

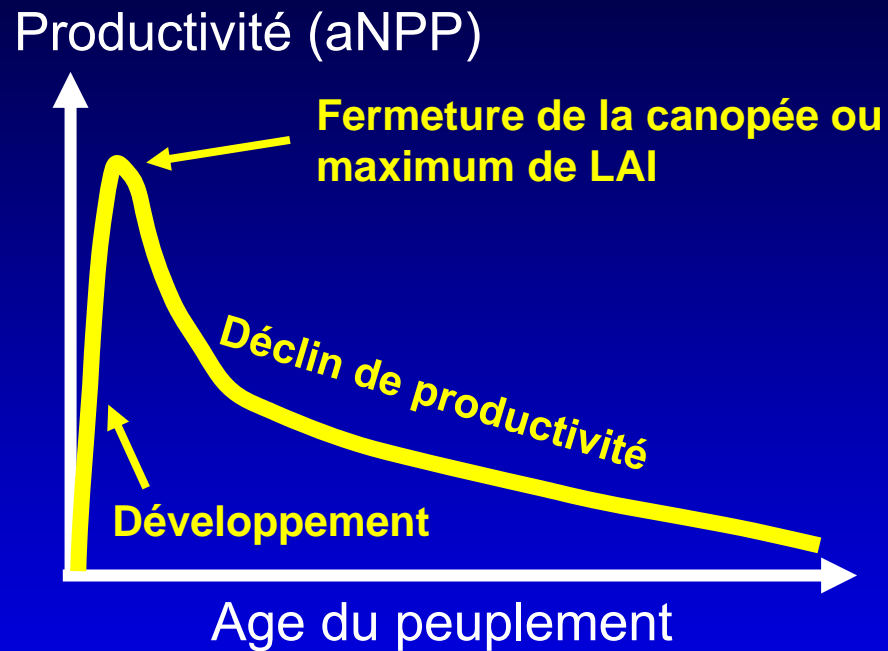


CROISSANCE ET BILAN DE CARBONE :

Le déclin de productivité des
forêts avec l'âge

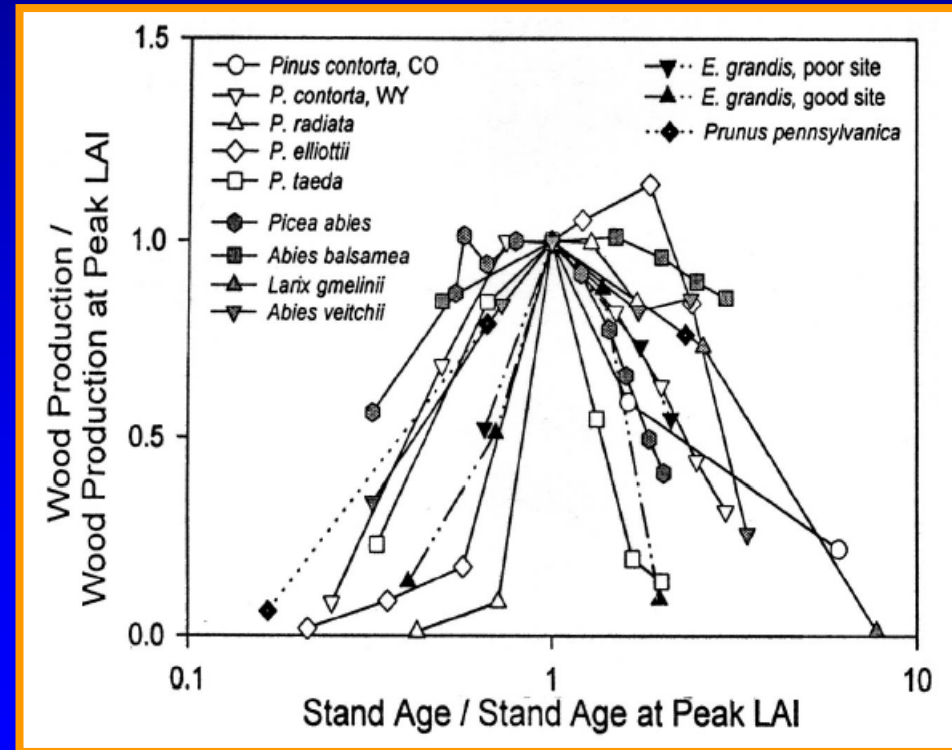
Le déclin de productivité des forêts avec l'âge

2



Synthèse de résultats
issus de 12
chronoséquences

Le déclin de productivité suit
une tendance universelle



Ryan, Binkley and Fownes, 1997

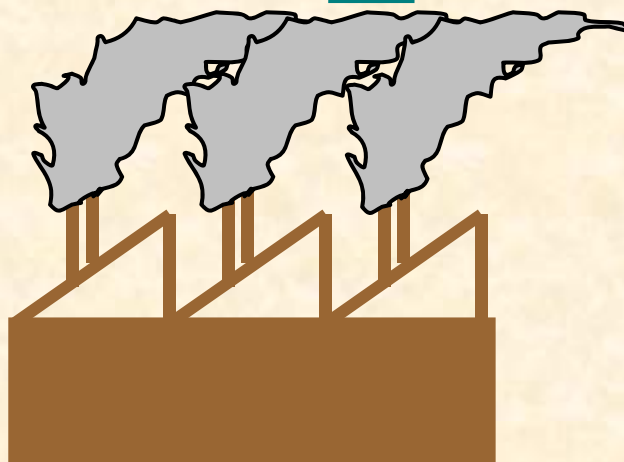
Le cycle de carbone

Les raisons pour lesquelles nous nous intéressons au cycle du carbone

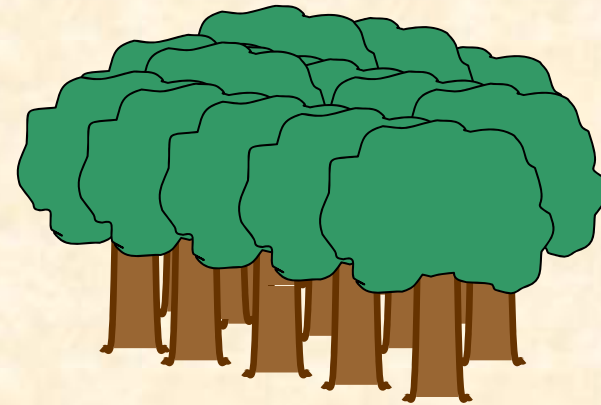
- La combustion de carbone fossile est probablement la cause première du réchauffement de la planète
- Il est important de comprendre les processus contrôlant le cycle du C afin de savoir où va et où est stocké le CO₂
- Comprendre le rôle des forêts dans le cycle du C
- L'impact du climat sur les écosystèmes forestiers et le cycle du carbone (effet feedback possible?)

Le puits de carbone terrestre

Émissions de CO₂
anthropiques



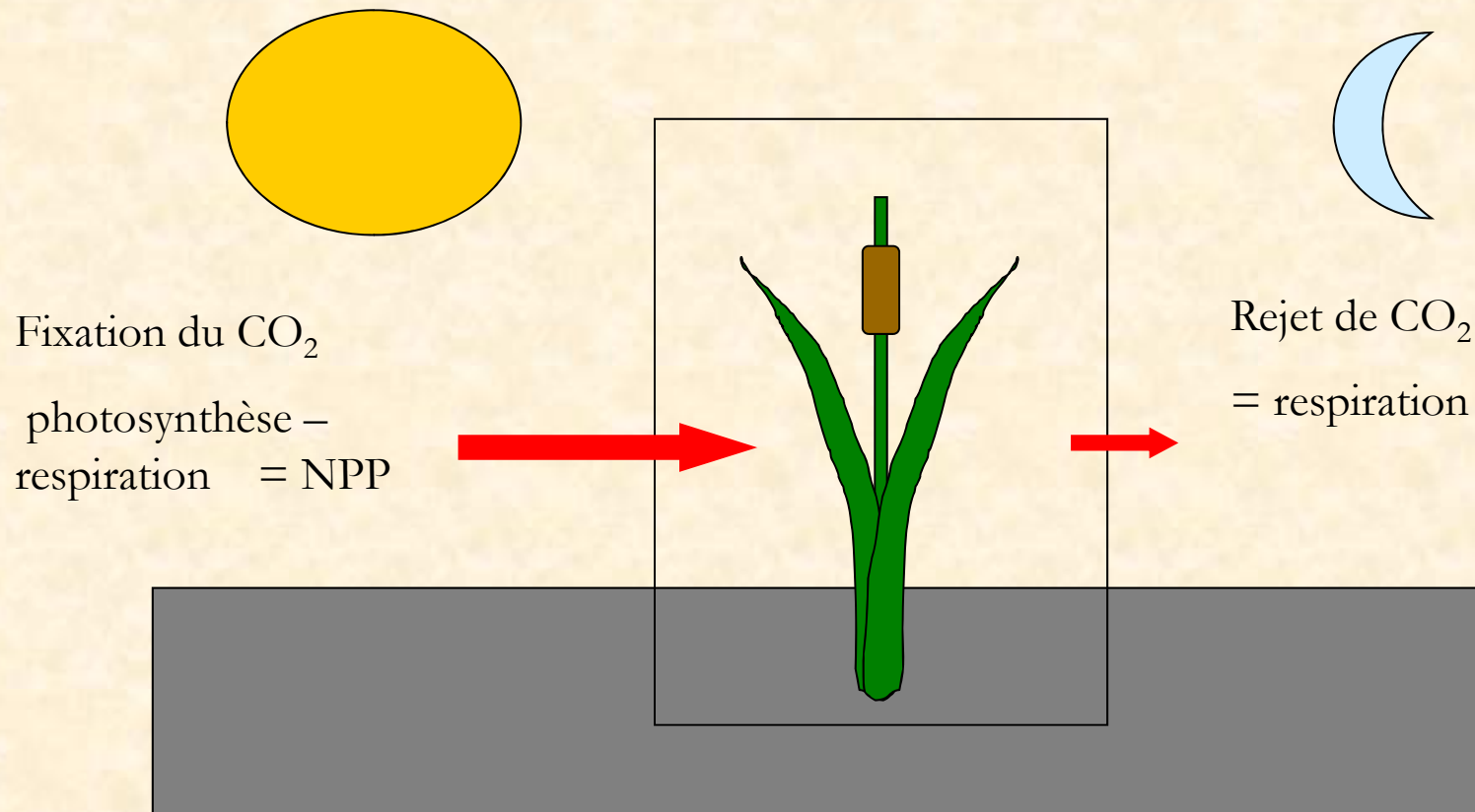
Photosynthèse



- ✓ 1/3 des émissions anthropiques est fixé par la biosphère terrestre
- ✓ les écosystèmes forestiers → 90 % du carbone organique terrestre
65 % du NPP terrestre

