

## Mémoire

**Auteur** : Lecart, Benjamin

**Promoteur(s)** : François, Louis; Hambuckers, Alain

**Faculté** : Faculté des Sciences

**Diplôme** : Master en sciences géographiques, orientation global change, à finalité approfondie

**Année académique** : 2023-2024

**URI/URL** : <http://hdl.handle.net/2268.2/21518>

---

### *Avertissement à l'attention des usagers :*

*Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.*

*Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.*

---



---

# Évaluation des impacts des changements climatiques sur l'épicéa commun (*Picea abies* (L.) H. Karst.) en Europe de l'Ouest par application d'un modèle dynamique de végétation

Faculté des Sciences

Département de géographie

Année académique 2023 - 2024

Mémoire présenté par Benjamin **LECART** en vue de l'obtention du grade de Master en sciences géographiques, orientation *global change*, à finalité approfondie

Promoteur : Prof. Louis **FRANÇOIS**

Co-promoteur : Prof. Alain **HAMBUCKERS**



Université de Liège

Évaluation des impacts des changements  
climatiques sur l'épicéa commun (*Picea  
abies (L.) H. Karst.*) en Europe de l'Ouest  
par application d'un modèle dynamique  
de végétation

Faculté des Sciences

Département de géographie

Année académique 2023 – 2024

Mémoire présenté par Benjamin LECART en vue de l'obtention du grade de Master en  
sciences géographiques, orientation *global change*, à finalité approfondie

Promoteur

---

Louis FRANÇOIS

Professeur

Co-promoteur

---

Alain HAMBUCKERS

Agrégé, Professeur associé



# Remerciements

Je souhaite, avant tout, remercier mon promoteur, le professeur Louis FRANÇOIS de l'Université de Liège, qui a pu obtenir une bourse pour ce travail, ainsi que mon co-promoteur, le professeur Alain HAMBUCKERS de l'Université de Liège, pour leur suivi, leur disponibilité et leurs conseils.

Je tiens ensuite à remercier le professeur Gilles LEPOINT de l'Université de Liège, pour ses explications et son encadrement au sein du Laboratoire d'Écologie trophique et isotopique (LETIS).

Je remercie Jérôme PERIN, assistant à Gembloux Agro-Bio Tech (Belgique), pour son aide et Gauthier LIGOT, maître des conférences et 1<sup>er</sup> assistant à Gembloux Agro-Bio Tech (Belgique), pour ses explications.

Je remercie ensuite Régis BINDNER, Référent aménagements travaillant à l'ONF (Grand-Est, France), pour sa coopération. Merci à Jérémie BOZONNET, responsable de la gestion et l'exploitation des milieux naturels à Strasbourg (France), pour sa bienveillance et sa réactivité.

Merci à Axel ALBRECHT, assistant de recherche et conférencier du département de croissance forestière (ForstBW, Allemagne) pour sa collaboration et en particulier à Celso EJARQUE, du département de croissance forestière (ForstBW, Allemagne), pour sa réactivité, qui m'a été d'une grande aide et son soutien sur le terrain.

Je remercie également l'ensemble des gardes forestiers responsables des différents sites d'analyses pour leur collaboration.

Merci à Nicolas GHILAIN, assistant du département de géographie à l'Université de Liège, pour son appui, bien que le temps ait manqué pour l'exploitation des données.

Je remercie enfin Amelia ANGELETTI, pour sa relecture avisée et ses précieux conseils qui ont considérablement amélioré ce mémoire.



## Résumé

*Picea abies* (épicéa commun) est une espèce de conifère répandue en Europe, exploitée à des fins sylvicoles, faisant à ce jour l'objet d'une recherche en climatologie. Ce travail étudie l'impact des changements climatiques en utilisant le modèle dynamique de végétation (DVM) CARAIB, développé à l'Université de Liège. Pour ce faire, seize sites répartis en Wallonie, dans le Bas-Rhin et en Forêt-Noire sont sélectionnés et étudiés à travers diverses analyses. Une analyse des traits fonctionnels comme la conductance stomatique, la surface foliaire spécifique, le rapport entre carbone et l'azote et le fractionnement isotopique en  $^{13}\text{C}$ , est réalisée. L'intégration de ces traits dans le modèle a amélioré la simulation en termes de biomasse mais pas en termes de productivité primaire nette (NPP). Une analyse passée est réalisée, couvrant la période comprise entre la date de plantation des peuplements et l'année 2021, à l'aide de données climatiques provenant de COSMO-CLM et GSWP3-W5E5. Une projection future, suivant le scénario RCP8.5, est faite à l'aide de COSMO-CLM sur la période 1980-2070. Les résultats révèlent que *Picea abies* est particulièrement vulnérable aux sécheresses, surtout en Belgique et dans le Bas-Rhin, alors qu'en Forêt-Noire, l'espèce montre une meilleure résilience. Cependant, les sécheresses récentes affectent progressivement tous les sites. L'étude propose de poursuivre les recherches sur des espèces plus adaptées.





## *Abstract*

*Picea abies* (Norway spruce) is a widespread conifer species in Europe, exploited for silvicultural purposes, and presently the subject of climatological research. This study investigates the impact of climate change on *Picea abies* using the dynamic vegetation model (DVM) CARAIB, developed at the University of Liège. For this purpose, sixteen sites located in Wallonia, in the *Bas-Rhin*, and in the Black Forest were selected and analyzed through various methods. An analysis of functional traits, such as stomatal conductance, specific leaf area, the carbon-to-nitrogen ratio, and isotopic fractionation of  $^{13}\text{C}$ , was conducted. The integration of these traits into the model improved the simulation in terms of biomass but not in terms of net primary productivity (NPP). A historical analysis was carried out, covering the period between the plantation dates of the stands and the year 2021, using climate data from COSMO-CLM and GSWP3-W5E5. A future projection, following the RCP8.5 scenario, was made using COSMO-CLM for the period 1980-2070. The results reveal that *Picea abies* is particularly vulnerable to droughts, especially in Belgium and the *Bas-Rhin*, whereas in the Black Forest, the species shows better resilience. However, recent droughts are progressively affecting all sites. The study suggests continuing research on species better adapted to future climate conditions.



# Table des matières

1) Introduction générale.....	17
2) Synthèse bibliographique.....	19
2.1) Impact des changements climatiques sur les espèces et son étude .....	19
2.2) Description générale de l'épicéa.....	20
2.2.1) Aire de répartition.....	21
2.2.2) Intérêt économique .....	21
2.2.3) Exigence écologique.....	22
2.2.4) Effets des microclimats topographiques.....	25
2.2.5) Aire de répartition en Wallonie.....	26
2.2.6) Menaces, maladies et agents pathogènes .....	27
2.3) Traits fonctionnels.....	30
2.3.1) Conductance stomatique minimale .....	31
2.3.2) Surface foliaire spécifique (SLA).....	33
2.3.2.1) Rayonnement solaire .....	33
2.3.2.2) Composition atmosphérique.....	34
2.3.2.3) Disponibilité en eau.....	34
2.3.2.4) Température .....	35
2.3.3) $\delta^{13}\text{C}$ et le rapport C/N.....	35
2.4) Modèle CARAIB .....	37
2.4.1) Module hydrologique.....	38
2.4.2) Module de photosynthèse et de régulation stomatique .....	39
2.4.3) Module d'allocation du carbone et de la croissance des plantes.....	42
2.5) Efficacité de l'utilisation de l'eau ( <i>water use efficiency, WUE</i> ).....	44
3) Matériel et méthode .....	45
3.1) Description des sites .....	45
3.2) Protocole de terrain .....	53
3.3) Mesure des traits fonctionnels .....	54
3.3.1) Mode opératoire de la conductance stomatique .....	54
3.3.2) Mode opératoire du SLA .....	56
3.3.3) Mode opératoire du $\delta^{13}\text{C}$ et du rapport C/N.....	57
3.4) Indice de surface foliaire (LAI).....	60
3.4.1) Mode opératoire .....	60
3.5) Calcul de la productivité des différents sites (biomasse et NPP).....	63
3.6) Manipulations sur CARAIB .....	64

3.6.1) Fichier de contrôle .....	64
3.6.2) Description des fichiers d'entrée .....	66
3.6.2.1) Fichiers d'entrée climatique.....	66
3.6.2.2) Fichier ecotxt.dat .....	68
3.6.2.3) Fichiers de fractionnement et de gestion .....	69
3.6.2.4) Fichier d'entrée des caractéristiques des plantes.....	69
3.7) Calibration de g1 .....	69
3.8) Indicateurs utilisés pour l'interprétation des résultats.....	70
3.9) Identification des périodes de sécheresse .....	71
3.9.1) Période actuelle .....	71
3.9.2) Projection future .....	72
4) Résultats et interprétation.....	73
4.1) Mesures des traits fonctionnels.....	73
4.1.1) Conductance stomatique minimale .....	73
4.1.2) Surface foliaire spécifique (SLA).....	74
4.1.3) Rapport C/N, $\delta^{13}\text{C}$ et proportion de carbone .....	74
4.2) Présentation des données de validation.....	76
4.2.1) Mesure de productivité (inventaire permanent).....	76
4.2.2) Mesure du <i>leaf area index</i> (LAI) .....	76
4.3) Validation du modèle CARAIB .....	77
4.3.1) Validation par la NPP.....	77
4.3.2) Validation par la biomasse .....	78
4.3.3) Validation par le LAI .....	79
4.4) Analyse de la simulation : période passée et actuelle .....	80
4.4.1) Productivité primaire nette (NPP).....	81
4.4.2) Productivité primaire brute et respiration autotrophe .....	90
4.4.3) Évolution de la biomasse.....	91
4.4.4) <i>Water use efficiency</i> .....	93
4.5) Projection future RCP8.5.....	96
4.5.1) Productivité primaire nette.....	96
4.5.2) Productivité primaire brute.....	97
4.5.3) Évolution de la biomasse.....	98
4.5.4) <i>Water use efficiency</i> .....	99
5) Discussion.....	105
6) Conclusion générale .....	109
7) Bibliographie .....	111

# Tables des illustrations

## Table des figures

Figure 1 Différences entre les cônes mâle et femelle (Portannier et al., 2021) .....	20
Figure 2 Aire de répartition de l'épicéa (European commission, 2016).....	21
Figure 3 Croissance et productivité de l'épicéa (Fichier Écologique des Essences, s. d.) .....	22
Figure 4 Système racinaire traçant (Fichier Écologique des Essences, s. d.).....	23
Figure 5 Écogramme de l'épicéa (Fichier Écologique des Essences, s. d.) .....	24
Figure 6 Écogramme de l'épicéa (modifié d'après Dumé et al., 2018) .....	25
Figure 7 Effets des microclimats topographiques (Fichier Écologique des Essences, s. d.) .....	26
Figure 8 Aire de répartition de l'épicéa en Wallonie (Fichier Écologique des Essences, s. d.).....	26
Figure 9 Compatibilité bioclimatique entre l'aire de l'épicéa et la Wallonie (Fichier Écologique des Essences, s. d.).....	27
Figure 10 Relation entre l'épicéa et l'altitude (Fichier Écologique des Essences, s. d.) .....	27
Figure 11 Brûlure d'un épicéa en Norvège ( « Sirococcus Conigenus (Sirococcus Blight Of Conifers) » , 2022).....	28
Figure 12 Ips typographus (Woodland trust, s.d.).....	29
Figure 13 Hylobius abietis (wikipédia, 2024).....	30
Figure 14 Pityogenes chalcographus (Chevaillot, 2024).....	30
Figure 15 Visualisation des stomates (Des Stomates Fluorescents Pour Comprendre les Échanges Gazeux Chez les Plantes   CNRS Biologie, s. d.) .....	31
Figure 16 Visualisation des cellules de garde (Les Tissus Végétaux, n.d.).....	31
Figure 17 Croissance de la plante en fonction du potentiel hydrique et de la pression de turgescence (Coupé et Touraine, 2016).....	32
Figure 18 Relation entre la LMA et l'irradiance photonique quotidienne (DPI) pour les espèces végétales classées selon leur tolérance à l'ombre. La variation de LMA est relative, sa valeur de référence est définie à 1 pour un DPI de 8 mol m <sup>-2</sup> jour <sup>-1</sup> .(Poorter et al.,2009) .....	33
Figure 19 Relation entre la LMA et les concentrations de CO <sub>2</sub> , d'O <sub>3</sub> et de nutriments, la variation de la LMA est relative.(Poorter et al., 2009) .....	34
Figure 20 Relation entre la LMA et la disponibilité en eau, la variation de la LMA est relative (Poorter et al., 2009).....	35
Figure 21 Relation entre la LMA et la température (Poorter et al., 2009).....	35
Figure 22 Relation entre le δ <sup>13</sup> C et la température (Wang et al., 2013) .....	36
Figure 23 Modules de CARAIB (François et al., 2016) .....	38
Figure 24 Module hydrologique de CARAIB (François et al., 2016) .....	39
Figure 25 Représentation des processus intervenant dans la photosynthèse (François et al., 2016)..	40
Figure 26 Représentation du bilan de CO <sub>2</sub> dans la feuille, où c <sub>a</sub> est la concentration atmosphérique de CO <sub>2</sub> et c <sub>i</sub> est la concentration intercellulaire de CO <sub>2</sub> (François et al., 2016) .....	42
Figure 27 Allocation du carbone dans les différents réservoirs de CARAIB (François, 2016) .....	43
Figure 28 Carte de localisation des 6 sites échantillonnés en Wallonie .....	45
Figure 29 Carte du peuplement de Becheffa (Ligot, 2022) .....	47
Figure 30 Nombre d'arbres par diamètre et par essence à Becheffa (Ligot, 2022) .....	47
Figure 31 Carte du peuplement de Mont-le-Soie (Ligot, 2022) .....	47
Figure 32 Nombre d'arbres par diamètre et par essence de Mont-le-soie (Ligot, 2022) .....	47
Figure 33 Nombre d'arbres par diamètre et par essence de Smuid (Ligot, 2022).....	48
Figure 34 Carte du peuplement de Smuid (Ligot, 2022) .....	48

Figure 35 Nombre d'arbres par diamètre et par essence de Les Fossés (Ligot, 2022) .....	48
Figure 36 Carte du peuplement de Les Fossés (Ligot, 2022).....	48
Figure 37 Carte du peuplement de Honsfeld (Ligot, 2022).....	49
Figure 38 Nombre d'arbres par diamètre et par essence de Honsfeld (Ligot, 2022).....	49
Figure 39 Carte du peuplement de Buchholz (Ligot, 2022).....	49
Figure 40 Nombre d'arbres par diamètre et par essence (Ligot, 2022) .....	49
Figure 41 Carte de localisation de la forêt de l'Oedenwald .....	50
Figure 42 Carte de localisation des sites échantillonnés dans le Bas-Rhin .....	50
Figure 43 Carte du pH de surface des sols forestiers français (AgroParisTech-ENGREF & IFN, 2008)..	51
Figure 44 De gauche à droite : carte de localisation de la Forêt-Noire (Contributeurs aux projets Wikipedia, 2024) ; carte de localisation des sites échantillonnées en Forêt-Noire .....	52
Figure 45 Carte 1 :5.000.000 : Eau disponible durant les mois d'été (Geoportal.de, s. d.) .....	53
Figure 46 Photographie du poromètre SC-1 .....	55
Figure 47 Variation de la conductance stomatique en fonction du temps passé à l'obscurité .....	56
Figure 48 De gauche à droite : photographie de l'aiguille dans le scanner avec le mètre ruban ; résultat du scan de l'aiguille modifié dans le logiciel .....	56
Figure 49 Photographies du procédé de production de sciure.....	57
Figure 50 Photographies de la micro-broyeuse à billes (gauche) et de son compartiment après broyage .....	57
Figure 51 Photographie de la balance analytique et une cupule pesée .....	58
Figure 52 Photographies de l'intérieur de l'analyseur élémentaire (VarioMicro, Elementar Analysensysteme GmbH, Allemagne) (gauche) et de son couvercle d'emplacement des cupules .....	59
Figure 53 Photographie du spectromètre de masse (Isoprime 100, Isoprime, Angleterre) .....	59
Figure 54 Photographies de l'appareil photo à objectif hémisphérique.....	60
Figure 55 Interface du logiciel Hemisfer avec photographie importée .....	62
Figure 56 Image prête à la mesure du LAI.....	62
Figure 57 Température moyenne annuelle des différents sites de 1901 à 2021 basée sur COSMO-CLM et GSWP3.....	67
Figure 58 Précipitation annuelle des différents sites entre 1901 et 2021 basée sur COSMO-CLM et GSWP3.....	67
Figure 59 Température moyenne des différents sites de 1925 à 2070 basée sur la simulation COSMO- CLM (RCP 8.5) .....	68
Figure 60 Précipitation moyenne annuelle des différents sites entre 2025 et 2070 basée sur la simulation COSMO-CLM (RCP 8.5) .....	68
Figure 61 Fichier ecotxt.dat de CARAIB.....	69
Figure 62 Contenu en eau du sol moyen des différents sites entre 1901 et 2021 basé sur COSMO-CLM et GSWP3.....	72
Figure 63 Contenu en eau du sol moyen des différents sites entre 2025 et 2070 basé sur la simulation COSMO-CLM (RCP 8.5) .....	72
Figure 64 Boîtes à moustaches de la conductance stomatique minimale $g_0$ mesurée pour chaque site en fonction de l'année des aiguilles .....	73
Figure 65 Boîtes à moustaches du LAI mesuré pour chaque site.....	76
Figure 66 Validation du modèle par la NPP avant l'ajout des données de terrain .....	77
Figure 67 Validation du modèle par la NPP après l'ajout des données de terrain .....	78
Figure 68 Validation du modèle par la biomasse avant l'ajout des données de terrain.....	79
Figure 69 Validation du modèle par la biomasse après l'ajout des données de terrain.....	79
Figure 70 Validation du modèle par le LAI avant l'ajout des données de terrain .....	80
Figure 71 Validation du modèle par le LAI après l'ajout des données de terrain .....	80

Figure 72 Variation de la productivité nette de l'ensemble des sites sur la période climatique connue .....	81
Figure 73 Ensemble de graphiques montrant la relation entre la productivité nette et le contenu en eau du sol pour chacun des sites .....	85
Figure 74 Variation de la productivité brute de l'ensemble des sites sur la période climatique connue .....	91
Figure 75 Variation de la respiration autotrophe de l'ensemble des sites sur la période climatique connue.....	91
Figure 76 Variation de la biomasse de l'ensemble des sites sur la période climatique connue.....	92
Figure 77 Ensemble de graphiques montrant l'évolution passée de la WUE pour chacun des sites ...	95
Figure 78 Variation de la productivité nette de l'ensemble des sites lors de la projection future.....	96
Figure 79 Variation de la productivité brute de l'ensemble des sites lors de la projection future .....	97
Figure 80 Variation de la biomasse de l'ensemble des sites lors de la projection future.....	98
Figure 81 Ensemble de graphiques montrant l'évolution future de la WUE pour chacun des sites ..	102

## Table des tableaux

---

Tableau 1 Description des sites belges (Ligot, 2022) .....	46
Tableau 2 Récapitulatif des particularités de chaque site échantillonné en Belgique. Les données climatiques proviennent du modèle COSMO-CLM .....	46
Tableau 3 Récapitulatif des particularités de chaque site échantillonné en France. Les données climatiques proviennent du modèle COSMO-CLM .....	51
Tableau 4 Récapitulatif des particularités de chaque site échantillonné en Allemagne. Les données climatiques proviennent du modèle COSMO-CLM .....	52
Tableau 5 Valeurs de g1 utilisées pour la simulation .....	70
Tableau 6 Surface foliaire spécifique mesurée pour chaque site en fonction de l'année des aiguilles	74
Tableau 7 Pourcentage de carbone du bois et des aiguilles des différents sites.....	74
Tableau 8 Rapport C/N mesuré pour chaque site en fonction de l'année des aiguilles .....	75
Tableau 9 $\delta^{13}C$ mesuré pour chaque site en fonction de l'année des aiguilles .....	75
Tableau 10 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 1 .....	86
Tableau 11 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 2 .....	86
Tableau 12 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site3 .....	86
Tableau 13 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 4 .....	86
Tableau 14 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 5 .....	87
Tableau 15 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 6 .....	87
Tableau 16 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 7 .....	87
Tableau 17 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 8 .....	88
Tableau 18 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 9 .....	88



Tableau 19 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 10 .....	88
Tableau 20 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 11 .....	88
Tableau 21 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 12 .....	89
Tableau 22 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 13 .....	89
Tableau 23 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 14 .....	89
Tableau 24 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 15 .....	90
Tableau 25 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 16 .....	90
Tableau 26 Variation moyenne de la biomasse des sites depuis leur plantation .....	92
Tableau 27 Récapitulatif de données liées à la WUE sur la période passée .....	96
Tableau 28 Évolution future de la biomasse de chacun des site .....	98
Tableau 29 Récapitulatif de données liées à la WUE sur la période future .....	103

# 1) Introduction générale

Les changements climatiques actuels ont provoqué une augmentation de température de 1,1°C depuis l'ère industrielle, ainsi qu'une augmentation de la fréquence des événements extrêmes tels que les sécheresses (GIEC, 2021). Avec ces changements globaux, ont émergé une série d'enjeux, dont l'évolution de la biodiversité fait partie. De nombreuses espèces connaissent un déplacement ou une réduction de leur aire de répartition naturelle en réaction aux variations environnementales (Thuiller *et al.*, 2008).

Cette étude se consacre à une espèce en particulier, *Picea abies* (L.) Karst., une des espèces de conifères les plus répandues en Europe. L'analyse de son évolution est cruciale pour comprendre la dynamique future des forêts européennes.

Cette étude se base sur un outil essentiel à la bonne compréhension des réponses de la végétation aux changements climatiques, le modèle dynamique de végétation (« *Dynamic Vegetation Models* », *DVM*) CARAIB. La fiabilité des projections issues de ces modèles s'accroît avec le temps. Toutefois, des efforts constants sont déployés pour améliorer ces modèles, afin de les rendre toujours plus précis et proches de la réalité.

Seize sites ont été sélectionnés dans trois zones distinctes (Wallonie, Bas-Rhin et Forêt-Noire). L'objectif est de maximiser les différences entre les conditions environnementales des arbres, notamment dues à un gradient altitudinal. Au contraire de la Wallonie et du Bas-Rhin, la Forêt-Noire est comprise dans l'aire de répartition naturelle de l'épicéa commun. Sur chacun de ces sites, des mesures de traits fonctionnels (la conductance stomatique minimale, la surface foliaire spécifique, le fractionnement isotopique en  $^{13}\text{C}$  et le rapport entre le carbone et l'azote) sont réalisées. De nombreuses études essayent de relier la variation de ces traits avec les contraintes environnementales auxquelles font face les plantes, un premier objectif de cette étude est de vérifier ces relations dans les sites analysés. Un second objectif consiste à intégrer les valeurs des traits fonctionnels dans le modèle CARAIB afin d'évaluer si l'utilisation des données spécifiques à chaque site permet d'améliorer la précision des simulations.

Avant l'analyse de résultats supplémentaires, la validation du modèle doit être effectuée. La validation choisie repose sur trois variables observées sur le terrain : la productivité primaire nette, la biomasse et l'indice de surface foliaire (*Leaf Area Index*, *LAI*). Les modèles, simplifiant des processus naturels par une série d'équations, contiennent un certain nombre d'incertitudes. Il est essentiel de les quantifier et de s'assurer que les modèles puissent reproduire le plus fidèlement possible les données observées sur le terrain. La bonne modélisation des seize sites spécifiques est le troisième objectif.

Le modèle, une fois validé et ses erreurs quantifiées, est utilisé pour modéliser des scénarios passés et futurs. Afin de représenter l'évolution de l'épicéa au cours du temps, en fonction des différents environnements, quatre variables sont choisies : la productivité primaire nette, la productivité primaire brute, la biomasse et la « *water use efficiency* » (*WUE*). L'analyse de ces variables s'effectue sur base d'une comparaison entre les différents sites, un objectif étant de déterminer si les sites ont une réponse commune ou différente aux variations climatiques qu'ils subissent. Étant donné que la capacité d'une espèce à survivre dépend de sa résistance aux périodes extrêmes, l'analyse des différentes variables est menée en comparant deux groupes d'années : les années marquées par la sécheresse et les années plus humides, considérées comme moyennes (Thuiller *et al.*, 2008). L'analyse passée est, soit réalisée sur la période réelle de la plantation, soit à partir de 1901 (date de début des

données climatiques). La projection future est réalisée sur la période 2025-2070 en considérant le scénario climatique RCP8.5. L'estimation de l'évolution (passée et future) de l'épicéa et sa réponse aux sécheresses en fonction de sa localisation est le dernier objectif de cette étude.

Les enseignements et limites acquis constituent la dernière partie du travail, et permettent d'établir les améliorations et possibilités de l'étude.

## 2) Synthèse bibliographique

Cette première section est la description théorique des éléments nécessaires à la compréhension de la recherche, elle se scinde en 5 parties. La première est une explication de l'enjeu de cette étude par la compréhension de l'impact des changements climatiques sur les essences végétales et la façon dont il est appréhendé. La deuxième est une description générale de l'essence étudiée (*Picea abies*). La troisième est une description des traits fonctionnels qui ont été mesurés sur le terrain. La quatrième est une explication de CARAIB, le modèle dynamique de végétation (DVM) utilisé pour la production des résultats. La cinquième est la description d'une variable d'intérêt, l'efficacité de l'utilisation en eau.

### 2.1) Impact des changements climatiques sur les espèces et son étude

L'étude de la réponse de la biodiversité aux changements globaux est devenue une préoccupation majeure des sciences de la conservation. Il est désormais largement démontré que de nombreuses espèces ajustent leur répartition géographique en réaction aux variations environnementales liées aux changements globaux. En effet, la migration vers des environnements devenus plus favorables sera probablement un processus utilisé comme adaptation par les espèces. Les graines, transportées par le vent ou par les animaux, émergent dans des conditions qui leur sont appropriées. Avec les changements climatiques actuels, constitués d'une hausse de température anormalement élevée (augmentation de 0,1 à 0,4°C par décennie en Europe), une montée en altitude et en latitude des essences est observée (Jump & Peñuelas, 2005). Cependant, la vitesse des taux de changements environnementaux peut excéder la vitesse maximale de migration de certaines essences, dépendante de leur capacité de dispersion. Ce qui pourrait provoquer, pour ces essences, une diminution significative de leur aire naturelle et, à terme, leur extinction. Des mesures empiriques démontrent un gain de biomasse maximal au niveau du bord de l'aire naturelle, depuis lequel une migration s'effectue, tandis que sur le bord opposé, un déclin est présent (Thuiller *et al.*, 2008).

Des outils ont été développés dans un objectif de prévision, le principal étant la modélisation par l'utilisation de modèle dynamique de végétation (DVM). La confiance accordée aux projections des modèles augmente avec le temps, par la réalisation d'un nombre de plus en plus important d'études. La complexité des modèles augmente également, comprenant de plus en plus de paramètres. Il est nécessaire de trouver un équilibre entre la complexité des modèles et leur traçabilité, car l'ajout excessif de paramètres peut rendre difficile l'interprétation de leur impact sur les résultats. Un autre compromis à réaliser dans les modèles est le choix entre la spécificité et la généralité. Souvent, les DVM sont constitués d'un petit nombre de types fonctionnels de végétation, qui est une représentation limitée de la biodiversité. Une bonne modélisation des essences est essentielle pour appréhender l'effet des conditions environnementales sur les essences. Comme le dit Thuiller *et al.* (2008) : « Dans le contexte de l'extinction des populations, il semble cependant particulièrement important de prendre également en compte les effets de la variabilité temporelle et spatiale des conditions environnementales, en particulier les événements extrêmes. ». Lorsque les changements climatiques provoquent une variabilité importante des conditions environnementales, c'est la capacité de l'essence à persister lors des périodes défavorables qui détermine sa capacité de subsistance (Thuiller *et al.*, 2008).

## 2.2) Description générale de l'épicéa

*Picea abies* (L.) Karst. dont le nom français est épicéa commun appartient à l'embranchement des spermatophytes, au sous-embranchement des gymnospermes, à la classe des Coniféroopsides, à l'ordre des Pinales, à la famille des Pinacées et au genre *Picea* (Dumé et al., 2018).

Il s'agit d'un conifère pouvant atteindre les 60 mètres de hauteur avec un tronc d'un diamètre pouvant aller jusqu'à 150 cm. Son espérance de vie est estimée entre 200 et 300 ans. Il possède une couronne conique composée de branches verticillées, courtes et robustes. Ses bourgeons rougeâtres sont d'une longueur de 5 cm avec un apex aigu et ses aiguilles sont rigides, quadrangulaires. Elles varient du vert clair au vert foncé et mesurent de 1 à 2,5 cm. C'est une espèce monoïque qui atteint la maturité sexuelle entre 20 et 30 ans, voire 40 ans dans les peuplements denses. Faisant partie de la famille des *Pinaceae*, ses fleurs sont situées dans des cônes composés de nombreuses écailles (Lambinon, 2012). Ces fleurs unisexuées présentent des caractéristiques distinctes selon leur sexe (figure 1). La fleur mâle, globuleuse et mesurant de 1 à 2,5 cm, varie du pourpre au jaune à maturité et se trouve à la base de la pousse de l'année précédente. La fleur femelle, quant à elle, est située à l'extrémité du rameau. Elle a une couleur rouge foncé et une longueur d'environ 5 cm. Initialement dressée, elle devient pendante après la pollinisation. Les cônes de l'épicéa sont pendants, cylindriques et mesurent de 12 à 15 cm de long. Ils changent de couleur, passant du vert au brun, à maturité. Son écorce est brun orangé et son bois est blanc crème (European commission, 2016).

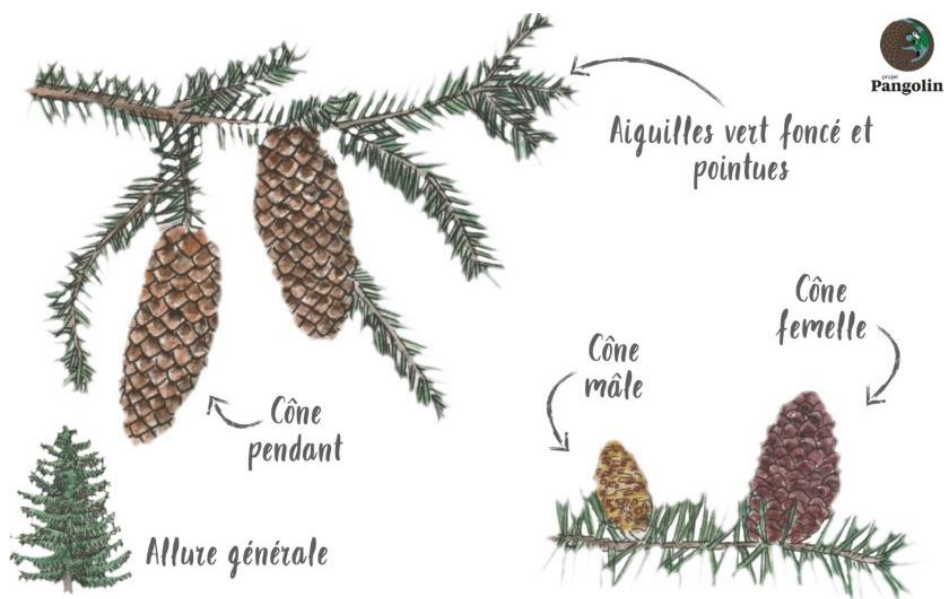


Figure 1 Différences entre les cônes mâle et femelle (Portannier et al., 2021)

### 2.2.1) Aire de répartition

Les forêts d'épicéas dominent la zone boréale du Nord et du Nord-Est de l'Europe. La plus grande portion de l'aire de répartition naturelle de l'épicéa se trouve en Scandinavie, dans les Pays baltes, dans le Nord de la Pologne et en Russie. On le retrouve également dans une deuxième zone allant du Sud de l'Allemagne à la Roumanie, via le Sud de la Pologne, la République Tchèque, la Slovaquie et l'Ukraine, connue sous le nom de zone hercynio-carpathique. Une troisième zone de présence naturelle s'étend du Jura et des Vosges jusqu'aux Balkans et à la Bulgarie, couvrant l'ensemble de l'arc alpin (figure 2) (Fichier Écologique des Essences, s. d. et European commission, 2016). Son altitude a une forte variabilité allant du niveau de la mer jusqu'à 2400 mètres dans les Alpes. En raison de son intérêt économique, la culture de l'épicéa a débuté dès le 18<sup>ème</sup> siècle, entraînant son déplacement vers des zones situées en dehors de son aire native et modifiant ainsi les forêts naturelles initiales (Belgique, Angleterre, Pays-Bas, etc.) (European commission, 2016).

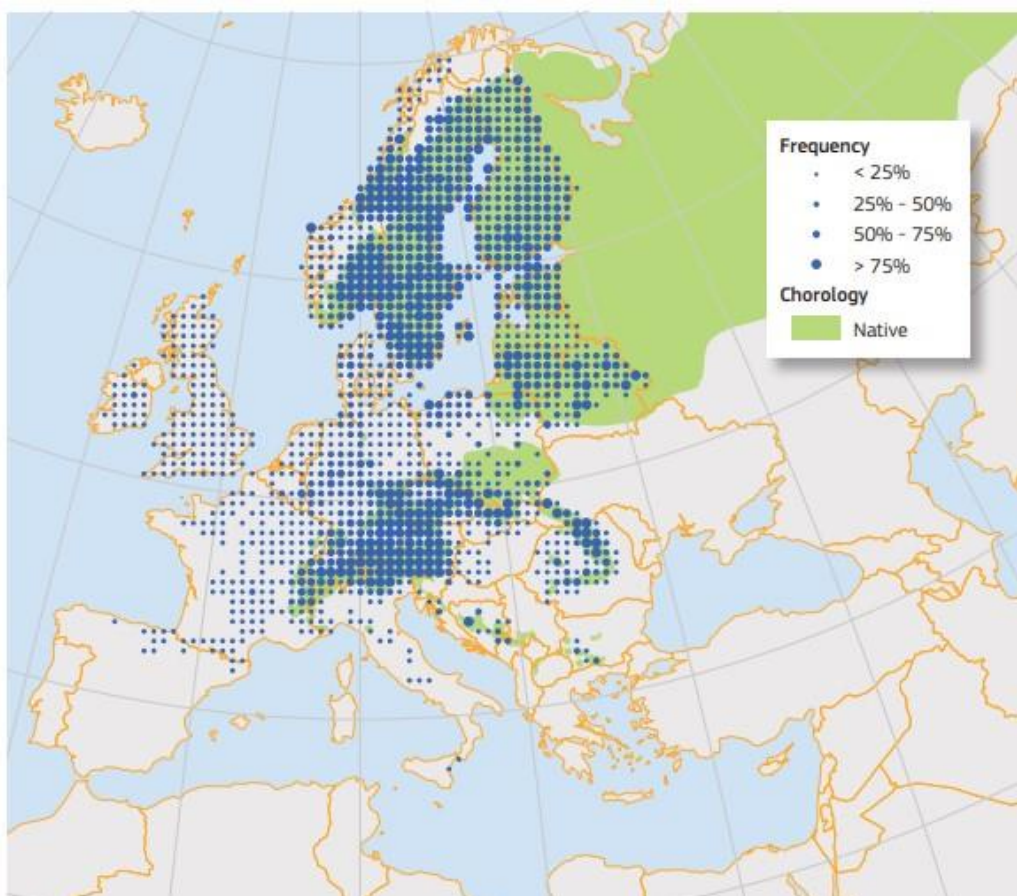


Figure 2 Aire de répartition de l'épicéa (European commission, 2016)

### 2.2.2) Intérêt économique

L'épicéa est souvent privilégié en sylviculture en raison de sa croissance rapide et de son bon rendement dans de nombreuses conditions. La figure 3 ci-dessous montre un intervalle de hauteur dominante de l'épicéa en fonction de l'âge de plantation (en brun) en comparaison à d'autres essences. Sa productivité maximale est de 10 à 20 m<sup>3</sup>/ha/an vers 60 ans. Il est exploitable dès 50 ans mais peut être exploité jusqu'à 80 ans si une qualité de bois supérieure est requise (Fichier Écologique des Essences, s. d.). Cet intérêt économique a causé son expansion dès le 18<sup>ème</sup> siècle, faisant de lui l'un des principaux conifères présents en Europe (European Commission, 2016).

L'épicéa est utilisé dans de nombreux domaines : construction, pâte à papier, meubles, placages, bois de résonance, etc. Cependant, le bois d'épicéa est non durable et se détériore rapidement. (European Commission, 2016).

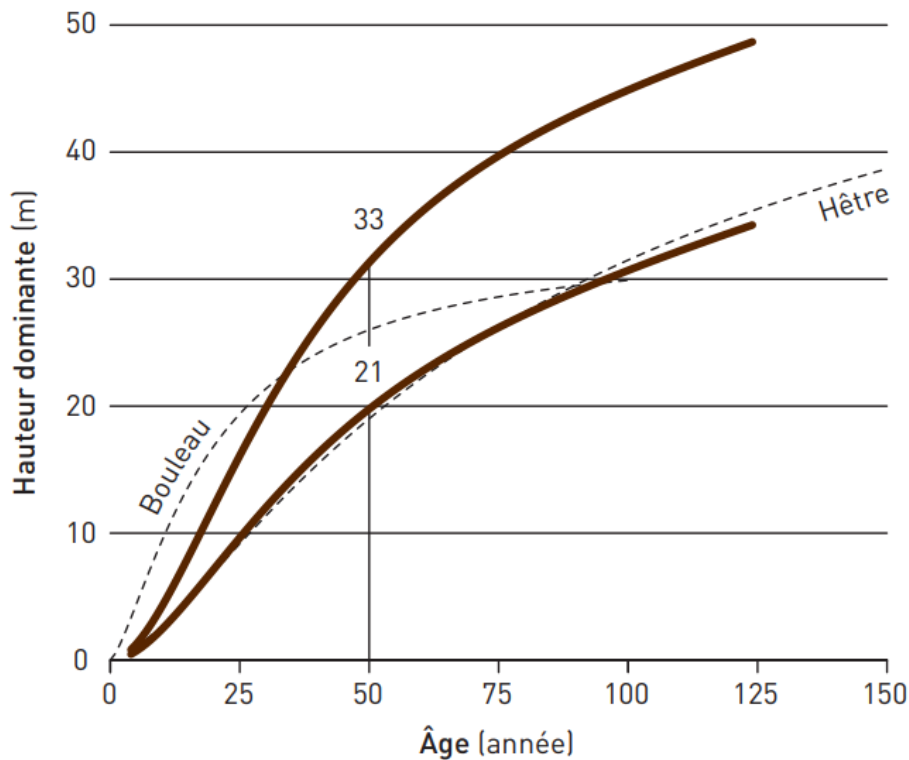


Figure 3 Croissance et productivité de l'épicéa (Fichier Écologique des Essences, s. d.)

### 2.2.3) Exigence écologique

L'épicéa peut coloniser des environnements très variés, ce qui explique la grande variabilité d'altitude de ses implantations (European commission, 2016).

Il est tolérant à l'ombre lors de son jeune âge, ce qui lui permet de s'implanter dans des zones de couvert fermé (essence demi-ombre) mais est exigeant en lumière à l'âge adulte. Cette espèce est également très résistante au froid, elle craint peu les gelées tardives (Dumé *et al.*, 2018).

En revanche, l'épicéa est particulièrement vulnérable aux vents en raison de son enracinement superficiel (voir figure 4). Les racines, qui restent proches de la surface, sont particulièrement sensibles aux sols saturés en eau, ce qui compromet leur capacité à maintenir la stabilité de l'arbre. De plus, l'épicéa montre également une sensibilité accrue aux sols compacts, qui peuvent entraver le développement de son système racinaire (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

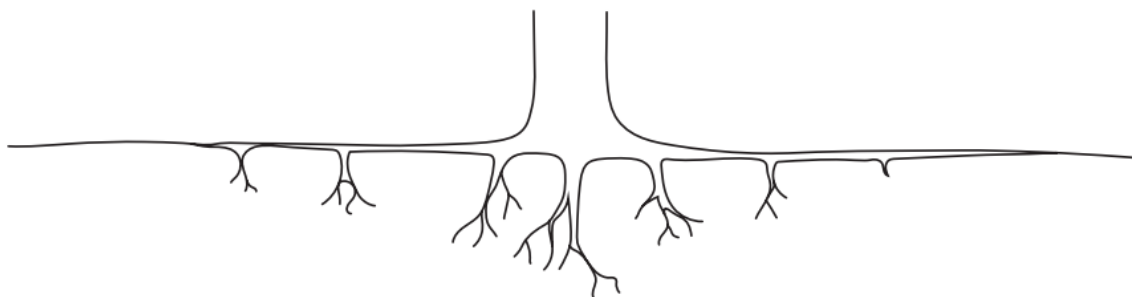


Figure 4 Système racinaire traçant (Fichier Écologique des Essences, s. d.)

Le plus souvent, cette espèce est localisée dans des zones de substrats acides. L'épicéa a aussi une préférence pour des sols profonds, nutritifs et contenant suffisamment d'humidité. Cependant, il est capable de s'installer dans la plupart des autres substrats, y compris les sols calciques ou hydromorphes (European commission, 2016 et Dumé *et al.*, 2018). Il est important de noter que l'épicéa est une espèce calcifuge susceptible de développer la pourriture rouge dans des zones où le pH du sol est supérieur à 5 (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

D'autres conditions ne lui sont pas favorables. Il ne pousse notamment pas près des côtes exposées aux vents salins et il est sensible aux sécheresses ainsi qu'aux conditions trop humides (European commission, 2016). C'est une plante qui a de grands besoins en eau, ce qui la rend particulièrement sensible aux sécheresses. Une combinaison de faibles précipitations et de températures élevées est particulièrement défavorable pour l'espèce, constituant une faiblesse face aux changements climatiques. (Fichier Écologique des Essences, s. d.)

En résumé, comme le montrent les écogrammes des figures 5 et 6, l'épicéa est une essence adaptée à plusieurs stations. Elle tolère des conditions allant du niveau hydrique humide au niveau mésique et du niveau trophique oligotrophe à mésotrophe (c'est-à-dire des sols acides). Son optimum d'installation se trouve dans des sols méso-oligotrophes avec un niveau hydrique allant du frais au mésique. Cependant, l'épicéa est incompatible avec de nombreuses stations : il est exclu des zones de sécheresse ou d'humidité extrêmes et des sols calcaires ou basiques. L'épicéa peut être caractérisé comme une espèce allant de mésophile à hygrocline et d'acidocline à acidophile. Possédant une fane acidifiante, la litière d'aiguilles, à décomposition lente, tend à accentuer l'acidité du sol, ce qui est favorable à l'arbre (Dumé *et al.*, 2018 et Fichier Écologique des Essences, s. d.).



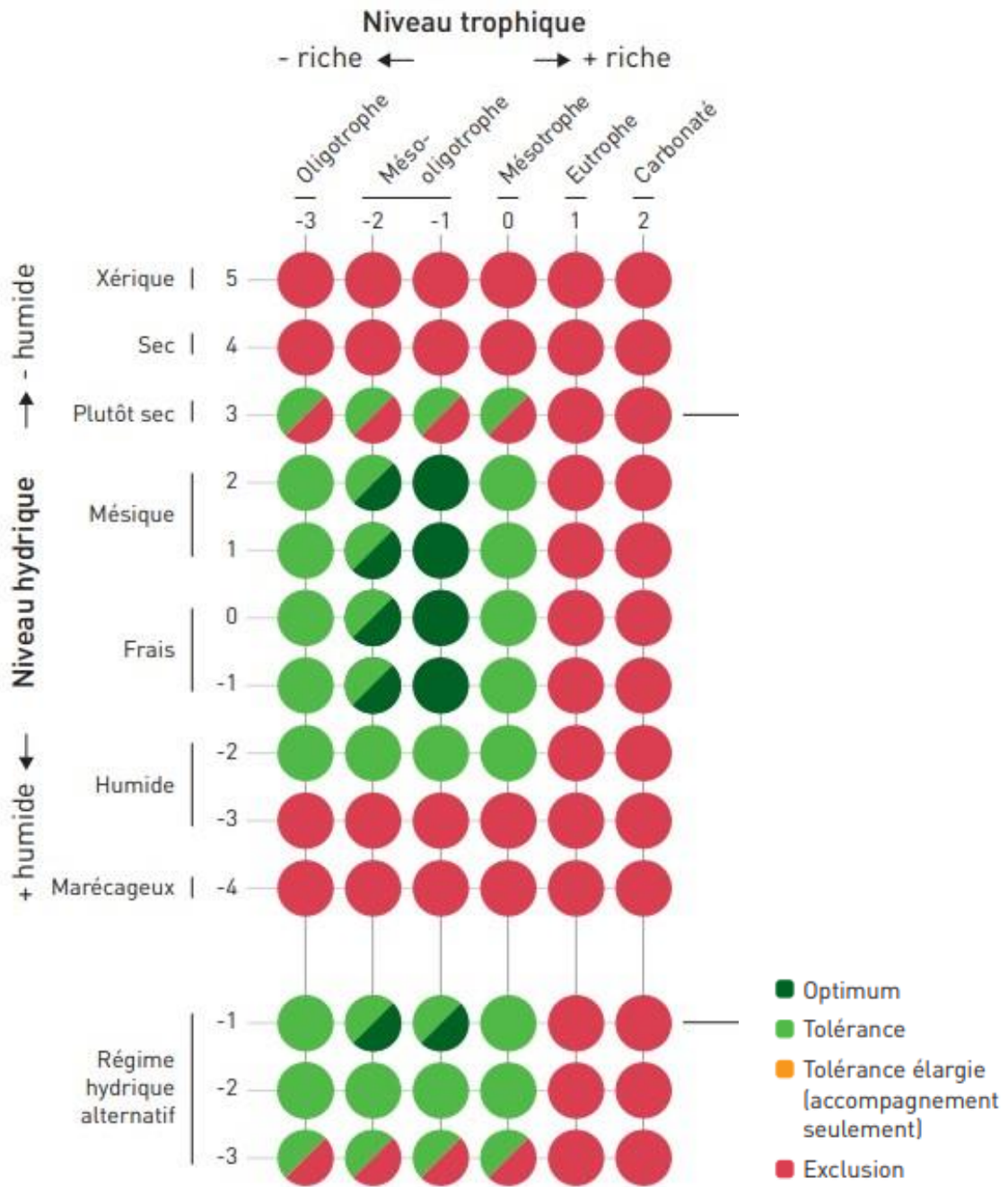


Figure 5 Écogramme de l'épicéa (Fichier Écologique des Essences, s. d.)

