-discuss.net/9/3317/2012/>.
- S. Kuppel, P. Peylin, F. Maignan, F. Chevallier, G. Kiely, L. Montagnani, and A. Cescatti. Model-data fusion across ecosystems : from multi-site optimizations to global simulations. *Geosci. Model Dev. Discuss.*, 7(3) :2961–3011, 2014. ISSN 1991-962X. doi : 10.5194/gmdd-7-2961-2014. URL <http://www.geosci-model-dev-discuss.net/7/2961/2014/>.
- Sylvain Kuppel. *Assimilation de mesures de flux turbulents d'eau et de carbone dans un modèle de la biosphère continentale*. Versailles-St Quentin en Yvelines, January 2012. URL <http://www.theses.fr/2012VERS0041>. 00000.
- C.H. Körner. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, 13 :45–82, 1979. URL <http://ci.nii.ac.jp/naid/80000383374/>.
- Jukka Lampu. *Scots pine needle longevity and other shoot characteristics along pollution gradients*. University of Oulu Oulu, 2002.
- R. Lardy, G. Bellocchi, and J.-F. Soussana. A new method to determine soil organic carbon equilibrium. *Environmental Modelling & Software*, 26(12) :1759 – 1763, 2011. ISSN 1364-8152. doi : <http://dx.doi.org/10.1016/j.envsoft.2011.05.016>. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1364815211001459>.
- Sandra Lavorel, Sandra Díaz, J Hans C Cornelissen, Eric Garnier, Sandy P Harrison, Sue McIntyre, Juli G Pausas, Natalia Pérez-Harguindeguy, Catherine Roumet, and Carlos Urcelay. Plant functional types : are we getting any closer to the holy grail? In *Terrestrial ecosystems in a changing world*, pages 149–164. Springer, 2007.
- Andrew DB Leakey, Elizabeth A Ainsworth, Carl J Bernacchi, Xinguang Zhu, Stephen P Long, and Donald R Ort. Photosynthesis in a co2-rich atmosphere. In *Photosynthesis*, pages 733–768. Springer, 2012.
- F. Lecocq, Ingrid Seynave, and S. Couture. Onf – engref, puits de carbone forestiers, nouveaux marchés et implications pour la gestion forestière. *INRA Nancy (France)*, page 128, 2008.
- Ilkka Leinonen and Heikki Hänninen. Adaptation of the timing of bud burst of Norway spruce to temperate and boreal climates. *Silva Fennica*, 2002. ISSN 0037-5330. URL <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=fi2005836451>.
- Ray Leuning, Eva Van Gorsel, William J Massman, and Peter R Isaac. Reflections on the surface energy imbalance problem. *Agricultural and Forest Meteorology*, 156 :65–74, 2012.
- Mai-He Li, Norbert Kräuchi, and Matthias Dobbertin. Biomass distribution of different-aged needles in young and old pinus cembra trees at highland and lowland sites. *Trees*, 20(5) :611–618, 2006.
- L'IFN. Observer la forêt française : mission première de l'IFN., 2006.
- Marcus Lindner, Michael Maroschek, Sigrid Netherer, Antoine Kremer, Anna Barbati, Jordi Garcia-Gonzalo, Rupert Seidl, Sylvain Delzon, Piermaria Corona, Marja Kolström, et al. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of european forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4) :698–709, 2010.
- Anna Lintunen, Pekka Kaitaniemi, Jari Perttunen, and Risto Sievänen. Analysing species-specific light transmission and related crown characteristics of Pinus sylvestris and Betula pendula using a shoot-level 3d model. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(10) :929–938, October 2013. ISSN 0045-5067. doi : 10.1139/cjfr-2013-0178. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/cjfr-2013-0178>.
- Bruce Lippke, Elaine Oneil, Rob Harrison, Kenneth Skog, Leif Gustavsson, and Roger Sathre. Life cycle impacts of forest management and wood utilization on carbon mitigation : knowns and unknowns. *Carbon Management*, 2 (3) :303–333, June 2011. ISSN 1758-3004. doi : 10.4155/cmt.11.24. URL <http://www.treesearch.fs.fed.us/pubs/38598>.
- Creighton M. Litton, James W. Raich, and Michael G. Ryan. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 13(10) :2089–2109, October 2007. ISSN 1365-2486. doi : 10.1111/j.1365-2486.2007.01420.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2007.01420.x/abstract>.

Jon Lloyd, Keith Bloomfield, Tomas F Domingues, and Graham D Farquhar. Photosynthetically relevant foliar traits correlating better on a mass vs an area basis : of ecophysiological relevance or just a case of mathematical imperatives and statistical quicksand ? *New Phytologist*, 199(2) :311–321, 2013.

D Loustau, M Déqué, P Ciais, H Davi, V Badeau, JL Dupouey, ML Desprez-Loustau, A Granier, J Balesdent, and R Disnar. Séquestration de carbone dans les grands écosystèmes forestiers en france. quantification, spatialisation, vulnérabilité et impacts de différents scénarios climatiques et sylvicoles. In *Rapport Final Projet GICC 2001 "Gestion des impacts du changement climatique" et Convention Gip ECOFOR n 3/2001, Juin 2004, INRA, Bordeaux-Pierrotin (France)*, 2004.

Denis Loustau, Jean-Christophe Domec, and Alexandre Bosc. Interpreting the variations in xylem sap flux density within the trunk of maritime pine (*pinus pinaster ait.*) : application of a model for calculating water flows at tree and stand levels. *Ann. For. Sci.*, 55(1), 1998. doi : 10.1051/forest:19980103. URL <http://dx.doi.org/10.1051/forest:19980103>.

Christopher H. Lusk. Leaf life spans of some conifers of the temperate forests of South America. *Revista chilena de historia natural*, September 2001. URL <http://www.biodiversitylibrary.org/part/116356>.

S Luysaert, I Inglima, Martin Jung, AD Richardson, M Reichstein, D Papale, SL Piao, E-D SCHULZE, L Wingate, G Matteucci, et al. Co2 balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global change biology*, 13(12) :2509–2537, 2007.

Siyang Ma, Dennis D Baldocchi, Stefania Mambelli, and Todd E Dawson. Are temporal variations of leaf traits responsible for seasonal and inter-annual variability in ecosystem co2 exchange? *Functional Ecology*, 25(1) :258–270, 2011.

N. MacBean, F. Maignan, P. Peylin, C. Bacour, F. M. Bréon, and P. Ciais. Using satellite data to improve the leaf phenology of a global terrestrial biosphere model. *Biogeosciences Discussions*, 12(16) :13311–13373, 2015. doi : 10.5194/bgd-12-13311-2015. URL <http://www.biogeosciences-discuss.net/12/13311/2015/>.

PC Mahalanobis. On the generalised distance in statistics. volume 2, pages 49–55, 1936. URL <http://ir.isical.ac.in/dspace/handle/1/1268>.

Vincent Maire, Pierre Martre, Jens Kattge, François Gastal, Gerd Esser, Sébastien Fontaine, and Jean-François Soussana. The Coordination of Leaf Photosynthesis Links C and N Fluxes in C3 Plant Species. *PLoS ONE*, 7(6) :e38345, 2012. doi : 10.1371/journal.pone.0038345. URL <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0038345>.

Vincent Maire, Nicolas Gross, David Hill, Raphaël Martin, Christian Wirth, Ian J Wright, and Jean-François Soussana. Disentangling coordination among functional traits using an individual-centred model : impact on plant performance at intra-and inter-specific levels. *Plos one*, 8(10) :e77372, 2013.