Photosynthèse et respiration

- Ceux sont les deux processus les plus importants dans le cycle du carbone



a. Production de l'écosystème : définitions

Gross Primary Production, GPP (Production primaire Brute)

$$GPP = A = A_n + R_d$$

A_n , assimilation nette; R_d , daily leaf respiration
Attention : le GPP tient compte de la photorespiration.

Net Primary Production, NPP (Production primaire nette)

$$NPP = GPP - R_a$$

GPP ou A, assimilation brute; R_a , respiration autotrophe (feuille-tronc-racine)

NPP peut être mesurée directement comme la somme des accroissements en biomasse aérienne (Δ_{WA}) et souterraine (Δ_{WB}) + la production par mortalité (F_M) (organes aériens et racinaires) et le flux de consommation par les herbivores (F_h).

$$NPP = \Delta_{WA} + \Delta_{WB} + F_M + F_h$$

Production de l'écosystème : définitions

Net Ecosystem Production, NEP (Production nette de l'Ecosystème)

$$NEP = GPP - R_a - R_h$$

R_a , respiration autotrophe; R_h , respiration hétérotrophe

Net Ecosystem Exchange, NEE (Echange net de l'écosystème)

$$NEE \approx NEP$$

≈ car nous supposons que le flux de carbone organique dissous par drainage est nul

Ce flux est mesuré directement par la méthode des corrélations turbulentes au dessus de l'écosystème.