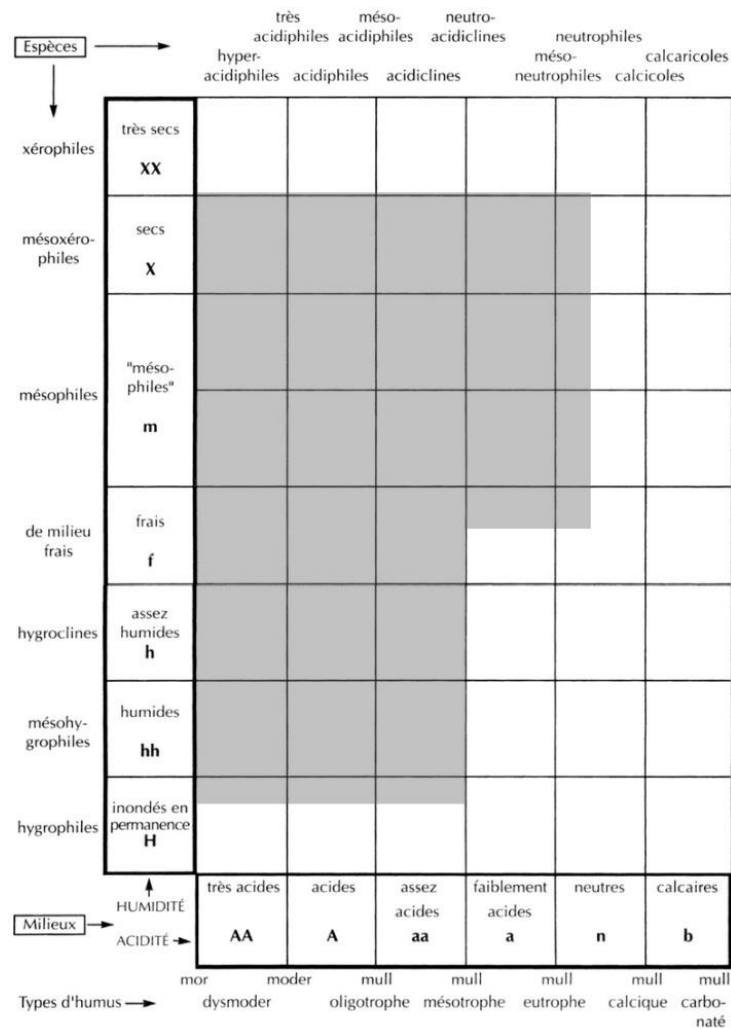


Figure 6 Écogramme de l'épicéa (modifié d'après Dumé et al., 2018)

#### 2.2.4) Effets des microclimats topographiques

Outre le climat global, le microclimat peut également jouer un rôle important (figure 7). Les versants orientés au sud sont moins favorables à l'épicéa que ceux orientés au nord. Le versant sud, exposé au soleil, reçoit plus d'énergie, ce qui augmente le risque de sécheresse et réduit l'hygrométrie. Plus la pente du versant est marquée, plus ce risque est accentué. En revanche, le versant nord, recevant moins d'énergie solaire, est plus frais et possède une hygrométrie plus élevée, constituant ainsi la zone la plus favorable pour l'épicéa. Les plateaux représentent une zone neutre, tandis que le fond des vallées présente un faible risque de gelées tardives (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

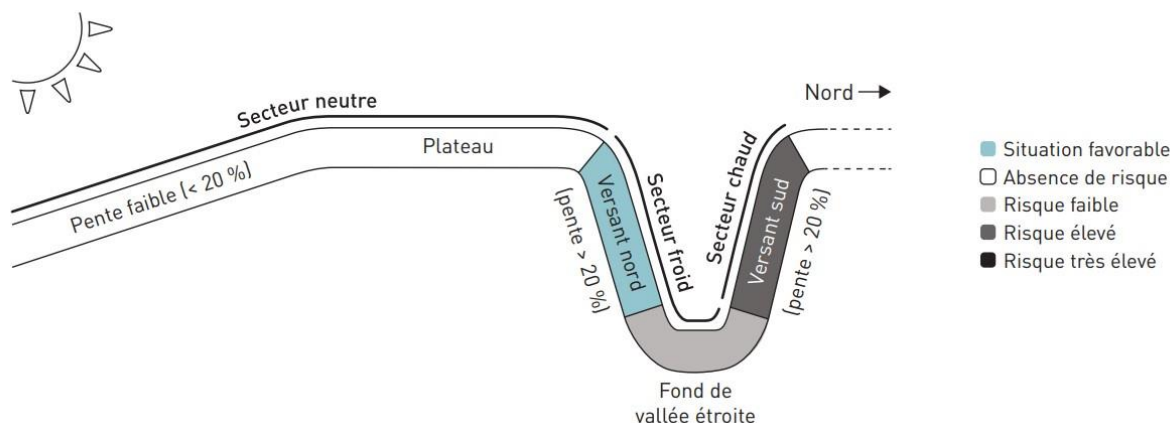


Figure 7 Effets des microclimats topographiques (Fichier Écologique des Essences, s. d.)

### 2.2.5) Aire de répartition en Wallonie

Comme expliqué précédemment, l'épicéa n'est pas natif de Belgique, c'est une espèce exotique naturalisée. Concernant la production, c'est l'espèce résineuse la plus importante du territoire. *Picea abies* est retrouvé dans 42 % des surfaces forestières inventoriées et majoritairement en peuplements purs (78 % des cas). La région possédant le plus d'épicéas est l'Ardenne, suivie de la Région jurassique (figure 8) (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

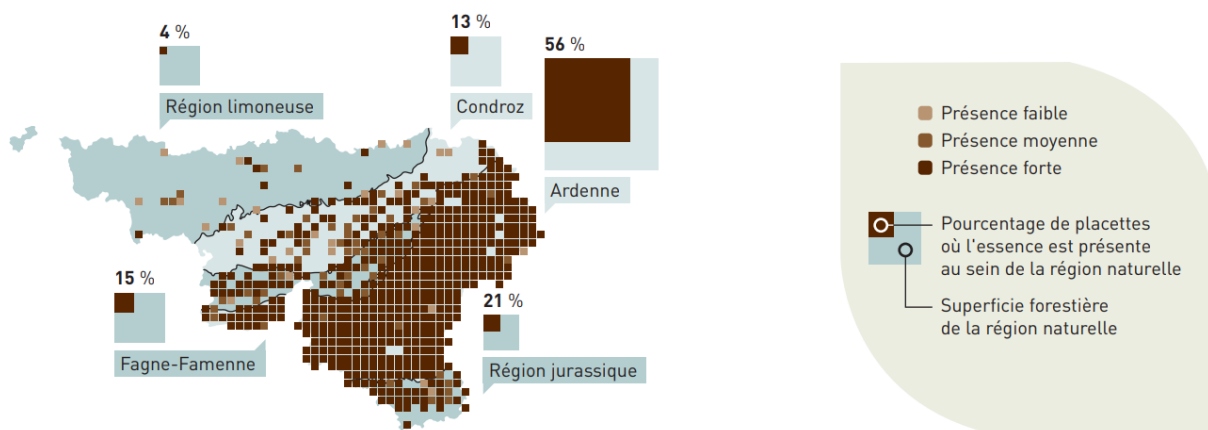


Figure 8 Aire de répartition de l'épicéa en Wallonie (Fichier Écologique des Essences, s. d.)

Le développement de l'épicéa en Wallonie depuis le 19<sup>ème</sup> siècle a été possible grâce à une compatibilité bioclimatique (figure 9). L'Ardenne est la zone belge la plus adaptée à l'espèce dû notamment à son climat. Le climat y est plus froid en raison de l'altitude plus prononcée de la région. Les besoins importants en eau de l'espèce induisent qu'elle n'est pas dans une zone optimale sous 350 mètres (besoin d'une hygrométrie atmosphérique importante) (figure 10) (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

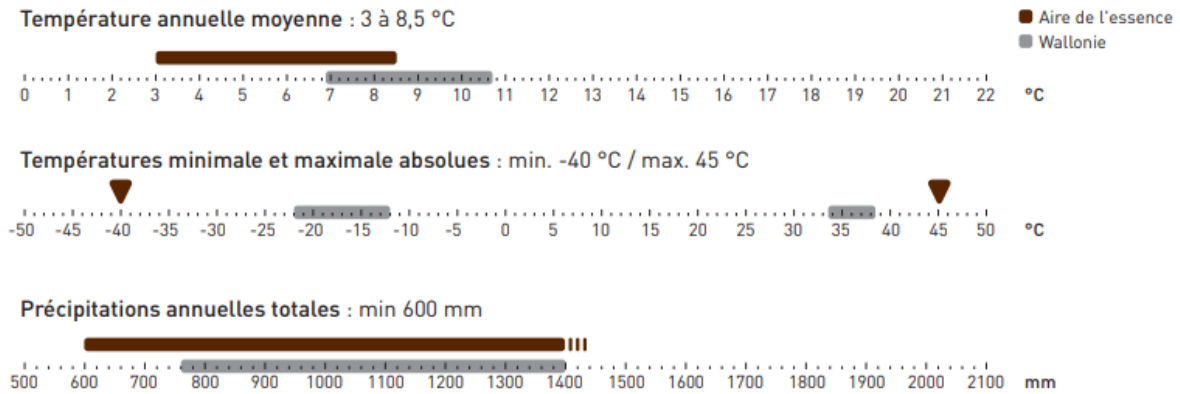


Figure 9 Compatibilité bioclimatique entre l'aire de l'épicéa et la Wallonie (Fichier Écologique des Essences, s. d.)

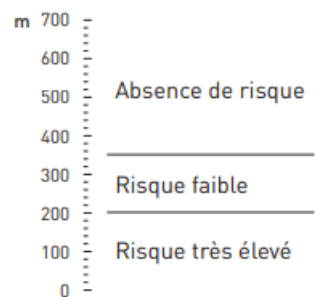


Figure 10 Relation entre l'épicéa et l'altitude (Fichier Écologique des Essences, s. d.)

#### 2.2.6) Menaces, maladies et agents pathogènes

L'épicéa fait face à plusieurs menaces significatives. Il présente une faible résistance au feu ainsi qu'au vent, en raison de son système racinaire traçant et de sa sensibilité aux sécheresses (European Commission, 2016).

De plus, l'épicéa est vulnérable à plusieurs maladies et agents pathogènes :

- *Heterobasidion annosum sensu lato* communément appelée cœur rouge : champignon qui provoque la pourriture des racines de l'épicéa. Cette pourriture remonte ensuite le long du tronc en infectant son cœur. Les symptômes externes ne sont visibles qu'à un stade avancé, caractérisés par une croissance réduite, une défoliation de la couronne et des exsudations de résine sur les tiges. L'identification de la maladie ne peut se faire que par vérification de la présence de basidiomes sous les racines pourries. Ce champignon s'établit généralement sur des souches de conifères fraîchement coupées, pouvant ensuite se propager aux arbres voisins par contact racinaire. La propagation peut également se faire sur le futur peuplement, le champignon restant infectieux une dizaine d'années sur les plus grosses souches. (« Heterobasidion Annosum Sensu Lato (Heterobasidion Root Rot) », 2022 ; Fichier Écologique des Essences, s. d.) ; Les spores peuvent être aéroportées lorsque les températures dépassent 0°C, le phénomène est accentué au-dessus des 10°C. Cependant, de longues sécheresses interrompent la production de spores, et de hautes températures empêchent l'infection des souches. Le risque d'infection lors d'hivers froids et d'étés chauds est quasiment nul. (« Heterobasidion Annosum Sensu Lato (Heterobasidion Root Rot) », 2022) ;

- *Sirococcus conigenus* communément appelées brûlures des pousses (Fichier Écologique des Essences, s. d.) : le *Sirococcus conigenus* est un champignon dont les conidiomes sont éruptifs au niveau des pousses et des aiguilles. L'infection initiale débute généralement au niveau des aiguilles juvéniles et se propage ensuite à la tige (figure 11). Ce champignon est principalement répandu dans les régions où le temps est frais, humide et couvert comme dans les zones côtières de l'Alaska. (« Sirococcus Conigenus (Sirococcus Blight Of Conifers) », 2022) ;



Figure 11 Brûlure d'un épicéa en Norvège ( « Sirococcus Conigenus (Sirococcus Blight Of Conifers) » , 2022)

- *Armillaria spp.* communément appelée armillaire : les armillaires sont les champignons les plus étudiés en raison de leur large répartition sur terre. Ils sont à la fois de gros décomposeurs de souches et racines mortes et des parasites pouvant causer le dépérissement d'un peuplement (Legrand, 2018). Ils provoquent une pourriture des racines pouvant remonter jusqu'à la base du tronc. La maladie peut être progressive ou provoquer une mort subite de l'individu touché. L'infection est souvent stoppée par l'individu lui-même. Cependant, les champignons restent vivants et constituent une infection latente qui peut redémarrer lorsque l'arbre est fragilisé. Ce qui pourrait arriver si l'arbre n'est pas en bonne adéquation avec son environnement. ( « Armillaria Gallica » , 2022 et Fichier Écologique des Essences, s. d.) ;
- *Ips typographus* communément appelé ips typographe : c'est une espèce de coléoptère de la famille des *Curculionidae* et de la sous famille des *Scolytinae* (scolytes) d'environ 5 mm de long,



cylindrique, brun foncé et poilu (figure 12). Creusant leurs galeries sous l'écorce, cette espèce est le ravageur forestier le plus important d'Europe. Il est retrouvé principalement dans les forêts d'épicéas, et de manière encore plus prépondérante dans les peuplements purs. Les arbres connaissant des facteurs de stress (sécheresse, vent, maladie ...) sont prédisposés aux attaques de scolytes. En plus d'affaiblir les épicéas, un réchauffement climatique favorise directement *Ips typographus*. L'essaimage au printemps a une dépendance avec la température. Les coléoptères commencent à voler à des températures situées entre 11,7 et 16,5°C, avec une activité maximale entre 25 et 30°C. Des températures plus basses prolongent leur période de vol. Leur développement nécessitant une température suffisante, le nombre de générations produites en une année va en dépendre. Dans les basses terres d'Europe, deux générations verront typiquement le jour chaque année. Il est possible d'atteindre trois générations lors des étés particulièrement chauds. Alors que dans les zones montagneuses, une seule génération voit le jour chaque année. Le réchauffement climatique actuel leur permet d'accomplir leur cycle de développement dans des zones altitudinales qui leur étaient auparavant inaccessibles. Les dommages qu'ils causent aux épicéas ne font qu'augmenter (17 épidémies en Europe lors du 20<sup>ème</sup> siècle), ayant un impact économique significatif sur la foresterie en Europe centrale (« Ips Typographus (Eight-toothed Bark Beetle) », 2022). Il est observé sur les individus attaqués un roussissement des aiguilles, des chutes d'écorce et la présence de galeries verticales dans le phloème. Ces symptômes entraînent souvent la mort de nombreux arbres (Fichier Écologique des Essences, s. d.).



Figure 12 *Ips typographus* (Woodland trust, s.d.)

- *Hylobius abietis* communément nommé « grand charançon du pin » : c'est une espèce de coléoptère du genre des hylobes. L'adulte mesure de 9 à 15 mm de long et possède une carapace de chitine dure qui protège son corps (figure 13). Au printemps, ces coléoptères s'attaquent à l'écorce des conifères, pouvant conduire à la mort des jeunes individus. Les substances volatiles émanant de la résine des souches fraîches de conifères laissées lors des coupes à blanc ont tendance à les attirer, favorisant leur reproduction. Comme *Ips typographus*, leur développement est lié aux conditions météorologiques. Une des conditions idéales pour leur développement est un climat possédant une température moyenne variant de 20 à 25°C. À cette température, ce coléoptère peut compléter son cycle de vie en une année, tandis que dans les climats plus froids, cela peut prendre de 2 à 5 ans. Son impact sur la foresterie est déjà important et pourrait encore augmenter avec l'apparition de conditions plus favorables. Actuellement, un programme de lutte contre *Hylobius abietis* coûte 2 millions de livres sterling chaque année en Angleterre, sans quoi il est estimé que 50 % des jeunes plants succomberaient à ses attaques au cours de leur première

année d'établissement (« *Hylobius Abietis* (Large Pine Weevil) », 2022 ; Fichier Écologique des Essences, s. d.).



Figure 13 *Hylobius abietis* (wikipédia, 2024)

- *Pityogenes chalcographus* communément nommé « chalcographe » : c'est une autre espèce de scolyte mesurant entre 1,6 et 3 mm de long, avec une tête et un thorax noir (figure 14). Il s'attaque à l'écorce, au tronc et aux branches des conifères pouvant causer la mort des arbres infectés. Des températures suffisamment chaudes sont également idéales pour son développement. (Fichier Écologique des Essences, s. d. ; « *Pityogenes Chalcographus* (Sixtoothed Spruce Bark Beetls) », 2022)



Figure 14 *Pityogenes chalcographus* (Chevaillot, 2024)

- *Trypodendron lineatum*, *Adelges laciris*, *Dendroctonus micans* et *Elatobium abietinum* : ce sont d'autres ravageurs qui peuvent également s'attaquer à l'épicéa, mais leur impact est bien moindre, ne menant que rarement à la mort de l'arbre (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

### 2.3) Traits fonctionnels

Les traits fonctionnels sont des caractéristiques mesurables des plantes. De nombreuses études essayent de relier la variation de ces traits avec les contraintes environnementales auxquelles font face les plantes (variation des nutriments, perturbation climatique ...). Ils peuvent être morphologiques, écophysiologicals, biochimiques, démographiques ou phénoménologiques et ils respectent des critères fixés par la littérature. Les traits fonctionnels doivent être liés à la fonction de la plante, rapidement et facilement mesurables, ce pour une large gamme d'essences et avoir des différences entre espèces cohérentes, même s'il y a une variation intraspécifique due aux conditions environnementales. Un consensus des traits fonctionnels essentiels aux enjeux écologiques a été fixé. Il existe une standardisation de la mesure de ces traits qui a été réalisée afin d'avoir une vision globale de l'adaptation des plantes aux variations de l'environnement (Lavorel *et al.*, 2007).

Selon l'étude de Minet *et al.* (2015), le modèle de végétation dynamique CARAIB (voir section 2.4) est particulièrement sensible à certains traits fonctionnels, explicités ci-après : la conductance stomatique minimale, la surface foliaire spécifique (SLA), le carbone et l'azote foliaire, le carbone et l'azote du bois. Le rapport isotopique  $^{13}\text{C}$  de la feuille est également une caractéristique importante. Ce dernier n'affecte pas le fonctionnement de la plante, mais est directement relié à la concentration en  $\text{CO}_2$  du milieu intercellulaire (Rémy, 2023) et peut donc fournir un indicateur de la conductance stomatique moyenne de la feuille.

### 2.3.1) Conductance stomatique minimale

Les échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère, incluant des éléments essentiels tels que l'eau et le dioxyde de carbone, se font par le biais des stomates présents dans les feuilles (figure 15). La conductance stomatique est décrite par la vitesse et la quantité des échanges entre la plante et l'atmosphère, elle est donc directement liée à l'ouverture et à la fermeture des stomates. Ces derniers sont définis comme des pores essentiels à la survie des plantes. Mesurer la conductance stomatique permet d'obtenir des informations sur l'adaptabilité de la plante à son environnement (Kardiman et Ræbild, 2017).



Figure 15 Visualisation des stomates (Des Stomates Fluorescents Pour Comprendre les Échanges Gazeux Chez les Plantes | CNRS Biologie, s. d.)

La plante a un pouvoir d'adaptation au milieu par l'ouverture des stomates, provoquée par l'augmentation de la pression de turgescence, ci-après nommée pression, des cellules de garde (voir figure 16). Cette ouverture ou fermeture des stomates est directement influencée par les conditions environnementales (Coupé et Touraine, 2016).

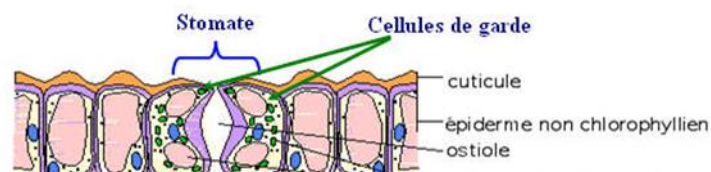


Figure 16 Visualisation des cellules de garde (Les Tissus Végétaux, n.d.)

La pression augmente lorsque les cellules de garde se gorgent d'eau par osmose, provoquant une incurvation et l'ouverture de l'ostiole. De nombreux facteurs provoquent des variations de pression. Premièrement, il peut être cité la présence de la plante dans un milieu hypotonique qui provoque une augmentation de la pression (par exemple dans une atmosphère peu chargée en  $\text{CO}_2$ , la plante doit ouvrir ses stomates pour capter un maximum de ce dernier, même si cela cause une perte en eau plus importante). Au contraire, dans un milieu hypertonique, la plante ferme ses stomates. Deuxièmement, un abaissement du taux d'humidité relative de l'air induit la fermeture des stomates, permettant à la



plante de conserver plus longtemps l'eau qu'elle contient. Troisièmement, la lumière augmente la pression, induisant l'ouverture des stomates le jour et leur fermeture, la nuit (Coupé et Touraine, 2016).

Dernièrement, la teneur en acide abscissique (ABA), ou hormone de stress, est corrélée à la conductance stomatique, en fonction des espèces. Certaines espèces sont considérées comme isohydriques (c'est le cas de *Picea abies*) (Madmony *et al.*, 2018). Lorsque ces espèces connaissent un stress hydrique, en période de sécheresse, la quantité d'ABA dans la plante croît et provoque la fermeture des stomates pour conserver un potentiel hydrique suffisant et constant, afin d'éviter la cavitation dans le xylème (Petit *et al.*, 2022). Une fermeture prolongée des stomates, due à un stress, peut provoquer la mort de la plante par manque de carbone (Coupé et Touraine, 2016 ; Petit *et al.*, 2022). D'autres plantes, anisohydriques, gardent les stomates ouverts malgré l'augmentation de stress. Ces plantes sont caractérisées par une chute importante du potentiel hydrique lors des sécheresses, pouvant provoquer la cavitation importante du xylème. Ces plantes meurent par dessiccation (Petit *et al.*, 2022).

Le stress hydrique peut être représenté par une diminution du potentiel hydrique : la conductance de la plante diminue, ainsi que son captage de CO<sub>2</sub>, donc sa photosynthèse. Une plante qui connaît un stress par une mauvaise adaptabilité aura une croissance ralentie (figure 17) (Coupé et Touraine, 2016).

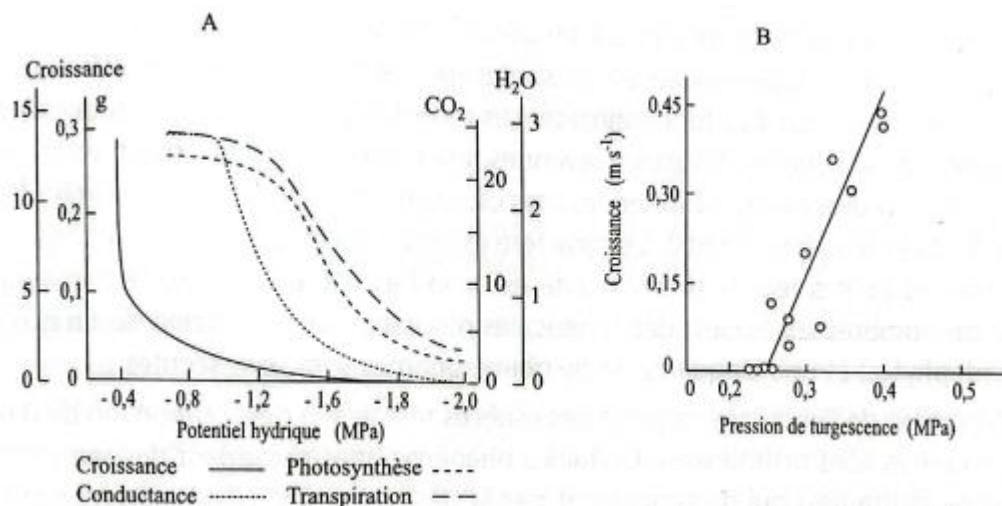


Figure 17 Croissance de la plante en fonction du potentiel hydrique et de la pression de turgescence (Coupé et Touraine, 2016)

Une observation d'épicéas subissant des sécheresses a montré que la première réaction de la plante est de diminuer ses échanges gazeux (comportement isohydrique). Une diminution du potentiel hydrique a ensuite été observée. Le potentiel hydrique de la plante est maximal à l'aube, il diminue ensuite en raison de l'augmentation de la transpiration (Coupé et Touraine, 2016). Ce potentiel atteint rapidement -1,4 MPa, valeur à laquelle la cavitation peut commencer chez *Picea abies*. Cette diminution de carbone capté et ce début de cavitation peut mener à la mort de l'individu (Madmony *et al.*, 2018).

### 2.3.2) Surface foliaire spécifique (SLA)

La surface foliaire spécifique (SLA) est le rapport entre la surface de la feuille et sa masse sèche. L'indice représente l'efficacité du feuillage à capter la lumière vis-à-vis de sa masse totale (Marshall et Monserud, 2003). La SLA est généralement exprimée en  $\text{cm}^2/\text{g}$ . Le trait inverse existe et est exprimé en masse par unité d'aire, il est nommé LMA (masse foliaire par surface). Dans CARAIB, le trait SLA est exprimé en  $\text{m}^2$  par gramme de carbone ( $\text{m}^2/\text{g C}$ ), et non par gramme de matière sèche.

La SLA détermine la capacité de capture de la lumière par la feuille. C'est donc un trait essentiel pour déterminer la photosynthèse et la croissance de la plante. Le taux de croissance relatif se trouve en multipliant la SLA par la fraction massique des feuilles et par le taux foliaire unitaire (qui est lié au taux de photosynthèse quotidien par surface foliaire). La SLA possède une relation linéaire et positive avec le taux de croissance relatif (Poorter *et al.*, 2009). Les plantes qui ont une SLA plus importante fixent plus de carbone, plus rapidement, qui est réinvesti dans de nouvelles feuilles. Cela explique la relation linéaire positive entre la SLA et la croissance. (Wright *et al.*, 2005)

La SLA peut varier d'un facteur de 100 d'un individu à l'autre. Cela est d'abord dû aux variations entre espèces, par exemple les espèces à feuilles persistantes possèdent la valeur la plus faible de SLA. Ensuite, c'est le biome dans lequel évolue l'individu qui a la plus forte influence sur la valeur de SLA. Il varie fortement en fonction de la lumière, de la température et de la submersion. Enfin, il varie plus modérément avec la concentration de  $\text{CO}_2$  et les stress nutritif et hydrique. (Poorter *et al.*, 2009)

#### 2.3.2.1) Rayonnement solaire

Le rayonnement solaire influence la valeur de SLA de la plante. Ce qui importe est la quantité de rayonnement reçue sur la journée, la répartition du rayonnement n'influence pas le trait. La relation est importante : l'augmentation du rayonnement produit une diminution de SLA (une augmentation du LMA) (figure 18). La réponse du LMA est la plus forte lorsque la variation de luminosité se passe dans un rayonnement faible. Cette relation s'explique par l'acclimatation de la plante : dans des conditions de faible luminosité, cette dernière va augmenter la superficie de ses feuilles afin de capter un maximum de lumière (elle augmente donc sa SLA), ce qui n'est pas nécessaire si elle reçoit suffisamment de lumière. Dans un environnement de forte luminosité, la plante va favoriser la biomasse photosynthétique par surface, afin d'augmenter sa capacité photosynthétique (Poorter *et al.*, 2009).

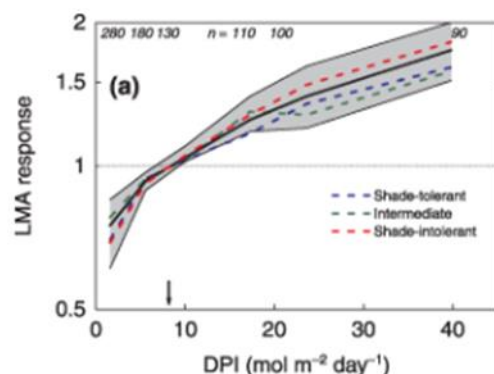


Figure 18 Relation entre la LMA et l'irradiance photonique quotidienne (DPI) pour les espèces végétales classées selon leur tolérance à l'ombre. La variation de LMA est relative, sa valeur de référence est définie à 1 pour un DPI de  $8 \text{ mol m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ . (Poorter *et al.*, 2009)

### 2.3.2.2) Composition atmosphérique

Une hausse de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère provoque une chute de SLA pour les plantes en C3 (voir section 2.4.2). En effet, une augmentation de CO<sub>2</sub> n'augmente quasiment pas les glucides structuraux (responsables de la croissance de la plante) mais augmente uniquement les glucides non structuraux (GNS) comme l'amidon. Cette augmentation d'amidon est un effet positif pour la plante. Elle provoque une augmentation de la biomasse dans la feuille, donc une chute de SLA. L'ozone joue un rôle semblable en augmentant l'amidon dans la feuille mais l'effet est moins significatif (figure 19). (Poorter *et al.*, 2009)

Une présence plus importante en nutriments va modérément influencer la SLA. Un manque de nutriments aura pour effet de ralentir la croissance de manière plus significative que la photosynthèse, menant à une accumulation des GNS. La SLA de la plante va chuter par augmentation de la densité foliaire. Cependant, il faut noter que cette augmentation ne provoque pas une diminution de SLA de la même ampleur que celle provoquée par l'augmentation de CO<sub>2</sub>. Dans un environnement faible en nutriments, la concentration en protéines de la plante chute. Cela contrebalance l'accumulation des GNS et induit uniquement une légère diminution de la SLA par manque de nutriments (figure 19). (Poorter *et al.*, 2009)

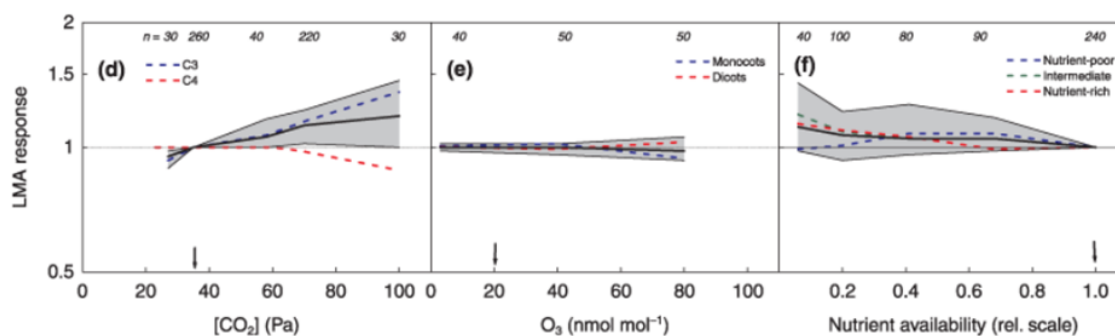


Figure 19 Relation entre la LMA et les concentrations de CO<sub>2</sub>, d'O<sub>3</sub> et de nutriments, la variation de la LMA est relative. (Poorter *et al.*, 2009)

### 2.3.2.3) Disponibilité en eau

Il a été prouvé expérimentalement que des périodes de sécheresse produisent une chute de la SLA. Les feuilles qui se développent dans des conditions plus sèches limitent leur expansion. Cela leur permet de diminuer la surface transpirante, donc leur besoin en eau. Un stress salin induit une sécheresse physiologique qui cause une chute du SLA ressemblant à celle causée par le stress hydrique (figure 20) (Poorter *et al.*, 2009).

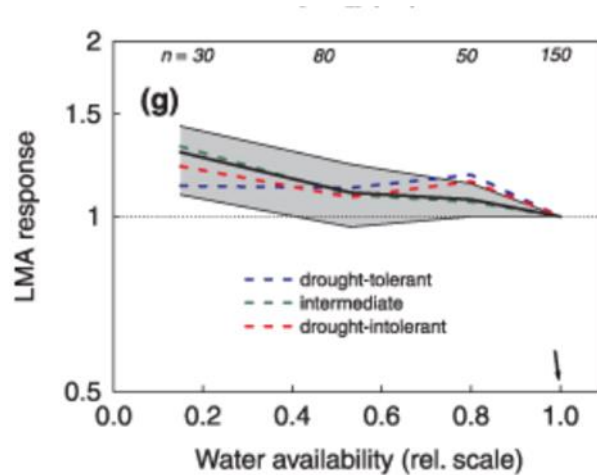


Figure 20 Relation entre la LMA et la disponibilité en eau, la variation de la LMA est relative (Poorter et al., 2009)

#### 2.3.2.4) Température

À basse température, l'expansion cellulaire est limitée. Cela provoque un plus grand nombre de petites cellules par unité de surface, la SLA est donc réduite. Cette épaisseur permet notamment à la feuille de mieux résister au stress provoqué par le gel. Les espèces acclimatées à des températures plus élevées ont une SLA qui répond plus rapidement à un changement de température que les espèces d'environnements plus froids comme l'épicéa (figure 21) (Poorter et al., 2009).

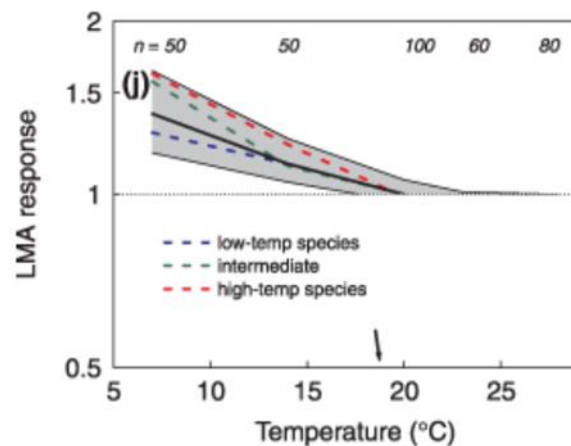


Figure 21 Relation entre la LMA et la température (Poorter et al., 2009)

#### 2.3.3) $\delta^{13}\text{C}$ et le rapport C/N

Il existe trois isotopes du carbone :  $^{12}\text{C}$ ,  $^{13}\text{C}$  et  $^{14}\text{C}$ . Ils se différencient par leur nombre de neutrons. Le carbone 12 est l'isotope stable majoritaire, il représente 98,89 % du carbone terrestre. Le carbone 13 est également stable et représente 1,11 % du carbone. Cependant, le rapport  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  n'est pas uniforme et varie en fonction des différents environnements et éléments. Pour représenter cette variation, le delta  $^{13}\text{C}$  ( $\delta^{13}\text{C}$ ) est utilisé. Il représente la déviation relative du rapport isotopique de l'échantillon mesuré par rapport à la valeur standard. Ce rapport standard est la valeur  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  calculée sur la calcite d'un rostre de bélemnite de la formation géologique de Pee Dee en Caroline du Sud (PDB).

La déviation étant très faible, elle est exprimée en ‰ et non en %.  $\delta^{13}\text{C}$  est calculé sur base de l'équation suivante (Delta13c — Site des Ressources D'ACCES Pour Enseigner les Sciences de la Vie et de la Terre, s. d.) :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{Échantillon}} = \left( \frac{\left( \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{Échantillon}} - \left( \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{PDB}}}{\left( \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{PDB}}} \right) * 1000$$

Le fractionnement isotopique est une différence de comportement entre différents isotopes d'un même élément chimique lors d'un processus physique ou chimique donné. Le fractionnement est réalisé lors de la photosynthèse, les plantes captant préférentiellement l'isotope léger lors de ce processus. Il est différent en fonction des plantes, celles en C3 ont généralement un  $\delta^{13}\text{C}$  compris entre -26 et -29‰) (Fernandez *et al.*, 2003).

Le  $\delta^{13}\text{C}$  est un trait intéressant à analyser. Selon Wang *et al.* (2013), la valeur du  $\delta^{13}\text{C}$  dans les feuilles indique l'équilibre entre la photosynthèse et la conductance stomatique. La valeur de ce rapport dans les feuilles des plantes varie en fonction des conditions climatiques. La température et les précipitations sont les facteurs ayant la plus forte influence. À l'exception des environnements extrêmement humides, le  $\delta^{13}\text{C}$  des feuilles de plante C3 diminue avec l'augmentation des précipitations. Pour ces mêmes plantes, la corrélation entre le  $\delta^{13}\text{C}$  et la température semble être positive, il n'y a pas de consensus scientifique sur cette question. Ce manque de consensus est peut-être dû au fait que la littérature représente peu d'espèces et que l'effet des facteurs environnementaux autres que la température n'a pas pu être correctement corrigé. L'étude de Wang *et al.* effectuée en 2013 sur de nombreuses espèces en Chine conclut sur une relation linéaire entre le  $\delta^{13}\text{C}$  des feuilles et la température après correction de l'effet des précipitations (figure 22).

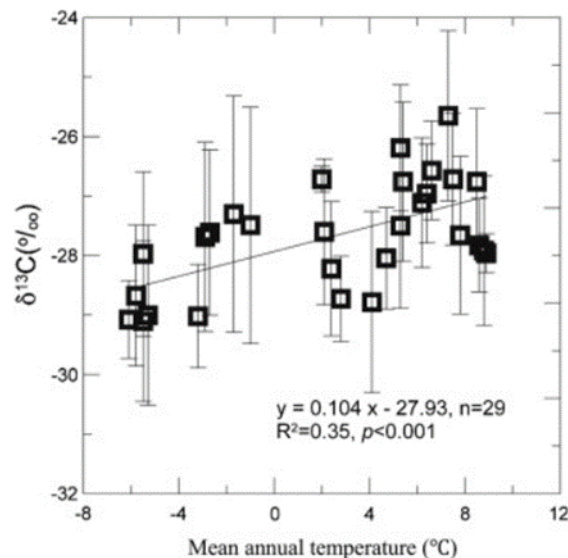


Figure 22 Relation entre le  $\delta^{13}\text{C}$  et la température (Wang *et al.*, 2013)

Le carbone et l'azote sont deux éléments indispensables pour les plantes. Le carbone se retrouve dans divers glucides (saccharose, glucose ...). Il assure à la fois la production énergétique de la plante et le

maintien de son squelette. L'azote se retrouve dans des composés inorganiques (nitrate, ammonium) et dans des composés organiques (acides aminés). Ce sont des éléments primordiaux des cellules. Ces deux éléments sont essentiels pour de nombreuses fonctions cellulaires : il est primordial que la plante reçoive des apports adéquats de ces nutriments pour réaliser sa croissance et résister aux différents stress (Zheng, 2009).

Ces deux nutriments ne sont pas indépendants : le maintien d'un rapport C/N approprié est donc essentiel d'un point de vue métabolique. Les hydrates de carbone (glucose, saccharose) formés lors de la photosynthèse sont dégradés en 2-oxoglutarate (2OG), également connu sous le nom d' $\alpha$ -cétooglutarate. Le 2OG joue un rôle central dans le métabolisme de l'azote et il permet la formation de l'acide aminé glutamine qui forme des protéines essentielles à la plante (Zheng, 2009).

#### 2.4) Modèle CARAIB

CARAIB est un modèle dynamique de végétation développé à l'Université de Liège. Les modèles dynamiques de végétation sont des outils clés dans la compréhension de la réponse de la végétation aux changements climatiques (François *et al.*, 2016).

Le modèle CARAIB (*CARbon Assimilation In the Biosphere*) a été conçu initialement afin d'estimer la productivité primaire de la végétation continentale à l'échelle globale en se basant sur des informations de la végétation et des données climatiques (Warnant *et al.*, 1994). Le modèle calcule les flux de carbone entre l'atmosphère, le sol et la biosphère terrestre (François *et al.*, 2006 ; Otto *et al.*, 2002). Au départ, le modèle considérait huit types fonctionnels de végétation (« *Plant Functional Types* », PFT) : graminées en C3, graminées en C4, arbres à feuilles persistantes en forme d'aiguille, arbres à feuilles caduques en forme d'aiguille, arbres à feuilles persistantes larges des régions tempérées, arbres à feuilles persistantes larges des régions tropicales, arbres à feuilles caduques larges des régions tempérées et arbres à feuilles caduques larges des régions tropicales (Otto *et al.*, 2002). Chacun de ces PFT est divisé en cinq réservoirs de carbone (les feuilles, les branches et les racines, la litière venant des feuilles, la litière venant des branches et des racines et le carbone du sol). L'évolution de ces 5 réservoirs est calculée quotidiennement pour chaque point de la grille (Gérard *et al.*, 1999). Depuis, le modèle a connu de nombreuses améliorations. D'abord par l'ajout de nouveaux PFT (François *et al.*, 2011). Ensuite, par la création de groupes d'espèces possédant la même affinité bioclimatique (BAG), 25 groupes de la sorte ont été ajoutés au modèle (Laurent *et al.*, 2004). Finalement, le modèle peut être utilisé pour simuler des espèces individuelles (Raghunathan *et al.*, 2015).

La simulation de la végétation par CARAIB (figure 23) se fait sur base de plusieurs modules (François *et al.*, 2006) décrivant :

- le bilan hydrique du sol ;
- la photosynthèse et la régulation stomatique ;
- l'allocation du carbone et la croissance ;
- la respiration hétérotrophe et la décomposition de la matière organique ;
- la dégradation par le feu ;
- la couverture végétale (compétition des espèces dans les écosystèmes naturels ; prise en compte de l'occupation du sol et des pratiques de gestion dans les milieux anthropisés) ;
- la dispersion des graines et la migration des espèces végétales ;



- les services écosystémiques ;
- la dynamique de l'occupation du sol (couplage à un modèle multi-agents).

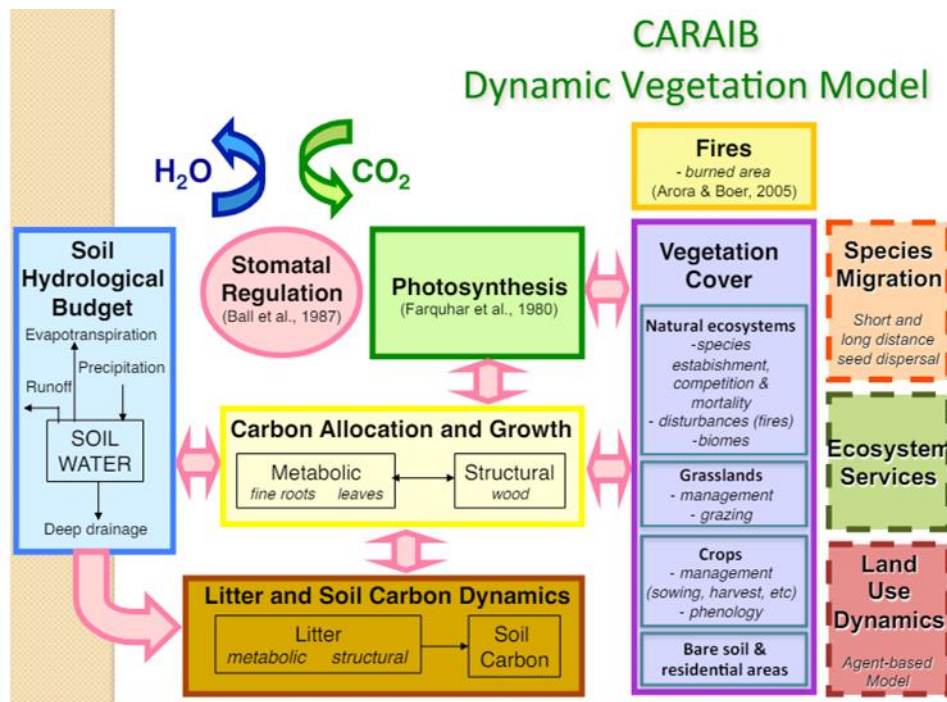


Figure 23 Modules de CARAIB (François et al., 2016)

#### 2.4.1) Module hydrologique

Ce module de CARAIB, appelé IBM (*Improved Bucket Model*) et présenté à la figure 24, évalue la teneur en eau d'une couche de sol selon un pas de temps journalier (Otto et al., 2002 et Hubert et al., 1998). La couche de sol considérée est la zone racinaire, son épaisseur pouvant varier de 0,1 à 2,5 m selon la texture du sol et le type de végétation (Hubert et al., 1998).

La variation de la quantité d'eau dans le sol est décrite par l'équation (Otto et al., 2002) :

$$D SW/dt = R+SM-E-D-SR$$

Où  $SW$  est la teneur en eau du sol,  $R$  sont les précipitations sous forme de pluie atteignant le sol,  $SM$  est le taux de fonte de la neige,  $E$  est l'évapotranspiration,  $D$  est le drainage profond et  $SR$  est le ruissellement de surface. Dans le modèle, la teneur en eau est exprimée en mm et les flux d'eau en mm/jour.

Les flux d'entrée du réservoir sont donc uniquement les précipitations, séparées en deux contributions, l'eau de pluie et la fonte de la neige. Le modèle estime que la totalité des précipitations est sous forme liquide lorsque la température minimale journalière est supérieure à 0°C et que la totalité des précipitations est sous forme neigeuse lorsque la température maximale journalière est inférieure à 0°C. Quand la température minimale est inférieure à 0 °C et la température maximale est supérieure à 0 °C, le modèle suppose qu'il tombe simultanément de la neige et de la pluie. La quantité de chaque type de précipitation est calculée par interpolation linéaire (Hubert et al., 1998). Les précipitations sous forme de neige n'atteignent pas immédiatement le sol mais alimentent un réservoir de neige. Ce réservoir a pour flux de sortie la fonte des neiges et la sublimation de la neige (François et al., 2006). Le flux de fonte ( $SM$ ) devient un flux d'entrée pour le réservoir sol. Il faut aussi indiquer

que l'ensemble de la pluie n'atteint pas directement le réservoir sol. Le modèle calcule l'interception de la pluie par la végétation en se basant sur le « leaf area index » (LAI) et sur le rapport précipitations/évapotranspiration potentielle. L'eau interceptée peut s'évaporer sans jamais atteindre le sol. Elle peut également s'écouler sur le feuillage pour finalement atteindre le sol (*throughfall*). Il existe donc trois sources pour le réservoir sol : la fonte de la neige, les précipitations sous forme de pluie atteignant directement le sol ( $P_{dir}$ ) et les précipitations interceptées par le feuillage mais atteignant le sol (*throughfall*,  $P_{th}$ ), avec  $R = P_{dir} + P_{th}$  (François *et al.*, 2006).

Le premier flux de sortie est l'évapotranspiration réelle (évaporation du sol et transpiration de la végétation), déterminée comme une fraction de l'évaporation potentielle (elle-même calculée par l'équation de Penman, trouvable selon Vannier *et al.*, 2012). L'évaporation potentielle est diminuée par l'évaporation déjà présente sur la surface à la suite de la sublimation de la neige et l'interception (Hubert *et al.*, 1998). Cette fraction dépend de la quantité d'eau du sol : elle augmente depuis 0 au point de flétrissement pour atteindre 1 à la capacité au champ et au-dessus. Le second flux de sortie est le drainage profond, celui-ci est modélisé en fonction de la conductivité hydraulique, paramétrée en fonction de la texture du sol et de son humidité. Le dernier flux de sortie est le ruissellement de surface qui se produit lorsque les précipitations excèdent l'infiltration maximale du sol (Otto *et al.*, 2002).