Vincent Maire, Ian J Wright, I Colin Prentice, Niels H Batjes, Radika Bhaskar, Peter M Bodegom, Will K Cornwell, David Ellsworth, Ülo Niinemets, Alejandro Ordonez, et al. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6) :706–717, 2015.

B. Medlyn. A MAESTRO retrospective. In M. Mencuccini, J. Grace, J. Moncrieff, and K. G. McNaughton, editors, *Forests at the land-atmosphere interface*, pages 105–121. CABI, Wallingford, 2004. ISBN 9780851996776. URL <http://www.cabdirect.org/abstracts/20043019016.html;jsessionid=D7A5E0537A57947B87F453E72E30F0E2>.

B. E. Medlyn, F.-W. Badeck, D. G. G. De Pury, C. V. M. Barton, M. Broadmeadow, R. Ceulemans, P. De Angelis, M. Forstreuter, M. E. Jach, S. Kellomäki, E. Laitat, M. Marek, S. Philippot, A. Rey, J. Strassmeyer, K. Laitinen, R. Liozon, B. Portier, P. Roberntz, K. Wang, and P. G. Jarvis. Effects of elevated [CO₂] on photosynthesis in European forest species : a meta-analysis of model parameters. *Plant, cell and environment*, 22(12) :1475–1495, 1999. ISSN 0140-7791. URL <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=1225394>.

B. E Medlyn, 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. Strassmeyer, K. Wang, P. S Curtis, and P. G Jarvis. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration : a synthesis. *New phytologist*, 149(2) :247–264, 2001. ISSN 0028-646X. URL <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=874548>.

B. E Medlyn, E. Dreyer, D. Ellsworth, M. Forstreuter, P. C Harley, M. U. F Kirschbaum, X. Le Roux, P. Montpied, J. Strassmeyer, A. Walcroft, K. Wang, and D. Loustau. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell & Environment*, 25(9) :1167–1179, September 2002. ISSN 1365-3040. doi : 10.1046/j.1365-3040.2002.00891.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-3040.2002.00891.x/full>.

- Belinda E. Medlyn, Remko A. Duursma, Derek Eamus, David S. Ellsworth, I. Colin Prentice, Craig V. M. Barton, Kristine Y. Crous, Paolo De Angelis, Michael Freeman, and Lisa Wingate. Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. *Global Change Biology*, 17(6) :2134–2144, 2011. ISSN 1365-2486. doi : 10.1111/j.1365-2486.2010.02375.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2010.02375.x/abstract>.
- T.-T. Meng, H. Wang, S. P. Harrison, I. C. Prentice, J. Ni, and G. Wang. Responses of leaf traits to climatic gradients : adaptive variation versus compositional shifts. *Biogeosciences*, 12(18) :5339–5352, 2015. doi : 10.5194/bg-12-5339-2015. URL <http://www.biogeosciences.net/12/5339/2015/>.
- M. Migliavacca, O. Sonnentag, T. F. Keenan, A. Cescatti, J. O’Keefe, and A. D. Richardson. On the uncertainty of phenological responses to climate change, and implications for a terrestrial biosphere model. *Biogeosciences*, 9(6) : 2063–2083, 2012. ISSN 1726-4189. doi : 10.5194/bg-9-2063-2012. URL <http://www.biogeosciences.net/9/2063/2012/>.
- Millennium Ecosystem Assessment. *Ecosystems and human well-being*, volume 5. Island press Washington, DC ;, 2005.
- M Monsi and T Saeki. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany*, 14(1) :22–52, 1953.
- Masami Monsi and Toshiro Saeki. On the Factor Light in Plant Communities and its Importance for Matter Production. *Annals of Botany*, 95(3) :549–567, February 2005. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mci052. URL <http://aob.oxfordjournals.org/content/95/3/549>.
- Paul R Moorcroft. How close are we to a predictive science of the biosphere? *Trends in Ecology & Evolution*, 21(7) : 400–407, 2006.
- Francis W Murray. On the computation of saturation vapor pressure. *Journal of applied meteorology*, 6(1) :203–204, 1967.
- M. B. Murray, R. I. Smith, I. D. Leith, D. Fowler, H. S. J. Lee, A. D. Friend, and P. G. Jarvis. Effects of elevated CO₂, nutrition and climatic warming on bud phenology in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and their impact on the risk of frost damage. *Tree Physiology*, 14(7-8-9) :691–706, July 1994. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/14.7-8-9.691. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/14/7-8-9/691>.
- MB Murray, MGR Cannell, and RI Smith. Date of budburst of fifteen tree species in britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology*, pages 693–700, 1989.
- Talie Musavi, Miguel D Mahecha, Mirco Migliavacca, Markus Reichstein, Martine Janet van de Weg, Peter M van Boedgom, Michael Bahn, Christian Wirth, Peter B Reich, Franziska Schrottdt, et al. The imprint of plants on ecosystem functioning : A data-driven approach. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 43 : 119–131, 2015.
- P Muukkonen and A Lehtonen. Needle and branch biomass turnover rates of norway spruce (*picea abies*). *Canadian Journal of Forest Research*, 34(12) :2517–2527, 2004.
- Petteri Muukkonen. Needle biomass turnover rates of scots pine (*pinus sylvestris l.*) derived from the needle-shed dynamics. *Trees*, 19(3) :273–279, 2005.
- R.B Myinen, S Hoffman, Y Knyazikhin, J.L Privette, J Glassy, Y Tian, Y Wang, X Song, Y Zhang, G.R Smith, A Lotsch, M Friedl, J.T Morisette, P Votava, R.R Nemani, and S.W Running. Global products of vegetation leaf area and fraction absorbed {PAR} from year one of {MODIS} data. *Remote Sensing of Environment*, 83(1-2) :214 – 231, 2002. ISSN 0034-4257. doi : [http://dx.doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00074-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00074-3). URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0034425702000743>. The Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) : a new generation of Land Surface Monitoring.
- Gert-Jan Nabuurs, Marcus Lindner, Pieter J Verkerk, Katja Gunia, Paola Deda, Roman Michalak, and Giacomo Grassi. First signs of carbon sink saturation in european forest biomass. *Nature Climate Change*, 3(9) :792–796, 2013.
- Freddy O Nachtergaele, HT van Velthuizen, L Verelst, D Wiberg, Niels H Batjes, JA Dijkshoorn, Vincent WP van Engelen, Gunther Fischer, Arywn Jones, Luca Montanarella, M Petri, S Prieler, E Teixeira, and X. Shi. Harmonized world soil database (version 1.2). page 42, 2012. URL http://www.isric.org/sites/all/modules/pubdlcnt/pubdlcnt.php?file=http://www.iiasa.ac.at/Research/LUC/External-World-soil-database/HWSD_Documentation.pdf&nid=329.

K. Naudts, J. Ryder, M. J. McGrath, J. Otto, Y. Chen, A. Valade, V. Bellasen, G. Berhongaray, G. Bönisch, M. Campioli, J. Ghattas, T. De Groote, V. Haverd, J. Kattge, N. MacBean, F. Maignan, P. Merilä, J. Penuelas, P. Peylin, B. Pinty, H. Pretzsch, E. D. Schulze, D. Solyga, N. Vuichard, Y. Yan, and S. Luyssaert. A vertically discretised canopy description for ORCHIDEE (SVN r2290) and the modifications to the energy, water and carbon fluxes. *Geoscientific Model Development Discussions*, 7 :8565–8647, December 2014. doi : 10.5194/gmdd-7-8565-2014.

Kim Naudts, Yiying Chen, Matthew J McGrath, James Ryder, Aude Valade, Juliane Otto, and Sebastiaan Luyssaert. Europe's forest management did not mitigate climate warming. *Science*, 351(6273) :597–600, 2016.