Mesures de NEE par la méthode des corrélations turbulentes



Méthode directe
pour mesurer les
flux H_2O et de CO_2
au dessus d'une
surface



Mesures de NEE par la méthode des corrélations turbulentes

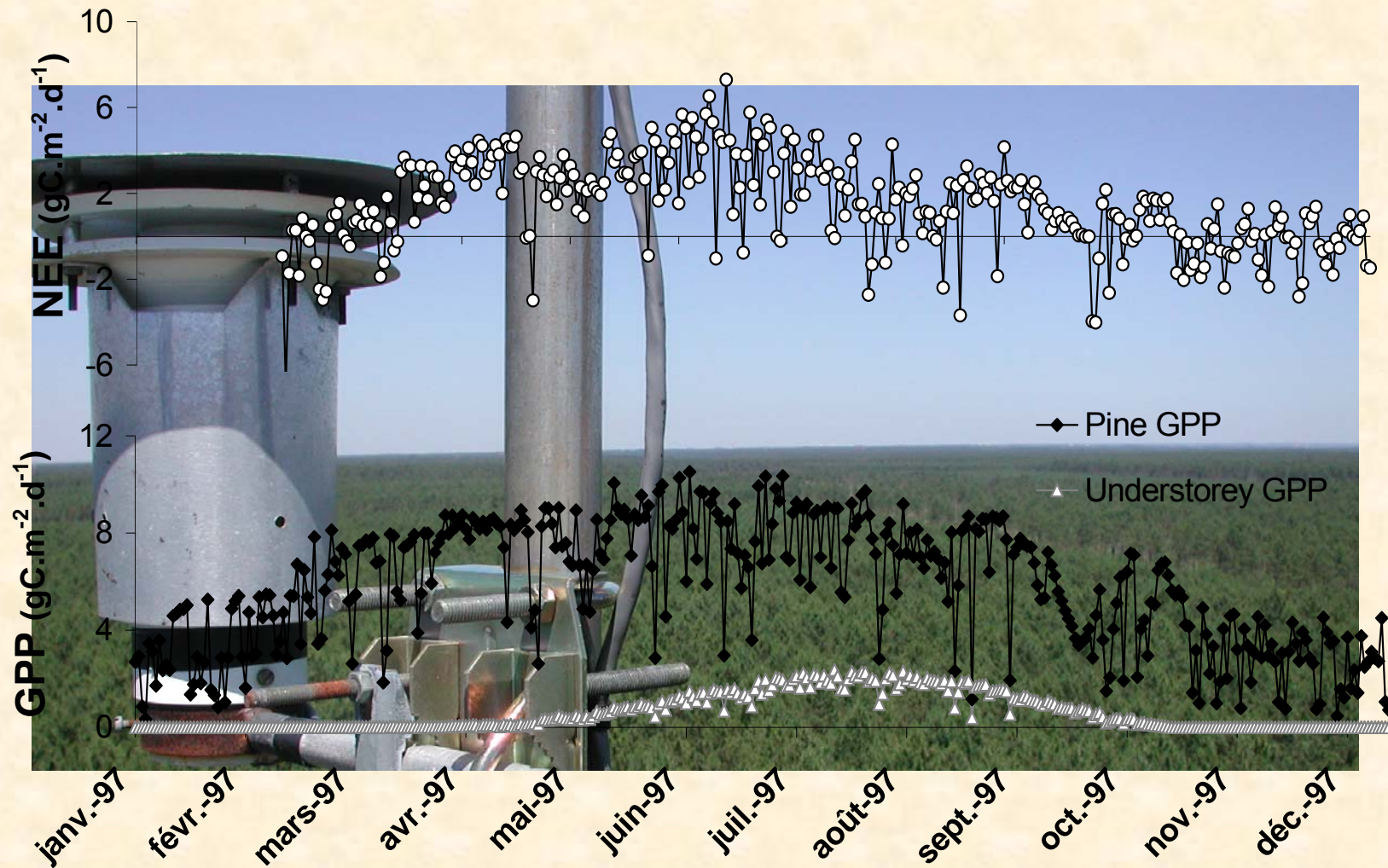


Schéma des flux et des stocks de carbone dans un écosystème forestier

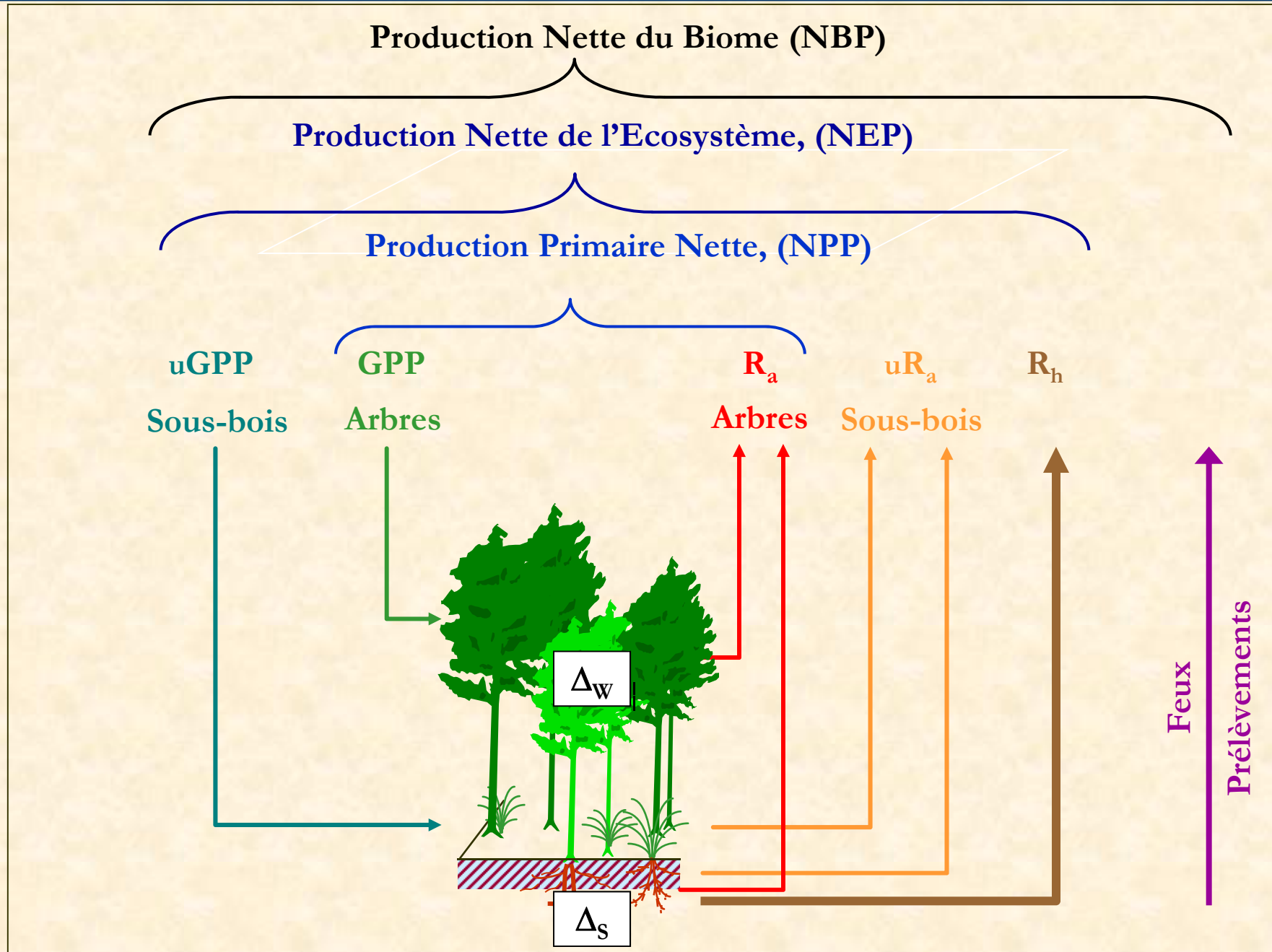
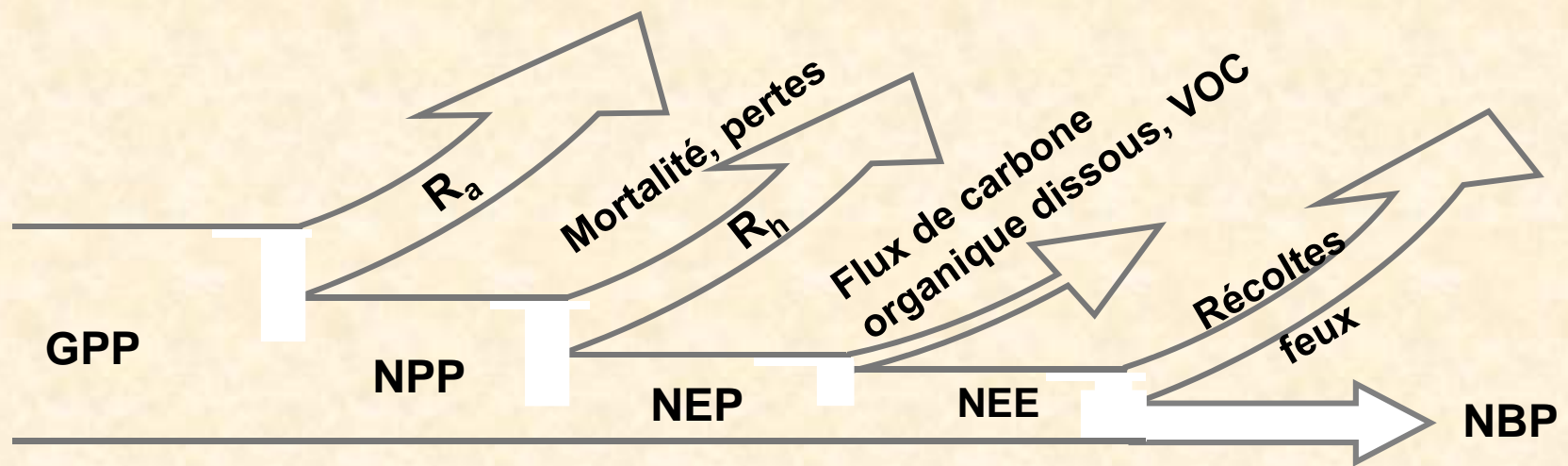


Schéma des flux et des stocks de carbone

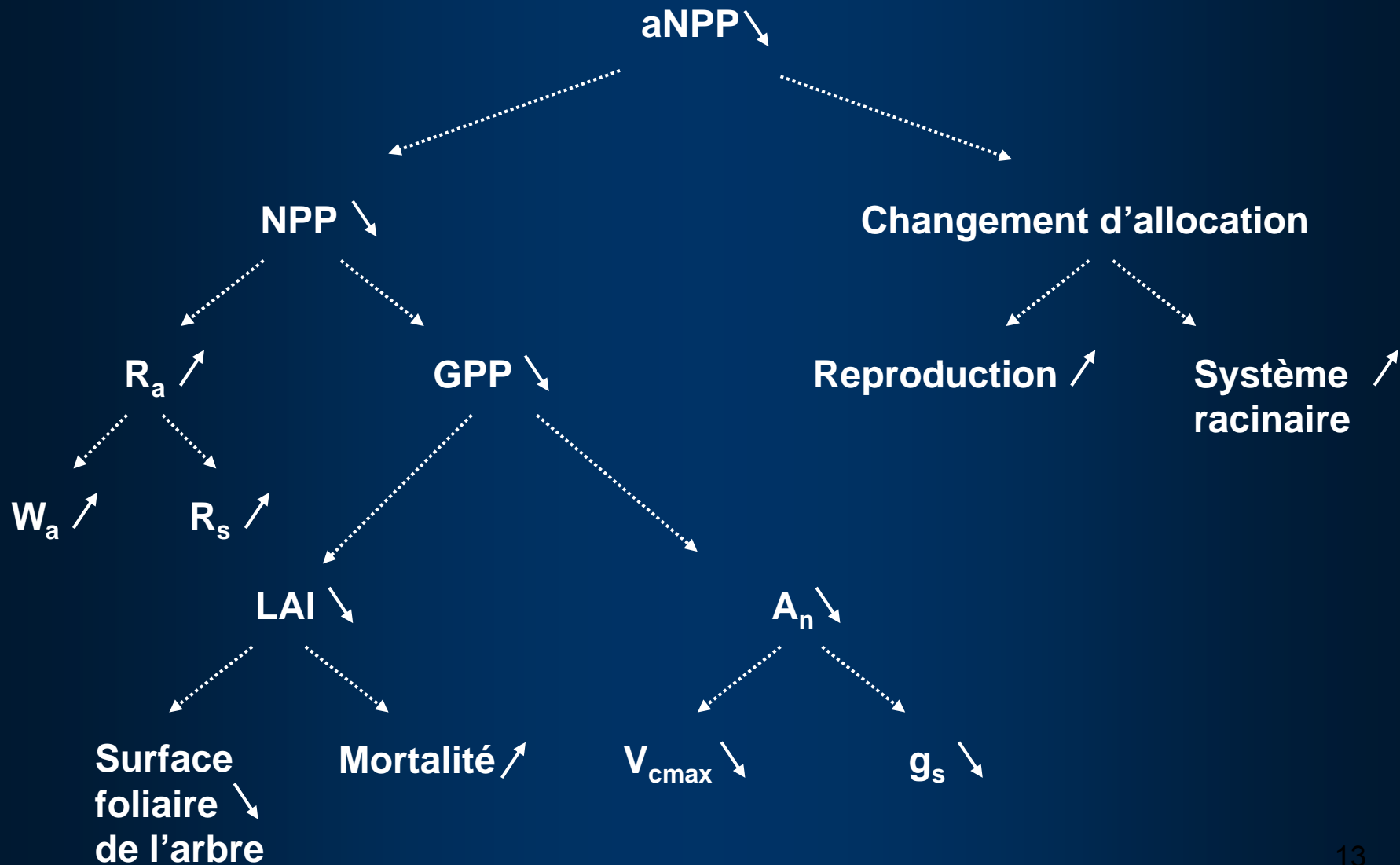


Quelles sont les causes possibles de ce déclin de productivité avec l'âge de l'arbre?

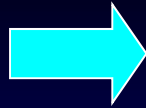
$$\text{NPP} = \text{GPP} - \text{Ra}$$

- NPP constant (allocation préférentielle vers les racines ou l'appareil reproducteur)
- NPP diminue → plusieurs possibilités :
 - ✓ soit l'augmentation de Ra est plus importante que celle de GPP
 - ✓ soit GPP diminue = diminution de l'assimilation foliaire (photosynthèse)
 - ❖ soit la conductance stomatique diminue ($g_s \searrow$)
 - ❖ sénescence de l'appareil photosynthétique
 - ❖ diminution du taux d'azote foliaire