L'eau dans le sol est exprimée en valeurs relatives comme la fraction d'eau utile pour la plante. L'eau dans le sol vaut 0 au point de flétrissement et 1 à partir de la capacité au champ. La réserve utile en eau du sol (ASW) est le rapport entre le contenu en eau du sol (SW) diminué du point de flétrissement (WP) et la capacité au champ (FC) diminué du point de flétrissement (WP) (Hubert *et al.*, 1998) :

$$ASW = (SW - WP)/(FC - WP)$$

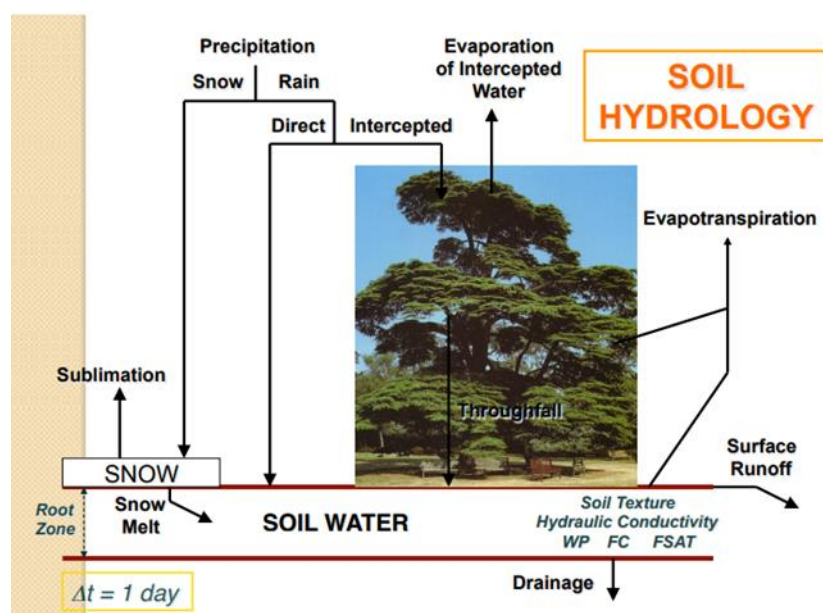


Figure 24 Module hydrologique de CARAIB (François *et al.*, 2016)

#### 2.4.2) Module de photosynthèse et de régulation stomatique

La végétation est séparée en deux catégories sur base de leur méthode de photosynthèse : les plantes en C3 et C4.



Les plantes C3, qui représentent la majorité des espèces végétales, utilisent le cycle de Calvin pour fixer le dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>). Dans ce processus, le CO<sub>2</sub> est fixé par la ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygénase (RubisCO), pour former un intermédiaire à 6 atomes de carbone qui se scinde en deux molécules de phosphoglycérate (PGA), chacune contenant trois atomes de carbone. La plante produit ensuite du glucose en consommant ces molécules de carbone, de l'eau et les produits de la phase claire (ATP et NADPH). Le cycle C3 est généralement efficace dans des conditions modérées, mais il peut devenir moins efficace dans des environnements chauds et secs (Brunet, 2004).

Les plantes C4 utilisent le cycle de Hatch-Slack pour la fixation du CO<sub>2</sub>. Dans ce processus, le CO<sub>2</sub> est d'abord fixé au phosphoénolpyruvate (PEP) pour former un composé à quatre atomes de carbone, l'acide oxaloacétique. Ce composé est ensuite converti en d'autres molécules à quatre atomes de carbone, comme l'acide malique, qui sont transportées vers des cellules spécialisées où le CO<sub>2</sub> est libéré et utilisé dans le cycle de Calvin classique. La fixation du CO<sub>2</sub> et le cycle de Calvin sont séparés (Brunet, 2004).

Un calcul de la photosynthèse est réalisé toutes les deux heures, une différenciation est faite en fonction des plantes C3 et C4 (François *et al.*, 2006). La méthode de Farquhar *et al.* (1980) est utilisée pour les plantes en C3 (dont *Picea abies* fait partie) tandis que la méthode de Collatz *et al.* (1992) est utilisée pour les plantes en C4.

Le module photosynthétique de Farquhar *et al.* (1980) représente la photosynthèse en la subdivisant en deux étapes : la phase claire et la phase sombre. La phase claire de la photosynthèse est l'ensemble des processus qui utilise le rayonnement solaire pour produire de l'adénosine triphosphate (ATP) et du nicotinamide adénine dinucléotide phosphate (NADPH) (figure 25). La phase sombre est le cycle de Calvin.

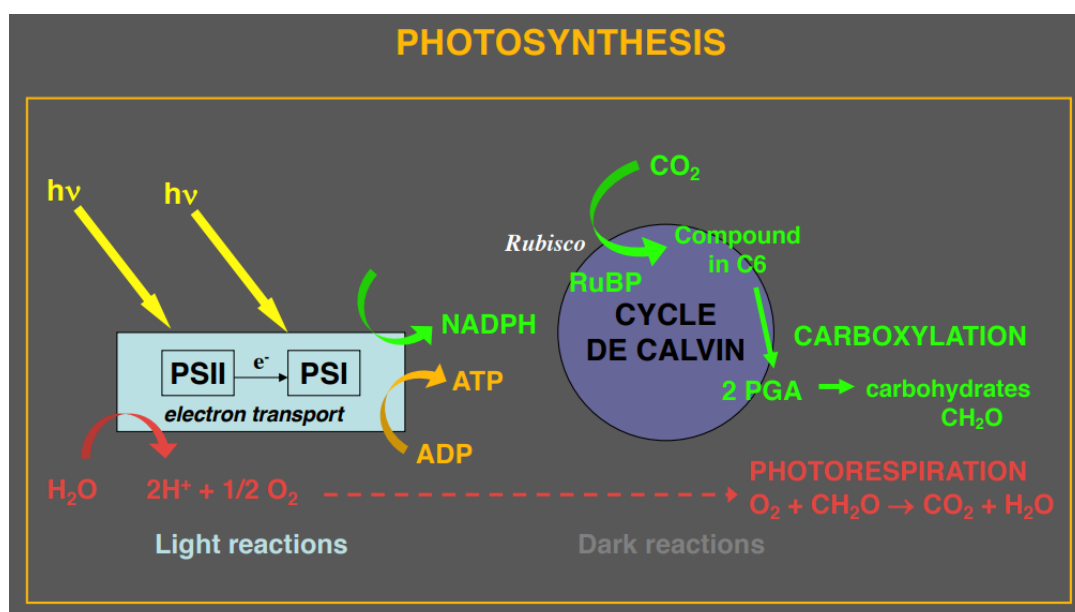


Figure 25 Représentation des processus intervenant dans la photosynthèse (François *et al.*, 2016)

La photosynthèse ayant besoin des produits de la phase claire et de la phase sombre pour être réalisée, une de ces deux phases sera forcément un facteur limitant du processus. La première limitation de la photosynthèse est le transport d'électrons (induit par l'absorption des photons), permettant la

production de l'ATP et du NADPH, lors de la phase claire. La deuxième limitation est la fixation du CO<sub>2</sub> par la RubisCO lors de la phase sombre.

L'assimilation photosynthétique de la phase claire est modélisée par l'équation (De Pury & Farquhar, 1997) :

$$A_1 = \frac{J(I_{APAR}, J_{max})}{4} \cdot \frac{c_i - \Gamma_*}{c_i + 2\Gamma_*}$$

Où  $J(I_{APAR}, J_{max})$  est le taux potentiel de transport d'électrons ;  $I_{APAR}$  est le flux de rayonnement solaire absorbé par les plantes ;  $J_{max}$  est le taux maximum du transport d'électrons ;  $c_i$  est la concentration intercellulaire en CO<sub>2</sub> et  $\Gamma_*$  est le point de compensation en l'absence de respiration sombre.

L'assimilation photosynthétique de la phase sombre est modélisée par l'équation (De Pury & Farquhar, 1997) :

$$A_2 = V_{c,max} \cdot \frac{c_i - \Gamma_*}{c_i + K_c(1 + \frac{O_2}{K_o})}$$

Où  $V_{c,max}$  est la capacité synthétique maximale de la Rubisco ;  $K_c$  est la constante de Michaelis-Menten pour le CO<sub>2</sub> ;  $K_o$  est la constante de Michaelis-Menten pour O<sub>2</sub> et O<sub>2</sub> est exprimé en concentration intercellulaire.

L'assimilation photosynthétique brute de la modélisation sera l'assimilation limitante

$$A = \min(A_1, A_2)$$

La régulation stomatique représente la quantité de CO<sub>2</sub> qui peut passer à travers les stomates et être assimilée par la plante (figure 26). L'assimilation nette en carbone de la plante dépend des coûts de respiration sombre des mitochondries.

$$A_n = A - R_d$$

Les coûts de respiration sombre ( $R_d$ ) sont impactés à la fois positivement par la température et négativement par le rapport entre le carbone et l'azote.

La modélisation de cette régulation est faite par la paramétrisation de Ball *et al.* (1987). Le bilan de CO<sub>2</sub> dans la plante est résolu par l'équation (François, 2024)

$$g \cdot c_a = g \cdot c_i + A_n$$

Où  $g$  est une conductance calculée comme la résultante de trois conductances placées en série

$$g^{-1} = g_a^{-1} + g_b^{-1} + g_s^{-1}$$

Où  $g_a$  est la conductance aérodynamique du couvert liée à la vitesse du vent et la longueur de rugosité de la surface,  $g_b$  est la conductance de la couche limite de la feuille et  $g_s$  est la conductance stomatique (Warnant, 1999).

La conductance stomatique est modélisée à l'aide de la relation de Ball *et al.* (1987), modifiée par Van Wijk *et al.* en 2000 (Dury *et al.*, 2011)

$$g_s = g_0 + g_1 \cdot \frac{\theta_{stress} \cdot A_n}{c_a} \cdot RH$$

Où  $g_s$  est la conductance stomatique ;  $g_0$  est la conductance minimale de la plante ;  $g_1$  est une constante sans dimension qui dépend de la plante ;  $\Theta_{\text{stress}}$  est un facteur variant entre 0 et 1 prenant en compte l'influence du stress hydrique de la plante représenté par l'eau dans le sol ;  $A_n$  est l'assimilation nette ;  $C_a$  est la concentration en  $\text{CO}_2$  dans l'air de la canopée et RH est l'humidité relative de l'air du couvert.

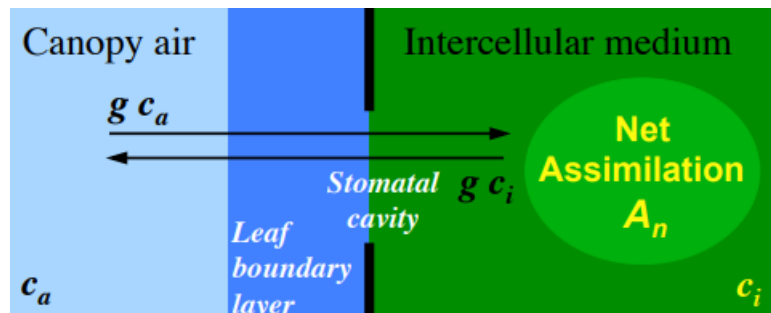


Figure 26 Représentation du bilan de  $\text{CO}_2$  dans la feuille, où  $c_a$  est la concentration atmosphérique de  $\text{CO}_2$  et  $c_i$  est la concentration intercellulaire de  $\text{CO}_2$  (François *et al.*, 2016)

Afin d'intégrer la modélisation de la photosynthèse et de la conductance stomatique sur l'ensemble du couvert, la canopée est différenciée en deux catégories de feuilles : les feuilles d'ombre et de soleil (De Pury and Farquhar, 1997). L'absorption du rayonnement photo-synthétiquement actif (PAR) dans chacune des couches dépend du rapport entre les feuilles d'ombre et de soleil (qui dépend de l'atténuation des radiations directes et diffuses à travers le couvert). L'atténuation à travers le couvert dépend de l'indice foliaire (leaf area index, LAI) (Warnant, 1999).

CARAIB considère le fractionnement en  $^{13}\text{C}$  que la plante réalise lors de la photosynthèse, l'isotope  $^{12}\text{C}$  étant capté préférentiellement par la plante. Ce fractionnement est évalué toutes les 2 heures et dépend du rapport entre la concentration intercellulaire de  $\text{CO}_2$  et la concentration atmosphérique de  $\text{CO}_2$ . Ce fractionnement est réalisé par cette équation (François *et al.*, 1998) :

$$\Delta(\text{‰}) = -4,4 - 22,6 \cdot \frac{c_i}{c_a}$$

#### 2.4.3) Module d'allocation du carbone et de la croissance des plantes

Le flux de carbone capté par la plante lors de la photosynthèse est réparti entre deux réservoirs dans CARAIB. Le carbone est soit utilisé pour la croissance métabolique (feuilles) soit pour la croissance structurelle (racines et bois). La répartition entre les réservoirs dépend des conditions environnementales et de la phase phénologique (par exemple, la croissance des feuilles s'opère au printemps). (Otto *et al.*, 2002)

Les flux de sortie de ces réservoirs sont la respiration autotrophe et la production de litière (figure 27). La respiration autotrophe  $R_a$  est divisée en deux contributions : la respiration de croissance et d'entretien. La respiration d'entretien est modélisée en fonction de la température selon une relation exponentielle et en fonction de la teneur en carbone des deux réservoirs de biomasse (structurel et métabolique), selon une relation linéaire. Cette respiration est également influencée par le rapport entre le carbone et l'azote des deux réservoirs (Dury *et al.*, 2018). La respiration de croissance est considérée comme proportionnelle à l'accroissement de la biomasse. Il faut noter que, pour le réservoir structurel, seul l'aubier du bois effectue une respiration. Les flux vers les réservoirs de litière sont divisés en trois contributions : la mortalité naturelle de la plante (avec un temps caractéristique

différent en fonction des espèces), la mortalité due à de mauvaises conditions environnementales et la chute saisonnière des feuilles pour les espèces caduques (Otto *et al.*,2002).

Les réservoirs de litière ont également des flux de sorties du carbone : le flux vers le réservoir de carbone organique du sol (production d'humus) et le flux de CO<sub>2</sub> vers l'atmosphère, respiration hétérotrophe R<sub>h</sub>. Cette respiration intervient dans le processus de dégradation de la matière organique par les bactéries présentes dans la litière. Ce phénomène de décomposition est influencé par les conditions environnementales, CARAIB calcule ce flux en considérant la température, la teneur en eau du sol et la teneur en carbone de la litière (Otto *et al.*,2002).

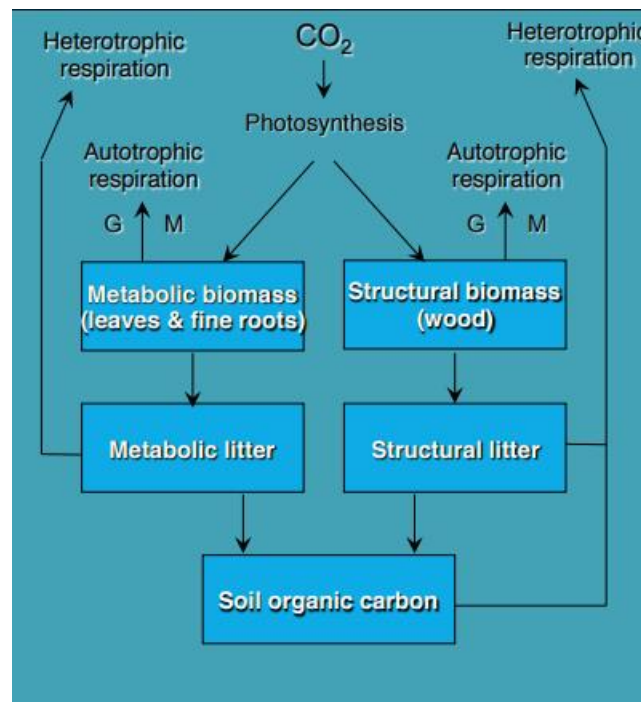


Figure 27 Allocation du carbone dans les différents réservoirs de CARAIB (François, 2016)

L'estimation des flux de carbone entre l'atmosphère, le sol et la biosphère, ainsi que l'estimation de ces flux au sein de la biosphère, permet au modèle de fournir les sorties suivantes :

- Productivité primaire brute (GPP) : production de carbohydrates par la photosynthèse ;
- Productivité primaire nette (NPP) : productivité primaire brute diminuée de la respiration autotrophe ( $GPP - R_a$ ) ; cette grandeur correspond à la croissance nette de la biomasse ;
- Échange net de l'écosystème (NEE) : somme des flux de carbone entre la biosphère et l'atmosphère ( $R_a + R_h - GPP$ ), NEE étant positif lorsque le flux net est dirigé vers l'atmosphère ;
- Productivité nette de l'écosystème (NEP) : gain net en carbone pour l'ensemble de l'écosystème ( $NPP - R_h$ ) ou l'opposé de l'échange net de l'écosystème ( $-NEE$ ) ;
- Productivité nette de biome (NBP) : productivité nette de l'écosystème avec prise en considération des pertes dues aux incendies (F), à la récolte des cultures (H) et au transport de carbone organique via le ruissellement et les rivières (D) ; elle est estimée comme  $NEP - F - H - D$ .

## 2.5) Efficacité de l'utilisation de l'eau (*water use efficiency, WUE*)

Une sortie de CARAIB est l'évapotranspiration (aet), c'est la quantité d'eau transpirée par la plante (mm) par pas de temps. En utilisant cette variable et la GPP, il est possible de déterminer l'efficacité de l'utilisation de l'eau (*water use efficiency, WUE*).

La WUE indique l'efficacité en eau avec laquelle la plante produit du carbone, c'est la quantité de carbone assimilée sous forme de biomasse produite par unité d'eau utilisée. Quatre facteurs influencent un changement de WUE : les variations de température, de CO<sub>2</sub>, de précipitation et d'humidité. Une tendance à la hausse de la WUE au cours des 50 dernières années est observée dans de nombreuses cultures. Elle est attribuée aux sécheresses de plus en plus fréquentes, les plantes semblant s'adapter à la raréfaction de l'eau en l'utilisant plus efficacement (Hatfield *et al.*, 2019). Bien que cette adaptation soit positive, elle indique également un stress hydrique croissant. En effet, l'efficacité moyenne de l'utilisation de l'eau augmente dans les plantations soumises à un stress hydrique (Khiari *et al.*, 2012).

### 3) Matériel et méthode

Cette deuxième section est une description de la méthodologie utilisée pour la production des résultats. Premièrement, les différents sites échantillonnés sont décrits. Deuxièmement, la méthodologie utilisée sur le terrain et en laboratoire, est décrite afin d'obtenir les échantillons et les valeurs des différents traits fonctionnels. Troisièmement, la méthodologie utilisée pour la mesure du « leaf area index » (LAI) est expliquée. Finalement, les différents fichiers d'entrée et les manipulations sur CARAIB sont détaillés.

#### 3.1) Description des sites

La sélection des sites d'analyse repose sur divers critères. Tout d'abord, il est essentiel que la parcelle comporte une présence totale ou suffisante d'épicéas. Ensuite, les parcelles doivent avoir fait l'objet d'inventaires de croissance de différentes années, avec des mesures successives de la circonférence des arbres. Finalement, seize sites ont été sélectionnés dans trois zones distinctes. La distance entre ces zones permet de maximiser les différences entre les conditions environnementales des arbres. Un gradient altitudinal (391 m - 1176 m) est recherché afin de déterminer si l'état de la végétation est influencé par l'altitude. Certains sites (Forêt-Noire) se situent dans l'aire de répartition naturelle de l'épicéa, tandis que d'autres se trouvent en dehors.

La première zone de sites est située en Wallonie, plus précisément en Ardenne. Six sites y ont été échantillonnés (figure 28), provenant d'un réseau de placettes de Gembloux Agro-Bio Tech, appelé dispositif IRRES. Ce dispositif est constitué de neuf placettes rectangulaires d'un hectare de résineux en Ardenne. La logique de ce dispositif repose sur deux gradients : l'âge des peuplements et leur composition (tableau 1). L'inventaire est réalisé de la manière suivante : installation du dispositif (2015-2016), premier mesurage (2018), deuxième mesurage (2020 et 2021 pour Habay), troisième mesurage (2022).

Localisation des six sites échantillonnés en Wallonie (sites IRRES)

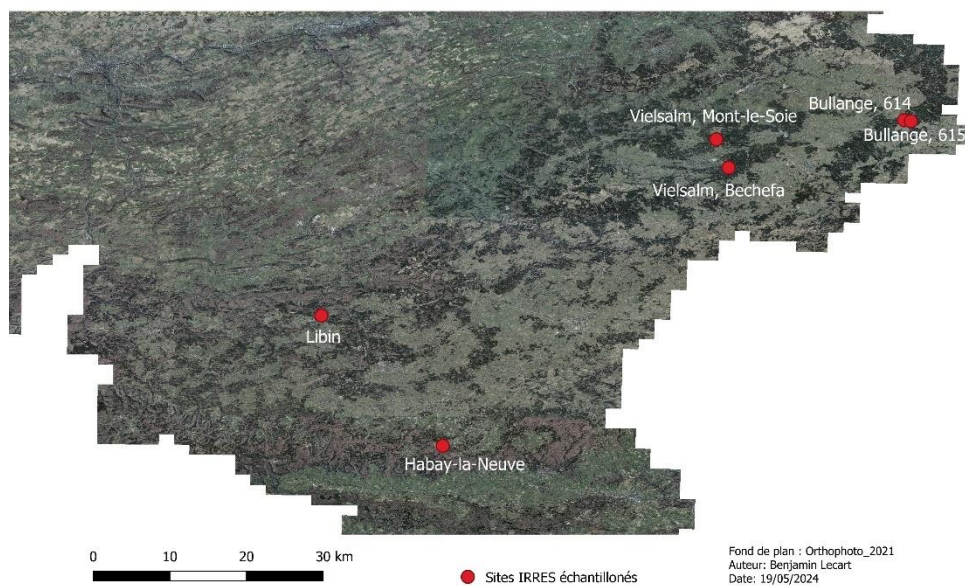


Figure 28 Carte de localisation des 6 sites échantillonnés en Wallonie

Tableau 1 Description des sites belges (Ligot, 2022)

	dès la première éclaircie et avant l'apparition de régénération	début de l'apparition de la régénération	régénération avancée
Epicéa pur	3. Ct Bullange, FD de Bullange, Comp. 614, EP 1994	2.Ct Habay, FD Mellier, Comp. pilote Pro Silva 72, EP 1950	4.Ct Bullange, FD Bullange, Comp. 615, EP 1865
Douglas pur	6. Ct St-Hubert, Cne st-Hubert, Comp. 350, DO 1981	5. Ct St-Hubert, Cne Libramont, Comp. Pilote Pro Silva 248, DO 1955	8. Ct Vielsalm, Marteloscope de Petit-Thier, DO 1941
Mélange de résineux	1. Ct de Vielsalm, CPAS Brugge, Comp. 199, EP-DO-AP 1980	7. Ct Libin, Prov. Luxembourg, Comp. Pilote Pro Silva 14, EP-DO-MJ 1961-1965	9. Ct Vielsalm, Marteloscope de Bêcheffa, EP-DO 1900

Tableau 2 Récapitulatif des particularités de chaque site échantillonné en Belgique. Les données climatiques proviennent du modèle COSMO-CLM

Site	Localisation	Altitude (m)	Température annuelle moyenne (°C)	Précipitation annuelle moyenne (mm)
Becheffa, Vielsalm	Longitude : 5.98098°E Latitude : 50.27768°N	541	8.23	883
Mont-le-Soie, Vielsalm	Longitude : 5,95876°E Latitude : 50,32878°N	502	8.56	892
Smuid, Libin	Longitude : 5,24557°E Latitude : 50,01077°N	452	8.74	852
Les fossés, Habay-la-Neuve	Longitude : 5,46472°E Latitude : 49,77561°N	391	9.08	962
Honsfeld, Bullange	Longitude : 6,29785°E Latitude : 50,3635°N	653	7.37	967
Buchholz, Bullange	Longitude : 6,31018°E Latitude : 50,36157°N	541	7.96	978

Le site de Becheffa, à Vielsalm, est une plantation mixte d'écépées et de douglas plantée en 1900 dans la forêt domaniale du Grand Bois de Vielsalm (Ligot, 2022). La texture du sol, selon les données de la carte digitale des sols de Wallonie (Bah *et al.*, 2005) utilisée dans CARAIB, est la suivante : 23,5 % d'argile ; 34,1 % de limon et 42,4 % de sable ; ce qui indique un sol limoneux. Le drainage y est modéré,



c'est-à-dire que le sol est modérément sec. Le niveau hydrique observé est le niveau 0 (frais), et le niveau trophique est de -1 (méso-oligotrophe), ce qui correspond à l'optimum de l'espèce. Le site se situe en sous-secteur neutre, c'est-à-dire qu'il est implanté sur un plateau et n'est pas influencé par un microclimat (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

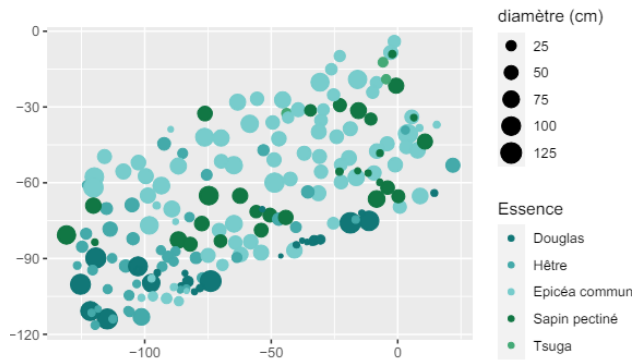


Figure 29 Carte du peuplement de Bechefa (Ligot, 2022)

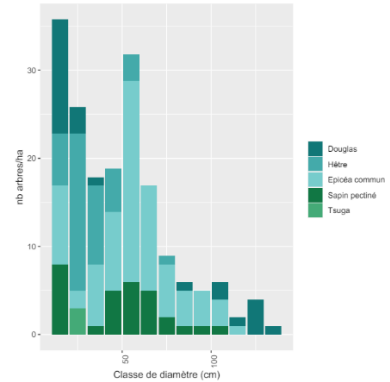


Figure 30 Nombre d'arbres par diamètre et par essence à Bechefa (Ligot, 2022)

Le site de Mont-le-Soie, à Vielsalm, est une plantation mixte d'épicéas et de douglas plantés majoritairement en 1979, avec un îlot isolé d'épicéas datant de 1967. Il se trouve dans le compartiment 199 du cantonnement de Vielsalm (Ligot, 2022). La texture du sol, selon les données de CARAIB, est la suivante : 20,74 % d'argile ; 34,90 % de limon et 44,37 % de sable ; ce qui indique un sol limoneux. Le drainage est légèrement excessif, c'est-à-dire que le sol est sec. Le niveau hydrique observé est le niveau 2 (mésique) et le niveau trophique est de -2 (méso-oligotrophe), représentant un milieu tolérant, voire un optimum, pour l'espèce. Le site, situé sur une pente douce, n'est également pas affecté par un microclimat (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

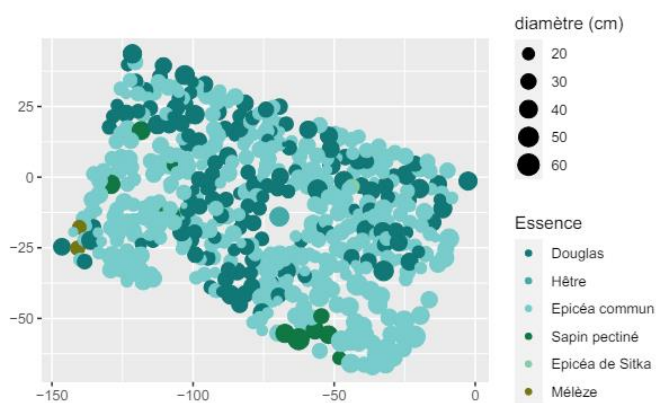


Figure 31 Carte du peuplement de Mont-le-Soie (Ligot, 2022)

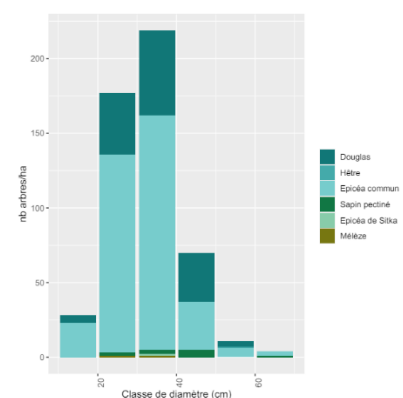


Figure 32 Nombre d'arbres par diamètre et par essence de Mont-le-soie (Ligot, 2022)



Le site de Smuid, à Libin, est une placette mixte datant de 1961, située dans le compartiment 350 de la forêt communale de Saint-Hubert (Ligot, 2022). La texture du sol, selon les données de CARAIB, est la suivante : 23,5 % d'argile, 34,1 % de limon et 42,4 % de sable, indiquant un sol limoneux. Le drainage y est modéré, c'est-à-dire que le sol est modérément sec. Le niveau hydrique observé est le niveau 0 (frais) et le niveau trophique est de -1 (méso-oligotrophe), ce qui constitue un milieu optimal pour l'espèce. Le site a une exposition neutre (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

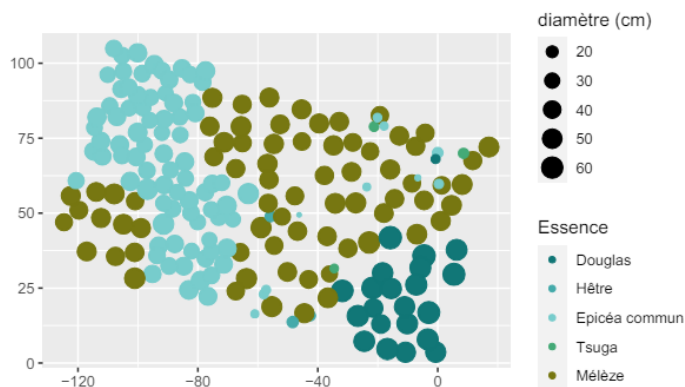


Figure 34 Carte du peuplement de Smuid (Ligot, 2022)

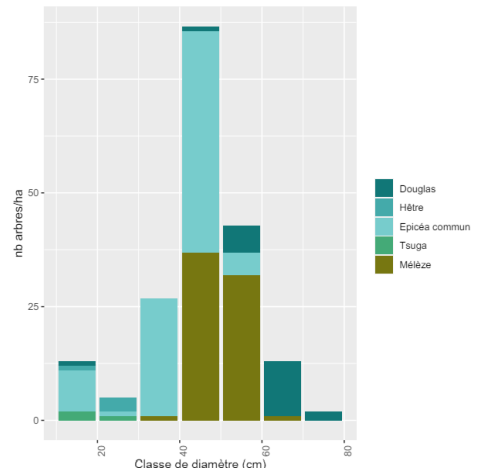


Figure 33 Nombre d'arbres par diamètre et par essence de Smuid (Ligot, 2022)

Le site de Les Fossés, à Habay-la-Neuve, est inclus dans le compartiment 72 de la forêt domaniale de Mellier, dans le cantonnement de Habay-la-Neuve. Il s'agit d'une pessière datant de 1950. La placette a été fortement dégradée par la présence de scolytes, ce qui a conduit à de nombreuses éclaircies en 2021 et 2022, affectant la majorité de la placette (Ligot, 2022). La texture du sol, selon CARAIB, est la suivante : 20,74 % d'argile ; 34,90 % de limon et 44,37 % de sable ; indiquant un sol limoneux. Le drainage est légèrement excessif, ce qui conduit à des sols secs. Le niveau hydrique observé est le niveau 1 (mésique) et le niveau trophique est de -1 (méso-oligotrophe), constituant un milieu tolérant à optimal pour l'épicéa. Le site, situé sur un plateau, n'est pas affecté par un microclimat (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

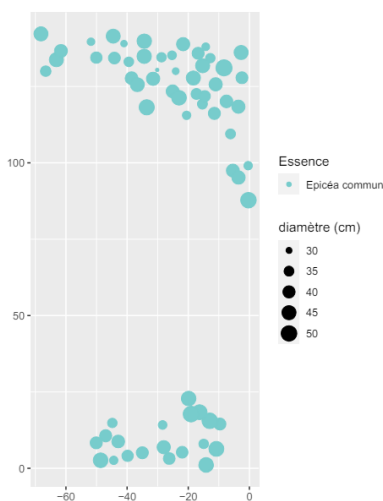


Figure 36 Carte du peuplement de Les Fossés (Ligot, 2022)

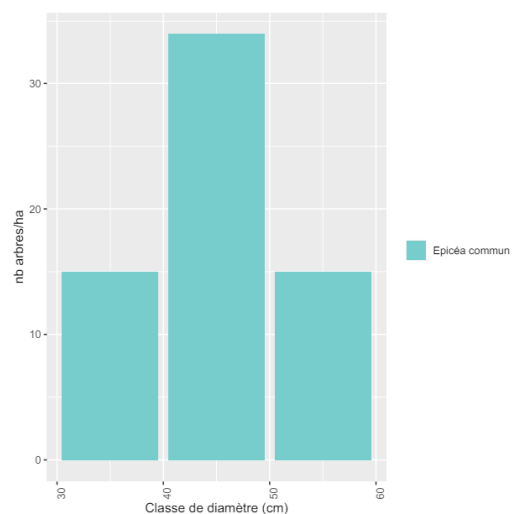


Figure 35 Nombre d'arbres par diamètre et par essence de Les Fossés (Ligot, 2022)

Le site de Honsfeld, à Bullange, est inclus dans le compartiment 614 de la forêt domaniale de Bullange. Il s'agit d'une pessière datant de 1994 (Ligot, 2022). La texture du sol, selon CARAIB, est la suivante : 20,74 % d'argile ; 34,90 % de limon et 44,37 % de sable ; indiquant un sol limoneux. Le drainage est légèrement excessif, provoquant des sols secs. Le niveau hydrique observé est le niveau 2 (mésique) et le niveau trophique est de -2 (mésio-oligotrophe), constituant un milieu tolérant, voire optimal pour l'épicéa. Le site se trouve sur un plateau (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

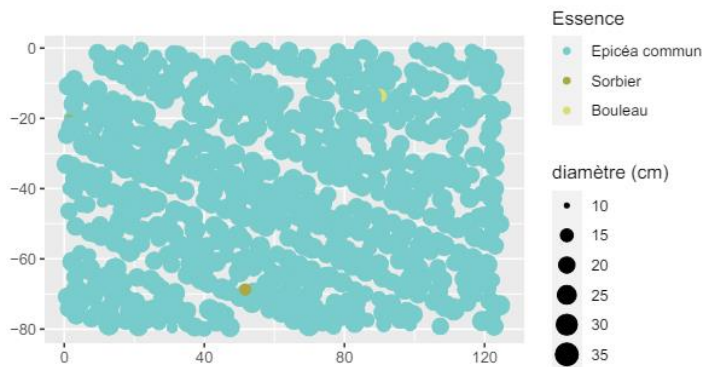


Figure 37 Carte du peuplement de Honsfeld (Ligot, 2022)

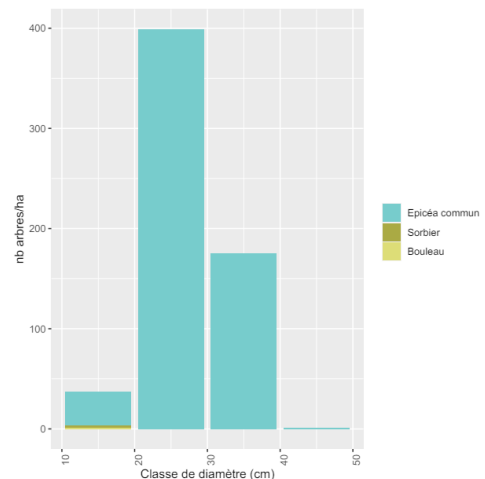


Figure 38 Nombre d'arbres par diamètre et par essence de Honsfeld (Ligot, 2022)

Le site de Buchholz, à Bullange, se trouve dans le compartiment 615 de la forêt domaniale de Bullange. Il s'agit d'une pessière datant de 1865. Celle-ci est constituée à la fois d'épicéas plantés à cette date et de régénération récente d'épicéas (Ligot, 2022). La texture du sol, selon CARAIB, est la suivante : 20,74 % d'argile ; 34,90 % de limon et 44,37 % de sable ; indiquant un sol limoneux. Le drainage est légèrement excessif, provoquant des sols secs. Le niveau hydrique observé est le niveau 2 (mésique) et le niveau trophique est de -2 (mésio-oligotrophe), constituant un milieu tolérant, voire optimal pour l'épicéa. Le site se trouve sur un plateau (Fichier Écologique des Essences, s. d.).

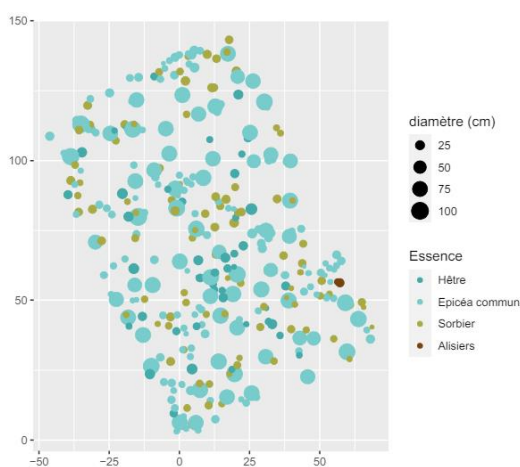


Figure 39 Carte du peuplement de Buchholz (Ligot, 2022)

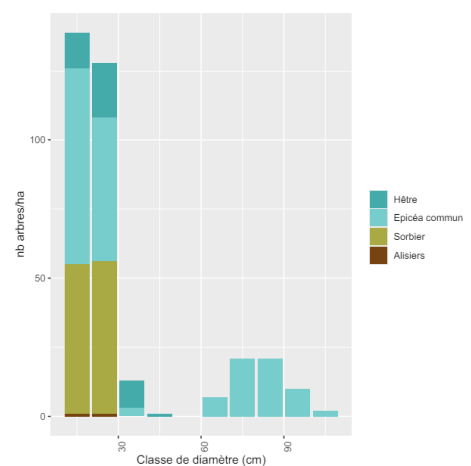


Figure 40 Nombre d'arbres par diamètre et par essence (Ligot, 2022)

La deuxième zone d'analyse se situe dans le Bas-Rhin, en France, plus précisément dans la forêt de l'Oedenwald. Cette forêt couvre une superficie de 1000 hectares et est divisée en de nombreuses placettes permanentes. Les mesures ont été effectuées à trois reprises : en 1999, 2009 et 2019. Pour cette étude, cinq placettes ont été sélectionnées en raison de leur densité suffisante en épicéas.

Localisation de la forêt d'Oedenwald dans le Bas-Rhin

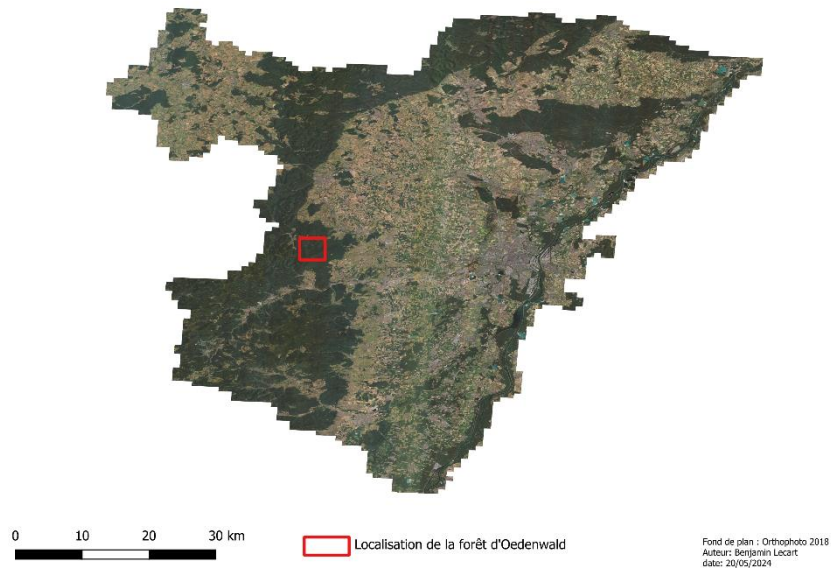


Figure 41 Carte de localisation de la forêt de l'Oedenwald

Localisation des cinq sites échantillonnés dans le Bas-Rhin

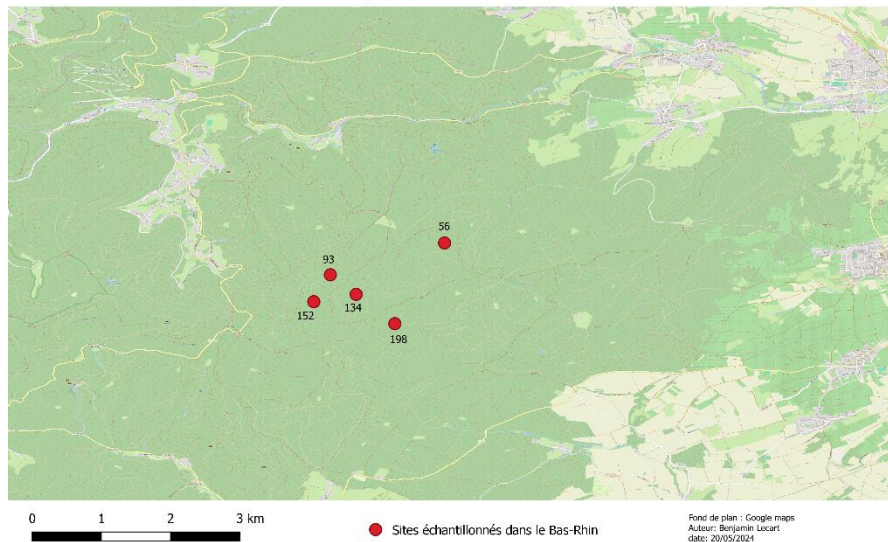


Figure 42 Carte de localisation des sites échantillonnés dans le Bas-Rhin

La forêt de l'Oedenwald est caractérisée par des sols acides propices à l'épicéa (figure 43). Selon la carte harmonisée mondiale des sols (Harmonized World Soil Database HWSD, Base De Données Mondiale Harmonisée Sur Les Sols v1.2 | PORTAIL DES SOLS DE LA FAO | Organisation Des Nations

Unies Pour L'alimentation Et L'agriculture, n.d.) utilisée dans CARAIB, le sol est composé de 15 % d'argile, 17 % de limon et 68 % de sable, ce qui en fait un sol limono-sableux. Avec sa forte proportion de sable, le sol est caractérisé par un bon drainage.

Aucun des 5 sites du Bas-Rhin n'a de pente suffisamment importante pour spécifier la présence d'un microclimat. Ces 5 sites ont une pente inférieure à 20 % (valeur déterminée selon Google Earth Pro).

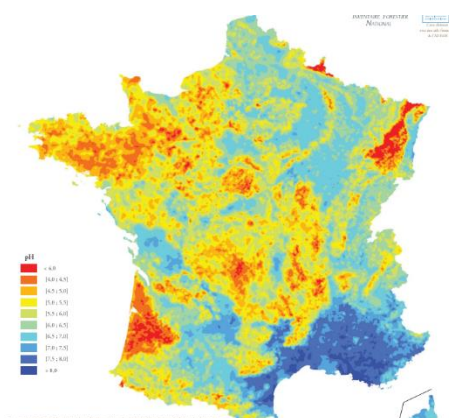


Figure 43 Carte du pH de surface des sols forestiers français (AgroParisTech-ENGREF & IFN, 2008)

Tableau 3 Récapitulatif des particularités de chaque site échantillonné en France. Les données climatiques proviennent du modèle COSMO-CLM

Site	Localisation	Altitude (m)	Température annuelle moyenne (°C)	Précipitation annuelle moyenne (mm)
56	Longitude : 7,3565747°E Latitude : 48,6067362°N	518	9.83	971
93	Longitude : 7,3342073°E Latitude : 48,6005127°N	610	9.35	1049
134	Longitude : 7,3392591°E Latitude : 48,5966851°N	494	10.12	1021
152	Longitude : 7,3309634°E Latitude : 48,5952497°N	640	9.42	1057
198	Longitude : 7,346835°E Latitude : 48,5909443°N	640	9.43	1010

La dernière zone d'analyse est la Forêt-Noire dans le Sud-Ouest de l'Allemagne (figure 44). Cette région de moyenne montagne est caractérisée par des hivers longs et intenses ainsi que par d'abondantes précipitations, régulièrement supérieures à 1500 mm par an. Seule la partie centrale de la Forêt-Noire connaît un climat légèrement plus sec en raison de l'écran formé par le massif Vosgien. Le sol y est souvent acide, contenant peu de calcaire et d'acide phosphorique. Il est également parfois tourbeux. C'est un domaine naturel de la forêt où l'épicéa domine. (Marthelot, 1950)

Cinq placettes d'épicéa ont été analysées en Forêt-Noire (figure 44). Les données provenant de ces placettes ont été fournies par ForstBW. Les placettes 1447 et 1448 ont été plantées en 1909, la placette



1579 en 1971, la placette 1580 en 1970 et la placette 1613 en 1986. Selon les données HWSD utilisées par CARAIB, la texture du sol de ces placettes est composée de 20.56 % d'argile, 34.89 % de limon et 44.56 % de sable, indiquant un sol limoneux.

Les sites 1447, 1448 et 1613 n'ont pas une pente suffisamment importante pour considérer la présence d'un microclimat. Tandis que les sites 1579 et 1580, situés sur le versant nord, possèdent une pente importante (valeur de 70 % selon Google Earth Pro). Ces sites, sur l'ubac, sont idéalement positionnés pour l'épicéa.