P.F. Newton and I.G. Ampsonah. Comparative evaluation of five height-diameter models developed for black spruce and jack pine stand-types in terms of goodness-of-fit, lack-of-fit and predictive ability. *Forest Ecology and Management*, 247(1–3) :149–166, 2007. ISSN 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2007.04.029. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S037811270700343X>.

Lo Niinemets and Aljona Lukjanova. Needle longevity, shoot growth and branching frequency in relation to site fertility and within-canopy light conditions in *Pinus sylvestris*. *Annals of Forest Science*, 60(3) :195–208, April 2003a. ISSN 1286-4560, 1297-966X. doi : 10.1051/forest:2003012. URL http://www.afs-journal.org/index.php?option=com_article&access=standard&Itemid=129&url=/articles/forest/abs/2003/03/F3302/F3302.html.

Ülo Niinemets and Trevor Keenan. Photosynthetic responses to stress in mediterranean evergreens : mechanisms and models. *Environmental and Experimental Botany*, 103 :24–41, 2014.

Ülo Niinemets and Aljona Lukjanova. Total foliar area and average leaf age may be more strongly associated with branching frequency than with leaf longevity in temperate conifers. *New Phytologist*, 158(1) :75–89, 2003b.

Ülo Niinemets, Aljona Lukjanova, Matthew H Turnbull, and Ashley D Sparrow. Plasticity in mesophyll volume fraction modulates light-acclimation in needle photosynthesis in two pines. *Tree Physiology*, 27(8) :1137–1151, 2007.

Ülo Niinemets. Stomatal Conductance Alone Does Not Explain the Decline in Foliar Photosynthetic Rates with Increasing Tree Age and Size in *Picea Abies* and *Pinus Sylvesteris*. *Tree Physiology*, 22(8) :515–535, June 2002. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/22.8.515. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/22/8/515>.

Ülo Niinemets. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research*, 25(4) :693–714, July 2010. ISSN 0912-3814, 1440-1703. doi : 10.1007/s11284-010-0712-4. URL <http://link.springer.com/article/10.1007/s11284-010-0712-4>.

J Oleksyn, J Modrzynski, MG Tjoelker, PB Reich, P Karolewski, et al. Growth and physiology of *picea abies* populations from elevational transects : common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology*, 12(4) :573–590, 1998.

Cecilia Olsson, Kjell Bolmgren, Johan Lindström, and Anna Maria Jönsson. Performance of tree phenology models along a bioclimatic gradient in Sweden. *Ecological Modelling*, 266 :103–117, September 2013. ISSN 0304-3800. doi : 10.1016/j.ecolmodel.2013.06.026. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380013003219>.

Jenny C Ordoñez, Peter M Van Bodegom, Jan-Philip M Witte, Ian J Wright, Peter B Reich, and Rien Aerts. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2) :137–149, 2009.

R. Oren, E. D. Schulze, R. Matyssek, and R. Zimmermann. Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf biomass. *Oecologia*, 70(2) :187–193, 1986. ISSN 0029-8549. doi : 10.1007/BF00379238. URL <http://www.springerlink.com/content/k8452uj1611r4t63/abstract/>.

Jeanne LD Osnas, Jeremy W Lichstein, Peter B Reich, and Stephen W Pacala. Global leaf trait relationships : mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science*, 340(6133) :741–744, 2013.

I Ostonen, Ü Püttsepp, C Biel, O Alberton, MR Bakker, K Löhmus, Hooshang Majdi, Dan Metcalfe, AFM Olsthoorn, A Pronk, et al. Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosystems*, 141(3) :426–442, 2007.

J Otto, D Berveiller, F-M Bréon, N Delpierre, Gernot Geppert, A Granier, W Jans, A Knohl, A Kuusk, B Longdoz, et al. Forest summer albedo is sensitive to species and thinning: how should we account for this in earth system models ? 2014.

- Christian Pagé, Laurent Terray, and Julien Boé. Projections climatiques à échelle fine sur la france pour le 21ème siècle : les scénarii scratch08. *Climate Modeling and Global Change*, CERFACS, 2008.
- Yude Pan, Richard A Birdsey, Jingyun Fang, Richard Houghton, Pekka E Kauppi, Werner A Kurz, Oliver L Phillips, Anatoly Shvidenko, Simon L Lewis, Josep G Canadell, et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045) :988–993, 2011.
- Christoforos Pappas, Simone Fatichi, Sebastian Leuzinger, Annett Wolf, and Paolo Burlando. Sensitivity analysis of a process-based ecosystem model : Pinpointing parameterization and structural issues. *Journal of geophysical research. Biogeosciences*, 118(2) :505–528, 2013. ISSN 2169-8953. URL <http://cat.inist.fr/?aModele=afficheN&cpsidt=27674396>.
- R Pavlick, DT Drewry, K Bohn, B Reu, and A Kleidon. The Jena Diversity-Dynamic Global Vegetation Model (JeDiDGVM) : a diverse approach to representing terrestrial biogeography and biogeochemistry based on plant functional trade-offs. *Biogeosciences Discuss*, 9 :4627–4726, 2012.
- Marc Peaucelle. Time trends in forest litterfall production and relationships with environmental changes : An exploratory approach on data collected from 1995 to 2007 in the RENECOFOR monitoring network. Technical report, Office nationale des Forêts, Office nationale des Forêts, Fontainebleau, France, 2010.
- M. C. Peel, B. L. Finlayson, and T. A. McMahon. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss.*, 4(2) :439–473, March 2007. ISSN 1812-2116. doi : 10.5194/hessd-4-439-2007. URL <http://www.hydrol-earth-syst-sci-discuss.net/4/439/2007/>.
- Margus Pensa and Risto Jalkanen. Needle chronologies on *pinus sylvestris* in northern estonia and southern finland. *Silva Fennica*, 33 :171–177, 1999.
- Josep Peñuelas and Iolanda Filella. Phenology feedbacks on climate change. *Science*, 324(5929) :887, 2009.
- P. Peylin, C. Bacour, N. MacBean, S. Leonard, P. J. Rayner, S. Kuppel, E. N. Koffi, A. Kane, F. Maignan, F. Chevallier, P. Ciais, and P. Prunet. A new step-wise carbon cycle data assimilation system using multiple data streams to constrain the simulated land surface carbon cycle. *Geoscientific Model Development Discussions*, 2016 :1–52, 2016. doi : 10.5194/gmd-2016-13. URL <http://www.geosci-model-dev-discuss.net/gmd-2016-13/>.
- Shilong Piao, Stephen Sitch, Philippe Ciais, Pierre Friedlingstein, Philippe Peylin, Xuhui Wang, Anders Ahlström, Alessandro Anav, Josep G Canadell, Nan Cong, et al. Evaluation of terrestrial carbon cycle models for their response to climate variability and to co2 trends. *Global Change Biology*, 19(7) :2117–2132, 2013.
- Shilong Piao, Jianguang Tan, Anping Chen, Yongshuo H. Fu, Philippe Ciais, Qiang Liu, Ivan A. Janssens, Sara Vicca, Zhenzhong Zeng, Su-Jong Jeong, Yue Li, Ranga B. Myneni, Shushi Peng, Miaogen Shen, and Josep Peñuelas. Leaf onset in the northern hemisphere triggered by daytime temperature. *Nature Communications*, 6 :6911, 2015. doi : 10.1038/ncomms7911. URL <http://www.nature.com/ncomms/2015/150423/ncomms7911/abs/ncomms7911.html>.
- Lars L Pierce, Steven W Running, and Joe Walker. Regional-scale relationships of leaf area index to specific leaf area and leaf nitrogen content. *Ecological Applications*, pages 313–321, 1994.
- Roberto Pilli, Tommaso Anfodillo, and Marco Carrer. Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 237(1–3) :583–593, 2006. ISSN 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2006.10.004. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112706010243>.
- R Pokorný, S Stojnič, et al. Leaf area index of norway spruce stands in relation to age and defoliation. *Beskydy*, 5(2) : 173–180, 2013.
- Caroline A. Polgar and Richard B. Primack. Leaf-out phenology of temperate woody plants : from trees to ecosystems. *New Phytologist*, 191(4) :926–941, 2011. ISSN 1469-8137. doi : 10.1111/j.1469-8137.2011.03803.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.2011.03803.x/abstract>.
- Hendrik Poorter, Ülo Niinemets, Lourens Poorter, Ian J Wright, and Rafael Villar. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (lma) : a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3) :565–588, 2009.
- Annabel Porté and Denis Loustau. Variability of the Photosynthetic Characteristics of Mature Needles Within the Crown of a 25-Year-Old *Pinus Pinaster*. *Tree Physiology*, 18(4) :223–232, April 1998. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/18.4.223. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/18/4/223>.