Analyses du déclin de la productivité aérienne



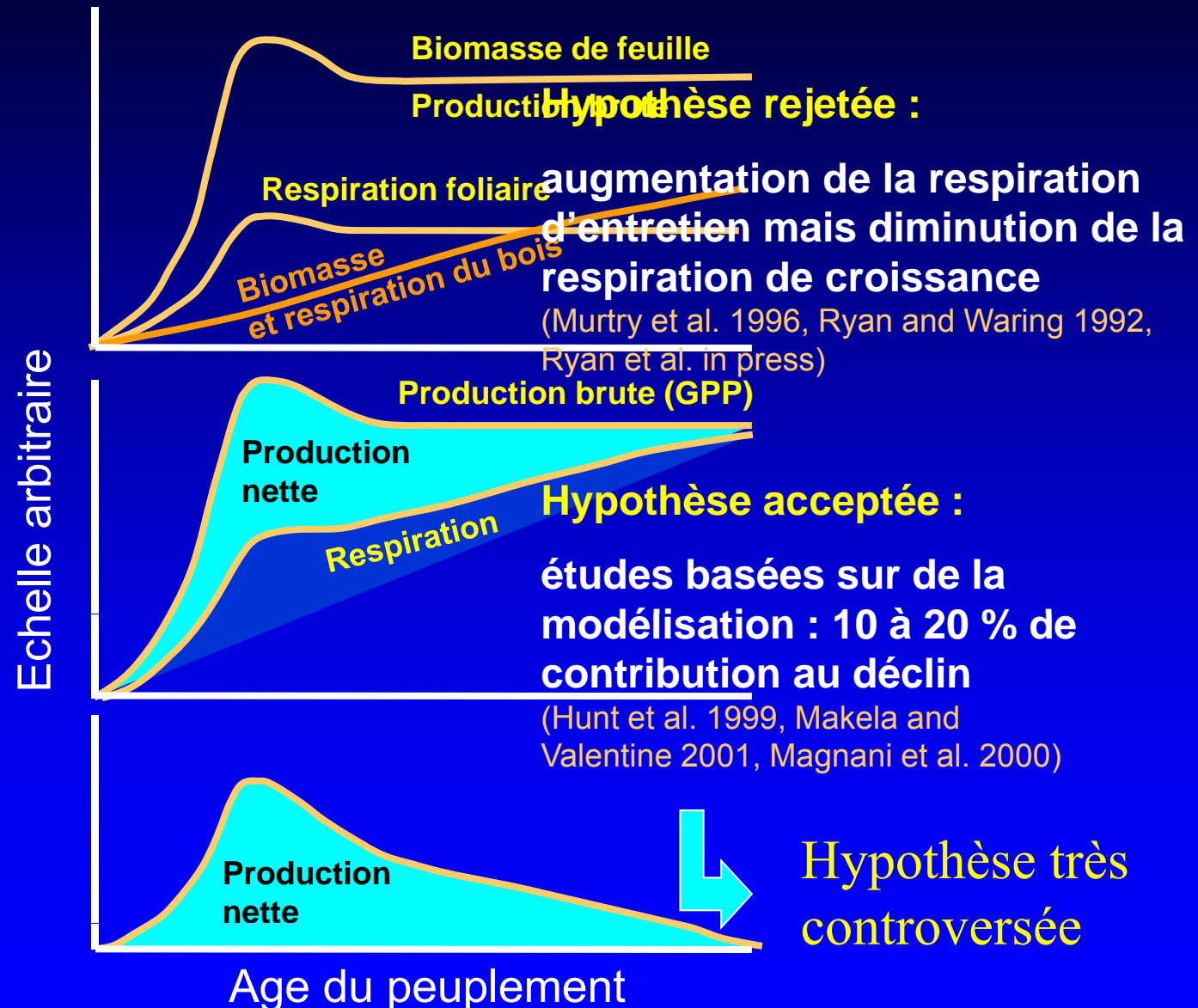
**Hypothèses
avancées pour
expliquer le
déclin de
productivité
aérienne des
forêts avec
l'âge**



**H1 : Augmentation de la
respiration**

H1 : Augmentation de la respiration

7



Hypothèse rejetée :
augmentation de la respiration
d'entretien mais diminution de la
respiration de croissance
(Murtry et al. 1996, Ryan and Waring 1992,
Ryan et al. in press)

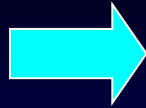
Hypothèse acceptée :
études basées sur de la
modélisation : 10 à 20 % de
contribution au déclin
(Hunt et al. 1999, Makela and
Valentine 2001, Magnani et al. 2000)

**Hypothèse très
controversée**

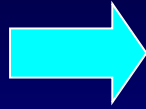


D'après Kira and Shidey (1967)

**Hypothèses
avancées pour
expliquer le
déclin de
productivité
aérienne des
forêts avec
l'âge**



**H1 : Augmentation de la
respiration (NPP - controversée)**



**H2 : Diminution de la
disponibilité en nutriments**

H2 : Diminution de la disponibilité en nutriments

9

*“Cruel as death, and hungry as the grave.” James Thomson
(1700–1748) The Seasons. Winter. Line 393*

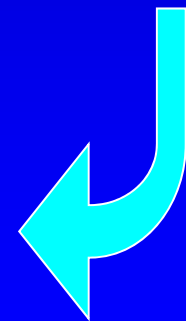
- Causes

- Séquestration des nutriments dans la biomasse vivante
- Ralentissement de la décomposition de la litière

- Conséquences

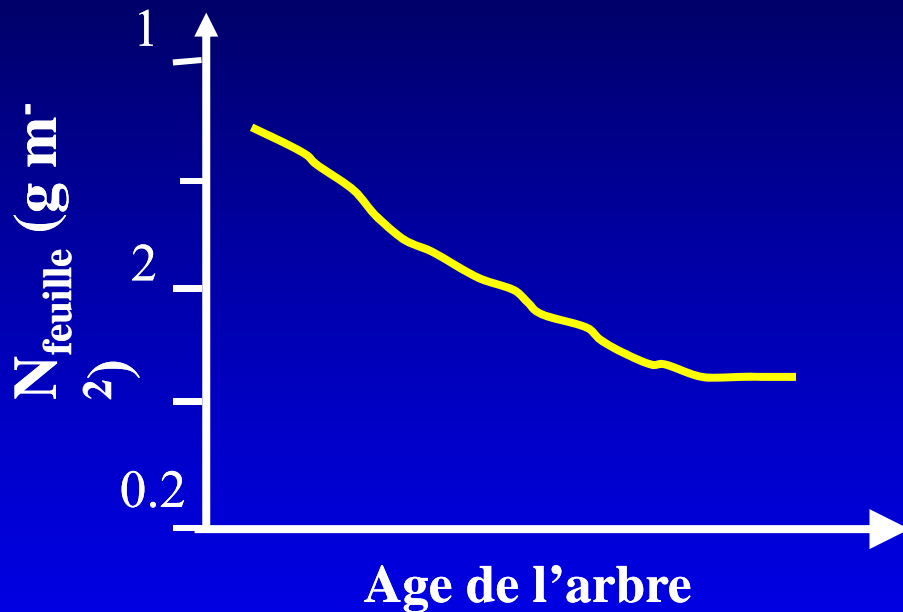
- affecte négativement la teneur foliaire en éléments minéraux
- affecte négativement la surface foliaire

Impact sur la production brute (GPP)



H2 : Diminution de la disponibilité en nutriments

A- Réduction de la photosynthèse



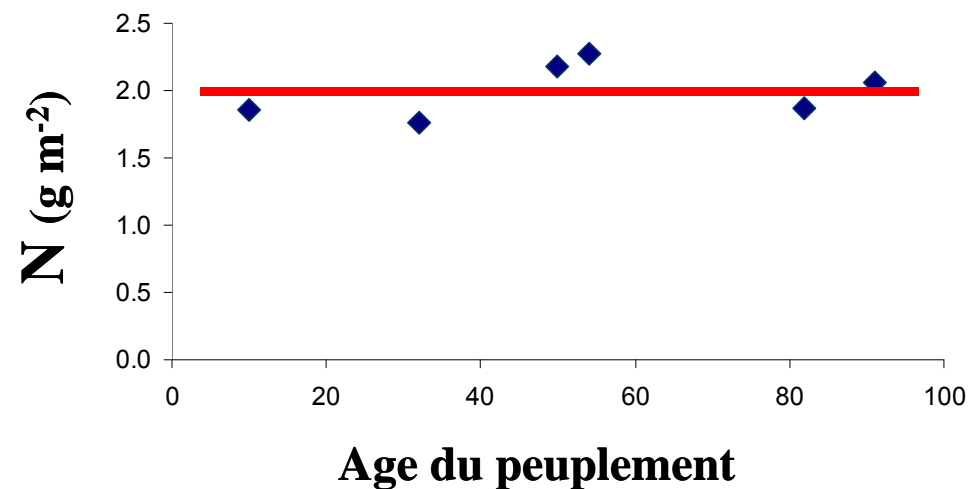
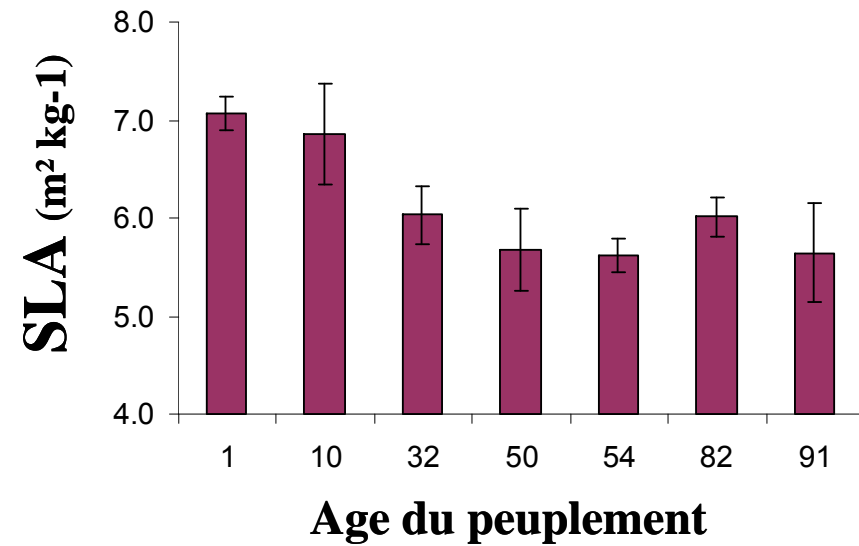
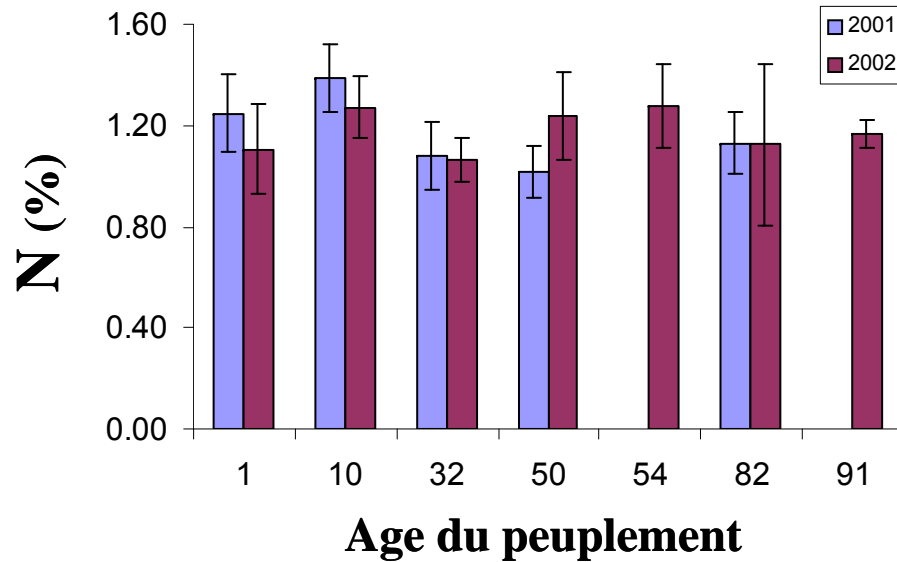
Le taux d'azote par unité de surface foliaire baisse en raison d'une diminution de la disponibilité en azote du sol.