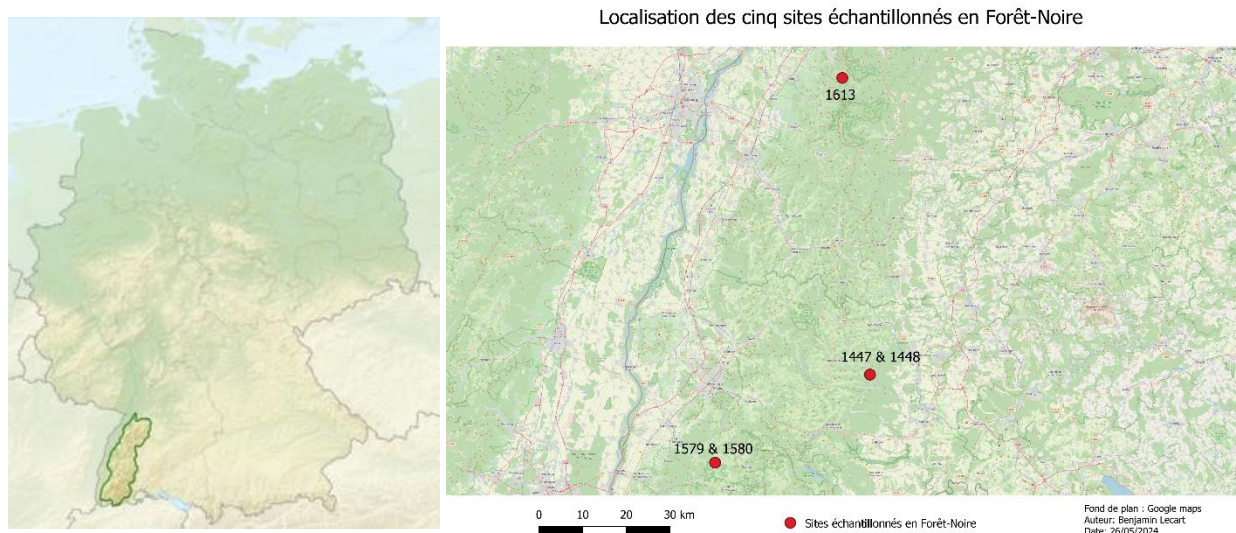


Figure 44 De gauche à droite : carte de localisation de la Forêt-Noire (Contributeurs aux projets Wikipedia, 2024) ; carte de localisation des sites échantillonnées en Forêt-Noire

Tableau 4 Récapitulatif des particularités de chaque site échantillonné en Allemagne. Les données climatiques proviennent du modèle COSMO-CLM

Site	Localisation	Altitude (m)	Température annuelle moyenne (°C)	Précipitation annuelle moyenne (mm)
1447	Longitude : 8.3212143°N Latitude : 48.0247555°E	885	7.67	1426
1448	Longitude : 8.3216970°N Latitude : 48.0247674°E	885	7.68	1425
1579	Longitude : 7.8505658°N Latitude : 47.8398932°E	1176	6.91	1552
1580	Longitude : 7.8499404°N Latitude : 47.8397700°E	1176	6.91	1551
1613	Longitude : 8.2273732°N Latitude : 48.6344929°E	609	9.09	1783

La figure 45 représente une carte de la disponibilité en eau pour les plantes pendant la période estivale, qui correspond à la principale période de croissance en Allemagne (du 1<sup>er</sup> avril au 30 septembre). L'eau disponible pour les plantes est calculée en additionnant les précipitations estivales, la capacité de rétention du sol et la remontée capillaire. La Forêt-Noire se distingue comme l'une des zones du pays

où l'eau est la plus disponible pour les plantes durant l'été. Cette situation favorable est le résultat d'une combinaison adéquate entre les précipitations estivales et la capacité de rétention en eau du sol (Geoportal.de, s. d.). Ainsi, La Forêt-Noire pourrait dès lors être attendue comme un environnement relativement résilient face aux sécheresses

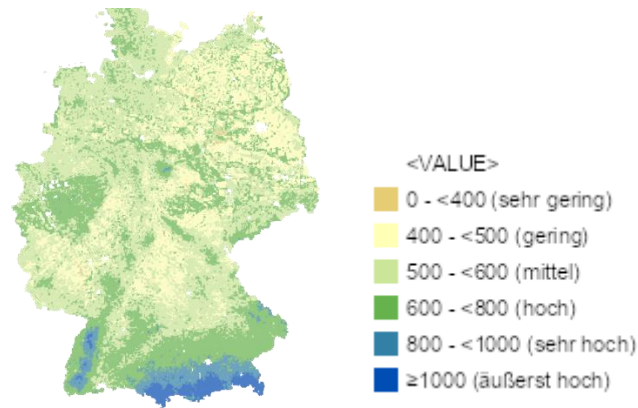


Figure 45 Carte 1 :5.000.000 : Eau disponible durant les mois d'été (Geoportal.de, s. d.)

### 3.2) Protocole de terrain

Les mesures de traits de végétation réalisées dans le cadre de cette étude suivront le protocole de mesures de Cornelissen afin d'être en accord avec les mesures de traits réalisées auparavant dans la littérature. Ce protocole décrit les étapes pour mesurer 28 traits qui sont considérés, par un consensus scientifique, comme étant des traits critiques à analyser pour répondre de manière optimale aux défis écologiques. De plus, les traits sont relativement faciles à mesurer en pratique. Le protocole est composé d'étapes complètes et détaillées. (Cornelissen *et al.*, 2003)

Le protocole commence par une description de la sélection des espèces à échantillonner pour représenter les groupes écologiques, cette première étape est dispensée dans le cadre de cette recherche visant l'étude d'une population. Ensuite, le protocole indique comment la sélection d'individus doit être réalisée au sein d'une même espèce. Les individus sélectionnés doivent être des plantes robustes et bien développées. Étant donné que certains traits des feuilles réagissent fortement à la lumière, il est important d'uniformiser les feuilles sélectionnées en évitant les zones d'ombre. Ainsi, les épicéas sont sélectionnés en lisière de forêt (Cornelissen *et al.*, 2003).

La sélection se fait en suivant la méthode du transect : une ligne est créée le long des arbres à l'aide d'un ruban ou d'une ficelle. Un individu est sélectionné tous les x mètres. La valeur de x dépend du nombre d'individus à sélectionner et de la zone d'échantillonnage. S'il n'y a pas d'individu positionné à l'intervalle choisi, c'est le plus proche qui est échantillonné. Le choix de l'emplacement du transect est libre et pour cette étude, il est placé en lisière afin d'être en zone éclairée. (Cornelissen *et al.*, 2003)

Enfin, le protocole détaille la procédure pour chacun des traits. Les traits fonctionnels qui seront analysés dans cette étude sont la conductance stomatique minimale, la surface foliaire spécifique (SLA), le carbone et l'azote foliaire, le carbone et l'azote du bois et le rapport isotopique en <sup>13</sup>C.

Le temps de mesure pouvant être considérable, le protocole indique la taille minimale de l'échantillon (individus et nombre de feuilles par individu) recommandé pour chaque trait que l'on souhaite

mesurer. Les seuls traits, traités dans cette étude, qui comportent une recommandation sont l'azote foliaire et la surface foliaire spécifique. Il est recommandé pour ces deux traits d'échantillonner au minimum 10 feuilles de 5 individus différents. (Cornelissen *et al.*, 2003)

Afin d'éviter le seuil minimal, dix rameaux provenant de dix arbres différents sont récoltés sur chaque site. En plus de ces rameaux, une branche d'environ 5 cm de diamètre est également prélevée. Avant d'analyser les traits, les échantillons doivent être homogénéisés. Pour chaque rameau échantillonné sur le site, les aiguilles sont séparées par âge. Ce tri permet de séparer les aiguilles datant de 2020, 2021, 2022 et 2023. Ensuite, les aiguilles des différents rameaux d'une même année sont mélangées afin d'obtenir un échantillon suffisamment représentatif du site. Finalement, quatre échantillons d'aiguilles (2020, 2021, 2022 et 2023) et une branche de 5 centimètres de diamètre sont obtenus par site. La mesure des traits fonctionnels sera réalisée sur ces échantillons.

D'autres critères sont indiqués afin de réaliser la mesure de la surface foliaire spécifique. Les feuilles sélectionnées doivent être relativement jeunes mais entièrement développées et sans symptôme d'attaques pathogènes. Il est conseillé de collecter des rameaux et de ne retirer les feuilles qu'au moment de la mesure. La SLA variant au cours de la journée, l'échantillonnage doit être réalisé à des moments spécifiques. Les rameaux sont prélevés au moins trois heures après le lever du soleil et quatre heures avant le coucher du soleil. (Cornelissen *et al.*, 2003)

Une fois prélevés, les rameaux doivent être enveloppés dans du papier humide et placés dans des sacs en plastique scellés pour maintenir leur saturation en eau. Ils doivent être conservés dans une glacière jusqu'à la mesure de SLA (Cornelissen *et al.*, 2003). Dans cette étude, cette dernière a été effectuée directement après chaque journée de terrain. Si une mesure rapide n'est pas envisageable, il faut veiller à ce que les rameaux restent au frais, sans congélation. Si le maintien au frais n'est pas possible, il est préférable de ne pas utiliser de papier humide mais de réhydrater les feuilles 6 heures avant la mesure en plaçant la tige des rameaux dans de l'eau déionisée à l'obscurité (Cornelissen *et al.*, 2003). Cette seconde option n'a pas eu lieu dans le cadre de ce travail. Les mesures de la conductance stomatique et du SLA ont été réalisées directement. En revanche, les mesures du carbone et de l'azote ont été réalisées *a posteriori* : les échantillons ont été congelés jusqu'à la mesure en laboratoire.

### 3.3) Mesure des traits fonctionnels

La mesure de ces traits est réalisée dans un objectif d'amélioration du modèle. Cela permettra de voir si la modification de ces paramètres, afin de les rendre spécifique pour chacun des sites, améliore la simulation de ceux-ci ou non.

#### 3.3.1) Mode opératoire de la conductance stomatique

Les mesures de la conductance stomatique minimale ont été réalisées à l'aide du poromètre SC-1 (METER Group) composé d'un contrôleur et d'une pince (figure 46). La pince est composée de deux capteurs d'humidité et d'une chambre contenant du dessiccant. Le capteur le plus proche de cette dernière s'assèche complètement. En plaçant une feuille ou des aiguilles dans la pince, un gradient d'humidité se crée entre les deux capteurs en fonction de la vapeur d'eau que laisse passer la feuille. Cette valeur correspondant à la conductance stomatique s'affiche sur le contrôleur en  $\text{mmol/m}^2\cdot\text{s}$ . (METER Group, 2021)



Figure 46 Photographie du poromètre SC-1

Avant chaque journée d'utilisation, le poromètre doit être calibré. La première étape est de vérifier que les capteurs soient en équilibre thermique avec l'environnement. Une fois cela réalisé, le poromètre vérifie que les deux capteurs présentent des valeurs égales, autrement dit, que l'air entre les capteurs soit bien mélangé. Pour accélérer cette étape, il est recommandé d'agiter la pince du poromètre. Une fois l'équilibre atteint, il faut réaliser plusieurs mesures de conductance sur un filtre saturé à l'eau déminéralisée pour calibrer l'appareil. La calibration s'arrête lorsque trois mesures consécutives indiquent des valeurs proches (avec une gamme de différence de 7,5 %). Pour vérifier que l'appareil est correctement calibré, il est conseillé de prendre une mesure de conductance sur un filtre en saturation, le résultat doit être compris entre 216 et 260  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

Une fois calibré, une mesure de conductance de l'appareil à vide est réalisée. Cette valeur est soustraite de mesures de conductance réalisées sur les aiguilles d'épicéas par la suite. Cette valeur vaut en moyenne 28  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

Ensuite, vient la réalisation des mesures de conductance stomatique sur les aiguilles d'épicéas. Le but étant de déterminer la conductance stomatique minimale ( $g_0$ ), c'est-à-dire la conductance lorsque les stomates sont fermés. Pour cela, il faut placer des aiguilles dans la pince de sorte que tout le capteur soit recouvert. Entre chaque mesure, il faut secouer la pince pour retrouver l'équilibre des capteurs. Une fois les aiguilles récoltées, celle-ci sont mises dans du papier journal à l'obscurité. Après une attente d'environ 30 à 40 minutes, les stomates sont fermés (voir graphique) et les mesures avec le poromètre peuvent être réalisées. Les premières mesures tests réalisées sur des aiguilles de *Picea abies* ont données une valeur de 76,4  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Après soustraction des 28  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  ( $76,4 - 28 = 48,4$ ), la valeur de conductance stomatique semble correspondre aux valeurs théoriques avec une valeur de  $g_0$  située entre 20 et 60  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  pour les conifères (Barnard & Bauerle, 2013).



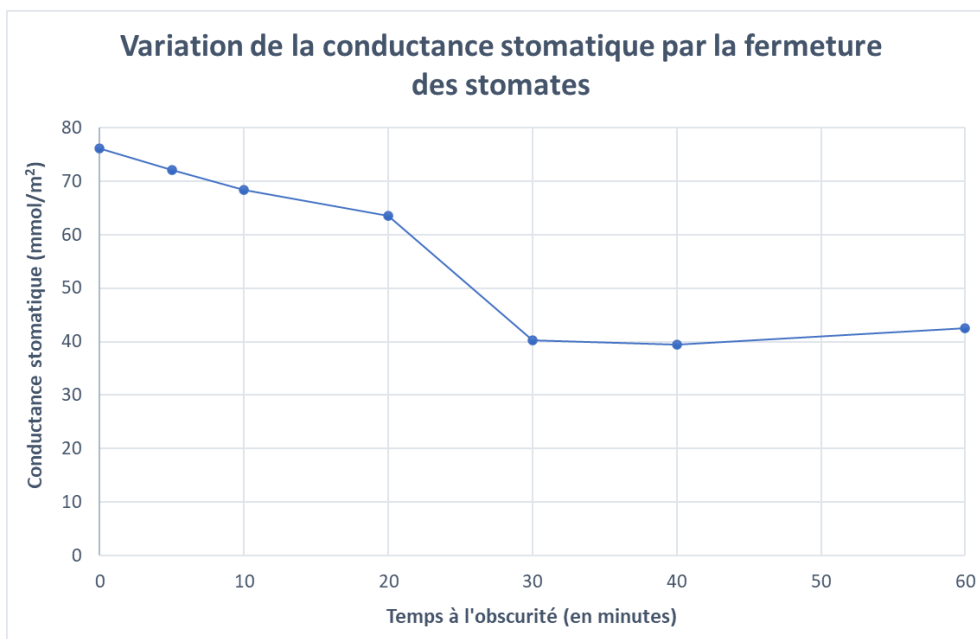


Figure 47 Variation de la conductance stomatique en fonction du temps passé à l'obscurité

### 3.3.2) Mode opératoire du SLA

Pour chaque échantillon, une quinzaine d'aiguilles sont scannées avec un mètre ruban, servant d'échelle. Le scan est enregistré au format JPEG et est importé dans le logiciel de traitement d'image *ImageJ* (développé par *National Institutes of Health*).

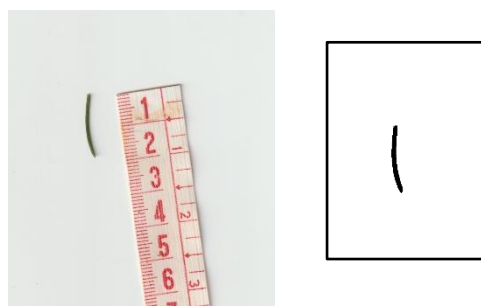


Figure 48 De gauche à droite : photographie de l'aiguille dans le scanner avec le mètre ruban ; résultat du scan de l'aiguille modifié dans le logiciel

Le logiciel *ImageJ* nécessite un paramétrage de l'échelle : pour ce faire, il convient de tracer une ligne de longueur connue et de l'implémenter dans *set scale*. Pour la suite des opérations, il est nécessaire de convertir l'image en une image 8 bits et de transformer notre image en noir et blanc. L'image (figure 48) est alors obtenue : seules les aiguilles apparaissent en noir ce qui permet au logiciel de fournir la superficie de l'aiguille.

En ce qui concerne la mesure de la masse, les aiguilles, qui ont été préalablement scannées, sont séchées à l'étuve à une température approximant les 60°C pendant une semaine. La masse de la matière organique sèche est ensuite déterminée par pesée à l'aide d'une balance analytique.

Il suffit faut enfin mesurer le rapport entre la surface foliaire et la masse après séchage pour obtenir la SLA.

### 3.3.3) Mode opératoire du $\delta^{13}\text{C}$ et du rapport C/N

Les mesures de carbone et d'azote ainsi que le rapport isotopique du carbone, destinées à être intégrées dans le modèle CARAIB, ont été réalisées au laboratoire d'Écologie Trophique et Isotopique de l'Université de Liège, sous la direction du Prof. Gilles Lepoint.

Les branches récoltées sur le terrain ont été transformées en sciure en prenant un échantillon au centre de la branche et un échantillon sur le bord (figure 49). Ensuite, tous les échantillons (sciure et aiguilles) ont été placés dans une étuve à 60°C pendant plus de 48h afin d'obtenir la valeur de la biomasse sèche.



Figure 49 Photographies du procédé de production de sciure

Le protocole de laboratoire requiert de réduire les échantillons en une poudre homogène. Pour ce faire, deux méthodes sont envisageables : le mortier ou la micro-broyeuse à billes. Cette dernière réduit les échantillons en poudre grâce à un mouvement oscillatoire de deux compartiments contenant une bille et l'échantillon (figure 50). La micro-broyeuse fonctionne à une fréquence de 25 hertz pendant deux minutes. La poudre est ensuite stockée dans une fiole déposée à l'étuve. Entre chaque mesure, un nettoyage complet est effectué (avec papier, eau déminéralisée et acétone).

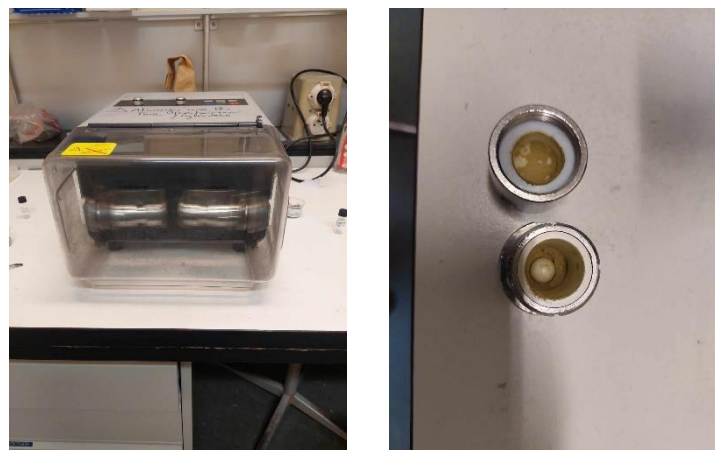


Figure 50 Photographies de la micro-broyeuse à billes (gauche) et de son compartiment après broyage

L'étape suivante est de remplir des cupules en étain avec une petite quantité de poudre. Il faut remplir deux badges de cupules (un badge pour les aiguilles et un badge pour le bois) de la façon suivante :

- 2 cupules vides
- 3 cupules de glycine
- 1 cupule de substance certifié IAEA-N1
- 1 cupule de substance certifié IAEA-C6
- 1 échantillon utilisé comme réplica
- 15 échantillons
- 1 cupule de glycine
- 1 cupule de réplica
- 15 échantillons
- 1 cupule de glycine
- 1 cupule de réplica
- [...]
- 1 cupule de réplica
- 1 cupule de IAEA-N1
- 1 cupule de IAEA-C6
- 2 cupules de glycines
- 2 cupules vides.

Les quantités de poudre à mettre dans chaque cupule sont les suivantes :

- Glycine :  $1,000\text{mg} \pm 0,200$
- IAEA :  $0,500\text{mg} \pm 0,200$
- Aiguilles :  $2,500\text{mg} \pm 0,200$
- Bois :  $6,000\text{mg} \pm 0,200$
- Réplica dans le badge du bois :  $1,000\text{mg} \pm 0,200$
- Réplica pour les aiguilles :  $2,500\text{mg} \pm 0,200$ .

Le réplica choisi sont les aiguilles de 2023 de Vielsalm (Bechefa) pour les deux badges (bois et aiguilles). Chaque cupule est pesée avec une balance de précision, au millième de mg (figure 51). Une fois que la quantité de poudre dans la cupule est satisfaisante, elle est compactée afin d'éviter la présence d'air (contenant 70 % de N<sub>2</sub>).



*Figure 51 Photographie de la balance analytique et une cupule pesée*

Les cupules sont ensuite placées dans l'analyseur élémentaire (VarioMicro, Elementar Analysensysteme GmbH, Allemagne) (figure 52). Ce dernier est constitué de plusieurs colonnes d'analyse successives. La première est une colonne de combustion complète faite en quartz. Un gaz de  $\text{CO}_2$ , de  $\text{NO}_x$  et de déchets ( $\text{H}_2\text{O}$  ...) est produit. L'étain de la cupule ne réagit pas avec le carbone et l'azote, c'est pour cette raison que les cupules sont réalisées avec cette matière. La deuxième est une colonne de réduction, faite en cuivre pur.  $\text{NO}_x$  est réduit en  $\text{N}_2$  en utilisant l'oxygène en excès. La troisième colonne permet de retirer l' $\text{H}_2\text{O}$ . La quatrième est une colonne séparatrice des analytes ( $\text{CO}_2$  et  $\text{N}_2$ ) par affinité avec la résine qu'elle contient en fonction de la température : tous les analytes sont retenus à température ambiante ; à  $40^\circ\text{C}$ , le  $\text{N}_2$  migre et peut être mesuré ; à  $130^\circ\text{C}$ , le C n'est plus retenu et peut être mesuré.

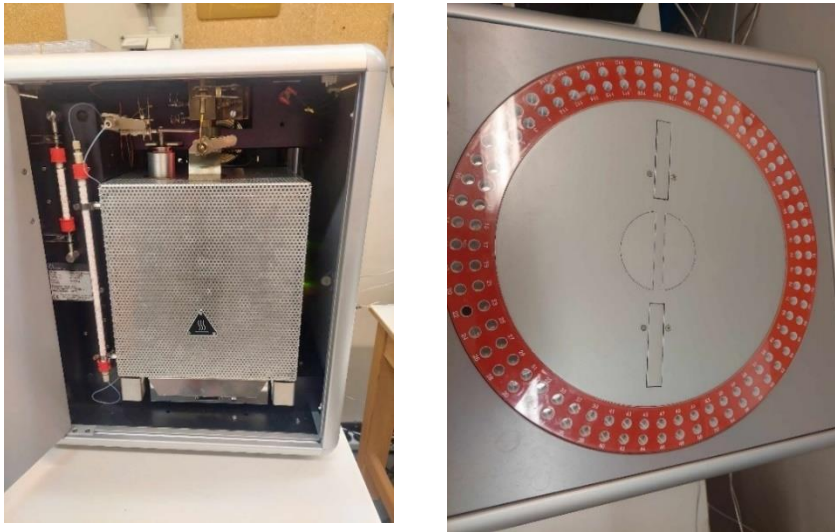


Figure 52 Photographies de l'intérieur de l'analyseur élémentaire (VarioMicro, Elementar Analysensysteme GmbH, Allemagne) (gauche) et de son couvercle d'emplacement des cupules

Le gaz va ensuite passer au spectromètre de masse (Isoprime 100, Isoprime, Angleterre) afin de mesurer le rapport isotopique de l'azote et du carbone (figure 53). Les molécules vont être ionisées afin d'obtenir des cations. Ceux-ci vont être accélérés par un champ électrique. Ils vont ensuite rentrer dans un champ magnétique qui va les dévier en fonction de leur rapport charge/masse. Tous les cations ayant la même charge, seule la masse est impactante. Les flux vont aller vers trois collecteurs différents, où ils sont convertis en un signal électrique. L'intensité de ce signal est proportionnelle à l'abondance des ions de chaque masse.

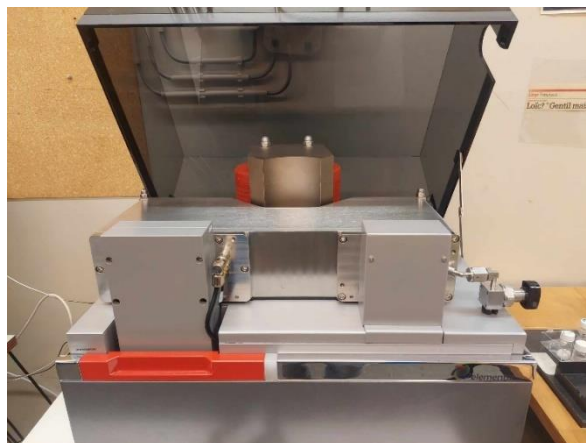


Figure 53 Photographie du spectromètre de masse (Isoprime 100, Isoprime, Angleterre)



### 3.4) Indice de surface foliaire (LAI)

Le *Leaf Area Index* (LAI) est un indice représentant la surface totale du feuillage par unité de surface du sol, le LAI représente donc la superficie du feuillage en  $m^2$  par  $m^2$  de surface de sol. Cet indice possède une corrélation positive avec la productivité de la forêt car il représente au mieux la captation de la lumière par la plante. Le LAI représente donc bien la photosynthèse et, par extension, la croissance de la plante. En plus de la captation de la lumière, le LAI influence la captation de la pluie et l'évapotranspiration. (Bequet *et al.*, 2011)

Les différentes définitions du LAI peuvent causer une certaine variation de sa valeur. Les variations du LAI ne sont pas uniquement causées par ce manque de consensus dans sa définition mais également par le fait que c'est un indice dynamique qui change de jour en jour, dû à la saisonnalité, et d'année en année, en raison de la dynamique forestière. En plus de la saisonnalité et des pratiques de gestion, le LAI dépend également de la composition en espèces, du stade de développement et des conditions dominantes du site. Cela entraîne des valeurs de LAI très variables dans la littérature, pouvant aller de  $0,40 m^2/m^2$  pour un peuplement de *Quercus petraea* (chêne sessile) très espacés à  $16,9 m^2/m^2$  pour un peuplement ancien de *Pseudotsuga menziesii* (douglas). De manière générale, les conifères possèdent des valeurs de LAI importantes. (Jonckheere *et al.*, 2004)

#### 3.4.1) Mode opératoire

La méthode de détermination du LAI a été réalisée en suivant celle utilisée par Bequet *et al.* en 2011. La mesure est faite à l'aide d'un appareil photo à objectif hémisphérique (appareil photographique *Nikon D3100* à objectif *Samyang 8mm f/3.5 Fisheye*). L'appareil photographique est préalablement configuré de la façon suivante : sensibilité à la lumière (ISO) fixé à 200, l'anneau de mise au point réglé sur infini, la vitesse à 1/60 et l'ouverture du diaphragme à 8. Ensuite, pour réaliser la photographie hémisphérique de la canopée, l'appareil est fixé sur un trépied d'une hauteur de 1,30 m et est orienté de façon à positionner le Nord géographique vers le haut de la photo (figure 54).



Figure 54 Photographies de l'appareil photo à objectif hémisphérique

Une photographie hémisphérique de la canopée fournit des informations sur la position, la taille, la densité et la répartition des trouées du couvert forestier. Cette méthode se base sur l'atténuation de la lumière à travers la canopée et sur le contraste entre les éléments de la photo (ciel et canopée) (Jonckheere *et al.*, 2004). L'utilisation de la photographie hémisphérique a gagné de l'intérêt depuis

l'apparition des appareils photo numériques à haute résolution qui permettent des traitements d'images rapides (Thimonier *et al.*, 2010).

Lors de la réalisation des photos, les jeunes arbres, buissons et autres sous-étages (< 1,3 m) dans le peuplement sont évités. Les mesures ne sont réalisées qu'une seule fois, l'effet de saisonnalité n'a pas lieu pour les conifères qui ne perdent pas leurs aiguilles et les parcelles ne devraient pas varier sur le temps de l'étude. Cela induit le fait qu'il n'est pas nécessaire de réaliser un plan d'échantillonnage systématique à répéter dans le temps et qu'un échantillonnage aléatoire sur la parcelle est suffisant. Sur chaque zone d'étude, 10 photos seront prises et le LAI est moyenné.

Les photos doivent être réalisées dans certaines conditions, la condition idéale est une journée de ciel bleu ou uniformément couvert (condition de lumière diffuse) avec de faibles vents. Dans tous les cas, il faut éviter la pluie et le rayonnement direct. Si la mesure n'a pas d'autres choix que d'être réalisée un jour ensoleillé, il est nécessaire de la réaliser soit deux heures après le lever du soleil soit deux heures avant le coucher du soleil, cela augmente les chances d'éviter un rayonnement direct dans la lentille.

Avant les mesures, il faut calibrer la balance des blancs, c'est-à-dire indiquer à l'appareil dans quel type d'éclairage la photo va être prise (nuageux, ensoleillé ...). Ce qui permet de travailler avec différentes conditions d'éclairage tout en comparant différentes images.

Une fois les photographies de la canopée réalisées, le calcul du LAI se fait à l'aide du logiciel de traitements d'images *hemisfer*. Après chargement de l'image hémisphérique dans le logiciel, la première étape à réaliser est l'indication du Nord sur la photo. Ensuite, il faut indiquer avec quel objectif les photographies ont été réalisées (ici un *Samyang*, 8mm). Le site de provenance de la photographie est indiqué au logiciel (latitude, longitude et déclinaison).

Le calcul du LAI est réalisé par le logiciel en séparant les pixels de ciel et les pixels de végétation. Afin d'obtenir le meilleur contraste possible, il est recommandé de travailler uniquement dans le spectre de couleur bleu (en fixant les valeurs de RGB comme ceci : R=0, G=0, B=100) (Thimonier *et al.*, 2010). Ce calcul est réalisé sur différents cercles autour du zénith. Le choix s'est porté sur 4 ou 5 cercles de 15°, il est recommandé d'éviter les analyses du LAI au-delà de 75° du zénith. En effet, au-delà de 75°, les pixels sont considérablement plus allongés que les pixels du zénith et peuvent donc contenir à la fois de la végétation et du ciel.

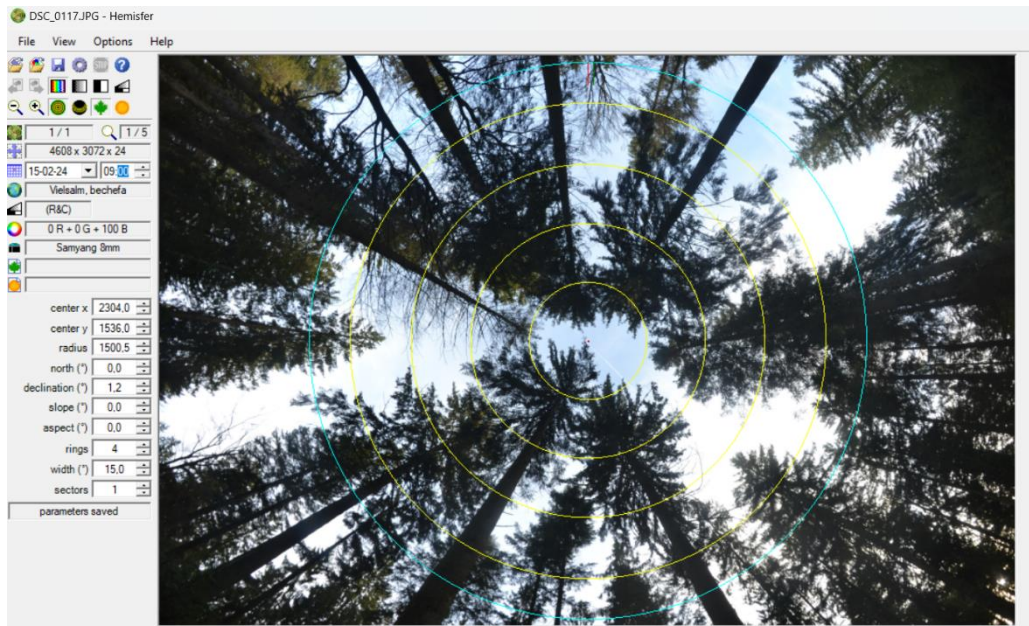


Figure 55 Interface du logiciel Hemisfer avec photographie importée

La prochaine étape est de transformer l'image en noir et blanc (figure 56), le blanc sera associé au ciel et le noir à la canopée. Pour cela, il faut déterminer une limite de brillance, qui permet à un pixel de devenir blanc et non noir. Dans le cadre d'une étude scientifique, il est conseillé d'utiliser la méthode de Ridler et Calvard (Bequet *et al.*, 2011). La méthode permet de déterminer le seuil optimal pour réaliser au mieux l'extraction de l'objet souhaité de sa zone environnante. La méthode se base sur l'histogramme de niveaux de gris pour le trouver. Le seuil optimal de séparation va être celui qui sépare au mieux les niveaux de gris (situé entre les pics de l'histogramme). Il est trouvé par itérations (Ridler et Calvard, 1978).

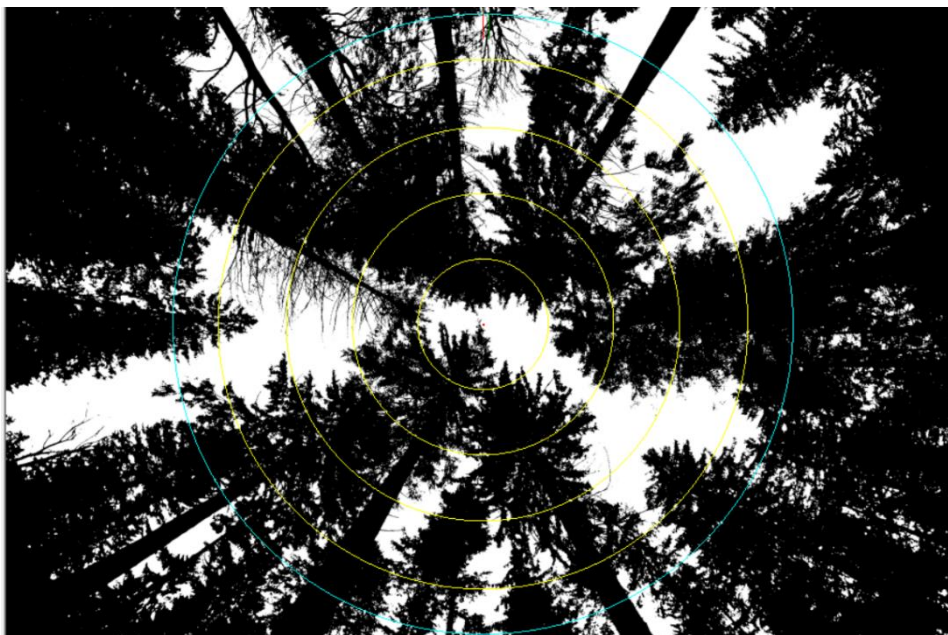


Figure 56 Image prête à la mesure du LAI



La dernière étape à réaliser est le calcul de l'indice foliaire, il existe différentes équations pour y parvenir : Miller (1967) ; LiCor LAI-2000 ; Lang (1987) ; Gonsamo *et al.* (2018) ; *ellipsoidal* (Norman & Campbell, 1989) et *weighed ellipsoidal* (Thimonier *et al.*, 2010). Celles-ci permettent de résoudre l'inversion du modèle décrivant l'atténuation du rayonnement à travers la canopée et de déduire le LAI (Thimonier *et al.*, 2010). La littérature scientifique fait ressortir deux méthodes plus robustes que les autres, la méthode de Lang (utilisée dans l'étude de Becquet *et al.*) et la méthode Norman et Campbell (Thimonier *et al.*, 2010 et Van Gardingen *et al.*, 1999 et Lang, 1986).

Le logiciel *hemisfer* possède 2 types de corrections intéressantes. La première correction disponible est une correction de la pente. Si le terrain est en pente et que cette correction n'est pas appliquée, le sol pourrait se trouver dans l'image hémisphérique et causer une erreur de LAI (Thimonier *et al.*, 2010). La deuxième correction disponible est une correction d'agglutination. Les feuilles agglomérées causent un manque de précision de la mesure de LAI pouvant aller jusqu'à une sous-estimation de 41 %. Une végétation agglomérée a tendance à créer des interstices de ciel plus larges et donc un LAI plus faible que dans un couvert distribué aléatoirement. La méthode de Chen et Cihlar corrige cela de la façon suivante : la méthode calcule la taille théorique des interstices si le couvert était distribué de façon aléatoire ; elle retire ensuite les interstices les plus grands du calcul du LAI jusqu'à atteindre la valeur théorique (Li et Mu, 2021).

Le LAI de chaque site est déterminé en calculant la moyenne des valeurs de LAI obtenues à partir des deux méthodes les plus significatives, appliquées aux 10 photos.

### 3.5) Calcul de la productivité des différents sites (biomasse et NPP)

La méthodologie suivante est basée sur les données des inventaires permanents reçus au préalable. Le calcul de biomasse et de NPP nécessite une mesure successive du volume de bois sur la parcelle en mètre cube par hectare. Il faut également connaître la masse volumique du bois d'épicéa, la concentration en carbone du bois et des aiguilles et le temps séparant les mesures. La masse volumique de *Picea abies* une fois le bois passé à l'étuve est de 392 kg/m<sup>3</sup> (Štícha *et al.*, 2019). La concentration en carbone utilisée est celle mesurée par l'analyse de la branche provenant du site.

- Sites en Belgique :

Lors de chaque inventaire (2016, 2018, 2020 et 2022), une mesure du nombre de tige, de la surface terrière et du volume est effectuée. Cela est fait en différenciant chaque essence pour le total de la parcelle. Chacune de ces parcelles expérimentales a une superficie de 1 ha. (Ligot, 2022)

Pour les placettes où la présence d'autres essences est insignifiante (Honsfeld et les Fossés), le volume total de bois est le volume d'épicéas par hectare et est converti en biomasse de bois (kg de bois/ha) à l'aide de la masse volumique. Ensuite, il est converti en gramme de carbone par m<sup>2</sup> permettant la comparaison avec CARAIB. À cette biomasse de bois fort (volume commercial) doivent être ajoutées les biomasses foliaire, racinaire et aérienne (les branches). La biomasse foliaire est estimée par le rapport entre LAI (m<sup>2</sup> de feuille/ m<sup>2</sup> de sol) et SLA (m<sup>2</sup> de feuille/ g), elle est ensuite convertie en gramme de carbone. L'épicéa, étant un arbre à feuillage persistant, il conserve une biomasse foliaire relativement constante au cours de l'année. Les biomasses racinaire et aérienne ont été estimées sur base de la littérature, les racines de *Picea abies* représentent 33 % de la biomasse du bois et que les branches en représentent 10 % (Jackson *et al.*, 1997 et Kantola & Mäkelä, 2005). Ne possédant pas de mesure de carbone pour la racine, le même ratio que le pour le bois est utilisé. La biomasse totale est la somme de la biomasse du bois fort et des biomasses foliaire, racinaire et aérienne. La productivité nette du bois (g C m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>) est déterminée en divisant le gain de biomasse totale entre deux mesures



consécutives par le nombre d'années séparant ces deux inventaires. Afin d'obtenir la NPP totale, il faut ajouter 20 % de la biomasse foliaire à la valeur obtenue précédemment. Cette opération est réalisée car l'épicéa renouvelle 20 % de ses aiguilles chaque année.

En ce qui concerne les autres sites, les mêmes étapes sont réalisées après avoir effectué une autre étape préalable. Il faut convertir le volume total d'épicéas ( $m^3$ ) en un volume d'épicéas par  $m^2$ . Pour cela, la proportion d'épicéa sur la parcelle doit être déterminée, ce qui est fait en estimant qu'elle est égale au rapport entre la surface terrière des épicéas et la surface terrière totale.

Un certain nombre d'éclaircies des sites empêchent d'avoir des mesures de biomasse et de NPP à chaque pas de temps.

- Sites en Allemagne :

Les données contiennent un volume de bois fort par hectare sur plusieurs années successives. Lors de chaque inventaire, une éclaircie est effectuée et le volume avant et après celle-ci est mesuré. La biomasse totale est estimée avec la même méthodologie que celle des sites belges. La productivité nette est estimée par le gain de carbone entre le volume après éclaircie et le volume avant éclaircie de l'inventaire suivant.

- Sites en France :

Seules des données du diamètre des arbres sont fournies et sans la mesure de la hauteur, il ne peut pas être estimé précisément le volume total de bois.

### 3.6) Manipulations sur CARAIB

CARAIB est utilisé dans cette étude afin de simuler le développement de l'épicéa dans différentes conditions environnementales.

Ce modèle est accessible sur Windows avec l'utilisation d'une boîte virtuelle Linux. L'accès se fait via l'unité de Modélisation du Climat et des Cycles Biogéochimiques (UMCCB). CARAIB est divisé en une série de répertoires :

- *idl* : répertoire utilisé pour la visualisation des résultats, réalisation de cartes à l'aide *mapcar\_208.pro* et réalisation des graphiques à l'aide de *plotcar\_103\_1.pro*.
- *mkinputs* : contient une série de codes permettant la création de fichiers d'entrée (*ecotxt*, *lightning*, ...).
- *ps* : répertoire dans lequel sont stockés les cartes et les graphiques confectionnés.
- *ver01\_iv\_2023B* : ce répertoire contient la version de CARAIB actuelle.
- *clim* : répertoire dans lequel sont stockés les différents fichiers d'entrée utilisés pour la simulation : les fichiers climatiques, les fichiers de gestion, les fichiers de fractionnement, le fichier d'altitude des sites, *ecotxt* et *lightning*.
- *ctrl* : répertoire où se trouve le fichier de contrôle.
- *plantparam* : répertoire où se trouve les caractéristiques des différentes espèces.
- *results* : répertoire dans lequel sont placés les différents résultats de la simulation.

#### 3.6.1) Fichier de contrôle

Le fichier de contrôle est le fichier qui permet de configurer la simulation à effectuer, il indique les chemins des fichiers d'entrée et des résultats. Il est également composé d'un certain nombre de paramètres à configurer (la valeur attribuée au paramètre dans la simulation de cette étude est indiquée entre parenthèses si elle a de l'importance) :

- `isteady` : 1 pour simuler  $ny0max$  fois la même année avant la première année de simulation comme période de rodage du modèle; 0 pour une exécution à l'état stable. (0)
- `ny0max` : nombre d'années à itérer (si `isteady` =1).
- `1 to call generator` : 1 pour activer le générateur stochastique de données météorologiques si ces données n'ont pas un pas de temps journalier. (0)
- `ifrac` : 1 pour obtenir un fractionnement dynamique, fractionnement des espèces sur un même pixel varie au cours du temps. L'espèce la plus adaptée va devenir prépondérante. 0 pour garder un fractionnement statique. (0)
- `ifrac_rd` : 1 pour lire le fichier de fractionnement statique, si `ifrac` = 0. (1)
- `ilai_rd` : 1 pour utiliser les valeurs minimales et maximales de LAI afin d'initialiser le module hydrologique. (0)
- `idayt` : 1 pour inclure un cycle diurne dans le cycle hydrologique, 0 si non. (1)
- `ifull` : 1 pour générer des résultats journaliers de l'IBM, 0 si non. L'activer génère un grand nombre de sorties. (0)
- `jclonly` : 1 pour générer uniquement les sorties climatiques sans lancer la simulation, 0 si non. (0)
- `ilu` : 1 pour ajouter un *land use*, 0 pour considérer uniquement de la végétation naturelle. (0)
- `imang` : 1 pour ajouter de la gestion, 0 si non. (1)
- `ilusp_rd` : 1 pour indiquer les fractions de cultures. (0)
- `isowd_rd` : 1 pour lire un fichier contenant une date de semis pour chaque pixel. (0)
- `i_bwb` : indique la méthode pour la modélisation de la régulation stomatique. 1 pour Ball-Berry et 0 pour Leuning. (1)
- `i_fs` : 1 pour considérer une dépendance avec l'eau dans le sol. (1)
- `ifire` : 1 pour activer le module feu. (1)
- `jdwnCO2` : 0 pour ne pas faire de régulation à haute teneur en CO<sub>2</sub>, 1 pour faire une régulation à la baisse des paramètres  $V_{c,max}$ ,  $J_{max}$  et  $R_d$ , 2 pour faire une régulation à la baisse de  $V_{c,max}$ ,  $J_{max}$  mais pas de  $R_d$ . (2)
- `jrd_accl` : 0 pour ne pas effectuer une acclimatation de la respiration à la température, 1 pour effectuer une acclimatation à long terme pour l'ensemble de la plante, 2 pour effectuer une acclimatation à moyen terme pour les feuilles et à long terme pour les racines et le bois. (2)
- `imig` : 1 pour utiliser le module de migration. (0)
- `nyrmax` : durée de la simulation en année. (232)
- `ileap` : 1 pour considérer les années bissextiles. (1)
- `nyrprt` : nombre d'années de sortie des résultats IBM. (1)
- `nstprt` : temps pour sortir les résultats IBM (seulement si `ifull` = 1).
- `Iread` : 0 pour calculer la valeur initiale du contenu en eau et en carbone du sol, 1 pour les lire dans des fichiers, 2 pour les lire dans des fichiers uniquement pour les *PFT* naturels. (0)
- `iczon` : 1 pour calculer le climat dans chaque pixel, 0 pour lire le type de climat dans un fichier. (1)
- `idaily_in` : 1 pour lire des données climatiques journalières dans les fichiers d'entrée, 0 si non. (1)
- `idaily_ou` : 1 pour écrire les résultats avec un pas de temps journalier, 0 si non. (1)
- `idtem` : 1 pour calculer la différence de température journalière sur base de Tmax et Tmin, 0 pour se baser directement sur un fichier de différence de température (*dte*). (0)
- `isol` : 1 pour utiliser le flux solaire. (1)
- `pixel number` : nombre de pixels dans la simulation (16)
- `igtyp` : 0 pour des pixels de forme régulière. (0)
- `declg` : résolution spatiale, décalage en longitude entre les coins des pixels. (0.027)

- declat : résolution spatiale, décalage en latitude entre les coins des pixels. (0.027)
- prec\_co : précision de la résolution (3.e-4)
- exc : excentricité de la terre. (0 0.016724)
- obl : obliquité de la terre. (23.447)
- xlsper : précession de la terre. (282.16)
- nherb : nombre d'espèces herbacées. (0)
- nbush : nombre d'espèces de buissons. (0)
- ntree : nombre d'espèces d'arbres. (16)
- n : nombre d'espèces de cultures. (0)
- fil ext inp weather : extension des fichiers d'entrée (.dat)
- fil ext results : extension des fichiers de sortie (.res)

### 3.6.2) Description des fichiers d'entrée

#### 3.6.2.1) Fichiers d'entrée climatique

La simulation principale est effectuée sur base de données climatiques journalières sorties du modèle COSMO-CLM et du modèle GSWP3-W5E5.

COSMO-CLM est un modèle climatique régional non-hydrostatique. Il a été conçu pour des prévisions météorologiques numériques opérationnelles et pour de nombreuses applications scientifiques, couvrant les échelles méso- $\beta$  et méso- $\gamma$ . Le modèle se base sur les équations primitives de la thermo-hydrodynamique et utilise de nombreux schémas de paramétrisation pour représenter de nombreux processus physiques. C'est un modèle à grille développé avec un objectif de haute résolution spatiale. Le modèle peut se baser sur des observations historiques pour initialiser ses simulations. (Schättler *et al.*, 2018)

GSWP3-W5E5 est une combinaison de données GSWP3 et W5E5. GSWP3 est une banque de données globale (provenant de réanalyses climatiques) fournissant des données sur l'humidité, la température, le ruissellement et les flux de surface (Dirmeyer, s.d.). W5E5 est une banque de données globale à résolution spatiale de 0,5°, combinant les données de réanalyse ERA5 avec celles du projet WATCH (Water and Global Change) (Karger *et al.*, 2023).

Les données générées par le modèle COSMO-CLM couvrent la période allant de 1980 à 2021 et les données générées par GSWP3-W5E5 couvrent la période allant de 1901 à 1979. La simulation commence en 1790 afin de représenter les parcelles les plus anciennes. En l'absence de données climatiques pour les années 1790 à 1900, il a fallu utiliser en boucle les années 1901 à 1920 comme données climatiques d'entrée pour les années précédant 1901.

Il faut fournir 6 variables climatiques avec un pas de temps journalier à CARAIB : la température moyenne (tem), l'amplitude thermique, c'est-à-dire la différence entre la température maximale et minimale du jour (dte), les précipitations (prc), la vitesse du vent (wnd), l'humidité relative (rhu) et le flux de rayonnement solaire incident (fsol). Il faut créer un fichier par année pour chacune de ces variables.