- Annabel Porté, Alexandre Bosc, Isabelle Champion, and Denis Loustau. Estimating the foliage area of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) branches and crowns with application to modelling the foliage area distribution in the crown. *Annals of Forest Science*, 57(1) :73–86, January 2000. ISSN 1286-4560, 1297-966X. doi : 10.1051/forest:2000110. URL <http://www.afs-journal.org/articles/forest/abs/2000/01/asf0108/asf0108.html>.
- Ben Poulter, Natasha MacBean, Andrew Hartley, Iryna Khlystova, Olivier Arino, Richard Betts, Sophie Bontemps, Martin Boettcher, Carsten Brockmann, Pierre Defourny, et al. Plant functional type classification for earth system models : results from the european space agency's land cover climate change initiative. *Geoscientific Model Development*, 8 :2315–2328, 2015.
- Colin Prentice and Thompson Webb. Biome 6000 : Reconstructing global mid-holocene vegetation patterns from palaeoecological records. *Journal of Biogeography*, 25(6) :997–1005, 1998.
- I Colin Prentice, Alberte Bondeau, Wolfgang Cramer, Sandy P Harrison, Thomas Hickler, Wolfgang Lucht, Stephen Sitch, Ben Smith, and Martin T Sykes. Dynamic global vegetation modeling : quantifying terrestrial ecosystem responses to large-scale environmental change. In *Terrestrial ecosystems in a changing world*, pages 175–192. Springer, 2007.
- I. Colin Prentice, Ning Dong, Sean M. Gleason, Vincent Maire, and Ian J. Wright. Balancing the costs of carbon gain and water transport : testing a new theoretical framework for plant functional ecology. *Ecology Letters*, 17(1) :82–91, January 2014. ISSN 1461-0248. doi : 10.1111/ele.12211. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ele.12211/abstract>.
- Anne Quillet, Changhui Peng, and Michelle Garneau. Toward dynamic global vegetation models for simulating vegetation-climate interactions and feedbacks : recent developments, limitations, and future challenges. *Environmental Reviews*, 18(NA) :333–353, 2010.
- Üllar Rannik, Pasi Kolari, Timo Vesala, and Pertti Hari. Uncertainties in measurement and modelling of net ecosystem exchange of a forest. *Agricultural and forest meteorology*, 138(1) :244–257, 2006.
- Nina M. Raoult, Tim E. Jupp, Peter M. Cox, and Catherine M. Luke. Land surface parameter optimisation through data assimilation : the adjules system. *Geoscientific Model Development Discussions*, 2016 :1–26, 2016. doi : 10.5194/gmd-2015-281. URL <http://www.geosci-model-dev-discuss.net/gmd-2015-281/>.
- Miina Rautiainen and Janne Heiskanen. Seasonal contribution of understory vegetation to the reflectance of a boreal landscape at different spatial scales. *Geoscience and Remote Sensing Letters, IEEE*, 10(4) :923–927, 2013.
- Miina Rautiainen, Matti Möttus, Janne Heiskanen, Anu Akujärvi, Titta Majasalmi, and Pauline Stenberg. Seasonal reflectance dynamics of common understory types in a northern european boreal forest. *Remote Sensing of Environment*, 115(12) :3020–3028, 2011.
- Miina Rautiainen, Janne Heiskanen, and Lauri Korhonen. Seasonal changes in canopy leaf area index and modis vegetation products for a boreal forest site in central finland. *Boreal environment research*, 17(1) :72–85, 2012.
- Peter B Reich, David S Ellsworth, Michael B Walters, James M Vose, Charles Gresham, John C Volin, and William D Bowman. Generality of leaf trait relationships : a test across six biomes. *Ecology*, 80(6) :1955–1969, 1999.
- Peter B Reich, Mark G Tjoelker, Jose-Luis Machado, and Jacek Oleksyn. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 439(7075) :457–461, 2006.
- Peter B Reich, Ian J Wright, and Christopher H Lusk. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes : a global glopnet analysis. *Ecological Applications*, 17(7) :1982–1988, 2007.
- Peter B Reich, Roy L Rich, Xingjie Lu, Ying-Ping Wang, and Jacek Oleksyn. Biogeographic variation in evergreen conifer needle longevity and impacts on boreal forest carbon cycle projections. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38) :13703–13708, 2014.
- Markus Reichstein, Eva Falge, Dennis Baldocchi, Dario Papale, Marc Aubinet, Paul Berbigier, Christian Bernhofer, Nina Buchmann, Tagir Gilmanov, André Granier, et al. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration : review and improved algorithm. *Global Change Biology*, 11(9) :1424–1439, 2005.
- Markus Reichstein, Michael Bahn, Miguel D Mahecha, Jens Kattge, and Dennis D Baldocchi. Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38) :13697–13702, 2014.
- L H Reineke. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research*, 46(7) :627–638, 1933. URL http://naldc.nal.usda.gov/NALWeb/Agricola_Link.asp?Accession=IND43968212.