➤ le taux d'assimilation par unité de surface foliaire est diminué en raison de la plus faible concentration en RuBisco.

- Etat des lieux : aucune tendance claire entre la disponibilité des nutriments et l'âge de la forêt

Test de l'hypothèse 2 – limitation azoté

Evolution de la teneur en azote avec l'âge du peuplement

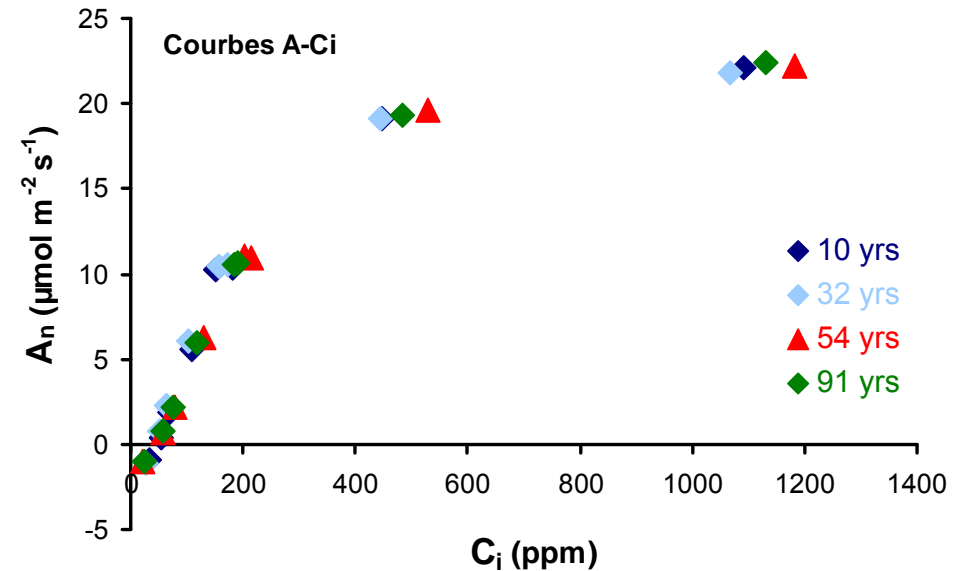


Comparaison des capacités photosynthétiques

Estimation des paramètres du modèle de Farquhar et al. 1980

en fonction de l'âge de l'arbre (Delzon et al. 2004 *Annals of Forest Science*)

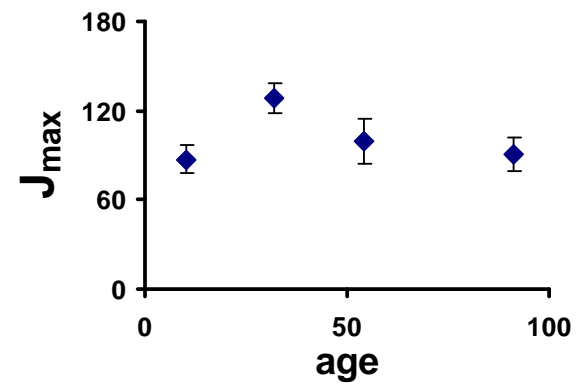
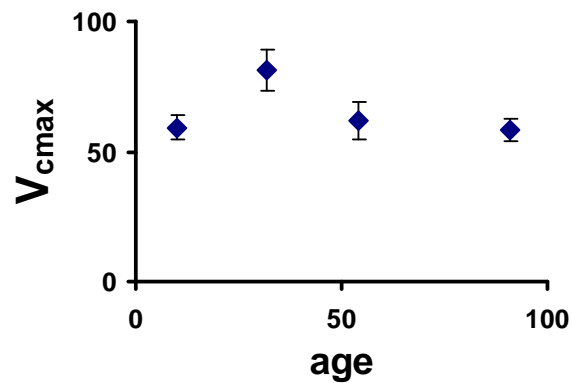
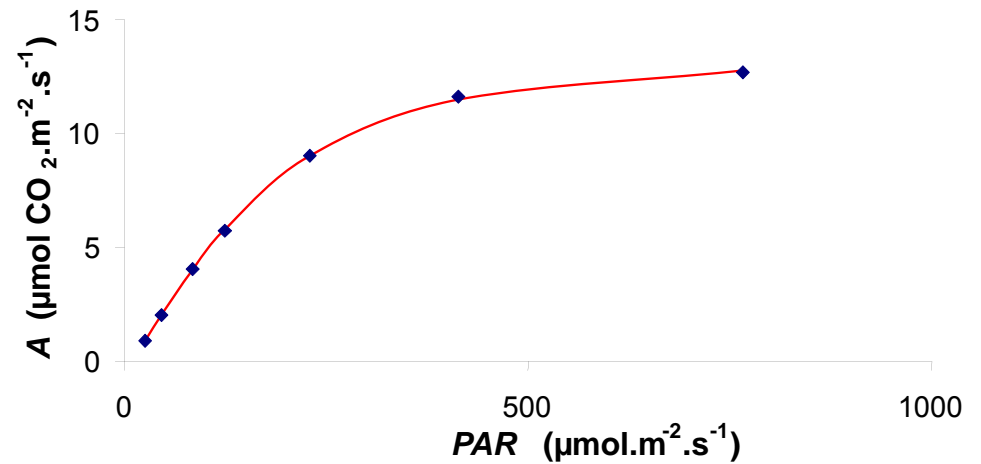
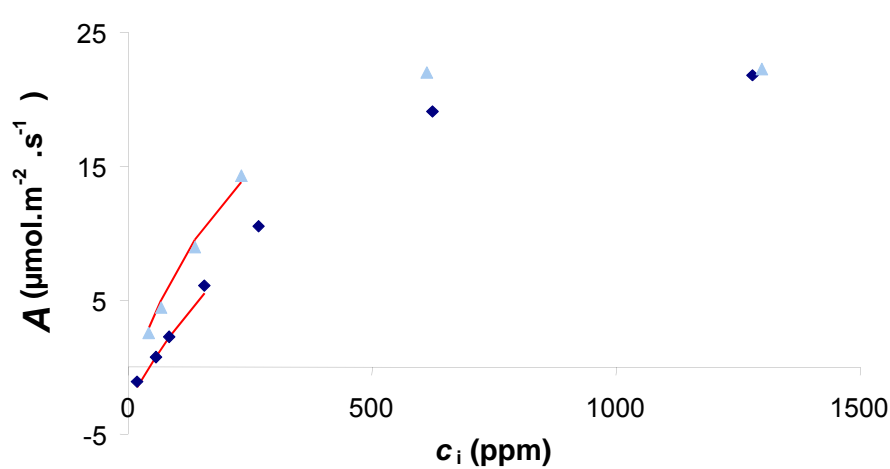
et corrigés pour leur réponse à la température (Medlyn et al. 2002 *Plant Cell & Environnement*)



Mesures d'échanges gazeux en laboratoire

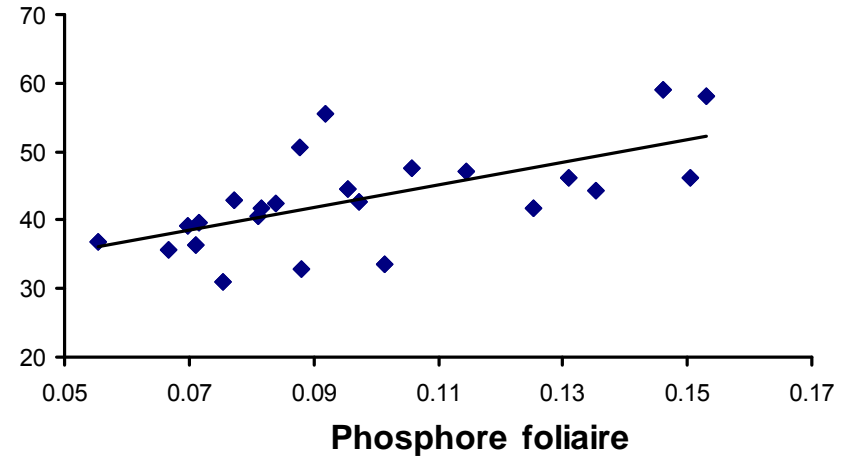
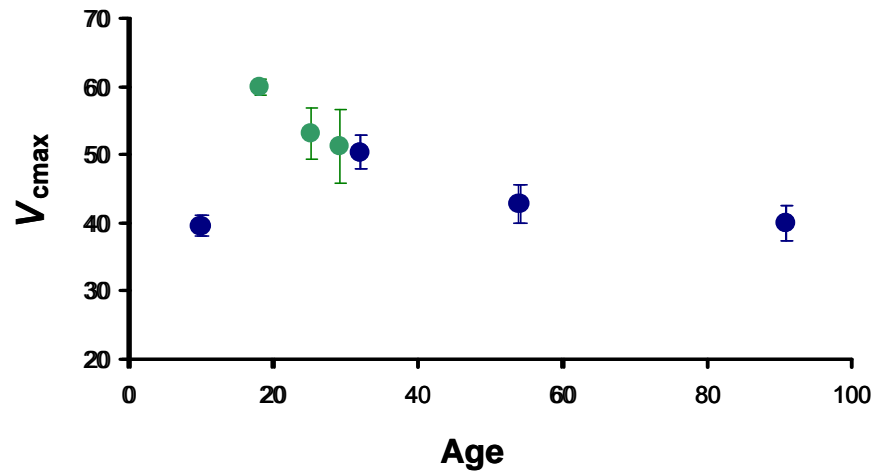
Estimation de V_{cmax} , J_{max} , α , R_d par ajustement sur les courbes de réponses