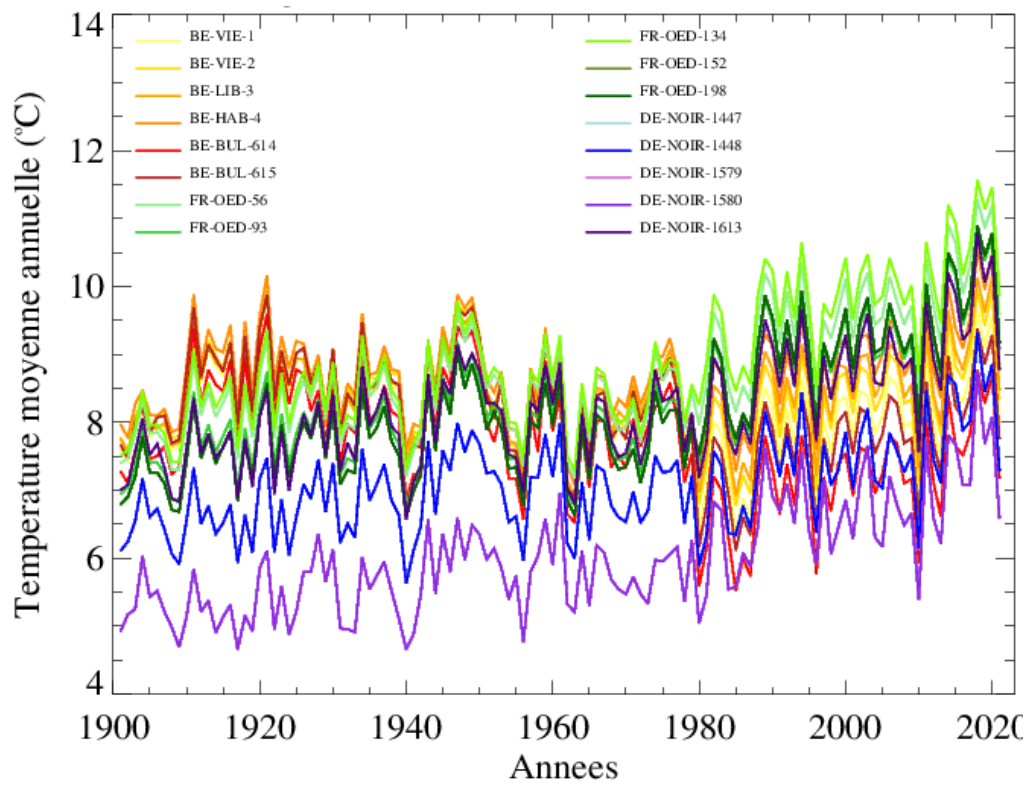


Figure 57 Température moyenne annuelle des différents sites de 1901 à 2021 basée sur COSMO-CLM et GSWP3

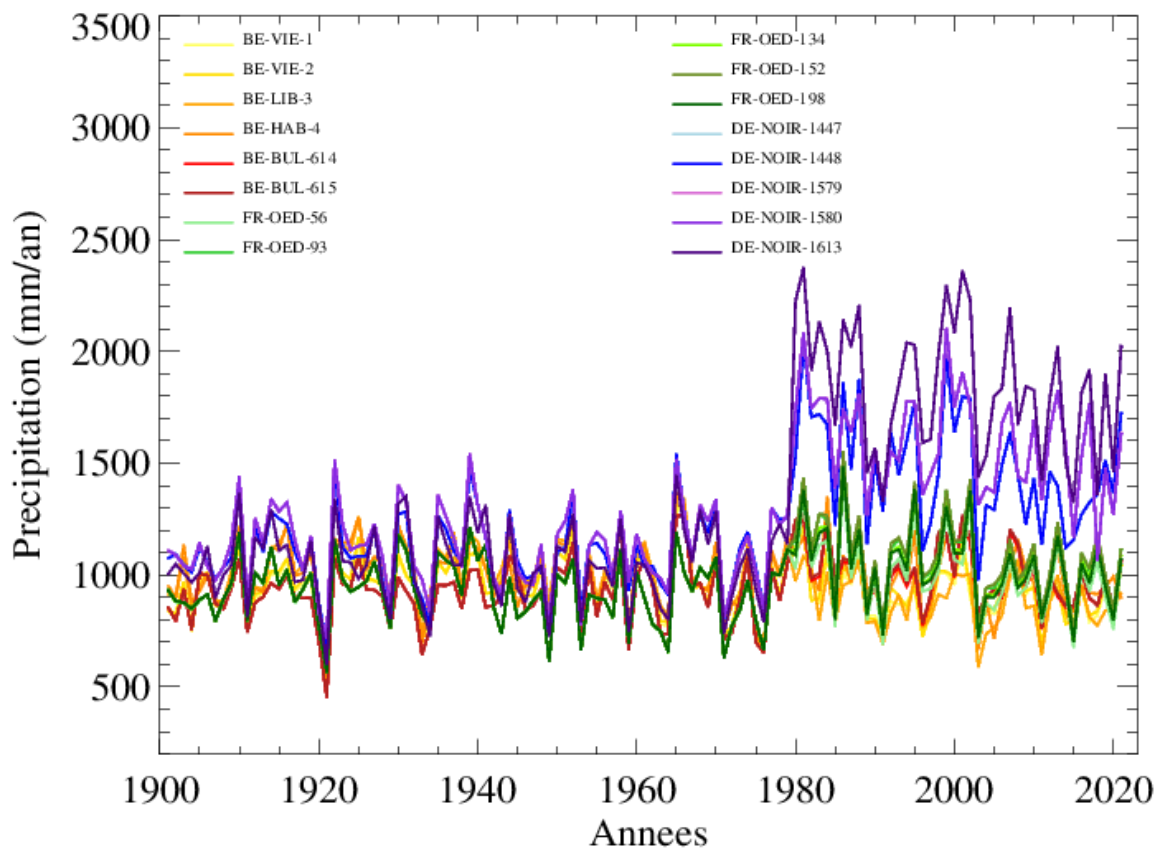


Figure 58 Précipitation annuelle des différents sites entre 1901 et 2021 basée sur COSMO-CLM et GSWP3

Des données d'entrées climatiques futures sont également utilisées afin de réaliser une projection future des résultats. La simulation COSMO-CLM de l'étude de Ugolotti *et al.* (2023) a été reprise, elle

a été réalisée en Europe de l'Ouest pour la période allant de 1980 à 2070 en considérant le scénario climatique RCP8.5. Les biais de cette simulation ont été corrigés par comparaison entre les observations et la simulation de la période historique (1980 – 2020).

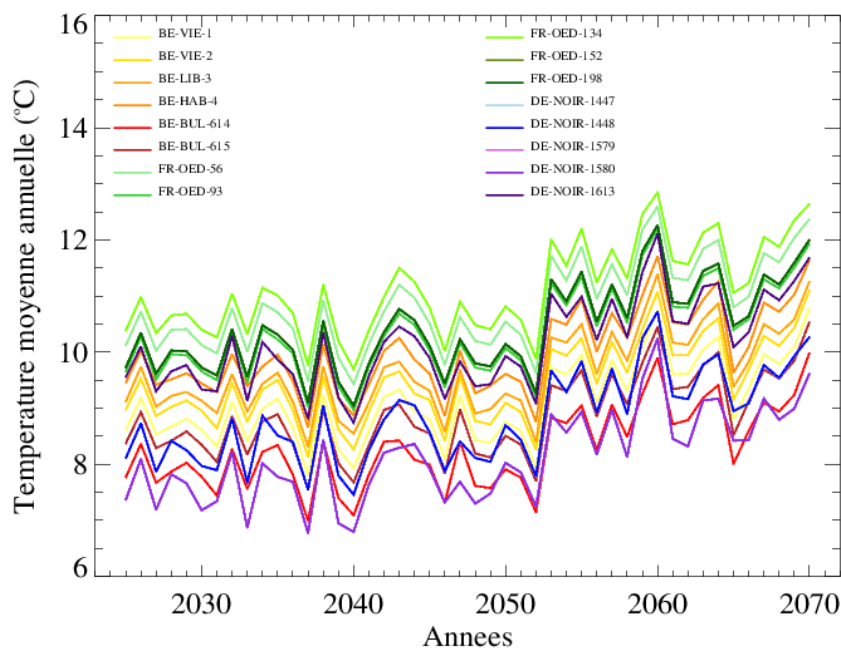


Figure 59 Température moyenne des différents sites de 1925 à 2070 basée sur la simulation COSMO-CLM (RCP 8.5)

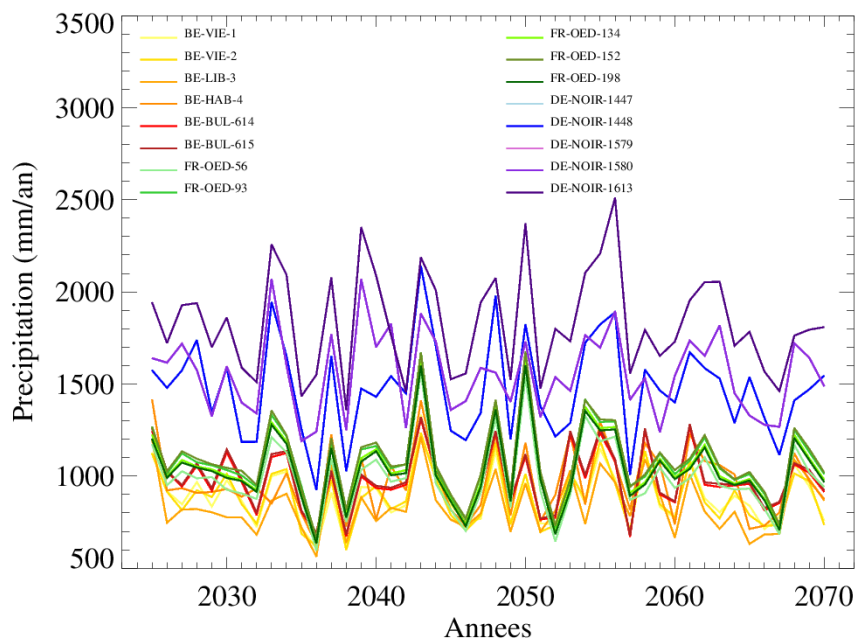


Figure 60 Précipitation moyenne annuelle des différents sites entre 2025 et 2070 basée sur la simulation COSMO-CLM (RCP 8.5)

### 3.6.2.2) Fichier ecotxt.dat

Le fichier ecotxt.dat reprend une série d'informations pour caractériser le sol de la zone simulée, le fichier est réalisé sous cette forme (figure 61) : numéro du pixel, longitude, latitude, numéro de classification du sol de la FAO, pourcentage d'argile, pourcentage de limon, pourcentage de sable,

altitude (m), couleur du sol (de sombre 0 à claire 1) et fraction de continent dans le pixel. L'altitude provient d'un fichier réalisé précédemment (elev\_WC.dat).

File	Edit	View	Search	Tools	Documents	Help					
1	5.9810	50.2777	22	23.50	34.10	42.40	541.	0.50	1.000		
2	5.9588	50.3288	22	20.74	34.90	44.37	502.	0.50	1.000		
3	5.2456	50.0108	22	23.50	34.10	42.40	452.	0.50	1.000		
4	5.4647	49.7756	21	20.74	34.90	44.37	391.	0.50	1.000		
5	6.2979	50.3635	22	20.74	34.90	44.37	653.	0.50	1.000		
6	6.3102	50.3616	22	20.74	34.90	44.37	541.	0.50	1.000		
7	7.3566	48.6067	101	15.00	17.00	68.00	518.	0.50	1.000		
8	7.3342	48.6005	101	15.00	17.00	68.00	610.	0.50	1.000		
9	7.3393	48.5967	101	15.00	17.00	68.00	494.	0.50	1.000		
10	7.3310	48.5952	101	15.00	17.00	68.00	640.	0.50	1.000		
11	7.3468	48.5909	101	15.00	17.00	68.00	640.	0.50	1.000		
12	8.3212	48.0248	22	20.56	34.89	44.56	885.	0.50	1.000		
13	8.3217	48.0248	22	20.56	34.89	44.56	885.	0.50	1.000		
14	7.8506	47.8399	101	20.56	34.89	44.56	1176.	0.50	1.000		
15	7.8499	47.8398	101	20.56	34.89	44.56	1176.	0.50	1.000		
16	8.2269	48.6346	22	20.56	34.89	44.56	609.	0.50	1.000		

Figure 61 Fichier ecotxt.dat de CARAIB

### 3.6.2.3) Fichiers de fractionnement et de gestion

Le fichier de fractionnement fournit une information au modèle sur la répartition des essences dans le pixel. Le fichier créé indique que chaque site contient uniquement des épicéas avec leurs valeurs de traits propres. Le fichier de gestion permet de modéliser l'action humaine sur la parcelle, ce fichier est utilisé pour planter la végétation à la date réelle. Cela est effectué en réalisant une mise à blanc l'année précédant la plantation. Cette opération permet une comparaison entre les biomasses réelle et simulée. La gestion n'a pas pu être réalisée sur les sites du Bas-Rhin où la date de plantation n'est pas connue.

### 3.6.2.4) Fichier d'entrée des caractéristiques des plantes

Il faut donner en entrée de CARAIB une série de fichiers contenant des caractéristiques des plantes (types fonctionnels ou espèces) à modéliser. De base, ces fichiers contiennent des informations sur les traits des plantes, leur tolérance aux facteurs climatiques, la longévité naturelle de la plante ... Dans le cadre de cette étude, ces fichiers ont été modifiés afin d'avoir seize *Picea abies* différents pour les seize sites. La valeur de certains traits fonctionnels de ces fichiers a été modifiée avec la valeur mesurée sur le terrain (tableaux 6 et 8 et figure 64). Les valeurs utilisées dans CARAIB précédemment pour ces traits, provenant de la littérature, valaient 0,01 mol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> pour g<sub>0</sub>, 0,008 m<sup>2</sup>.gC<sup>-1</sup> pour SLA et 55 mol.mol<sup>-1</sup> pour C/N des aiguilles.

## 3.7) Calibration de g<sub>1</sub>

Pour rappel, la plante réalise un fractionnement lors de la photosynthèse captant préférentiellement l'isotope <sup>12</sup>C du CO<sub>2</sub> de l'air. CARAIB calcule ce fractionnement en utilisant le rapport de la concentration de dioxyde de carbone dans le milieu intercellulaire (c<sub>i</sub>) et dans l'atmosphère (c<sub>a</sub>), ainsi que la conductance stomatique (g<sub>s</sub>) modélisée par Ball-Berry. Comme la photosynthèse, ce calcul est réalisé toutes les deux heures.

Après simulation, le modèle donne en sortie une valeur de fractionnement isotopique moyennée sur l'année pour chaque type de plante modélisé sur chaque site. Il faut retirer ce fractionnement isotopique au δ<sup>13</sup>C de l'atmosphère afin d'obtenir une estimation du δ<sup>13</sup>C moyen de la plante (ou de la feuille). La valeur du δ<sup>13</sup>C de l'atmosphère en 2021 a été estimée à -8,5 ‰.

Dans un but de calibration, il faut faire en sorte que le modèle fractionne le <sup>13</sup>C de la même façon que les épicéas observés, le δ<sup>13</sup>C des sites simulés par CARAIB et celui mesuré par spectrométrie de masse

(des aiguilles) doivent être égaux. Cela est possible par une modification de la pente de la conductance stomatique liée à la plante, la variable g1 de Ball Berry. Au départ, la valeur (sans dimension) attribuée à g1 valait 9,3 et était identique pour chaque site. Cette valeur est modifiée de manière rétroactive afin de modéliser la conductance réelle des plantes de chacun des sites. Cette modification du g1 est faite pour égaliser les  $\delta^{13}\text{C}$  pour l'année 2021 (année où il y a des observations et une simulation). Si la valeur simulée par CARAIB est inférieure à celle mesurée, il faut diminuer le g1 jusqu'à les égaliser.

La calibration fonctionne pour l'ensemble des sites, la valeur de g1 restant dans le même ordre de grandeur que la valeur initiale. La valeur de g1 varie de 1,4 (BE-BUL-614) à 11,2 (FR-OED-134). (Tableau 5)

Tableau 5 Valeurs de g1 utilisées pour la simulation

Sites	g1
BE-VIE-1	5,7
BE-VIE-2	8,2
BE-LIB-3	5,0
BE-HAB-4	3,7
BE-BUL-614	1,4
BE-BUL-615	1,7
FR-OED-56	6,5
FR-OED-93	7,7
FR-OED-134	11,2
FR-OED-152	10,0
FR-OED-198	6,8
DE-NOIR-1447	3,0
DE-NOIR-1448	1,9
DE-NOIR-1579	7,6
DE-NOIR-1580	9,6
DE-NOIR-1613	4,7

### 3.8) Indicateurs utilisés pour l'interprétation des résultats

Les analyses statistiques ont été effectuées sur RStudio en respectant un intervalle de confiance de 95% (p-valeur < 0,05). Le coefficient de corrélation de Pearson et l'erreur quadratique moyenne ont été utilisés pour la validation du modèle.

Le coefficient de corrélation de Pearson est utilisé :

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x}) \cdot (y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 \cdot (y_i - \bar{y})^2}}$$

Où x sont les valeurs mesurées et y les valeurs simulées,  $\bar{x}$  et  $\bar{y}$  sont les valeurs moyennes, n est le nombre de couple observation/simulation.

Ce coefficient de corrélation est un test paramétrique qui mesure la force et la direction de la relation linéaire entre deux variables continues. Il varie de -1 à 1, où 1 indique une relation linéaire positive parfaite, -1 une relation linéaire négative parfaite, et 0 aucune relation linéaire. On peut l'utiliser lorsque les deux variables sont quantitatives, distribuées normalement, et que leur relation est linéaire. Ces conditions ont été vérifiées avant l'application du test et la significativité statistique est vérifiée à partir de la p-valeur.

Le coefficient de corrélation de Spearman est utilisé :

$$\rho = 1 - \frac{6 \sum d_i^2}{n \cdot (n^2 - 1)}$$

Où n est le nombre d'observation et d est la différence de rang.

Le coefficient de corrélation de Spearman est un test non-paramétrique qui mesure la corrélation monotone entre deux variables. Il varie également entre -1 et 1. Il est utilisé dans cette étude lorsque les conditions de validité de Pearson ne sont pas respectées. Il ne nécessite pas que les variables suivent une distribution normale ni que la relation soit linéaire.

La condition de normalité est vérifiée à partir du test de Shapiro-Wilk, qui compare la distribution observée des données à une distribution normale théorique. Si la p-valeur du test est inférieure à un seuil significatif (0,05), on rejette l'hypothèse nulle de normalité, indiquant que les données ne sont pas normalement distribuées.

L'erreur quadratique moyenne (RMSE) est également calculée :

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^n (x_i - y_i)^2}$$

Le test de Wilcoxon est un test non-paramétrique qui permet de regarder si la différence entre deux échantillons est statistiquement significative. Il évalue les différences entre les paires de mesure. Il est particulièrement utile lorsque les données ne suivent pas une distribution normale ou lorsque les échantillons sont petits.

### 3.9) Identification des périodes de sécheresse

#### 3.9.1) Période actuelle

Les sécheresses sont des périodes caractérisées par un manque d'eau. On distingue les sécheresses météorologique et édaphique. La sécheresse météorologique est liée à un manque de précipitation sur le territoire tandis que la sécheresse édaphique est liée à un manque d'eau dans le sol. Cette dernière est dépendante de la sécheresse météorologique mais également de la capacité de rétention en eau du sol. Le contenu en eau du sol est utilisé pour identifier les sécheresses principales qui seront analysées dans cette étude, c'est cette eau qui est directement utilisée par la plante. Les sécheresses principales qui ont eu lieu depuis 1901 sont les sécheresses des années 1921, 1949, 1959, 1976, 2003, 2011, 2018, 2019 et 2020 (figure 61).



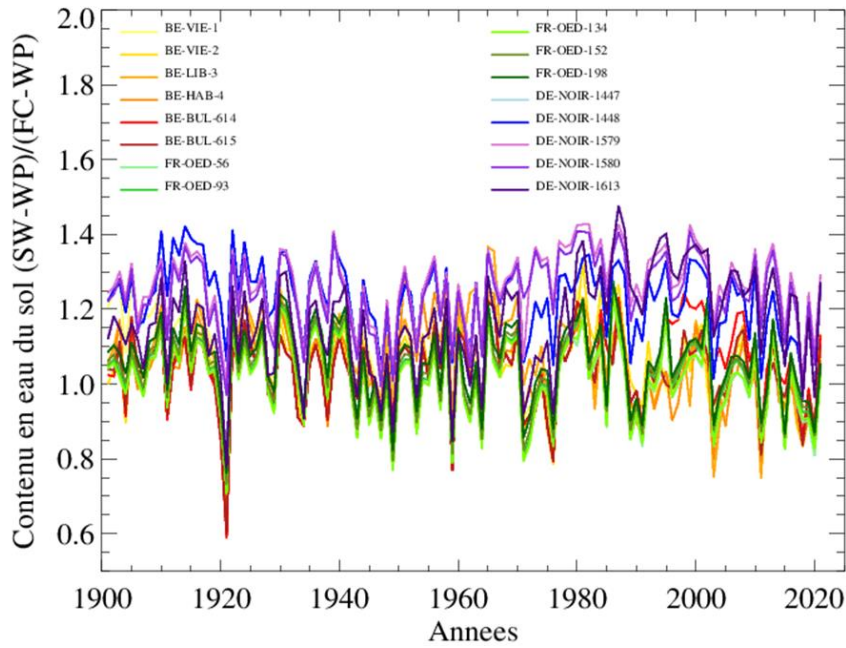


Figure 62 Contenu en eau du sol moyen des différents sites entre 1901 et 2021 basé sur COSMO-CLM et GSWP3

### 3.9.2) Projection future

Le contenu en eau du sol est également utilisé pour identifier les sécheresses principales de la simulation future de COSMO-CLM analysées dans cette étude. Les sécheresses principales identifiées sont les années 2032, 2035, 2036, 2038, 2046, 2057, 2059, 2060, 2063, 2064, 2066, 2067 et 2070. Ce sont les années qui ont, en moyenne pour l'ensemble des sites, un contenu en eau du sol inférieur à la capacité au champ.

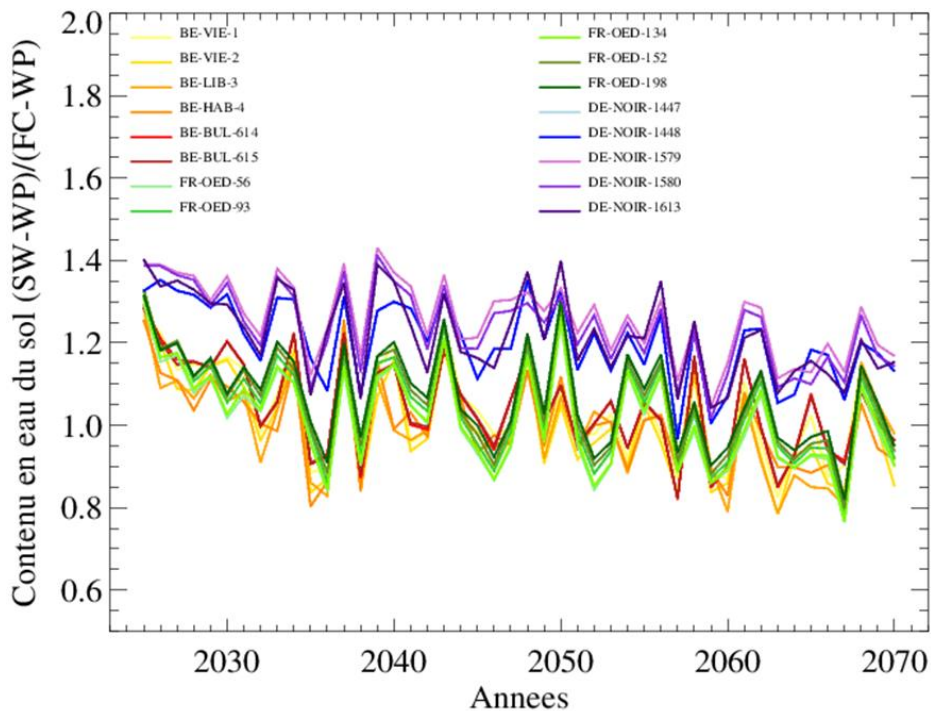


Figure 63 Contenu en eau du sol moyen des différents sites entre 2025 et 2070 basé sur la simulation COSMO-CLM (RCP 8.5)

## 4) Résultats et interprétation

Cette section reprend les divers résultats obtenus dans cette étude. Elle est divisée en cinq parties.

La première partie reprend les mesures obtenues des différents traits fonctionnels mesurés sur le terrain (conductance stomatique minimale, surface foliaire spécifique, rapport C/N et  $\delta^{13}\text{C}$ ). Chaque mesure effectuée est indiquée dans cette section, ainsi que la valeur moyenne du trait fonctionnel pour chacun des sites.

La seconde partie reprend les mesures utilisées pour la validation du modèle, c'est-à-dire les mesures de LAI et les mesures de productivité obtenues par les différents inventaires permanents.

La troisième partie est consacrée à la validation du modèle CARAIB à l'échelle locale pour l'essence *Picea abies* présente sur les seize sites. La validation se fait par comparaison entre les données mesurées (données de validation) et les données simulées. Trois variables sont utilisées dans cette sous-section pour réaliser la validation : la productivité primaire nette (NPP), la biomasse et le LAI.

La quatrième partie est une analyse passée de l'évolution des différents sites. Les évolutions de la productivité nette, de la productivité brute, de la biomasse et de la *water use efficiency* sont analysées, en mettant l'accent sur les périodes de sécheresses identifiées.

La cinquième partie est une analyse similaire à celle de la quatrième mais dans le cadre d'une projection future réalisée par COSMO-CLM sur 2025-2070, en suivant le scénario climatique RCP8.5.

### 4.1) Mesures des traits fonctionnels

#### 4.1.1) Conductance stomatique minimale

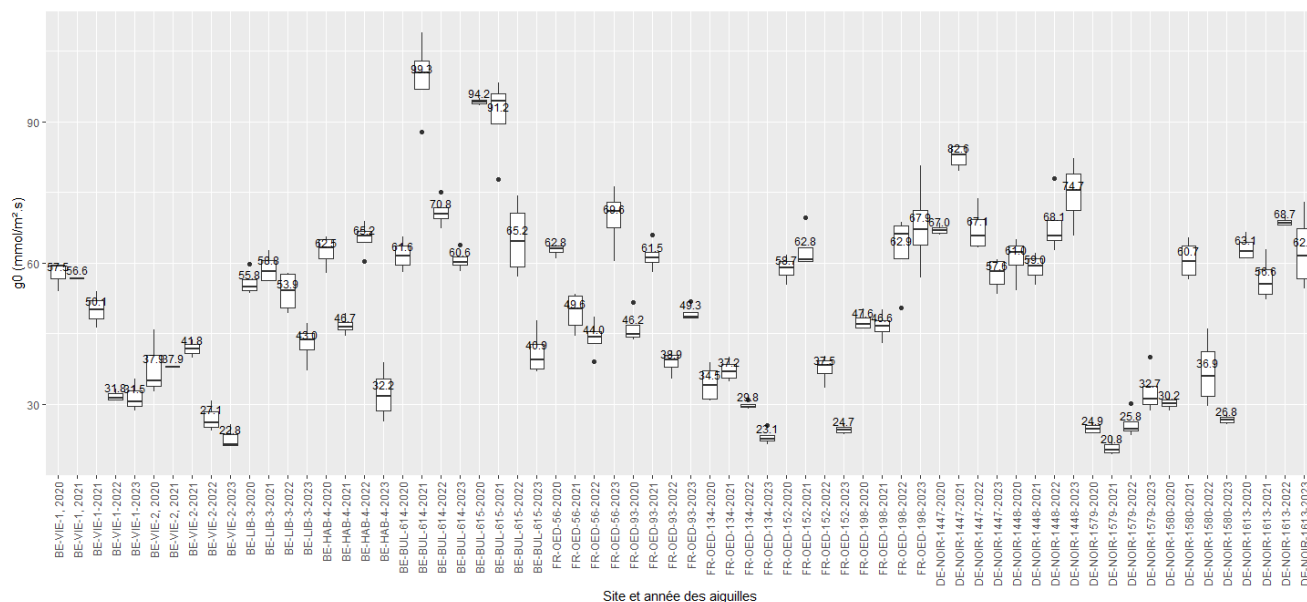


Figure 64 Boîtes à moustaches de la conductance stomatique minimale  $g_0$  mesurée pour chaque site en fonction de l'année des aiguilles

La figure 64 ci-dessus reprend les valeurs de conductance stomatique minimales mesurées sur le terrain. Le  $g_0$  des aiguilles des différentes années d'un même site a été moyenné et intégré dans CARAIB afin d'obtenir un  $g_0$  moyen du site. Plusieurs mesures d'un même échantillon ont été réalisées à l'aide du poromètre-SC1. En général, les boîtes à moustaches montrent une dispersion assez légère

des mesures. Il existe tout de même des valeurs extrêmes pouvant remettre en cause l'exactitude de chaque mesure. Effectuer une moyenne sur l'ensemble des mesures d'un même site permet de diminuer le risque d'une mauvaise mesure et permet d'obtenir le g0 le plus représentatif possible de la parcelle. Il est ainsi obtenu un g0 entre 26 et 73 mmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> pour chaque site.

#### 4.1.2) Surface foliaire spécifique (SLA)

Tableau 6 Surface foliaire spécifique mesurée pour chaque site en fonction de l'année des aiguilles

Site	SLA aiguilles de 2020 (cm <sup>2</sup> /g)	SLA aiguilles de 2021 (cm <sup>2</sup> /g)	SLA aiguilles de 2022 (cm <sup>2</sup> /g)	SLA aiguilles de 2023(cm <sup>2</sup> /g)	SLA moyen du site (m <sup>2</sup> . (g C) <sup>-1</sup> )	Écart type
BE-VIE-1	51,18	81,70	60,28	35,68	0.0115	19,0
BE-VIE-2	61,33	48,66	42,03	84,04	0.0119	18,5
BE-LIB-3	56,30	58,14	68,63	71,67	0.0126	7,61
BE-HAB-4	55,70	55,41	55,36	64,82	0.0118	4,67
BE-BUL-614	53,38	50,70	70,18	73,56	0.0122	11,6
BE-BUL-615	44,70	45,29	59,93	61,79	0.0105	9,19
FR-OED-56	35,56	48,66	54,74	53,04	0.0100	8,68
FR-OED-93	43,58	50,74	56,56	50,30	0.0103	5,31
FR-OED-134	46,83	49,90	52,11	54,42	0.0104	3,23
FR-OED-152	34,69	44,05	46,36	48,75	0.0089	6,15
FR-OED-198	35,02	29,19	39,19	39,96	0.0073	4,94
DE-NOIR-1447	35,46	38,71	42,90	41,15	0.0080	3,23
DE-NOIR-1448	37,27	40,27	42,79	40,19	0.0081	2,26
DE-NOIR-1579	41,62	39,85	43,68	45,64	0.0084	2,51
DE-NOIR-1580	52,88	58,64	53,58	58,98	0.0114	3,24
DE-NOIR-1613	44,34	46,68	51,44	54,93	0.0101	4,75

Le tableau 6 reprend les valeurs de surface foliaire spécifique mesurées sur le terrain. La SLA est sensible à de nombreuses conditions environnementales. Afin de représenter au mieux sa valeur par site, les mesures sur les aiguilles des différentes années sont moyennées. Il est d'ailleurs remarquable que les sites (Forêt-Noire) avec le moins de variation météorologique interannuelle (température, précipitation, ...) ont une faible variation de SLA d'année en année. La corrélation avec la température et la disponibilité en eau telle que décrite dans la littérature n'est pas retrouvée. Cependant, les valeurs faibles de SLA décrites par Poorter *et al.* (2009) pour les conifères sont bien retrouvées : ils ont estimé des valeurs de SLA allant de 22 à 125 cm<sup>2</sup>/g, avec une valeur moyenne de 44 cm<sup>2</sup>/g et la moyenne de SLA de l'ensemble des mesures effectuées sur le terrain est de 50,6 cm<sup>2</sup>/g.

#### 4.1.3) Rapport C/N, δ<sup>13</sup>C et proportion de carbone

Les tableaux 7, 8 et 9 reprennent les valeurs mesurées par le laboratoire. Afin de vérifier la qualité des mesures, la dispersion de la mesure du réplica est analysée.

Tableau 7 Pourcentage de carbone du bois et des aiguilles des différents sites

Sites	Pourcentage en carbone du bois	Pourcentage en carbone des aiguilles
BE-VIE-1	53,49	50,342
BE-VIE-2	51,59	49,365
BE-LIB-3	53,13	50,620
BE-HAB-4	52,66	49,137
BE-BUL-614	53,19	50,905

BE-BUL-615	54,11	50,290
FR-OED-56	54,46	48,052
FR-OED-93	51,92	48,772
FR-OED-134	53,26	48,942
FR-OED-152	53,00	48,692
FR-OED-198	54,37	49,275
DE-NOIR-1447	52,89	49,252
DE-NOIR-1448	52,02	49,415
DE-NOIR-1579	54,67	51,007
DE-NOIR-1580	55,01	49,057
DE-NOIR-1613	54,16	48,472

Tableau 8 Rapport C/N mesuré pour chaque site en fonction de l'année des aiguilles

Site	C/N des aiguilles de 2020 (mol.mol <sup>-1</sup> )	C/N des aiguilles de 2021 (mol.mol <sup>-1</sup> )	C/N des aiguilles de 2022 (mol.mol <sup>-1</sup> )	C/N des aiguilles de 2023 (mol.mol <sup>-1</sup> )	C/N moyen des aiguilles (mol.mol <sup>-1</sup> )
BE-VIE-1	44,47	45,13	41,06	41,09	42.9
BE-VIE-2	44,17	43,91	38,60	43,27	42.5
BE-LIB-3	41,77	36,40	38,88	46,35	40.9
BE-HAB-4	47,42	44 ,88	46,27	40,25	44.7
BE-BUL-614	39,35	40,00	37,30	40,58	39.3
BE-BUL-615	45,45	43,92	44,36	46,19	45.0
FR-OED-56	47,63	48,34	44,06	47,91	47.0
FR-OED-93	43,91	42,28	38,56	42,07	41.7
FR-OED-134	52,08	47,45	48,56	51,23	49.6
FR-OED-152	48,65	44,21	43,94	49,60	46.6
FR-OED-198	45,76	52,08	49,05	52,38	49.8
DE-NOIR-1447	58,42	56,61	49,71	48,47	53.3
DE-NOIR-1448	57,10	54,63	51,79	50,94	53.6
DE-NOIR-1579	53,62	53,23	49,35	49,39	51.4
DE-NOIR-1580	53,02	49,90	49,43	53,70	51.5
DE-NOIR-1613	53,12	53,86	51,95	49,29	52.05

Tableau 9  $\delta^{13}\text{C}$  mesuré pour chaque site en fonction de l'année des aiguilles

Sites	$\delta^{13}\text{C}$ mesuré (aiguilles 2020) (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ mesuré (aiguilles 2021) (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ mesuré (aiguilles 2022) (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ mesuré (aiguilles 2023) (‰)
BE-VIE-1	-29,26	-30,03	-29,08	-29,21
BE-VIE-2	-30,37	-30,52	-30,15	-30,23
BE-LIB-3	-30,63	-30,18	-29,99	-29,84
BE-HAB-4	-30,00	-29,46	-28,15	-29,91
BE-BUL-614	-29,32	-29,48	-29,53	-28,38
BE-BUL-615	-29,95	-29,68	-29,85	-28,98
FR-OED-56	-30,10	-30,23	-30,07	-29,44
FR-OED-93	-30,51	-30,37	-30,06	-29,32
FR-OED-134	-29,59	-30,56	-30,27	-29,56
FR-OED-152	-29,75	-30,72	-29,85	-29,58

FR-OED-198	-29,06	-29,84	-29,09	-29,00
DE-NOIR-1447	-29,12	-29,66	-29,41	-28,36
DE-NOIR-1448	-29,13	-29,24	-28,85	-27,82
DE-NOIR-1579	-28,89	-29,56	-28,68	-28,23
DE-NOIR-1580	-30,68	-31,26	-30,53	-29,99
DE-NOIR-1613	-30,20	-30,17	-30,31	-29,43

L'écart type du  $\delta^{13}\text{C}$  est de 0,13 %, celui des concentrations d'azote est de 0,09 % et celui des concentrations de carbone est de 1,42 %. Il faut donc considérer la présence d'une légère incertitude sur la mesure de carbone réalisée. Le rapport C/N moyenné pour les aiguilles des différentes années est intégré à CARAIB. Le rapport C/N est plus important dans les sites de la Forêt-Noire, les coûts de respiration dus à l'azote y sont moins importants.

#### 4.2) Présentation des données de validation

##### 4.2.1) Mesure de productivité (inventaire permanent)

Les tableaux repris en annexes (I et II) montrent les données reçues par Gembloux Agro-Bio Tech (Uliège) et ForstBW permettant la détermination de la productivité nette et de la biomasse.

##### 4.2.2) Mesure du *leaf area index* (LAI)

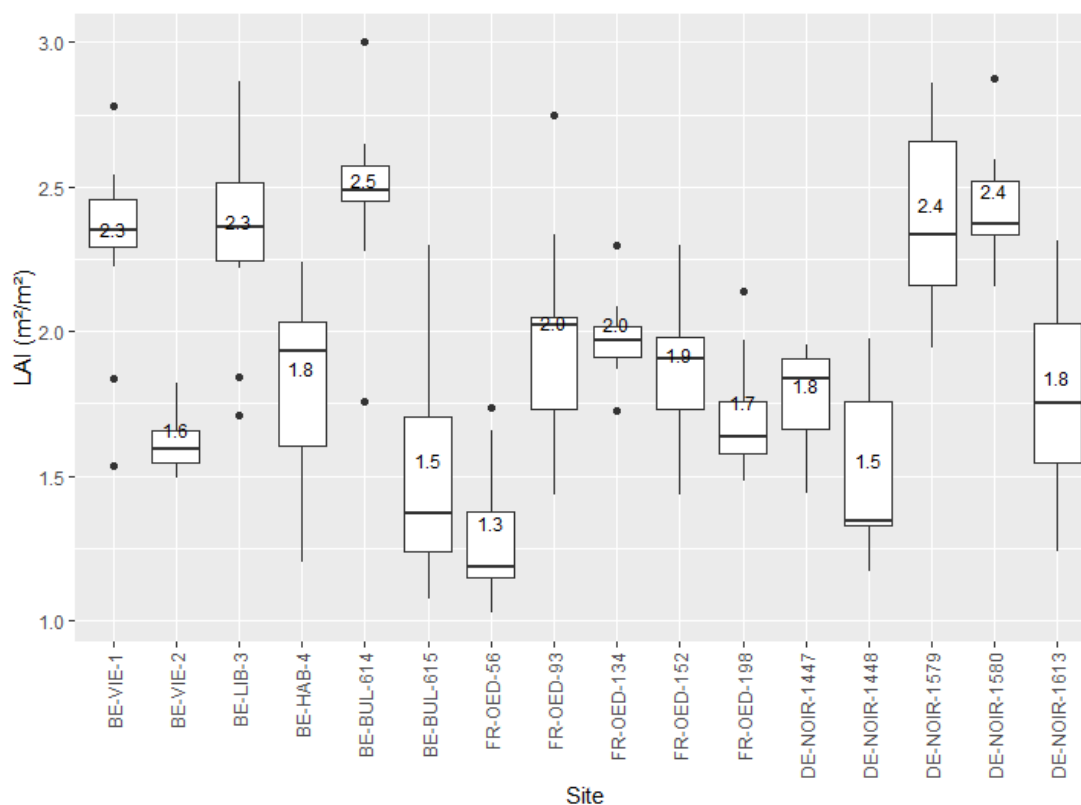


Figure 65 Boîtes à moustaches du LAI mesuré pour chaque site

Les moyennes du *leaf area index* (LAI) varient entre 1,3 et 2,5 m<sup>2</sup>.m<sup>-2</sup>. La figure 65 illustre une certaine disparité dans les mesures du LAI, en particulier pour les sites non uniformes. Il est donc essentiel de calculer une moyenne basée sur une dizaine de photographies pour représenter de manière précise le LAI moyen de chaque site.

### 4.3) Validation du modèle CARAIB

Dans cette section, le modèle sera validé de trois manières. Tout d'abord, la validation sera faite à partir de la productivité nette. Ensuite, elle sera réalisée à partir de la biomasse totale. Enfin, à partir du LAI. Dans ces trois sections, la validation sera faite sur base de la comparaison des valeurs simulées par le modèle CARAIB avec les valeurs mesurées sur le terrain. Divers indicateurs seront utilisés à cette fin.

#### 4.3.1) Validation par la NPP

La simulation lancée à partir des caractéristiques de *Picea abies* utilisées initialement dans le modèle CARAIB possède un coefficient de corrélation de Spearman modéré (0,49) entre les valeurs de productivité nette simulées et observées. Cette corrélation est statistiquement valide, la p-valeur valant 0,00067. L'erreur quadratique moyenne vaut 176,42 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>. L'ajout des mesures des traits réalisées sur le terrain ne permettent pas d'améliorer la simulation. La corrélation (Pearson) reste modérée et statistiquement significative, le coefficient de corrélation est de 0,33 et la p-valeur est de 0,03. L'erreur quadratique moyenne n'est pas réellement modifiée, RSME vaut 176,40 g C/m<sup>2</sup>.an<sup>-1</sup>. Le modèle représente modérément la variation annuelle de la productivité nette des différents sites observés et l'ajout des traits n'améliore pas la simulation. Dans les deux cas, la simulation surestime la productivité nette, la surestimation est de 21 % lors de simulation avant l'ajout des traits fonctionnels et de 23 % après l'ajout (représentant 132 g C/m<sup>2</sup>.an<sup>-1</sup>). Cette validation est uniquement réalisée avec les sites possédant des mesures de bonne qualité de productivité.

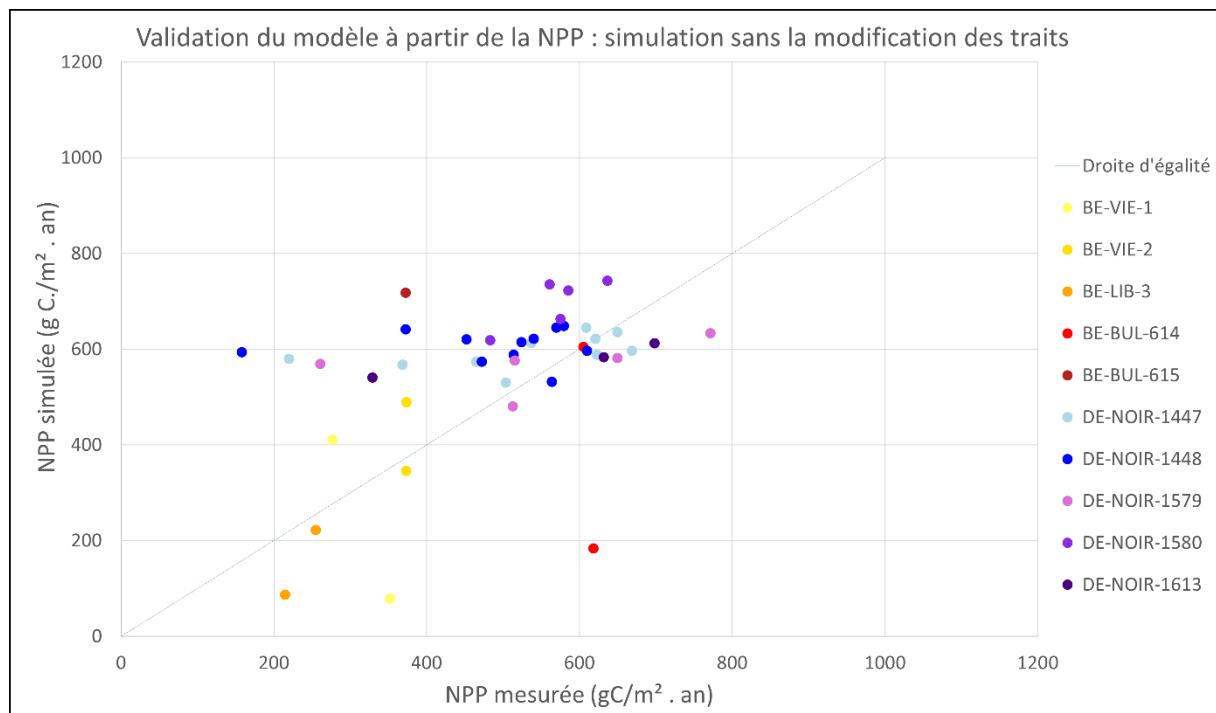


Figure 66 Validation du modèle par la NPP avant l'ajout des données de terrain

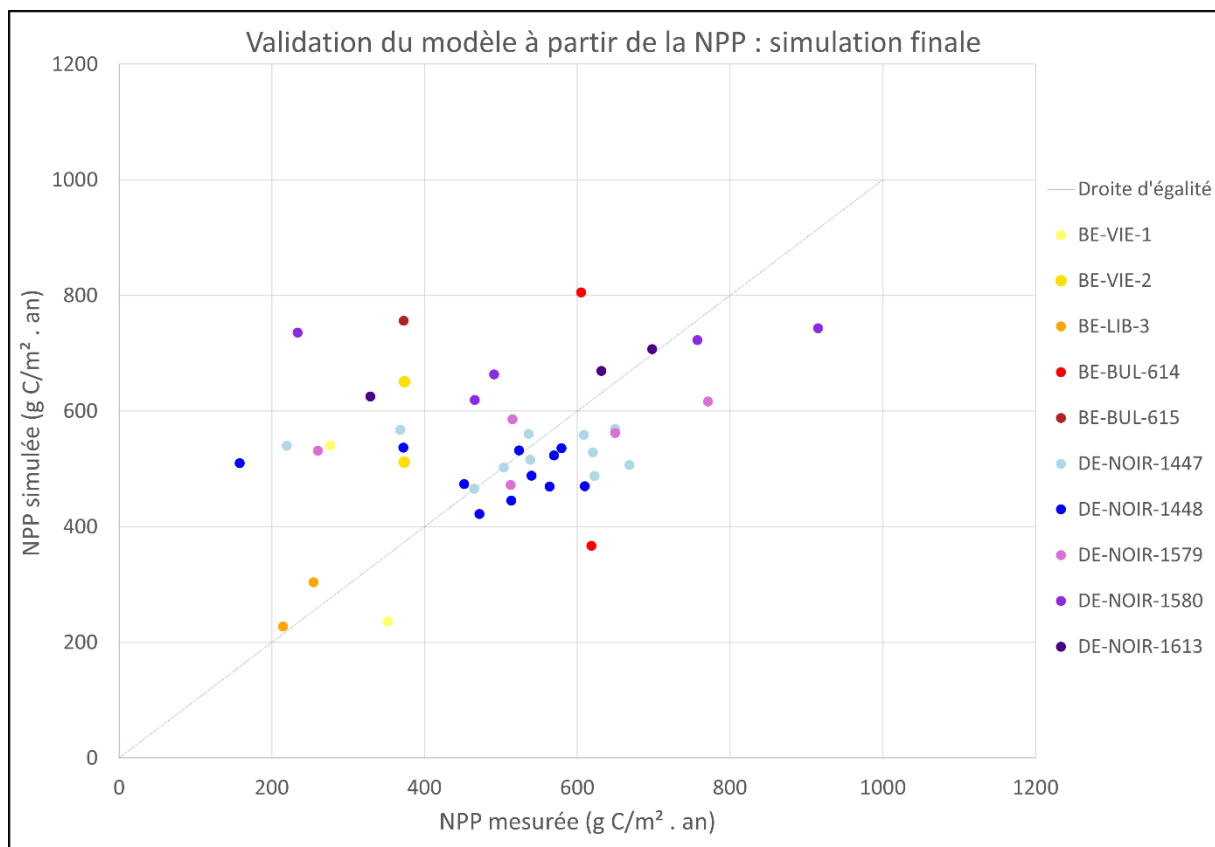


Figure 67 Validation du modèle par la NPP après l'ajout des données de terrain

#### 4.3.2) Validation par la biomasse

En ce qui concerne la biomasse, la simulation lancée à partir des caractéristiques de *Picea abies* utilisées initialement dans le modèle CARAIB possède une forte corrélation (Spearman) (0,75) entre les valeurs simulées et observées. Cette corrélation est statistiquement valide, la p-valeur valant 0,0118. L'erreur quadratique moyenne vaut 2393,21 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>. La simulation sous-estime très peu la biomasse mesurée, on retrouve une sous-estimation de 0,96 %. L'ajout des traits mesurés sur le terrain améliore la simulation. La corrélation (Spearman) devient très forte, le coefficient passe de 0,7 à 0,88. Celle-ci est également statistiquement significative avec une p-valeur de 0,00066. L'erreur quadratique moyenne diminue également, le RSME vaut à présent 1638,33 g C.m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>. L'ajout des traits augmente en moyenne la biomasse simulée, la simulation passe d'une légère sous-estimation à une légère surestimation (1,5 %). Le modèle représente mieux la biomasse générée sur une longue période que la variation interannuelle de la productivité. Cette validation est uniquement réalisée avec les sites possédant des mesures de bonne qualité de productivité.