- I. Reiter, K. Häberle, A. Nunn, C. Heerdt, H. Reitmayer, R. Grote, and R. Matyssek. Competitive strategies in adult beech and spruce : space-related foliar carbon investment versus carbon gain. *Oecologia*, 146(3) :337–349, 2005. ISSN 0029-8549. doi : 10.1007/s00442-005-0146-9. URL <http://www.springerlink.com/content/3438u85836603g1j/abstract/>.
- B. Reu, S. Zaehle, R. Proulx, K. Bohn, A. Kleidon, R. Pavlick, and S. Schmidlein. The role of plant functional trade-offs for biodiversity changes and biome shifts under scenarios of global climatic change. *Biogeosciences*, 8(5) :1255–1266, 2011. ISSN 1726-4189. doi : 10.5194/bg-8-1255-2011. URL <http://www.biogeosciences.net/8/1255/2011/>.
- Andrew D. Richardson, Ryan S. Anderson, M. Altaf Arain, Alan G. Barr, Gil Bohrer, Guangsheng Chen, Jing M. Chen, Philippe Ciais, Kenneth J. Davis, Ankur R. Desai, Michael C. Dietze, Danilo Dragoni, Steven R. Garrity, Christopher M. Gough, Robert Grant, David Y. Hollinger, Hank A. Margolis, Harry McCaughey, Mirco Migliavacca, Russell K. Monson, J. William Munger, Benjamin Poulter, Brett M. Racza, Daniel M. Ricciuto, Alok K. Sahoo, Kevin Schaefer, Hanqin Tian, Rodrigo Vargas, Hans Verbeeck, Jingfeng Xiao, and Yongkang Xue. Terrestrial biosphere models need better representation of vegetation phenology : results from the North American Carbon Program Site Synthesis. *Global Change Biology*, 18(2) :566–584, 2012. ISSN 1365-2486. doi : 10.1111/j.1365-2486.2011.02562.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2011.02562.x/abstract>.
- Andrew D. Richardson, Trevor F. Keenan, Mirco Migliavacca, Younghyel Ryu, Oliver Sonnentag, and Michael Toomey. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 169 :156–173, 2013. ISSN 0168-1923. doi : 10.1016/j.agrformet.2012.09.012. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192312002869>.
- Päivi L. H. Rinne, Annikki Welling, Jorma Vahala, Linda Ripel, Raili Ruonala, Jaakko Kangasjärvi, and Christiaan van der Schoot. Chilling of Dormant Buds Hyperinduces FLOWERING LOCUS T and Recruits GA-Inducible 1,3- β -Glucanases to Reopen Signal Conduits and Release Dormancy in Populus. *The Plant Cell*, 23(1) :130–146, January 2011. ISSN , 1532-298X. doi : 10.1105/tpc.110.081307. URL <http://www.plantcell.org/content/23/1/130>.
- Alistair Rogers. The use and misuse of V_{c,max} in Earth System Models. *Photosynthesis Research*, 119(1-2) :15–29, February 2014. ISSN 0166-8595, 1573-5079. doi : 10.1007/s11120-013-9818-1. URL <http://link.springer.com/article/10.1007/s11120-013-9818-1>.
- Antje Rohde and Rishikesh P. Bhalerao. Plant dormancy in the perennial context. *Trends in Plant Science*, 12(5) :217–223, May 2007. ISSN 1360-1385. doi : 10.1016/j.tplants.2007.03.012.
- J Ross, S Kellomäki, P Oker-Blom, V Ross, and L Vilikainen. Architecture of scots pine crown : phytometrical characteristics of needles and shoots. *Silva Fennica (Finland)*, 1986.
- Brian E. Roth and Michael Newton. Role of lammas growth in recovery of Douglas-fir seedlings from deer browsing, as influenced by weed control, fertilization, and seed source. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(6) :936–944, 1996. ISSN 0045-5067. doi : 10.1139/x26-103. URL <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/x26-103>.
- Steven W. Running, Ramakrishna R. Nemani, Faith Ann Heinsch, Maosheng Zhao, Matt Reeves, and Hirofumi Hashimoto. A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *BioScience*, 54(6) :547–560, 2004. doi : 10.1641/0006-3568(2004)054[0547:ACSMOG]2.0.CO;2. URL <http://bioscience.oxfordjournals.org/content/54/6/547.abstract>.
- DA Sampson, TJ Albaugh, Kurt H Johnsen, HL Allen, and Stanley J Zarnoch. Monthly leaf area index estimates from point-in-time measurements and needle phenology for pinus taeda. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(12) :2477–2490, 2003.
- D Santaren, P Peylin, C Bacour, P Ciais, and B Longdoz. Ecosystem model optimization using in-situ flux observations : benefit of monte-carlo vs. variational schemes and analyses of the year-to-year model performances. *Biogeosciences Discussions*, 10 :18009–18064, 2013.
- Diego Santaren, Philippe Peylin, Nicolas Viovy, and Philippe Ciais. Optimizing a process-based ecosystem model with eddy-covariance flux measurements : A pine forest in southern France. *Global Biogeochemical Cycles*, 21 :2013, 2007. URL <http://adsabs.harvard.edu/abs/2007GBioC..21.2013S>.
- Thierry Sardin. *Massif vosgien*. 2012. ISBN 978-2-84207-356-5. URL http://infodoc.agroparistech.fr/index.php?lvl=notice_display&id=163964.
- Thierry Sardin. *Douglasaires françaises*. Office national des forêts, [Paris], 2013a. ISBN 978-2-84207-359-6. URL <http://www.sudoc.fr/170529002>. L'avant-propos indique que le document est un.

- Thierry Sardin. *Massif vosgien sapin, épicéa et pin sylvestre*. Guide des sylvicultures. Office national des forêts, [Paris], 2013b. ISBN 978-2-84207-356-5. URL <http://www.sudoc.fr/169195309>.
- Thierry Sardin and Didier Canteloup. Guide de sylviculture du pin maritime de Lande. page 62. Office national des forêts, 2003.
- Thierry Sardin, Dorian Lelou, Hubert Loyer, and Frédéric Mouy. Pessières de l'Ardenne primaire, Référentiels sylvicoles. page 31. Office national des forêts, 2013.
- Franziska Schrödt, Jens Kattge, Hanhuai Shan, Farideh Fazayeli, Julia Joswig, Arindam Banerjee, Markus Reichstein, Gerhard Bönnisch, Sandra Díaz, John Dickie, et al. Bhpmpf—a hierarchical bayesian approach to gap-filling and trait prediction for macroecology and functional biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 24(12) :1510–1521, 2015.
- E. D Schulze, F.M. Kelliher, C. Körner, J. Lloyd, and R. Leuning. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition : a global ecology scaling exercise. *Annual review of ecology and systematics*, v. 25 p. 629-660, 1994. ISSN 0066-4162. URL <http://agris.fao.org/agris-search/search/display.do?f=1995/US/US95233.xml;US9532623>.
- J Schwaab, M Bavay, E Davin, F Hagedorn, F Hüslér, M Lehning, M Schneebeli, E Thürig, and P Bebi. Carbon storage versus albedo change : radiative forcing of forest expansion in temperate mountainous regions of switzerland. *Biogeosciences*, 12(2) :467–487, 2015.
- Stanislaus J Schymanski, Michael L Roderick, Murugesu Sivapalan, Lindsay B Hutley, and Jason Beringer. A test of the optimality approach to modelling canopy properties and co2 uptake by natural vegetation. *Plant, cell & environment*, 30(12) :1586–1598, 2007.
- Stanislaus J Schymanski, Murugesu Sivapalan, ML Roderick, Jason Beringer, and LB Hutley. An optimality-based model of the coupled soil moisture and root dynamics. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 12(3) : 913–932, 2008.
- Stanislaus J Schymanski, Murugesu Sivapalan, ML Roderick, LB Hutley, and Jason Beringer. An optimality-based model of the dynamic feedbacks between natural vegetation and the water balance. *Water Resources Research*, 45 (1), 2009.
- Roger Sedjo. Carbon Neutrality and Bioenergy : A Zero-Sum Game ? *Resources for the Future Discussion Paper*, (11-15), 2011. URL http://papers.ssrn.com/sol3/papers.cfm?abstract_id=1808080.
- Rupert Seidl, Mart-Jan Schelhaas, Werner Rammer, and Pieter Johannes Verkerk. Increasing forest disturbances in europe and their impact on carbon storage. *Nature climate change*, 4(9) :806–810, 2014.
- S Sitch, C Huntingford, N Gedney, PE Levy, M Lomas, SL Piao, R Betts, P Ciais, P Cox, P Friedlingstein, et al. Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five dynamic global vegetation models (dgvms). *Global Change Biology*, 14(9) :2015–2039, 2008.
- Hanne K. Sjølie, Greg S. Latta, and Birger Solberg. Potential impact of albedo incorporation in boreal forest sector climate change policy effectiveness. *Climate Policy*, 13(6) :665–679, 2013. ISSN 1469-3062. doi : 10.1080/14693062.2013.786302. URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/14693062.2013.786302.00001>.
- Michelle Slaney, Göran Wallin, Jane Medhurst, and Sune Linder. Impact of elevated carbon dioxide concentration and temperature on bud burst and shoot growth of boreal norway spruce. *Tree Physiology*, 27(2) :301–312, 2007.
- Nicholas G Smith and Jeffrey S Dukes. Plant respiration and photosynthesis in global-scale models : incorporating acclimation to temperature and co2. *Global Change Biology*, 19(1) :45–63, 2013. ISSN 1365-2486. doi : 10.1111/j.1365-2486.2012.02797.x. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02797.x>.
- H. Smolander, P. Stenberg, and S. Linder. Dependence of light interception efficiency of Scots pine shoots on structural parameters. *Tree Physiology*, 14(7-8-9) :971–980, July 1994. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/14.7-8-9.971. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/14/7-8-9/971>.
- Kamel Soudani, Guerric le Maire, Eric Dufrêne, Christophe François, Nicolas Delpierre, Erwin Ulrich, and Sébastien Cecchini. Evaluation of the onset of green-up in temperate deciduous broadleaf forests derived from moderate resolution imaging spectroradiometer (modis) data. *Remote Sensing of Environment*, 112(5) :2643 – 2655, 2008. ISSN 0034-4257. doi : <http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2007.12.004>. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0034425708000060>. Earth Observations for Terrestrial Biodiversity and Ecosystems Special Issue.