Comparaison des capacités photosynthétiques



- les capacités photosynthétiques ne varient pas avec l'âge de l'arbre
- Le déclin de productivité n'est pas expliqué par les capacités photosynthétiques

Comparaison des capacités photosynthétiques



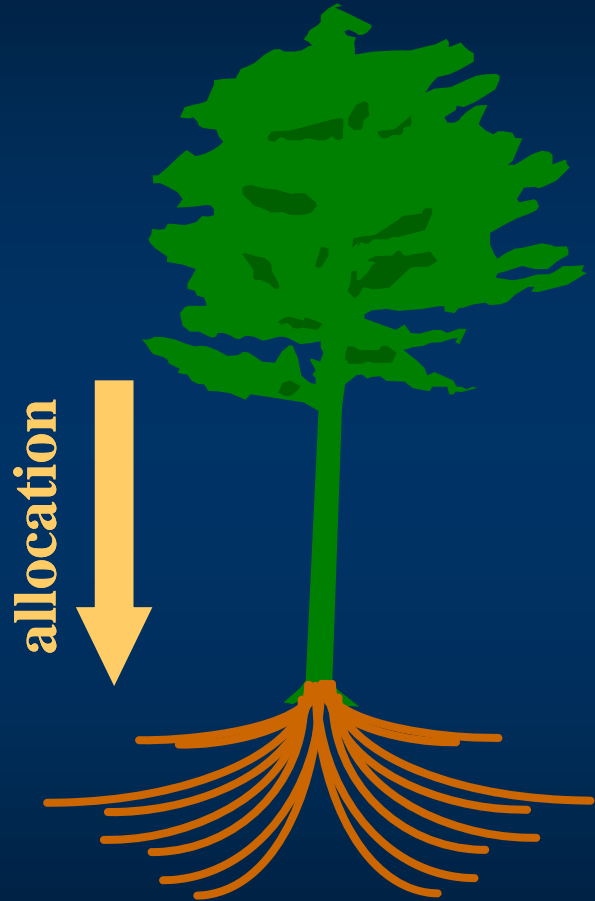
Corrélation entre la teneur en phosphore foliaire et V_{cmax}



Contribution au déclin de productivité via une diminution de la disponibilité en phosphore ?

H2 : Diminution de la disponibilité en nutriments

b- Changement de la structure de la plante

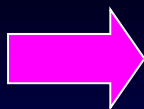


NPP constant : la productivité ne diminue pas mais un pool de carbone plus important est alloué au racine pour la nutrition.

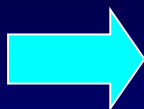
Réduction du rapport biomasse foliaire / biomasse racinaire

- allocation préférentielle vers les parties racinaires lors du vieillissement de l'arbre.

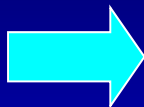
**Hypothèses
avancées pour
expliquer le
déclin de
productivité
aérienne des
forêts avec
l'âge**



**H1 : Augmentation de la
respiration (NPP - controversée)**



**H2 : Diminution de la
disponibilité en nutriments
(GPP- possible)**



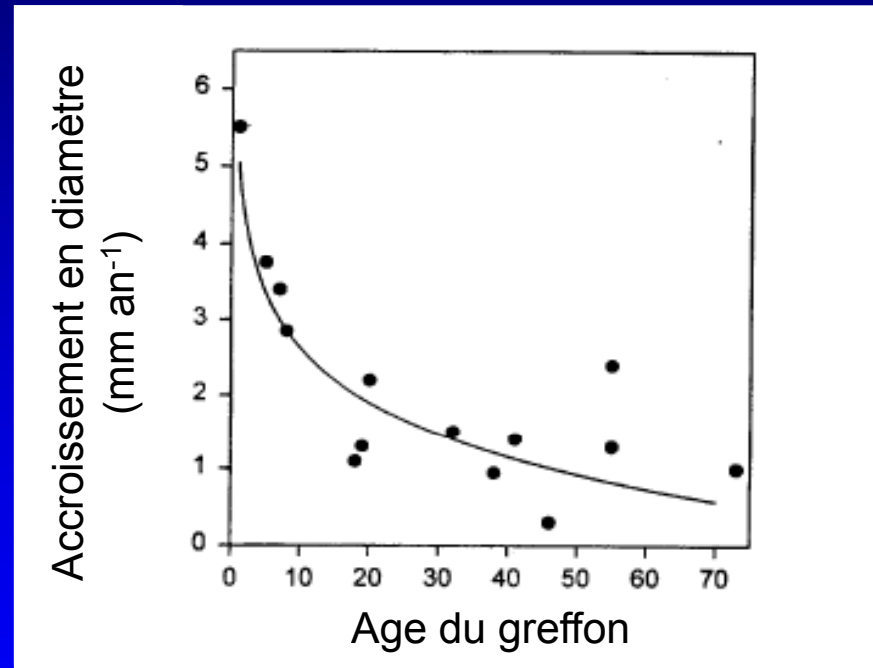
H3 : Sénescence

H3 : Sénescence

11

“Death’s truer name is “Onward,”” Tennyson, Life of Tennyson. Vol. i. 1

Diminution du taux de photosynthèse (Day et al. 2001) et de la croissance (Greenwood 1993) induite par une sénescence

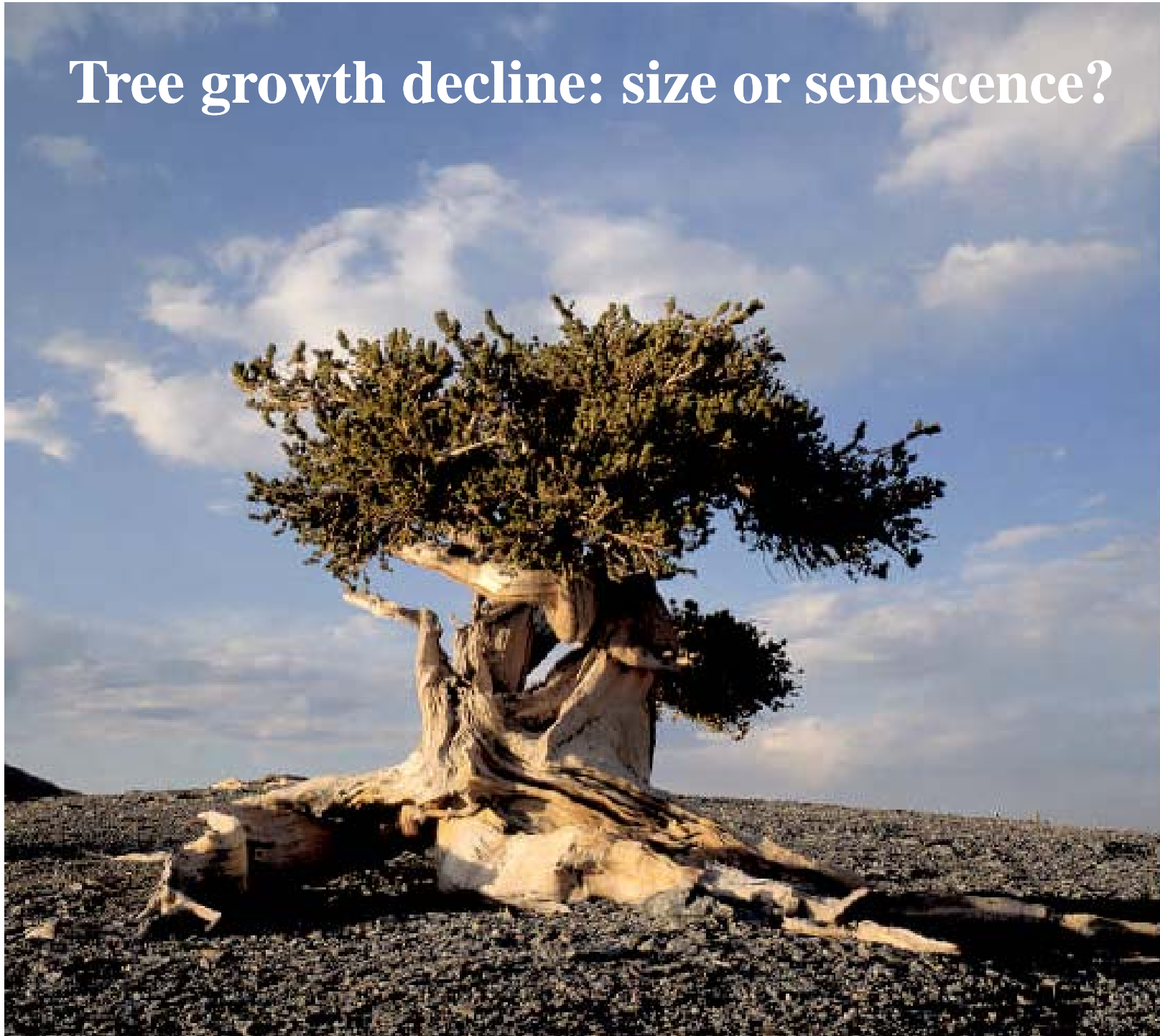


Greenwood and Hutchinson, 1993

- **phénomène très discuté**

Tree growth decline: size or senescence?