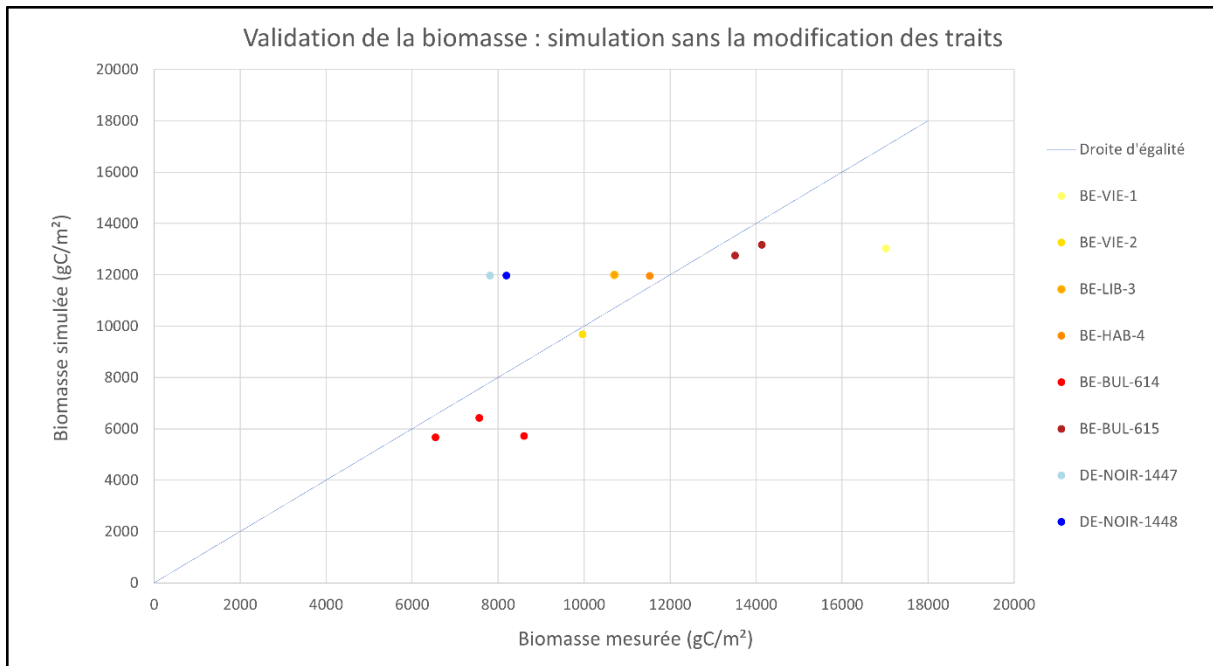


Figure 68 Validation du modèle par la biomasse avant l'ajout des données de terrain

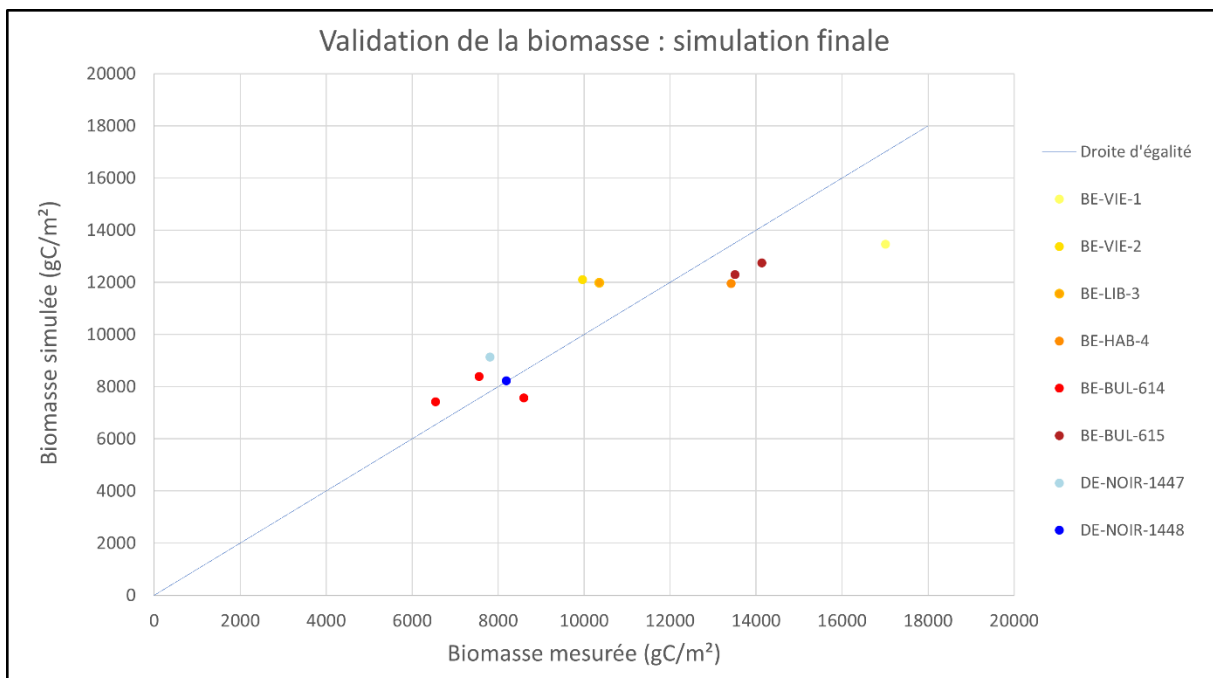


Figure 69 Validation du modèle par la biomasse après l'ajout des données de terrain

#### 4.3.3) Validation par le LAI

La validation par le LAI est réalisée pour l'entièreté des sites. La corrélation n'est pas statistiquement significative, elle n'est donc pas analysée. L'ajout des traits mesurés semble visuellement recentrer la ligne d'égalité entre LAI mesuré et simulé dans le nuage de points (figure 71). Cet ajout permet également de diminuer l'erreur quadratique moyenne, la faisant passer de  $0,66 \text{ m}^2/\text{m}^2$  à  $0,55 \text{ m}^2/\text{m}^2$ . Il fait aussi passer la simulation d'une sous-estimation (-9,12 %) du LAI à une surestimation (14,41 %).



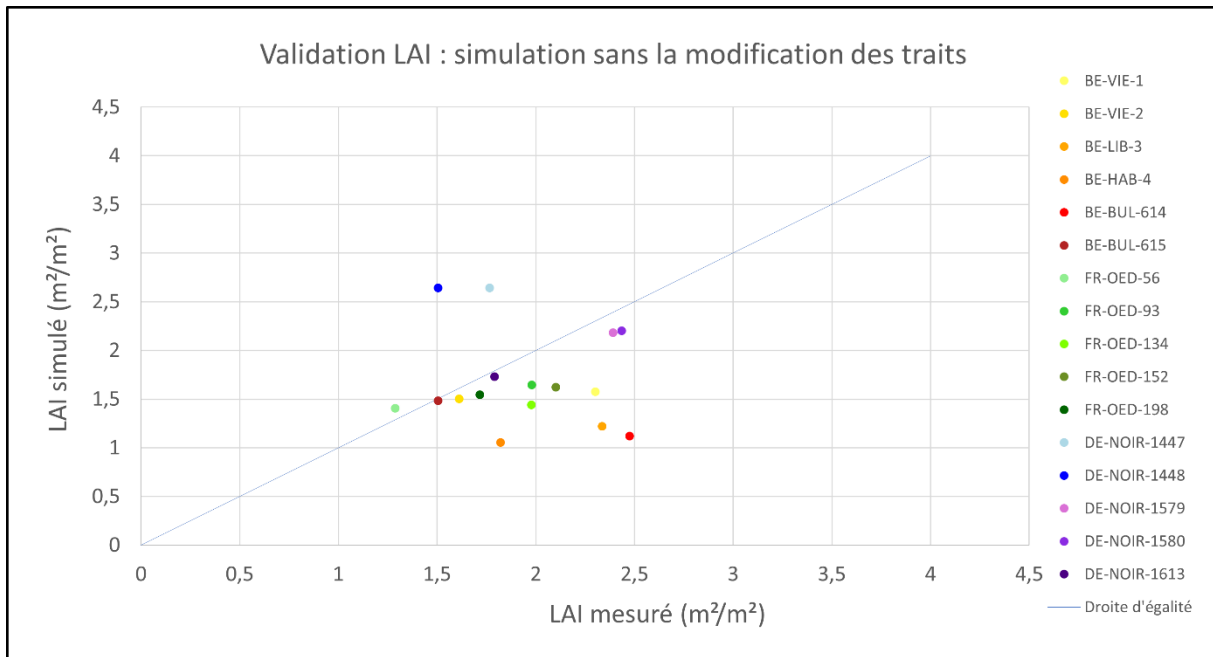


Figure 70 Validation du modèle par le LAI avant l'ajout des données de terrain

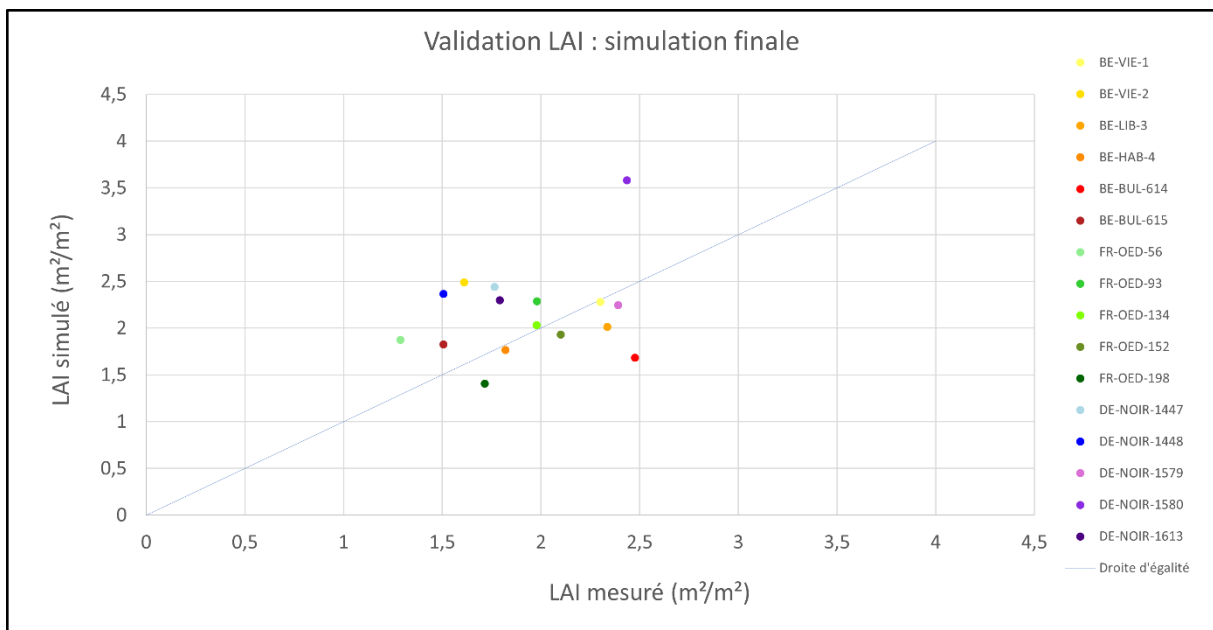


Figure 71 Validation du modèle par le LAI après l'ajout des données de terrain

#### 4.4) Analyse de la simulation : période passée et actuelle

Une fois la simulation validée et jugée suffisamment convaincante, il est possible d'analyser une série de résultats tout en gardant en tête les forces et les faiblesses de la simulation citées précédemment. Dans cette section, les évolutions passées de la productivité nette, de la productivité brute, de la biomasse et de la *water use efficiency* sont analysées, en mettant l'accent sur les périodes de sécheresses identifiées.

#### 4.4.1) Productivité primaire nette (NPP)

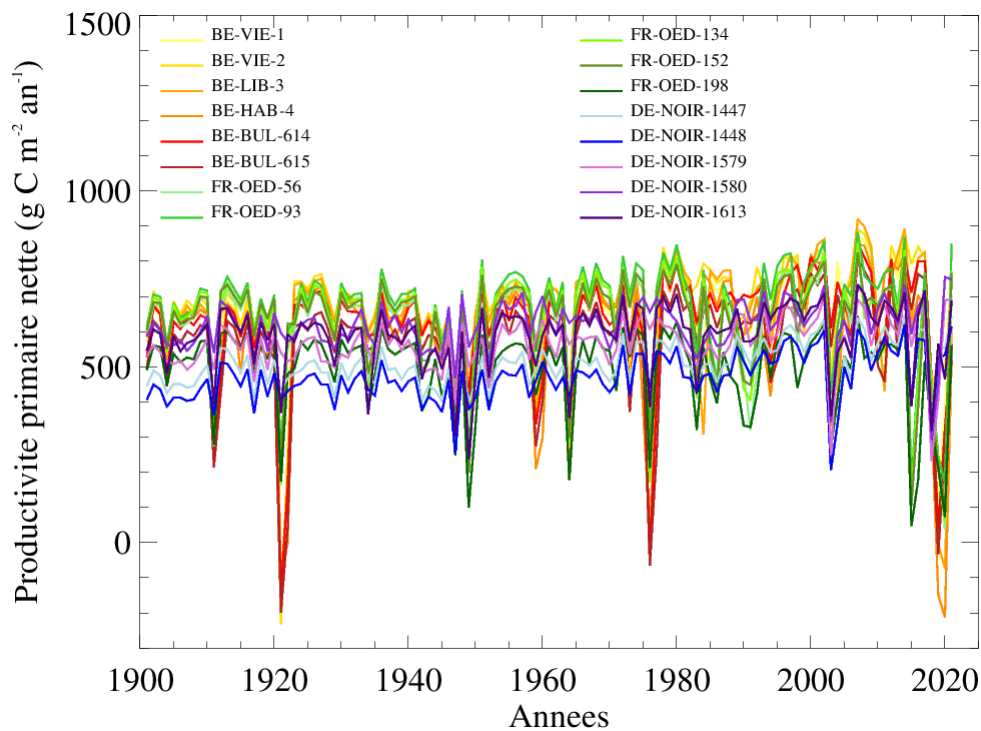


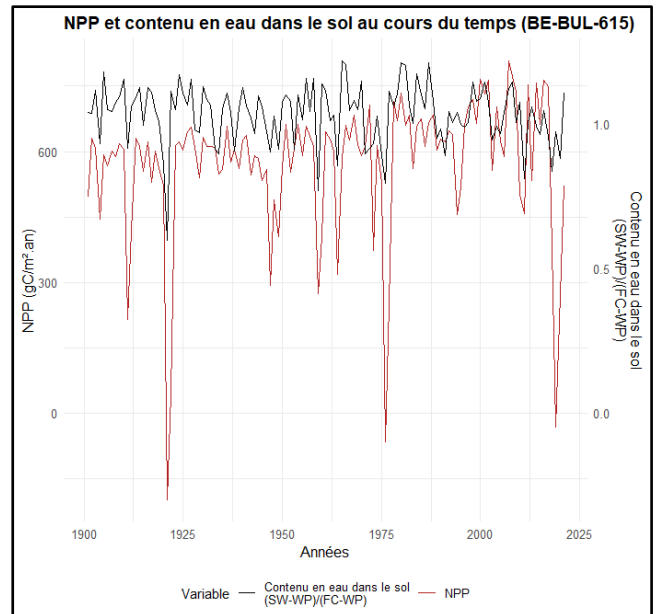
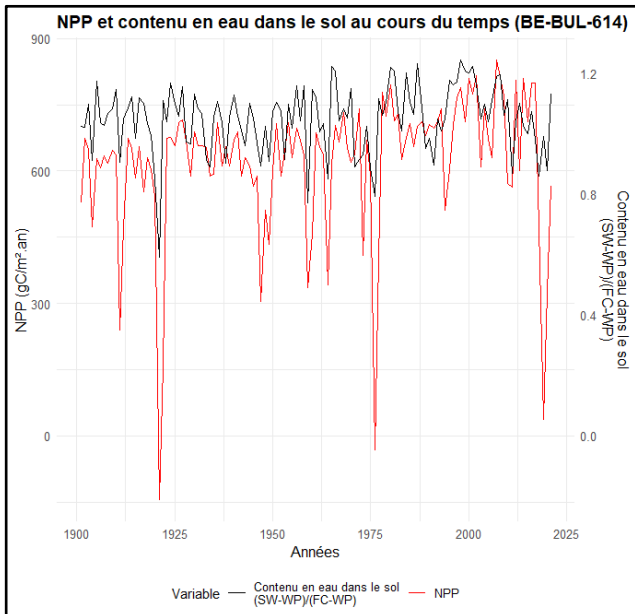
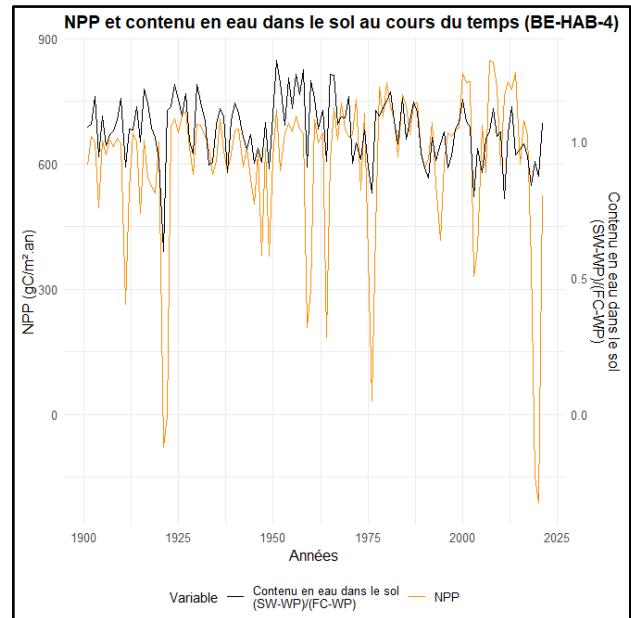
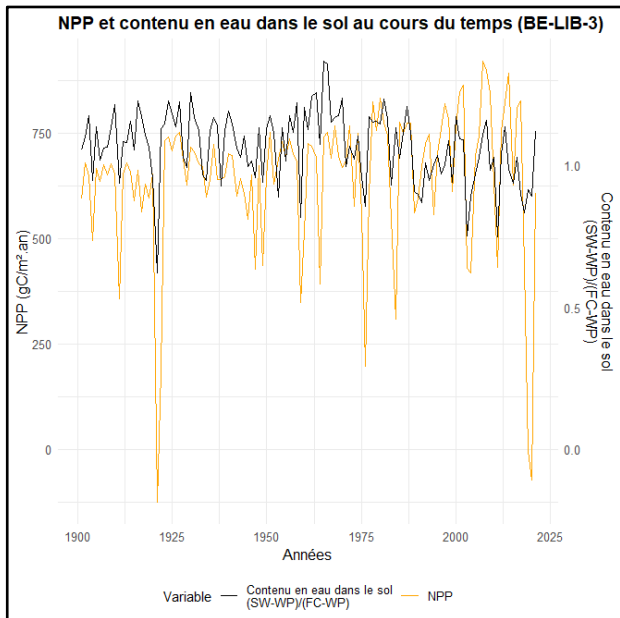
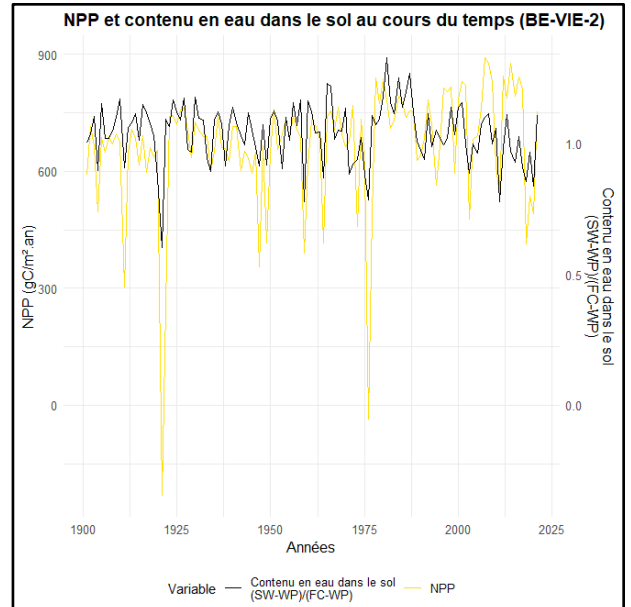
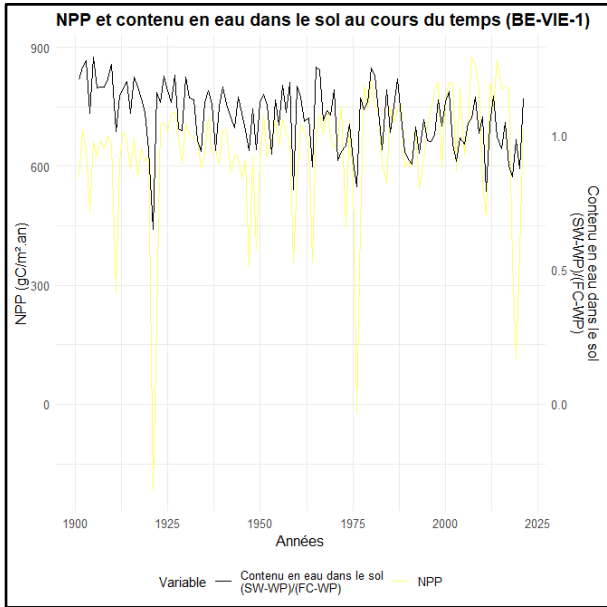
Figure 72 Variation de la productivité nette de l'ensemble des sites sur la période climatique connue

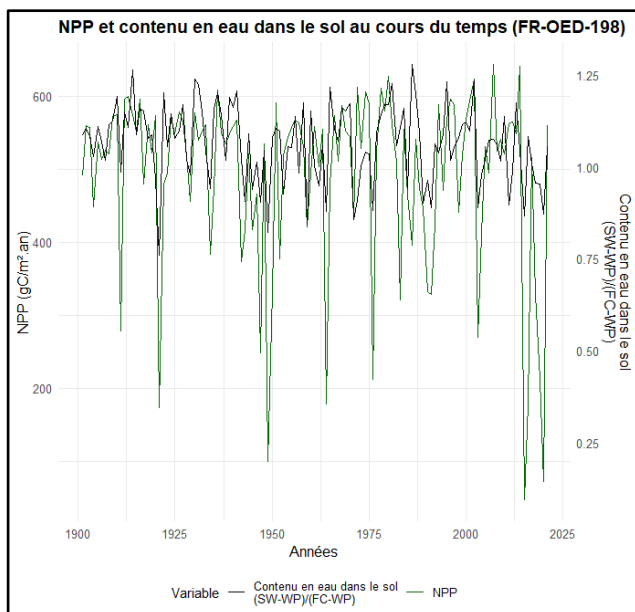
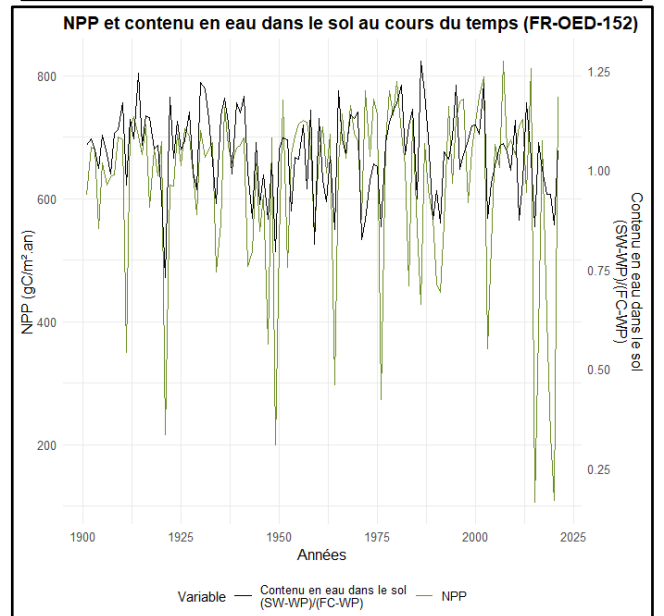
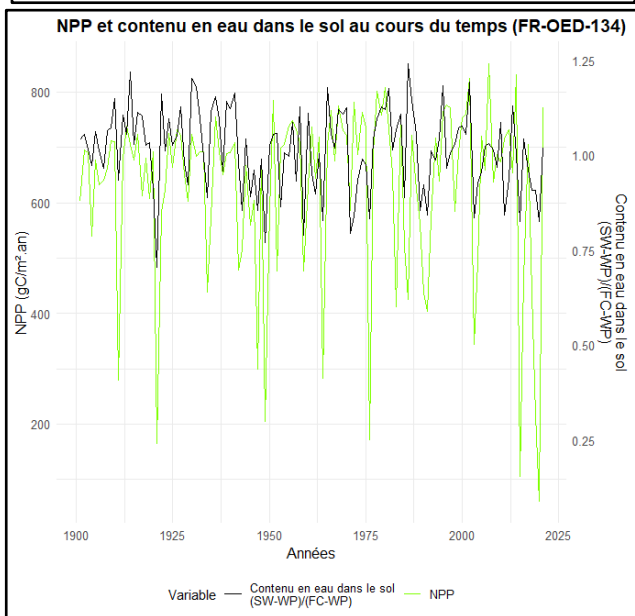
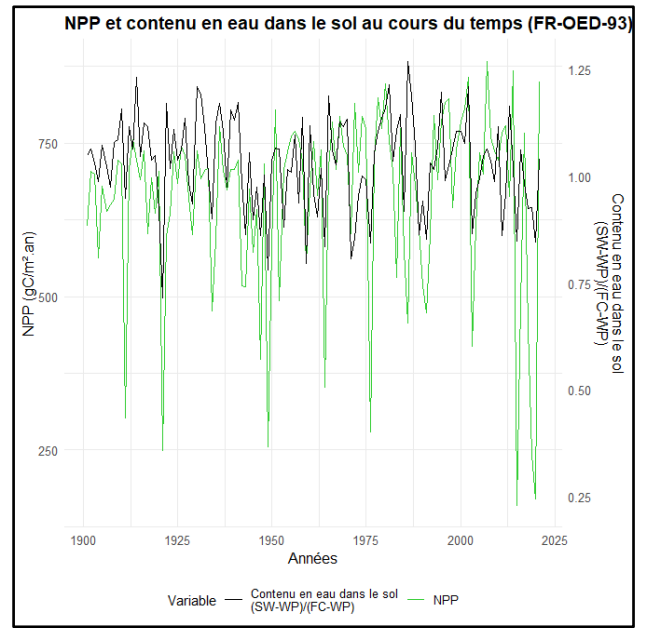
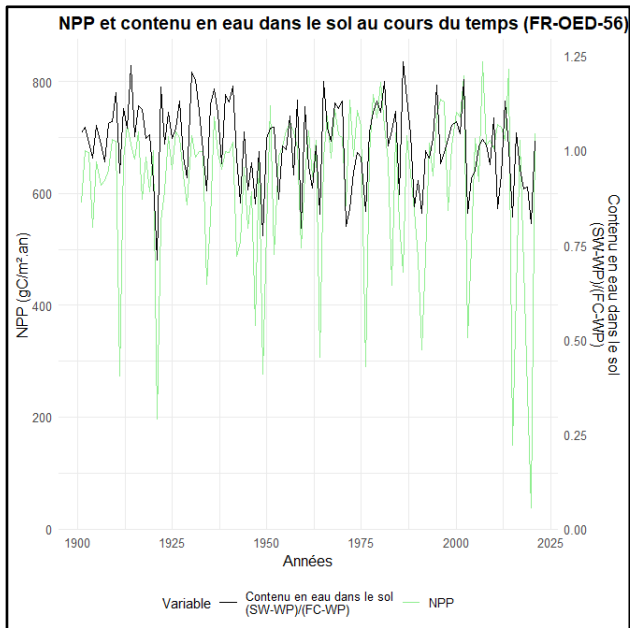
L'analyse de la productivité primaire nette suivante ne se base pas sur la date de plantation et ce afin de faciliter la comparaison entre les sites. L'influence des conditions météorologiques sur la productivité nette du lieu est analysée.

Une première analyse visuelle de la figure 72 met en évidence des valeurs minimales de NPP lors des périodes de sécheresse, cela de façon différenciée en fonction des sites qui ne semblent pas être impactés de la même manière. Pour vérifier que la différence entre la NPP moyenne et la NPP lors des périodes de sécheresses est statistiquement significative, un test Wilcoxon est réalisé (les données de NPP n'ont pas une distribution normale). Le test est réalisé sur deux groupes de données : les années identifiées comme sèches et les autres années. La NPP est statistiquement différente lors des années sèches ( $p$ -valeur  $< 0,05$ ) pour l'ensemble des sites en Belgique et dans le Bas-Rhin, ainsi que pour le site DE-NOIR-1613. Les quatre autres sites en Forêt-Noire n'ont pas une NPP statistiquement différente lors des périodes de sécheresses identifiées.

Il est judicieux de comparer la NPP avec le contenu d'eau dans le sol (caractéristique des sécheresses édaphiques) des différents sites. La figure 73 et les tableaux 10 à 25 sont notamment une comparaison étendue de ces variables : ils montrent qu'effectivement les sécheresses n'impactent pas les sites de la même façon. Les sites en Forêt-Noire sont caractérisés par des sols plus humides en moyenne et particulièrement résistants aux sécheresses, ne chutant quasiment jamais sous la valeur de la capacité au champ (à l'exception du site 1613, moins haut en altitude). Tandis que les autres sites (Bas-Rhin et Belgique) ont des sols en moyenne moins humides, pour lesquels le contenu en eau dans le sol peut chuter rapidement lors des périodes sèches. Cela se répercute sur la NPP, la corrélation entre les variables étant significative pour 15 des 16 sites ( $p$ -valeur  $< 0,05$ ). La résilience plus importante des sites en Forêt-Noire induit le fait qu'ils possèdent une NPP plus constante que les autres sites. La productivité primaire nette diminue bien moins lors des périodes de sécheresses, cela se vérifiant

visuellement mais également par l'analyse de la dispersion des données (écart-type plus faible pour les sites en Forêt-Noire). Ces sites n'étant quasiment pas impactés par un manque d'eau, la quantité d'eau dans le sol n'est pas une variable qui influence de façon importante la NPP. La corrélation entre la productivité primaire nette et le contenu en eau du sol est donc plus faible pour ces sites. Il faut tout de même noter que les sécheresses (2003) récentes commencent à avoir un impact sur les sites en Forêt-Noire, pouvant faire chuter la NPP sous les  $300 \text{ g C.m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ , de telles chutes de NPP étant déjà présentes au début du siècle pour les sites dans le Bas-Rhin. Tandis qu'en Belgique, les sécheresses importantes font chuter la NPP sous les  $0 \text{ g C.m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ , la respiration coûtant plus de carbone que ce qui peut être produit avec les conditions météorologiques.





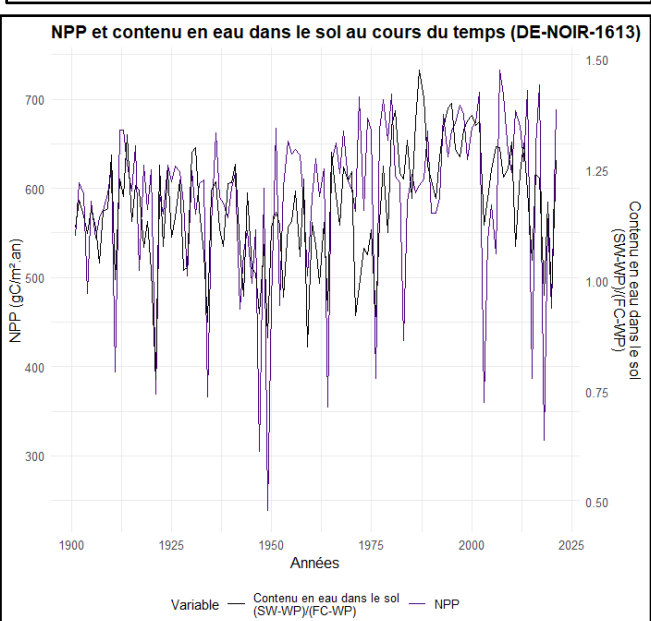
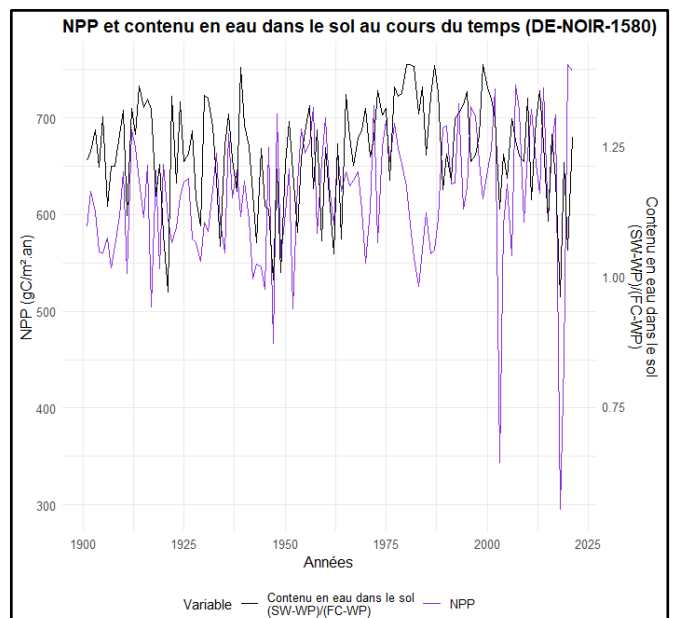
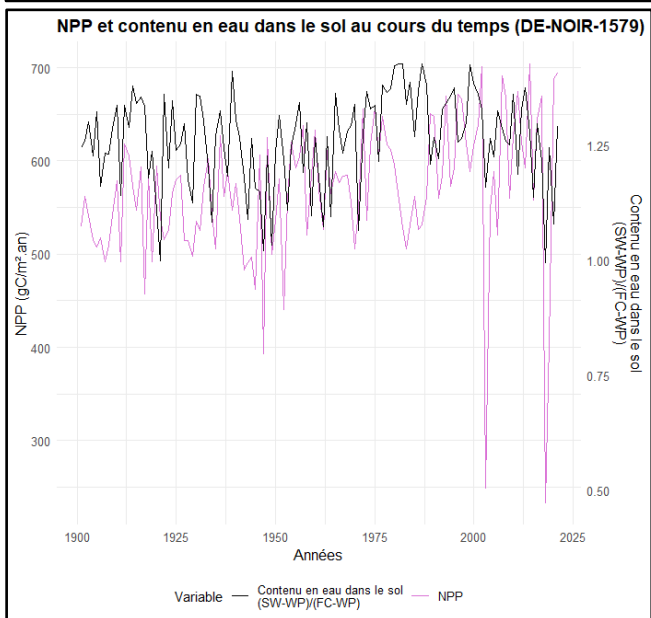
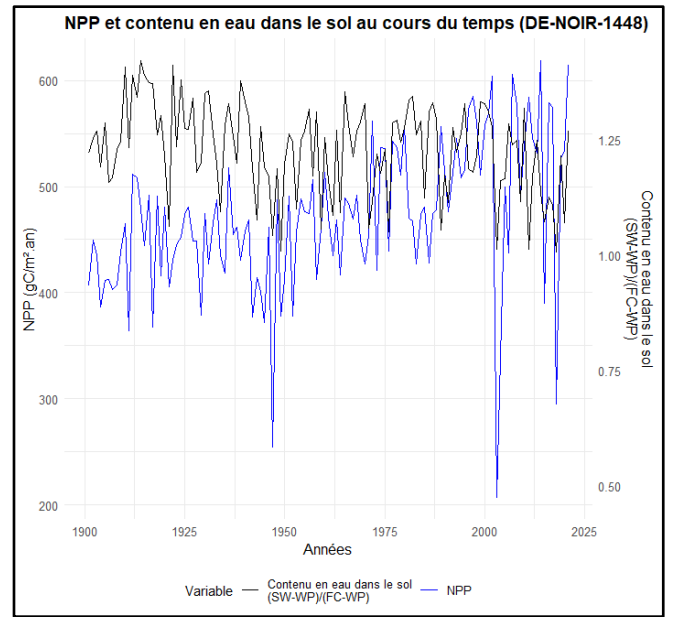
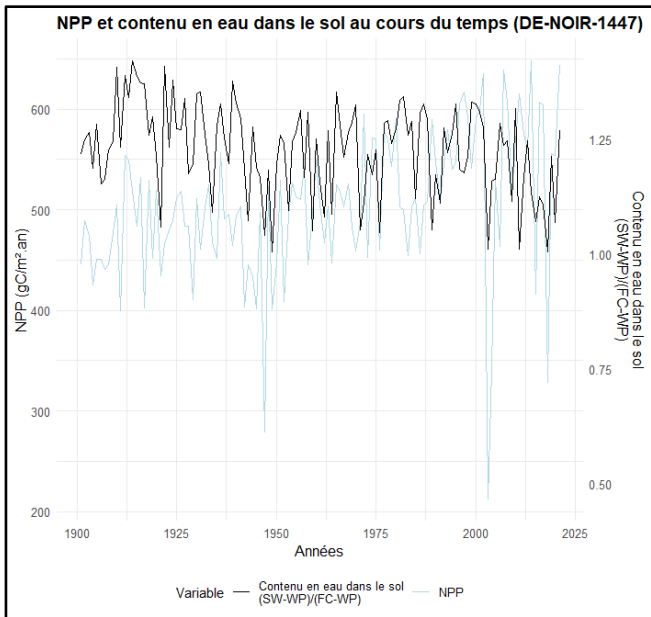


Figure 73 Ensemble de graphiques montrant la relation entre la productivité nette et le contenu en eau du sol pour chacun des sites

Tableau 10 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 1

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.07	939	8.23	636	162	0,465
1921	0.65	474	9.83	-216	/	
1949	0.95	860	9.57	391	/	
1959	0.80	690	9.20	358	/	
1976	0.80	663	8.92	-20	/	
2003	0.90	733	8.38	587	/	
2011	0.79	679	8.87	475	/	
2018-2019-2020	0.90	962	9.43	285	/	

Tableau 11 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 2

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.04	943	8.44	666	156	0,60
1921	0.60	485	9.95	-232	/	
1949	0.91	860	9.71	415	/	
1959	0.78	690	9.32	391	/	
1976	0.78	657	9.04	-37	/	
2003	0.89	701	8.73	478	/	
2011	0.78	685	9.21	539	/	
2018-2019-2020	0.88	869	9.75	480	/	

Tableau 12 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 3

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.07	966	8.46	642	172	0,52
1921	0.62	506	9.94	-126	/	
1949	0.94	865	9.59	435	/	
1959	0.82	727	9.22	349	/	
1976	0.86	682	9.07	197	/	
2003	0.75	589	9.00	430	/	
2011	0.75	644	9.40	430	/	
2018-2019-2020	0.88	820	9.96	117	/	

Tableau 13 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 4

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.04	995	8.72	603	190	0,50
1921	0.60	486	10.16	-77	/	
1949	0.90	818	9.83	380	/	
1959	0.90	666	9.38	209	/	



1976	0.81	675	9.23	33	/	
2003	0.80	667	9.28	332	/	
2011	0.80	775	9.67	762	/	
2018-2019-2020	0.87	950	10.32	1	/	

Tableau 14 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 5

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.05	942	7.73	618	159	0,58
1921	0.59	454	9.58	-145	/	
1949	0.90	816	9.34	434	/	
1959	0.77	663	8.89	336	/	
1976	0.79	652	8.58	-31	/	
2003	1.05	828	7.56	610	/	
2011	0.87	758	8.03	563	/	
2018-2019-2020	0.90.	893	8.57	277.9	/	

Tableau 15 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 6

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.03	945	8.19	571	162	0,52
1921	0.60	454	9.87	-199	/	
1949	0.91	815	9.69	405	/	
1959	0.77	663	9.29	274	/	
1976	0.79	652	8.94	-66	/	
2003	0.94	781	9.53	557	/	
2011	0.81	741	9.99	458	/	
2018-2019-2020	0.90	829	10.04	210	/	

Tableau 16 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 7

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.02	950	8.75	619	145	0,58
1921	0.71	565	9.22	197	/	
1949	0.77	612	9.50	277	/	
1959	0.79	693	9.18	503	/	
1976	0.84	664	8.80	290	/	
2003	0.83	693	10.20	343	/	
2011	0.85	788	10.39	723	/	
2018-2019-2020	0.87	906	10.92	250	/	

Tableau 17 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 8

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.03	979	8.28	661	147	0,55
1921	0.71	566	8.73	249	/	
1949	0.78	613	9.02	256	/	
1959	0.88	694	8.72	554	/	
1976	0.84	665	8.33	279	/	
2003	0.86	756	9.75	420	/	
2011	0.86	831	9.97	767	/	
2018-2019-2020	0.90	997	10.62	288	/	

Tableau 18 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 9

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.01	945	8.80	629	158	0,58
1921	0.70	566	9.35	165	/	
1949	0.77	613	9.62	204	/	
1959	0.79	695	9.30	477	/	
1976	0.83	665	8.92	172	/	
2003	0.83	732	10.47	344	/	
2011	0.94	816	10.65	715	/	
2018-2019-2020	0.88	966	11.38	237	/	

Tableau 19 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 10

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.04	983	8.21	626	145	0.56
1921	0.73	566	8.57	216	/	
1949	0.79	614	8.86	199	/	
1959	0.81	695	8.57	545	/	
1976	0.86	665	8.18	273	/	
2003	0.88	765	9.83	356	/	
2011	0.88	835	10.03	718	/	
2018-2019-2020	0.92	1006	10.70	243	/	

Tableau 20 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 11

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.06	965	8.21	492	123	0,59
1921	0.76	565	8.57	174	/	
1949	0.82	613	8.86	100	/	

1959	0.84	695	8.57	420	/	
1976	0.88	664	8.18	212	/	
2003	0.89	721	9.83	270	/	
2011	0.89	806	10.03	562	/	
2018-2019-2020	0.92	956	10.70	204	/	

Tableau 21 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 12

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.23	1231	7.06	503	71	0,20
1921	1.06	683	7.47	435	/	
1949	1.00	744	7.87	401	/	
1959	1.06	931	7.81	495	/	
1976	1.05	845	7.27	460	/	
2003	1.01	977	8.19	212	/	
2011	1.01	1136	8.46	615	/	
2018-2019-2020	1.09	1413	8.86	479	/	

Tableau 22 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 13

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.23	1231	7.06	470	70	Non significative
1921	1.06	683	7.47	405	/	
1949	1.01	744	7.87	378	/	
1959	1.06	931	7.81	460	/	
1976	1.05	845	7.27	438	/	
2003	1.01	977	8.19	207	/	
2011	1.01	1136	8.46	584	/	
2018-2019-2020	1.09	1413	8.86	451	/	

Tableau 23 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 14

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.26	1286	5.99	567	74	0,30
1921	1.00	718	6.11	539	/	
1949	1.03	774	6.48	500	/	
1959	1.10	972	6.58	584	/	
1976	1.21	839	6.05	606	/	
2003	1.16	1312	7.65	250	/	
2011	1.19	1335	7.70	674	/	
2018-2019-2020	1.11	1271	8.16	442	/	

Tableau 24 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 15

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.24	1286	5.99	618	71	0,22
1921	0.97	718	6.11	596	/	
1949	1.00	774	6.48	556	/	
1959	1.07	972	6.58	655	/	
1976	1.19	839	6.05	655	/	
2003	1.13	1312	7.65	343	/	
2011	1.15	1335	7.70	709	/	
2018-2019-2020	1.08	1271	8.16	500	/	

Tableau 25 Contenu en eau du sol, précipitation, température, productivité primaire nette, écart type de la NPP et coefficient de corrélation (SW et NPP) du site 16

Période	Contenu en eau dans le sol (SW)	Précipitation (mm/an)	Température (°C)	NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Écart type de la NPP (g C/m <sup>2</sup> .an)	Coefficient de corrélation (SW et NPP)
1901-2021	1.17	1326	8.21	588	94	0,59
1921	0.78	601	8.47	370	/	
1949	0.87	728	9.01	238	/	
1959	0.85	750	8.84	501	/	
1976	0.92	789	8.36	387	/	
2003	1.13	1438	9.60	360	/	
2011	1.08	1420	9.76	687	/	
2018-2019-2020	1.03	1569	10.43	449	/	

#### 4.4.2) Productivité primaire brute et respiration autotrophe

Une autre façon d'analyser la productivité est l'analyse de la productivité primaire brute (GPP). Les coûts de respiration ne sont pas soustraits, à l'inverse de ce qui est fait pour la NPP. L'interprétation de l'impact de sécheresses sur la GPP en fonction des sites est similaire à celle de la NPP. Il est remarquable qu'avec un rapport C/N plus faible, les sites possèdent en moyenne un coût respiratoire plus faible que celui des autres sites.