- Dominick V Spracklen, Boris Bonn, and Kenneth S Carslaw. Boreal forests, aerosols and the impacts on clouds and climate. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 366(1885) :4613–4626, 2008.
- K. C. Steiner. Patterns of variation in bud-burst timing among populations in several *Pinus* species. *Silvae genetica*, 1980. ISSN 0037-5349. URL <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201302789274>.
- Pauline Stenberg. Simulations of the effects of shoot structure and orientation on vertical gradients in intercepted light by conifer canopies. *Tree Physiology*, 16(1-2) :99–108, January 1996. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/16.1-2.99. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/16/1-2/99>.
- Pauline Stenberg, Sari Palmroth, Barbara J. Bond, Douglas G. Sprugel, and Heikki Smolander. Shoot structure and photosynthetic efficiency along the light gradient in a Scots pine canopy. *Tree Physiology*, 21(12-13) :805–814, August 2001. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/21.12-13.805. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/21/12-13/805>.
- TF Stocker, D Qin, GK Plattner, M Tignor, SK Allen, J Boschung, A Nauels, Y Xia, B Bex, and BM Midgley. Ipcc, 2013 : climate change 2013 : the physical science basis. contribution of working group i to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. 2013.
- Paul C Stoy, Amy M Trowbridge, and William L Bauerle. Controls on seasonal patterns of maximum ecosystem carbon uptake and canopy-scale photosynthetic light response : contributions from both temperature and photoperiod. *Photosynthesis research*, 119(1-2) :49–64, 2014.
- Xuguang Tang, Hengpeng Li, Ni Huang, Xinyan Li, Xibao Xu, Zhi Ding, and Jing Xie. A comprehensive assessment of modis-derived gpp for forest ecosystems using the site-level fluxnet database. *Environmental Earth Sciences*, 74(7) :5907–5918, 2015. ISSN 1866-6280. doi : 10.1007/s12665-015-4615-0. URL <http://dx.doi.org/10.1007/s12665-015-4615-0>.
- Albert Tarantola. *Inverse problem theory and methods for model parameter estimation*. siam, 2005.
- R. Development Core Team. *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, 2011. URL <http://www.R-project.org/>. ISBN 3-900051-07-0.
- Ian Thompson, Brendan Mackey, Steven McNulty, and Alex Mosseler. Forest resilience, biodiversity, and climate change. 2009.
- Peter E Thornton, Jean-François Lamarque, Nan A Rosenbloom, and Natalie M Mahowald. Influence of carbon-nitrogen cycle coupling on land model response to co2 fertilization and climate variability. *Global biogeochemical cycles*, 21(4), 2007.
- Tea Thum, Natasha MacBean, Philippe Peylin, Cédric Bacour, Diego Santaren, B. Longdoz, Denis Loustau, and Philippe Ciais. The potential benefit of using forest biomass data in addition to carbon and water flux measurements to constrain ecosystem model parameters : case studies at two temperate forest sites. *In revision for Agric.For.Meteorol.*, 2016.
- Mandar R. Trivedi, Pamela M. Berry, Michael D. Morecroft, and Terence P. Dawson. Spatial scale affects bioclimate model projections of climate change impacts on mountain plants. *Global Change Biology*, 14(5) :1089–1103, 2008. ISSN 1365-2486. doi : 10.1111/j.1365-2486.2008.01553.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2008.01553.x/abstract>.
- U.S. Standard Atmosphere. *U.S. Standard Atmosphere*. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C, 1976.
- Giorgio Vacchiano, Renzo Motta, James N. Long, and John D. Shaw. A density management diagram for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) : A tool for assessing the forest's protective effect. *Forest Ecology and Management*, 255(7) : 2542–2554, 2008. ISSN 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2008.01.015. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112708000649>.
- Patrick Vallet, Jean-François Dhôte, Gilles Le Moguédec, Michel Ravart, and Gérôme Pignard. Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France. *Forest Ecology and Management*, 229(1-3) :98–110, 2006. ISSN 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2006.03.013. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112706002040>.
- P. M. Van Bodegom, J. C. Douma, J. P. M. Witte, J. C. Ordoñez, R. P. Bartholomeus, and R. Aerts. Going beyond limitations of plant functional types when predicting global ecosystem-atmosphere fluxes : exploring the merits of traits-based approaches. *Global Ecology and Biogeography*, 21(6) :625–636, 2012. ISSN 1466-8238. doi : 10.1111/j.1466-8238.2011.00717.x. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1466-8238.2011.00717.x/abstract>.