Pinus longaeva (Bristlecone pine)



It has long been believed that senescence is an inevitable consequence of ageing in all plants and animals.

old animal



old trees



- Cette hypothèse a largement été vérifiée chez les animaux
- Toutefois, elle ne semble pas s'appliquer pour les arbres

- Notons qu'il y a une différence entre:
 - Sénescence cellulaire ou des organes
(mort cellulaire programmé)
 - Sénescence de l'arbre entier
(pas de modification de l'expression des gènes)



Cabernet sauvignon

Clone de peuplier



Aspen regenerating in burn areas are often clones growing off of one parent tree.
(photo: Jill Johnstone)

- In animals, development results in full-grown adults with a preset and finite body plan.
- Trees, in contrast, are modular organisms that produce large numbers of almost autonomous branches and leaves over time.

Les questions en suspens:

- Pourquoi observe-t-on un déclin de croissance avec l'âge de l'arbre?
- Pourquoi un arbre meurt?

Mencuccini's study (Mencuccini et al Ecology letter)

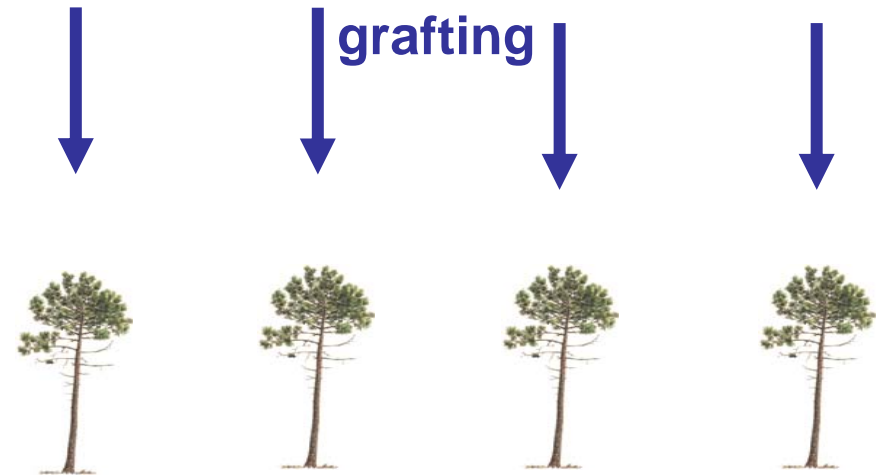
- Test of the presence or absence of senescence-related changes in trees
- Four trees species (A. pseudo., F. exc., P. syl. and aspen clone)
- Gymnosperms and Angiosperms
- Ring porous, diffusive-porous and tracheid-bearing
- Evergreen and deciduous
- Unmanaged and intensively managed

Mencuccini's study

1. They measured growth, gas exchange and biochemical properties of leaves in trees of different ages and sizes in the field.

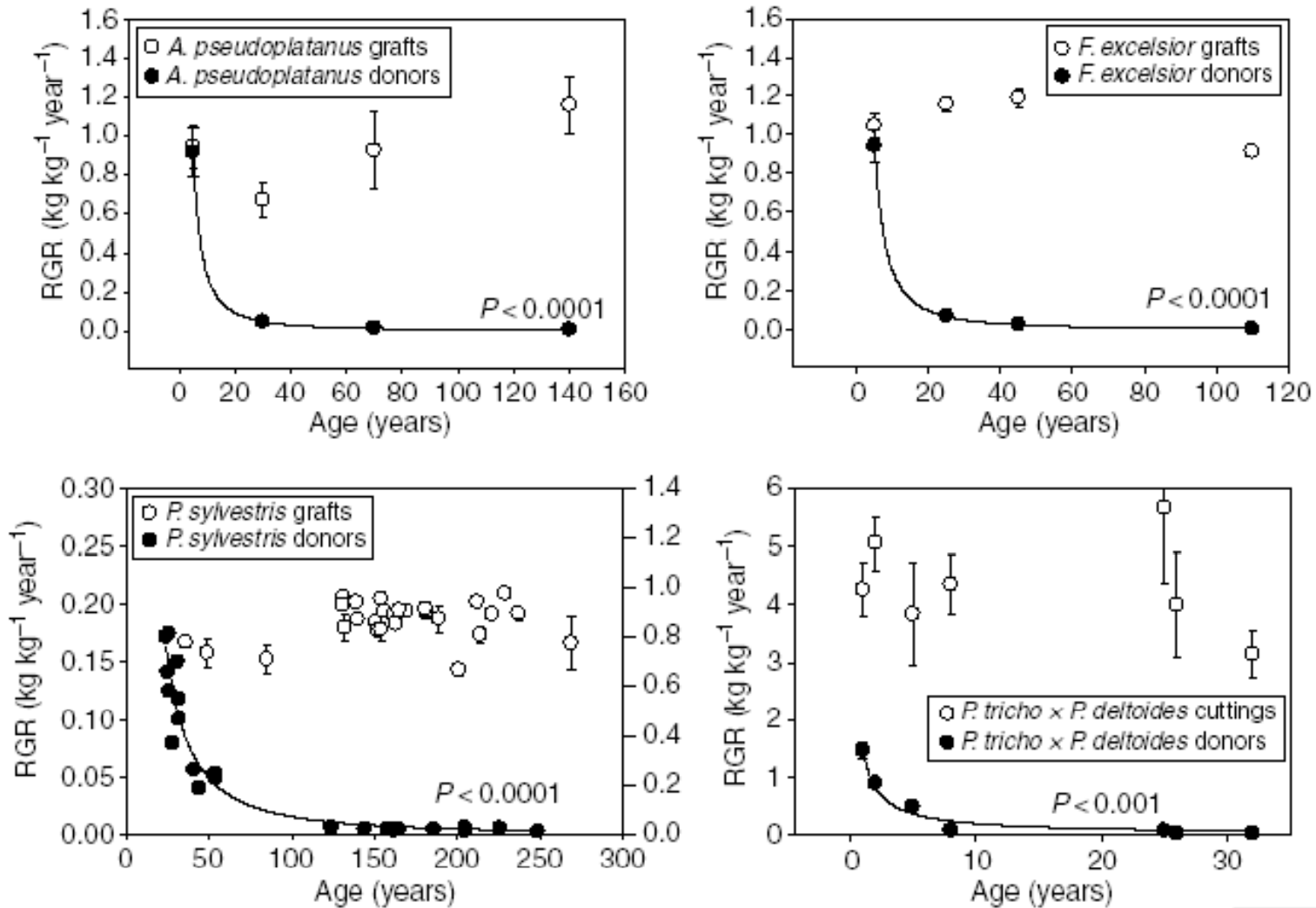


2. They repeated the same measurements on grafted scions from the same trees



equal age and size

Results



Results

Table 2 Leaf gas exchange and chemical composition

Species/parameter	<i>A. pseudo.</i>		<i>F. exc.</i>		<i>P. syl.</i>		<i>P. t. × P. d.</i>	
	Grafts	Donors	Grafts	Donors	Grafts	Donors	Cuttings	Donors
A_{net}	ns	-0.15**	ns	-0.24**	–	–	ns	ns
g_s	ns	-0.27*/ns	ns	-0.89*/ns	ns	-0.32**	ns	-0.003 s
%N	ns	-0.003*	ns	-0.07 ^s	ns	-0.18**	ns	ns
$\delta^{13}\text{C}$	ns	0.10*	ns	0.14**	ns	0.06**	0.04*	ns

Mencuccini et al Ecology letter 2005

Senescence does not explain the tree growth decline

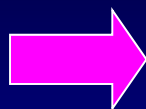
Dans un article récent (Penuelas Nature octobre 2005):

- L'auteur conclut que la sénescence cellulaire au niveau méristématique ne peut pas expliquer le déclin de croissance avec l'âge chez les arbres
- Et propose que des facteurs extrinsèques via la taille de l'arbre, plutôt que des facteurs intrinsèques, pourraient être à l'origine de ce déclin

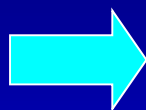
**Hypothèses
avancées pour
expliquer le
déclin de
productivité
aérienne des
forêts avec
l'âge**



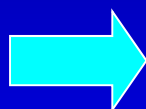
**H1 : Augmentation de la
respiration (NPP - controversée)**