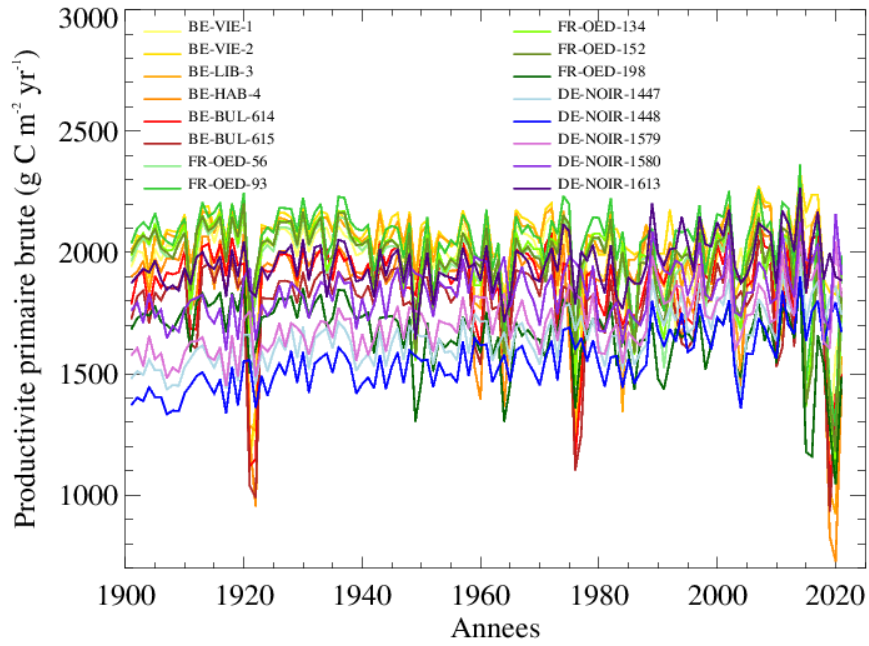


Figure 74 Variation de la productivité brute de l'ensemble des sites sur la période climatique connue

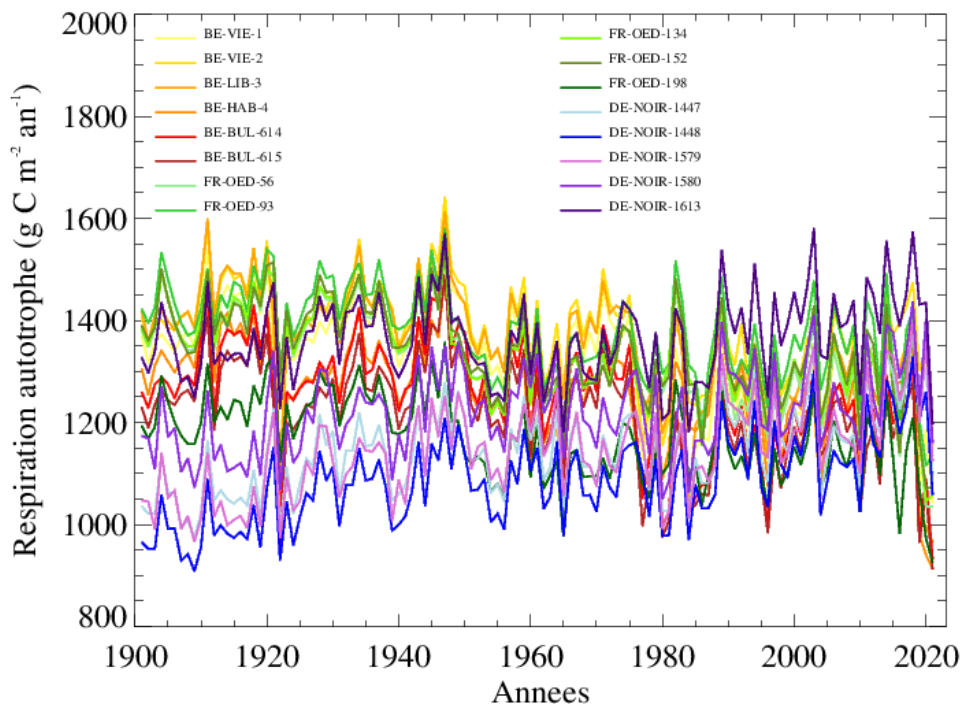


Figure 75 Variation de la respiration autotrophe de l'ensemble des sites sur la période climatique connue

#### 4.4.3) Évolution de la biomasse

Une fois la productivité annuelle analysée, il est intéressant de voir comment celle-ci se répercute sur l'évolution de la biomasse des sites. Cette analyse est réalisée en plantant les sites à leur date réelle de plantation, à l'exception des sites du Bas-Rhin, pour lesquels une date aléatoire (1960) est attribuée, ne disposant pas de l'information. La biomasse représentée pour ces cinq sites n'est donc

pas la biomasse réelle mais une idée de l'évolution de celle-ci si dans le cas où les sites auraient été plantés en 1960.

L'ensemble des sites connaît une croissance statistiquement significative (tableau 26), témoignant d'une santé globale satisfaisante de la végétation. Cependant, des diminutions de la biomasse sont visibles lors des années de sécheresse identifiées. Ces chutes de biomasse sont graphiquement moins marquées pour les sites en Forêt-Noire. Les deux sites les plus anciens (BE-BUL-615 et BE-VIE-1) connaissent la plus faible augmentation moyenne de biomasse. Ces derniers voient leur biomasse moyenne baisser de façon statistiquement significative dès 1950. BE-BUL-615 a une baisse de biomasse moyenne de  $13 \text{ g C.an}^{-1}$  et BE-VIE-1 a une baisse de biomasse de  $23 \text{ g C.an}^{-1}$ . Cette diminution est probablement impactée par l'âge des peuplements, CARAIB considérant une espérance de vie pour l'épicéa de 150 ans. Les conditions dans lesquelles ces sites évoluent doivent tout de même avoir un impact non négligeable sur cette diminution. Les sites DE-NOIR-1447 et DE-NOIR-1448, également anciens, ne possèdent pas cette diminution de la biomasse.

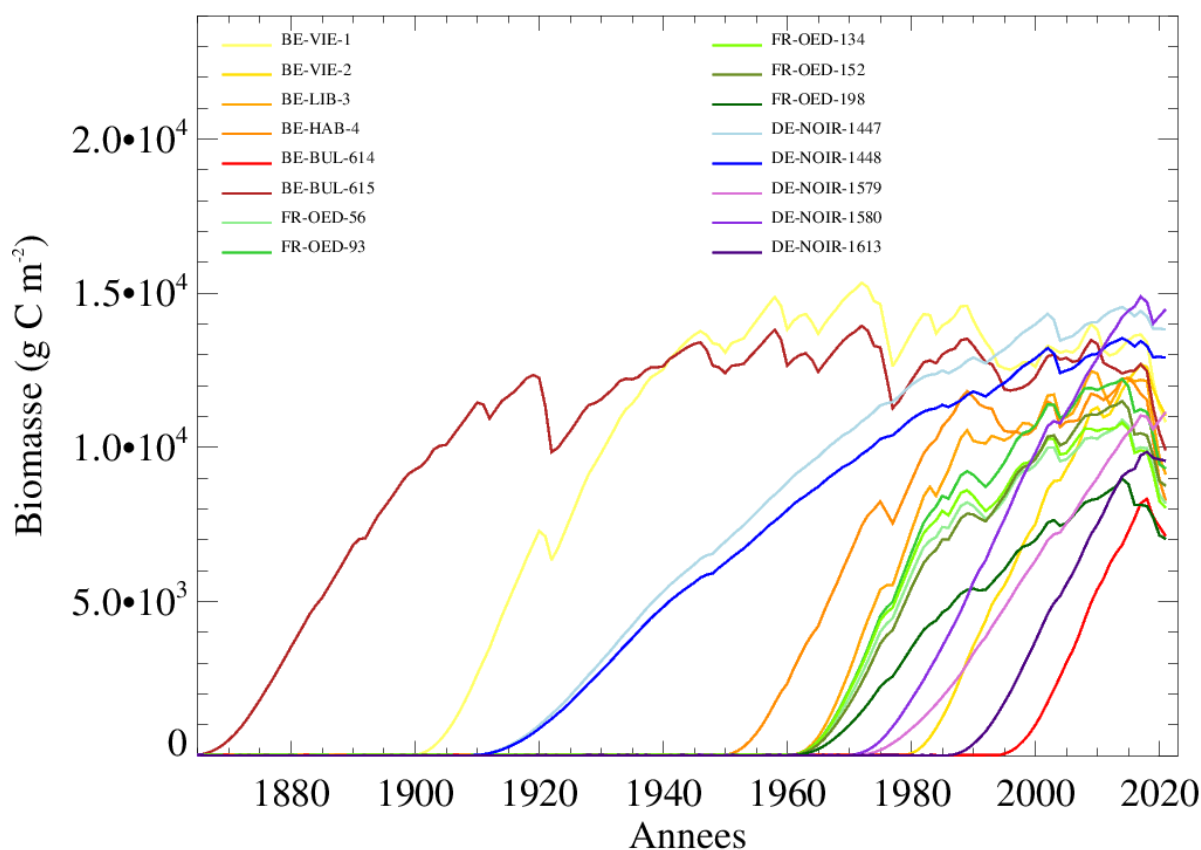


Figure 76 Variation de la biomasse de l'ensemble des sites sur la période climatique connue

Tableau 26 Variation moyenne de la biomasse des sites depuis leur plantation

Sites	Évolution biomasse moyenne ( $\text{g C.an}^{-1}$ )	P-valeur
BE-VIE-1	89	2e-16
BE-VIE-2	333	2e-16
BE-LIB-3	200	2e-16
BE-HAB-4	163	2e-16
BE-BUL-614	350	2e-16

BE-BUL-615	64	2e-16
FR-OED-56	205	2e-16
FR-OED-93	205	2e-16
FR-OED-134	176	2e-16
FR-OED-152	198	2e-16
FR-OED-198	156	2e-16
DE-NOIR-1447	144	2e-16
DE-NOIR-1448	134	2e-16
DE-NOIR-1579	255	2e-16
DE-NOIR-1580	337	2e-16
DE-NOIR-1613	331	2e-16

#### 4.4.4) *Water use efficiency*

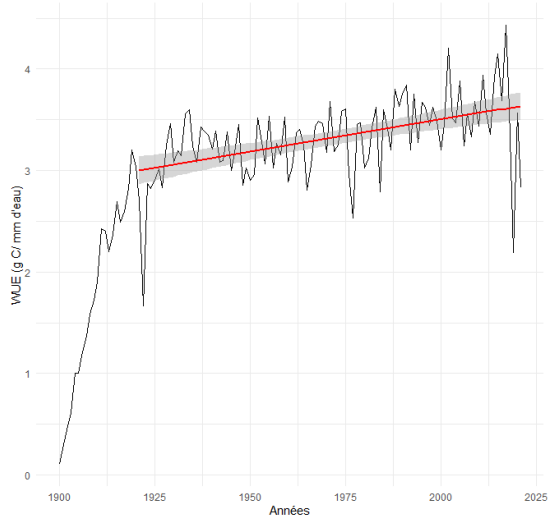
L'évolution de l'efficacité en eau est analysée pour chacun des sites depuis leur plantation (les sites du Bas-Rhin ne sont donc pas analysés). La WUE est approximée par le rapport entre la production primaire brute annuelle (GPP) et l'évapotranspiration annuelle (AET). Les différents graphiques de la figure 77 montrent deux périodes particulières : une période de forte augmentation de la WUE suivie d'une période d'augmentation plus faible. Cette augmentation importante de la WUE sur la première période est due à une GPP forte de début de plantation. Afin de voir l'effet de l'environnement sur la WUE, seule la seconde période est analysée.

Une augmentation de la WUE statistiquement significative au cours du temps est trouvée pour chaque site, à l'exception de BE-BUL-614 qui ne possède pas une période d'analyse suffisamment longue (tableau 27). L'augmentation semble plus importante en Forêt-Noire mais la différence de date de plantation complique cette analyse, cela sera vérifié dans la projection future. En revanche, la WUE moyenne sur la période d'analyse est systématiquement plus importante pour les sites situés en Belgique.

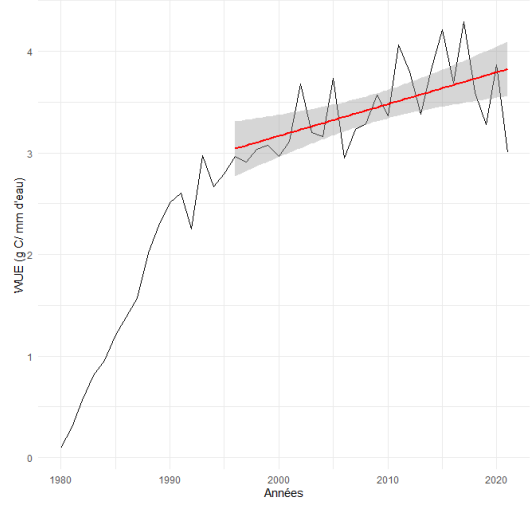
Les chutes de GPP identifiées précédemment lors des périodes de sécheresses semblent visuellement induire des chutes de la WUE lors de ces périodes. Cependant, cela se vérifie statistiquement, à l'aide de Wilcoxon, uniquement pour le site BE-VIE-2.



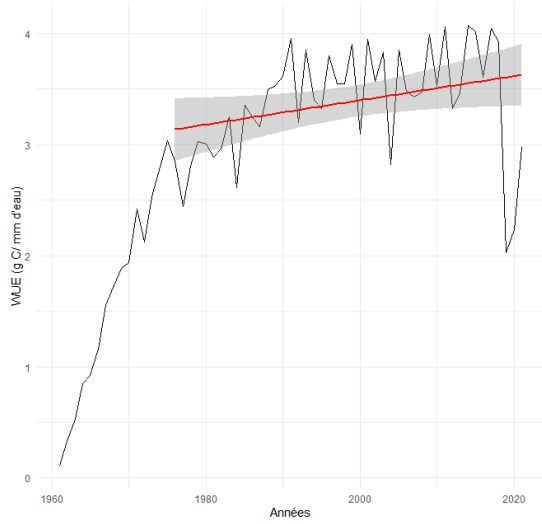
Évolution WUE du site BE-VIE-1



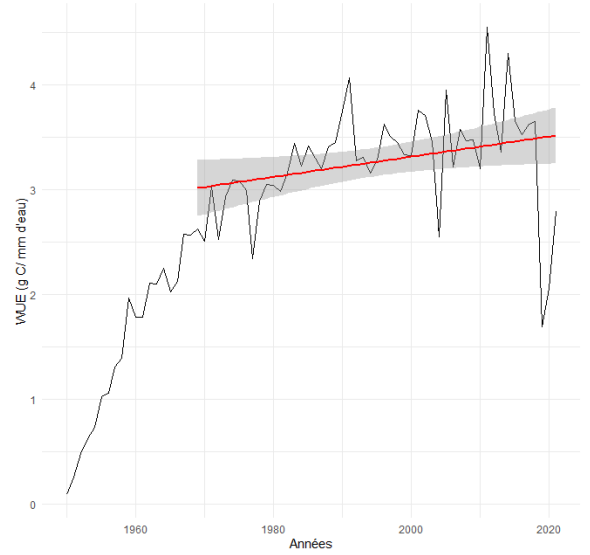
Évolution WUE du site BE-VIE-2



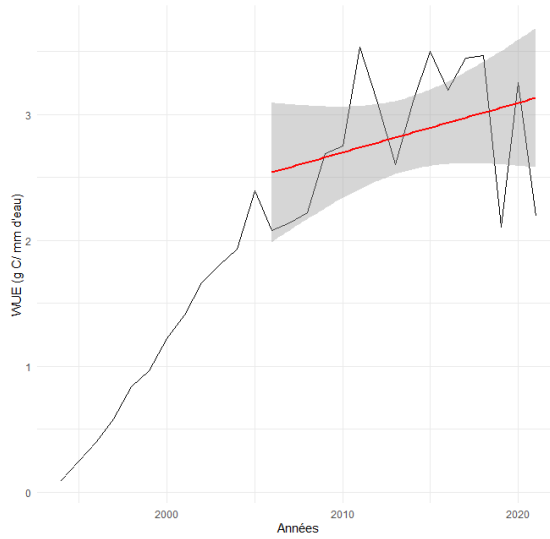
Évolution WUE du site BE-LIB-3



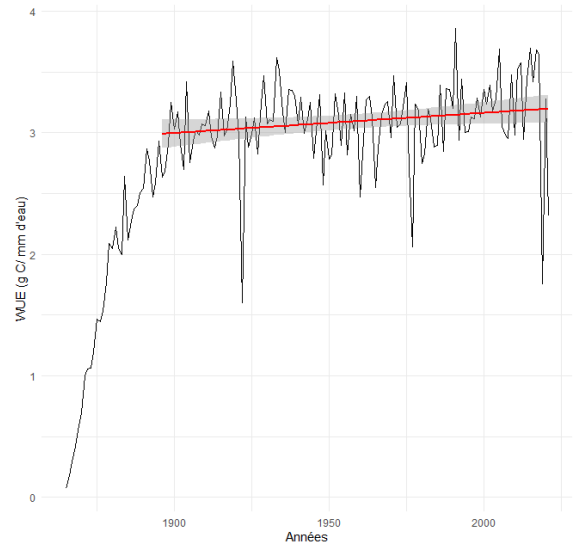
Évolution WUE du site BE-HAB-4



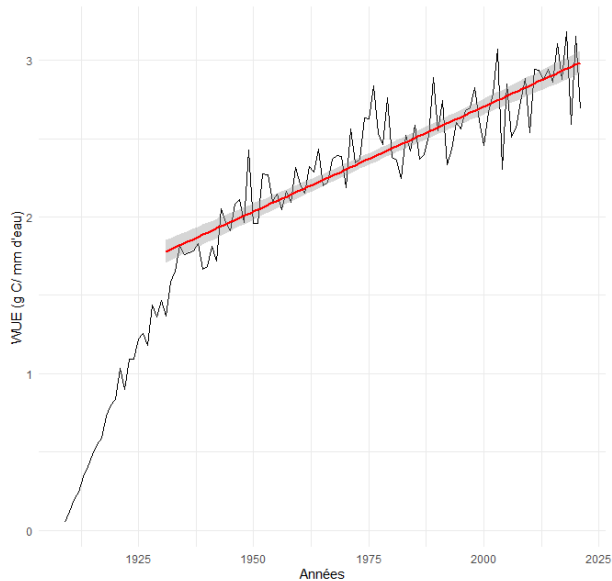
Évolution WUE du site BE-BUL-614



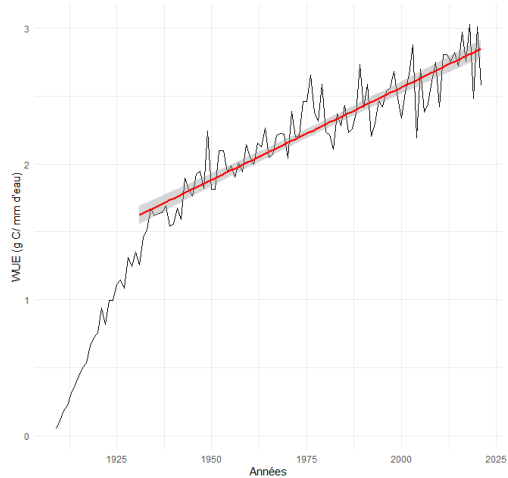
Évolution WUE du site BE-BUL-615



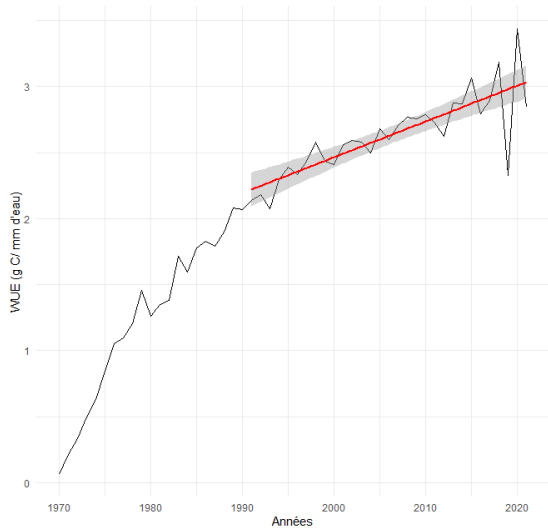
Évolution WUE du site DE-NOIR-1447



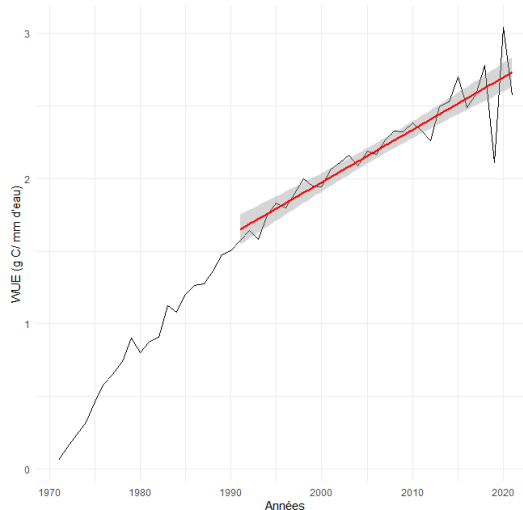
Évolution WUE du site DE-NOIR-1448



Évolution WUE du site DE-NOIR-1580



Évolution WUE du site DE-NOIR-1579



Évolution WUE du site DE-NOIR-1679

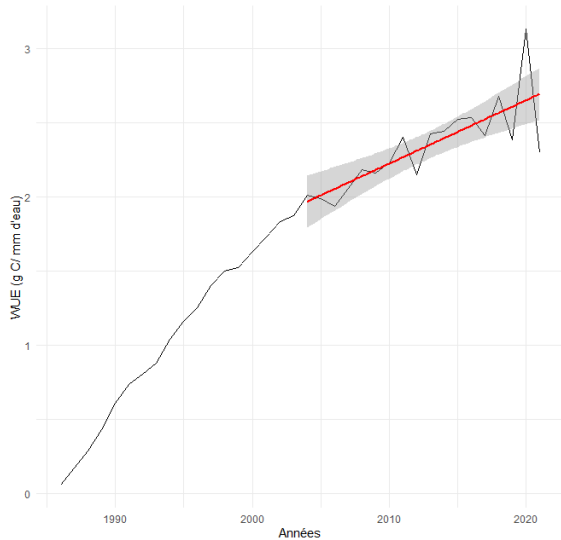


Figure 77 Ensemble de graphiques montrant l'évolution passée de la WUE pour chacun des sites

Tableau 27 Récapitulatif de données liées à la WUE sur la période passée

Sites	Évolution WUE (g C/ mm eau.an)	P -valeur	WUE moyenne sur la période de référence (g C/ mm eau.an)	Écart type sur la période de référence (g C/ mm eau.an)	WUE en 1976	WUE en 2003	WUE en 2018, 2019, 2020
BE-VIE-1	0,006336	5,25e-07	3,32	0,39	2,97	3,50	3,13
BE-VIE-2	0,031	0,00171	3,43	0,41	/	3,20	3,57
BE-LIB-3	0,0109	0,0457	3,38	0,5	2,85	3,83	2,72
BE-HAB-4	0,00966	0,0336	3,27	0,51	2,99	3,46	2,46
BE-BUL-614	/	0.2	2,84	0,55	/	/	2,9
BE-BUL-615	0,00165	0,0443	3,09	0,34	2,70	3,18	2,83
DE-NOIR-1447	0,0134	2e-16	2,38	0,40	2,84	3,06	2,98
DE-NOIR-1448	0,0136	2e-16	2.24	0.39	2,65	2,87	2,82
DE-NOIR-1579	0,036	3,64e-13	2,19	0,36	/	2,16	2,63
DE-NOIR-1580	0,027	2,20e-08	2,63	0,3	/	2,57	2,97
DE-NOIR-1613	0,0426	0,000106	2,33	0,29	/	/	2,72

#### 4.5) Projection future RCP8.5

Afin de réaliser une projection des productivités, de l'évolution de biomasse et du WUE jusqu'en 2070, il a été choisi d'uniformiser les dates de plantation des sites en 1980. L'analyse future (à partir de 2025) est donc réalisée sur des plantations d'arbres âgés de 45 ans. Ce choix permet une comparaison facilitée entre les sites. Les résultats qui suivent ont été produits dans les conditions du pire scénario climatique, le RCP8.5.

##### 4.5.1) Productivité primaire nette

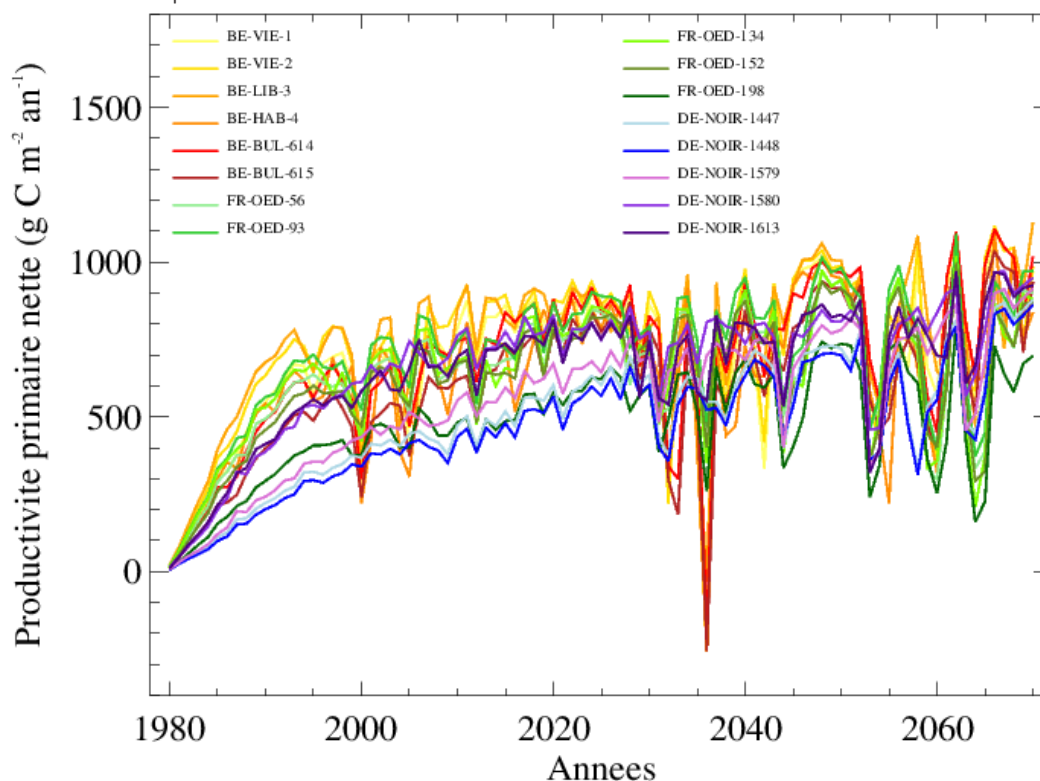


Figure 78 Variation de la productivité nette de l'ensemble des sites lors de la projection future

Une première analyse visuelle de la figure 78 met en évidence des valeurs minimales de NPP lors des périodes de sécheresse et ce, de façon différenciée en fonction des sites, qui ne semblent pas être impactés de la même manière. Cependant, un test de Wilcoxon (les données de NPP n'ont pas une

distribution normale) démontre que les sites du Bas-Rhin, uniquement, possèdent des NPP statistiquement différentes lors des années sèches. Le test est réalisé sur deux groupes de données : les années identifiées comme sèches et les autres années. Les sites dans le Bas-Rhin sont également ceux qui ont la corrélation la plus importante entre la NPP et le contenu en eau du sol. La quantité moyenne d'eau dans le sol ainsi que son écart type ont diminué pour l'entièreté des sites en comparaison avec la période passée.

#### 4.5.2) Productivité primaire brute

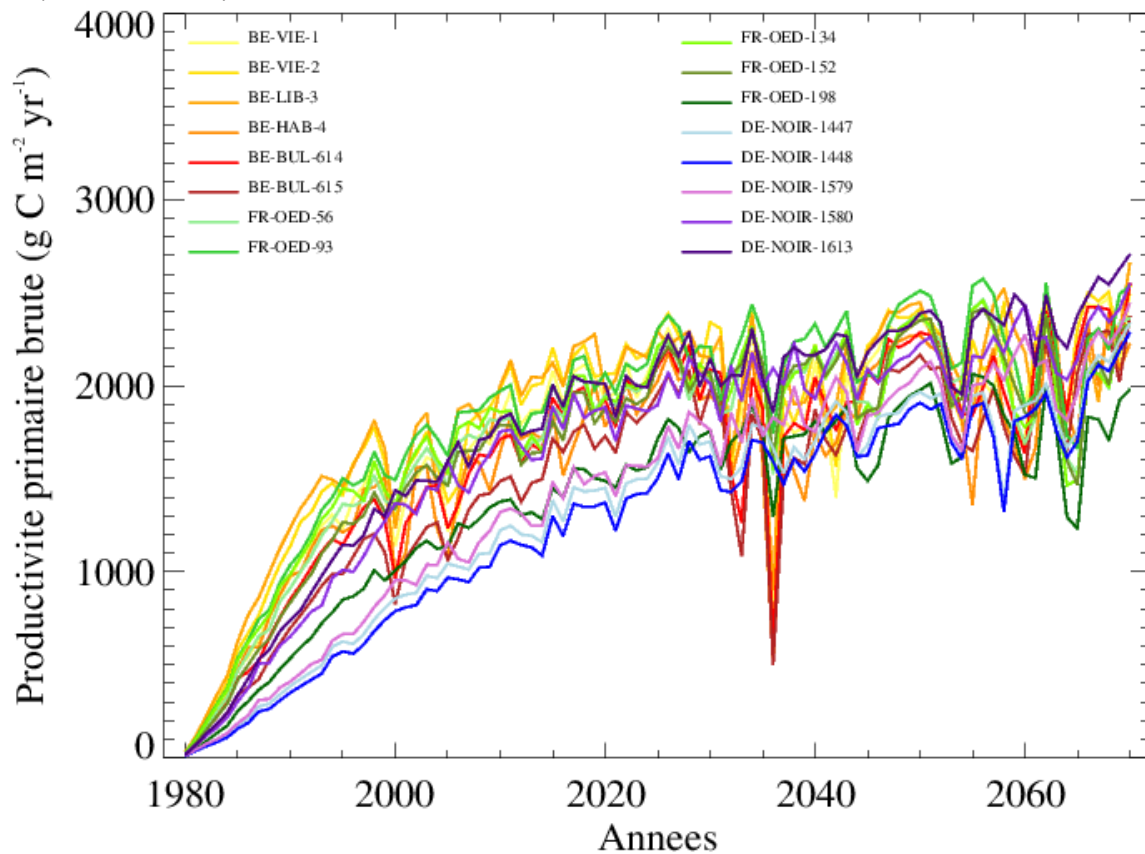


Figure 79 Variation de la productivité brute de l'ensemble des sites lors de la projection future

Aucun site ne présente une GPP statistiquement différente pendant les périodes de sécheresse.

### 4.5.3) Évolution de la biomasse

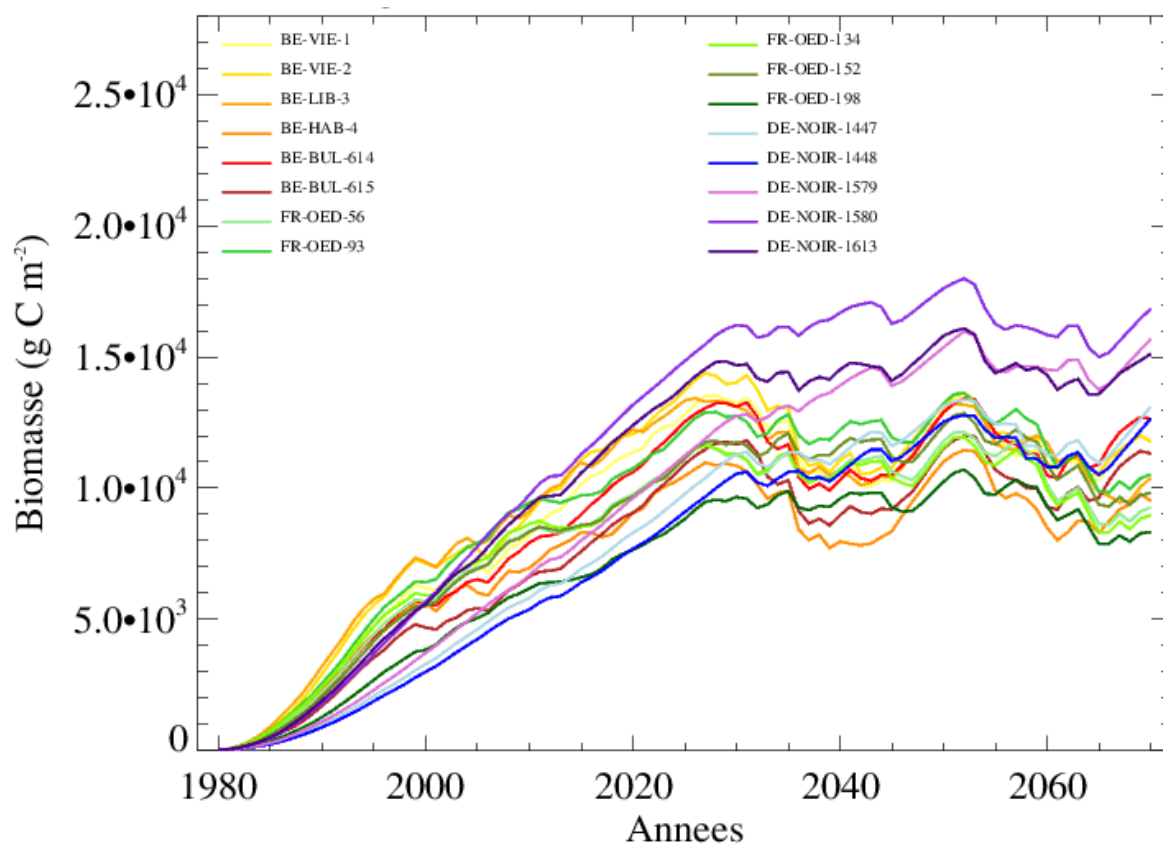


Figure 80 Variation de la biomasse de l'ensemble des sites lors de la projection future

Pour commencer, une analyse visuelle de la figure 80 met en évidence deux périodes séparées par une rupture de pente. Tout d'abord, l'ensemble des sites connaît une croissance de biomasse statistiquement significative jusqu'à la période actuelle. Cette tendance ne semble pas se poursuivre dans le futur (après 2025), où la croissance en biomasse diminue. Il semble que les sites DE-NOIR-1580, DE-NOIR-1613 et DE-NOIR-1579 se portent mieux que les autres, atteignant des valeurs plus importantes de biomasse.

Une vérification statistique (tableau 28) prouve que l'ensemble des sites a une évolution de biomasse moins importante que celle qui avait été estimée lors de la période passée. Ce sont tout de même les sites situés dans l'aire naturelle actuelle de l'épicéa commun (Forêt-Noire) qui présentent une meilleure évolution. En effet, ce sont les seuls sites qui ne connaissent pas une diminution de la biomasse au cours du temps. Le site le plus haut en altitude (DE-NOIR-1579) est celui qui garde la croissance la plus importante. Les sites en Belgique et dans le Bas-Rhin connaissent une perte de biomasse allant de 18 à 49 g C .m<sup>-2</sup>.an<sup>-1</sup>.

Tableau 28 Évolution future de la biomasse de chacun des site

Sites	Évolution biomasse moyenne entre 2025 et 2070 (g C . an <sup>-1</sup> )	P -valeur
BE-VIE-1	-33	0.007
BE-VIE-2	-49	0.0001434

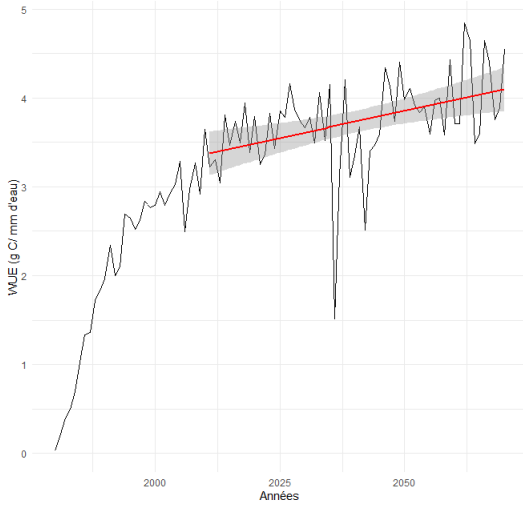
BE-LIB-3	-49	0.0001091
BE-HAB-4	/	0.12
BE-BUL-614	/	0.41
BE-BUL-615	/	0.67
FR-OED-56	-40	5.267e-05
FR-OED-93	-43	1.97e-05
FR-OED-134	-48	9.459e-07
FR-OED-152	-34	0.0002345
FR-OED-198	-18	0.01855
DE-NOIR-1447	35	9.095e-05
DE-NOIR-1448	43	2.239e-06
DE-NOIR-1579	66	1.372e-10
DE-NOIR-1580	/	0.50
DE-NOIR-1613	/	0.79

#### 4.5.4) *Water use efficiency*

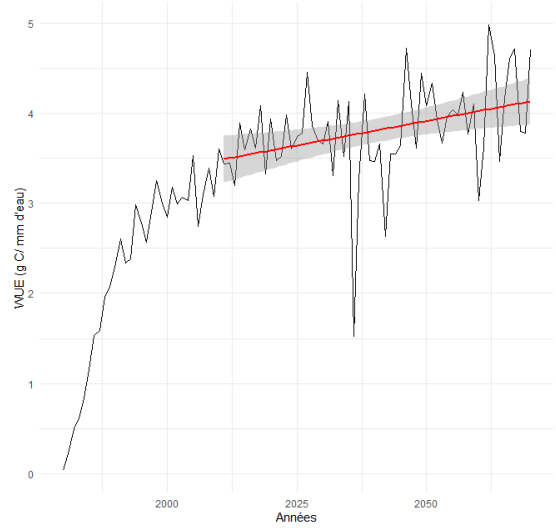
L'analyse de l'évolution de l'efficacité en eau est réalisée sur la période 2010-2070. L'ensemble des sites possèdent une WUE qui augmente avec le temps de façon significative. Elle augmente de façon plus importante pour les cinq sites de la Forêt-Noire. La significativité de la différence entre l'augmentation de la WUE en Forêt-Noire et au sein des autres sites est vérifiée à l'aide du test de Wilcoxon (p-valeur = 0,003). Les valeurs de WUE moyennes de la Forêt-Noire sont significativement plus faibles que les autres, le test de Wilcoxon donnant une p-valeur de 0,003.

À la différence de l'analyse de la période passée, un test de Wilcoxon indique une différence significative de la WUE entre les années sèches et les autres.

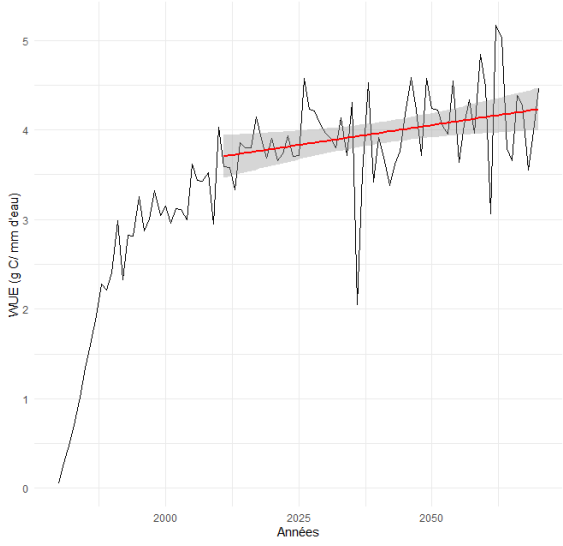
Évolution WUE du site BE-VIE-1



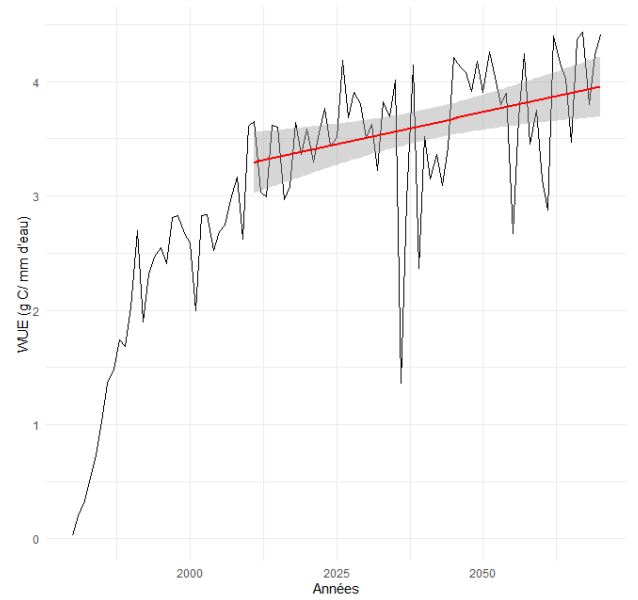
Évolution WUE du site BE-VIE-2



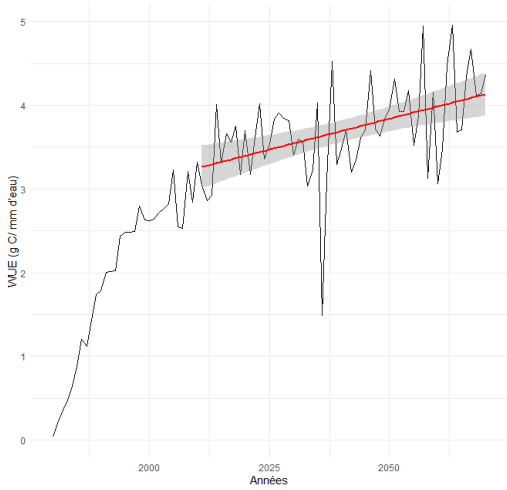
Évolution WUE du site BE-LIB-3



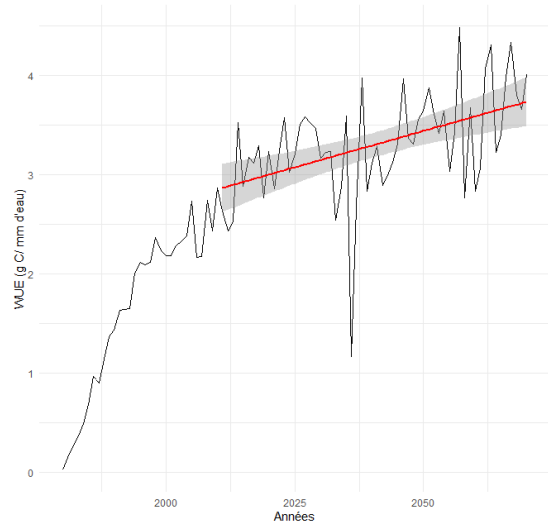
Évolution WUE du site BE-HAB-4



Évolution WUE du site BE-BUL-614

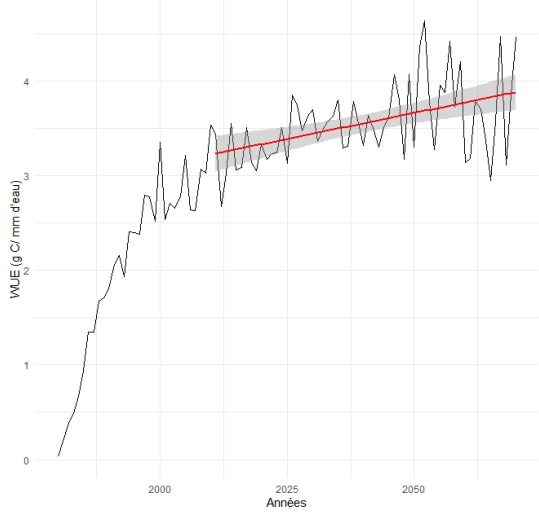


Évolution WUE du site BE-BUL-615

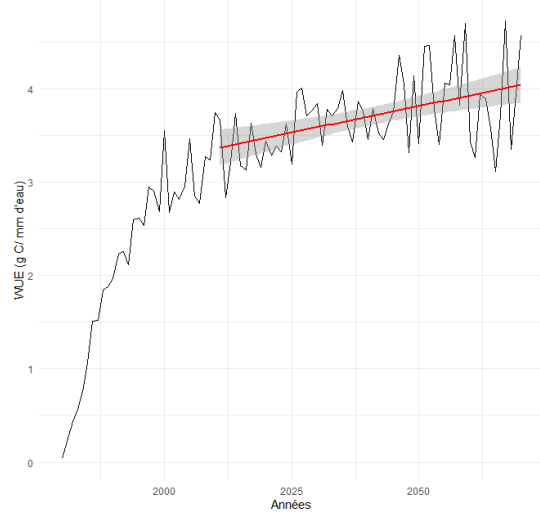




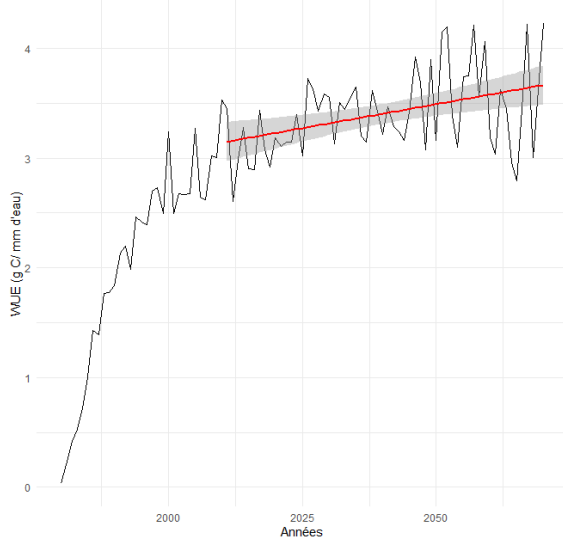
Évolution WUE du site FR-OED-56



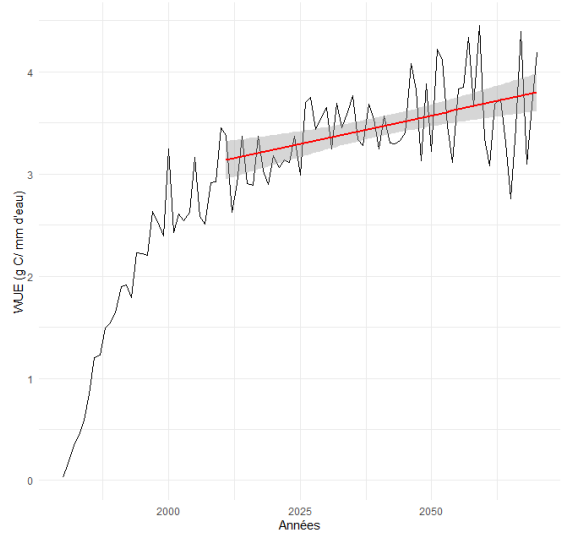
Évolution WUE du site FR-OED-93



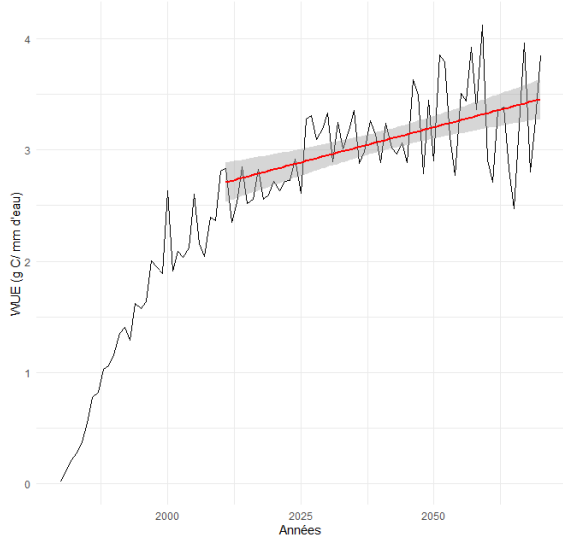
Évolution WUE du site FR-OED-134



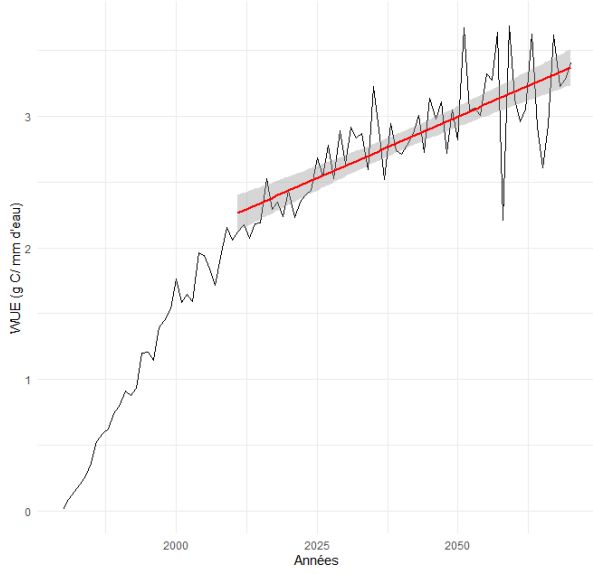
Évolution WUE du site FR-OED-152



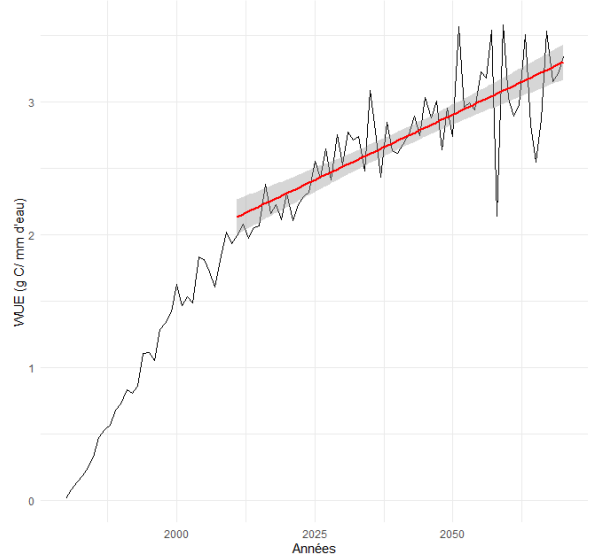
Évolution WUE du site FR-OED-198



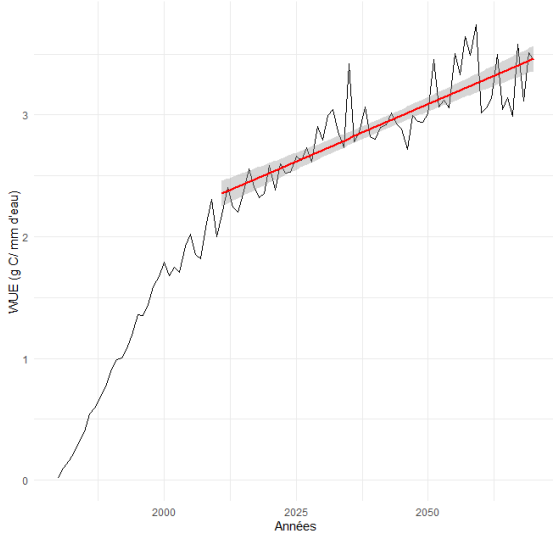
Évolution WUE du site DE-NOIR-1447



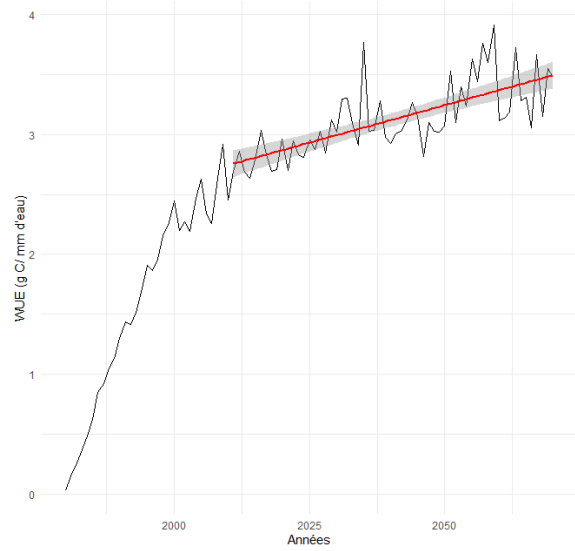
Évolution WUE du site DE-NOIR-1448



Évolution WUE du site DE-NOIR-1579



Évolution WUE du site DE-NOIR-1580



Évolution WUE du site DE-NOIR-1679

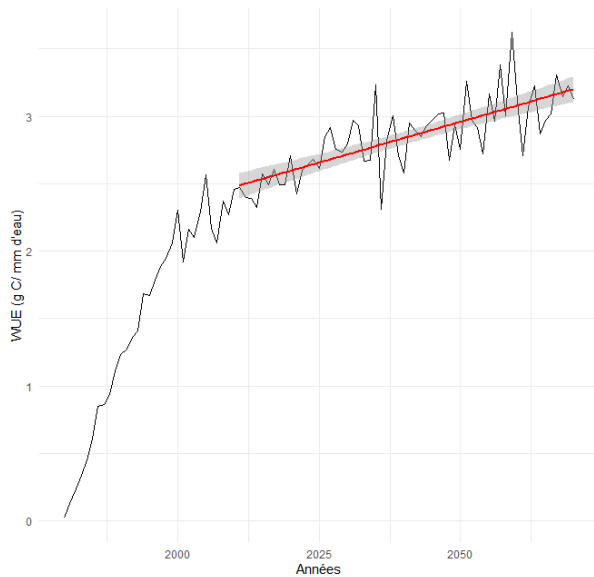


Figure 81 Ensemble de graphiques montrant l'évolution future de la WUE pour chacun des sites