- Phillip J Van Mantgem, Nathan L Stephenson, John C Byrne, Lori D Daniels, Jerry F Franklin, Peter Z Fulé, Mark E Harmon, Andrew J Larson, Jeremy M Smith, Alan H Taylor, et al. Widespread increase of tree mortality rates in the western united states. *Science*, 323(5913) :521–524, 2009.
- AEE van Ommen Kloek, JC Douma, JC Ordonez, PB Reich, and PM Van Bodegom. Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2) :224–235, 2012a.
- AEE van Ommen Kloek, JC Douma, JC Ordonez, PB Reich, and PM Van Bodegom. Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2) :224–235, 2012b.
- Mark C Vanderwel, Martijn Slot, Jeremy W Lichstein, Peter B Reich, Jens Kattge, Owen K Atkin, Keith J Bloomfield, Mark G Tjoelker, and Kaoru Kitajima. Global convergence in leaf respiration from estimates of thermal acclimation across time and space. *New Phytologist*, 2015.
- Hans Verbeeck, Philippe Peylin, Cédric Bacour, Damien Bonal, Kathy Steppe, and Philippe Ciais. Seasonal patterns of co2 fluxes in amazon forests : Fusion of eddy covariance data and the orchidee model. *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences (2005–2012)*, 116(G2), 2011.
- Lieneke M. Verheijen, Rien Aerts, Victor Brovkin, Jeannine Cavender-Bares, Johannes H. C. Cornelissen, Jens Kattge, and Peter M. van Bodegom. Inclusion of ecologically based trait variation in plant functional types reduces the projected land carbon sink in an earth system model. *Global Change Biology*, 21(8) :3074–3086, 2015. ISSN 1365-2486. doi : 10.1111/gcb.12871. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/gcb.12871/abstract>.
- Lieneke M Verheijen, Rien Aerts, Gerhard Bönisch, Jens Kattge, and Peter M Van Bodegom. Variation in trait trade-offs allows differentiation among predefined plant functional types : implications for predictive ecology. *New Phytologist*, 209(2) :563–575, 2016.
- LM Verheijen, V Brovkin, R Aerts, G Bönisch, JHC Cornelissen, J Kattge, PB Reich, IJ Wright, and PM van Bodegom. Impacts of trait variation through observed trait-climate relationships on performance of a representative Earth System model : a conceptual analysis. *Biogeosciences Discussions*, 9(12) :18907, 2012.
- Pieter Johannes Verkerk, Perttu Anttila, Jeannette Eggers, Marcus Lindner, and Antti Asikainen. The realisable potential supply of woody biomass from forests in the European Union. *Forest Ecology and Management*, 261(11) :2007–2015, 2011. ISSN 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2011.02.027. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T6X-52GFD8W-1/2/532cf481433f6b7bea4626f20d0a61c8>.
- M Verma, MA Friedl, AD Richardson, G Kiely, A Cescatti, BE Law, G Wohlfahrt, B Gielen, O Roupsard, EJ Moors, et al. Remote sensing of annual terrestrial gross primary productivity from modis : an assessment using the fluxnet la thuile dataset. *Biogeosciences (BG)*, 10 :11627–11669, 2013.
- M Verma, MA Friedl, AD Richardson, G Kiely, A Cescatti, BE Law, G Wohlfahrt, B Gielen, O Roupsard, EJ Moors, et al. Remote sensing of annual terrestrial gross primary productivity from modis : an assessment using the fluxnet la thuile data set. 2014.
- M. Vetter, G. Churkina, M. Jung, M. Reichstein, S. Zaehle, A. Bondeau, Y. Chen, P. Ciais, F. Feser, A. Freibauer, R. Geyer, C. Jones, D. Papale, J. Tenhunen, E. Tomelleri, K. Trusilova, N. Viovy, and M. Heimann. Analyzing the causes and spatial pattern of the European 2003 carbon flux anomaly using seven models. *Biogeosciences*, 5(2) :561–583, April 2008. URL <https://halv3-preprod.archives-ouvertes.fr/hal-00330703/document>.
- Jean-Philippe Vidal, Eric Martin, Laurent Franchistéguy, Martine Baillon, and Jean-Michel Soubeyroux. A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over france with the safran system. *International Journal of Climatology*, 30(11) :1627–1644, 2010.
- Cyrille Violle, Philippe Choler, Benjamin Borgy, Eric Garnier, Bernard Amiaud, Guilhem Debarros, Sylvain Diquelou, Sophie Gachet, Claudy Jolivet, Jens Kattge, et al. Vegetation ecology meets ecosystem science : permanent grasslands as a functional biogeography case study. *Science of The Total Environment*, 534 :43–51, 2015.
- Yann Vitasse, Christophe François, Nicolas Delpierre, Eric Dufrêne, Antoine Kremer, Isabelle Chuine, and Sylvain Delzon. Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(7) :969–980, 2011. ISSN 0168-1923. doi : 10.1016/j.agrformet.2011.03.003. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0168192311000840>.
- N Vuichard and D Papale. Filling the gaps in meteorological continuous data measured at fluxnet sites with era-interim reanalysis. *Earth System Science Data Discussions*, 8(1) :23–55, 2015.

- Anthony P. Walker, Andrew P. Beckerman, Lianhong Gu, Jens Kattge, Lucas A. Cernusak, Tomas F. Domingues, Joanna C. Scales, Georg Wohlfahrt, Stan D. Wullschleger, and F. Ian Woodward. The relationship of leaf photosynthetic traits – V_{cmax} and J_{max} – to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area : a meta-analysis and modeling study. *Ecology and Evolution*, 4(16) :3218–3235, 2014. ISSN 2045-7758. doi : 10.1002/ece3.1173. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.1173/abstract>.
- Rong Wang and Jing M Chen. Seasonal leaf area index variations derived from needle growth and fall measurements in two eastern white pine (*pinus strobes l.*) stands. In *Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA)*, 2012 IEEE Fourth International Symposium on, pages 413–417. IEEE, 2012.
- Xuhui Wang, Shilong Piao, Xiangtao Xu, Philippe Ciais, Natasha MacBean, Ranga B. Myneni, and Laurent Li. Has the advancing onset of spring vegetation green-up slowed down or changed abruptly over the last three decades? *Global Ecology and Biogeography*, 24(6) :621–631, 2015. ISSN 1466-8238. doi : 10.1111/geb.12289. URL <http://dx.doi.org/10.1111/geb.12289>.
- Ying-Ping Wang, Ray Leuning, Helen A Cleugh, and Peter A Coppi. Parameter estimation in surface exchange models using nonlinear inversion : how many parameters can we estimate and which measurements are most useful? *Global Change Biology*, 7(5) :495–510, 2001.
- Yujie Wang, Curtis E Woodcock, Wolfgang Buermann, Pauline Stenberg, Pekka Voipio, Heikki Smolander, Tuomas Häme, Yuhong Tian, Jiannan Hu, Yuri Knyazikhin, and Ranga B Myneni. Evaluation of the {MODIS} {LAI} algorithm at a coniferous forest site in finland. *Remote Sensing of Environment*, 91(1) :114 – 127, 2004a. ISSN 0034-4257. doi : <http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2004.02.007>. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0034425704000677>.
- Yujie Wang, Curtis E Woodcock, Wolfgang Buermann, Pauline Stenberg, Pekka Voipio, Heikki Smolander, Tuomas Häme, Yuhong Tian, Jiannan Hu, Yuri Knyazikhin, and Ranga B Myneni. Evaluation of the {MODIS} {LAI} algorithm at a coniferous forest site in finland. *Remote Sensing of Environment*, 91(1) :114 – 127, 2004b. ISSN 0034-4257. doi : <http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2004.02.007>. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0034425704000677>.
- Joe H. Ward. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, 58(301) :236–244, 1963. ISSN 0162-1459. doi : 10.1080/01621459.1963.10500845. URL <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/01621459.1963.10500845>.
- Charles Warren. Why does photosynthesis decrease with needle age in *Pinus pinaster*? *Trees - Structure and Function*, 20(2) :157–164, 2006. ISSN 0931-1890. doi : 10.1007/s00468-005-0021-7. URL <http://www.springerlink.com/content/w710216p42utp48t/abstract/>.
- Charles R Warren and Mark A Adams. Trade-offs between the persistence of foliage and productivity in two *pinus* species. *Oecologia*, 124(4) :487–494, 2000.
- Danielle A Way and Ram Oren. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes : a review and synthesis of data. *Tree physiology*, 30(6) :669–688, 2010.
- Aaron Weiskittel, Peter Gould, and Hailemariam Temesgen. Sources of Variation in the Self-Thinning Boundary Line for Three Species with Varying Levels of Shade Tolerance. *Forest Science*, 55(1) :84–93, 2009.
- T. L. White, K. K. Ching, and J. Walters. Effects of Provenance, Years, and Planting Location on Bud Burst of Douglas-fir. *Forest Science*, 25(1) :161–167, March 1979.
- Van Wijk, M. T, S. C Dekker, W. Bouten, F. C Bosveld, W. Kohsieck, K. Kramer, and G. M. J Mohren. Modeling Daily Gas Exchange of a Douglas-Fir Forest : Comparison of Three Stomatal Conductance Models with and Without a Soil Water Stress Function. *Tree Physiology*, 20(2) :115–122, January 2000. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/20.2.115. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/content/20/2/115>.
- Kell Wilson, Allen Goldstein, Eva Falge, Marc Aubinet, Dennis Baldocchi, Paul Berbigier, Christian Bernhofer, Reinhart Ceulemans, Han Dolman, Chris Field, et al. Energy balance closure at fluxnet sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113(1) :223–243, 2002.
- C. Wirth, J. Schumacher, and E.-D. Schulze. Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe—a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation. *Tree Physiology*, 24(2) :121–139, February 2004. ISSN 0829-318X, 1758-4469. doi : 10.1093/treephys/24.2.121. URL <http://treephys.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1093/treephys/24.2.121>.