**H2 : Diminution de la
disponibilité en nutriments
(GPP- possible)**

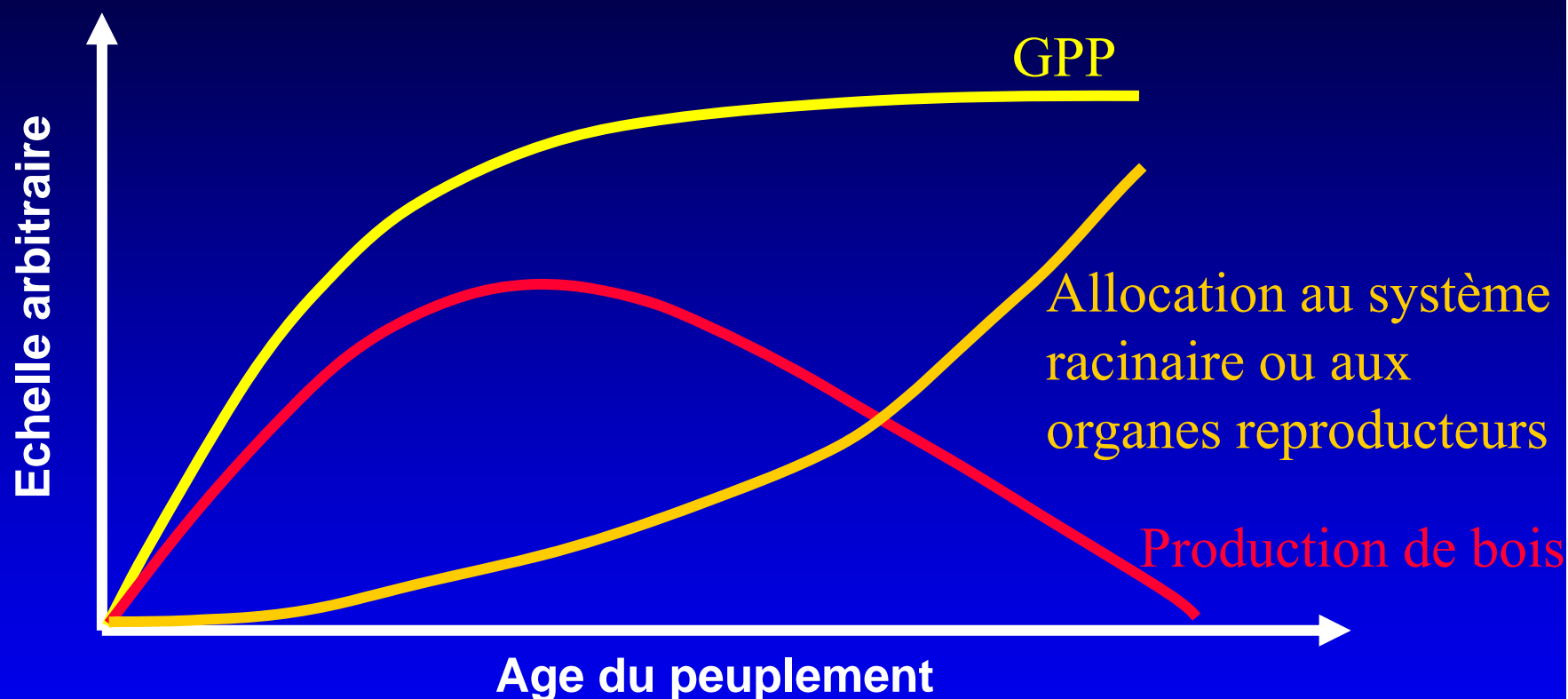


**H3 : Sénescence
(GPP - méconnue)**



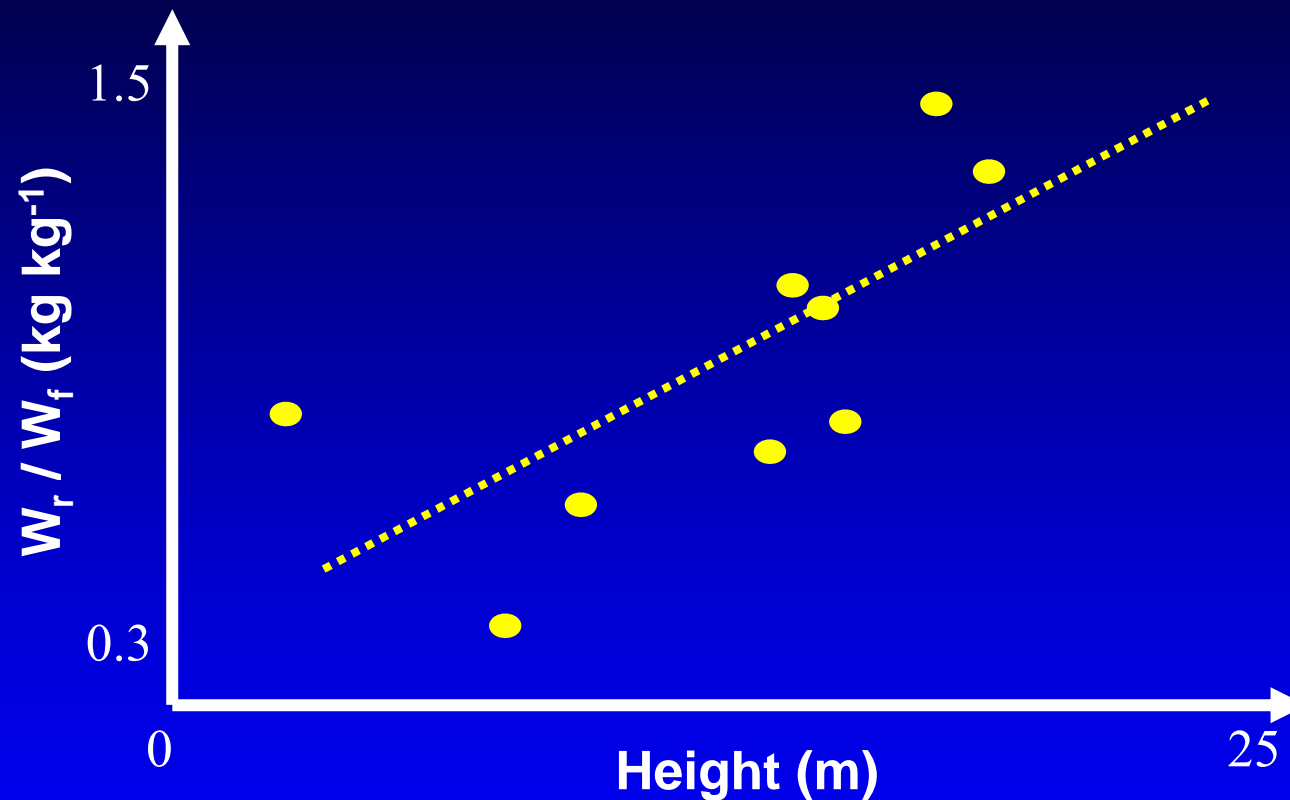
**H4 : Augmentation des coûts
de la reproduction ou
allocation préférentielle vers
le système racinaire**

H4 : Augmentation des coûts de la reproduction Allocation préférentielle vers le système racinaire



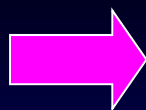
- **NPP et GPP constants avec l'âge : changement d'allocation**
- **Mise en évidence en réponse à des contraintes hydriques (Magnani et al. 2000) et minérales (Gower et al. 1996)**

H4 : Augmentation des coûts de la reproduction Allocation préférentielle vers le système racinaire

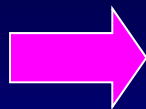


- As a plant grows taller, allocation is predicted to shift from foliage to transport tissues, most notably to fine roots.
- Higher respiration and fine root turnover would result in the productivity decline

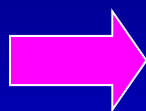
**Hypothèses
avancées pour
expliquer le
déclin de
productivité
aérienne des
forêts avec
l'âge**



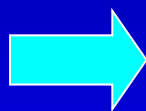
**H1 : Augmentation de la
respiration (NPP - controversée)**



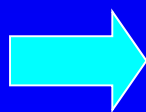
**H2 : Diminution de la
disponibilité en nutriments
(GPP- possible)**



**H3 : Sénescence
(GPP - méconnue)**



**H4 : Augmentation des coûts
de la reproduction ou
allocation préférentielle vers
le système racinaire
(production de bois – possible)**



H5 : Contraintes hydrauliques

H5 : Contraintes hydrauliques

15

“I would fain die a dry death.” William Shakespeare, The Tempest Act i. Sc.1

Pin maritime de 10 ans, 8 m



Pin maritime de 54 ans, 32 m



Hauteur → Difficulté à transporter l'eau jusqu'aux feuilles

How to test the hydraulic limitation hypothesis ?

$$F = K_L * \Delta\Psi$$

• small tree
.....

VPD = 3kPa

$$g_s = 100$$

$$A_L : A_S = 90$$

F=0.7

$$\Psi_{Lmin} = -4$$

$K_L = 0.2$



$$\Delta\Psi = -3.5$$

Soil

$$\Psi_{soil} = -0.5$$

• tall tree
.....

VPD = 3kPa

Transpiration decrease

F=0.35

$$g_s = 50$$

$$A_L : A_S = 20$$

homeostasis

$$\Psi_{Lmin} = -7.5$$

$$\Delta\Psi = -3.5$$



$K_L = 0.1$

$$\Psi_{soil} = -0.5$$

Mécanismes de compensation

L'augmentation de la hauteur peut être compensée par plusieurs mécanismes structuraux ou physiologiques :

- ✓ régulation physiologique : diminution de la conductance stomatique
- ✓ changement de l'architecture de l'arbre : diminution du rapport surface foliaire/surface conductrice (AL/AS)
- ✓ augmentation du gradient de potentiel hydrique (grâce à une meilleure résistance à la cavitation et donc des potentiels minimums plus négatifs)
- ✓ Production de trachéides xylémiens de plus grande perméabilité
- ✓ Augmentation de la capacité de stockage d'eau dans le tronc