Tableau 29 Récapitulatif de données liées à la WUE sur la période future

Sites	Évolution WUE (g C/ mm eau.an)	P -valeur	WUE moyenne sur la période 2010-2070 (g C/ mm eau.an)	Écart type sur la période 2010-2070 (g C/ mm eau.an)	WUE en 2036	WUE en 2064
BE-VIE-1	0,012153	0,00126	3,74	0,52	1,52	3,48
BE-VIE-2	0,01089	0,00568	3,81	0,54	1,52	3,46
BE-LIB-3	0,009147	0,00165	3,97	0,48	2,05	3,80
BE-HAB-4	0,011276	0,00514	3,63	0,55	1,36	4,02
BE-BUL-614	0,014732	0,000228	3,7	0,56	1,49	3,68
BE-BUL-615	0,014667	0,000123	3,3	0,54	1,17	3,22
FR-OED-56	0,010989	0,000186	3,56	0,41	3,29	3,37
FR-OED-93	0,011320	0,000146	3,7	0,42	3,43	3,58
FR-OED-134	0,008735	0,00148	3,41	0,38	3,20	2,96
FR-OED-152	0,011254	0,000108	3,47	0,41	3,34	3,30
FR-OED-198	0,012656	8,07e-06	3,08	0,41	2,88	2,82
DE-NOIR-1447	0,018737	3,03e-13	2,82	0,42	2,89	2,91
DE-NOIR-1448	0,019741	1,14e-14	2,72	0,43	2,78	2,82
DE-NOIR-1579	0,018792	2e-16	2,91	0,38	2,78	3,04
DE-NOIR-1580	0,012516	1,79e-10	3,13	0,31	3,02	3,29
DE-NOIR-1613	0,026574	2e-16	2,84	0,28	2,31	2,87



## 5) Discussion

Cette étude repose sur l'analyse de seize placettes permanentes. Son objectif est de modéliser correctement l'essence *Picea abies* présente dans ces parcelles à l'aide du DVM CARAIB, ainsi que de comparer l'état de santé des différents sites. L'objectif initial étant la sélection de placettes constituées de conditions environnementales variées, un gradient altitudinal a donc été recherché. Cependant, des difficultés ont été rencontrées lors de la recherche de parcelles contenant une quantité suffisante de *Picea abies*, pour lesquelles un inventaire permanent a été réalisé sur plusieurs années consécutives. L'ensemble des sites trouvés a engendré une sélection dont la variation environnementale s'est avérée plus restreinte que prévu initialement. En effet, plusieurs sites se trouvent très proches les uns des autres. Les sites DE-NOIR-1447 et DE-NOIR-1448, ainsi que les sites DE-NOIR-1579 et DE-NOIR-1580, sont adjacents. De plus, un autre site (BE-HAB-4) présentait un niveau de dégradation important, ce qui pourrait introduire des biais dans les résultats de l'étude. Afin d'améliorer la représentativité des données, il serait pertinent de compléter cette étude en incluant d'autres sites situés dans des conditions environnementales variées. Une analyse de sites supplémentaires dans l'aire naturelle de l'essence pourrait renforcer la viabilité des conclusions. La Scandinavie, qui est une zone avec une température moyenne significativement plus faible, constitue une zone d'étude prometteuse pour comprendre l'état de santé de l'épicéa et son avenir en Europe.

La réalité du terrain a conduit à des adaptations du protocole de Cornelissen *et al.* (2003), ce dernier n'ayant pas pu être appliqué rigoureusement dans tous les cas. En effet, certains rameaux à la lisière de certains sites étaient inaccessibles à l'aide de la perche télescopique ; ainsi, des rameaux situés à l'intérieur du site ont dû être prélevés en remplacement. Bien que les prélèvements aient été réalisés en minimisant les zones d'ombre, les rameaux collectés peuvent différer de ceux dans la lisière. Il est possible que les aiguilles prélevées présentent une SLA supérieure à celle des aiguilles de la lisière. Par ailleurs, sur le site BE-HAB-4, la collecte des 10 rameaux définie pour cette étude n'a pas été possible en raison de la faible présence d'épicéas. Néanmoins, le prélèvement minimum de 5 rameaux exposés à la lumière, conformément aux recommandations de Cornelissen, a été respecté.

Les valeurs moyennes de  $g_0$  trouvées dans cette étude correspondent aux valeurs trouvées dans la littérature pour les conifères, situées entre 20 et 60  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  (Barnard & Bauerle, 2013). Cependant, quatre sites possèdent une mesure de  $g_0$  supérieures aux ordres de grandeurs théoriques. Il est possible que la durée de mise à l'obscurité de 40 minutes avec du papier journal ne soit pas suffisante pour une fermeture complète des stomates. Cependant, l'erreur reste modérée, les valeurs ne dépassant jamais 73  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . La fiabilité des mesures sur le site BE-BUL-615 pourrait être remise en question, notamment pour les aiguilles des années 2020 et 2021, dont les valeurs de  $g_0$  dépassent 90  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . En revanche, les valeurs de  $g_0$  des aiguilles des années 2022 et 2023 sont en accord avec la littérature, malgré le fait que toutes les aiguilles aient été mises à l'obscurité dans les mêmes conditions. Il est possible que le poromètre SC-1 n'ait pas fourni des mesures fiables pour ce site.

Les valeurs de SLA mesurées sont cohérentes avec les valeurs théoriques des conifères. Cependant, les relations entre la SLA et les variations environnementales décrites par Poorter *et al.* (2009) n'ont pas été observées. Cette absence de corrélation doit être nuancée et pourrait s'expliquer par la taille limitée de l'échantillon. En effet, les données climatiques des années 2022 et 2023 de COSMO-CLM n'ont pas pu être produites pour cette étude, seules les données climatiques des années 2020 (année sèche) et 2021 (année humide) ont été utilisées pour observer l'effet des caractéristiques environnementales sur la SLA. De plus, certaines variables environnementales comme les nutriments

présents dans le sol, qui peuvent influencer la SLA, n'ont pas été observées. Les effets locaux tels que l'exposition des aiguilles pourraient également jouer un rôle important. Pour rappel, tous les rameaux n'ont pas pu être prélevés dans la lisière. Une étude complémentaire basée sur une analyse approfondie de la variation du SLA des épicéas en fonction de l'ensemble de leurs caractéristiques environnementales spécifiques, serait pertinente. Une analyse sur plusieurs années consécutives avec des épicéas spatialement identifiés semble également appropriée.

Les mesures du carbone, azote et pourcentage isotopique, réalisées en laboratoire, montrent une fiabilité importante, seule la mesure de carbone présente un léger biais. Il faut tout de même noter que la proportion d'azote présente dans le bois était trop faible et n'a pas pu être mesurée. Seul le rapport C/N des aiguilles a été obtenu.

Quelques biais peuvent être apparus lors de la mesure du LAI, notamment dans les sites de peuplement mélangé où la seule mesure de l'épicéa, sans considérer les autres espèces, n'était pas toujours envisageable. Les conditions météorologiques lors des mesures n'étaient pas toujours idéales, il y avait notamment la présence de neige lors de la réalisation des mesures sur les sites DE-NOIR-1579 et DE-NOIR-1580.

Les données de validation du modèle basées sur la productivité proviennent d'un échantillon plus restreint que prévu initialement. Il s'est révélé que l'inventaire permanent dans le Bas-Rhin ne contenait que des mesures de diamètre à hauteur d'homme (DBH), sans mesures de hauteur, ce qui complique l'estimation précise du volume total de bois des parcelles. L'information sur la date de plantation n'a également pas pu être fournie. Afin d'éviter de se baser sur des estimations de volume imprécises pour la validation, il a été décidé de ne pas les utiliser. Ainsi, la validation de la simulation de ces parcelles se fait uniquement à l'aide du LAI (Indice de Surface Foliaire). Pour les sites belges, certaines éclaircies ont eu lieu pendant la période d'analyse sans mesures de volume avant et après ces interventions, rendant impossible la quantification de la biomasse extraite. Cela limite l'utilisation des données car la productivité nette ne peut pas être estimée lors de la présence d'éclaircies et la biomasse postérieure aux éclaircies ne peut également pas être estimée. En revanche, les données de la Forêt-Noire ont pu être exploitées dans leur totalité grâce aux informations disponibles sur la biomasse avant et après les éclaircies. Les mesures de biomasses reçues sont des mesures de biomasse de bois fort or CARAIB considère la biomasse totale. Cette correction s'est faite sur base de valeurs théoriques de proportion de branches et de racines, le volume de ces éléments n'a pas été mesuré sur le terrain, pouvant mener à un biais dans l'estimation de la productivité.

La validation par la NPP indique une surestimation de 20 % du modèle par rapport aux observations, et cette surestimation n'est pas atténuée par l'intégration des mesures des différents traits fonctionnels. La simulation interannuelle de CARAIB reste modérément précise, ce qui pourrait être attribué à l'accumulation des biais potentiels évoqués précédemment. L'ajout des traits fonctionnels semble néanmoins améliorer la simulation en termes de biomasses, cela devrait être vérifié à partir d'un plus grand nombre de données de validation. La surestimation de la simulation à la suite de l'ajout des traits devient plus marquée avec la validation basée sur le LAI, faisant passer la simulation d'une sous-estimation à une surestimation. Cette observation suggère que la sensibilité du modèle aux traits fonctionnels pourrait être exagérée par rapport à la réalité, bien qu'une étude complémentaire soit nécessaire pour confirmer cette hypothèse. L'ajout de mesures de traits semble complexifier le modèle sans réellement l'améliorer.

La qualité de la simulation pourrait être améliorée. Tout d'abord, en possédant des fichiers climatiques pour les années 2022 et 2023. En raison de ces fichiers manquants, la validation du LAI mesuré en 2023 a dû être faite avec le LAI simulé en 2021. De plus, une validation des données COSMO-CLM aurait pu

être réalisée à l'aide des stations interpolées de l'IRM sur le territoire belge. Enfin, les sites à peuplement mélangé ont été considérés comme des peuplements purs dans la simulation. Une analyse comparative de l'évolution de l'essence dans des peuplements purs et mélangés aurait enrichi les résultats, mais seulement trois sites étaient des peuplements mélangés (échantillon trop faible pour effectuer une étude comparative).

La surestimation du modèle est à considérer dans l'analyse des résultats, la productivité réelle étant sous doute inférieure à celle simulée. Malgré cette surestimation, des chutes importantes ont été observées lors des périodes de sécheresse. Ces années, particulièrement, ont été choisies dans l'analyse car les sécheresses sont sans aucun doute le risque principal concernant l'espèce. Des chutes de biomasse et de productivité sont repérées ces années-là, le modèle ne précise pas le taux de mortalité qui y est associé alors que les agents pathogènes sont favorisés lorsque l'arbre subit un stress. Il serait intéressant d'approfondir ce sujet dans CARAIB. L'analyse de l'évolution de la biomasse se base sur la date de plantation réelle (sauf Bas-Rhin), ce qui permet de voir l'évolution réelle des sites jusqu'à présent. Cela a l'inconvénient de compliquer la comparaison entre les sites, l'impact de l'âge des parcelles sur la productivité est difficile à quantifier.

Pour la projection future, le choix du RCP8.5 permet d'analyser les changements climatiques les plus drastiques sur la productivité de l'épicéa. Le choix d'un autre scénario aurait probablement mené à des changements de productivité moins importants, cela serait une vérification intéressante à mener et une amélioration de cette étude. Le fait que les différences entre la NPP des années humides et sèches ne soient plus significatives (sauf pour la Bas-Rhin) pourrait être dû à une plus grande récurrence des sécheresses qui diminuent la quantité d'eau dans le sol mais également sa variation dans le temps (écart type). Si les années de sécheresses deviennent moins exceptionnelles, la logique voudrait que la variation de la NPP entre les années moyennes et les années sèches soit moins significative. L'évolution de la biomasse montre une baisse significative pour l'ensemble des sites vis-à-vis de la période passée, il est de nouveau compliqué de savoir ce qui est dû à la mortalité. Il a été prouvé statistiquement que ce sont les sites en Forêt-Noire qui subissent le ralentissement le moins important de biomasse.

L'adaptation des épicéas aux changements climatiques peut être observée par l'analyse de la WUE. Une augmentation significative de celle-ci, telle que décrite par Hatfield *et al.*, (2019) dans le cas de cultures, est retrouvée. Cette augmentation est présente dans la simulation passée et continue dans la projection future. L'ensemble des sites en Belgique et en Forêt-Noire (la simulation passée des sites dans le Bas-Rhin n'a pas pu être effectuée) possède une valeur de WUE plus importante en 2070 que la valeur actuelle. Cette adaptation, bien que positive, est un réel indicateur de stress hydrique. La WUE des sites en Forêt-Noire est significativement plus faible que celle des autres sites alors que son évolution est plus marquée. Les sécheresses plus marquées en Belgique et dans le Bas-Rhin (contenu en eau dans le sol plus faible) auraient provoqué un stress hydrique plus intense et depuis plus longtemps. Celui-ci aurait pu provoquer une adaptabilité plus avancée en Belgique en comparaison de celle de la Forêt-Noire (valeurs de la WUE plus importantes). Les sites en Forêts-Noire, dans l'aire naturelle actuelle, connaissent des stress hydriques moins intenses et plus récents. L'adaptabilité de ces arbres au stress hydrique est donc moins avancée (WUE plus faible). Il semble tout de même que ce changement récent provoque une WUE qui évolue rapidement. Cela pourrait être dû à un déplacement de l'aire naturelle de l'épicéa dans le futur, les sites en Forêt-Noire étant à la limite de l'actuelle (figure 2). Ce déplacement de l'aire naturelle dans le futur pourrait aussi expliquer le ralentissement de l'augmentation de biomasse observé en Forêt-Noire. Une comparaison de ces sites avec des sites situés dans le centre de l'aire de répartition naturelle semble encore une fois être un ajout majeur à cette étude.

Bien que la modélisation soit à améliorer, il semble tout de même que la productivité de l'épicéa dans le futur va décroître, dans le cas où le scénario RCP8.5 est suivi. Cela se marque par les chutes de biomasse et par l'utilisation plus parcimonieuse de l'eau. Des études similaires effectuées sur d'autres essences seraient intéressantes à mener dans un but de comparaison et pourraient particulièrement intéresser le milieu de la sylviculture. *Abies alba* Mill. (sapin blanc) est souvent cité comme un remplaçant potentiel de l'épicéa, il tolère des conditions plus sèches et plus chaudes. Il utilise plus efficacement l'eau dans le sol, transpire moins et résiste mieux aux sécheresses grâce à la fermeture de ses stomates (Peranaud, 2012). Son adaptabilité climatique au futur de l'Europe doit tout de même être prouvée.



## 6) Conclusion générale

La validation du modèle CARAIB à l'aide de l'ajout des traits fonctionnels a permis d'examiner la mesure dans laquelle l'intégration de données spécifiques aux sites pouvait améliorer la précision des simulations. Cependant, les résultats montrent que l'ajout des traits fonctionnels, bien que bénéfique pour certaines variables comme la biomasse, n'a pas significativement amélioré la simulation globale, notamment en ce qui concerne la productivité primaire nette (NPP). En effet, la surestimation observée dans le modèle persiste malgré l'intégration de ces traits. Ces résultats suggèrent que, bien que l'ajout de traits fonctionnels complexifie le modèle, il n'entraîne pas nécessairement une meilleure représentation des données acquises sur le terrain. Une étude complémentaire avec un échantillon plus large et des données de validation plus précises serait nécessaire pour confirmer ces conclusions et affiner l'impact de ces traits sur la modélisation.

Les traits fonctionnels mesurés, tels que la conductance stomatique minimale ( $g_0$ ) et la surface foliaire spécifique (SLA), ont montré des résultats globalement cohérents avec la littérature pour les conifères. Cependant, les relations attendues entre ces traits et les variations environnementales, comme celles décrites par Poorter et al. (2009), n'ont pas été observées. Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette absence de corrélation : la taille limitée de l'échantillon, le manque de données climatiques pour 2022 et 2023 et les contraintes liées à la collecte des données (les rameaux dans la lisière n'ayant pas toujours été accessibles) ont probablement influencé les résultats.

Une fois la validation effectuée, en gardant en tête la surestimation de la simulation, divers résultats ont été produits. L'analyse de *Picea abies* à travers seize sites en Europe a permis de mieux comprendre les réponses de cette espèce face aux changements climatiques passés et futurs. L'étude a révélé que la productivité passée de l'épicéa est significativement affectée par les sécheresses. La NPP passée révèle une résilience plus importante des sites en Forêt-Noire, avec une baisse modérée de la productivité lors des sécheresses, alors que les sites du Bas-Rhin et de Belgique montrent des chutes plus marquées. Ce résultat s'explique par la teneur en eau plus élevée des sols de la Forêt-Noire, qui les protège mieux des sécheresses. En revanche, les sécheresses récentes commencent à impacter ces sites, comme observé en 2003, suggérant une vulnérabilité croissante. La projection future sous le scénario RCP8.5. n'indique plus de différences significatives de la NPP lors des périodes sèches. Cela pourrait être dû à des sécheresses plus récurrentes, les rendant moins exceptionnelles, diminuant ainsi la disparité entre les périodes sèches et les périodes plus humides.

L'analyse de l'évolution de la biomasse passée indique une augmentation significative pour l'ensemble des sites avec des diminutions lors des années sèches analysées. La projection future montre un ralentissement dans l'évolution pour l'ensemble des sites en comparaison à la période passée. Cependant, La Forêt-Noire se distingue par un ralentissement moins important de l'accumulation de biomasse en comparaison aux autres sites, ce qui peut être lié à des conditions environnementales plus favorables.

L'analyse de l'efficacité de l'utilisation de l'eau (WUE) montre une augmentation significative à la fois dans le passé et dans les projections futures, ce qui reflète une adaptation progressive de l'épicéa aux conditions de stress hydrique accrues. Cette augmentation de la WUE, bien que bénéfique en apparence, est un indicateur de stress pour l'espèce car elle reflète une utilisation plus parcimonieuse des ressources en eau. Les sites de la Forêt-Noire montrent une WUE plus faible, mais une augmentation plus marquée dans les projections, indiquant que ces arbres subissent un stress hydrique témoigné plus récemment que ceux en Belgique ou dans le Bas-Rhin. Cela semble indiquer

un stress témoigné plus anciennement en Belgique et dans le Bas-Rhin qui se déplace progressivement vers la Forêt-Noire. L'apparition d'un stress hydrique en Forêt-Noire pourrait être dû à un déplacement progressif de l'aire naturelle de l'épicéa dans le futur, nécessitant une adaptation plus rapide dans les régions encore à ce jour relativement épargnées.

Bien que le modèle soit perfectible, cette étude souligne l'importance de poursuivre des recherches sur la réponse des forêts aux changements climatiques, afin de mieux anticiper l'avenir des forêts européennes. *Picea abies* montrant des faiblesses dans des conditions de plus en plus arides, d'autres espèces, telles que *Abies alba* Mill. (sapin blanc), pourraient être étudiées afin d'identifier une essence plus adaptée à l'avenir climatique de l'Europe. Des études complémentaires sur l'ajout des traits fonctionnels dans un but d'amélioration des modèles dynamiques de végétation seraient également intéressantes.

## 7) Bibliographie

AgroParisTech-ENGREF & IFN. (2008). Guide d'utilisation de la carte des pH de surface des sols forestiers français. In Guide D'utilisation De La Carte Des pH De Surface Des Sols Forestiers Français. [https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/080620\\_guide\\_technique.pdf](https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/080620_guide_technique.pdf)

*Armillaria gallica*. (2022). [Base de données]. Dans CABI Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.6993>

Ball, J. T., Woodrow, I. E., & Berry, J. A. (1987). A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In *Progress in photosynthesis research* (pp. 221–224). Springer.

Bah B., Veron P., Bracke C., Lejeune P., Rondeux J., Bock L., and Mokadem A. (2005). The Digital Soil Map of Wallonia (DSMW/CNSW). XXII International Cartographic Conference (Coruna, Spain).

Barnard, D. M., & Bauerle, W. L. (2013). The implications of minimum stomatal conductance on modeling water flux in forest canopies. *Journal Of Geophysical Research. Biogeosciences*, 118(3), 1322-1333. <https://doi.org/10.1002/jgrg.20112>

Base de données mondiale harmonisée sur les sols v1.2 | PORTAIL DES SOLS DE LA FAO | Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture. (n.d.). <https://www.fao.org/soils-portal/data-hub/soil-maps-and-databases/harmonized-world-soil-database-v12/en/>

Bequet, R., Kint, V., Campioli, M., Vansteenkiste, D., Muys, B., et Ceulemans, R. (2011). Influence of stand, site and meteorological variables on the maximum leaf area index of beech, oak and Scots pine. *European Journal Of Forest Research*, 131(2), 283-295. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0500-x>

Brunet, F. (2004) VARIATIONS DE LA SIGNATURE ISOTOPIQUE  $\delta^{13}\text{C}$  DU CARBONE INORGANIQUE DISSOUS DANS LES RIVIÈRES ET LES FLEUVES. *Géochimie*. Université Paul Sabatier - Toulouse III, Français. ffNNT : ff. fftel-00184081f

Chevaillot, F (2024). *Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1761). [https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/242303/tab/fiche](https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/242303/tab/fiche)

Collatz, G. J., Ribas-Carbo, M., & Berry, J. A. (1992). Coupled Photosynthesis-Stomatal Conductance Model for Leaves of C4 Plants. *Functional Plant Biology*, 19(5), 519–538.

Contributeurs aux projets Wikipédia. (2024, mars 13). Grand charançon du pin. [https://fr.wikipedia.org/wiki/Grand\\_charan%C3%A7on\\_du\\_pin](https://fr.wikipedia.org/wiki/Grand_charan%C3%A7on_du_pin)

Contributeurs aux projets Wikipedia. (2024, 3 mai). Forêt-Noire. <https://fr.wikipedia.org/wiki/For%C3%AAt-Noire>

Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., et Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal Of Botany*, 51(4), 335. <https://doi.org/10.1071/bt02124>

Coupé, M., et Touraine, B. (2016). *Physiologie végétale*. Ellipses.

delta13c — Site des ressources d'ACCES pour enseigner les Sciences de la Vie et de la Terre. (s. d.). <https://acces.enslyon.fr/acces/thematiques/CCCIC/ressources/delta13c#:~:text=Cette%20discrimina>

tion%20varie%20d'une,%2B30%20%C3%A0%20%2D%206%E2%80%B0.etttext=Le%20d13C%20de,plante%20poss%C3%A8de%20ses%20stomates%20ouverts%20.

De Pury, D. G. G., & Farquhar, G. D. (1997). Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant Cell & Environment*, 20(5), 537-557. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1997.00094.x>

Des stomates fluorescents pour comprendre les échanges gazeux chez les plantes | CNRS Biologie. (s. d.). CNRS Biologie. <https://www.insb.cnrs.fr/fr/cnrsinfo/des-stomates-fluorescents-pour-comprendre-les-echanges-gazeux-chez-les-plantes>

Dumé, G., Rameau, J., Mansion, D., et Gauberville, C. (2018). Flore forestière française tome 1, Plaines et collines : Nouvelle édition revue et augmentée. CNPF-IDF. <https://books.google.be/books?hl=fretlr=etid=fm0vEAAAQBAJetoifndetpg=PA6etdq=la+Flore+foresti%C3%A8re+fran%C3%A7aise,+tome+1.+Dum%C3%A9+et+al.+2018etots=x0LGs9Wqczetsig=g9xn7aOA-OAbbGYmUwV9YGqpFyE#v=onepageetq=la%20Flore%20foresti%C3%A8re%20fran%C3%A7aise%2C%20tome%201.%20Dum%C3%A9%20et%20al.%202018etf=false>

Dury, M., Hambuckers, A., Warnant, P., Henrot, A., Favre, E., Ouberdous, M., & François, L. (2011). Responses of European forest ecosystems to 21st century climate: assessing changes in interannual variability and fire intensity. *IForest*, 4(2), 82-99. <https://doi.org/10.3832/ifor0572-004>

Dury, M., Mertens, L., Fayolle, A., Verbeeck, H., Hambuckers, A., & François, L. (2018). Refining Species Traits in a Dynamic Vegetation Model to Project the Impacts of Climate Change on Tropical Trees in Central Africa. *Forests*, 9(11), 722. <https://doi.org/10.3390/f9110722>

European Commission, Joint Research Centre, Caudullo, G., De Rigo, D., Mauri, A. *et al.*, (2016) European atlas of forest tree species, Caudullo, G.(editor), De Rigo, D.(editor), Mauri, A.(editor), Houston Durrant, T.(editor), San-Miguel-Ayanz, J.(editor), Publications Office of the European Union, <https://data.europa.eu/doi/10.2760/776635>

Farquhar, G. D., von Caemmerer, S., & Berry, J. A. (1980). A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 149(1), 78–90.

Fernandez, I., Mahieu, N., & Cadisch, G. (2003). Carbon isotopic fractionation during decomposition of plant materials of different quality. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(3). <https://doi.org/10.1029/2001gb001834>

Fichier écologique des essences. (s. d.). <https://www.fichierecologique.be/#/>

François, L. (2024) MODELISATION DES PROCESSUS SUR LES CONTINENTS [13-19]

François, L., Delire, C., Warnant, P., & Munhoven, G. (1998). Modelling the glacial–interglacial changes in the continental biosphere. *Global And Planetary Change*, 16-17, 37-52. [https://doi.org/10.1016/s0921-8181\(98\)00005-8](https://doi.org/10.1016/s0921-8181(98)00005-8)

François, L. et al. (2016). « Dynamic vegetation modelling and applications with CARAIB ». In : Recueil inédit, Unité de Modélisation du Climat et des Cycles Biogéochimiques, Département d’Astrophysique, Géophysique et Océanographie, Université de Liège

François, L., Ghislain, M., Otto, D., et Micheels, A. (2006). Late Miocene vegetation reconstruction with the CARAIB model. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238(1-4), 302-320. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.034>

- François, L., Utescher, T., Favre, E., Henrot, A., Warnant, P., Micheels, A., Erdei, B., Suc, J., Cheddadi, R., et Mosbrugger, V. (2011). Modelling Late Miocene vegetation in Europe : Results of the CARAIB model and comparison with palaeovegetation data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304(3-4), 359-378. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.01.012>
- Gebauer, G., Schulze, E. (1991) Rapports isotopiques du carbone et de l'azote dans différents compartiments d'une forêt de *Picea abies* saine et en déclin dans le Fichtelgebirge, nord-est de la Bavière. *Œcologie* 87, 198-207. <https://doi.org/10.1007/BF00325257>
- Gérard, J. C., Nemry, B., François, L. M., et Warnant, P. (1999). The interannual change of atmospheric CO<sub>2</sub>: Contribution of subtropical ecosystems ? *Geophysical Research Letters*, 26(2), 243-246. <https://doi.org/10.1029/1998gl900269>
- Geoportal.de. (s. d). [https://geoportal.de/map.html?map=tk\\_02-pflanzenverfuegbares-wasser-sommer](https://geoportal.de/map.html?map=tk_02-pflanzenverfuegbares-wasser-sommer)
- GIEC. (2021). Sixième rapport d'évaluation : Changement climatique 2021 - Les bases physiques. Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/>
- Heterobasidion annosum sensu lato (Heterobasidion root rot). (2022). [Base de données]. Dans CABI Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.27044>
- Hubert, B., François, L., Warnant, P., et Strivay, D. (1998). Stochastic generation of meteorological variables and effects on global models of water and carbon cycles in vegetation and soils. *Journal Of Hydrology*, 212-213, 318-334. [https://doi.org/10.1016/s0022-1694\(98\)00214-5](https://doi.org/10.1016/s0022-1694(98)00214-5)
- Hylobius abietis (large pine weevil). (2022). [Base de données]. Dans CABI Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.28175>
- Ips typographus (eight-toothed bark beetle). (2022). [Base de données]. Dans CABI Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.28843>
- Jackson, R. B., Mooney, H. A., & Schulze, E. (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 94(14), 7362-7366. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.14.7362>
- Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muys, B., Coppin, P., Weiss, M., et Baret, F. (2004). Review of methods for in situ leaf area index determination. *Agricultural And Forest Meteorology*, 121(1-2), 19-35. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2003.08.027>
- Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010-1020. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>
- Kantola, A., & Mäkelä, A. (2005). Development of biomass proportions in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Trees*, 20(1), 111-121. <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0018-2>
- Kardiman, R., et Ræbild, A. (2017). Relationship between stomatal density, size and speed of opening in Sumatran rainforest species. *Tree Physiology*, 38(5), 696-705. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx149>
- Lambinon, J. (2012). Nouvelle flore de la Belgique, du G.-D. de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines (4e éd.). éditions du Patrimoine.

- Lang, A. R. (1986). Estimation of leaf area index from transmission of direct sunlight in discontinuous canopies. *Agricultural And Forest Meteorology*, 37(3), 229-243. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(86\)90033-x](https://doi.org/10.1016/0168-1923(86)90033-x)
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J. H. C., Garnier, E., Harrison, S. P., McIntyre, S., Pausas, J. G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C., & Urcelay, C. (2007). Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail ? Dans Springer eBooks (p. 149-164).
- Laurent, J., Bar-Hen, A., François, L., Ghislain, M., et Cheddadi, R. (2004). Refining vegetation simulation models: From plant functional types to bioclimatic affinity groups of plants. *Journal Of Vegetation Science*, 15(6), 739-746. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02316.x>
- Legrand, P. (2018) Les armillaires (*Armillaria* spp.), champignons indicateurs potentiels de l'ancienneté des forêts. *Revue forestière française*, 70 (5), pp.457-471. [ff10.4267/2042/70131ff](https://doi.org/10.4267/2042/70131ff). [ffhal-03447332f](https://doi.org/10.4267/2042/70131ff)
- Les tissus végétaux. (n.d.). <https://www.uvt.rnu.tn/resources-uvt/cours/biologie-physiologie-vegetale/chap2b/Chapitre-4/Sous-section-4-1-2.html>
- Li, W., et Mu, X. (2021). Using fractal dimension to correct clumping effect in leaf area index measurement by digital cover photography. *Agricultural And Forest Meteorology*, 311, 108695. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108695>
- Ligot, G. (2022). Dispositif IRRES : Description des peuplements et de la régénération à partir des mesures de 2016, 2018, 2020, 2021 et 2022.
- Madmony, A., Tognetti, R., Zamponi, L., Capretti, P., & Michelozzi, M. (2018). Monoterpene responses to interacting effects of drought stress and infection by the fungus *Heterobasidion parviporum* in two clones of Norway spruce (*Picea abies*). *Environmental And Experimental Botany*, 152, 137-148. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.03.007>
- Marshall, J. D., et Monserud, R. A. (2003). Foliage height influences specific leaf area of three conifer species. *Canadian Journal Of Forest Research*, 33(1), 164-170. <https://doi.org/10.1139/x02-158>
- Marthelot, P. (1950). Vosges et Forêt-Noire. *L'Information Géographique*, 14(2), 57-66. <https://doi.org/10.3406/ingeo.1950.5962>
- METER Group. (2021). SC-1 Leaf Porometer User Manual. [https://library.metergroup.com/Manuals/20773%20SC-1\\_Manual\\_Web.pdf](https://library.metergroup.com/Manuals/20773%20SC-1_Manual_Web.pdf)
- Minet, J., Laloy, E., Tychon, B., & François, L. (2015). Bayesian inversions of a dynamic vegetation model at four European grassland sites. *Biogeosciences*, 12(9), 2809-2829. <https://doi.org/10.5194/bg-12-2809-2015>
- Otto, D., Rasse, D., Kaplan, J., Warnant, P., et François, L. (2002). Biospheric carbon stocks reconstructed at the Last Glacial Maximum: comparison between general circulation models using prescribed and computed sea surface temperatures. *Global And Planetary Change*, 33(1-2), 117-138. [https://doi.org/10.1016/s0921-8181\(02\)00066-8](https://doi.org/10.1016/s0921-8181(02)00066-8)
- Peranaud J-F. (2012) Quel avenir pour la sapin et l'épicéa ? synthèse bibliographie sur l'autoécologie et la vulnérabilité comparée du sapin et de l'épicéa dans le cadre des changements climatiques. *Connaissances*, 3-6. Récupéré sur <http://www.forestiersdalsace.fr/>

- Petit, G., Zambonini, D., Hesse, B. D., & Häberle, K. (2022). No xylem phenotypic plasticity in mature *Picea abies* and *Fagus sylvatica* trees after 5 years of throughfall precipitation exclusion. *Global Change Biology*, 28(15), 4668-4683. <https://doi.org/10.1111/gcb.16232>
- Pityogenes chalcographus* (sixtoothed spruce bark beetle). (2022). [Base de données]. Dans CABI Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.41516>
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., et Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565-588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- Portannier, E., Lhuillier, V., et Bourg, S. (2021). Apprendre à reconnaître 12 arbres communs et remarquables de France | guide naturaliste # 3. Projet Pangolin. <https://www.projetpangolin.com/guide-du-naturaliste-arbres-communs/>
- Raghunathan, N., François, L., Huynen, M.-C., Oliveira, L. C., et Hambuckers, A. (2015). Modelling the distribution of key tree species used by lion tamarins in the Brazilian Atlantic Forest under a scenario of future climate change. *Regional Environmental Change*, 15(4), 683–693.
- Remy, L. (2023). Mesures de traits fonctionnels d'espèces végétales et implémentation dans un modèle dynamique de végétation. <https://matheo.uliege.be/handle/2268.2/17542>
- Ridler, T. W., et Calvard, S. (1978). Picture Thresholding Using an Iterative Selection Method. *IEEE Transactions On Systems, Man, And Cybernetics*, 8(8), 630-632. <https://doi.org/10.1109/tsmc.1978.4310039>
- Schättler, U., Doms, G., & Schraff, C. (2018). A description of the Nonhydrostatic Regional COSMO-Model Part VII: User's guide. [https://www.hereon.de/imperia/md/assets/clm/neu\\_cosmo.pdf](https://www.hereon.de/imperia/md/assets/clm/neu_cosmo.pdf)
- Sirococcus conigenus* (sirococcus blight of conifers). (2022). [Base de données]. Dans CABI Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.50183>
- Štícha, V., Sharma, R. P., Vacek, Z., Vacek, S., & Nuhlíček, O. (2019). Timber and Branch Volume Prediction: Effects of Stand and Site Characteristics on Dendromass and Timber-To-Branch Volume Ratio of Norway Spruce in Managed Forests. *Forests*, 10(2), 144. <https://doi.org/10.3390/f10020144>
- Thimonier, A., Sedivy, I., et Schleppei, P. (2010). Estimating leaf area index in different types of mature forest stands in Switzerland: a comparison of methods. *European Journal Of Forest Research*, 129(4), 543-562. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0353-8>
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M. B., Berry, P. M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G. F., Paterson, J., Schurr, F. M., Sykes, M. T., & Zimmermann, N. E. (2008). Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives In Plant Ecology Evolution And Systematics*, 9(3-4), 137-152. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.004>
- Ugolotti, A., Anders, T., Lanssens, B., Hickler, T., François, L., & Tölle, M. H. (2023). Impact of bias correction on climate change signals over central Europe and the Iberian Peninsula. *Frontiers In Environmental Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2023.1116429>
- Van Gardingen, P., Jackson, G., Hernandez-Daumas, S., Russell, G., et Sharp, L. (1999). Leaf area index estimates obtained for clumped canopies using hemispherical photography. *Agricultural And Forest Meteorology*, 94(3-4), 243-257. [https://doi.org/10.1016/s0168-1923\(99\)00018-0](https://doi.org/10.1016/s0168-1923(99)00018-0)

- Van Wijk, M. T., Dekker, S. C., Bouten, W., Bosveld, F. C., Kohsiek, W., Kramer, K., & Mohren, G. M. J. (2000). 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. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.2.115>
- Vannier, O., Isabelle Braud. (2012) Calcul d'une évapotranspiration de référence spatialisée pour la modélisation hydrologique à partir des données de la réanalyse SAFRAN de Météo-France. [Rapport de recherche] irstea. pp.22. ffhal-02593413f <https://hal.inrae.fr/hal-02593413>
- Wang, G., Li, J., Liu, X., et Li, X. (2013). Variations in carbon isotope ratios of plants across a temperature gradient along the 400 mm isoline of mean annual precipitation in north China and their relevance to paleovegetation reconstruction. *Quaternary Science Reviews*, 63, 83-90. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.12.004>
- Warnant, P. (1999), « Modélisation du cycle du carbone dans la biosphère continentale à l'échelle globale ». Thèse de doct. Université de Liège, Liège.
- Warnant, P., L. François, D. Strivay, and J.-C. Gérard (1994), CARAIB: A global model of terrestrial biological productivity, *Global Biogeochem. Cycles*, 8(3), 255–270, doi:10.1029/94GB00850.
- Woodland trust, (s. d.). Eight-Toothed Spruce Bark Beetle - Woodland Trust. Woodland Trust. <https://www.woodlandtrust.org.uk/trees-woods-and-wildlife/tree-pests-and-diseases/key-tree-pests-and-diseases/eight-toothed-spruce-bark-beetle/>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Cornelissen, J. H. C., Falster, D. S., Groom, P. K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C. H., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Warton, D. I., et Westoby, M. (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology And Biogeography*, 14(5), 411-421. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2005.00172.x>
- Zheng, Z. (2009). Carbon and nitrogen nutrient balance signaling in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 4(7), 584-591. <https://doi.org/10.4161/psb.4.7.8540>



# Annexes

Annexe I Mesure de l'inventaire permanent de Gembloux Agro-Bio Tech, GHAtot est la surface terrière totale du site, GHAep est la surface terrière des épicéas su site et VHA est le volume total de bois fort d'épicéas par hectare

Sites	2016			2018			2020 (2021 pour BE-HAB-4)			2022		
	GHA <sub>tot</sub>	GHA <sub>ep</sub>	VHA	GHA <sub>tot</sub>	GHA <sub>ep</sub>	VHA	GHA <sub>tot</sub>	GHA <sub>ep</sub>	VHA	GHA <sub>tot</sub>	GHA <sub>ep</sub>	VHA
BE-VIE-1	41,5	23,8	324,5	35,3	18,7	254	36,7	19,3	263,2	37,9	19,8	269,8
BE-VIE-2	30,9	19,3	210,6	30,4	19,1	211,4	32	20,2	227,4	33,7	21,5	245
BE-LIB-3	28,2	9,5	115,3	24,1	8,5	104,2	25	8,8	108,2	26,3	9,4	115,1
BE-HAB-4	35,3	35,3	446,3	30,5	30,5	385,3	29,9	29,9	379,8	8,4	8,4	106,6
BE-BUL-614	23,1	23,1	213,3	25,3	25,3	247,5	28,1	28,1	282,5	25,2	25,2	261,2
BE-BUL-615	32,4	29,2	397,9	33,9	30,3	412,9	33,7	30	407	34,4	30,7	416,1

Annexe II Mesure de l'inventaire permanent de ForstBW, Vi est le volume de bois fort par hectare avant l'éclaircie est Vf est le volume de bois fort par hectare après l'éclaircie

Date de mesure	DE-NOIR-1447		DE-NOIR-1488		DE-NOIR-1579		DE-NOIR-1580		DE-NOIR-1613	
	Vi	Vf	Vi	Vf	Vi	Vf	Vi	Vf	Vi	Vf
15-07-61	255,4	211,6	274,6	243,8						
15-08-67	297,2	259	333,3	234,3						
15-09-73	376,7	295,5	332,4	254,8						
15-11-76	345,8	336,2	297,5	281,7						
15-09-80	414,4	339	350,7	339,7						
15-10-90	550,7	455,2	536,2	535,1						
15-09-00	646,6	646,6	717,8	703,8						
15-11-06	740,1	636,7	812,2	684,7						
01-10-09	698,3	539,3	740,5	546,5						
15-09-14	594,3	446	604	488,2						
01-10-17	479,4	333,3	521,6	367						
15-11-22	363,1	336,8	387,7	260,5						
15-10-99					55,8	34,9	50,5	35,4		
29-04-03					61,3	61	66,4	65,7		
20-10-06					120,1	120,1	134,3	134,3		
22-11-11					216,5	215,8	250,2	250,2		
01-09-17					331,6	314,3	391,7	303,3		
18-10-22					388,6	294,3	376	308,4		
15-04-11									120,4	91,7
15-11-12									135,5	118,1
15-11-17									216,6	199,3
15-11-22									247,8	201,6