- J. Worrall. Temperature–bud-burst relationship in amabilis and subalpine fir provenance tests replicated at different elevations. *Silvae genetica*, 1983. ISSN 0037-5349. URL <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201302136386>.
- Ian J. Wright, Peter B. Reich, Mark Westoby, David D. Ackerly, Zdravko Baruch, Frans Bongers, Jeannine Cavender-Bares, Terry Chapin, Johannes H. C. Cornelissen, Matthias Diemer, Jaume Flexas, Eric Garnier, Philip K. Groom, Javier Gulias, Kouki Hikosaka, Byron B. Lamont, Tali Lee, William Lee, Christopher Lusk, Jeremy J. Midgley, Marie-Laure Navas, Ülo Niinemets, Jacek Oleksyn, Noriyuki Osada, Hendrik Poorter, Pieter Poot, Lynda Prior, Vladimir I. Pyankov, Catherine Roumet, Sean C. Thomas, Mark G. Tjoelker, Erik J. Veneklaas, and Rafael Villar. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985) :821–827, 2004. ISSN 0028-0836. doi : 10.1038/nature02403. URL <http://www.nature.com/nature/journal/v428/n6985/abs/nature02403.html>.
- Ian J Wright, Peter B Reich, Johannes HC Cornelissen, Daniel S Falster, Eric Garnier, Kouki Hikosaka, Byron B Lamont, William Lee, Jacek Oleksyn, Noriyuki Osada, et al. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New phytologist*, 166(2) :485–496, 2005a.
- Ian J Wright, Peter B Reich, Johannes HC Cornelissen, Daniel S Falster, Philip K Groom, Kouki Hikosaka, William Lee, Christopher H Lusk, Ülo Niinemets, Jacek Oleksyn, et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14(5) :411–421, 2005b.
- Stan D. Wullschleger, Howard E. Epstein, Elgene O. Box, Eugénie S. Euskirchen, Santonu Goswami, Colleen M. Iversen, Jens Kattge, Richard J. Norby, Peter M. van Bodegom, and Xiaofeng Xu. Plant functional types in Earth system models : past experiences and future directions for application of dynamic vegetation models in high-latitude ecosystems. *Annals of Botany*, page mcu077, May 2014. ISSN 0305-7364, 1095-8290. doi : 10.1093/aob/mcu077. URL <http://aob.oxfordjournals.org/content/early/2014/05/02/aob.mcu077>.
- J. Y. Xia, Y. Q. Luo, Y.-P. Wang, E. S. Weng, and O. Hararuk. A semi-analytical solution to accelerate spin-up of a coupled carbon and nitrogen land model to steady state. *Geoscientific Model Development*, 5(5) :1259–1271, 2012. doi : 10.5194/gmd-5-1259-2012. URL <http://www.geosci-model-dev.net/5/1259/2012/>.
- Chun-Wang Xiao and R. Ceulemans. Allometric relationships for below- and aboveground biomass of young Scots pines. *Forest Ecology and Management*, 203(1–3) :177–186, 2004. ISSN 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2004.07.062. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112704006346>.
- Igor A. Yakovlev, Daniel K. A. Asante, Carl Gunnar Fossdal, Jouni Partanen, Olavi Juntila, and Oystein Johnsen. Dehydrins expression related to timing of bud burst in Norway spruce. *Planta*, 228(3) :459–472, August 2008. ISSN 0032-0935. doi : 10.1007/s00425-008-0750-0.
- Wataru Yamori, Kouki Hikosaka, and Danielle A Way. Temperature response of photosynthesis in c3, c4, and cam plants : temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis research*, 119(1-2) :101–117, 2014.
- Yanzheng Yang, Qiuan Zhu, Changhui Peng, Han Wang, and Huai Chen. From plant functional types to plant functional traits a new paradigm in modelling global vegetation dynamics. *Progress in Physical Geography*, 39(4) :514–535, 2015.
- Yang Xiang, Sylvain Gubian, Brian Suomela, and Julia Hoeng. Generalized simulated annealing for global optimization : the GenSA package. *The R Journal Volume 5(1) :13-29, June 2013*, 2013. URL <http://journal.r-project.org/archive/2013-1/xiang-gubian-suomela-etal.pdf>.
- S. Zaehle and A. D. Friend. Carbon and nitrogen cycle dynamics in the O-CN land surface model : 1. Model description, site-scale evaluation, and sensitivity to parameter estimates. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(1) :n/a–n/a, 2010. ISSN 1944-9224. doi : 10.1029/2009GB003521. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1029/2009GB003521/abstract>.
- Sönke Zaehle, AD Friend, P Friedlingstein, F Dentener, P Peylin, and M Schulz. Carbon and nitrogen cycle dynamics in the o-cn land surface model : 2. role of the nitrogen cycle in the historical terrestrial carbon balance. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(1), 2010.
- Xiaoyang Zhang, Friedl Mark A., Schaaf Crystal B., Strahler Alan H., F. Hodges John C., Gao Feng, Reed Bradley C., and Huete Alfredo. Monitoring vegetation phenology using {MODIS}. *Remote Sensing of Environment*, 84(3) : 471 – 475, 2003. ISSN 0034-4257. doi : [http://dx.doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00135-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00135-9). URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0034425702001359>.
- Dimitris Zianis and Maurizio Mencuccini. On simplifying allometric analyses of forest biomass. *Forest Ecology and Management*, 187(2–3) :311–332, January 2004. ISSN 0378-1127. doi : 10.1016/j.foreco.2003.07.007. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112703003839>.

ANNEXE A : MISSION DE CONSEIL AU SEIN DE L'ONF

Durant ma seconde et troisième année de thèse, j'ai effectué une mission de conseil au sein de l'Office Nationale des Forêts. Cette mission initiée par Jean-François d'Hôte et supervisée ensuite par Christine Deleuze eut pour objectif la rédaction d'une synthèse à destination des gestionnaires forestiers Français sur la problématique de "neutralité carbone" des forêts. Cette veille bibliographique sur la période 2008-2014 concerne toute la littérature européenne et mondiale pouvant éclairer le devenir des forêts françaises de métropole et tente de mettre en parallèle tout les aspects scientifiques, de gestion, environnementaux, économiques et politiques liés à cette problématique. Un rapport synthétisant environ 400 documents (articles scientifiques, rapports, ...) est en cours de rédaction.

Pour l'instant cette mission a donné lieu à une première synthèse de 4 pages publiée dans la Revue Technique n°48-49 de l'ONF (pages 48-53) : [lien vers la revue](#)

Un rapport est en cours de préparation, dont une plaquette, synthétisant les principaux aspects abordés dans ce rapport, a déjà été réalisée pour la COP21. Les aspects économiques et politiques ne sont pas encore abordés dans ces documents et apparaîtront dans le rapport final : [lien vers la plaquette](#)